

ANÁLISE DE ESTRUTURAS INTRACRANIANAS EM EXEMPLARES  
RECENTES E FÓSSEIS DE FOLIVORA (XENARTHRA, PILOSA)

Roberta Veronese do Amaral

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas  
(Biodiversidade e Biologia Evolutiva), Universidade Federal do Rio de Janeiro, como  
parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas  
(Biodiversidade e Biologia Evolutiva).

Orientador: João Alves de Oliveira  
Co-orientadora: Luciana Barbosa de Carvalho

Rio de Janeiro

Fevereiro/2016

## CIP - Catalogação na Publicação

V485a

Veronese do Amaral, Roberta      Análise de estruturas intracranianas em exemplares recentes e fósseis de Folivora (Xenarthra, Pilosa) / Roberta Veronese do Amaral. -- Rio de Janeiro, 2016.  
151 f.

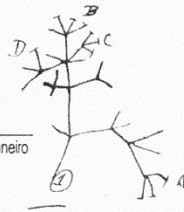
Orientador: João Alves de Oliveira.  
Coorientadora: Luciana Barbosa de Carvalho.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, 2016.

1. Paleoneurologia. 2. Tomografia Computadorizada. 3. Folivora. 4. Xenarthra. 5. Paleontologia. I. Alves de Oliveira, João , orient. II. Barbosa de Carvalho, Luciana , coorient. III. Título.



Programa de Pós-graduação em  
**Biodiversidade &  
Biologia Evolutiva**

Instituto de Biologia - Universidade Federal do Rio de Janeiro



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO, INSTITUTO DE BIOLOGIA,  
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E BIOLOGIA  
EVOLUTIVA**

032 – Ata de defesa de mestrado em Biodiversidade e Biologia Evolutiva

No dia vinte e cinco de fevereiro de dois mil e dezesseis, às treze horas, teve início no Salão Azul do Centro de Ciências da Saúde da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), a apresentação da Dissertação de Mestrado de Roberta Veronese do Amaral, intitulada “Análise de estruturas intracranianas em exemplares recentes e fósseis de Folivora (Xenarthra, Pilosa)”. A dissertação foi desenvolvida sob a orientação do Prof. Dr. João Alves de Oliveira, do Museu Nacional / UFRJ. A banca examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Dr. Ismar de Souza Carvalho, da UFRJ (titular interno), Dr. Leonardo dos Santos Avilla, da UNIRIO (titular externo), Dr<sup>a</sup>. Leila Maria Pessôa, da UFRJ (titular interna), Dr. Sergio Alex Kugland de Azevedo, do MN/UFRJ (suplente externo) e Dr<sup>a</sup>. Lena Geise, da UERJ (suplente externa). Após arguição feita pela banca examinadora, a candidata foi considerada APROVADA. Os trabalhos foram encerrados às 15:20 h horas e eu, Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Daniela Maeda Takiya, Coordenadora do Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, lavrei a presente ata, que segue assinada por mim, pelos membros da banca e pelo candidato.

Assinatura dos membros da banca:

Leila Maria Pessôa

CPF: 78406625791

Ismar de S. Carvalho

CPF: 737.087.557-15

Leonardo dos Santos Avilla

CPF: 069831187-66

Assinatura do candidato:

Roberta Veronese do Amaral

CPF: 08153665740

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva  
Instituto de Biologia – Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Prédio do CCS, Rua Prof. Rodolpho Paulo Rocco, S/N  
Cidade Universitária - Rio de Janeiro, RJ, Brasil  
CEP: 21941-617  
ppgbbe@biologia.ufrj.br

## RESUMO

Amaral, Roberta Veronese. Análise de estruturas intracranianas em exemplares recentes e fósseis de Folivora (*Xenarthra*, Pilosa). Rio de Janeiro, 2016. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Biologia Evolutiva) - Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2016. 144 p.

A variação morfológica de estruturas intracranianas traz importantes informações no que diz respeito às pressões adaptativas do ambiente e alimentação. A evolução do encéfalo está ligada tanto às modificações da caixa craniana quanto aos aspectos da fisiologia comportamental que envolvem controle das adaptações motoras. Assim, as estruturas encefálicas visíveis permitem inferências quanto às capacidades comportamentais e funcionais dos animais. Uma vez que as estruturas intracranianas mostram correspondência direta da morfologia com o modo de vida em espécies viventes, através de imagens tomográficas encefálicas pode-se reconstruir essas estruturas (que, geralmente, não se fossilizam) e aplicar este princípio aos fósseis. Os gêneros *Bradypus* e *Choloepus* são animais de estilo de vida arbóreo e alimentação restrita, com distribuição geográfica restrita, representam os únicos Folivora atuais. De diferente modo, os representantes fósseis de Folivora desta ordem apresentam registro diversificado e abundante. Esses animais alcançaram ampla distribuição geográfica, podiam atingir grandes formas e apresentavam variados hábitos de vida. Os objetivos deste trabalho foram comparar a morfologia do encéfalo entre preguiças arborícolas atuais e preguiças terrícolas extintas, e através desta análise, observar possíveis alterações morfológicas nestas estruturas relacionadas às mudanças de hábitos e pressões seletivas. O material foi selecionado nas coleções de Mastozoologia e Paleontologia de Vertebrados do Museu Nacional (UFRJ), além dos exemplares cedidos pela Companhia de Pesquisa e Recursos Minerais (CPRM), e tomografado. Através de reconstruções digitais, os encéfalos foram descritos e mensurados. Uma análise mais ampla, com o acréscimo de outros xenartros atuais e medidas obtidas de trabalhos da literatura permitiu que também fosse feita uma análise multivariada de componentes principais (PCA). Esta análise, com as medidas lineares das estruturas encefálicas, revelou uma estrutura de covariâncias bastante conservada ao longo das ordens de mamíferos analisadas. A disposição dos táxons ao longo do primeiro componente principal (um eixo de tamanho) resumiu aproximadamente 93% da variação morfométrica capturada nas maiores medidas do endocrânio, sendo relacionadas em uma tendência quase isométrica. Uma segunda análise, com mais variáveis endocranianas, foi realizada com exemplares tomografados de *Xenarthra*. O primeiro componente principal também se revelou como um eixo de tamanho, compreendendo pouco mais de 92% da variação. Os componentes 2 e 3, correspondentes a cerca de 5% da variação total, foram analisados na tentativa de identificar padrões nas diferentes subordens. Os scores nos componentes principais 2 e 3 em cada família de Folivora permitiram identificar uma tendência na variação das medidas lineares encefálicas entre os grupos de preguiças estudadas. Esses eixos de variação mostraram-se relacionados às dimensões de bulbo olfatório e hipófise. A

interpolação dos scores também revelou superposição entre os de Folivora e Vermilingua e a separação dos Cingulata entre as dimensões dos bulbos olfatórios. Estes resultados sugerem que as estruturas endocranianas exibem um padrão conservativo, variando de acordo com o tamanho generalizado do encéfalo como um todo. A análise qualitativa da morfologia do encéfalo foi concordante com a hipótese filogenética mais aceita atualmente. O cerebelo e o bulbo olfatório foram as estruturas que mais se modificaram morfológicamente entre estes animais. Entretanto, apenas o cerebelo apresentou proporções relativas variadas, sendo que os bulbos olfatórios diferiam apenas em termos de aspectos morfológicos. A morfologia e variação na proporção dessas estruturas permitiu corroborar algumas inferências comportamentais revistas na literatura. Os quocientes de encefalização dos exemplares também foram calculados e avaliados. Mesmo testando três exponenciais distintos, os mesmos agrupamentos taxonômicos foram observados, sendo que a preguiça extinta †*Nothrotherium maquinense* foi o exemplar que apresentou o maior quociente de encefalização.

Palavras-chaves: Folivora, Tomografia, Paleoneurologia, Análise multivariada

## ABSTRACT

The morphological variation of intracranial structures brings important information concerning adaptive pressures related to the environment and feeding. The evolution of the brain is connected both to the changes of the braincase and with regard to aspects of behavioral physiology that involves motor control adaptations. Therefore, the visible brain structures allow inferences about animal's behavioral and functional capabilities. Once the endocranial structures show direct correspondence of morphology with the way of life in living forms, using tomographic images it is possible to reconstruct such structures (which are generally not preserved in the fossil record) and apply this principle to extinct organisms. The genera *Choloepus* and *Bradypus* represent the current Folivora, the aim of this study. Extant sloths are arboreal and classified as folivores, as the bulk of their diets consists of leaves, and have a restricted geographical distribution. In contrast, the Folivora fossil record features are diverse and abundant. These animals achieved wide geographical distribution, presented large body sizes and wide-ranging lifestyles. The objectives of this study were to compare the morphology of the endocranium among extant arboreal sloths and the extinct terrestrial ones, in search for possible changes in these structures related to morphological changes in habits and selective pressures. The material was selected in the Mammals collection and in the Vertebrate Paleontology collection of the Museu Nacional (Universidade Federal do Rio de Janeiro), in addition to the examples provided by the Companhia de Pesquisa e Recursos Minerais (CPRM) and the endocrania were CT-scanned and digitally reconstructed. After reconstruction, the encephalon was described and measured. A broader analysis, with the addition of other extant Xenarthra and measurements obtained from literature, allowed us to conduct a principal component analysis (PCA). This analysis with linear measures of brain structures, revealed a covariance structure quite conserved along the different orders of mammals analyzed. The arrangement of scores along the first principal component (a sized axis) summarized nearly 93% of morphometric variation captured in the larger measurements of the endocranium, related in an almost isometric trend. A second analysis, with more endocranial variables, was held with CT-Scanned Xenarthran specimens. The first principal component also revealed as a size axis comprising around 92% of the variation. The 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> components, corresponding to slightly more than 5% of the variation, were analyzed in the attempt to identify patterns in the different suborders. The principal components 2 and 3 scores in each Folivora family allowed to identify a variation trend in the linear measurements among the groups of sloths, with these axes related to dimensions of olfactory bulb and pituitary. The interpolation of the scores also revealed superposition between Folivora and Vermilingua scores and the separation of Cingulata scores related to the dimensions of the olfactory bulbs. These results suggest the endocranial structures exhibit a conservative pattern, varying according to the overall size of the encephalon as a whole. The results of the qualitative analysis of the brain were in agreement to the currently most accepted phylogeny. The cerebellum and the olfactory bulb presented most variation. However, the cerebellum just showed different proportions, whereas the olfactory bulbs differed only in terms of qualitative morphology. The morphology and the proportion variation in these structures allowed corroborating some behavioral inferences in the literature. The encephalization quotients of the specimens have also been calculated and discussed. Even testing three different exponentials, we noted that they form the same groups, and that the extinct sloth †*Nothrotherium maquinense* presented the higher encephalization quotient among all the specimens.

# Sumário

RESUMO	3
ABSTRACT	5
AGRADECIMENTOS	8
Lista de Figuras	11
Lista de Tabelas	18
Lista de Siglas	19
Lista de Abreviaturas	20
1. INTRODUÇÃO	22
<b>1.1 Xenarthra</b>	23
<b>1.2 Folivora</b>	24
1.2.1 Megatheriidae	27
1.2.2 Mylodontidae	27
1.2.3 Megalonychidae	28
1.2.4 Nothrotheriidae	29
<b>1.3 Estudos de Morfologia Encefálica</b>	30
<b>1.4 Arquitetura do Encéfalo de Mamíferos</b>	31
2 OBJETIVOS	35
<b>2.1 Objetivos gerais</b>	35
<b>2.2 Objetivos específicos</b>	35
3 METODOLOGIA	36
<b>3.2 Medidas das estruturas endocranianas</b>	52
<b>3.3 Medidas relativas e Quociente de Encefalização</b>	55
<b>3.4 Análise de Componentes Principais (PCA)</b>	56
4 RESULTADOS	59
<b>4.1 Descrição dos encéfalos analisados</b>	59
4.1.1 MN 3944-V † <i>Glossotherium robustum</i>	61
4.1.2 LP 79 † <i>Nothrotherium maquinense</i>	64
4.1.3 MN 2225-V † <i>Eremotherium laurillardi</i>	67

4.1.4 MN 422-V † <i>E. laurillardi</i>	71
4.1.5 TC 132 † <i>Valgipes bucklandi</i>	75
4.1.6 LP 55 † <i>Valgipes bucklandi</i>	79
4.1.7 LP 54 † <i>Valgipes bucklandi</i>	83
4.1.8 MN 30472 <i>Bradypus tridactylus</i>	85
4.1.9 MN 7609 <i>B. variegatus</i>	89
4.1.10 MN 10981 <i>B. torquatus</i>	92
4.1.11 MN 5039 <i>Choloepus didactylus</i>	95
4.1.12 MN 75772 <i>Choloepus hoffmani</i>	99
<b>4.2 Análise morfométrica</b>	102
5 DISCUSSÃO	108
<b>5.1. Morfometria multivariada</b>	108
<b>5.2. Aspectos filogenéticos</b>	110
5.2.1 Preguiças atuais	111
5.2.2 Megatheria	113
5.2.3 Mylodontidae	113
5.2.4 Táxons externos a Folivora	114
5.2.5 Folivoras atuais e extintas	116
<b>5.3 Inferências quanto aos hábitos com base na análise morfológica do encéfalo</b>	121
5.3.1 Inferências a partir da morfologia do Cerebelo	123
5.3.2 Inferências a partir da morfologia da Hipófise	129
5.3.3 Inferências a partir da morfologia dos bulbos olfatórios; trato olfatório; lobos piriformes	130
5.3.4 Ângulo de flexão basicranial	133
5.3.5. Observações a respeito dos Sulcos cerebrais	134
5.3.6 Quociente de Encefalização (EQ)	138
6 CONCLUSÃO	142
REFERÊNCIAS	144



## AGRADECIMENTOS

Ao prof. Dr. João Alves de Oliveira por aceitar me orientar, por me ensinar e debater sobre as análises de componentes principais. À prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Luciana Barbosa de Carvalho pela co-orientação, ensinamentos e suporte.

Ao Sr. Sérgio Maia Vaz, pelo auxílio no acesso à coleção de Mastozoologia do Museu Nacional/UFRJ, pelo auxílio na busca do material. À prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Deise Henriques pelo auxílio e acesso à coleção de Paleontologia de Vertebrados do Museu Nacional/UFRJ.

À Companhia de Pesquisa e Recursos Minerais (CPRM) que através de Rafael Costa da Silva e Dandara Bustamante que cederam o material de seu estudo para realização desta dissertação.

À Orlando Nelson Grillo pelo auxílio com as fotografias, resolução dos problemas com a tecnologia.

Ao Centro de Diagnóstico por Imagem (CDPI) através de Dr. Iugiro Roberto Kuroki e Dr<sup>a</sup>. Isabella Coreixas Kuroki pela parceria na realização de parte dos exames de tomografia computadorizada. Ao Hospital Universitário Pedro Ernesto (HUPE) da Universidade Estadual do Rio de Janeiro (UERJ) por intermédio do Professor Dr. Roberto Mogami, pela parceria na realização da maioria dos exames de tomografia computadorizada, assim como aos técnicos Sr<sup>a</sup> Marielene, Almir Mauro e Sr. Paulo do pelo auxílio com os exames tomográficos.

Ao prof. Dr. Ricardo Tadeu Lopes e a técnica Alessandra Machado, do Laboratório de Instrumentação Nuclear, COPPE/UFRJ, ao Dr. Marcos Henrique de Pinho Maurício e Dr. Haimon Alves do Grupo de Análise de Imagens e Microscopia Digital do Departamento de Engenharia Química e de Materiais da Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro (DEQM/PUC-Rio), pela parceria na realização das tomografias no microtomógrafo.

Ao prof. Dr. Jorge Roberto Lopes dos Santos através do Instituto Nacional de Tecnologia/Ministério da Ciência e Tecnologia (INT/MCT) e Núcleo de Experimentação Tridimensional da Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro (NEXT/PUC-Rio), pela parceria que permitiu o uso do *software* Mimics 10.01, sem o qual este trabalho não poderia ser realizado.

Ao prof. Dr. Sergio Alex K. de Azevedo pela parceria com o Laboratório de Processamento de Imagem Digital (LAPID) que permitiu o uso do material para realização deste trabalho.

À Ana Carolina Maciel Boffy, pelo material bibliográfico e debates sobre preguiças.

À Uiara Cabral com indicações de referências, auxílio com as técnicas e debates a respeito deste trabalho.

Ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva pela oportunidade concedida.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos de Mestrado.

“The present is the key to the past.” Charles Lyell

## Lista de Figuras

Figura 1: Preguiça atual, <i>Bradypus variegatus</i> adulto, do Parque Natural Municipal Chico Mendes. Retirado de Boffy (2015).	.....24
Figura 2: † <i>Lestodon</i> (Mylodontidae). Paleoarte de Jorge Blanco, retirado de Forasiepi <i>et al.</i> (2007).	.....26
Figura 3: Divisões do tubo neural. Modificado de Romer & Parsons (1985).	.....32
Figura 4: Encéfalo em vista ventral com disposição dos nervos cranianos. Modificado de Romer & Parsons (1985).	.....34
Figura 5: MN 5039 <i>Choloepus didactylus</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm	.....37
Figura 6 MN 75772 <i>Choloepus hoffmani</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm.	.....38
Figura 7- MN 10981 <i>Bradypus torquatus</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm	.....39
Figura 8: MN 7609 <i>Bradypus variegatus</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm.	.....40
Figura 9: MN 30471 <i>Bradypus tridactylus</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm.	.....41
Figura 10: MN 2225-V † <i>Eremotherium laurillardi</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.	.....42
Figura 11: MN 422-V † <i>Eremotherium laurillardi</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.	.....43
Figura 12: MN 3944-V † <i>Glossotherium robustum</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm	.....44

Figura 13: LP 55 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.	.....45
Figura 14: LP 54 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.	.....46
Figura 15: TC 132 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.	.....47
Figura 16: LP 79 † <i>Nothrotherium maquinense</i> . A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.	.....48
Figura 17: Tomografia computadorizada, realizada no Hospital Universitário Pedro Ernesto (HUPE).	.....49
Figura 18: <i>Software Mimics</i> 10.01. Edição de imagens tomográficas.	.....51
Figura 19: Medidas do encéfalo. A- Comprimento; B- Largura; C: Comprimento do hemisfério cerebral; D: Altura.	.....52
Figura 20: A- Largura dos bulbos olfatórios sem separação; B- Largura dos bulbos com separação entre si; C- Comprimento bulbos olfatórios.	.....53
Figura 21 A: Medida de largura do cerebelo; B - Medida de comprimento do cerebelo.	.....53
Figura 22: Medida do ângulo de flexão basicranial.	.....54
Figura 23: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 3944-V † <i>Glossotherium robustum</i> . A - Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C - Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; ft: fissura transversa; lf: lobo frontal; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; par: paraflóculo; to: trato olfatório; ver: vermis cerebelar Escala: 5 cm.	.....61
Figura 24: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 3944-V † <i>Glossotherium robustum</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; par: paraflóculo; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado; to: trato olfatório. Escala: 5 cm.	.....63

Figura 25: MN 3944-V † <i>Glossotherium robustum</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de numerais romanos Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm	.....64
Figura 26: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 79 † <i>Nothrotherium maquinense</i> . Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; to: trato olfatório. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Escala: 5 cm.	.....65
Figura 27: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 79 † <i>Nothrotherium maquinense</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal;gendm: giro endomarginal; gpc: giro pré-cruzado; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme;lt: lobo temporal; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado;sendm: sulco endomarginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprassilvio; to: trato olfatório. Escala:5 cm.	.....66
Figura 28: LP 79 † <i>Nothrotherium maquinense</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de numerais romanos Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm	.....67
Figura 29: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 2225-V † <i>Eremotherium laurillardi</i> . A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: cer: cerebelo; fr: fissura rinal; lpi: lobo prirforme; lt: lobo temporal. Escala: 5 cm.	.....68
Figura 30: MN 2225-V † <i>Eremotherium laurillardi</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; sans: sulco anseado; sectm: sulco ectomarginal; sss: sulco suprassilvio. Escala:5 cm.	.....69
Figura 31: MN 2225-V † <i>Eremotherium laurillardi</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de numerais romanos Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm.	.....70
Figura 32: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 422-V † <i>Eremotherium laurillardi</i> . A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; fr: fissura rinal; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal. Escala: 5 cm.	.....72
Figura 33: MN 422-V † <i>Eremotherium laurillardi</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado; scor: sulco coronal; ss: sulco silvio; sss: sulcosuprassilvio; sm: sulco marginal. Escala: 5 cm.	.....73

Figura 34: MN 422-V † <i>Eremotherium laurillardii</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm.	.....75
Figura 35: Modelo tridimensional do encéfalo de TC 132 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; hi: hipófise; lpi: lobo piriforme; pe: pedúnculo; tco: tentório cerebelar ossificado. Escala: 5 cm.	.....76
Figura 36: TC 132 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; ft: fissura transversa; gc: giro cruzado; gectm: giro ectomarginal; gendm: giro endomarginal; lpi: lobo piriforme; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado; scor: sulco coronal; sss: sulco suprasilvio. Escala: 5 cm.	.....78
Figura 37: TC 132 † <i>Valgipes bucklandi</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm.	.....79
Figura 38: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 55 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; lt: lobo temporal; tco: tentório cerebelar ossificado; ver: vermis cerebelar. Escala: 5 cm.	.....80
Figura 39: LP 55 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gc: giro cruzado; lpi: lobo piriforme; sc: sulco cruzado; sss: sulco suprasilvio. Escala 5 cm.	.....81
Figura 40: LP 55 † <i>Valgipes bucklandi</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise. Escala: 5 cm.	.....82
Figura 41: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 54 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C - caudal; D: rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal. Escala: 5 cm.	.....83
Figura 42: LP 54 † <i>Valgipes bucklandi</i> . A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lpi: lobo piriforme; to: trato olfatório. Escala: 5 cm.	.....84
Figure 43: LP 54, † <i>Valgipes bucklandi</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise. Escala: 5 cm.	.....85
Figura 44: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 30471 <i>Bradypus tridactylus</i> . A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal. Escala: 2 cm.	.....86

Figura 45: MN 30471 <i>Bradypus tridactylus</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gans: giro ansado; gs: giro silvio; gss: giro suprasilvio; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sc: sulco cruzado; Escala: 2 cm.	.....87
Figura 46: MN 30471 <i>Bradypus tridactylus</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 2 cm.	.....88
Figura 47: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 7609 <i>Bradypus variegatus</i> . A – Vista dorsal; B - Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lf: lobo frontal; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; par: paraflóculo. Escala: 2 cm.	.....89
Figura 48: MN 7609 <i>Bradypus variegatus</i> . A- Vista dorsal; B - Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gc: giro cruzado; gendm: giro endomarginal; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sc: sulco cruzado; sendm: sulco endomarginal; ss: sulco silvio; sulco suprasilvio. Escala: 2 cm.	.....90
Figure 49: MN 7609 <i>Bradypus variegatus</i> , vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 2 cm.	.....91
Figura 50: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 10981 <i>Bradypus torquatus</i> . A – Vista dorsal ; B – Vista lateral esquerda; C - Vista caudal; D: Vista rostral. Escala: 2 cm.	.....93
Figura 51: MN 10981 <i>Bradypus torquatus</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gendm: giro endomarginal; gs: giro silvio; lfl; lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sendm: sulco endomarginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprasilvio; to: trato olfatório. Escala: 2 cm.	.....94
Figura 52: MN 10981 <i>Bradypus torquatus</i> , vista ventral. Nervos cranianos de I à XI indicados pelos algarismos romanos. Abreviaturas: hip: hipófise. Escala 2 cm.	.....95
Figura 53: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 5039 <i>Choloepus didactylus</i> . A – Vista dorsal ; B - Vista lateral esquerda; C - Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lf: lobo frontal; lfl: lobo floculonodular; lo: lobo occipital; lp: lobo parietal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; ver: vermis cerebela. Escala: 2 cm.	.....96
Figura 54: MN 5039 <i>Choloepus didactylus</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gcor: giro coronal; gect: giro ectomarginal; lpi: lobo piriforme; lfl: lobo paraflocular; par: paraflóculo; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sect: sulco ectomarginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprasilvio. Escala: 2 cm.	.....97



Figura 55: MN 5039 <i>Choloepus didactylus</i> , vista Ventral. Nervos cranianos de I à XII. Abreviaturas: bo: Bulbo olfatório; hip: hipófise. Escala 2 cm. ....	98
Figura 56: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 75772 <i>Choloepus hoffmani</i> . A – Vista dorsal ; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lf: lobo frontal; lfl: lobo floculonodular; lo: lobo occipital; lp: lobo parietal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; mo: medula oblongata; par: paraflóculo; to: trato olfatório. Escala: 2 cm .....	99
Figura 57: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 75772 <i>Choloepus hoffmani</i> . A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gans: giro ansado; gect: giro ecto-marginal; gs: giro silvio; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sect: sulco ectomarginal; sm: sulco marginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprasilvio. Escala: 2 cm. ....	100
Figura 58: MN 75772 <i>Choloepus hoffmani</i> , vista ventral com nervos cranianos I ao XII. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; hip: hipófise; lpi: lobo piriforme; qo: quiasma óptico. Escala: 2 cm .....	101
Figura 59: Interpolação dos scores individuais nos dois primeiros componentes principais da matriz de medidas lineares log-transformadas e da raiz cúbica do volume do encéfalo. Números correspondem aos exemplares de cada táxon : Folivora (1- <i>Bradypus tridactylus</i> , 2- <i>B. variegatus</i> , 3- <i>B. torquatus</i> , 4- <i>Choloepus didactylus</i> , 5- <i>C. hoffmanni</i> , 6- † <i>Glossotherium robustum</i> , 7 e 8 - † <i>Eremotherium laurillardi</i> , 9- † <i>Nothrotherium maquinensis</i> , 10, 11 e 12 - † <i>Valgipes bucklandi</i> ); Cingulata (13 - <i>Priodontes maximus</i> , 14 - <i>Cabassous tatouay</i> , 15 – <i>Tolypeutes tricinctus</i> , 19 - <i>Pampatherium humboldti</i> ); Vermilingua (16 – <i>Cyclopes didactylus</i> , 17 - <i>Myrmecophaga tridactyla</i> , 18 - <i>Tamandua tetradactyla</i> ); Monotremata (20 - † <i>Obdurodon</i> sp., 21 e 22 - <i>Ornithorhynchus anatinus</i> adulto e juvenil); 23 - <i>Tachyglossus aculeatus</i> ; 24 - <i>Zaglossus</i> ); Didelphimorphia (25 - <i>Monodelphis domestica</i> , 26 - † <i>Pucadelphys andinus</i> ); Cynodonta (27 - † <i>Brasilitherium riograndensis</i> ); Primates (28 - † <i>Ignacius graybullianus</i> ); Cladotheria (29 - † <i>Vincelestes neuquenianus</i> ); Condylarthra (30 - † <i>Hyopsodus lepidus</i> ); Perissodactyla (31 - † <i>Rhynchippus equinus</i> ); Carnivora (32 e 33 - <i>Conepatus semistriatus</i> ). Os vetores em vermelho expressam as correlações entre as variáveis originais (1- altura encéfalo ; 2: comprimento do encéfalo; 3: largura do encéfalo; 4: comprimento do bulbo olfatório; 5: largura bulbo olfatório; 6: volume encéfalo) e os dois primeiros componentes principais (margens superior e direita do gráfico). ....	104
Figura 60: Interpolação dos scores individuais no segundo e terceiro componentes principais da matriz de medidas lineares log-transformadas do endocrânio dos exemplares de Xenarthra apenas. Gráfico A: Scores mais periféricos de cada subordem reunidos (Foli = Folivora; Verm = Vermilingua; Cing = Cingulata). Gráfico B: Scores mais periféricos de cada família de Folivora reunidos identificados com diferentes números: 1 - Bradypodidae, 2 – Megalonychidae, 3- Mylodontidae, 4 – Megatheridae, 5 – Nothrotheridae, 6 - Cingulata, 7 – Vermilingua. Gráfico C: Números correspondem aos scores individuais dos exemplares de cada táxon : Folivora (1- <i>Bradypus tridactylus</i> , 2- <i>B. variegatus</i> , 3-	106

*B. torquatus*, 4- *Choloepus didactylus*, 5- *C. hoffmanni*, 6- †*Glossotherium robustum*, 7 e 8 - †*Eremotherium laurillardii*, 9- †*Nothrotherium maquinensis*, 10, 11 e 12 - †*Valgipes bucklandi*); Cingulata (13 - *Priodontes maximus*, 14 - *Cabassous tatouay*; 15 - *Tolypeutes tricinctus*); Vermilingua (16 - *Cyclopes didactylus*, 17 - *Myrmecophaga tridactyla*, 18 - *Tamandua tetradactyla*). Os vetores em vermelho expressam as correlações entre as variáveis originais (1 - Comp. Cerebelo; 2 - Larg. Cerebelo; 3: Comp. do bulbo olfatório; 4: Larg. bulbo olfatório; 5: Comp. dos hemisférios cerebrais; 6: Larg. dos hemisférios cerebrais; 7: Altura dos hemisférios cerebrais; 8: Comp. hipófise; 9: Larg. hipófise) e os dois primeiros componentes principais (margens superior e direita do gráfico).

Figura 61: Hipótese filogenética de Gaudin (2004). Modificado de de Gaudin & McDonald, 2008. Escala 5 cm. ....111

Figura 62: MN24093 *Priodontes maximus* A: lateral esquerda B: dorsal; MN 23992 *Tolypeutes tricinctus* C: lateral esquerda D: dorsal; MN 1854 *Cabassous tatouay* E: lateral esquerda F: dorsal. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo. Escala : 2 cm. ....115

Figura 63: MN 23953 *Tamandua tetradactyla* A: lateral esquerda B: dorsal; MN 23967 *Cyclopes didactylus* C: lateral esquerda D: dorsal; MN 23947 *Myrmecophaga tridactyla* E: lateral esquerda F: dorsal. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo. Escala: 2 cm. ....116

Figura 64: A: *Choloepus* B: *Bradypus*. Seta indicando cerebelo: pode-se notar as diferenças morfológicas das estruturas, com hemisférios e vermis destacados em *Choloepus* e em *Bradypus* mais arredondada, comparativamente menor sem divisões claras de hemisférios. Escala 2 cm. ....124

Figura 65: A: †*Eremotherium*; B: †*Glossotherium*; C: †*Valgipes*; D: †*Nothrotherium*. Seta indicando cerebelo: pode-se notar as diferenças morfológicas das estruturas, com hemisférios e vermis destacados em †*Glossotherium*, mais arredondado nos outros. Mais triangular em †*Eremotherium* e †*Glossotherium*, mais arredondado em †*Nothrotherium*. Escala 5 cm .....124

Figura 66: Pedúnculo olfatório em †*Valgipes bucklandi*. Abreviatura: pe: pedúnculo. Escala 5 cm .....130

Figura 67: †*Glossotherium robustum*. Seta indica estrutura que poderia ser um pedúnculo. Escala: 5 cm. ....131

Figura 68: A -†*Eremotherium*, sulcos formam um formato ligeiramente pentagonal. B- Conformação pentagonal dos sulcos, modificado de Lyras & Van Der Geer (2003). Abreviaturas: sans: Sulco ansado; sc: sulco cruzado; scor: sulco coronal. Escala 5 cm. ....136

## Lista de Tabelas

Tabela 1: Nervos Cranianos (Romer & Parsons, 1985; Butler & Hodos, 2005; Hildebrand & Goslow, 2008)	33
Tabela 2: Exemplos examinados	36
Tabela 3: Dados tomográficos.	50
Tabela 4: Medidas lineares (mm) e volume (mm <sup>3</sup> ) de dimensões selecionadas dos encéfalos de diferentes ordens de mamíferos obtidas na literatura. Ver texto para as fontes bibliográficas utilizadas	58
Tabela 5: Massa corporal estimada (M), volume encefálico (V) e quocientes de encefalização (EQ) previstos de 1-Jerison (1973), 2- Eisenberg & Wilson (1981) e 3-Tambusso & Fariña (2015).	59
Tabela 6: Medidas (mm) dos espécimes tomografados, tomadas através do programa Mimics, exceto as do exemplar MN 5039, tomadas com paquímetro mecânico. O exemplar TC 132 apresenta quebra no nasal, não tendo sido possível estimar a medida de comprimento do crânio. As medidas dos bulbos olfatórios do exemplar MN 2225-V (incompleto) foram estimadas conforme explicado na seção de Material e métodos.	60
Tabela 7: Elementos dos três primeiros autovetores da Análise de Componentes Principais da matriz de covariâncias das medidas lineares e volume do endocrânio de representantes de diversas linhagens de mamíferos: Folivora ( <i>Bradypus tridactylus</i> , <i>B. variegatus</i> , <i>B. torquatus</i> , <i>Choloepus didactylus</i> , <i>C. hoffmanni</i> , † <i>Glossotherium robustum</i> , † <i>Eremotherium laurillardi</i> , † <i>Nothrotherium maquinensis</i> , † <i>Valgipes bucklandi</i> ); Cingulata ( <i>Priodontes maximus</i> , <i>Cabassous tatouay</i> , <i>Tolypeutes tricinctus</i> , <i>Pampatherium humboldti</i> ); Vermilingua ( <i>Cyclopes didactylus</i> , <i>Myrmecophaga tridactyla</i> , <i>Tamandua tetradactyla</i> ); Monotremata († <i>Obdurodon sp.</i> , <i>Ornithorhynchus anatinus</i> adulto e juvenil); <i>Tachyglossus aculeatus</i> ; <i>Zaglossus</i> ); Didelphimorphia ( <i>Monodelphis domestica</i> , † <i>Pucadelphys andinus</i> ); Cynodonta († <i>Brasilitherium riograndensis</i> ); Primates († <i>Ignacius graybullianus</i> ); Cladotheria († <i>Vincelestes neuquenianus</i> ); Condylarthra († <i>Hyopsodus lepidus</i> ); <i>Perissodactyla</i> († <i>Rhynchippus equinus</i> ); Carnivora ( <i>Conepatus semistriatus</i> ).	103
Tabela 8: Elementos dos três primeiros autovetores da Análise de Componentes Principais da matriz de covariâncias das medidas lineares do endocrânio dos espécimes das três subordens de Xenarthra.	105
Tabela 9: Características observadas nos moldes encefálicos dos táxons.	118
Tabela 10: Largura em relação ao encéfalo.	122
Tabela 11: Comprimento em relação ao encéfalo.	122
Tabela 12: Ângulo de flexão basicranial.	134

## Lista de Siglas

CDPI	Centro de Diagnóstico Por Imagem Digital
COPPE	Instituto Alberto Luiz Coimbra de Pós-Graduação e Pesquisa de Engenharia
CPRM	Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais
DEQM	Departamento de Engenharia Química e de Materiais
DGP	Departamento de Geologia e Paleontologia
DICOM	<i>Digital Imaging and Communications in Medicine</i>
HUPE	Hospital Universitário Pedro Ernesto
INT	Instituto Nacional de Tecnologia
LAPID	Laboratório de Processamento de Imagem Digital
LIN	Laboratório de Instrumentação Nuclear
MCT	Ministério da Ciência e Tecnologia
MN	Museu Nacional
NEXT	Núcleo de Experimentação Tridimensional
PUC-Rio	Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeiro

## Lista de Abreviaturas

bo	bulbo olfatório
cer	cerebelo
fr	fissura rinal
ft	fissura transversa
gans	giro ansado
gc	giro cruzado
gectm	giro ectomarginal
gendm	giro endomarginal
gpc	giro pré-cruzado
gs	giro silvio
gss	giro suprassilvio
hip	hipófise
mo	medula oblongata
lf	lobo frontal
lfl	lobo floclonodular
lpi	lobo piriforme
lt	lobo temporal
par	paraflóculo
pe	pedúnculo
qo	quiasma óptico
sans	sulco anseado
sc	sulco cruzado
scor	sulco coronal
sectm	sulco ectomarginal
sendm	sulco endomarginal
sm	sulco marginal
ss	sulco silvio
sss	sulco suprassilvio
tco	tentório cerebelar ossificado

to

ver

trato olfatório

vermis cerebelar

## INTRODUÇÃO

As preguiças são um grupo de animais da ordem Xenarthra, subordem Folivora de hábitos arbóreos e alimentação mais restrita nas duas únicas famílias atuais (Chiarello, 2008). Seus representantes extintos eram animais mais diversificados, com diversas famílias representadas, grande distribuição geográfica e variados hábitos de vida (McDonald & De Iuliis, 2008).

Acredita-se que, devido a morfologia do crânio, da dentição e da proporção corporal, os hábitos alimentares das preguiças extintas eram diversificados, possibilitando a ocupação de variados nichos ecológicos, diferentemente dos hábitos restritos dos folívoros atuais (Naples, 1989; Bargo *et al.*, 2006; Pitana, 2011). São reconhecidas, entre os representantes extintos, formas potencialmente pastadoras, semi-arborícolas, terrícolas, escaladoras de rochas e mesmo espécies com características compatíveis com modo de vida semi-aquático (White, 1993; Casinos, 1996; Bargo, 2001; Vizcaíno *et al.*, 2001; Blanco & Szerwonogora, 2003; Pujos *et al.* 2007; Pujos *et al.*, 2012). Diferenças no tamanho da boca nesses animais, por exemplo, são indicativos dessa diversidade dos nichos ocupados. Um animal de boca larga (como o *Ocnotherium*) seria um herbívoro generalista, diferente de um animal com focinho mais estreito e alongado (*Mylodonopsis*) que selecionaria melhor seus alimentos (Cartelle, 2000).

Adaptações em dentes também são indicativos da diversidade de hábitos alimentares. A face oclusal (superfície de mastigação) varia em padrões que indicam tipo de eficiência seja para picotar, esmagar ou puxar raízes (Cartelle, 2000). Infere-se que megatérios, por exemplo, se alimentavam de gramíneas, pela disposição dos dentes. Sendo prismáticos com seção retangular, seus dentes apresentavam a superfície de mastigação com arestas transversas formadas pela dentina mais dura e separadas por uma depressão, tanto nos dentes superiores quanto nos inferiores em sequência alternada. Isso tornava o picotar de alimentos e pequenos fragmentos mais eficiente (Cartelle, 2000).

As preguiças extintas também exibem modificações morfológicas dos membros dianteiros e traseiros, com destaque para as mãos e pés, especificamente. As modificações refletem a variação do tipo de locomoção entre terrestre e também, semi-arborícolas, diferenciando-as das espécies atuais (White, 1993; McDonald, 2012, McDonald & De Iuliis, 2008; Gaudin & McDonald, 2008).

Neste trabalho foi analisada a morfologia encefálica dos representantes das famílias atuais Bradypodidae e Megalonychidae, além de representantes extintos das famílias Megatheriidae, Nothrotheriidae e Mylodontiidae, que apresentam hábitos de vida diversos.

## 1.1 Xenarthra

A superordem Xenarthra Cope, 1889 inclui os últimos remanescentes de um grupo de espécies de mamíferos que evoluíram na América do Sul quando esta era isolada (Vizcaíno & Loughry, 2008). Durante o evento denominado “Grande Intercâmbio Biótico Americano”, pontes terrestres (Istmo do Panamá) permitiram troca entre as faunas sul e norte americanas, determinando a presença de representantes fósseis de Xenarthra na América do Norte durante o Mioceno e Pleistoceno (Webb, 1991). Atualmente a ordem é representada por animais que habitam América Central, centro sul e sudoeste dos Estados Unidos, México e América do Sul. A característica exclusiva que nomeia o grupo é a presença de vértebras dorso-lombares com articulações acessórias (Xenarthra = xenus, estranho + arthron = articulação). Outra característica é a fusão do sacro aos ossos pélvicos (Paula-Couto, 1979).

Atualmente os xenartros incluem 30 espécies viventes, classificadas em 13 gêneros e 3 linhagens, quase todos endêmicos da América Central e do Sul. Apesar da alta especialização relativa à alimentação, com características bem distintas, têm monofilia amplamente aceita (Emmons, 1990, McKenna & Bell 1997; Desluc *et al.*, 2001; Gaudin, 2004, Vizcaíno & Loughry, 2008). Embora sejam atualmente geograficamente restritos, os Xenarthra extintos foram abrangentes e formaram um dos mais diversificados grupos da América. São reconhecidos atualmente 218 gêneros fósseis (McKenna & Bell, 1997).

A superordem Xenarthra se divide em três grandes grupos, a começar pela Infraordem Cingulata Illiger, 1811 que engloba os tatus (atuais e extintos) e os extintos gliptodontes. A Infraordem Pilosa Flower, 1883 abriga os outros dois grandes grupos, a Subordem Vermilingua Illiger, 1811 *emend.* Gray, 1869, representada pelos tamanduás (atuais e extintos), e a Subordem Folivora Delsuc, Catzeflis, Stanhope e Douzery, 2001, que abrange as preguiças, com gêneros atuais e extintos (Delsuc & Douzery, 2008; Gaudin & McDonald 2008; Vizcaíno & Loughry, 2008; Wilson & Reeder, 1993).

De maneira generalizada as características diagnósticas da Infraordem Pilosa são: cobertura corporal de pelos densa e sistema dentário reduzido, com no máximo 18 dentes cilíndricos ou prismáticos com fórmula 5/4, hipsodontes, sem esmalte, que se diferenciam em forma entre as famílias (Paula Couto, 1979). Outras características são o corpo das vértebras lombares que possuem, verticalmente, um canal vascular que conduz ao canal raquidiano e os membros locomotores dos pilosa possuem estruturas marcantes como o astrágalo que apresenta uma torção para o lado interno e fortes garras nas mãos e nos pés (Paula-Couto, 1979).



## 1.2 Folivora

O termo Folivora foi proposto por Desluc *et al.* (2001), uma vez que os termos anteriormente empregados para a subordem das preguiças – Phyllophaga Owen, 1842 e Tardigrada Latham & Davies, 1795– já eram utilizados para diferentes grupos de invertebrados. Na etimologia o nome Folivora significa "comedor de folhas" apropriado para a denominação dos animais que compõem este táxon, de acordo com Desluc *et al.*, 2001.

As preguiças atuais (Figura 1) são animais de pequeno porte, que pesam menos de 10 kg (Nowak, 1991) e possuem longos membros, corpos curtos e caudas atarracadas, adequadas à postura habitual de cabeça para baixo e ao rotacionamento da cabeça em 90°. Elas se alimentam principalmente de folhas digeridas por fermentação bacteriana em vários canais estomacais. Adaptados ao metabolismo lento, característica do grupo, estes animais movem-se pouco, vagarosamente e permanecem muito tempo em descanso (Emmons, 1990).



Figura 1 – Preguiça atual, *Bradypus variegatus* adulto, do Parque Natural Municipal Chico Mendes. Retirado de Boffy *et al.* (2015).

Os Folivora atuais são representados apenas pelos gêneros *Bradypus* Linnaeus, 1758 (preguiças de três dedos) e *Choloepus* Linnaeus, 1758 (preguiças de dois dedos), pertencentes às famílias Bradypodidae Gray, 1821 e Megalonychidae Gervais, 1855, respectivamente

(Gaudin, 2004; Vizcaíno & Loughry, 2008). Ambos os gêneros possuem hábitos exclusivamente arborícolas e seu ambiente se limita ao dossel de árvores tropicais (Chiarello, 2008).

As preguiças de três dedos englobam quatro espécies, *Bradypus variegatus* Schinz, 1825, com grande distribuição da América Central à América do Sul, *B. tridactylus* Linnaeus, 1758, com ocorrência somente na Amazônia englobando o Brasil, Venezuela, Bolívia e Guianas, e *B. torquatus* Illiger, 1811, endêmica da Mata Atlântica na costa sudeste brasileira. Esta última espécie distribuía-se do norte do Rio de Janeiro até Pernambuco, mas atualmente sobrevive apenas em corredores de Mata Atlântica no sudeste da Bahia, próximo a Ilhéus, sul do Espírito Santo e arredores da cidade do Rio de Janeiro. A espécie mais recentemente descrita, *Bradypus pygmaeus* Anderson & Handley, 2001, é considerada atualmente em risco crítico de extinção, com uma população restrita a uma pequena ilha na costa caribenha do Panamá (Wetzel, 1985; Fonseca *et al.*, 1996; Aguiar & Fonseca, 2008).

As preguiças de dois dedos, gênero *Choloepus*, possuem duas espécies apenas, mas não são consideradas espécies ameaçadas. *C. didactylus* possui grande distribuição do norte da Amazonia e Guianas, ocupando partes mais intactas da floresta tropical. Já *C. hoffmani* apresenta distribuição descontinuada, com populações desde a América Central à costa colombiana (Aguiar & Fonseca, 2008).

Em contraste, o registro fóssil é diversificado e abundante, com ampla distribuição geográfica, comprovado por remanescentes encontrados nas Américas do Norte, Central e Sul. As preguiças terrícolas (Figura 2) são um grupo de grandes herbívoros extintos originados na América do Sul na maior parte do período Cenozóico (Ruez, 2005) e que chegaram à América do Norte através do Istmo do Panamá. Essas preguiças podiam alcançar grandes formas, chegando a cerca de 5000 kg, como no caso do megaterídeo †*Eremotherium laurillardi* (Cartelle, 2000). A partir do que se sabe sobre seus representantes atuais acredita-se que também apresentavam baixo metabolismo, este fato unido ao grande tamanho corporal, sugere que esses animais eram quadrúpedes e lentos. Entretanto, diversos estudos verificaram a existência de variados hábitos de vida (McDonald & De Iuliis, 2008; Pujos *et al.*, 2012).



Figura 2: †*Lestodon* (Mylodontidae). Paleoarte de Jorge Blanco, retirado de Forasiepi *et al.* (2007)

Atualmente são reconhecidas quatro famílias constituídas por representantes fósseis: †Megatheriidae Gray, 1821; †Nothrotheriidae Ameghino, 1920; Megalonychidae Gervais, 1855 e †Mylodontidae (Gill, 1872) Ameghino, 1889 (McKenna & Bell, 1997; Gaudin, 2004; Viscaino & Loughry, 2008; McDonald & De Iuliis, 2008; De Iuliis *et al.*, 2011). Destas, Megalonychidae engloba formas terrícolas, extintas, e um representante atual arborícola, *Choloepus*.

### 1.2.1 Megatheriidae

Os megaterídeos constituem as maiores preguiças extintas, e chegaram a ser comparadas aos proboscídeos em termos de massa corporal (Paula Couto, 1953; McDonald & De Iuliis, 2008). Possuem dentição bilofodonte, sem dentes anteriores modificados em caniniformes. Todos os dentes são quadrados, com cristas transversais paralelas. As cristas complementares nos dentes superiores e inferiores se ligam durante a oclusão. O côndilo mandibular está posicionado acima da raiz dentária (McDonald & De Iuliis, 2008; Gaudin, 2004). Para características de pós-crânio pode-se citar o úmero, que não possui forâmen enterpicondilar, além do fato da ulna distal possuir um processo estilóide, mas entre esta e o cuneiforme apresenta-se uma falha. No fêmur, o côndilo medial compartilha uma face articular contínua com a face patelar, entretanto o côndilo lateral é distinto, exceto em †*Megathericulus* (basal) no qual eles são contínuos (McDonald & De Iuliis, 2008; De Iuliis *et al.*, 2008). A tíbia e a fíbula tendem a se fundir nos megatérios, mas não em outras preguiças. Os pés são rotacionados e o quinto metatarsal é achatado. O calcâneo possui uma ossificação secundária na tuberosidade calcânea que aumenta o comprimento funcional do mesmo e, assim, a alavanca de comprimento do músculo gastrocnêmio (McDonald & De Iuliis, 2008).

O gênero †*Megatherium* Cuvier, 1798 apresenta afinidades no crânio, mandíbulas e dentes com os tamanduás e preguiças, a escápula com as preguiças atuais e a coluna vertebral aos tamanduás (Paula-Couto, 1953; Paula-Couto, 1979). Peter Lund foi o primeiro a mencionar restos de †*Megatherium* no Brasil com base em fragmentos fósseis encontrados em depósitos pleistocênicos das cavernas do vale do Rio das Velhas em 1833. Lund descreveu estes fragmentos como †*Megatherium laurillardii*, mais tarde o animal foi reclassificado no gênero †*Eremotherium* Spillmann, 1948 (Paula Couto, 1953; Paula Couto, 1979).

### 1.2.2 Mylodontidae

A família Mylodontidae apresenta ampla distribuição geográfica e grande diversidade anatômica. A maior parte da evolução dos milodontídeos ocorreu na América do Sul durante o Neógeno, com uma expansão modesta na América do Norte durante o Mioceno tardio e, novamente, no Plioceno, estabelecendo-se ali ao fim do Pleistoceno (McAfee, 2009; Morgan,

2005). O gênero †*Glossotherium* Owen, 1840 apresentou ampla distribuição geográfica durante o Pleistoceno superior na América do Sul.

Atualmente duas maiores subdivisões dentro da família Mylodontidae são reconhecidas, as subfamílias: Mylodontinae Gill, 1872 e Scelidotheriinae Ameghino, 1904. Entretanto, algumas formas basais representadas por †*Pseudopreotherium* e †*Acremylodon* constituem um subconjunto distinto no qual o relacionamento filogenético com outros milodontes não está bem compreendido até o momento (McDonald & De Iuliis, 2008). Os milodontídeos são considerados o único táxon dentre as preguiças que possui adaptações ao pasto (McDonald & De Iuliis, 2008). Paula Couto (1979) descreve para o grupo dentes prismáticos de seção transversal arredondada, oval, elíptica ou triangular com o último inferior bilobulado. McDonald & De Iuliis (2008) apontam que o formato lobulado com superfície oclusal plana seria característico do grupo, em vez de faces bilobuladas observadas nos outros grupos. Entretanto nas formas basais os únicos dentes lobulados seriam os últimos na série dental. Quando presente, o primeiro molar é um caniniforme modificado e separado dos demais por um grande diastema. O último molar inferior é maior que os anteriores e bilobulado (Paula Couto, 1979; McDonald & De Iuliis, 2008).

Nos milodontes primitivos com lofos transversos, o côndilo é posicionado acima do plano oclusal, mas as formas mais derivadas apresentam faces oclusares planas e o côndilo é menor. A sínfise mandibular forma um bico longo e estreito em scelidoterios e milodontes primitivos, mas é geralmente curto e largo nos milodontes mais derivados (McDonald & De Iuliis, 2008).

Com relação ao pós-crânio, os membros locomotores são curtos e robustos, o fêmur alargado e alongado, a tíbia e fíbula curtas e as facetas articulares inferiores para o calcâneo unidas ou separadas pelo *sulcus talis* (Paula Couto, 1979).

### 1.2.3 Megalonychidae

São caracterizados por apresentar dentes molariformes prismáticos, quadrados ou ovalados com contorno elíptico, variável entre os gêneros, com cristas subparalelas pouco variáveis entre si (Paula Couto, 1979; Gaudin, 2004). Apresentam modificações dos dentes ântero-superiores e inferiores em caniniformes e incisivos e são separados dos molariformes por um diastema, sendo esta última característica ausente em algumas formas (Paula Couto,



1953; Paula Couto, 1979; McDonald & De Iuliis, 2008). Para McDonald & De Iuliis (2008) o grupo apresenta o canino superior sempre posicionado na extremidade anterior da maxila, adjacente ao contato com o pré-maxilar, apesar da morfologia deste caniniforme ser variável entre os gêneros (McDonald & De Iuliis, 2008).

O crânio tende para um formato globoso ou relativamente alongado. A mandíbula se apresenta moderadamente alongada com a região da sínfise alongada anteriormente. No pós-crânio, apresenta o pescoço longo e um sacro curto formado pela fusão de cinco a seis vértebras (Paula Couto, 1979).

Os membros locomotores são um tanto delgados, o úmero normalmente apresenta o forâmen entepicondilar e a mão é pentadáctila com garras longas e comprimidas lateralmente. O fêmur desses animais mostra terceiro trocânter pequeno, posicionado medialmente na diáfise para a maioria das formas, e as faces articulares de ambos côndilos distais são separadas da face patelar. O pé se apresenta, minimamente, tridáctilo, com a garra do dedo três maior que as dos outros (Paula Couto 1979; McDonald & De Iuliis, 2008).

Apenas Megalonychidae não apresenta membros que exibam a rotação pedolateral dos pés, sendo mais plantígrados, e tampouco as modificações relacionadas dos ossos tarsais e metatarsais. Está ausente a tróclea medial do astrágalo e a tuberosidade do calcâneo é alargada como resultado de uma expansão médio-lateral (Gaudin, 2004; McDonald & De Iuliis, 2008).

A família Megalonychidae ainda possui representantes atuais, duas espécies do gênero *Choloepus*, de hábito arborícola e boas nadadoras (Reis *et al.*, 2006; Chiarello, 2008).

#### 1.2.4 Nothrotheriidae

Os notroterídeos lembram os megaterídeos em sua morfologia dentária, exceto por apresentarem dentes posteriores mais retangulares e os primeiros dentes superiores e inferiores reduzidos (Gaudin, 2004). Possuem o crânio estreito e alongado. O grupo, em suas formas mais primitivas, possuía os dentes mais anteriores, superiores e inferiores, modificados em caniniformes. Nas formas mais derivadas, como em †*Nothrotherium*, estes dentes foram perdidos restando apenas quatro molariformes superiores e três inferiores. Os molariformes são quadrados e bilofodontes, exibindo um sulco característico no comprimento do dente nas faces labial e lingual (McDonald & De Iuliis, 2008). Nas mãos, o ungueal do segundo dígito é achatado e semicircular em seção transversal, enquanto todos os outros ungueais são mais altos

e triangulares. Os pés são rotacionados para posição pedolateral, porém o desenvolvimento do processo odontóide dos astrágalos não é tão modificado quanto nos megatérios e milodontes. Apenas a porção caudal do calcâneo entra em contato com o solo, dando aos pés uma aparência arcada (McDonald & De Iuliis, 2008).

### 1.3 Estudos de morfologia encefálica

A paleoneurologia é a interface entre neurologia e paleontologia, sendo o estudo evolutivo do próprio encéfalo (Jerison, 1973; Buchholtz & Seyfarth, 2001). Durante muito tempo o assunto era estudado através de anatomia comparada, onde pesquisadores usavam o tecido mole das diversas ordens de animais e os comparavam afim de sugerir sequências de “novidades evolutivas” através do tempo (Buchholtz & Seyfarth, 2001).

A paleoneurologia se fortaleceu através das pesquisas de Tilly Edinger (1897-1967). A autora conectou as áreas de estudo da anatomia comparada com a paleontologia, através dos estudos estratigráficos, criando assim a paleoneurologia moderna (Buchholtz & Seyfarth, 2001).

Outro importante passo na área foi feito através de Jerison (1973; 1976; 1982; 1983; 1985; 1991), que objetivamente passou a aplicar métodos de análise quantitativa no estudo evolutivo da inteligência. O autor compara o volume do molde encefálico com a massa corporal dos animais para assim definir o que seria o “grau de inteligência” dos mesmos, definindo a metodologia como “grau de encefalização”.

O advento das técnicas radiológicas levou a avanços no campo da paleoneurologia e permitiu uma abordagem mais ampla em vertebrados extintos, o que possibilitou melhores inferências sobre seus hábitos de vida (Carvalho, 2007). Rogers (2005) comparou a morfologia do encéfalo de †*Allosaurus* com animais atuais na tentativa de entender e reconstruir o comportamento de espécies extintas, assim como Witmer & Ridgely (2008) que, com este tipo de pesquisa, conseguiram entender melhor as capacidades olfativas de *Tyrannosaurus rex* permitindo tecer conclusões sobre seus hábitos de vida. Macrini (2006) estudou uma série de monotremados através de seu endocrânio; Macrini *et al.* (2007 a, b, c) publicou uma série de estudos sobre anatomia, hábitos, filogenia de diversos animais. Silcox *et al.* (2009) descreveu o endocrânio de um diminuto primata extinto. Maria *et al.* (2010) inferiu, a partir de um estudo relativo aos seios nasais e paranasais, os hábitos terrestres do crocodilo *Mariliasuchus amarali*, diferindo dos representantes atuais de crocodilos cujos hábitos são semi-aquáticos. Amaral *et al.* (2010) confirmou hábitos semiaquáticos em um crocodilo gavialídeo, realizando um estudo

baseado em pneumatizações craniais do animal. Rodrigues (2011), descreveu e teceu comentários sobre possível evolução do endocrânio de um cynodonte. Dozo & Martinez (2015) descreveram o endocrânio de *Rhynchippus equinus*. Tambusso & Fariña (2015a, b) descreveram o endocrânio de cingulados extintos e teceram comentários a respeito do quociente de encefalização para Xenarthra.

Este tipo de abordagem auxilia o entendimento da evolução encefálica dos Folívora e ajuda a compreender se o endocrânio responde às pressões adaptativas (Jerison, 1976). Em adição, torna possível o entendimento da relação entre a diversificação e a alteração de hábitos dos Folívora, observável nas estruturas encefálicas.

Jerison (1973) pressupõe que a evolução do encéfalo, além de estar associada a modificações na caixa craniana, está ligada a muitos aspectos da fisiologia comportamental e envolve o controle para adaptações motoras e o aumento da acuidade sensorial. Dada a correlação entre estrutura e função do encéfalo, as capacidades funcionais e comportamentais podem ser inferidas através da análise da morfologia encefálica e seu volume observáveis nos moldes endocranianos de fósseis (Jerison, 1973).

#### **1.4 Arquitetura do Encéfalo de Mamíferos**

O encéfalo dos vertebrados é responsável por transmitir, rejeitar e armazenar informações além de transformar e adaptar essa informação em respostas sensoriais (Hildebrand & Goslow, 2006). Quando o tubo neural se forma, o encéfalo se expande em três partes (Figura 3): prosencéfalo (rostral), mesencéfalo (intermediário) e rombencéfalo (caudal). Outra divisão didática do encéfalo é feita em três regiões, o tronco encefálico, cerebelo e cérebro (Romer & Parsons, 1985; Hildebrand & Goslow, 2006).

Posteriormente o prosencéfalo se divide em telencéfalo (rostral) e diencéfalo (caudal). Já o rombencéfalo se divide em metencéfalo (rostral) e mielencéfalo (caudal) (Romer & Parsons, 1985; Hildebrand & Goslow, 2006). Na parte rostral, o metencéfalo forma o cerebelo, que coordena atividades motoras reflexas como a manutenção da postura e controle motor fino (Pough *et al.*, 2008; Hildebrand & Goslow, 2006; Butler & Hodos, 2005).

A cobertura dorsal do mesencéfalo é denominada teto. Nos mamíferos auxilia na localização espacial dos objetos através dos colículos rostrais. Posteriormente, se apresentam os colículos caudais que, acredita-se, estarem envolvidos com a coordenação dos reflexos auditivos. Os colículos formam as projeções chamadas corpos quadrigêmeos (Hildebrand &



Goslow, 2008). Estas estruturas não são passíveis de visualização nos biomodelos aqui gerados uma vez que eles estariam cobertas pelas estruturas do telencéfalo e diencéfalo.

A parte rostral do prosencéfalo origina o telencéfalo através de expansões das paredes laterais que formam os hemisférios cerebrais (o cérebro bilateralmente dividido). A parte caudal do prosencéfalo dá origem ao diencéfalo, onde se encontram o epitálamo, tálamo e hipotálamo (sistema límbico). O diencéfalo apresenta uma evaginação ventral que origina a hipófise, um órgão endócrino. O hipotálamo liga o sistema nervoso ao sistema endócrino e controla a secreção de hormônios hipofisários.

Nos vertebrados, o telencéfalo tornou-se maior, sendo que nos mamíferos o neocórtex é o local primário de integração sensorial e controle nervoso. O telencéfalo é dividido em hemisférios e estes são divididos topograficamente nos lobos frontais, lobos parietais, lobos temporais (laterais) e lobos occipitais (Hildebrand & Goslow, 2006; Butler & Hodos, 2005).

Na extremidade rostral de cada hemisfério encontram-se os bulbos olfatórios. O par de bulbos olfatórios é formado por evaginações do telencéfalo durante o desenvolvimento, no caso dos mamíferos (Butler & Hodos, 2005). Os bulbos olfatórios transmitem informações olfativas ao pálido olfativo via tratos olfatórios. O tamanho dos bulbos olfatórios em relação ao encéfalo vai variar de acordo com a importância do olfato na vida do animal (Hildebrand & Goslow, 2006; Jerison, 1973).

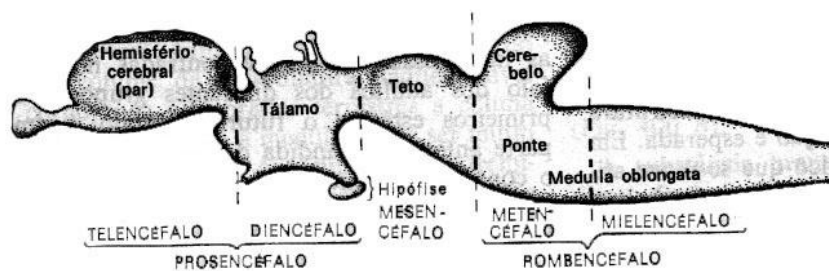


Figura 3: Divisões do tubo neural. Modificado de Romer & Parsons (1985).

A morfologia do encéfalo dos mamíferos é extremamente conservadora, diferenciando-se em poucas estruturas, variando mais em relação ao tamanho do que em relação à posição (Hildebrand & Goslow, 2006; Butler & Hodos, 2005). No grupo, o neocórtex cresceu em volume relativo frente aos demais vertebrados. Uma estratégia evolutiva para o aumento do total da área superficial do córtex foram as convoluções, representadas por sulcos profundos e giros, que fazem com que atinja uma máxima superfície em um menor volume. Uma maior

área de córtex indica um maior número de corpos celulares e sinapses, logo a inteligência é efeito do tamanho absoluto do encéfalo, de seu tamanho relativo e do número de convoluções. Observa-se que o córtex cerebral é mais liso em mamíferos mais primitivos e se torna maior e convoluto, com giros e sulcos em formas mais derivadas (Hildebrand & Goslow, 2006; Butler & Hodos, 2005).

Tabela 1: Nervos Cranianos (Romer & Parsons, 1985; Butler & Hodos, 2005; Hildebrand & Goslow, 2008)

Nervos Cranianos	Número	Inervação
Olfatório	I	Epitélio olfatório
Óptico	II	Retina
Óculomotor	III	Músculos intrínsecos e extrínsecos do olho
TrocLEAR	IV	Inerva músculos extrínsecos do olho.
Trigêmeo	V (V1, V2, V3)	Na maioria dos vertebrados possui três ramificações nervosas chamadas nervo oftálmico (V1), nervo maxilar (V2) e nervo mandibular (V3).
Abducente	VI	Inerva músculos extrínsecos do olho.
Facial	VII	Papilas gustativas; músculos faciais; glândulas salivares e lacrimais.
Vestíbulo-coclear	VIII	Cóclea e órgãos vestibulares
Glossofaríngeo	IX	Papilas gustativas, glândulas salivares, faringe
Vago	X	Papilas gustativas, vísceras do tórax e abdomen; laringe e faringe
Acessório	XI	Músculos do pescoço e laringe
Hipoglosso	XII	Língua

Com relação aos nervos cranianos, tradicionalmente são reconhecidos 12 (Tabela 1) que respondem pela transmissão de informações sensoriais e motoras e foram denominados, de acordo com sua posição, por números romanos de I a XII (Butler & Hodos, 2005). Todos os encéfalos aqui descritos apresentam os nervos cranianos na quantidade e disposição padrão para todos os mamíferos (Figura 4).

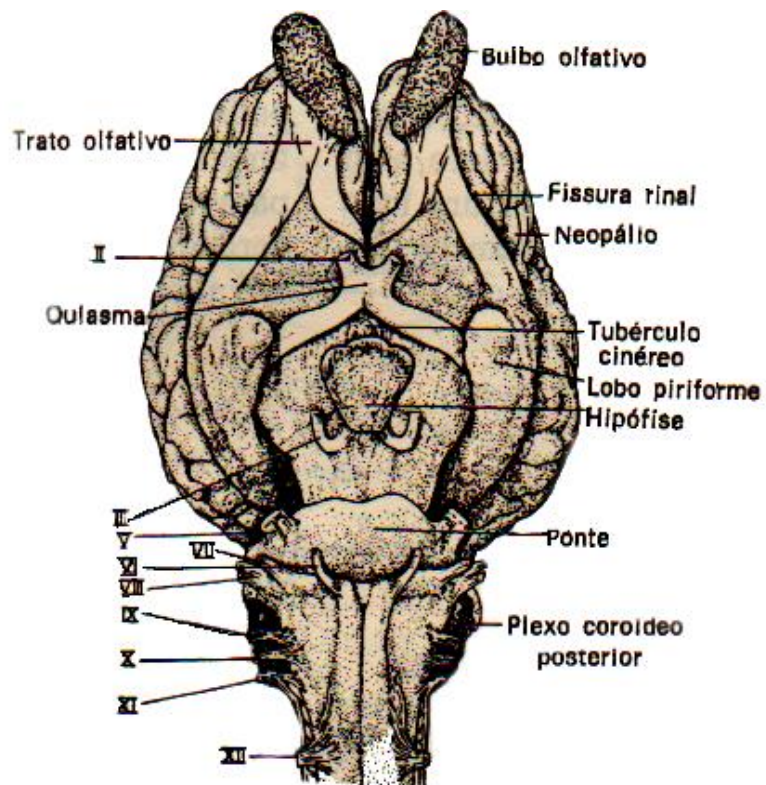


Figura 4: Encéfalo em vista ventral com disposição dos nervos cranianos. Modificado de Romer & Parsons (1985).

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivos gerais**

Comparar a morfologia interna do crânio de preguiças arborícolas e terrícolas, a partir de biomodelos tridimensionais, no sentido de identificar possíveis alterações morfológicas de estruturas encefálicas relacionadas aos diferentes hábitos de linhagens extintas e atuais.

### **2.2 Objetivos específicos**

- Registrar a variação morfológicas entre os táxons estudados a partir dos biomodelos tridimensionais reconstruídos.
- Comparar as diferenças morfológicas entre as espécies fósseis e as atuais
- Interpretar a variação morfológica dos encéfalos em relação à filogenia mais aceita atualmente para Folivora.
- Inferir hábitos de vida dos táxons extintos a partir da comparação morfológica entre biomodelos tridimensionais atuais e fósseis.

### **3 METODOLOGIA**

#### **3.1 Material analisado e Tomografia**

O material analisado neste trabalho (Tabela 2) consiste em crânios de Folívora recentes e fósseis, assim como exemplares de Cingulata e Vermilingua atuais para comparação. Para os exemplares fósseis foram selecionados os crânios disponíveis no Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ) assim como exemplares da Companhia de Pesquisa e Recursos Minerais (CPRM). Os exemplares de espécies atuais pertencem à coleção de Mastozoologia do MN/UFRJ. O material foi fotografado com câmera *Canon EOS 7D*, com lentes *EF-S 18, 135mm*, para exemplares maiores, e lentes *Canon macro EF-S 60 mm* para os exemplares menores (Figuras 5 a 16).

Tabela 2: Exemplares examinados

<b>Ordem</b>	<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>Tombo</b>	<b>Procedência</b>
Folívora	Bradypodidae	<i>Bradypus tridactylus</i>	MN 3047	Mastozoologia MN-UFRJ
Folívora	Bradypodidae	<i>Bradypus variegatus</i>	MN7609	Mastozoologia MN-UFRJ
Folívora	Bradypodidae	<i>Bradypus torquatus</i>	MN 10981	Mastozoologia MN-UFRJ
Folívora	Megalonychida	<i>Choloepus didactylus</i>	MN 5039	Mastozoologia MN-UFRJ
Folívora	Megalonychidae	<i>Choloepus hoffmanni</i>	MN 7577	Mastozoologia MN-UFRJ
Folívora	†Mylodontidae	† <i>Glossotherium robustum</i>	MN 3944-V	Paleovertebrados MN-UFRJ
Folívora	†Megatheriidae	† <i>Eremotherium laurillardi</i>	MN 2225-V	Paleovertebrados MN-UFRJ
Folívora	†Megatheriidae	† <i>Eremotherium laurillardi</i>	MN 422-V	Paleovertebrados MN-UFRJ
Folívora	†Nothrotheriidae	† <i>Nothrotherium maquinense</i>	LP 79	CPRM
Folívora	†Mylodontidae	† <i>Valgipes bucklandi</i>	LP 54	CPRM
Folívora	†Mylodontidae	† <i>Valgipes bucklandi</i>	LP 55	CPRM
Folívora	†Mylodontidae	† <i>Valgipes bucklandi</i>	TC 132	CPRM
Cingulata	Dasypodidae	<i>Priodontes maximus</i>	MN 24093	Mastozoologia MN-UFRJ
Cingulata	Dasypodidae	<i>Cabassous tatouay</i>	MN 1854	Mastozoologia MN-UFRJ
Cingulata	Dasypodidae	<i>Tolypeutes tricinctus</i>	MN 23992	Mastozoologia MN-UFRJ
Vermilingua	Mymercophagidae	<i>Mymercophaga tridactyla</i>	MN 23947	Mastozoologia MN-UFRJ
Vermilingua	Mymercophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>	MN 23953	Mastozoologia MN-UFRJ
Vermilingua	Cyclopedidae	<i>Cyclopes didactylus</i>	MN 23967	Mastozoologia MN-UFRJ

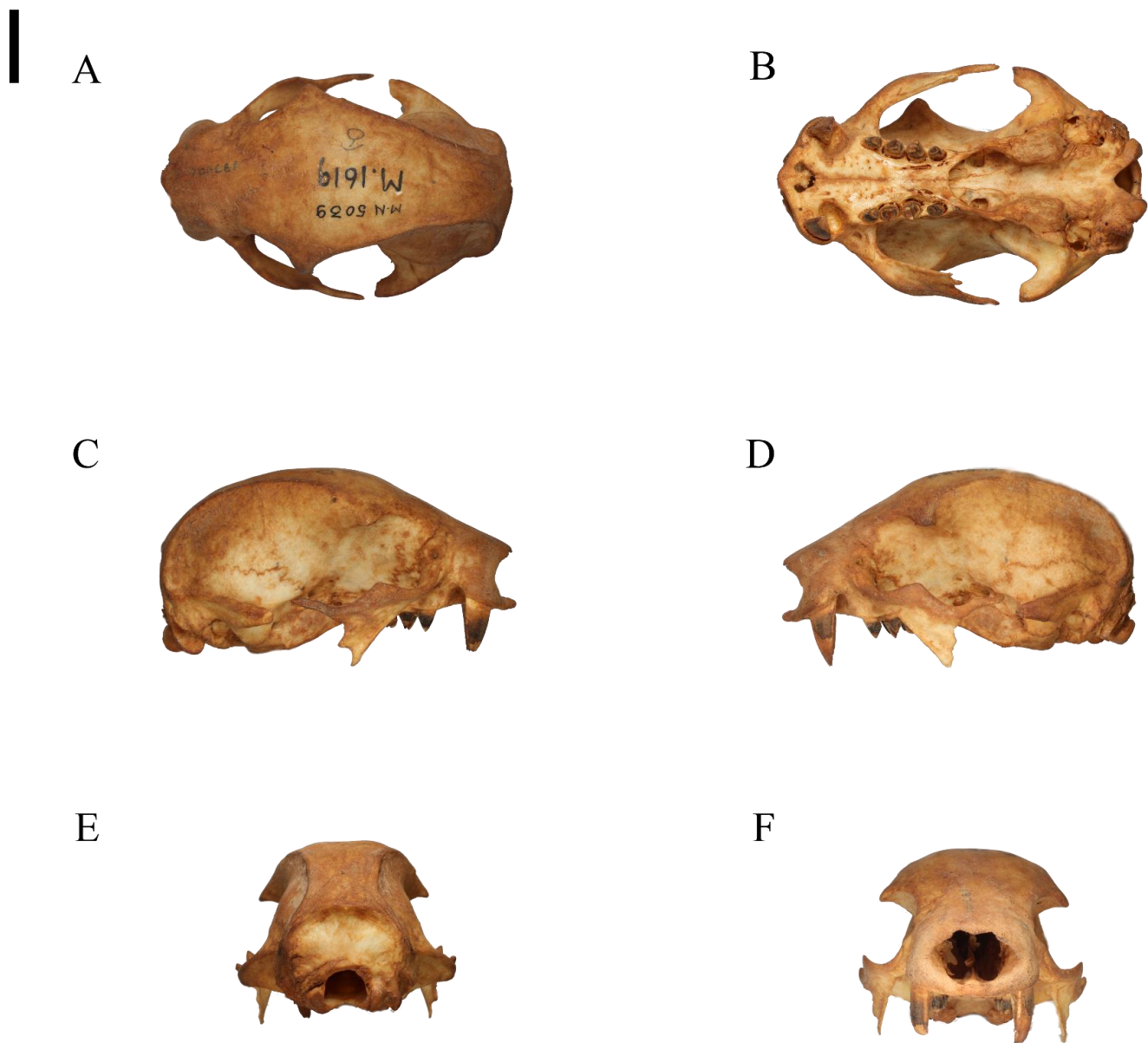


Figura 5: MN 5039 *Choloepus didactylus*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm

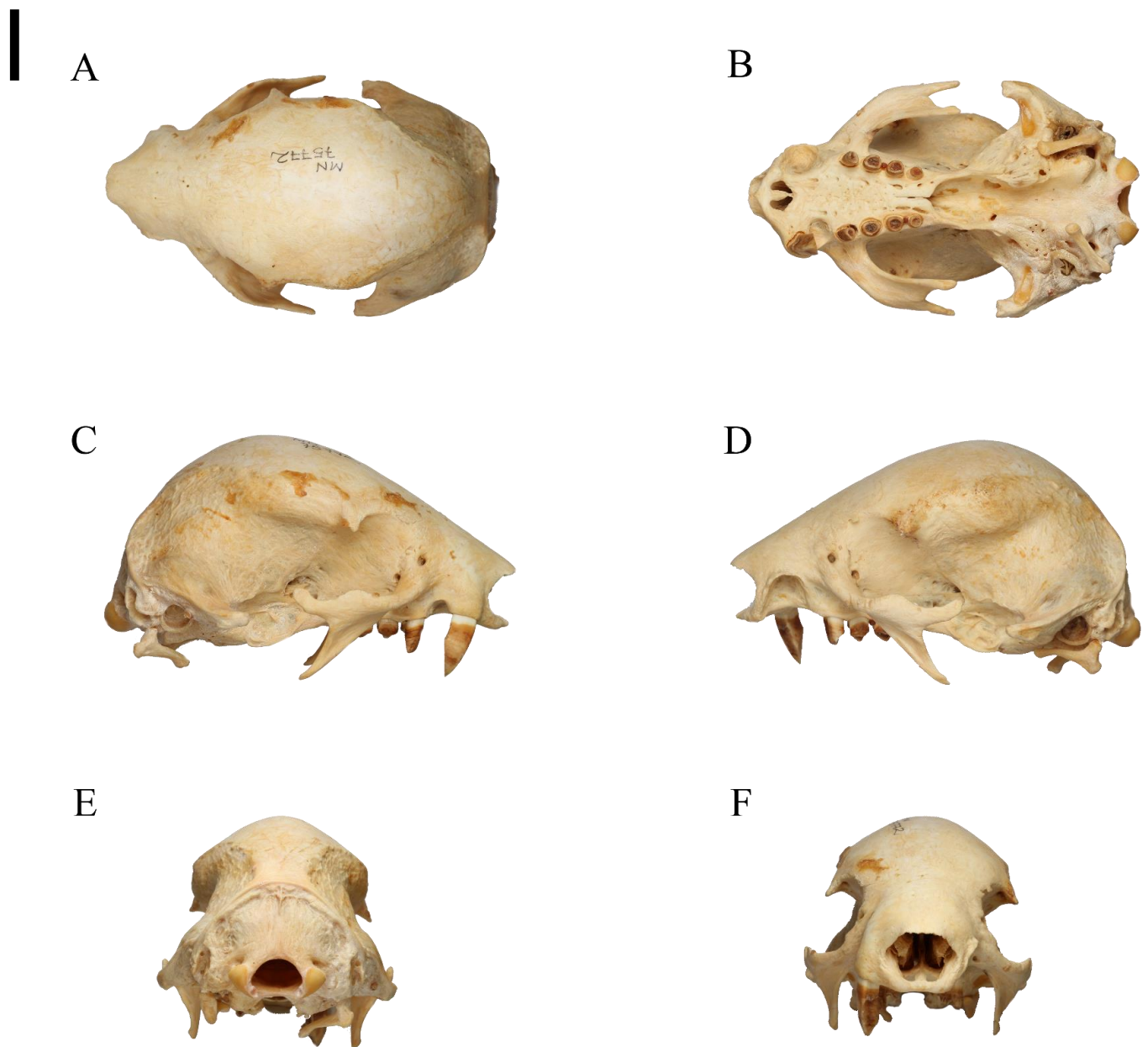


Figura 6: MN 75772 *Choloepus hoffmani*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm.

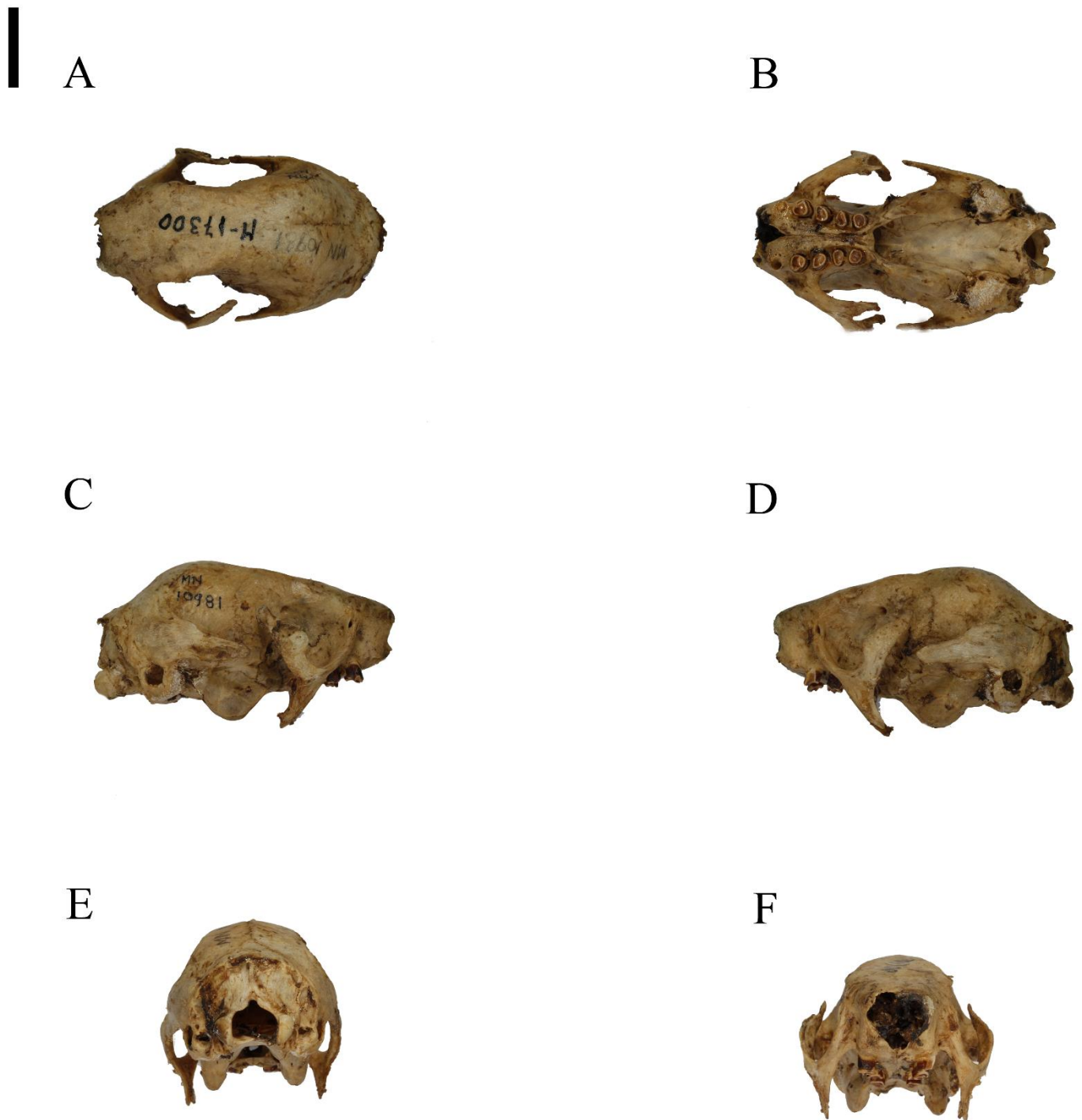


Figura 7: MN 10981 *Bradypus torquatus*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm.



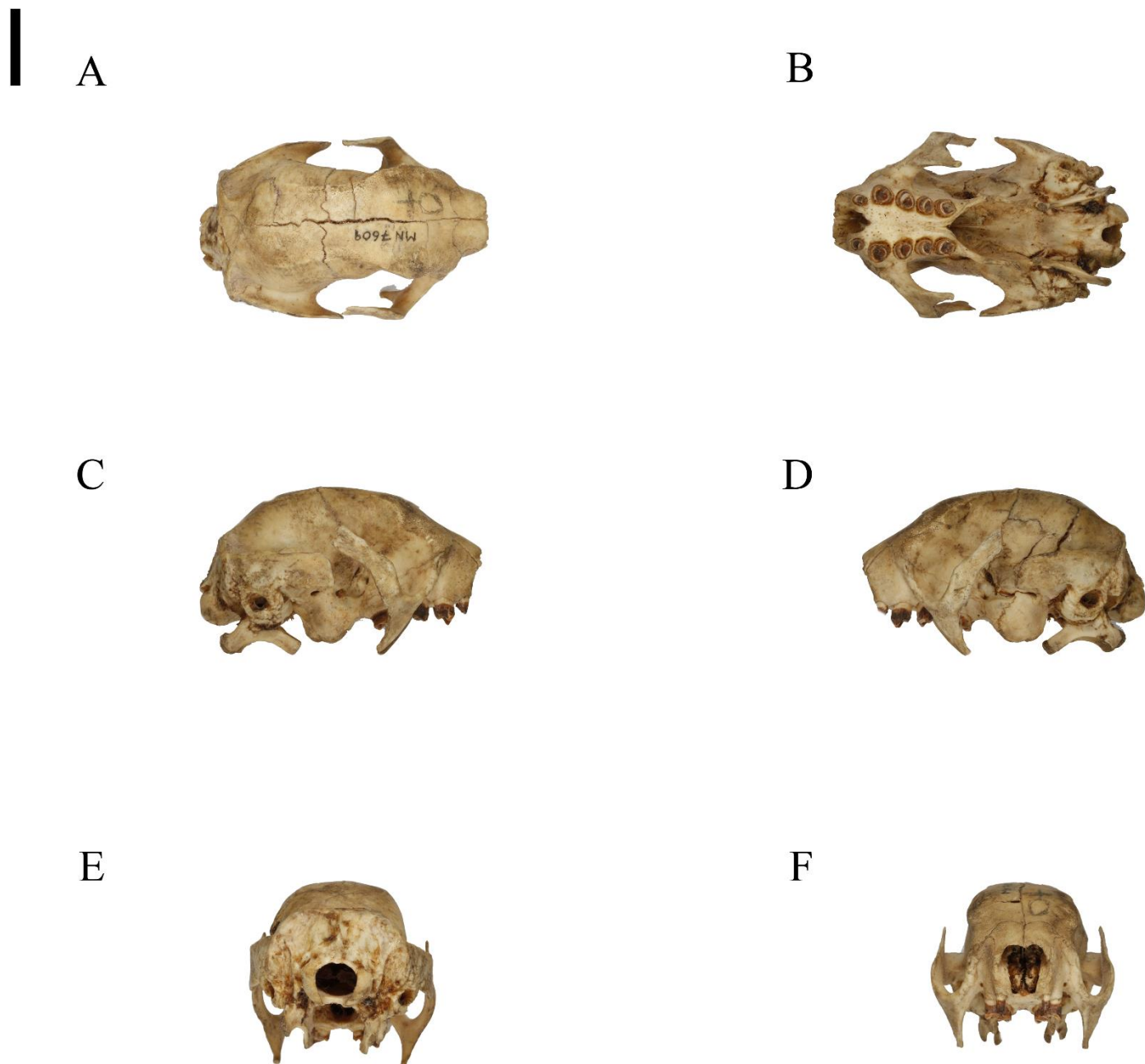


Figura 8: MN 7609 *Bradypus variegatus*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm.

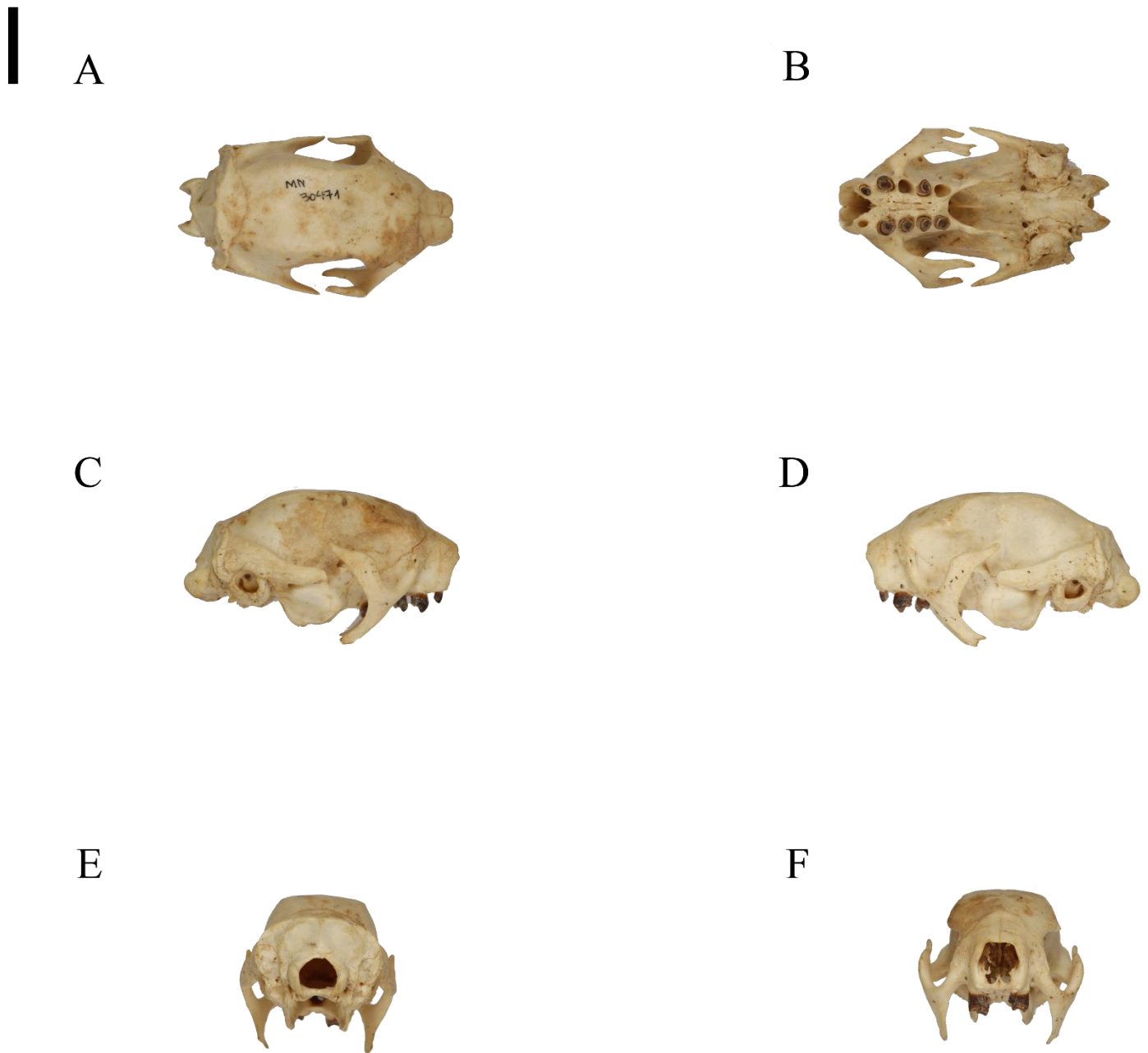


Figura 9: MN 30471 *Bradypus tridactylus*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 2 cm.

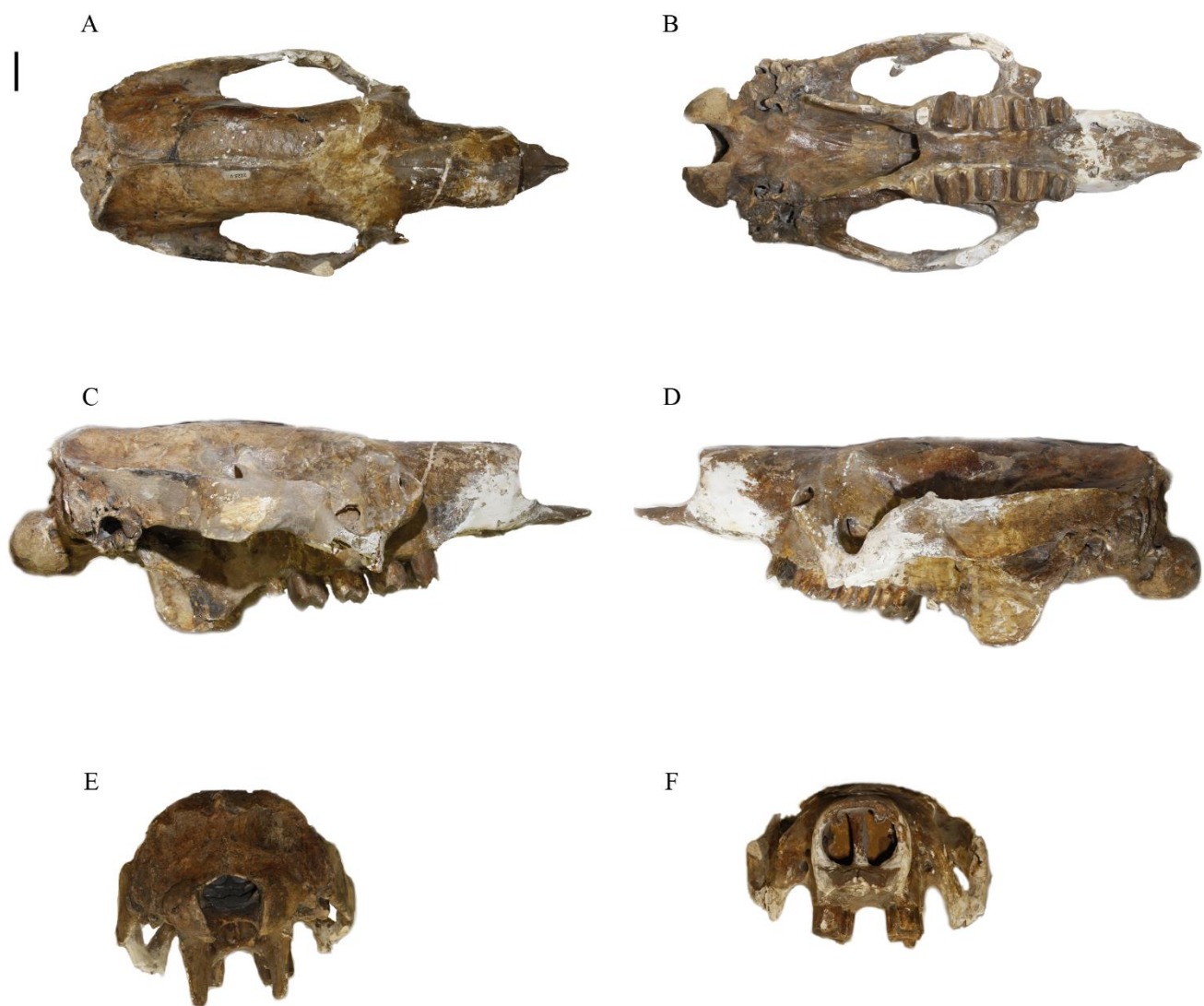


Figura 10: MN 2225-V †*Eremotherium laurillardi*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.

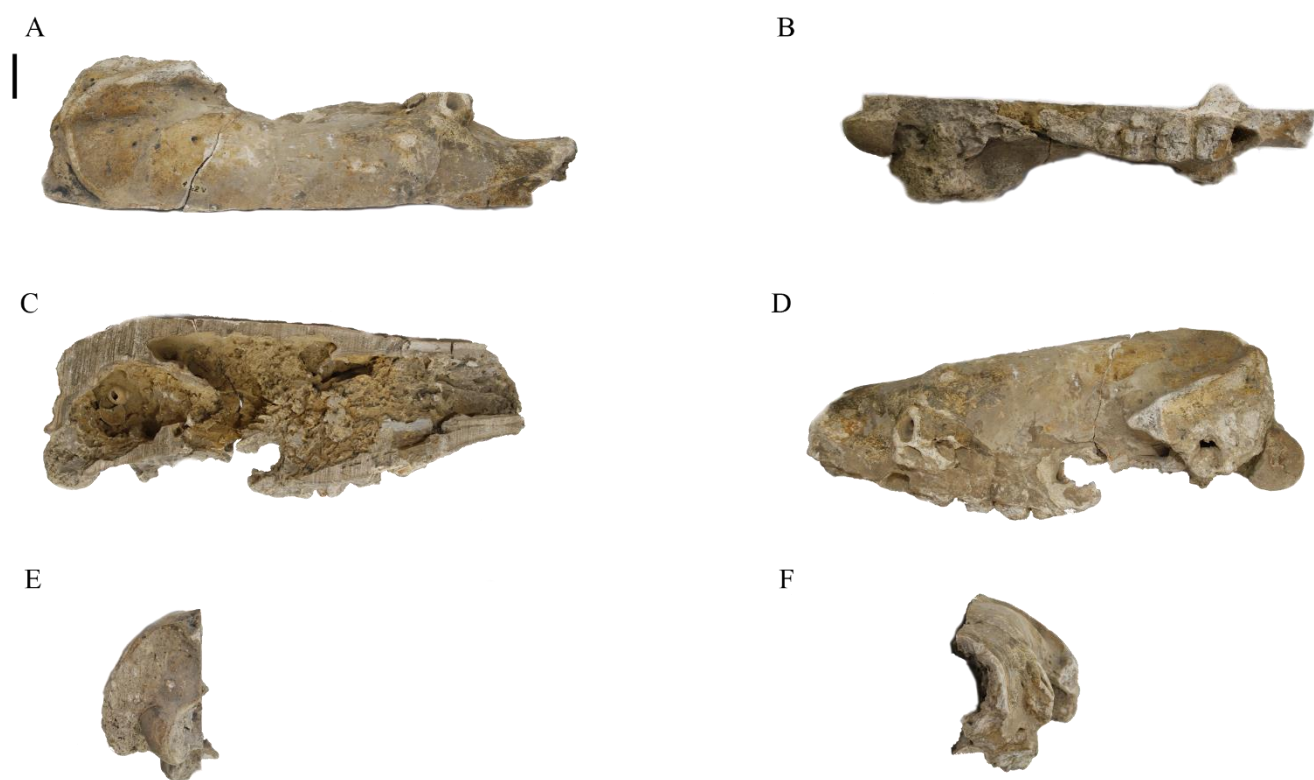


Figura 11: MN 422-V †*Eremotherium laurillardii*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.

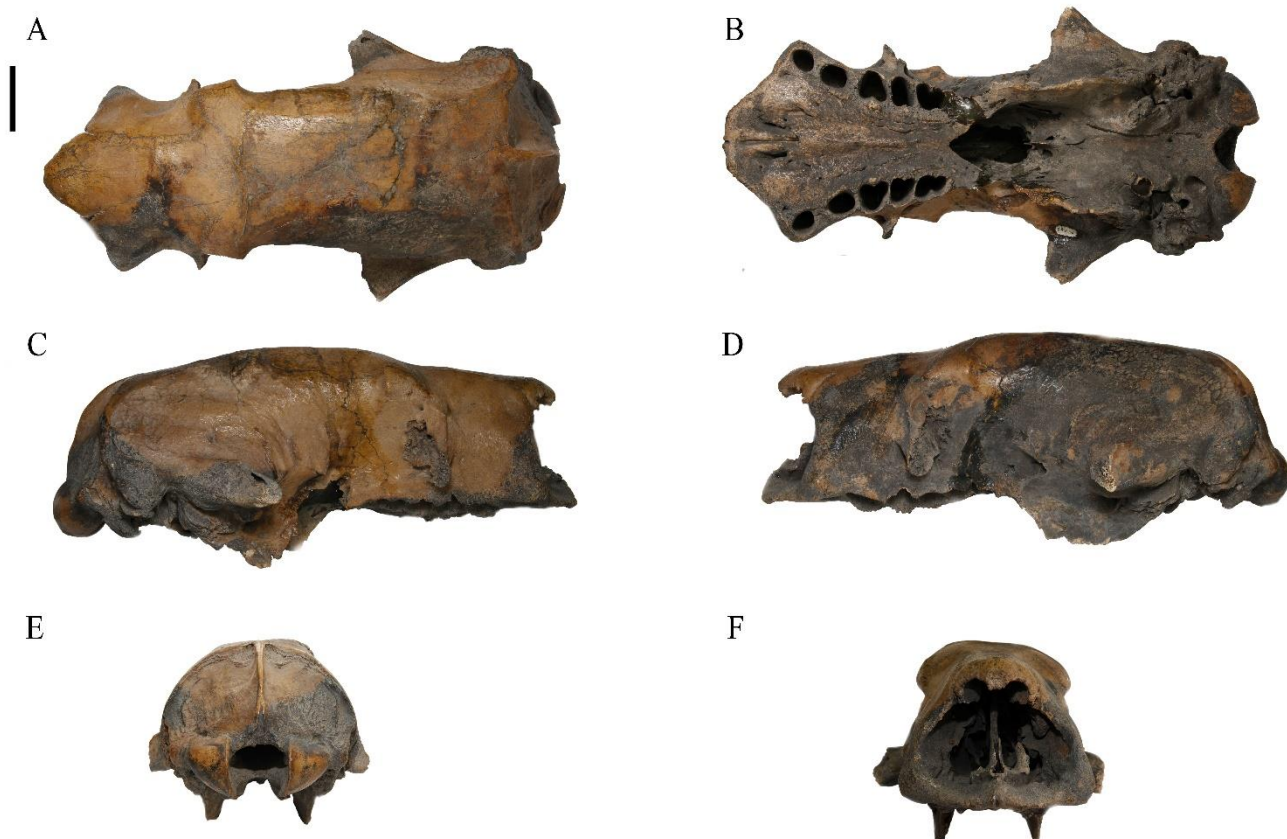


Figura 12: MN 3944-V †*Glossotherium robustum*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm

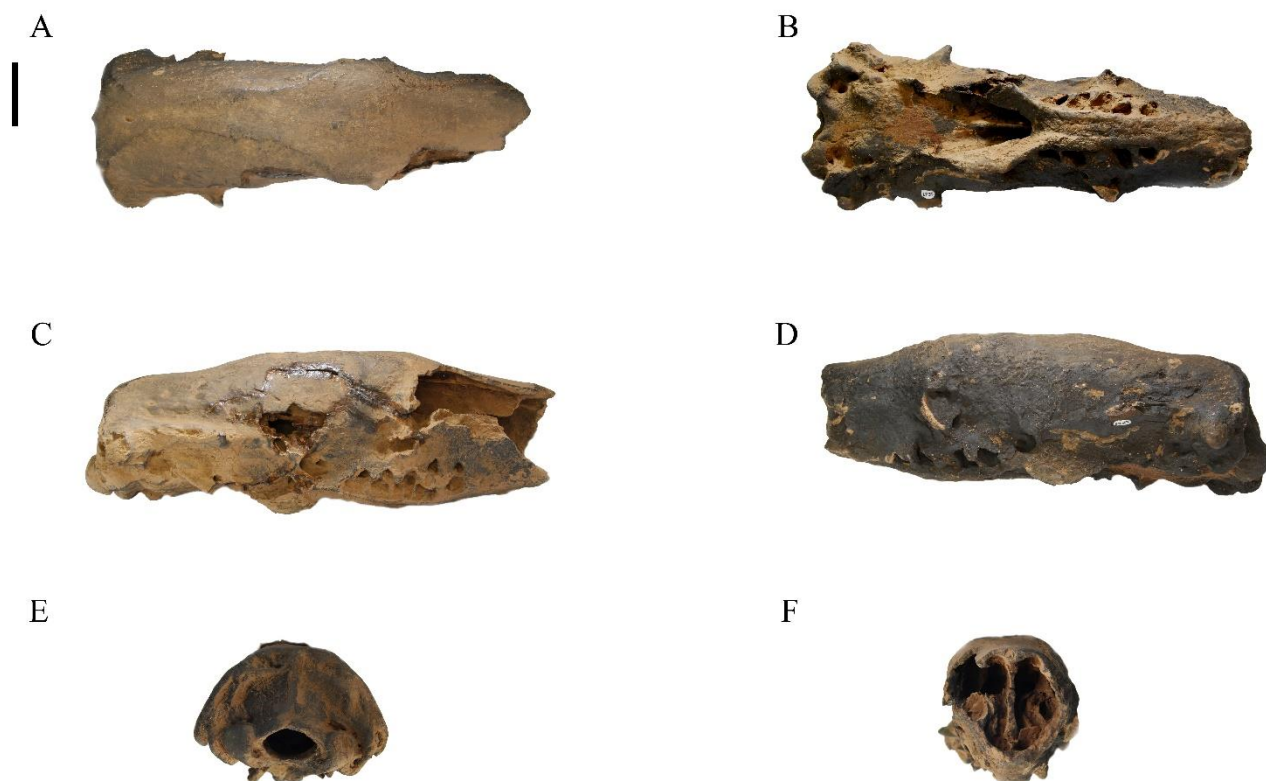


Figura 13: LP 55 †*Valgipes bucklandi*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.



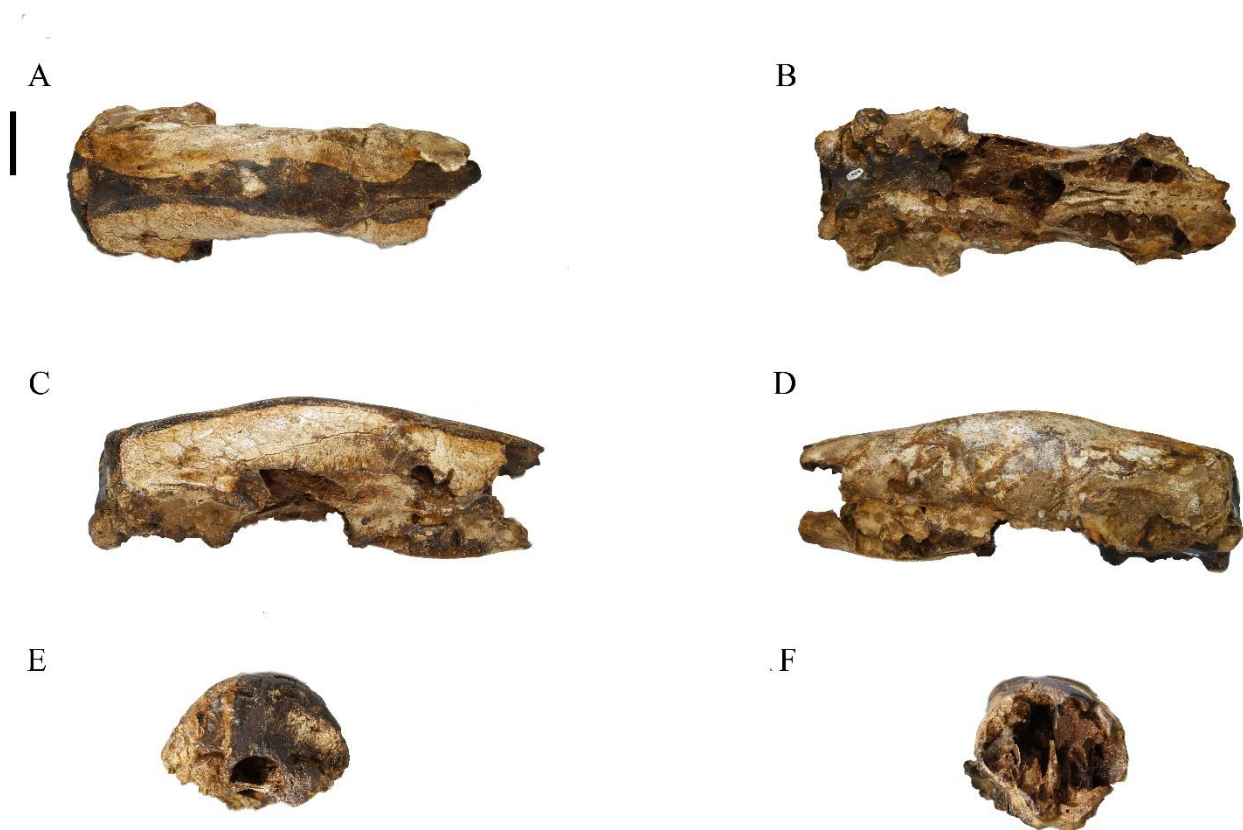


Figura 14: LP 54 †*Valgipes bucklandi*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.

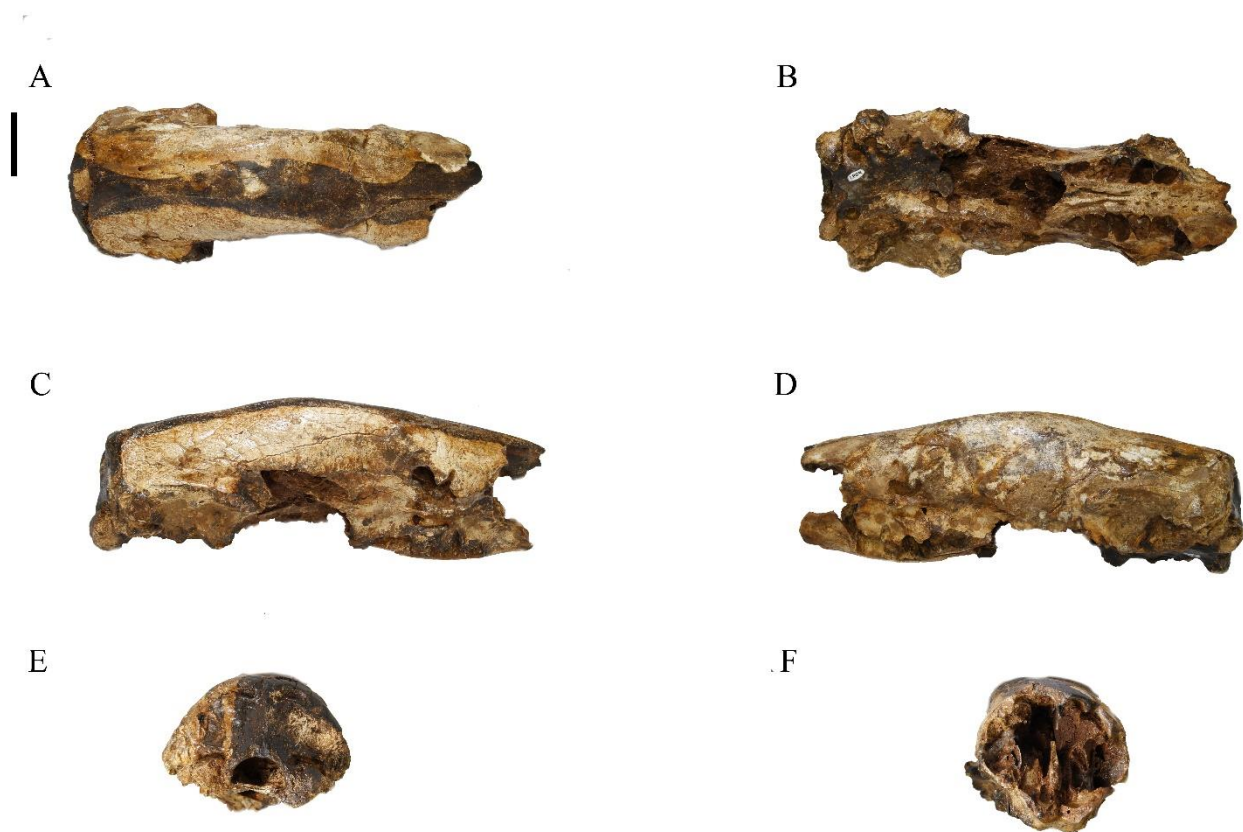


Figura 15: TC 132 †*Valgipes bucklandi*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.



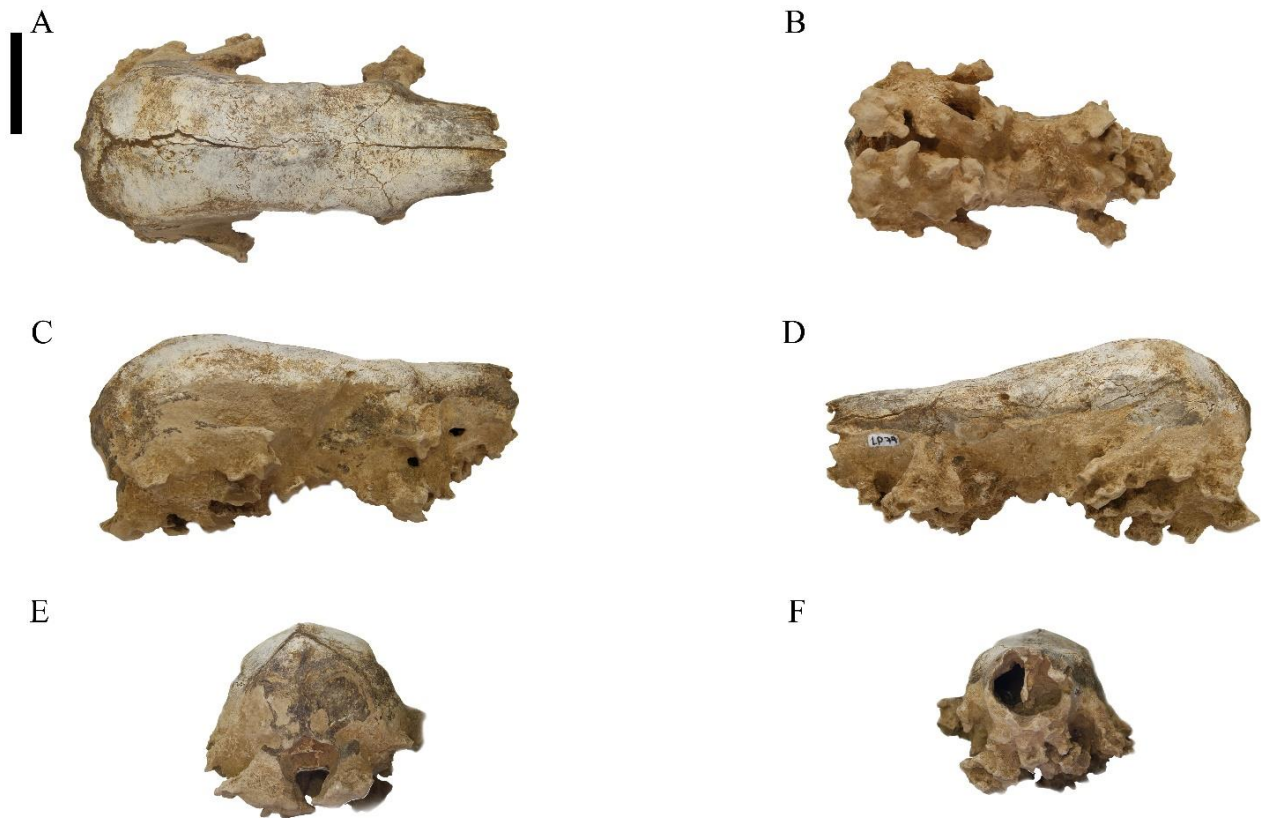


Figura 16: LP 79 †*Nothrotherium maquinense*. A- Vista dorsal; B- Vista ventral; C- Vista lateral direita; D- Vista lateral esquerda ; E- Vista caudal; F- Vista frontal. Escala: 5 cm.

Como ferramenta para obtenção das imagens das estruturas intracranianas foi utilizada a Tomografia Computadorizada de Alta Resolução (Figura 17). Para realização dos exames tomográficos no material, foco do trabalho, o Setor de Paleovertebrados, Departamento de Geologia e Paleontologia (DGP) do MN/UFRJ mantém parceria com diferentes laboratórios: Grupo de Análise de Imagens e Microscopia Digital do Departamento de Engenharia Química e de Materiais (DEQM) da Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro (PUC-RJ), Hospital Universitário Pedro Ernesto (HUPE) da Universidade Estadual do Rio de Janeiro (UERJ), Centro de Diagnóstico Por Imagem Digital (CDPI) e Laboratório de Instrumentação Nuclear do Instituto Alberto Luiz Coimbra de Pós-Graduação e Pesquisa de Engenharia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (LIN/COPPE/UFRJ). Assim, o material foi examinado nos diferentes laboratórios parceiros, sendo que o aparelho de tomografia de cada um possui diferentes especificações, descritas na tabela 3.



Figura 17: Tomografia computadorizada, realizada no Hospital Universitário Pedro Ernesto (HUPE).

Os cortes tomográficos foram obtidos nos planos anatômicos coronal, sagital e axial (Tabela 3), que permitem a sobreposição de um corte sobre o seguinte. Os cortes foram convertidos em imagens no formato DICOM (*Digital Imaging and Communications in Medicine*), que foram editadas em *software* de edição de imagens DICOM. Análises tomográficas e reconstrução tridimensional são importantes ferramentas usadas em estudos de estruturas internas em vertebrados, especialmente em fósseis, uma vez que permite a visualização das estruturas sem destruição do material (Witmer, 1999; Brochu, 2000; Carvalho, 2007; Witmer & Ridgely, 2008; Azevedo & Carvalho, 2009; Amaral *et al.*, 2010; Maria *et al.*, 2010).

Tabela 3: Dados tomográficos

Exemplar	Local	Tomógrafo	Tipo	Espessura de cortes	Espaçamento	kV	Número de cortes
MN 3047	PUC-RJ	Xradia Versa 510 Zeiss	Industrial	0,5 mm	0,14 mm	80	984
MN 7609	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	289
MN 10981	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	271
MN 5039	PUC-RJ	Xradia Versa 510 Zeiss	Industrial	0,5 mm	0,05 mm	80	1469
MN 7577	PUC-RJ	Xradia Versa 510 Zeiss	Industrial	0,5 mm	0,14 mm	80	846
MN 3944-V	CDPI	GE modelo BrightSpeed 64 canais	Médico	1,0 mm	0,6 mm	120	833
MN 2225-V	CDPI	GE modelo BrightSpeed 64 canais	Médico	1,0 mm	2,5 mm	120	293
MN 422-V	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	1864
LP 79	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	699
LP 54	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	1177
LP 55	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	1327
TC 132	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	1118
MN 24093	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	588
MN 1854	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	360
MN 23947	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	1149
MN 23953	HUPE - UERJ	Philips Brilliance 64 canais	Médico	0,67 mm	0,33 mm	120	443
MN 23992	COPPE - UFRJ	Bruker SkyScan1173	Industrial	0,034 mm	0,135 mm	55	533
MN 23967	COPPE - UFRJ	Bruker SkyScan1173	Industrial	0,034 mm	0,0620 mm	55	718

A partir da análise das imagens as estruturas foram identificadas e editadas manualmente em cada corte nos planos anatômicos em mesa digitalizadora *Wacom Cintiqcom* do Laboratório de Processamento de Imagem Digital (LAPID) do MN/UFRJ e com o uso do *software Mimics 10.01*, obtido em parceria com o Instituto Nacional de Tecnologia/Ministério da Ciência e Tecnologia (INT/MCT) e Núcleo de Experimentação Tridimensional da Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro (NEXT/PUC-Rio). Após a edição, o programa gera a criação de um modelo em três dimensões que permite a observação em diversas vistas, a medida de estruturas, bem como a obtenção do volume referente a cada estrutura delineada (Figura 18).

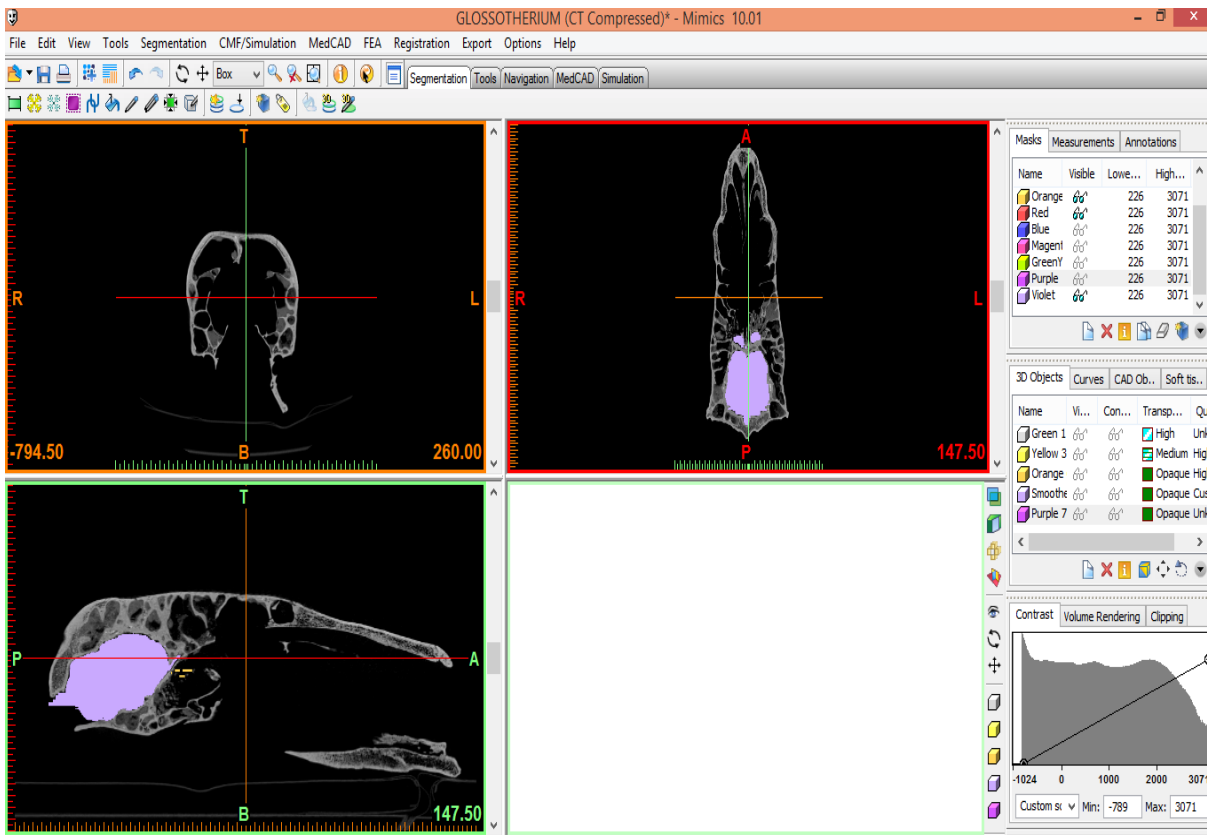


Figura 18: *Software Mimics 10.01*. Edição de imagens tomográficas.

Os modelos tridimensionais foram descritos com base na literatura (Macrini, 2006, 2007a, b; Tambusso & Fariña, 2015a, b; Cabral, 2015), e a descrição das estruturas seguiu a ordem existente na Nômina Anatômica Veterinária (*International Committee on Veterinary Gross Nomenclature*, 2012).

Após a descrição das estruturas, as mesmas foram comparadas entre si e com a hipótese filogenética de e Gaudin (2004), mais aceita para Folivora atualmente.

### 3.2 Medidas das estruturas endocranianas

Após a reconstituição das estruturas internas, as estruturas encefálicas de interesse foram tomadas, medidas em milímetros, com o uso das ferramentas para medida de imagem 3D do *software* Mimics 10.01.

O comprimento do encéfalo foi mensurado tomando-se uma linha reta da porção mais anterior dos bulbos olfatórios até a porção mais caudal da medula oblongata. A largura foi medida de um lobo temporal ao outro e a altura foi medida como uma reta vertical a partir do ponto central da hipófise ao topo da reconstrução do encéfalo (Figura 19).

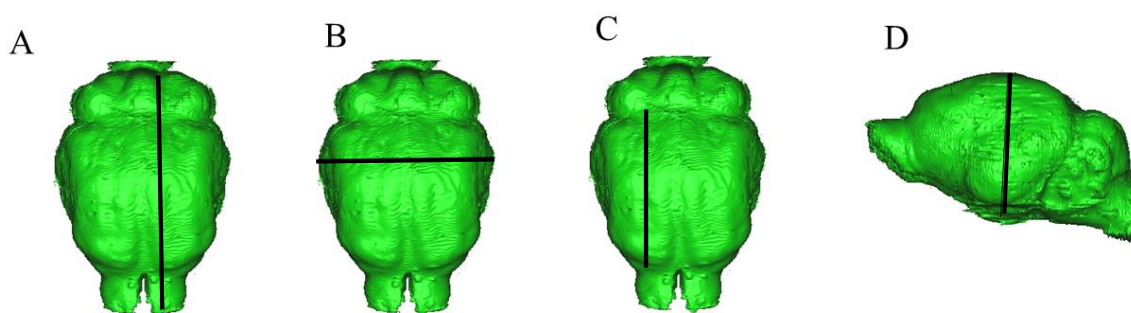


Figura 19: Medidas do encéfalo. A- Comprimento; B- Largura; C: Comprimento do hemisfério cerebral; D: Altura.

O comprimento dos hemisférios cerebrais foi medido no maior hemisfério cerebral, usando-se uma linha reta da porção mais anterior dos hemisférios cerebrais, na fissura circular até a porção mais caudal, na fissura transversa. A largura e a altura dos hemisférios cerebrais correspondem às estas mesmas medidas do encéfalo.

Os bulbos olfatórios foram medidos separadamente seguindo duas metodologias para a largura. Para animais em que estas estruturas são muito próximas e não se visualiza claramente a separação entre a estrutura da esquerda e da direita, foi feita a medida da face medial de um bulbo ao outro. Quando a delimitação das estruturas era visível, ambas eram mensuradas seguindo a metodologia de uma linha reta da face medial à face lateral de cada bulbo na altura intermédia da imagem e em seguida estes valores eram somados. Para o comprimento dos bulbos olfatórios as medidas foram feitas ao longo de uma linha reta da extremidade mais anterior do bulbo até a extremidade mais caudal, na marca da fissura circular (Figura 20).

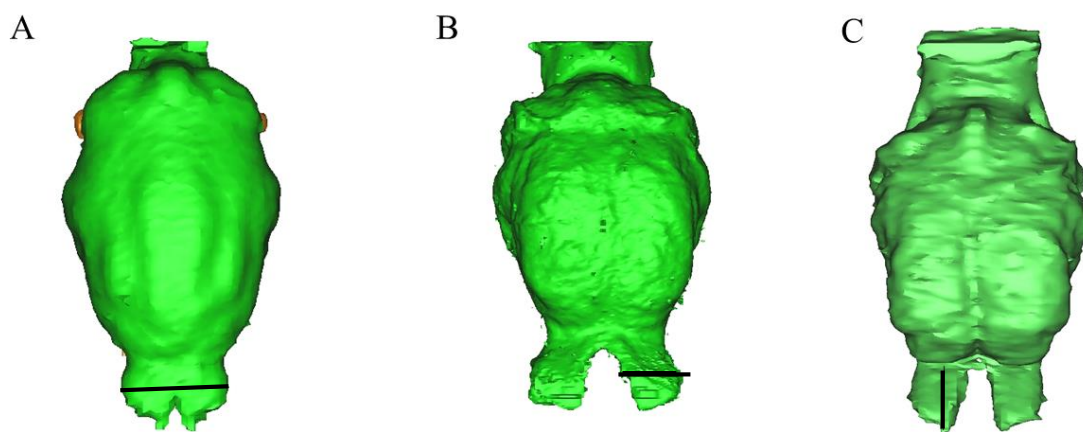


Figura 20: A- Largura dos bulbos olfatórios sem separação; B- Largura dos bulbos com separação entre si; C- Comprimento bulbos olfatórios

As medidas para o cerebelo foram feitas da seguinte maneira: para o comprimento foi utilizada uma reta partindo da fissura transversal ao ponto mais extremo da *vermis* cerebelar; para largura foi utilizada uma reta de um hemisfério cerebelar ao outro (Figura 21).

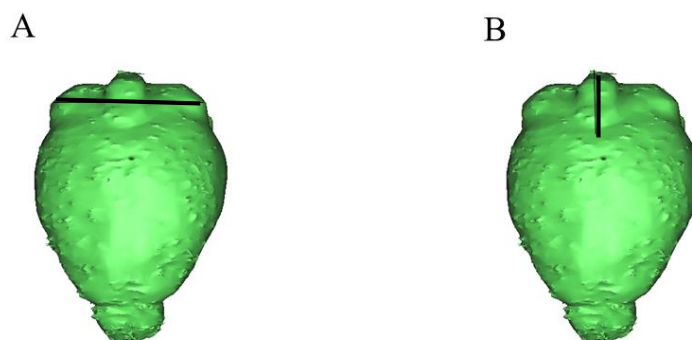


Figura 21: A: Medida de largura do cerebelo; B - Medida de comprimento do cerebelo

O ângulo de flexão basicranial foi medido em vista lateral verificando-se o ângulo de interseção entre duas linhas, a primeira ligando os bulbos olfatórios até a região central do molde da hipófise e a segunda linha ligando as regiões centrais do molde da hipófise e do forame magno, seguindo o protocolo de Macrini (2007a) (Figura 22).



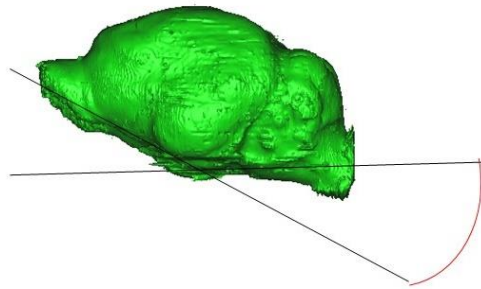


Figura 22: Medida do ângulo de flexão basicranial.

As imagens geradas foram obtidas através de máscaras de diferentes cores para o encéfalo (incluindo bulbos olfatórios, cérebro e cerebelo) e nervos cranianos, lançadas sobre o espaço onde deveria estar o material orgânico. Em suma, as imagens são geradas como um molde das cavidades internas. Sendo assim, o método possui limitações. O cerebelo é uma estrutura que possui vistas dorsais e laterais claramente visíveis através dos cortes tomográficos, entretanto não existe uma superfície óssea separando a face ventral do cerebelo com a ponte, portanto não é claramente passível de reconstrução. Por conta disso, a altura da imagem tridimensional desta estrutura não foi medida.

O exemplar MN 2225-V havia sido restaurado e por isso parte da informação se perdeu, não sendo possível visualizar na reconstituição tridimensional os bulbos olfatórios. O segundo exemplar disponível da mesma espécie (MN 422-V), †*Eremotherium laurillardi*, havia sido seccionado ao meio (Paula-Couto, 1954). Este era um procedimento comum que destruía o fóssil para permitir a visualização das estruturas internas (Figura 23). Portanto para o exemplar MN 422-V, mostrou-se apenas metade das informações. Para contornar esse problema, sob a premissa de bilateralidade (Pough *et al.*, 2008) foi possível espelhar, com o auxílio do *software*, as estruturas, para estimar as medidas.

As medidas externas dos crânios também foram obtidas através da imagem tridimensional, a fim de padronizar o método. A medida foi realizada através de uma linha reta do osso nasal até a extremidade caudal da crista occipital, com exceção de *Choloepus didactylus*, pois durante o exame parte da região rostral do crânio não foi registrada. Para este exemplar foi feita a medida direta através do paquímetro mecânico *Vernier* 0.02x150 mm.

O programa *Mimics* 10.01 calcula o volume em milímetros cúbicos, com base no biomodelo criado. A metodologia para medir as imagens tridimensionais seguiu Cabral (2015), Macrini (2006) e Macrini *et al.* (2007a,b).

### 3.3 Medidas relativas e Quociente de Encefalização

A partir das medidas obtidas através dos biomodelos tridimensionais gerados foi possível comparar as estruturas em termos proporcionais. Para tanto, foram calculadas proporções relativas (porcentagem) entre: encéfalo / crânio, bulbos olfatórios / encéfalo, e cerebelo / encéfalo, todos comparados em largura e comprimento (Tambusso & Fariña 2015a,b).

Com o volume obtido pelo *software* foi possível aplicar a equação para verificar o quociente de encefalização (EQ), que compara a massa corpórea do animal com o volume do molde endocranial. Esta equação foi aplicada em três diferentes versões,  $EQ = EV / (0,12M^{0.67})$  de Jerison (1973);  $EQ = EV / (0,055M^{0.74})$  de Eisenberg & Wilson (1981) e  $EQ = EV / (0,123M^{0.606})$  recriada por Tambusso & Fariña (2015a) que ajustaram o expoente para corresponder ao metabolismo de *Xenarthra*. Para todos, EV corresponde ao volume do molde endocranial em centímetros cúbicos e M a massa corpórea em gramas. A massa corporal estimada para cada espécie seguiu dados da literatura (Meritt, 1985; Wetzel, 1985; Emmons, 1990; Nowak, 1991; Eisenberg & Redford, 1999; Gilmore *et al.*, 2001; Cartelle, 2000), uma vez que esta informação não está disponível para os exemplares.

Jerison (1973) postulou o EQ como medida de quantidade da inteligência, que seria a razão do tamanho real do encéfalo contra o tamanho esperado para a massa corpórea do animal, estimado por uma função alométrica para o encéfalo, através de uma reta de regressão da razão do volume encefálico e massa corporal em gramas com um expoente constante. Jerison (1973) usou o expoente 0,67 e Eisenberg & Wilson (1981) indicaram outros expoentes para grupos distintos de mamíferos.

O volume obtido pelo *software* incluiu os bulbos olfatórios e cerebelo. A massa pode ser calculada assumindo-se que o tecido encefálico possui uma densidade similar à da água líquida com a gravidade específica de 1g/cm<sup>3</sup> (Jerison, 1973; Macrini, 2007a; Silcox, 2010; Dozo & Martinez, 2015).

Para mamíferos, Jerison (1973) indica que qualquer medida encefálica que inclua peso envolve um erro inerente de ordem mínima de 5 a 10%, uma vez que encéfalos reduzem de tamanho quando dissecados e também pela própria definição de peso ser muito vaga. Macrini



*et al.* (2007a) aponta que em condições normais *in vivo* a pressão dos fluidos cefalorraquidianos fazem com que provavelmente o volume cerebral seja maior que os valores obtidos em espécimes preservados, por exemplo. Entretanto os encéfalos de mamíferos preenchem por completo a caixa craniana, deixando impressões sobre a superfície interna craniana (Jerison, 1973; Macrini *et al.*, 2007a). Como não foram usados encéfalos dissecados neste estudo, apenas valores relativos às impressões sobre a superfície interna do crânio, assume-se que os valores obtidos se aproximem aos valores reais. Ao comparar as estimativas de volume obtidas com o *software*, a partir do molde do encéfalo (presente estudo), com os obtidos diretamente através de dissecação em Ferreira *et al.* (2005), para preguiças atuais *Bradypus variegatus* e *B. trydactylus*, foi constatada a proximidade entre os valores.

### **3.4 Análise de Componentes Principais (PCA)**

Para descrever as principais tendências da variação endocraniana entre os grupos fósseis e atuais de Folivora em um contexto comparativo com outras linhagens de mamíferos, foi empregada a Análise de Componentes Principais (PCA). A PCA permite transformar um conjunto de variáveis originais correlacionadas em um conjunto de variáveis não correlacionadas, os componentes principais. Este tipo de investigação tem como objetivo verificar se existem componentes que expliquem uma proporção significativa da variação associada ao conjunto (Monteiro & Reis, 1999).

Foram analisadas as medidas lineares de comprimento, largura e altura e volume do encéfalo (incluindo bulbos olfatórios) e o comprimento e largura dos bulbos olfatórios em separado, obtidas nos representantes de Folivora e de mamíferos de outras ordens e subordens tomografados (Tabela 2) ou a partir da literatura (Tabela 4). No sentido de homogeneizar as variâncias foi extraída a raiz cúbica do volume. Todas as medidas (incluindo a raiz cúbica do volume) foram log-transformadas e foi calculada uma matriz de covariâncias, a partir da qual foram extraídos os componentes principais.

Juntamente aos táxons tomografados, foram incluídos na análise os dados dos seguintes taxa, obtidos a partir da literatura: †*Obduron*, *Ornithorynchus*, *Tachyglossus*, *Zaglossus* (Macrini, 2006); *Monodelphis domestica* (Macrini *et al.*, 2007a); †*Vincelestes neuquenianus* (Macrini *et al.*, 2007b); †*Pucadelphys andinus* (Macrini *et al.*, 2007c); †*Ignacius graybullianus* (Silcox *et al.*, 2009), †*Brasilitherium riograndensis* (Rodrigues, 2011), †*Hyopsodus lepidus* (Orliac *et al.*, 2012), †*Rhynchippus equinus* (Dozo & Martinez, 2015),

†*Pamphaterium humboldtii* (Tambusso & Fariña, 2015), *Conepatus semistriatus* (Cabral, 2015).

Foram usadas as medidas lineares das variáveis disponíveis na literatura citada (tabela 3). Em Tambusso & Fariña (2015) os autores mediram separadamente o comprimento do cérebro e do cerebelo. Assim, para o uso da variável “comprimento de encéfalo”, essas medidas foram somadas. As variáveis relativas ao cerebelo não foram consideradas nesta análise, pois as mesmas não constavam em todos os artigos usados.

O espécime de †*Eremotherium laurillardii* MN 2225-V apresenta diversas reconstituições curadoriais que impediram a visualização das estruturas nas imagens tomográficas. Como não foi possível obter o molde dos bulbos olfatórios do animal, as medidas ausentes relativas à largura e ao comprimento dessa estrutura foram estimadas com o algoritmo EM (expectation-maximization), implementado em Matlab, usando a rotina Missem, disponível em (<http://www.faculty.biol.ttu.edu/Strauss/Matlab/Matlab.htm>). Com relação ao exemplar MN 422-V, a metade do crânio disponível, como já citado, foi espelhada, com o auxílio do *software*, para estimar as medidas das estruturas.

Uma segunda análise de componentes principais foi realizada apenas para os dados obtidos nos exemplares tomografados. Nessa análise foi possível tratar separadamente as medidas (comprimento e largura) dos bulbos olfatórios, hemisférios cerebrais, cerebelo e hipófise, não sendo incluídas as medidas de comprimento e largura do encéfalo como um todo, uma vez que estas dimensões já são amostradas em maior detalhe pelas medidas dos bulbos olfatórios, hemisférios cerebrais e cerebelo, mantendo-se apenas a da altura do encéfalo.

As análises de componentes principais foram implementadas no *software* de estatística multivariada *R*, tendo sido utilizada uma função criada especificamente para essa finalidade, com extração de autovetores e autovalores a partir de uma matriz de covariâncias, interpolação de scores identificados pelos grupos (linhagens) a que pertencem e representação gráfica das correlações entre variáveis originais e componentes principais.

Tabela 4: Medidas lineares (mm) e volume (mm<sup>3</sup>) de dimensões selecionadas dos encéfalos de diferentes ordens de mamíferos obtidas na literatura. Ver texto para as fontes bibliográficas utilizadas.

Espécies	Ordens	Bulbo Olfatório		Encéfalo			
		Comprimento	Largura	Altura	Comprimento	Largura	Volume
<i>†Obdurodon</i>	Monotremata	7,48	11,49	25,67	44,88	34,68	15443,66
<i>Ornithorhynchus (adulto)</i>	Monotremata	4,62	7,65	22,69	32,76	30,5	9732,84
<i>Ornithorhynchus (juvenil)</i>	Monotremata	4,24	6,96	18,76	25,8	25,01	4456,05
<i>Tachyglossus</i>	Monotremata	8,4	21,42	28,21	47,1	39,35	20013,88
<i>Zaglossus</i>	Monotremata	12,43	28,22	35,59	53,55	50,56	36049,01
<i>Monodelphis domestica</i>	Didelphimorphia	2,86	4,66	5,72	12,02	8,18	248,52
<i>†Pucadelphys andinus</i>	Didelphimorphia	3.976	4.936	7,00	16.042	9.323	312
<i>†Brasilitherium riograndensis</i>	Cynodontia	6,1	4,62	7,79	17,67	5,21	378,44
<i>†Ignacius graybullianus</i>	Primates	6,28	3,93	12,15	30,79	19,44	2140,00
<i>†Vincelestes neuquenianus</i>	Cladotheria	9,2	9,09	10,72	31,8	17,51	2371,22
<i>†Pampatherium humboldti</i>	Cingulata	32,3	12	51	93,3	55,6	133000,0
<i>†Hyopsodus lepidus</i>	Condylarthra	7,47	10,71	10,89	20,56	32,37	2790,00
<i>†Rhynchippus equinus</i>	Perissodactyla	15,74	21,1	44,74	64,93	58,54	82143,00
<i>Conepatus semistriatus</i>	Carnivora	9,9	16,77	22,06	42,7	30,1	14670,00
<i>C. semistriatus</i>	Carnivora	11	17,77	19,96	41,63	27,93	14680,00

## **4 RESULTADOS**

### **4.1 Descrição dos encéfalos analisados**

Na presente dissertação, os exemplares de Folivora estudados tiveram seus crânios submetidos à exames tomográficos com os quais se recuperou a morfologia do encéfalo. O processamento dos cortes tomográficos permitiu a obtenção do molde tridimensional digital do encéfalo. As reconstruções digitais observadas apresentam todas as estruturas esperadas em encéfalos de mamíferos, com exceção do espécime MN 2225-V, †*Eremotherium laurillardi*, que havia sofrido procedimentos de restauração que impediram a visualização dos bulbos olfatórios. As reconstruções tridimensionais tornaram possível a mensuração das estruturas encefálicas para análise e comparação (Tabela 6). Em quase todos os animais analisados os nervos cranianos foram passíveis de observação na posição anatômica esperada para mamíferos. O volume encefálico a partir das reconstruções digitais permitiu o cálculo do. O volume encefálico a partir das reconstruções digitais permitiu o cálculo do Quociente de Encefalização (Tabela 5).

Tabela 5: Massa corporal estimada (M), volume encefálico (V) e quocientes de encefalização (EQ) previstos de 1- Jerison (1973), 2- Eisenberg & Wilson (1981) e 3-Tambusso & Fariña (2015).

Exemplares	Tombo	M (gr)	V (ml)	EQ 1	EQ 2	EQ 3
<i>Bradypus tridactylus</i>	MN 30472	4500	14,79	0,43	0,53	0,73
<i>B. variegatus</i>	MN7609	4300	18,48	0,56	0,68	0,94
<i>B. torquatus</i>	MN 10981	4200	16,95	0,52	0,64	0,87
<i>Choloepus didactylus</i>	MN 5039	6200	36,17	0,86	1,02	1,4
<i>C. hoffmanni</i>	MN 75772	5400	34,87	0,90	1,09	1,5
† <i>Glossotherium robustum</i>	MN 3944-V	1216000	507,80	0,35	0,29	0,84
† <i>Eremotherium laurillardi</i>	MN 2225-V	5000000	1372,08	0,41	0,27	0,97
† <i>E. laurillardi</i>	MN 422-V	5000000	1847,09	0,49	0,37	1,3
† <i>Nothrotherium maquinensis</i>	LP 79	50000	205,00	1,2	1,2	2,4
† <i>Valgipes bucklandi</i>	LP 54	400000	468,11	0,68	0,60	1,5
† <i>V. bucklandi</i>	LP 55	400000	461,42	0,67	0,60	1,5
† <i>V. bucklandi</i>	TC 132	400000	375,61	0,55	0,48	1,2
<i>Priodontes maximus</i>	MN 24093	60000	76,89	0,40	0,40	0,79
<i>Cabassous tatouay</i>	MN 1854	6200	27,52	0,56	0,78	0,96
<i>Tolypeutes tricinctus</i>	MN 23992	1800	9,24	0,5	0,65	0,8
<i>Cyclopes didactylus</i>	MN 23967	400	4,24	0,63	0,9	0,91
<i>Mymercophaga tridactyla</i>	MN 23947	45000	101,50	0,64	0,66	1,2
<i>Tamandua tetradactyla</i>	MN 23953	7000	31,18	0,68	0,80	1,1

Tabela 6: Medidas (mm) dos espécimes tomografados, tomadas através do programa *Mimics*, exceto as do exemplar MN 5039, tomadas com paquímetro mecânico. O exemplar TC 132 apresenta quebra no nasal, não tendo sido possível estimar a medida de comprimento do crânio. As medidas dos bulbos olfatórios do exemplar MN 2225-V (incompleto) foram estimadas conforme explicado na seção de material e métodos.

Taxon	Espécime	Crânio		Encéfalo (total)				Cerebelo		Hemisférios cerebrais		Hipófise		Bulbos olfatórios	
		Comp.	Larg.	Comp.	Larg.	Altura	Vol <sup>1/3</sup>	Comp.	Larg.	Comp.	Larg.	Comp.	Larg.	Comp.	Larg.
<i>B.tridactylus</i>	MN 30472	62,00	31,42	51,46	29,3	27,67	25,72	11,95	21,18	31,08	29,3	7,05	6,36	8,44	18,33
<i>B.variegatus</i>	MN7609	73,54	43,76	54,20	31,53	25,67	22,72	11,36	18,62	36,3	31,53	8,06	6,47	8,62	15,84
<i>B.torquatus</i>	MN 10981	72,21	40,50	51,79	31,5	25,57	25,69	16,95	21,33	30,51	31,5	5,57	6,49	7,53	15,77
<i>C.didactylus</i>	MN 5039	98,00	65,00	58,77	40,64	35,29	33,07	21,15	33,04	35,04	40,64	8,81	9,36	9,43	19,5
<i>C.hoffmanni</i>	MN 75772	112,9	52,17	67,13	40,53	28,55	32,67	17,43	29,12	40,41	40,53	10,04	7,85	11,18	20,33
† <i>G.robustum</i>	MN 3944-V	464,2	156,26	150,4	93,9	70,06	79,78	56,66	77,16	86,18	93,92	23,83	29,79	28,36	46,69
† <i>E.laurillardi</i>	MN 2225-V	582,84	192,72	179,8	150,36	105,34	115,1	74,59	90,11	136,77	150,36	23,32	25,88	31,13	65,91
† <i>E.laurillardi</i>	MN 422-V	528,04	208,36	207,10	175,02	108,65	91,29	58,3	110,26	150,54	175,02	22,64	18,32	26,2	78,7
† <i>N.maguinense</i>	LP 79	213,89	80,97	98,73	77,00	54,5	58,96	49,87	53,87	66,78	77,0	11,26	14,59	13,89	38,12
† <i>V.bucklandi</i>	LP 54	357,78	120,77	154,79	92,4	82,52	72,15	59,67	85,04	84,65	92,4	19,52	17,23	29,87	49,99
† <i>V.bucklandi</i>	LP 55	408,81	124,39	146,86	91,71	80,41	77,27	42,22	83,09	87,85	92,52	10,74	15,09	25,12	46,53
† <i>V.bucklandi</i>	TC 132		117,99	156,93	87,23	78,98	77,65	38,22	79,86	85,84	87,23	17,16	25,36	31,88	43,16
<i>P.maximus</i>	MN 24093	180,21	65,29	95,62	50,34	36,37	42,52	21,43	48,39	46,28	50,34	7,52	6,00	26,49	34,27
<i>C.tatouay</i>	MN 1854	102,72	43,16	54,73	35,28	26,07	28,67	20,42	30,13	30,83	35,28	5,61	3,99	12,18	30,13
<i>T.tricinctus</i>	MN 23992	67,39	25,61	38,99	23,49	21,43	20,98	10,58	16,86	21,34	23,49	4,25	3,88	9,77	15,79
<i>C.didactylus</i>	MN 23967	42,39	21,93	29,45	21,16	16,18	16,19	7,4	17,36	20,65	21,16	1,86	3,43	5,31	7,41
<i>M.tridactyla</i>	MN 23947	356,25	62,27	114,75	54,91	40,06	46,65	28,23	47,78	60,79	54,91	17,6	9,44	25,08	37,03
<i>T.tetradactyla</i>	MN 23953	126,13	43,29	70,80	38,31	26,24	31,48	18,06	28,41	42,92	38,31	7,51	8,01	12,00	18,41

4.1.1 MN 3944-V †*Glossotherium robustum*

Devido ao excelente estado de conservação do fóssil (Figura 12), o modelo tridimensional gerado a partir da tomografia (Figura 23), permitiu a completa visualização da estrutura encefálica, incluindo os hemisférios e lobos cerebrais, em todas as vistas. Os nervos cranianos e os bulbos olfatórios também foram passíveis de observação. O molde encefálico apresenta 150,40 mm de comprimento e 93,9 mm de largura máxima. O ângulo de flexão basicranial mede 32,5°.

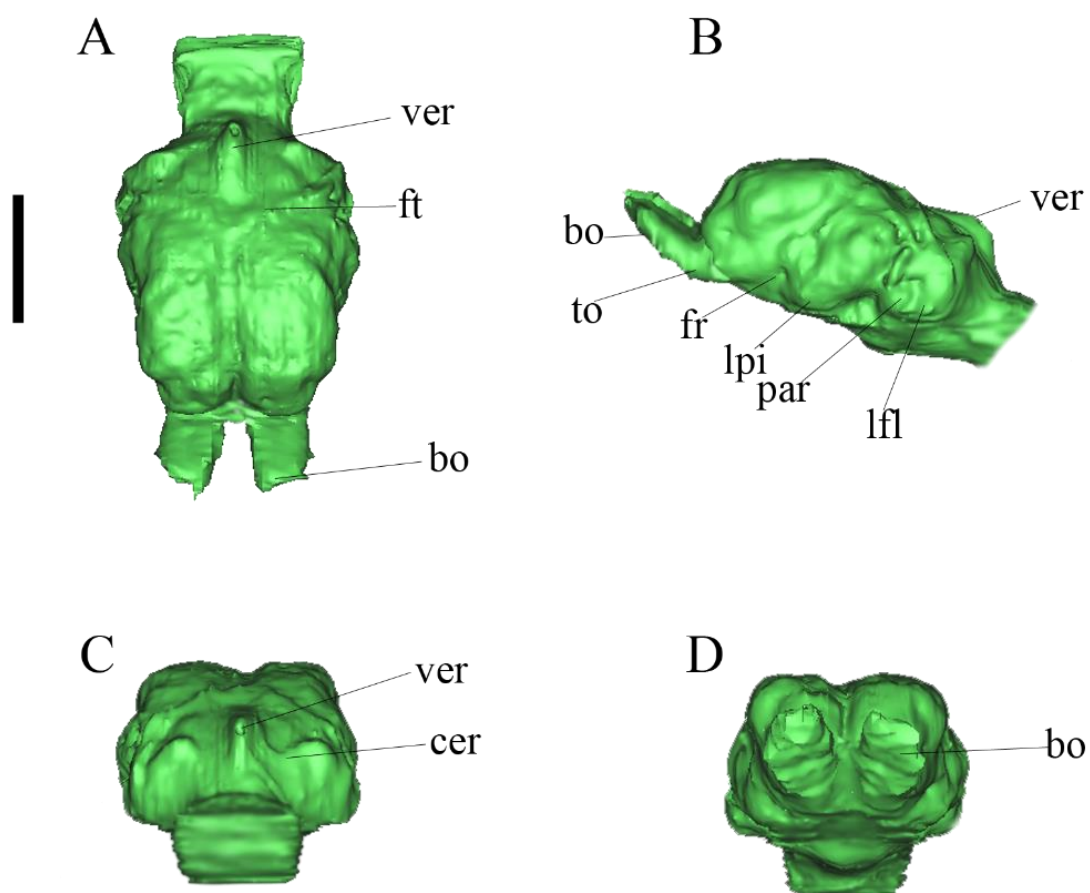


Figura 23: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 3944-V †*Glossotherium robustum*. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; ft: fissura transversa; lf: lobo frontal; lfl: lobo flocculonodular; lpi: lobo piriforme; par: paraflóculo; to: trato olfatório; ver: *vermis cerebellar* Escala: 5 cm.

Vista dorsal: No metencéfalo, o cerebelo encontra-se posicionado dorsalmente à ponte e apresenta-se com a *vermis* cerebelar com *culmen* bem pronunciado dorso-ventralmente, lembrando uma crista. O cerebelo é separado dos hemisférios cerebrais pela fissura transversa bem demarcada, sendo visível no biomodelo tridimensional, tanto em vista dorsal quanto em vista lateral, estando muito bem delimitada nesta última vista.

No telencéfalo, os hemisférios cerebrais são semi-ovais, sendo mais estreitos médio-lateralmente em sua porção mais rostral, caudal ao bulbo olfatório, nos lobos frontais. Também possuem evidente expansão látero-caudal nos lobos temporais. Os lobos parietais são irregulares e de formato de abóboda. Os lobos occipitais são ligeiramente mais achatados dorso-ventralmente e estreitos látero-lateralmente. Nesta vista é possível observar a divisão dos hemisférios através da fissura longitudinal mediana, além da separação evidente do cerebelo pela marca da fissura transversal de formato triangular rostro-caudalmente. As marcas das circunvoluções cerebrais (Figura 24) são pouco evidentes, sendo que rostro-lateralmente, nos dois hemisférios, é possível observar depressões sutis compatíveis com o sulco anseado e o sulco cruzado posicionados no lobo parietal.

Os bulbos olfatórios se apresentam bem desenvolvidos com formato retangular e extremidades em diagonal látero-medialmente. São afastados entre si formando um ângulo de 36,69°. Apesar de serem bem alongados rostro-caudalmente não aparentam ser pedunculados (Tambusso & Fariña, 2015a), sendo justapostos à porção mais rostral do telencéfalo. Apresentam largura máxima combinada de 46,69 mm, o que representa 49% da largura relativa do molde encefálico.

Vistas laterais: No metencéfalo, no cerebelo, visualiza-se o lobo floclonodular cerebelar na lateral dos hemisférios cerebelares. A separação de cérebro e cerebelo também é bem marcada.

As fissuras primária e horizontal estão bem definidas e visíveis.

No telencéfalo, o trato olfatório também pode ser observado, apresentando-se bem pronunciado, assim como os lobos piriformes, que se destacam com a fissura rinal e a fissura circular bem delimitadas (Figura 24).

Vista ventral: No mielencéfalo (rombencéfalo) é possível a visualização da medula oblongata. Esta apresenta-se larga, em formato de cone e mede 43,24 mm de largura. Dela emerge diretamente o nervo hipoglosso (rostral XII).

No metencéfalo (rombencéfalo) observa-se a ponte (*Pons*), situada rostralmente à medula oblonga, que se mostra sutilmente extensa látero-lateralmente, com largura máxima de 49,61 mm.

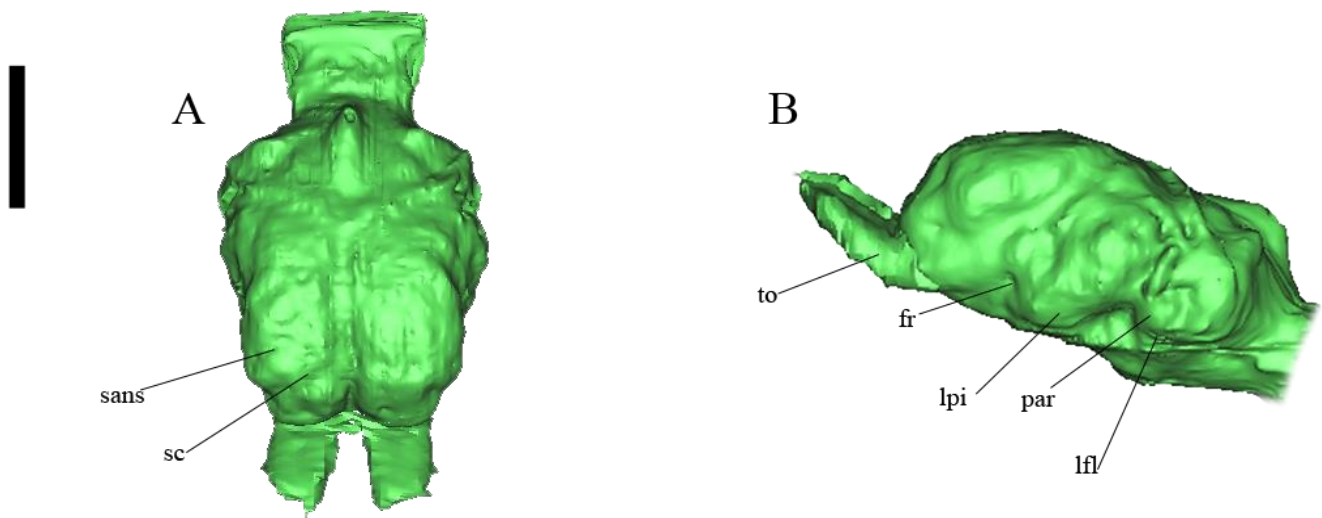


Figura 24: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 3944-V† *Glossotherium robustum*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; lfl: lobo floclunodular; lpi: lobo piriforme; par: paraflóculo; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado; to: trato olfatório. Escala: 5 cm.

No diencéfalo encontra-se o hipotálamo, com a glândula pituitária ou hipófise. A hipófise apresenta-se em formato arredondado, proeminente, com medidas de 23,83 mm de comprimento e 29,79 mm de largura (medido na porção mediana da estrutura).

O trato olfatório é melhor visualizado nesta vista do molde (Figura 25) e possui formato cônico. A estrutura acompanha os bulbos olfatórios rostral e caudalmente e se funde com os lobos piriformes. Nesta vista também é possível observar o quiasma óptico (se apresenta mais sutil) e os lobos piriformes que se apresentam ligeiramente abaulados.

Neste exemplar o nervo óptico (II) não está totalmente visível, parecendo fundir-se a um grupo de outros nervos, látero-caudalmente ao quiasma óptico e lateralmente a hipófise. Este grupo de nervos cranianos mostra-se como um agrupado irregular ligeiramente cônico com ramificações crânio-caudais. A primeira ramificação é correspondente aos nervos III e IV, e caudalmente a este ramo, estão as ramificações do nervo vago ( $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ ). Ainda nesta posição, há uma ligeira divisão direcionada látero-dorsalmente, correspondente ao nervo troclear (VI). O braço mais caudal deste grupo, também posicionado látero-dorsalmente corresponde ao nervo craniano facial (VII).



Lateralmente à ponte é observado o nervo vestibulococlear (VIII). Latero-caudalmente a ponte é observado mais um grupamento nervoso, correspondente aos nervos IX, X e XI (glosssofaríngeo, vago e acessório). É possível que o nervo craniano XII, hipoglosso, também tenha saída pelo mesmo forame que este último grupamento, sendo que ele emerge do sulco lateral anterior da medula oblongata. Assim torna-se mais complexa a visualização da estrutura na máscara.

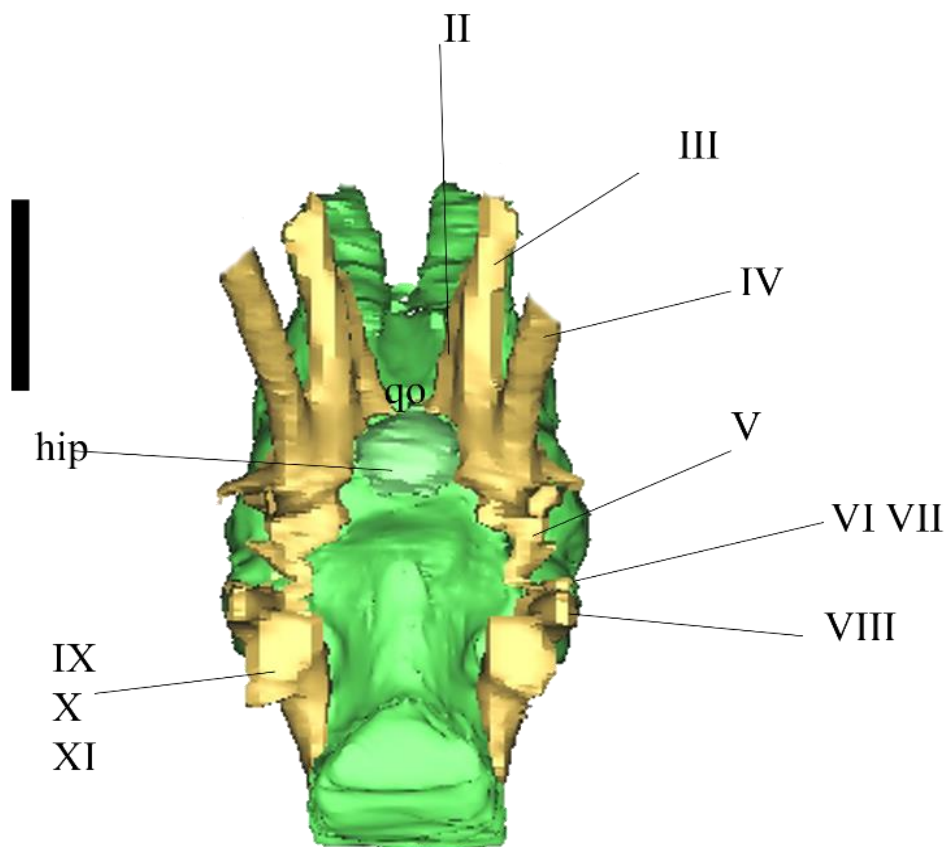


Figura 25: MN 3944-V †*Glossotherium robustum*, vista ventral. Nervos cranianos indicados através de numerais romanos. Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm.

#### 4.1.2 LP 79 †*Nothrotherium maquinense*

O exemplar LP 79 (Figura 16) se apresenta muito bem preservado, permitindo a visualização e reconstrução de todas as estruturas intracranianas (Figura 26). O encéfalo como

um todo apresenta comprimento de 98, 73 mm e 77 mm de largura, sendo †*N. maquinense* o menor exemplar fóssil do estudo.

Vista dorsal: No metencéfalo, o cerebelo tem formato abaulado, sem *vermis* definível, medindo 53,87 mm de largura máxima e 49,87 mm de comprimento.

O telencéfalo do exemplar apresenta uma conformação cardiforme nesta vista, devido a expansão dos lobos temporais (Figura 26 A). Os lobos frontais do exemplar apresentam leve depressão dorso-ventral em sua extremidade mais anterior. É possível visualizar o sulco

cruzado e, na porção mais anterior, o giro pré-cruzado. Caudo-medialmente é possível perceber o sulco anseado (Figura 27 A). Os lobos parietais apresentam uma conformação mais quadrangular em relação ao encéfalo. Ainda nos lobos parietais pode-se observar em sequência

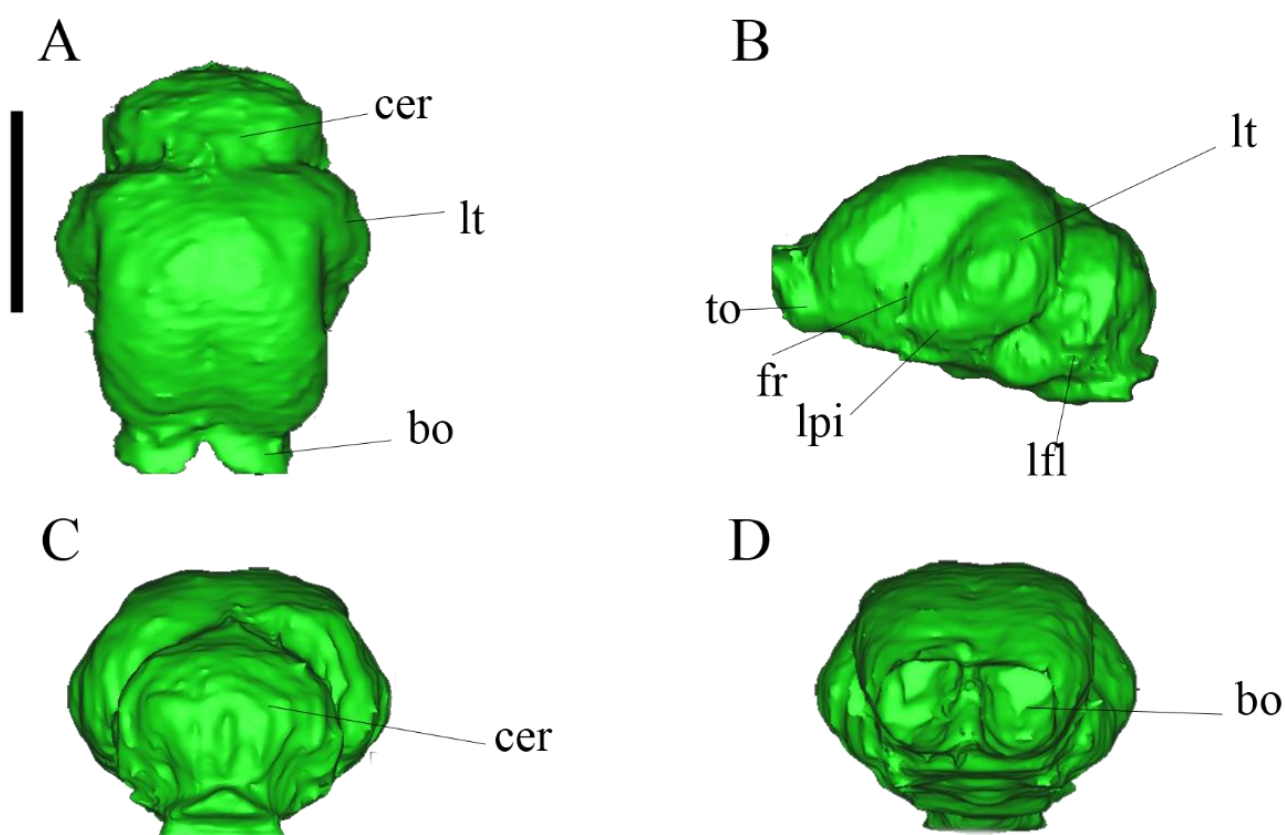


Figura 26: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 79 †*Nothrotherium maquinense*. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; to: trato olfatório. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C

direta látero-medialmente o sulco silviano, o sulco suprassilviano e o sulco endomarginal. Entre o sulco suprassilviano e o endomarginal se mostra o giro suprassilviano. Mais medialmente pode-se observar o giro endomarginal (Figura 27A). Na extremidade mais rostral do telencéfalo observam-se os bulbos olfatórios. Estes são curtos, não pedunculados, e apresentam ligeira projeção médio-lateral. São separados formando um V entre eles com um ângulo de 76,31°.

Os lobos temporais se mostram bastante pronunciados, largos latero-rostralmente, conferindo uma conformação cardiforme ao encéfalo como um todo.

Os lobos occipitais, assim como os frontais, mostram leve depressão dorso-ventral, e é possível visualizar a fissura transversa antes do cerebelo, bem marcada. Os hemisférios cerebrais não se sobrepõem ao cerebelo.

Vista lateral: No metencéfalo o cerebelo apresenta o lobo floculonodular passível de visualização, onde também é possível observar o paraflóculo ventralmente ao lobo floculonodular.

No telencéfalo é possível observar o trato olfatório bastante espesso e em formato cilíndrico e curto. Os lobos temporais ainda se destacam, a fissura rinal se mostra bem demarcada, os lobos piriformes também são visíveis. Os sulcos silvio e suprassilvio também são bem visíveis (Figura 27B).

Vista ventral: No mielencéfalo, a medula oblongata se mostra curta, larga e plana, com largura máxima de 28,72 mm (Figura 28).

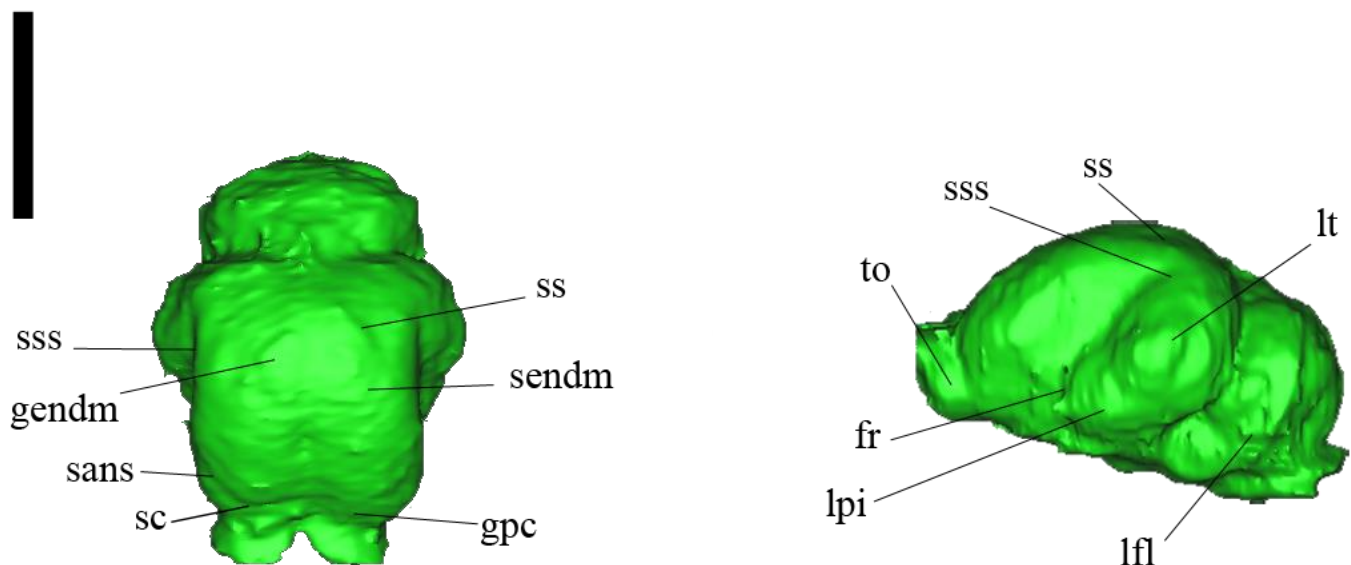


Figura 27: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 79 †*Nothrotherium maquinense*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviauras: fr: fissura rinal;gendm: giro endomarginal; gpc: giro pré-cruzado; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme;lt: lobo temporal; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado;sendm: sulco endomarginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprassilvio; to: trato olfatório. Escala:5 cm.

No metencéfalo, a ponte se apresenta plana e larga medindo 33,38 mm de largura máxima. O cerebelo não é passível de observação.

No diencéfalo é possível observar a hipófise, que se apresenta convexa e arredondada, medindo 11,56 mm de comprimento e 14,59 mm de largura (Figura 28).

O trato olfatório, cilíndrico e espesso, também é visível e está posicionado acima do quiasma óptico (Figura 28). Caudalmente posiciona-se o quiasma óptico e o nervo rostral II (óptico). Lateralmente a este observa-se a emergência de um grande grupo de nervos cranianos, que correspondem ao nervos cranianos III e IV (óculomotor e troclear). Caudal a estes e direcionadas latero-rostralmente estão as ramificações do trigêmeo (rostral V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub>, V<sub>3</sub>). Emergindo lateralmente à ponte, observa-se a saída dos nervos cranianos VI e VII (abducente e facial), e caudal a estes, o modelo exibe um sinal sutil da emergência do que, pelo posicionamento, é o nervo VIII (acústico). Na região mais caudal, lateralmente à medula oblongata, emerge a saída dos nervos, glossofaríngeo, vago e acessório (IX, X, XI). O nervo craniano hipoglosso (XII) emerge medialmente na extremidade caudal da medula oblongata.

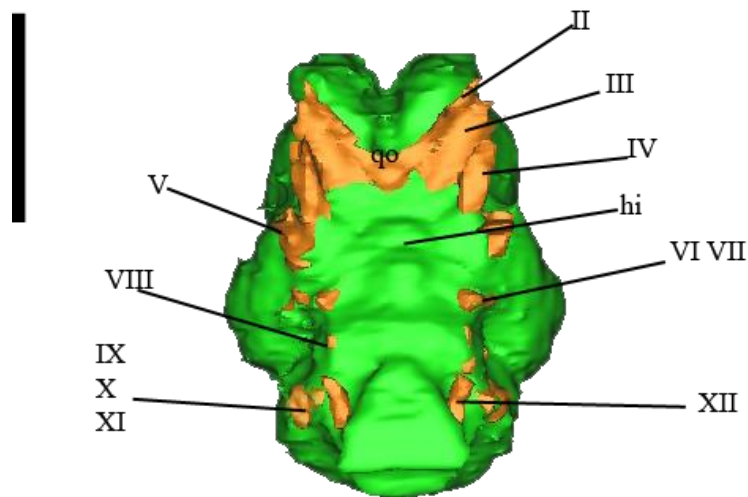


Figura 28: LP 79 †*Nothrotherium maquinense*, vista ventral. Nervos cranianos indicados através de numerais romanos. Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm.

#### 4.1.3 MN 2225-V †*Eremotherium laurillardi*

Como já citado, o exemplar (Figura 10) sofreu alterações curadoriais que comprometeram a visualização dos bulbos olfatórios. A ausência destas estruturas também implica na alteração do comprimento real do encéfalo em alguns milímetros (Figura 29). O molde encefálico mede 179,48 mm de comprimento e 150,36 mm de largura máxima sendo o segundo maior entre os fósseis.

Vista dorsal: No metencéfalo o cerebelo apresenta-se em formato triangular, com a vermis em destaque mas não tão elevada como em †*Glossotherium*.

O telencéfalo está quase completo, sendo que os lobos frontais, especificamente a parte mais rostral destes, e os bulbos olfatórios não estão visíveis, uma vez que parte do crânio foi reconstituída através de processos curadoriaais usados no passado. Os hemisférios cerebrais mostram-se semi-ovais e fazem um suave declínio onde deveriam ser visualizados os lobos frontais e bulbos olfatórios.

Também exibem de maneira tênue depressões referentes às circunvoluções em formato de sulcos e giros. Fica evidenciada uma expansão latero-caudal na região dos lobos temporais.

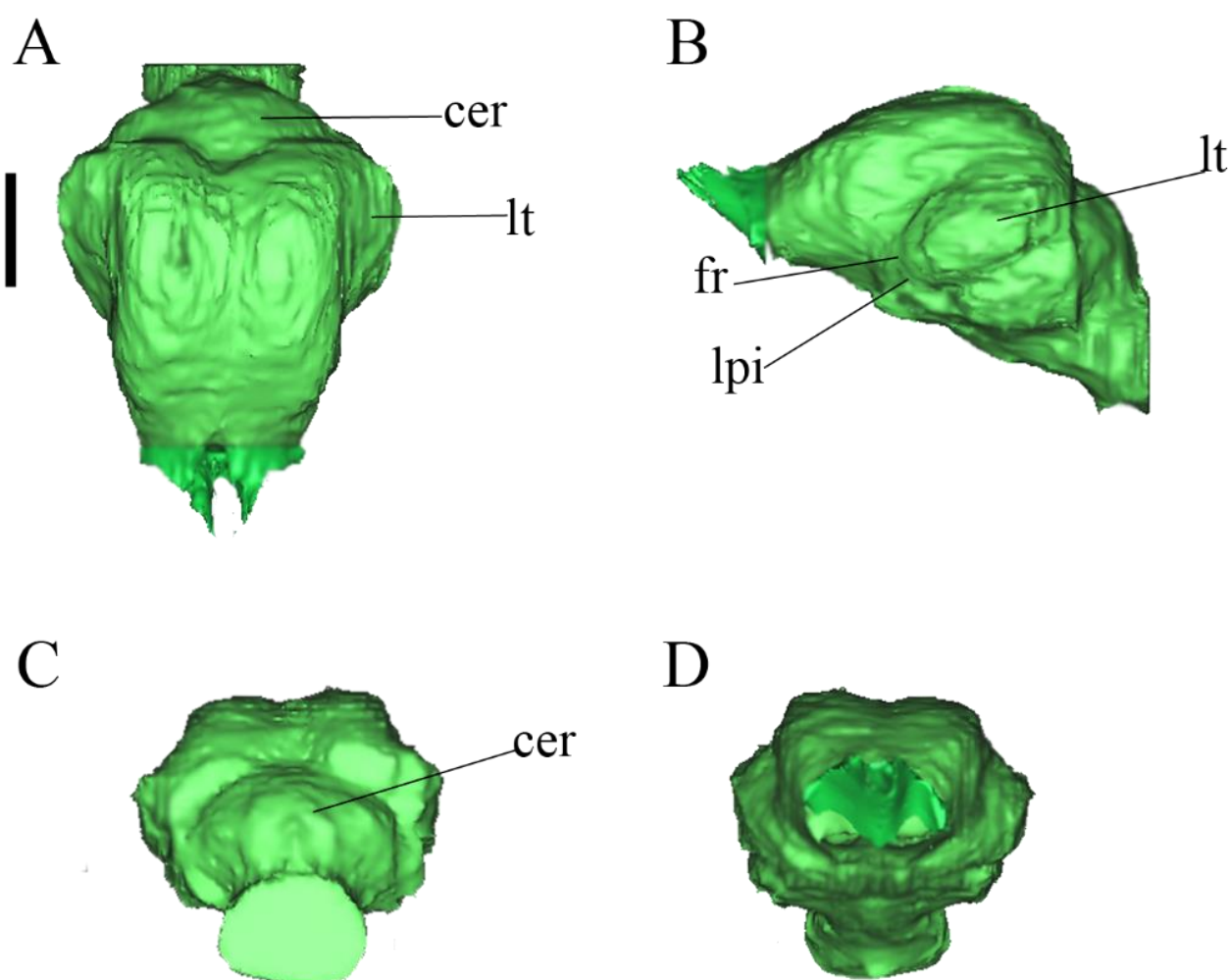


Figura 29: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 2225-V †*Eremotherium laurillardi*. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: cer: cerebelo; fr: fissura rinal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal. Escala: 5 cm.

Os lobos parietais são ovais e, entre eles e os lobos frontais, é possível visualizar depressões sutis identificadas como sulco cruzado e o giro pós-cruzado. Os lobos occipitais estão bem separados do cerebelo pela fissura transversal e apresentam uma leve depressão que, dada a posição, seria o sulco suprassilvio. Os sulcos anseado e coronal (Figura 30) dão forma de “pentágono” à face dorsal do cérebro (Lyras & Van der Geer 2003).

Vista lateral: Nesta vista, entre os lobos temporais e o cerebelo, a fissura transversal se mostra bem demarcada e os lobos piriformes formam uma elipse. Os lobos cerebelares não são muito bem visualizados.

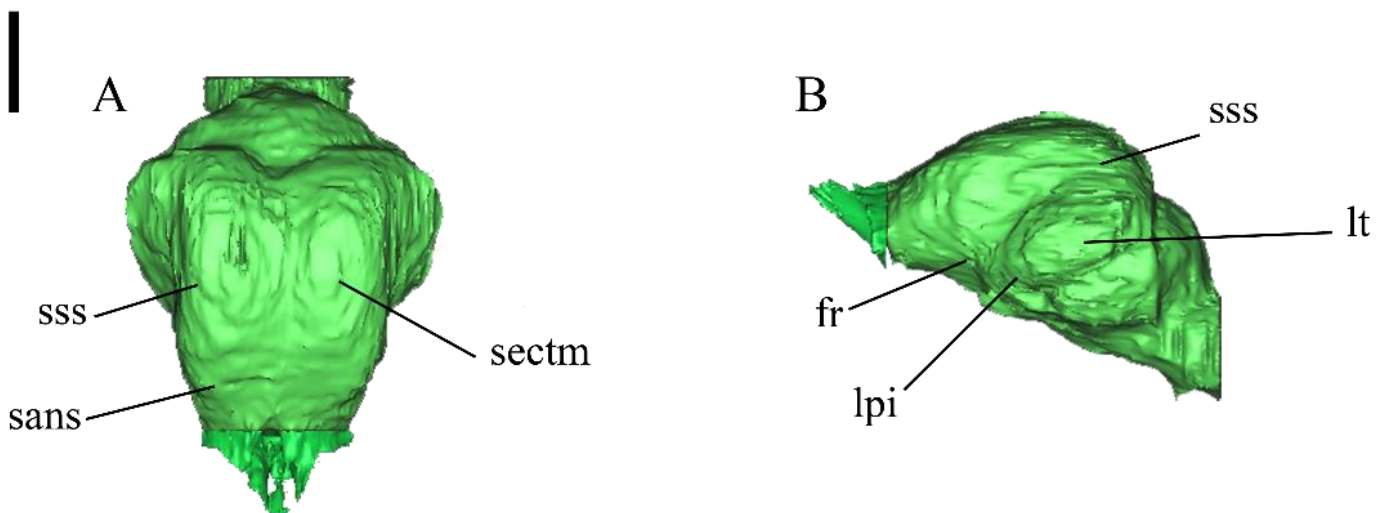


Figura 30: MN 2225-V †*Eremotherium laurillardi*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; sans: sulco anseado; sectm: sulco ectomarginal; sss: sulco suprassilvio. Escala:5 cm.

Vista ventral: No mielencéfalo é possível visualizar a medula oblongata, que se mostra bastante larga, com medida, na altura da emergência do nervo hipoglosso (cranial XII), de 56,74 mm de largura.

No metencéfalo a ponte é visível, tendo formato mais cônico com uma ligeira protuberância medialmente. O sulco basilar não se apresenta visível na máscara e sua divisão entre a medula oblongata e a hipófise não se apresenta muito clara.

No diencéfalo, a hipófise não se apresenta bem delimitada, apenas uma pequena elevação entre o quiasma óptico e a ponte, medindo 23,32 mm de comprimento e 25,88 mm de largura.



O trato olfatório mostra-se evidenciado como uma saliência sutil e cônica, estreita médio-lateralmente, com aparente depressão medial entre o trato direito e esquerdo (Figura 31) . O trato olfatório se localiza rostralmente ao quiasma óptico, que se mostra bem evidente e continua no nervo craniano II (óptico).

Caudalmente ao quiasma óptico e lateralmente à hipófise observa-se um agrupamento de nervos irregular ligeiramente cônico com ramificações crânio-caudais. A primeira ramificação seria correspondente aos nervos III e IV; caudalmente a este ramo, seriam as ramificações do nervo vago ( $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ ). Ainda nesta posição, ainda há uma ligeira divisão direcionada latero-dorsalmente, correspondente ao nervo troclear (IV). O braço mais caudal deste agrupado, também posicionado latero-dorsalmente, corresponde ao nervo craniano facial (VII).

Lateralmente à ponte, é observado o nervo vestibulococlear (VIII). Látero-caudalmente à ponte é observado mais um grupamento nervoso, correspondente aos nervos IX, X e XI (glossofaríngeo, vago e acessório).

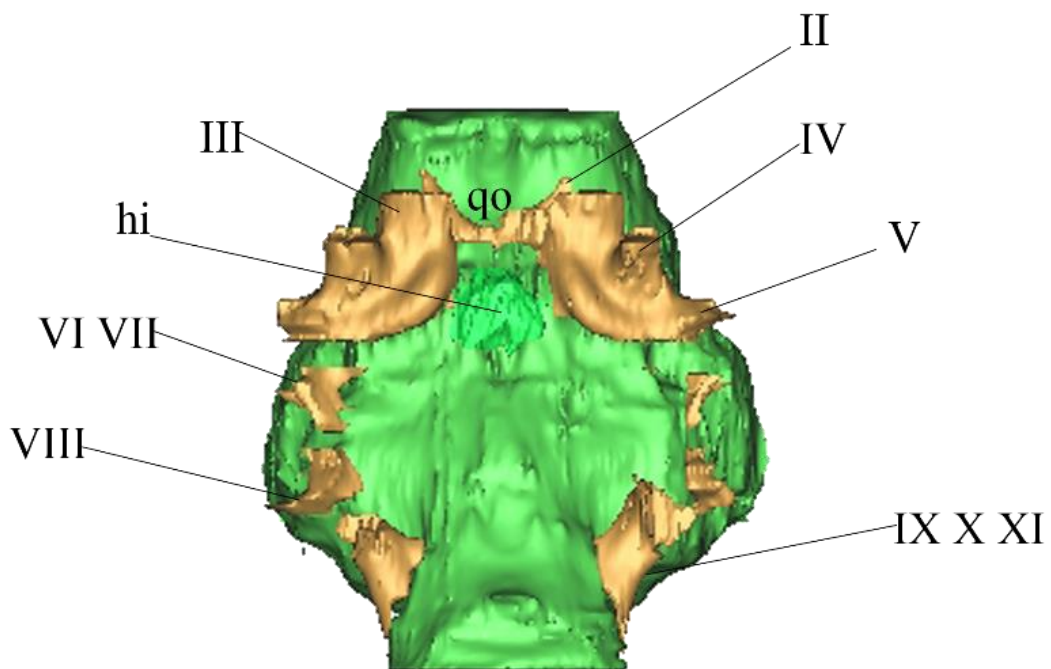


Figura 31: MN 2225-V †*Eremotherium laurillardi*, vista ventral. Nervos cranianos indicados através de numerais romanos Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm.

#### 4.1.4 MN 422-V †*E. laurillardi*

Este exemplar encontra-se seccionado medialmente (Figura 11) mas com o uso do *software* foi possível espelhar a metade reconstruída de modo que pudéssemos visualizar como seria o encéfalo por inteiro (Figura 32). Foi possível a observação de todos os lobos encefálicos. O molde possui largura presumida (o valor foi dobrado devido a metade que não está presente) de 175,02 mm, comprimento de 207,10 mm e apresenta grau de flexão basicranial de 46,08°. Em vista dorsal possui conformação cardiforme invertida devido a expansão dos lobos temporais juntamente com a fissura transversa.

Vista dorsal: No metencéfalo pode-se observar o cerebelo, pois a fissura transversa dá um aspecto triangular ao cerebelo como um todo. Também se mostra mais estreito que os lobos occipitais do hemisfério cerebral. A *vermis* cerebelar não se apresenta com o *cúlmen* tão protuberante.

O telencéfalo mostra-se em formato cardiforme, mais expandido latero-caudalmente nos lobos temporais e occipitais. Essa conformação é reforçada pela fissura transversal, que separa o cérebro do cerebelo. São passíveis de observação alguns sulcos e giros, apesar do telencéfalo como um todo ser mais lisencefálico.

O lobo frontal apresenta leve depressão dorso-ventral na extremidade rostral. Nesta região são observadas depressões sutis que podem ser interpretadas como o sulco coronal (mais rostralmente situado) e sulco cruzado, que continua no sulco anseado. Seguindo a nomenclatura criada por Lyras & Van der Geer (2003) pode-se dizer que a conformação dos sulcos dá à face dorsal do lobo frontal uma conformação pentagonal, não tão evidente no outro exemplar de *E. laurillardii*. Na extremidade rostral do lobo frontal encontra-se a fissura circular que separa os hemisférios cerebrais do pedúnculo e bulbo olfatórios. Entre a fissura circular e o sulco cruzado se apresenta o giro pré-cruzado.

Os lobos parietais visualizados são ligeiramente retangulares rostro-caudalmente. Neles pode-se observar mais caudalmente o sulco suprassilvio assim como o giro de mesmo nome. O sulco suprassilvio também é passível de observação, posicionando-se caudalmente ao sulco silvio.

Os lobos occipitais, juntamente com os lobos temporais, são mais expandidos medio-lateralmente em sua porção mais caudal. Situado mais rostralmente no lobo occipital observa-se o giro ectomarginal caudal.



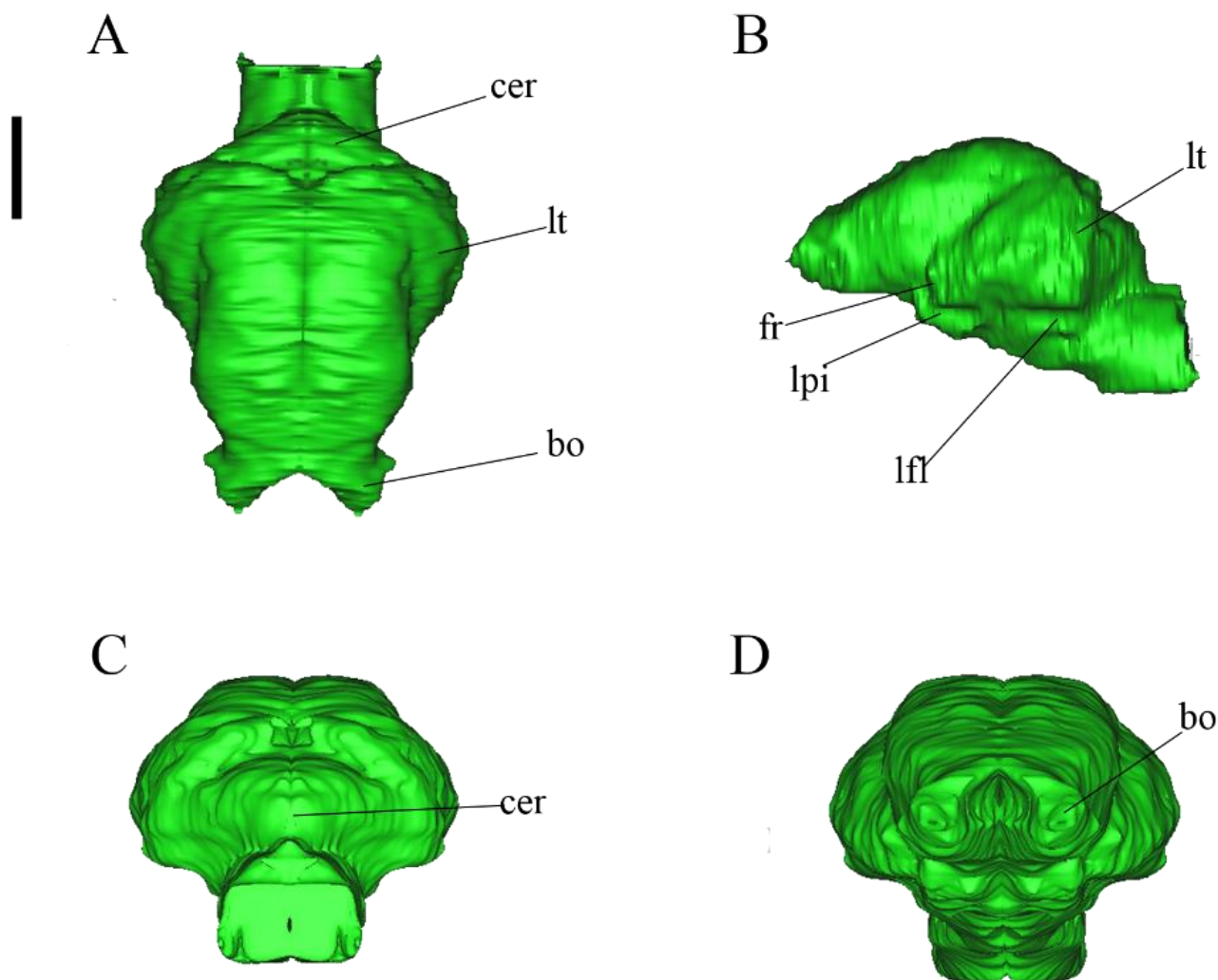


Figura 32: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 422-V †*Eremotherium laurillardi*. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; fr: fissura rinal; lfl: lobo floclonodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal. Escala: 5 cm.

Os bulbos olfatórios são curtos, com um pedúnculo sutil anterior e apresentam uma larga abertura entre eles, de  $76,09^\circ$ . Observa-se que, por se tratar de apenas uma metade do material o valor do ângulo pode estar alterado. Sua borda frontal forma uma diagonal látero-medial.

Vista lateral: Neste exemplar, é possível observar que os hemisférios cerebrais cobrem parcialmente o cerebelo, sendo assim, observa-se melhor o lobo caudal da estrutura nesta vista. É possível observar o pedúnculo cerebelar médio, que fixa o cerebelo à medula oblongata e o lobo floclonodular.

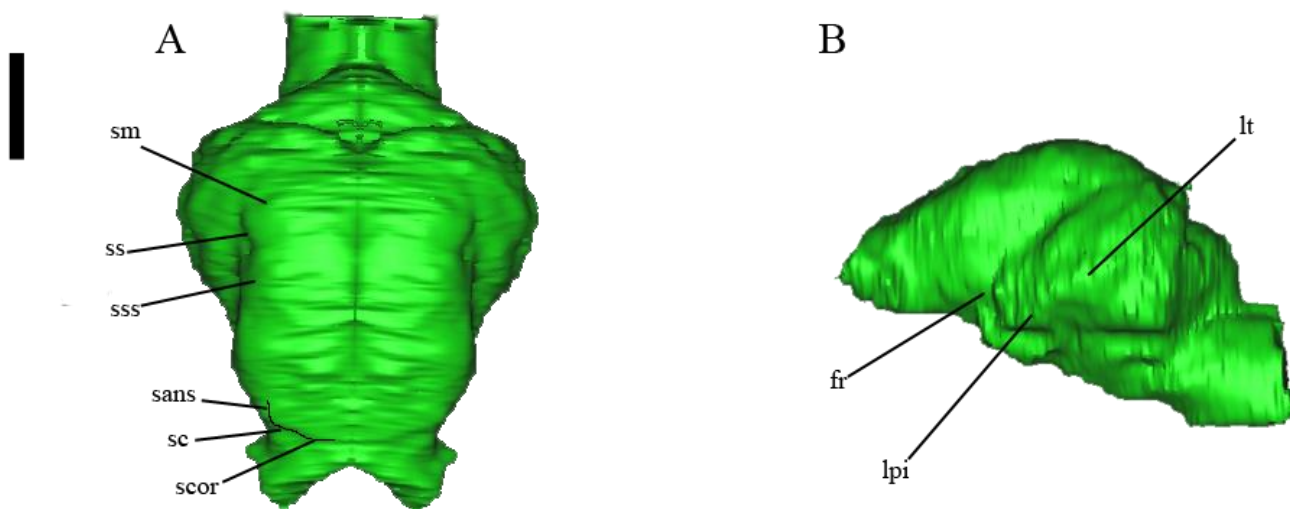


Figura 33: MN 422-V †*Eremotherium laurillardii*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado; scor: sulco coronal; ss: sulco silvio; sss: sulcosuprasilvio; sm: sulco marginal. Escala: 5.

No telencéfalo observa-se o trato olfatório (pedúnculo olfatório), situado mais rostralmente, e caudalmente o lobo piriforme, com superfície irregular formando uma projeção crânio-ventral. O lobo piriforme é bem demarcado pela fissura rinal em sentido crânio-caudal. Em sentido caudal também é observado o sulco silvio demarcando o lobo temporal. Os lobos piriformes se apresentam bastante pronunciados aparentando, em conjunto com os lobos temporais, grande expansão médio-lateral (Figura 33 B).

Vista ventral: No mielencéfalo a medula oblongata se mostra cilíndrica e bastante larga, medindo 71,59 mm de largura máxima.

O metencéfalo está representado neste molde pela ponte e cerebelo. A ponte se mostra bastante larga médio-lateralmente e também apresenta formato cônico, apresentando-se mais convexa em sua porção mais rostral. A ponte e a medula oblongata não permitem visualização do cerebelo.

No diencéfalo a hipófise não está bem delimitada; existe apenas uma pequena elevação entre o quiasma óptico e a ponte, com medidas aproximadas de 22,64 mm de largura máxima e 18,32 mm de comprimento.

No telencéfalo, é possível visualizar os bulbos olfatórios formando uma diagonal medio-lateral, no sentido caudo-rostral (Figura 34). Logo abaixo do trato olfatório, observa-se o quiasma óptico pouco evidente, mas como uma saliência em V entre o trato olfatório e a hipófise. Lateralmente ao quiasma óptico e rostralmente a hipófise se observa a emergência de uma única saída de nervos cranianos A máscara, à primeira vista, aparenta a saída de apenas um, entretanto é possível visualizar na base deste nervo, uma depressão sutil que indica que na verdade esta seria a saída de mais de um nervo craniano. A posição dos nervos cranianos é uma característica bastante conservada nos mamíferos, sendo assim, está sendo seguido o posicionamento conhecido na literatura e a posição de saída dos nervos nos forames craniais (Hildebrand & Goslow, 2008; Romer & Parsons, 1985; Getty, 1981).

Acima do quiasma óptico deveria ser observado o nervo óptico (II); entretanto neste exemplar esse nervo, assim como o nervo olfatório, não é visível. Latero-caudalmente ao quiasma óptico e lateralmente à hipófise observa-se um agrupado irregular ligeiramente cônico com ramificações crânio-caudais e latero-caudais. A primeira ramificação seria correspondente aos nervos III e IV e caudalmente a este ramo seriam as ramificações do nervo vago (V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub>, V<sub>3</sub>). Ainda nesta posição, há uma ligeira divisão direcionada latero-dorsalmente, correspondente ao nervo troclear (IV). O braço mais caudal deste agrupado, posicionado latero-caudalmente corresponde ao nervo craniano facial (VII).

Lateralmente à ponte, observa-se o nervo vestibulococlear (VIII). Latero-caudalmente à ponte, é observado mais um grupamento nervoso, correspondente aos nervos IX, X e XI (glossofaríngeo, vago e acessório). É possível que o nervo craniano XII, hipoglosso, também tenha saída pelo mesmo forame que este último grupamento, do meio do corpo trapezóide. Esse tipo de estrutura não se mostra no biomodelo por este se tratar de uma máscara digital das marcas que as estruturas deixam no crânio do animal.

Não foi possível observar o nervo olfatório (I).

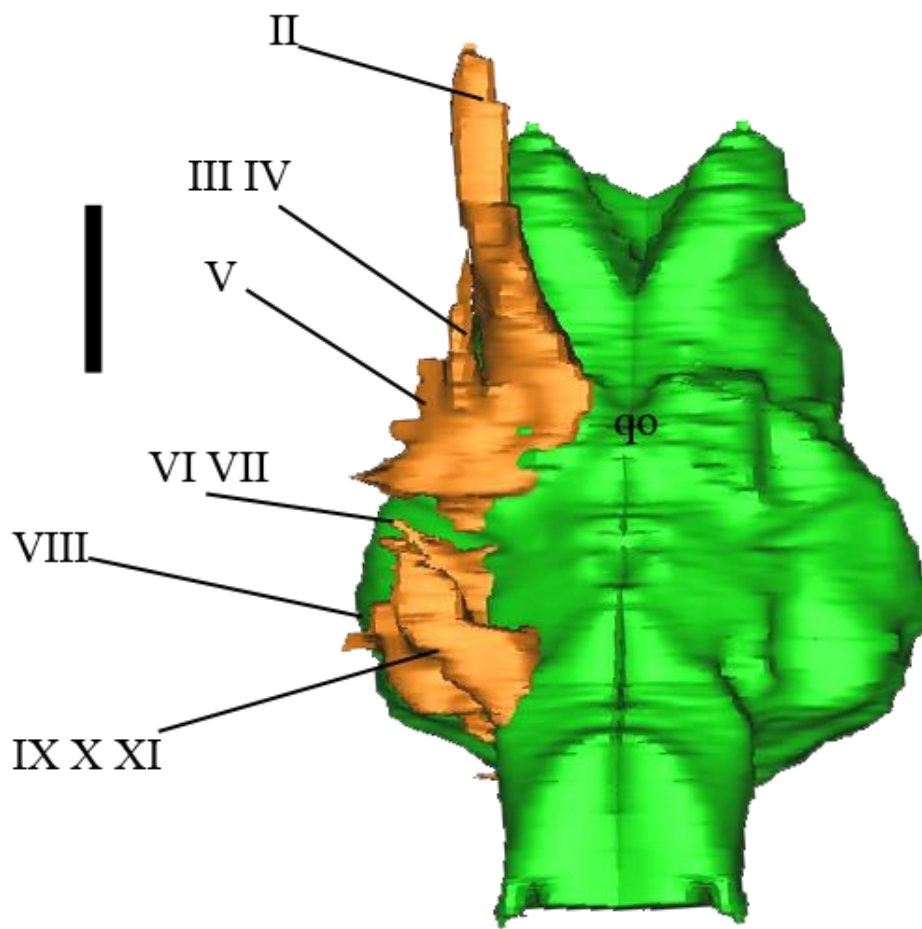


Figura 34: MN 422-V †*Eremotherium laurillardi*, vista ventral. Nervos cranianos, em laranja, indicados através de números romanos. Abreviaturas: qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm

#### 4.1.5 TC 132 †*Valgipes bucklandi*

Este exemplar (Figura 15) está muito bem preservado, sendo possível a observação de todas as estruturas encefálicas. O molde (Figura 35) possui 156,93 mm de comprimento e 87,23 mm de largura máxima.

Vista dorsal: No metencéfalo, o cerebelo é passível de observação. A separação entre o cerebelo e os hemisférios cerebrais aparenta ser interposta por um tentório cerebelar ossificado, que se estende por toda largura do cerebelo e oculta a fissura transversa. O mesmo foi observado por Tambusso & Fariña (2015b) em †*Pamphotherium humboldti*. Estes autores também pontuam

que a estrutura é observada em cingulatas atuais. Nesta vista a estrutura não permite boa visualização dos hemisférios cerebelares e tampouco da *vermis*.

No telencéfalo, nos hemisférios cerebrais, os lobos frontais apresentam uma leve depressão dorso-ventral na porção mais rostral, imediatamente anterior à fissura circular. Ainda em vista dorsal os hemisférios cerebrais se mostram com uma conformação geral dos lobos parietais, ovalada. Os lobos temporais se mostram ligeiramente mais expandidos. A fissura longitudinal que separa os hemisférios cerebrais se apresenta bem visível

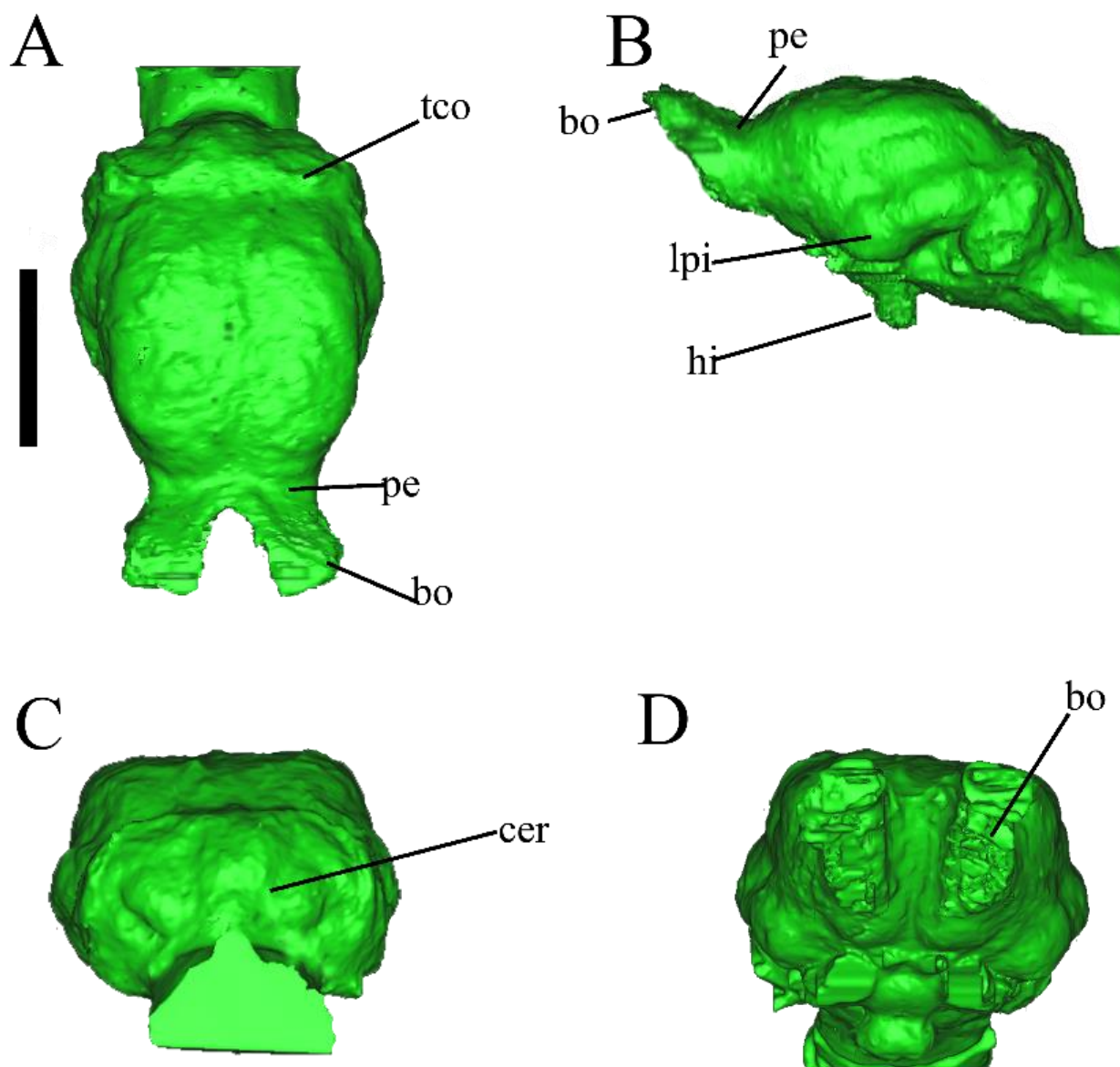


Figura 35: Modelo tridimensional do encéfalo de TC 132 †*Valgipes bucklandi*. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; hi: hipófise; lpi: lobo piriforme; pe: pedúnculo; tco: tentório cerebelar ossificado. Escala: 5 cm.

Apesar de um aspecto geral mais lisencefálico, pode-se notar sulcos e giros (Figura 36A). Em vista dorsal, são passíveis de observação nos lobos frontais o giro pré-cruzado e o sulco cruzado. Nos lobos parietais pode-se perceber os sulcos anseado, mais rostralmente, assim como o giro marginal posicionado medialmente. Também, latero-caudalmente é possível observar o sulco suprassilvio. No lobo occipital é passível de observação o giro ectomarginal.

Na extremidade rostral do telencéfalo apresentam-se os bulbos olfatórios pedunculados. Os pedúnculos são estruturas planas e formam uma abertura em V com ângulo de  $58,6^\circ$  entre eles. Os bulbos olfatórios mostram-se ligeiramente retangulares, alargados no bordo frontal do molde com as extremidades craniais formando uma diagonal médio-lateral.

Vista lateral: No metencéfalo, o cerebelo permite visualização do lobo floclonodular e o paraflóculo, posicionado ventralmente ao lobo (Figura 36 B). A ponte e a medula oblongata não permitem visualização do cerebelo. No telencéfalo, no trato olfatório é possível visualizar um pedúnculo olfatório (Tambusso & Fariña, 2015a, b), comprido rostro-caudalmente e achatado dorso-ventralmente. Caudalmente é passível de observação o lobo piriforme mais rostralmente ao lobo temporal, bastante proeminente nesta vista. Nesta vista é observado um sulco profundo, a fissura rinal, que faz com que os lobos piriformes e temporais se mostrem mais pronunciados. Também é possível observar o sulco suprassilvio e a fissura transversa, que separa o cérebro do cerebelo.

Vista ventral: No mielencéfalo é possível observar a medula oblongata bem larga e espessa, com superfície convexa e cilíndrica medialmente, e apresentando largura máxima de 43,01 mm (Figura 37).

No metencéfalo é possível visualizar a ponte caudalmente à hipófise. Esta se mostra larga e convexa com 43,39 mm de largura máxima.

No diencéfalo a hipófise apresenta-se caudal ao quiasma óptico. Neste exemplar a hipófise mostra-se aumentada, demarcando uma grande projeção ventral arredondada posicionada ventro-caudalmente. A projeção mede 27,23 mm de comprimento (do início da hipófise ao extremo caudal da estrutura), 17,91 mm de largura e 23,52 mm de altura.

No telencéfalo os lobos piriformes são bem pronunciados, arredondados e convexos. Medio-rostralmente aos lobos piriformes observa-se o quiasma óptico, uma pequena projeção em V. O nervo óptico (II) não foi visualizado por completo, entretanto os outros nervos cranianos foram constatados.

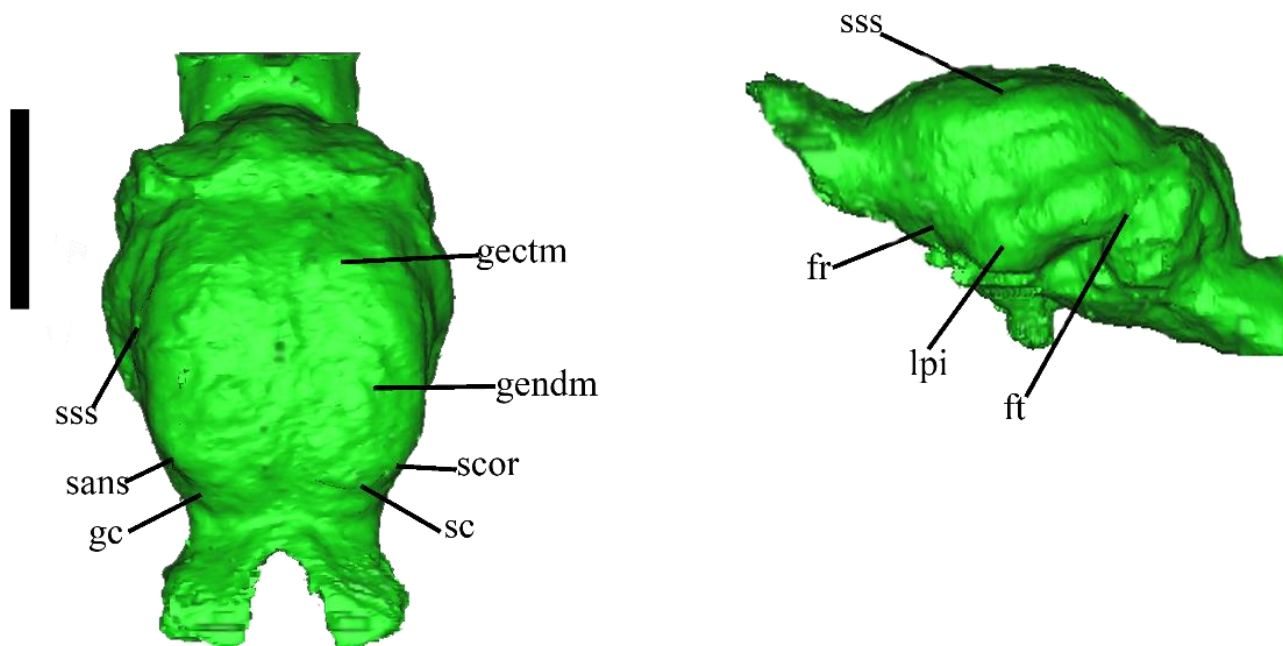


Figura 36: TC 132 †*Valgipes bucklandi*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; ft: fissura transversa; gc: giro cruzado; gectm: giro ectomarginal; gendm: giro endomarginal; lpi: lobo piriforme; sans: sulco anseado; sc: sulco cruzado; scor: sulco coronal; sss: sulco suprassilvio. Escala: 5 cm.

Lateralmente ao quiasma óptico observa-se a emergência de nervos em forma de um agrupado irregular cônico, direcionado rostralmente. Pelo posicionamento, conforme indicado na literatura para mamíferos (Hildebrand & Goslow, 2008; Romer & Parsons, 1985; Getty, 1981) seriam os nervos cranianos III e IV (óculomotor e troclear), bastante desenvolvidos. Direcionado, látero-rostralmente estão as ramificações do trigêmeo (rostral V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub>, V<sub>3</sub>).

Emergindo lateralmente à ponte, observa-se a saída dos nervos cranianos VII e VIII (facial e acústico). Na região mais caudal, lateralmente à medula oblongata, emergem os nervos glossofaríngeo, vago e acessório (IX, X, XII). O nervo craniano hipoglosso (XII) emerge na extremidade mais caudo-medial da medula oblongata, não sendo visualizado na máscara.



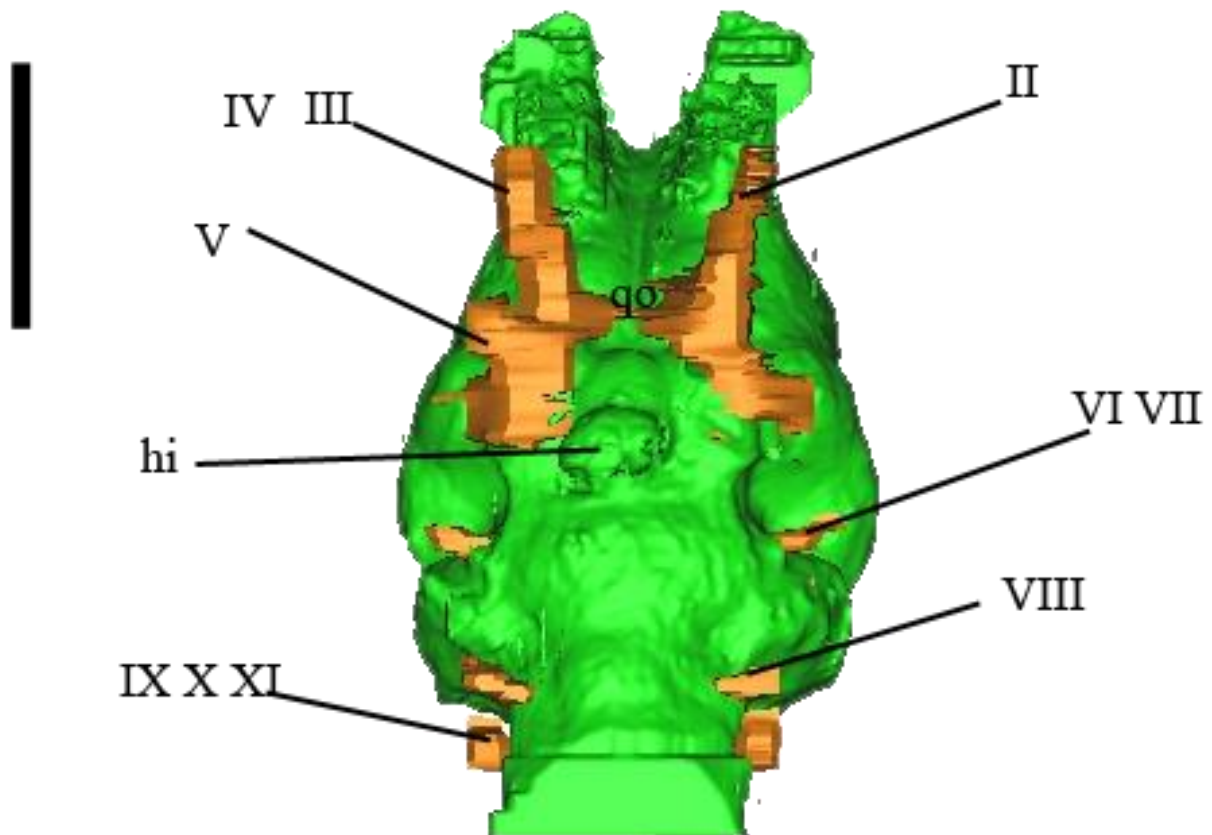


Figura 37: TC 132 †*Valgipes bucklandi*, vista ventral. Em laranja os nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hi: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 5 cm.

#### 4.1.6 LP 55 †*Valgipes bucklandi*

Este exemplar (Figura 13) está bem preservado, entretanto sua face lateral esquerda apresenta uma quebra em parte do nasal e maxilar. O exemplar também apresenta um grande aporte de sedimentos, que dificultou um pouco a visualização de algumas estruturas. O molde (Figura 38) mostra como comprimento máximo de 146,86 mm e largura máxima de 91,71 mm.



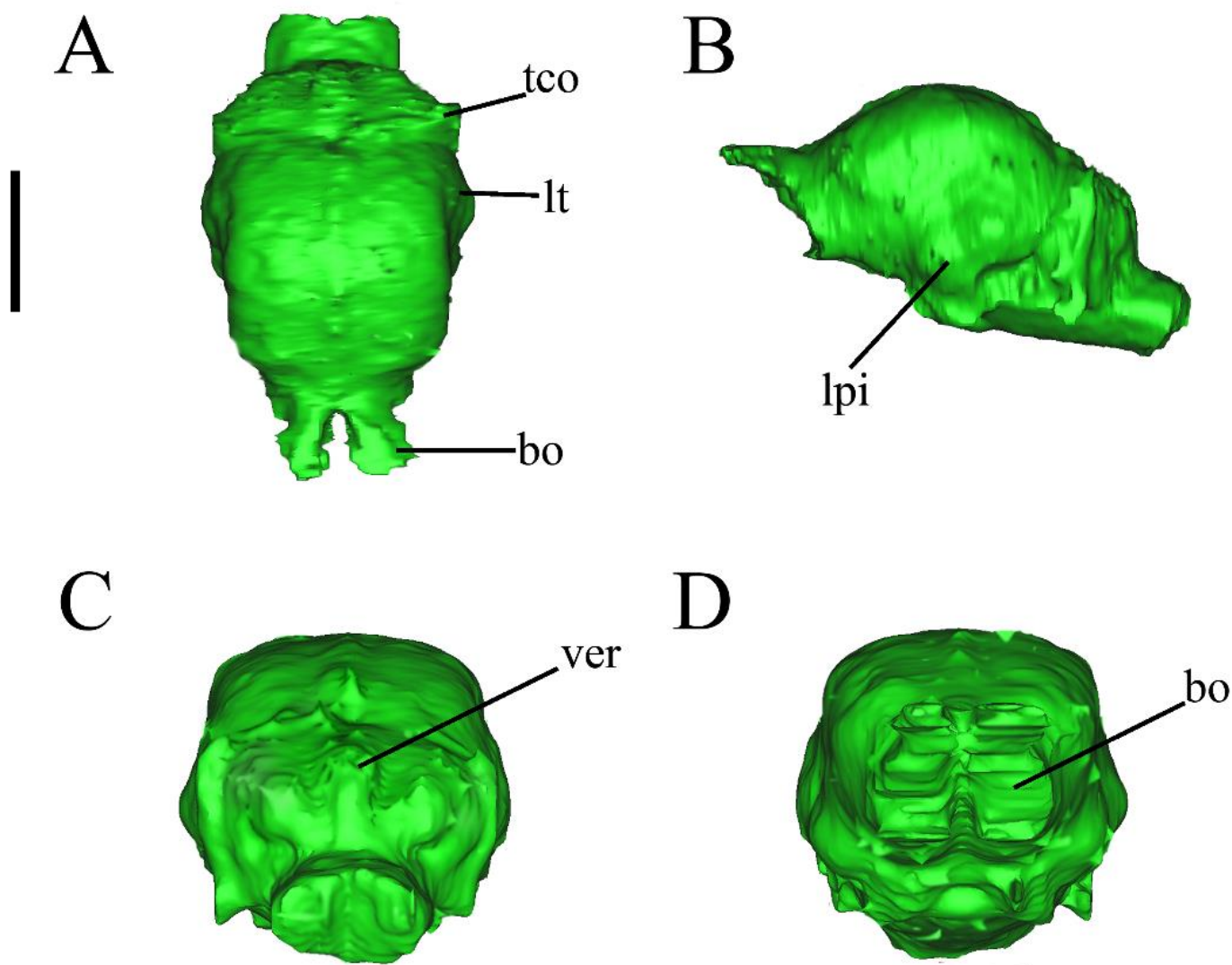


Figura 38: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 55 †*Valgipes bucklandi*. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; lt: lobo temporal; tco: tentório cerebelar ossificado; ver: vermis cerebelar. Escala: 5 cm.

Vista dorsal: No metencéfalo observa-se o cerebelo. Como no exemplar anterior, a fissura transversa é ocultada por um tentório cerebelar ossificado que se estende por toda largura do cerebelo. Assim como no exemplar anterior, os hemisférios e a *vermis* cerebelar não são muito visíveis.

No telencéfalo os lobos frontais dos hemisférios cerebrais mostram depressão dorso-ventral na porção mais rostral, imediatamente anterior à fissura circular. Os lobos parietais apresentam uma conformação geral ovóide. Os lobos temporais mostram-se, ligeiramente mais expandidos médio-lateralmente. A fissura longitudinal está visível. O telencéfalo como um todo

tem aspecto mais lisencefálico e, diferente do exemplar de *V. bucklandi* anterior, os sulcos e giros não estão muito perceptíveis (Figura 39). Nos lobos frontais consegue-se observar o giro pré-cruzado e o sulco cruzado. Já no lobo parietal, mais caudalmente identifica-se o sulco suprassilvio.

Na extremidade rostral do telencéfalo, dorsalmente, observam-se os bulbos olfatórios, pedunculados. Os pedúnculos são planos e formam uma abertura em V com ângulo de 36,08° entre eles. O biomodelo do bulbo olfatório direito está incompleto; o preenchimento por sedimentos dificultou sua visualização. O bulbo olfatório esquerdo foi passível de visualização, mostrando-se ligeiramente retangular com o bordo frontal do molde formando, em sua extremidade rostral, uma diagonal médio-lateral.

Vista lateral: Nesta vista do telencéfalo observa-se o trato olfatório, curto e ligeiramente cilíndrico (Figura 39 B). Caudalmente são passíveis de observação os lobos piriformes direito e esquerdo. Os lobos piriformes são bem pronunciados, arredondados e convexos, situados rostralmente aos lobos temporais. A fissura rinal é passível de observação nesta vista e se mostra mais profunda na porção mais caudal. Nesta vista também é possível observar o sulco suprassilvio.

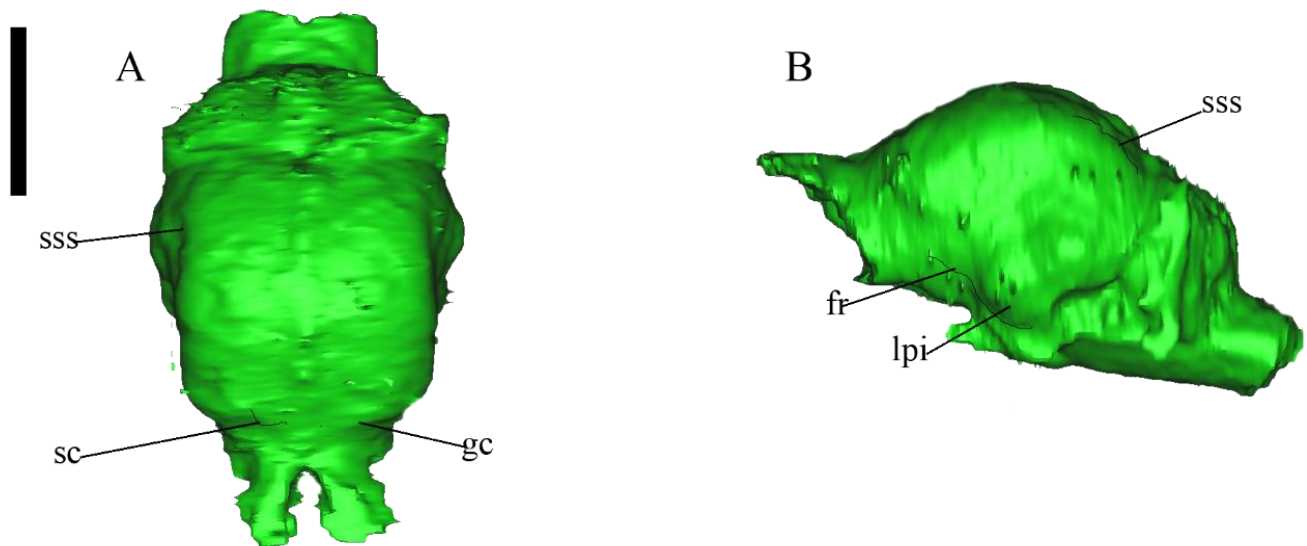


Figura 39: LP 55 †*Valgipes bucklandi*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gc: giro cruzado; lpi: lobo piriforme; sc: sulco cruzado; sss: sulco suprassilvio. Escala 5 cm.

Vista ventral: O mielencéfalo (Figura 40) apresenta a medula oblongata bem larga e espessa, com superfície medial convexa, cilíndrica e com largura máxima de 46,55 mm.

Ainda em vista ventral observa-se o metencéfalo representado pela ponte e pelo cerebello. A ponte se mostra bastante larga médio-lateralmente e mais convexa medialmente medindo 55,83 mm de largura e apresentando uma pequena elevação na sua extremidade mais rostral.

No diencéfalo, a hipófise posiciona-se caudalmente ao quiasma óptico e mede 10,52 mm de comprimento por 15,09 de largura.

No telencéfalo observa-se médio-rostralmente aos lobos piriformes, o quiasma óptico, como uma pequena projeção em V. O nervo óptico (II) apresenta-se na máscara posicionado junto a uma grande emergência de nervos cranianos, em forma de um agrupado irregular cônico, direcionado rostralmente. O nervo óptico é melhor visualizado diretamente na imagem tomográfica (Figura 40). Essa grande saída de nervos cranianos corresponde aos nervos cranianos III e IV (óculomotor e troclear), bastante desenvolvidos. As ramificações do trigêmeo (cranial V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub>, V<sub>3</sub>) apresentam-se lateralmente e rostralmente na máscara encefálica.

Emergindo lateralmente à ponte, observa-se, apenas na vista lateral esquerda, a saída dos nervos cranianos VII e VIII (facial e acústico). Na região mais caudal, lateralmente à medula oblongata, emergem os nervos glossofaríngeo, vago e acessório (IX, X, XII), em ambos lados. O nervo craniano hipoglosso emerge na extremidade mais caudo-medial da medula oblongata, não sendo visualizado na máscara.

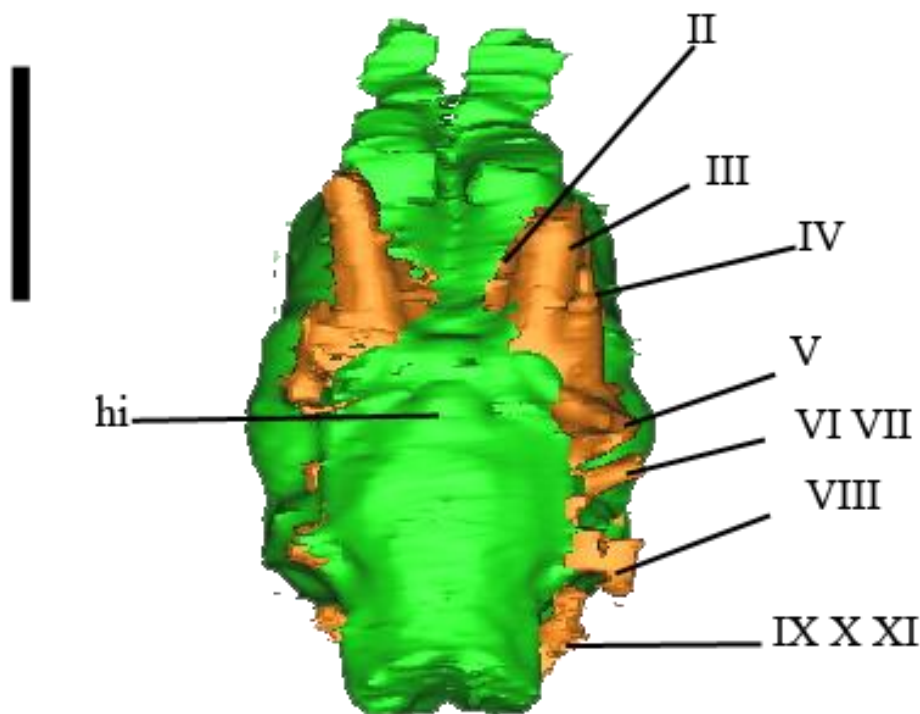


Figura 40: LP 55 †*Valgipes bucklandi*, vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise. Escala: 5 cm.

#### 4.1.7 LP 54 †*Valgipes bucklandi*

O exemplar (Figura 14) está muito preenchido por sedimentos e apresenta quebra nos ossos nasal, parte do maxilar e zigomático direitos. Ainda assim, apesar das estruturas encefálicas não serem de fácil visualização, foi possível mensurar algumas estruturas. O encéfalo como um todo mede 154,79 mm de comprimento e 92,40 mm de largura (Figura 41).

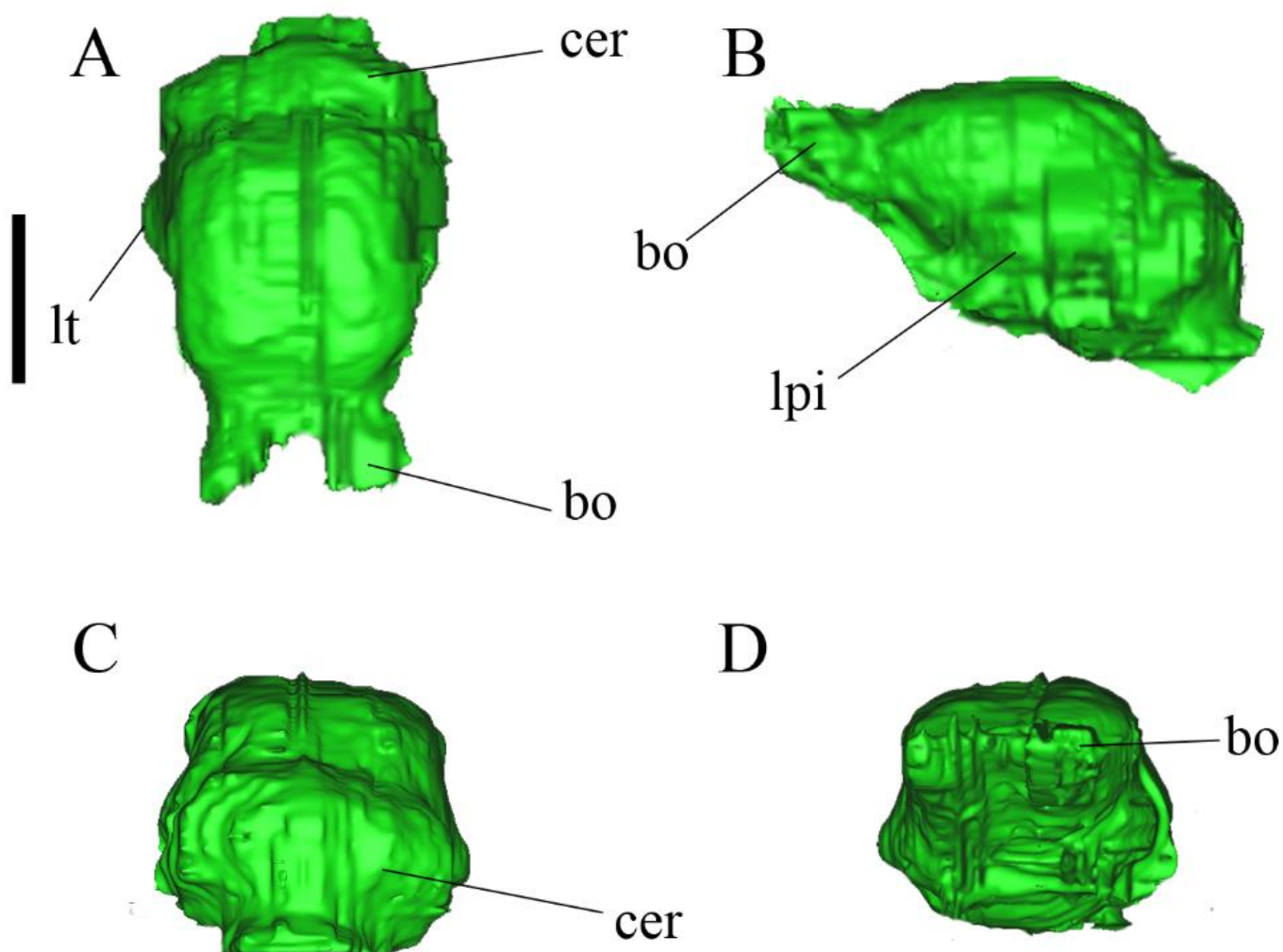


Figura 41: Modelo tridimensional do encéfalo de LP 54 †*Valgipes bucklandi*. A -Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D- Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal. Escala: 5 cm

Vista dorsal: No metencéfalo é possível delimitar o cerebelo. Percebe-se o tentório cerebelar ossificado posicionado onde seria a fissura transversa.

No telencéfalo, os lobos frontais dos hemisférios cerebrais apresentam dorsalmente uma leve depressão em sua porção mais rostral. Os lobos parietais apresentam uma conformação ovalada. Também nota-se os lobos temporais ligeiramente expandidos médio-lateralmente. Como a visualização neste biomodelo está comprometida pela presença de sedimentos, os sulcos e giros não foram visualizados.

Na extremidade rostral do telencéfalo, dorsalmente, observam-se os bulbos olfatórios. Os bulbos são pedunculados e formam uma abertura entre si de  $69,67^\circ$ . O biomodelo dos bulbos não está completo, não podendo ser reconstruída sua morfologia (Figura 42A).

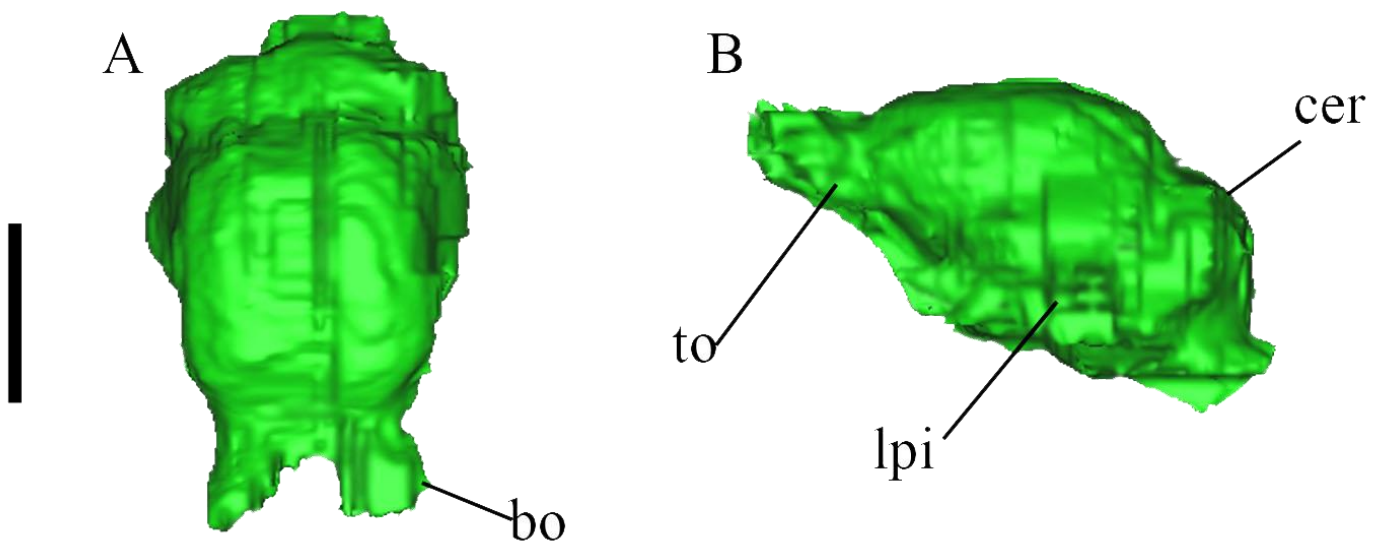


Figura 42: LP 54 †*Valgipes bucklandi*. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lpi: lobo piriforme; to: trato olfatório. Escala: 5 cm.

Vista lateral: No telencéfalo observa-se o trato olfatório, curto, mas a forma não se mostra muito definível (Figura 42). O lado direito permite melhor visualização do trato olfatório, que mostra-se curto e ligeiramente cilíndrico. Na lateral direita também é possível uma melhor visualização do lobo piriforme, que se apresenta bem pronunciado, arredondado e convexo. A fissura rinal, mostra-se bem demarcada.

Vista ventral: Onde se posicionaria o mielencéfalo, a medula oblonga não se encontra bem delimitada. No metencéfalo observa-se a ponte, também não muito bem delimitada na máscara. No diencéfalo a hipófise apresenta-se caudal ao quiasma óptico, pouco visível e arredondada, medindo 19,52 mm de comprimento e 17,23 mm de largura. A vista ventral do



telencéfalo não se mostra bem visível (Figura 43). É possível notar a emergência dos nervos cranianos III, IV e V. Os demais não foram passíveis de identificação na tomografia, devido ao crânio se encontrar muito preenchido de sedimentos o que dificultou a visualização.

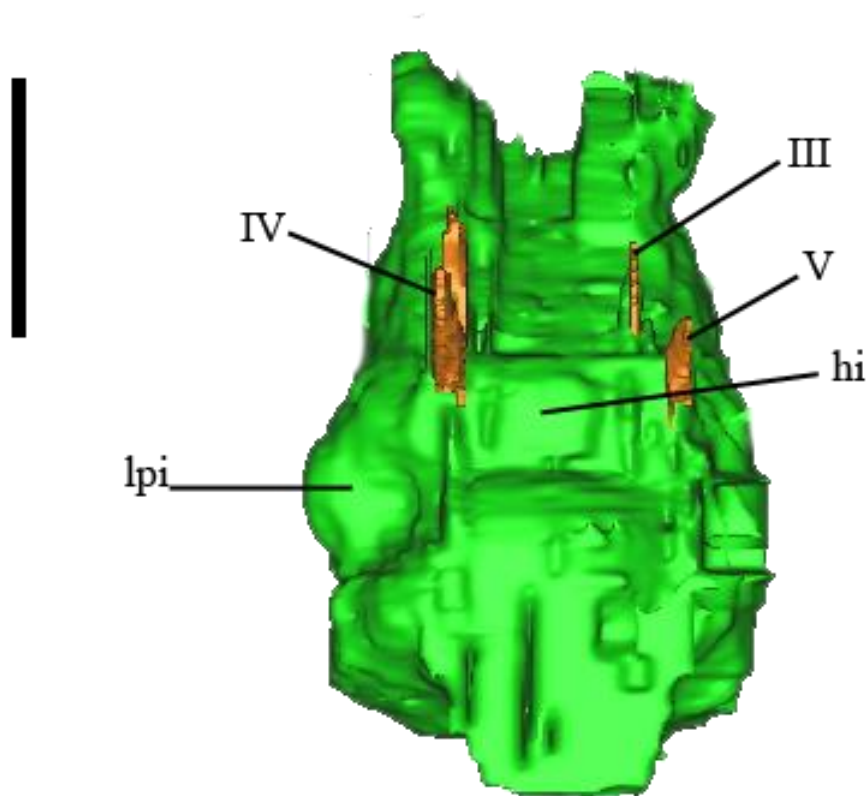


Figura 43: LP 54, †*Valgipes bucklandi*, vista ventral. Em laranja, os nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise. Escala: 5 cm

#### 4.1.8 MN 30472 *Bradypus tridactylus*

A tomografia do exemplar vivente (Figura 9) permitiu a visualização com mais detalhes da estrutura encefálica em todas as vistas, assim como os hemisférios e lobos encefálicos. Os nervos cranianos também foram passíveis de observação. O molde do endocrânio (Figura 44) apresenta comprimento de 51,46 mm, 29,30 mm de largura máxima e 27,67mm de altura.

Vista dorsal: O cerebelo mede 11,95 mm de comprimento e 21,18 mm de largura. Apresenta uma conformação mais arredondada, sem uma delimitação marcante dos hemisférios cerebelares e da *vermis*.

No telencéfalo, os lobos frontais dos hemisférios cerebrais se mostram mais quadrangulares. A fissura circular que delimita os bulbos olfatórios mais rostralmente está bem demarcada. É passível de visualização sulcos e giros (Figura 45), apesar do telencéfalo ter aparência mais lisencefálico. No lobo frontal é possível visualizar o sulco coronal e o sulco anseado formando a conformação cardiforme descrita por Lyras & Van Der Geer (2003).

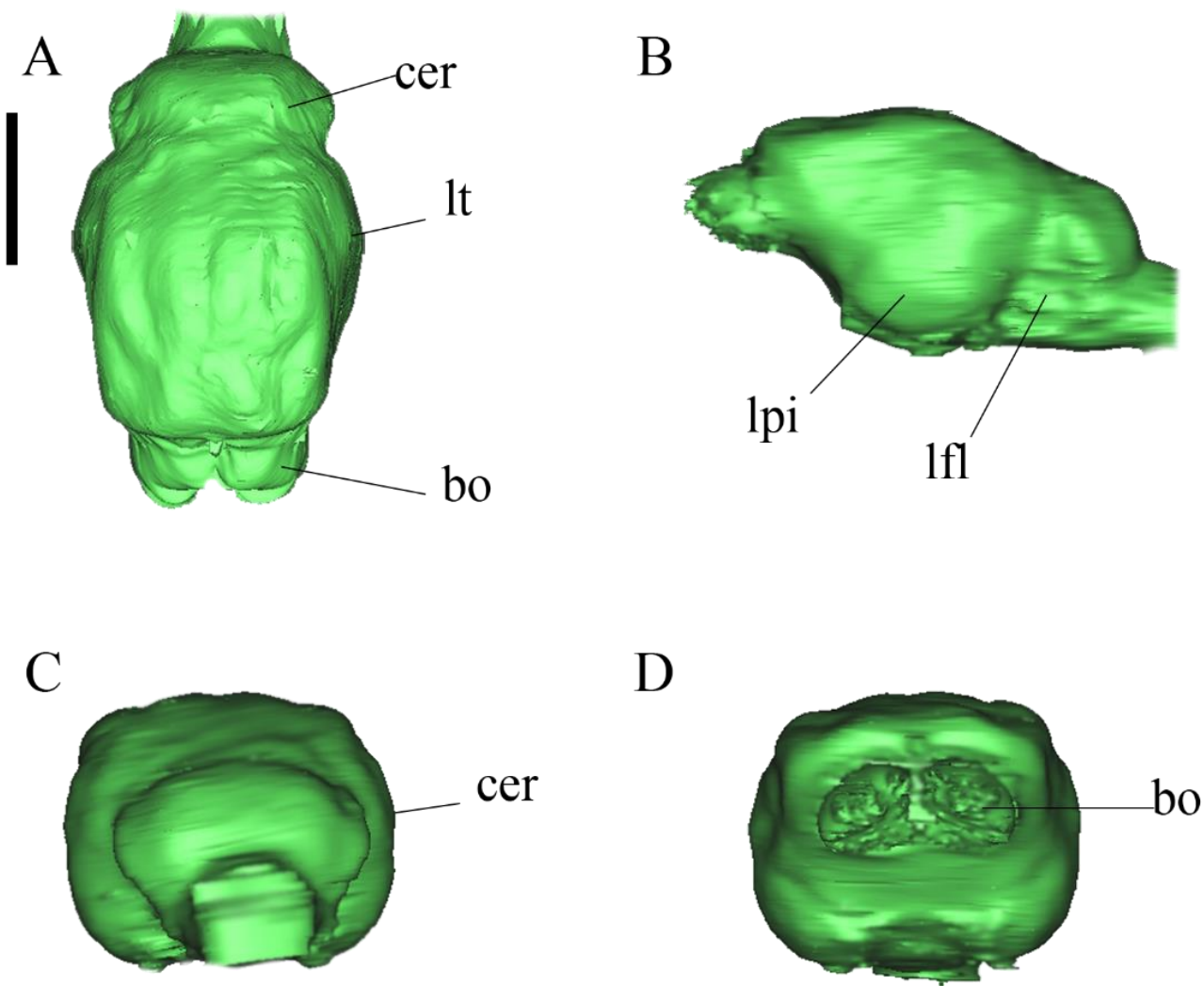


Figura 44: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 30471 *Bradypus tridactylus*. A – Vista dorsal; B- Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal. Escala: 2 cm.

Ainda em vista dorsal é possível observar nos lobos parietais os sulcos silvio e supra silvio, assim como os giros silvio e supra silvio.

Os lobos temporais são sutilmente expandidos médio-lateralmente e os lobos occipitais apresentam leve depressão anterior à fissura transversa que os separa do cerebelo.

Em vista dorsal, na extremidade mais rostral, observa-se os bulbos olfatórios; eles são ovais, convergem entre si medialmente e a separação entre eles não é muito marcante. Medem 8,44 mm de comprimento e 18,33 mm de largura. Não apresentam pedúnculo.

Vista lateral: No metencéfalo, no cerebelo, nesta vista o lobo floculonodular se mostra muito sutil e não se observa o paraflóculo.

No telencéfalo o trato olfatório não está bem delimitado por ser curto. A divisão entre trato olfatório e lobo frontal é abrupta. Os lobos temporais são mais proeminentes, assim como os lobos piriformes, se encontram bem destacados e a fissura rinal abaixo forma um sulco bem demarcado em direção caudo-rostral. O sulco supra silvio também é observável por esta vista (Figura 45B).

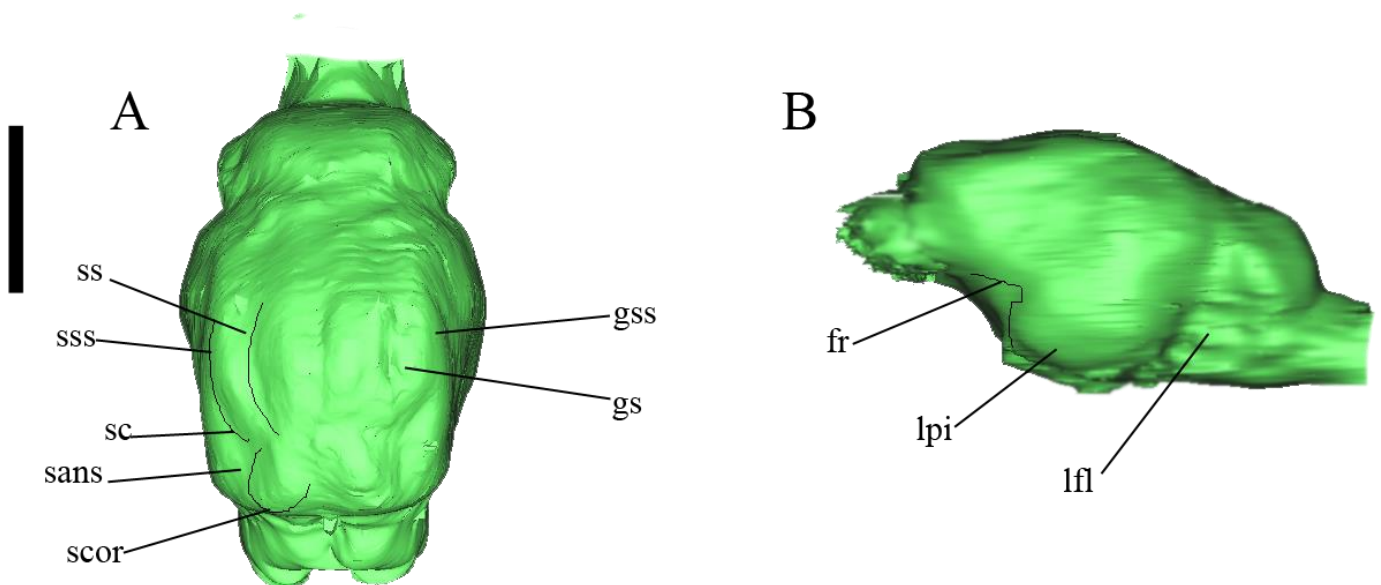


Figura 45: MN 30471 *Bradypus tridactylus*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gans: giro ansado; gs: giro silvio; gss: giro supra silvio; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sc: sulco cruzado; Escala: 2 cm.

Vista ventral: O mielencéfalo é observado em vista ventral (Figura 46). A medula oblongata apresenta largura máxima de 11,90 mm e apresenta-se cilíndrica e estreita látero-lateralmente. O metencéfalo é composto pela ponte e cerebelo. Nesta vista é possível visualizar



a ponte que não se mostra muito proeminente, é mais plana e tem largura máxima de 10,11 mm. Nesta vista o cerebelo não é passível de visualização.

No diencéfalo a hipófise está posicionada caudalmente ao quiasma óptico e rostralmente à ponte. A hipófise se mostra arredondada e mede 7,05 mm de comprimento e 6,36 mm de largura máxima.

Os lobos piriformes são bem destacados nesta vista, muito abaulados dorso-ventralmente e caudo-rostralmente. Médio-rostralmente aos lobos piriformes observa-se o quiasma óptico, que se mostra muito sutil como uma leve depressão. O nervo óptico (II) está posicionado lateralmente ao quiasma, sendo uma continuação do mesmo. Látero-caudalmente ao quiasma e nervo II, emergem os nervos cranianos III e em seguida o IV. Mais caudalmente, lateral à hipófise, observa-se a emergência dos ramos do nervo trigêmeo ( $V_1, V_2, V_3$ ). Lateral à ponte observa-se três pontos em separados que, pela posição (Romer & Parsons, 1985; Getty, 1981), seriam os nervos VI, VII e VIII, respectivamente. Já na medula oblongata, lateralmente observa-se uma grande saída de nervos cranianos, correspondentes aos IX, X e XI. O nervo hipoglosso (XII) não está visível na reconstrução, mas sua saída pode estar ligada aos nervos anteriores.

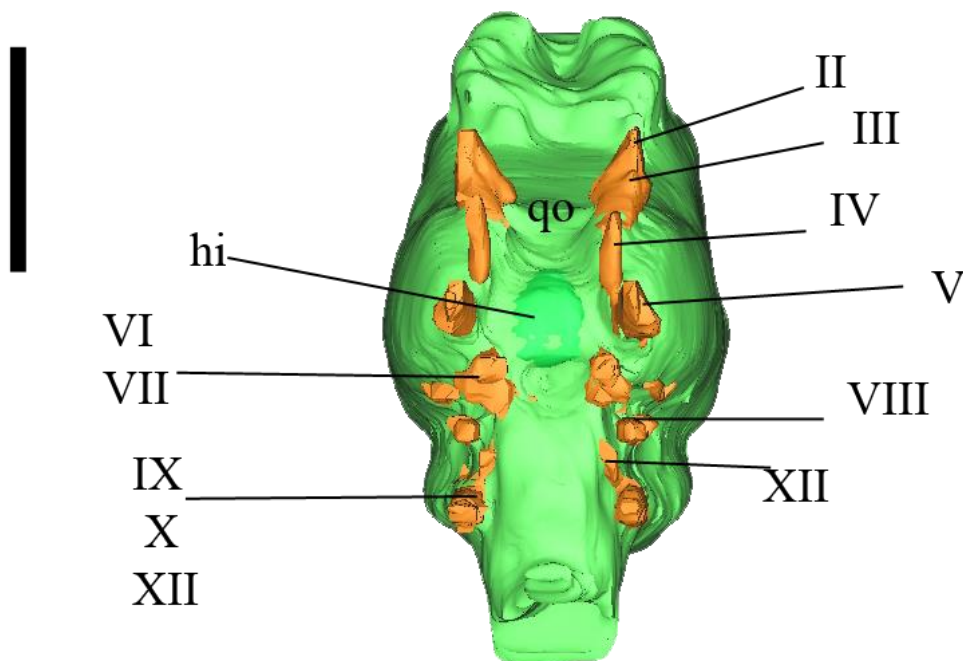


Figura 46: MN 30471 *Bradypus tridactylus*, vista ventral. Nervos cranianos, em cor laranja, indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 2 cm.

#### 4.1.9 MN 7609 *B. variegatus*

O exemplar (Figura 8), recente, foi tomografado em tomógrafo médico, as imagens permitiram a visualização da estrutura encefálica em todas as vistas, assim como os hemisférios e lobos encefálicos. Os nervos cranianos também foram passíveis de observação. O molde do encéfalo (Figura 47) mede como um todo 54,20 mm de comprimento, 31,53 de largura e 25,67 de altura.

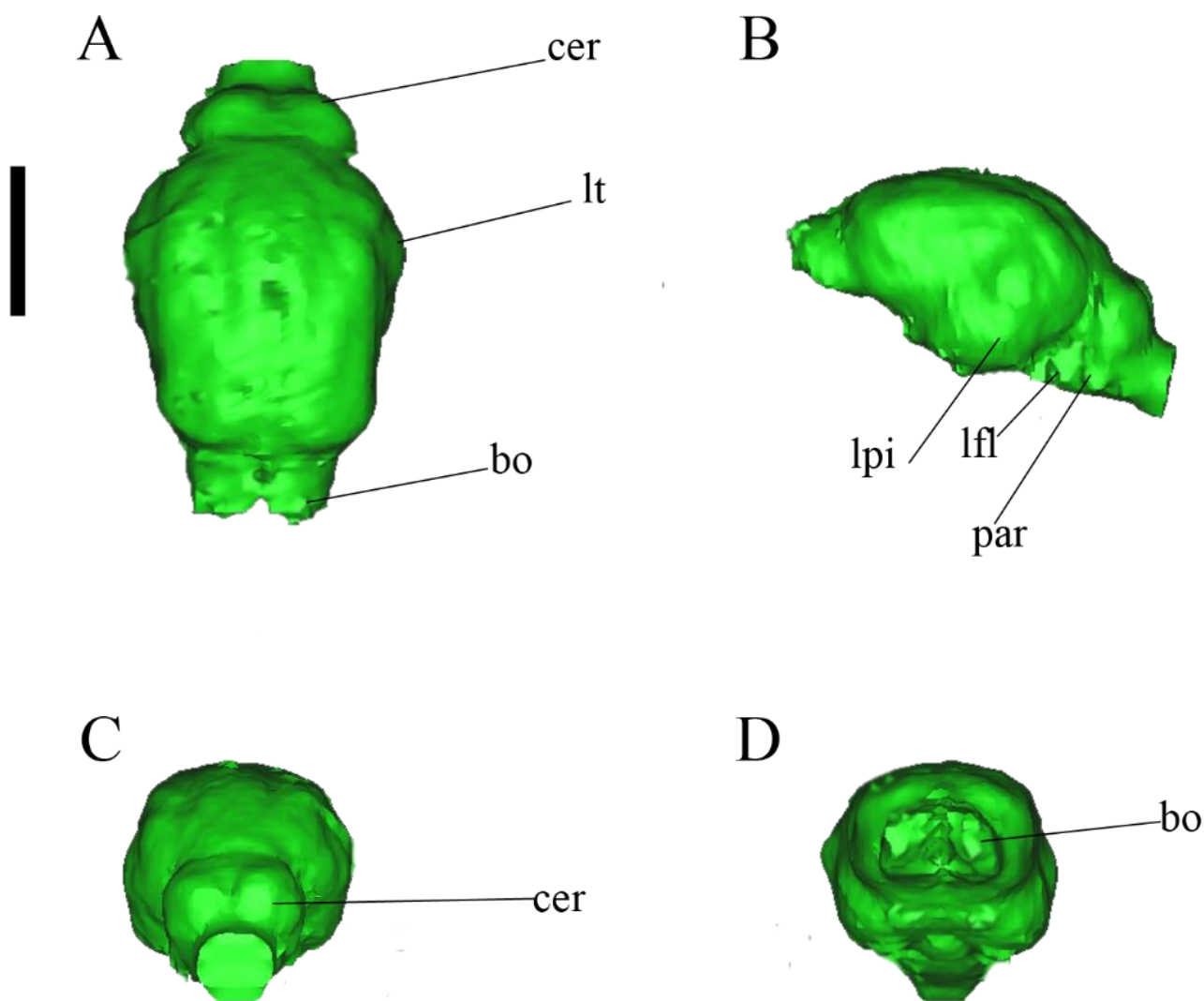


Figura 47: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 7609 *Bradypus variegatus*. A – Vista dorsal; B - Vista lateral esquerda; C – Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lf: lobo frontal; lfl: lobo floclunodular; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; par: paraflóculo. Escala: 2 cm.

Vista dorsal: No metencéfalo o cerebelo mede 11,36 mm de comprimento e 18,62 mm de largura. Tem a aparência de dois pequenos montes, mas a *vermis* não é delimitada.

No telencéfalo os lobos frontais dos hemisférios cerebrais têm uma conformação quadrangular mais sutil. É passível de visualização sulcos e giros (Figura 48), apesar da aparência mais lisencefálico do encéfalo. No lobo frontal é possível visualizar o sulco coronal e o sulco anseado formando a conformação cardiforme descrita por Lyras & Van Der Geer (2003). A fissura circular, que delimita os bulbos olfatórios é bem marcada. Os bulbos olfatórios são ovais e curtos, medindo 8,62 mm de comprimento e 15,84 mm de largura combinada. A separação entre eles é pequena e forma um ângulo de 20° e não apresenta pedúnculo.

Nos lobos parietais os sulcos silvio, suprassilvio e endomarginal são visíveis, assim como os giros suprassilvio e endomarginal. A expansão médio-lateral dos lobos temporais em vista dorsal é bastante sutil. Já nos lobos occipitais é observado uma leve depressão confluyente com a fissura transversa que separa os hemisférios cerebrais do cerebelo.

Vista lateral: O metencéfalo, apresenta o cerebelo, em vista lateral, com o lobo floculonodular sutil e não se observa o paraflóculo (48 B).

No telencéfalo, o trato olfatório é curto, ligeiramente curvo e compacto. A fissura circular é bem demarcada nesta vista. A fissura rinal é observada e se estende horizontalmente delimitando ventralmente o grande lobo piriforme. Os lobos piriformes são bastante abaulados, tanto médio-lateralmente quanto dorso-rostralmente. O sulco supra silvio também é observável nesta vista.

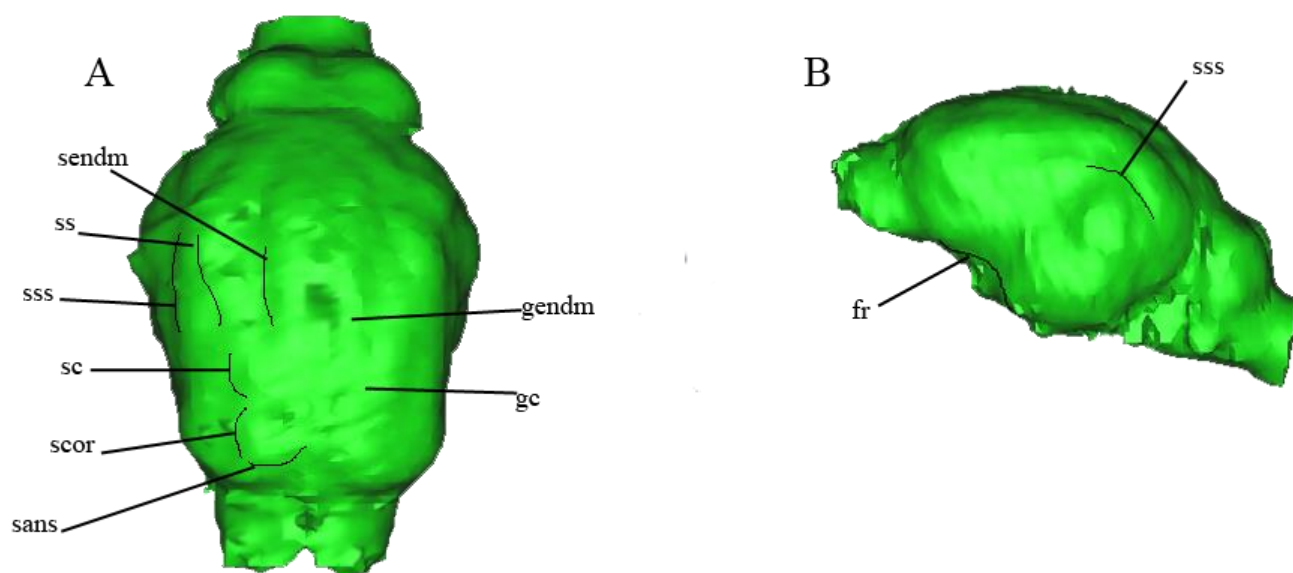


Figura 48: MN 7609 *Bradypus variegatus*. A- Vista dorsal; B - Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gc: giro cruzado; gendm: giro endomarginal; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sc: sulco cruzado; sendm: sulco endomarginal; ss: sulco silvio; sulco suprassilvio. Escala: 2 cm.

Vista ventral: O mielencéfalo é passível de observação em vista ventral (Figura 49). A medula oblongata apresenta largura máxima de 11,43 mm, pouco plana, mas cilíndrica.

No metencéfalo, a ponte não se mostra demarcada. Nesta vista, o cerebelo também não é passível de visualização.

No diencéfalo, em vista ventral, a hipófise é bastante demarcada e se apresenta em uma leve elipse crânio-caudal, mede 8,06 mm de comprimento e 6,47 mm de largura máxima.

Os lobos piriformes são bem destacados, muito abaulados dorso-ventralmente. O quiasma óptico não está demarcado no molde do endocrânio. O nervo óptico (II) também não foi visualizado.

Medialmente aos lobos piriformes observa-se a emergência dos nervos cranianos III e IV. A seguir, lateralmente à hipófise, estão as ramificações do nervo trigêmeo ( $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ ), um grupo bem marcado, de forma irregular direcionado rostralmente. Caudalmente a este grupo observa-se três pontos em separados que pela posição seriam os nervos VI, VII e VIII em sequência. Já na medula oblongata, lateralmente observa-se uma grande saída de nervos cranianos, correspondentes aos IX, X e XI. Medialmente na medula ainda é observado mais um ponto de saída que seria correspondente ao nervo hipoglosso (XII).

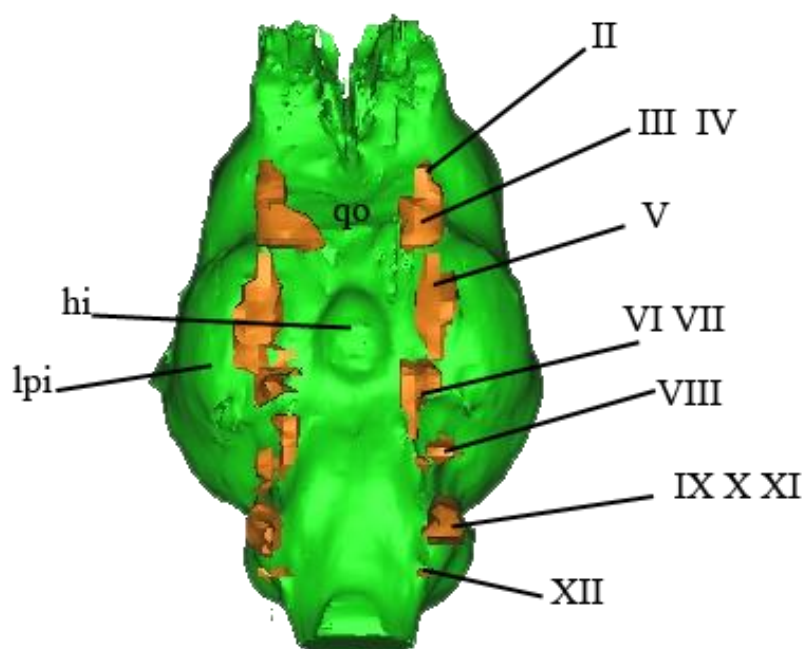


Figura 49: MN 7609 *Bradypus variegatus*, vista ventral. Nervos cranianos indicados através de números romanos. Abreviaturas: hip: hipófise; qo: quiasma óptico. Escala: 2 cm.

#### 4.1.10 MN 10981 *B. torquatus*

O exemplar MN 10981 (Figura 7), tomografado em tomógrafo médico permitiu a visualização de toda a estrutura encefálica. O molde do encéfalo (Figura 50) possui comprimento total de 51,79 mm de comprimento, 31,50 mm de largura e 25,57 mm de altura.

Vista dorsal: No metencéfalo, o cerebelo mede 16,95 mm de comprimento e 21,33 mm de largura. Os hemisférios cerebelares são demarcados como dois pequenos montes. Apesar da *vermis* não se mostrar bem delimitada, é possível notar seu posicionamento entre os hemisférios cerebelares com a aparência de dois pequenos montes. Em vista lateral, o lobo floclonodular é sutil, assim como o paraflóculo.

No telencéfalo o encéfalo tem a mesma aparência quadrangular dos outros exemplares, entretanto mais tênue. Os lobos frontais dos hemisférios cerebrais apresentam sulcos e giros. São visíveis os sulcos coronal e anseado (Figura 51 A) formando a conformação cardiforme descrita por Lyras & Van Der Geer (2003). A fissura circular, que delimita os bulbos olfatórios é bem marcada. Os bulbos olfatórios são ovais e mais compridos crânio-caudalmente, medindo 7,53 mm de comprimento e 15,77 de largura combinada. A separação entre eles é pequena e forma um ângulo de 16° e não apresenta pedúnculo.

Nos lobos parietais os sulcos silvio, suprassilvio e endomarginal são visíveis, assim como os giros endomarginal e silvio. Os lobos temporais são bem expandidos médio-lateralmente. Os lobos occipitais apresentam uma leve depressão confluyente com a fissura transversa, que separa os hemisférios cerebrais do cerebelo. Os hemisférios cerebrais não cobrem o cerebelo em vista dorsal.

Vista lateral: O trato olfatório apresenta-se curto e cilíndrico (Figura 51 B). A fissura circular é bem demarcada nesta vista. A fissura rinal é observada e se estende horizontalmente, delimitando ventralmente o lobo piriforme que se apresenta volumoso. Os lobos piriformes são bastante abaulados tanto médio-lateralmente quanto dorso-rostralmente, sendo bastante destacados. O sulco supra silvio também é observável nesta vista.

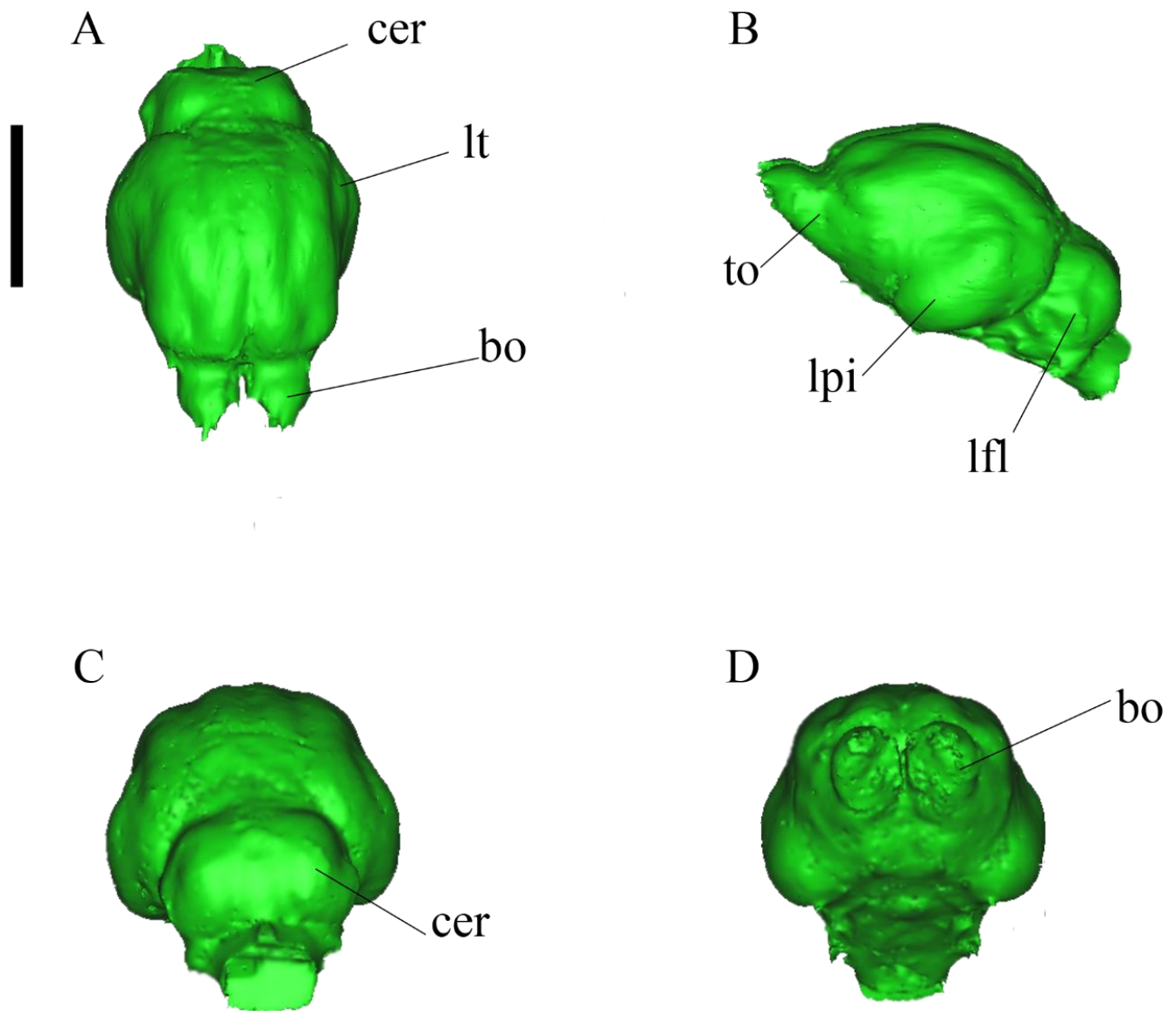


Figura 50: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 10981 *Bradypus torquatus*. A – Vista dorsal ; B – Vista lateral esquerda; C - Vista caudal; D: Vista rostral. Escala: 2 cm.

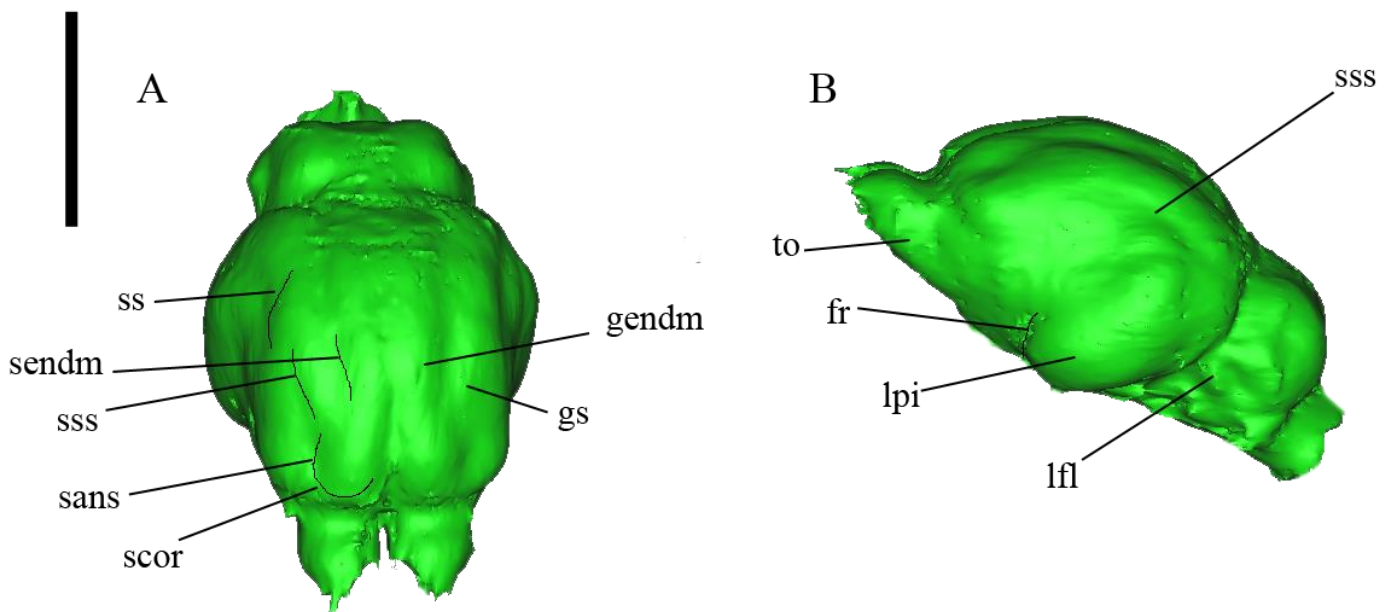


Figura 51: MN 10981 *Bradypus torquatus*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gendm: giro endomarginal; gs: giro silvio; lfl: lobo floculonodular; lpi: lobo piriforme; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sendm: sulco endomarginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprasilvio; to: trato olfatório. Escala: 2 cm.

Vista ventral: O mielencéfalo é passível de observação e apresenta a medula oblongata apresenta largura máxima de 11,15 mm e se mostra plana (Figura 52).

No metencéfalo, em vista ventral, a ponte não se mostra demarcada. Nesta vista também não se visualiza o cerebelo.

No diencéfalo, a hipófise se mostra demarcada como um pequeno monte e se apresenta arredondada, medindo 5,57 mm de comprimento e 6,49 mm de largura máxima.

No telencéfalo, os lobos piriformes são bem destacados, muito abaulados dorso-ventralmente, e grandes crânio-caudalmente. O quiasma óptico não se mostrou demarcado no molde do endocrânio, assim como o nervo óptico (II). Médio-rostralmente aos lobos piriformes (tanto direito, quanto esquerdo) observa-se a emergência demarcada do que seriam os nervos cranianos III e IV. Mais caudalmente, látero-rostral à hipófise, um grupo bem marcado, de forma irregular e direcionado rostralmente, corresponde às ramificações do nervo trigêmeo ( $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ ). Lateralmente à hipófise, observa-se também outro ponto de saída nervosa e, caudalmente a este grupo, observa-se mais três pontos em separado, correspondendo aos nervos VI, VII e VIII em sequência. Já na medula oblongata, lateralmente, observa-se uma grande



saída de nervos cranianos, correspondentes aos IX, X e XI. O nervo hipoglosso (XII) não foi identificado.

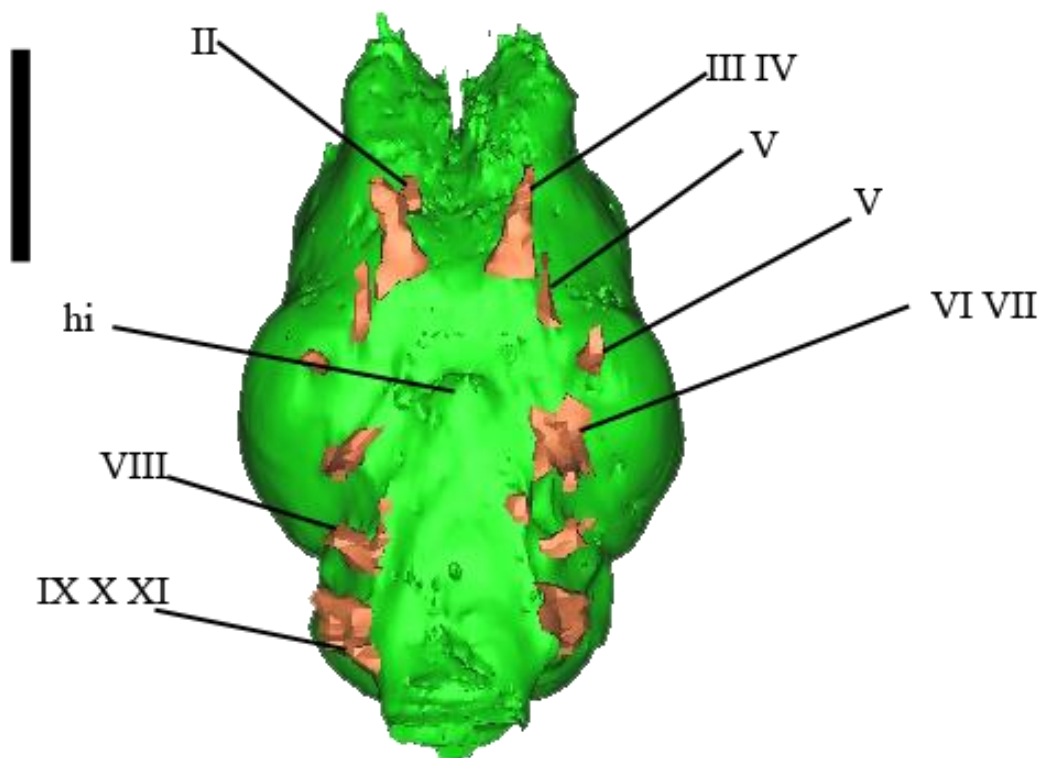


Figura 52: MN 10981 *Bradypus torquatus*, vista ventral. Nervos cranianos, em cor laranja, de I à XI indicados pelos algarismos romanos. Abreviaturas: hip: hipófise. Escala 2 cm.

#### 4.1.11 MN 5039 *Choloepus didactylus*

O exemplar recente (Figura 5) foi tomografado em microtomógrafo e gerou imagens bem detalhadas, permitindo a visualização da estrutura encefálica em todas as vistas, assim como os hemisférios e lobos encefálicos. Os nervos cranianos também foram passíveis de observação.

O molde da cavidade intracraniana (Figura 53) apresentou 58,77 mm de comprimento, a largura máxima do encéfalo é de 40,64 mm e altura de 35,29 mm.

Vista dorsal: No metencéfalo o cerebelo é bem demarcado, sua conformação mais retangular, com os hemisférios e *vermis* cerebelar bastante destacados, aparentando 3 pequenas



elevações na superfície. O cerebelo mede 21,15 mm de comprimento e 33,04 mm de largura. Lateralmente o lobo floclunodular é visível, assim como o paraflóculo

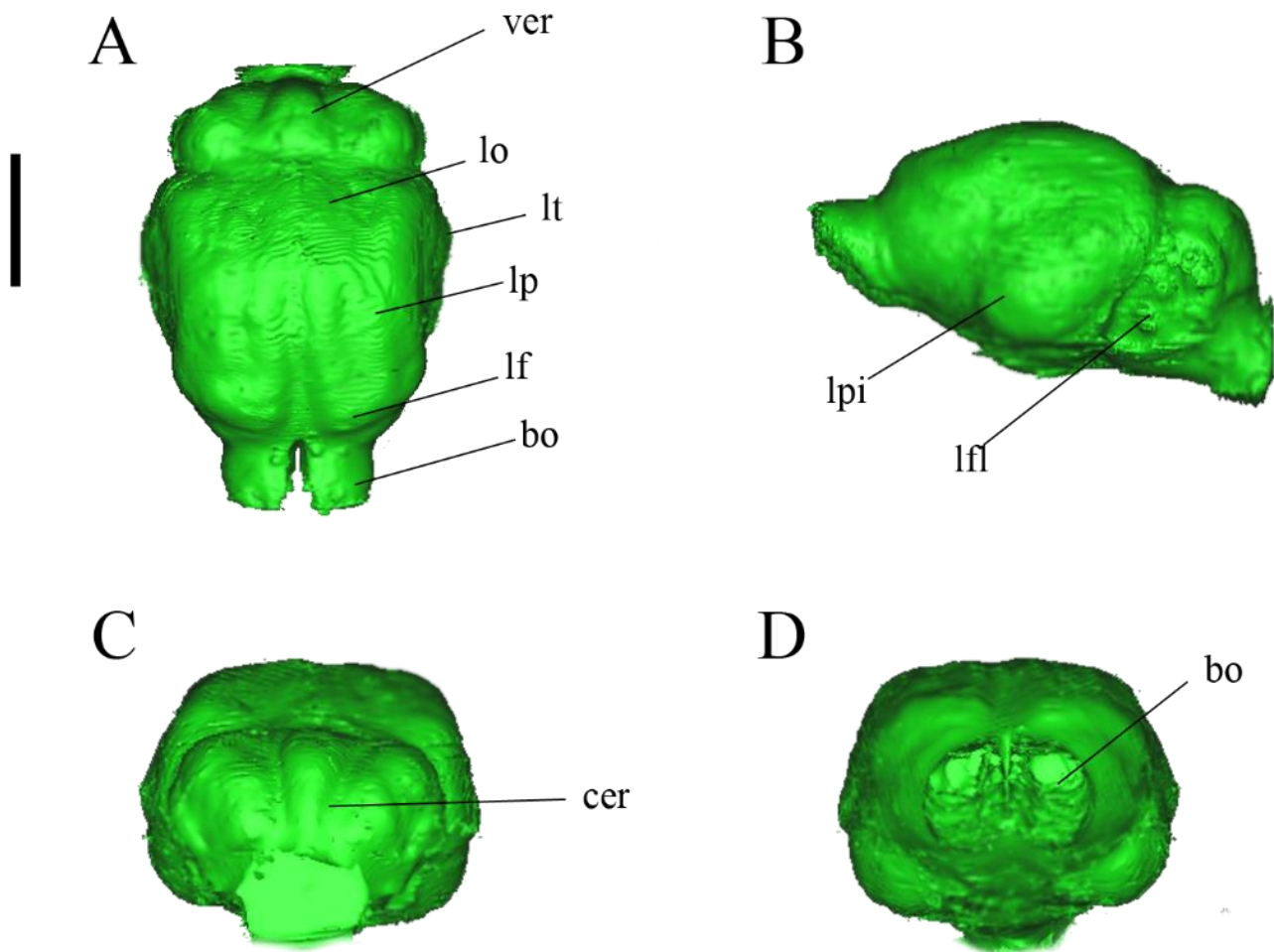


Figura 53: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 5039 *Choloepus didactylus*. A – Vista dorsal ; B - Vista lateral esquerda; C - Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lf: lobo frontal; lfl: lobo floclunodular; lo: lobo occipital; lp: lobo parietal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; ver: *vermis cerebela*. Escala: 2 cm.

No telencéfalo, observa-se que o biomodelo possui formato quadrangular. No lobo frontal são passíveis de identificação os sulcos coronal e anseado (Figura 54 A), que dão ao encéfalo aparência pentagonal (Lyras & Van der Geer, 2003). Na extremidade mais rostral dos lobos frontais observa-se a fissura circular, demilitando os bulbos olfatórios. Estes apresentam-se quadrangulares, curtos e não pedunculados. A abertura entre eles forma um ângulo de  $24,66^\circ$  e

medem 9,43 mm de comprimento e 19,5 mm de largura. Nos lobos parietais observa-se o sulco silvio, suprassilvio e endomarginal, assim como respectivos giros. Os lobos temporais são expandidos latero-caudalmente. Os lobos occipitais apresentam abrupta depressão na altura da fissura transversa, que os delimita ao cerebelo.

Vista lateral: No telencéfalo os lobos piriformes bastante desenvolvidos se destacam (Figura 54 B), apresentando formato arredondado e expandindo-se dorso-ventralmente. O sulco silvio e a fissura rinal se mostram bem demarcados. Também é observado nesta vista o trato olfatório curto, cilíndrico e robusto, com a fissura circular bem marcada.

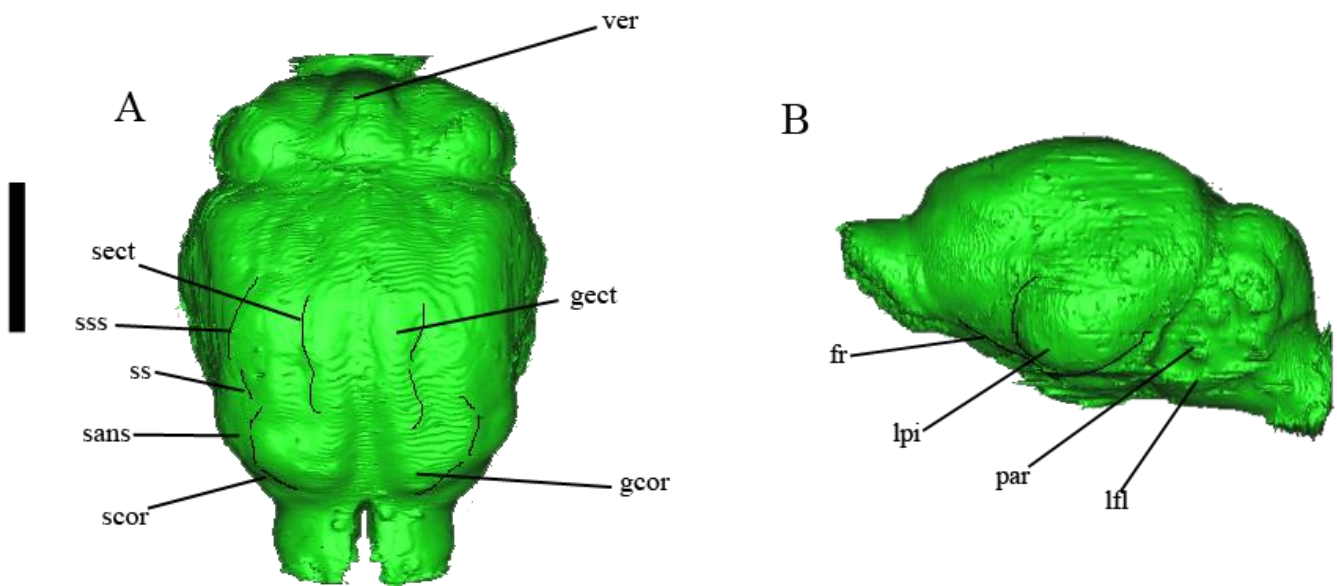


Figura 54: MN 5039 *Choloepus didactylus*. A- Vista dorsal; B: Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gcor: giro coronal; gect: giro ecto-marginal; lpi: lobo piriforme; lfl: lobo paraflocular; par: paraflóculo; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sect: sulco ectomarginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprassilvio. Escala: 2 cm.

Vista ventral: No mielencéfalo é observada a medula oblongata, que apresenta configuração mais cilíndrica e largura máxima de 9,67 mm.

No metencéfalo, observa-se a ponte mais plana, com uma largura de 15,77 mm.

No diencéfalo a hipófise é bem demarcada, formando uma elipse crânio-caudalmente e medindo 8,81mm de comprimento e 9,36 mm de largura.

Os lobos piriformes se mostram abaulados e bem destacados. O trato olfatório não se mostra muito bem demarcado nesta vista.

O quiasma óptico não está muito visível no molde do endocrânio, apresentando no local apenas uma leve depressão em forma de V. O nervo óptico (II) mostra-se como uma continuação desta leve depressão. Médio-rostralmente aos lobos piriformes (tanto direito, quanto esquerdo), observa-se a emergência demarcada do que seriam os nervos cranianos III e IV. Mais caudalmente, látero-rostral à hipófise, um grupo bem marcado, de forma irregular direcionado rostralmente, correspondem às ramificações do nervo trigêmeo ( $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ ). Látero-caudalmente à hipófise, observa-se também outro ponto de saída nervosa e caudalmente a este grupo observam-se mais três pontos em separados, correspondendo aos nervos VI, VII e VIII em sequência. Já na medula oblongata, lateralmente, observa-se uma grande saída de nervos cranianos, correspondentes aos IX, X e XI. O nervo hipoglosso (XII) foi visualizado medial à ponte, somente do lado direito (Figura 55).

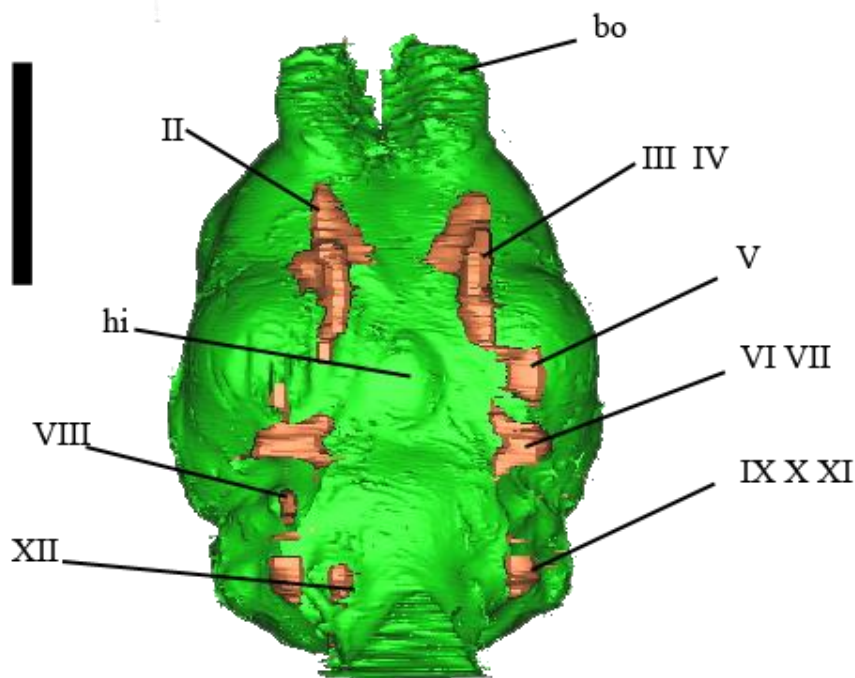


Figura 55: MN 5039 *Choloepus didactylus*, vista ventral. Nervos cranianos , em cor laranja, de I à XII. Abreviaturas: bo: Bulbo olfatório; hip: hipófise. Escala 2 cm.

#### 4.1.12 MN 75772 *Choloepus hoffmani*

O exemplar vivente (Figura 6) foi tomografado em microtomógrafo industrial e gerou imagens bem detalhadas, permitindo a visualização da estrutura encefálica em todas as vistas, assim como os hemisférios e lobos encefálicos. Os nervos cranianos também foram passíveis de observação. O molde da cavidade intracraniana (Figura 56) possui comprimento de 55,68 mm, a largura máxima do encéfalo é de 40,64 mm e a altura 28,55 mm.

Vista dorsal: No metencéfalo, o cerebelo é bem demarcado, sua conformação é mais retangular. Os hemisférios cerebelares e a *vermis* aparentam três grandes elevações na superfície. Apresenta largura máxima de 29,12 mm e comprimento máximo de 17,43.

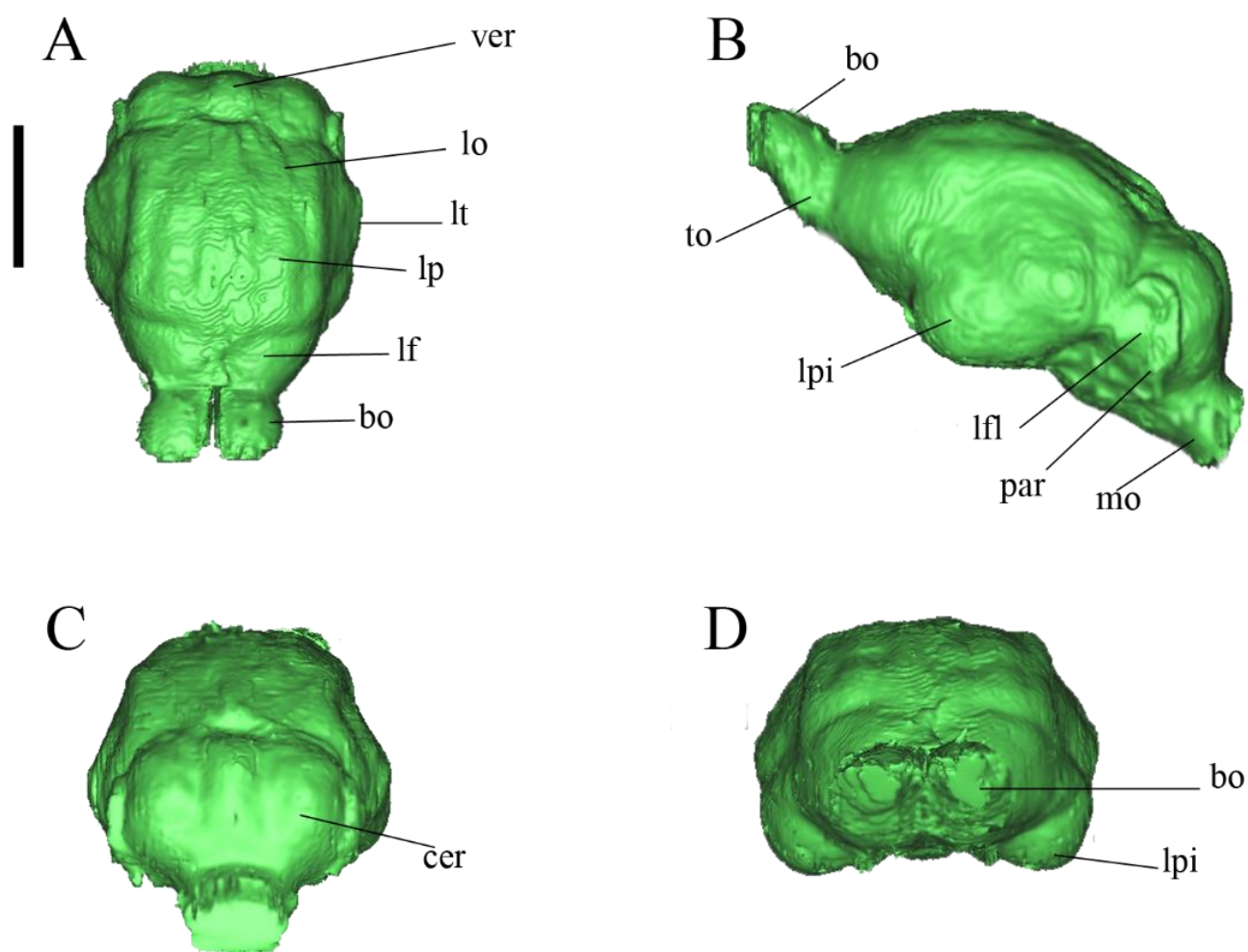


Figura 56: Modelo tridimensional do encéfalo de MN 75772 *Choloepus hoffmani*. A – Vista dorsal ; B - Vista lateral esquerda; C - Vista caudal; D: Vista rostral. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo; lf: lobo frontal; lfl: lobo floculonodular; lo: lobo occipital; lp: lobo parietal; lpi: lobo piriforme; lt: lobo temporal; mo: medula oblongata; par: paraflóculo; to: trato olfatório. Escala: 2 cm.

O encéfalo apresenta formato quadrangular. Os hemisférios cerebrais estão bem demarcados, com a fissura longitudinal aparente. Os sulcos coronal e anseado (Figura 57 A),

que dão a aparência ortogonal (Lyras & Van Der Geer, 2003) ao encéfalo, são identificáveis, assim como a expansão postero-lateral nos lobos temporais.

Vista lateral: No metencéfalo, o cerebelo mostra um o lobo floclonodular bem demarcado e também o paraflóculo. No telencéfalo, os lobos piriformes são bastante desenvolvidos e apresentam formato arredondado, expandindo-se dorso-ventralmente em direção ventral, onde o sulco silvio e o sulco rinal lateral se encontram bem demarcados (Figura 57B). Os sulcos formam dois volumes distintos nos lobos piriformes, como duas circunferências, em posição dorso-ventral entre si.

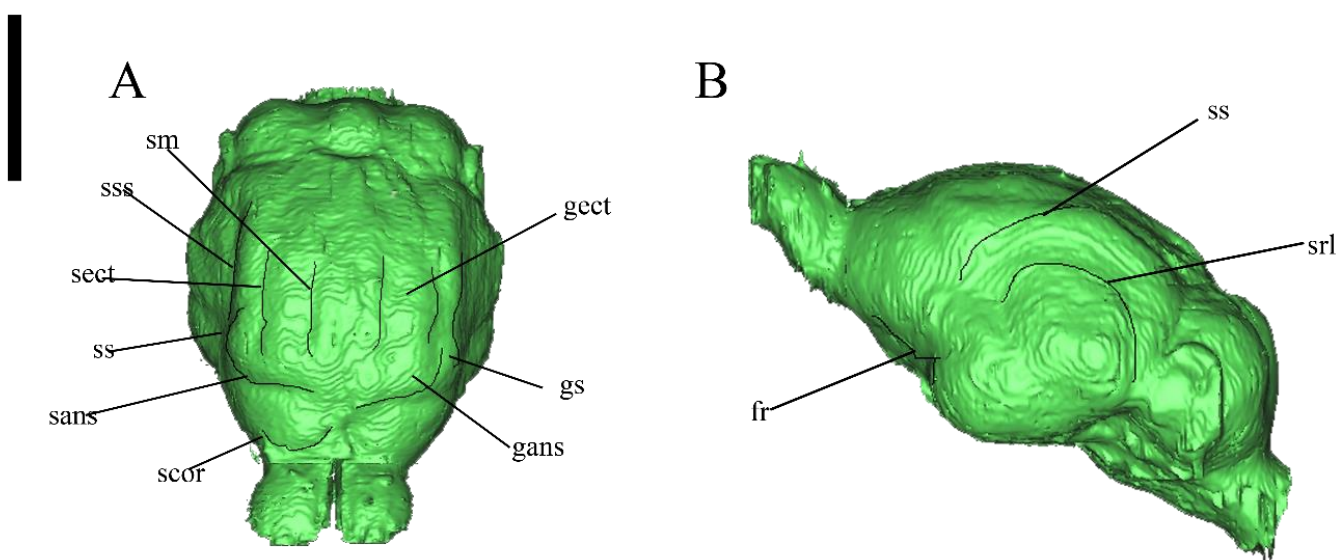


Figura 57: MN 75772 *Choloepus hoffmani*. A - Vista dorsal; B - Vista lateral esquerda. Abreviaturas: fr: fissura rinal; gans: giro ansado; gect: giro ecto-marginal; gs: giro silvio; sans: sulco anseado; scor: sulco coronal; sect: sulco ectomarginal; sm: sulco marginal; ss: sulco silvio; sss: sulco suprassilvio; srl: sulco rinal lateral. Escala 2 cm.

Vista ventral: O mielencéfalo é visível, e a medula oblongata apresenta largura máxima de 15,14 mm e configuração mais cilíndrica.

No metencéfalo observa-se a ponte, mais cilíndrica, com largura de 15,32 mm. O cerebelo não se mostra visível em vista ventral.

No diencéfalo, a hipófise é bem demarcada formando uma leve elevação em elipse, com comprimento de 10,04 mm e largura de 7,85 mm.



No telencéfalo, pode-se visualizar os nervos cranianos bem demarcados (Figura 58), a começar pelo trato olfatório (nervo craniano I), que forma estruturas direito e esquerda robustas. Apesar de bem visualizado o trato olfatório não possui limites muito evidentes.

Em seguida, nota-se o quiasma óptico e como continuação o nervo craniano II (óptico), bem delineado em ambos ramos laterais, caudalmente aos bulbos olfatórios e anteriormente à hipófise. Médio-rostralmente aos lobos piriformes, observa-se a emergência demarcada dos nervos cranianos III e IV. Lateralmente à hipófise, observa-se a emergência bem demarcada, direcionada rostralmente, do nervo craniano V (trigêmeo) e suas ramificações ( $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ ). Látero-caudalmente à hipófise, observa-se também outro ponto de saída nervosa direcionada caudalmente, que corresponderia à saída dos nervos VI e VII. Em direção látero-caudal a estes observa-se a saída do nervo VIII. Medialmente a este observa-se uma saída que traça uma volta curta, lateralmente à ponte, e que se une a outra saída em posição lateral à medula oblongata. Estas saídas que convergem correspondem a saída dos nervos cranianos IX, X e XI. Medial à medula oblonga e caudal à ponte é possível observar uma última saída que corresponde, pela posição, ao nervo craniano XII (hipoglosso).

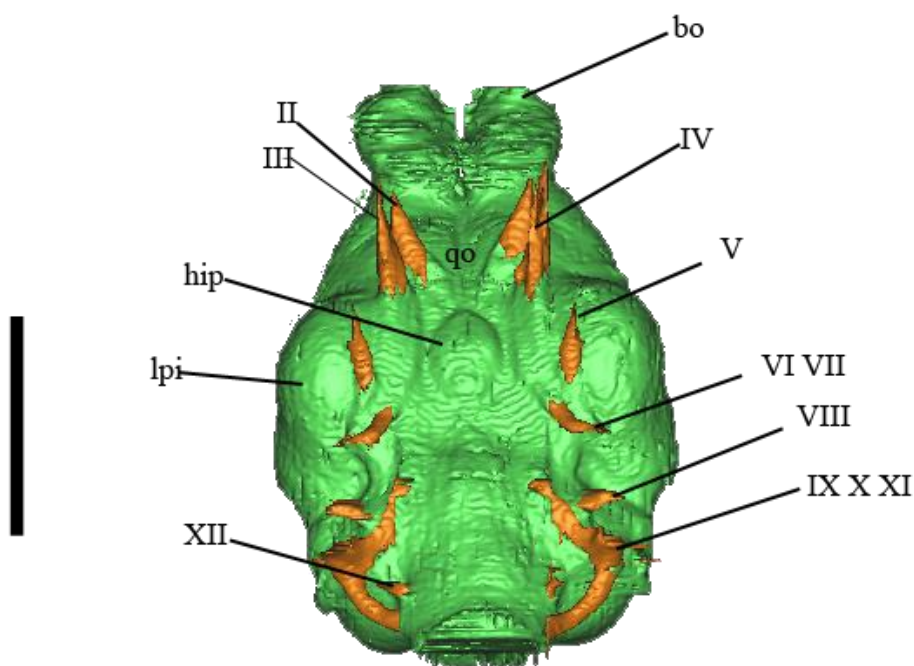


Figura 58: MN 75772 *Choloepus hoffmani*, vista ventral com nervos cranianos I ao XII, em cor laranja. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; hip: hipófise; lpi: lobo piriforme; qo: quiasma óptico. Escala: 2 cm

## 4.2 Análise morfométrica

A análise de componentes principais revelou um padrão bastante conservador entre diversas ordens de mamíferos na estruturação da variação representada pelos logaritmos das medidas lineares de comprimento, largura e altura do encéfalo e dos bulbos e do volume do encéfalo. Os dois primeiros componentes principais corresponderam a 96,3% da variação total amostrada, sendo que o primeiro componente principal (PC1) correspondeu a 93,1%. A disposição dos scores individuais de cada taxon ao longo do PC1 (Figura 59) ordenou os espécimes em um contínuo de tamanho, com os scores dos maiores espécimes dispostos à esquerda do gráfico, e os menores na extremidade direita (Figura 59). Todos os elementos do primeiro autovetor apresentaram sinais iguais e magnitudes semelhantes, indicando uma alta correlação entre as variáveis originais e o primeiro autovetor, confirmando sua interpretação como um eixo de tamanho generalizado (Tabela 7).

O segundo e o terceiro componentes principais (PC2) corresponderam respectivamente a apenas 3,2 e 2,4 % da variação morfométrica. A interpolação dos scores individuais nesses componentes não revelou agrupamentos que pudessem distinguir morfologias do endocrânio das diferentes ordens ou subordens amostrados com base nas medidas disponíveis.

Uma segunda análise de componentes principais foi realizada para a matriz de covariâncias de nove medidas tomadas dos exemplares tomografados de *Xenarthra*. Similarmente à análise da matriz de diversas ordens reunidas, o primeiro componente principal também revelou-se como um eixo de tamanho generalizado, compreendendo 92,1 % da variação e apresentando autovetores de magnitude similar e mesmo sinal. Uma vez que para essa análise foi possível utilizar medidas mais detalhadas dos componentes do encéfalo dos exemplares estudados os componentes 2 e 3 foram examinados em detalhe no sentido de identificar padrões endocranianos nas três subordens de *Xenarthra* que pudessem auxiliar na interpretação dos padrões em *Folivora*. Esses autovetores resumem 5,31 % da variação total, e conseqüentemente pode ser interpretada como variação independente do tamanho resumido no primeiro componente. Seus respectivos elementos (“loadings”) expressam um contraste entre as variáveis comprimento e largura do bulbo olfativo, comprimento e altura dos hemisférios cerebrais e largura da hipófise (Tabela 8).

Tabela 7: Elementos dos três primeiros autovetores da Análise de Componentes Principais da matriz de covariâncias das medidas lineares e volume do endocrânio de representantes de diversas linhagens de mamíferos: Folivora (: Folivora (*Bradypus tridactylus*, *B. variegatus*, *B. torquatus*, *Choloepus didactylus*, *C. hoffmanni*, †*Glossotherium robustum*, †*Eremotherium laurillardi*, †*Nothrotherium maquinensis*, †*Valgipes bucklandi*); Cingulata (*Priodontes maximus*, *Cabassous tatouay*, *Tolypeutes tricinctus*, *Pampatherium humboldti*); Vermilingua (*Cyclopes didactylus*, *Myrmecophaga tridactyla*, *Tamandua tetradactyla*); Monotremata (†*Obdurodon* sp., *Ornithorhynchus anatinus* adulto e juvenil); *Tachyglossus aculeatus*; *Zaglossus*); Didelphimorphia (*Monodelphis domestica*, †*Pucadelphys andinus*); Cynodonta (†*Brasilitherium riograndensis*); Primates (†*Ignacius graybullianus*); Cladotheria (†*Vincelestes neuquenianus*); Condylarthra (†*Hyopsodus lepidus*); Perissodactyla (†*Rhynchippus equinus*); Carnivora (*Conepatus semistriatus*).

Variáveis	Autovetores		
	1	2	3
Comprimento do bulbo olfatório	-0.4202615	-0.2306446	0.28536224
Largura do bulbo olfatório	-0.4009442	0.2277356	0.19295396
Altura do encéfalo	-0.4196342	-0.4420249	0.22128867
Comprimento do encéfalo	-0.3557096	0.8194801	0.03921147
Largura do encéfalo	-0.4331748	-0.1233105	-0.89012027
Volume do encéfalo	-0.4151644	-0.1131391	0.19625709



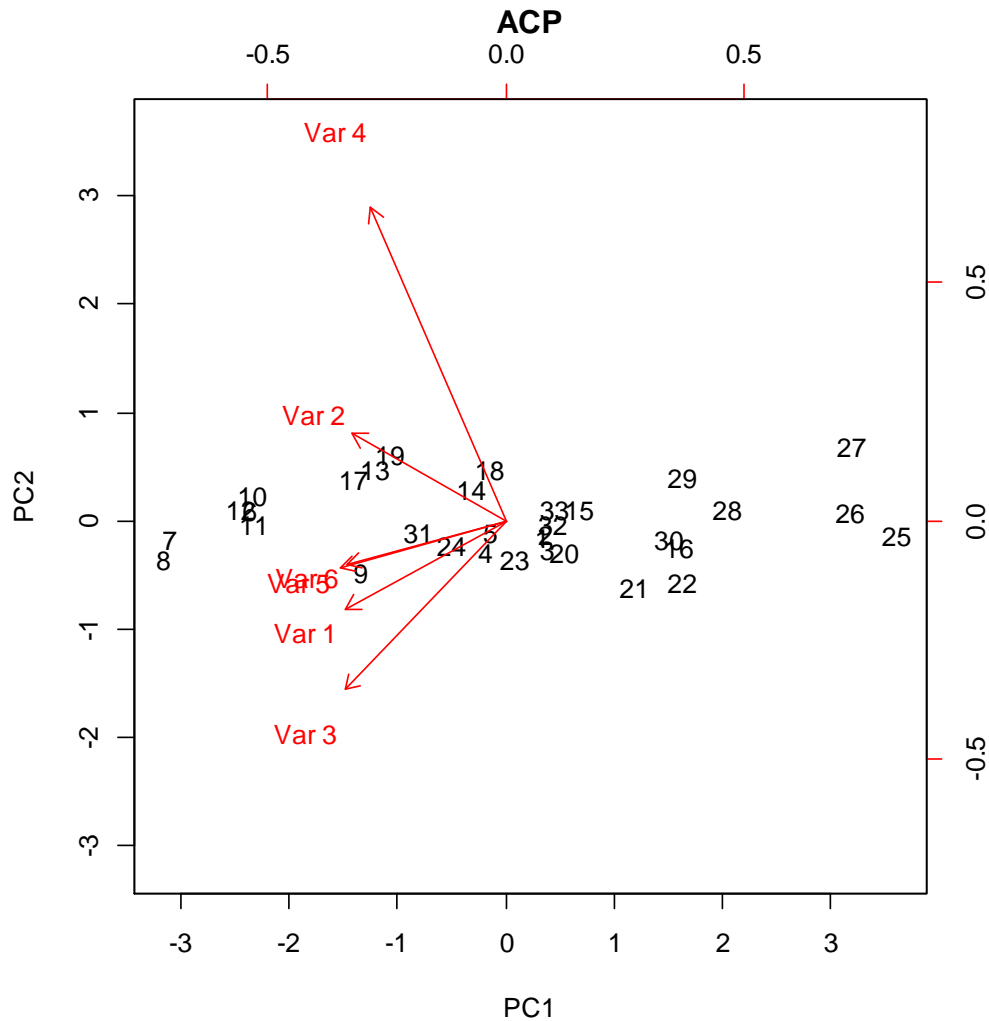


Figura 59: Interpolação dos scores individuais nos dois primeiros componentes principais da matriz de medidas lineares log-transformadas e da raiz cúbica do volume do encéfalo. Números correspondem aos exemplares de cada táxon : Folivora (1-*Bradypus tridactylus*, 2- *B. variegatus*, 3- *B. torquatus*, 4- *Choloepus didactylus*, 5- *C. hoffmanni*, 6- †*Glossotherium robustum*, 7 e 8 - †*Eremotherium laurillardii*, 9- †*Nothrotherium maquinensis*, 10, 11 e 12 - †*Valgipes bucklandi*); Cingulata (13 - *Priodontes maximus*, 14 - *Cabassous tatouay*, 15 - *Tolypeutes tricinctus*, 19 - *Pampatherium humboldti*); Vermilingua (16 - *Cyclopes didactylus*, 17 - *Myrmecophaga tridactyla*, 18 - *Tamandua tetradactyla*); Monotremata (20 - †*Obdurodon* sp., 21 e 22 - *Ornithorhynchus anatinus* adulto e juvenil); 23 - *Tachyglossus aculeatus*; 24 - *Zaglossus*); Didelphimorphia (25 - *Monodelphis domestica*, 26 - †*Pucadelphys andinus*); Cynodonta (27 - †*Brasilitherium riograndensis*); Primates (28 - †*Ignacius graybullianus*); Cladotheria (29 - †*Vincelestes neuquenianus*); Condylarthra (30 - †*Hyopsodus lepidus*); Perissodactyla (31 - †*Rhynchippus equinus*); Carnivora (32 e 33 - *Conepatus semistriatus*). Os vetores em vermelho expressam as correlações entre as variáveis originais (1- altura encéfalo ; 2: comprimento do encéfalo; 3: largura do encéfalo; 4: comprimento do bulbo olfatório; 5: largura bulbo olfatório; 6: volume encéfalo) e os dois primeiros componentes principais (margens superior e direita do gráfico).

Tabela 8: Elementos dos três primeiros autovetores da Análise de Componentes Principais da matriz de covariâncias das medidas lineares do endocrânio dos espécimes das três subordens de Xenarthra

Variáveis	Scores das variáveis		
	PC1 – 92,1%	PC2 – 3,11%	PC3 – 2,2%
Comp. Cerebelo	-0.3683198	0.004639558	0.21860200
Larg. Cerebelo	-0.3429315	0.250903656	0.24015531
Comp. Bulbo olfatório	-0.2952794	0.474697308	-0.42248326
Larg. Bulbo olfatório	-0.3221947	0.388775948	-0.14822859
Comp.Hemisférios cerebrais	-0.3196440	-0.039850541	0.13933982
Larg. Hemisférios cerebrais	-0.3367701	0.040450162	0.29398632
Altura Hemisférios cerebrais	-0.3198334	-0.016758861	0.25739861
Comp. Hipófise	-0.3450065	-0.354475605	-0.71683242
Larg. Hipófise	-0.3447171	-0.656797886	0.09015804

A interpolação dos scores nesses dois componentes principais revelou uma superposição entre os scores de Folivora e Vermilingua, e a separação dos três taxons de Cingulata em relação ao componente 2. Essa separação é principalmente devida ao contraste entre as dimensões relativas dos bulbos olfatórios (maiores em Cingulata, menores nas duas outras subordens), e da largura da hipófise, relativamente maior em Folivora e Vermilingua e relativamente menor entre os Cingulata (Figura 60 A).

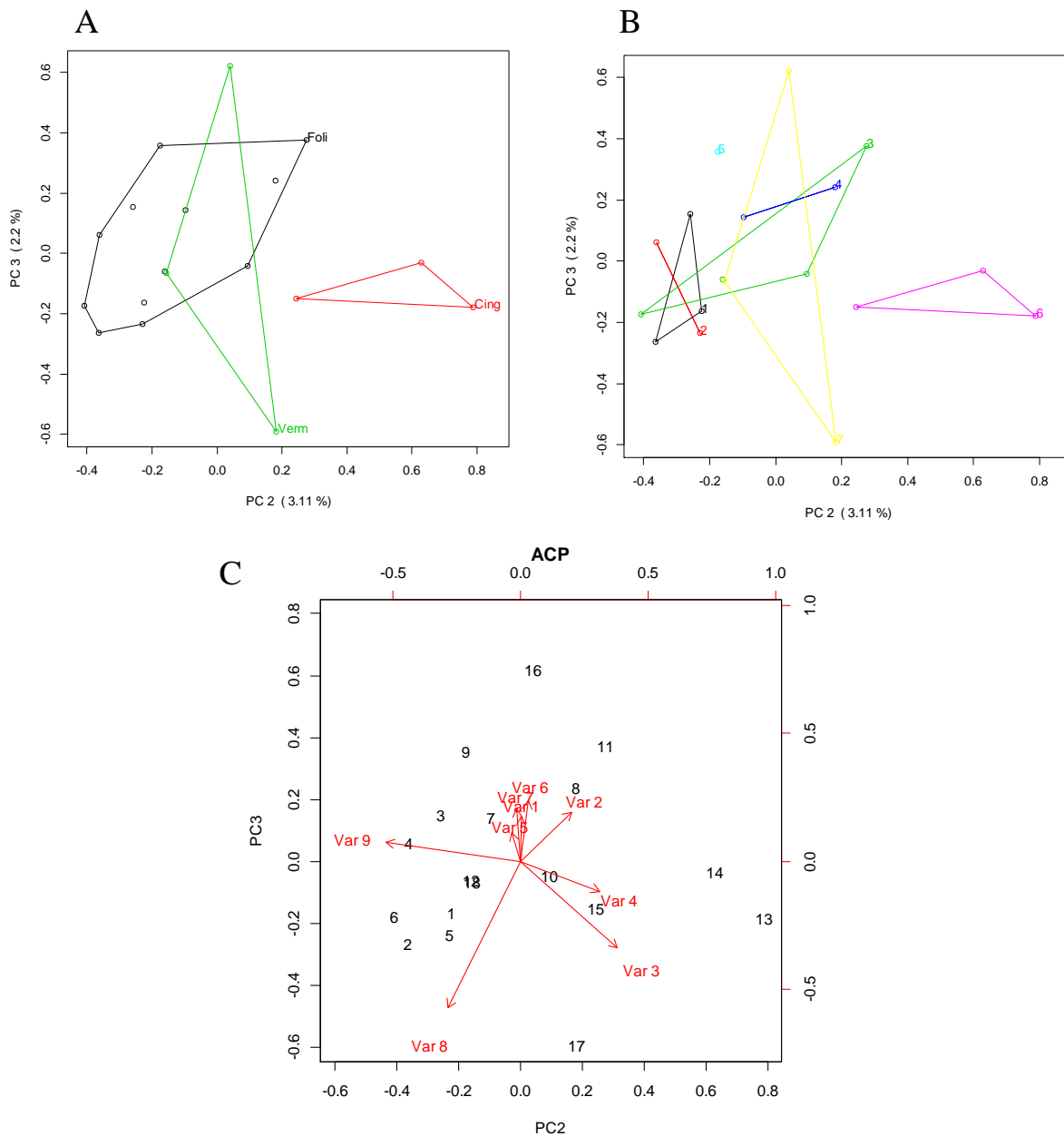


Figura 60: Interpolação dos *scores* individuais no segundo e terceiro componentes principais da matriz de medidas lineares log-transformadas do endocrânio dos exemplares de Xenarthra apenas. Gráfico A: Scores mais periféricos de cada subordem reunidos (Foli = Folivora; Verm = Vermilingua; Cing = Cingulata). Gráfico B: Scores mais periféricos de cada família de Folivora reunidos identificados com diferentes números: 1 - Bradypodidae, 2 – Megalonychidae, 3- Mylodontidae, 4 – Megatheridae, 5 – Nothrotheridae, 6 - Cingulata, 7 – Vermilingua. Gráfico C: Números correspondem aos scores individuais dos exemplares de cada táxon : Folivora (1-*Bradypus tridactylus*, 2- *B. variegatus*, 3- *B. torquatus*, 4- *Choloepus didactylus*, 5- *C. hoffmanni*, 6- †*Glossotherium robustum*, 7 e 8 - †*Eremotherium laurillardi*, 9- †*Nothrotherium maquinensis*, 10, 11 e 12 - †*Valgipes bucklandi*); Cingulata (13 - *Priodontes maximus*, 14 - *Cabassous tatouay*; 15 – *Tolypeutes tricinctus*); Vermilingua (16 – *Cyclopes didactylus*, 17 - *Myrmecophaga tridactyla*, 18 - *Tamandua tetradactyla*). Os vetores em vermelho expressam as correlações entre as variáveis originais (1 - Comp. Cerebelo; 2 – Larg. Cerebelo; 3: Comp. do bulbo olfatório; 4: Larg. bulbo

olfatório; 5: Comp. dos hemisférios cerebrais; 6: Larg. dos hemisférios cerebrais; 7: Altura dos hemisférios cerebrais; 8: Comp. hipófise; 9: Larg. hipófise) e os dois primeiros componentes principais (margens superior e direita do gráfico).

Ainda com base na mesma análise para *Xenarthra*, os *scores* nos componentes 2 e 3 dos espécimes de cada família de Folivora foram identificados e reunidos ligando-se os valores mais extremos (Figura 60 B). Quando analisada em conjunto com as correlações entre variáveis originais e os dois componentes em questão (Figura 60 C) é possível identificar uma tendência na variação capturada pelas medidas lineares do encéfalo entre os grupos de preguiças estudadas. Assim, exceto pela quase superposição com o escore de †*Glossotherium*, as preguiças atuais (*Bradypus* e *Choloepus*), apresentam os menores scores no CP2, ocupando o quadrante oposto ao ocupado pelos representantes de Cingulata. Como pode ser verificado na Figura 60 B, as dimensões relativas mais associadas com esse eixo de variação estão relacionadas ao bulbo olfatório (maior nos Cingulata) e largura da hipófise (maior nas preguiças atuais e em *Glossotherium*). O restante das preguiças fósseis apresenta scores no PC2 intermediários aos dois grupos anteriores, e amplamente superpostos com os de *Vermilingua*.

## **5 DISCUSSÃO**

### **5.1. Morfometria multivariada**

A variação morfométrica nas dimensões do endocrânio de espécimes tomografados e obtidos da literatura revelou uma estrutura de covariâncias bastante conservada ao longo das ordens de mamíferos analisadas. Todas as medidas mostraram-se similarmente correlacionadas ao tamanho generalizado, indicando que, pelo menos no que concerne às medidas lineares utilizadas (comprimento, largura, altura e volume do encéfalo total, e comprimento e largura dos bulbos), espécimes das diferentes ordens apresentam endocrânios que são versões isométricas em diferentes escalas uns dos outros. Aproximadamente 92% da variação morfométrica capturada nas medidas é relacionada a essa tendência quase isométrica de tamanho.

Jerison (1991) usou a análise multivariada de componentes principais para entender se havia alguma estrutura responsável pela direção evolutiva encefálica. O autor também concluiu que o que guia a evolução das estruturas é o tamanho encefálico geral, que correspondeu a mais de 80% da variação dos componentes principais. O segundo componente foram os bulbos olfatórios que variam bastante entre as espécies, fato também observado aqui. O autor também argumentou o fato da estrutura encefálica nos mamíferos ter morfologia bastante conservadora, o que também é observado por outros autores (Northcutt, 2002; Butler & Hodson, 2005; Pough *et al*, 2006; Hildebrand & Goslow, 2008).

Northcutt (2002) apontou que mesmo uma análise superficial na anatomia externa do cérebro dos diferentes grupos de vertebrados mostra que eles possuem o mesmo número de divisões cerebrais. A análise de componentes principais mostrou que essas divisões, em mamíferos, crescem dentro de uma mesma proporção, com muito pouca variação.

Macrini *et al.* (2006) analisou endocrânios de monotremados e concluiu que, mesmo com a diferença de tamanho entre as formas fósseis e atuais os aspectos de razão entre largura e comprimento são bem conservados nos espécimes.

Uma limitação inerente aos dados da matriz, comparando diversas ordens de mamíferos no presente estudo, é a ausência de medidas para a hipófise, cerebelo e para o crânio dos taxons cujos dados foram obtidos da literatura. Apesar dessa lacuna, foram obtidos resultados para o comprimento, largura e altura do encéfalo e dos bulbos olfatórios.

Uma vez que a maioria dos espécimes de outras ordens, que não Xenarthra, foi obtida a partir da literatura, essa análise teve que se restringir às medidas descritas acima, as únicas disponíveis em alguns casos.

Na análise, comparando os grupos de Xenarthra, que consiste exclusivamente de espécimes tomografados, foi possível substituir as medidas de comprimento, largura, e volume do encéfalo total por medidas mais detalhadas das mesmas regiões (hemisférios cerebrais, cerebelo e hipófise). Ainda assim, a análise de componentes principais revelou uma forte estruturação da variação representada nas medidas em relação ao tamanho generalizado, que também responde por aproximadamente 92% da variação total. Nesse caso, foi possível analisar ainda os dois componentes principais seguintes, e revelar uma estruturação que posiciona os scores individuais das três subordens de Xenarthra ao longo do PC2, contrastando, com relação às dimensões de larguras relativas dos bulbos e da hipófise as preguiças e os cingulata atuais. Ao longo desse contínuo, encontram-se, superpostos, os Vermilingua e as preguiças fósseis (exceto †*Glossotherium*, que apresenta largura relativa da hipófise similar às preguiças atuais).

É interessante notar que o PC2 no presente estudo parece resumir um contínuo da variação do endocrânio independente do tamanho que ordena também espécimes de vida arbórea e terrestre. Assim, as preguiças atuais, arborícolas, situam-se em um extremo desse contínuo, em oposto aos Cingulata, que correspondem à subordem de Xenarthra mais caracteristicamente terrícola. Curiosamente, a maioria das preguiças fósseis apresentou *scores* intermediários em relação a esses dois extremos, e superpostos com os Vermilingua atuais, que tem representantes terrícolas (*Myrmecophaga*) e semi-arborícolas (*Tamandua*, *Cyclopes*).

Os resultados das análises morfométricas, embora possam sugerir algumas linhas de investigação interessantes, como o detalhamento sobre a similaridade revelada entre as preguiças atuais e †*Glossotherium*, devem ser analisados com cautela. O baixo número de espécimes disponíveis termina por restringir a quantidade de medidas a serem incluídas nas análises, determinando assim uma simplificação excessiva que pode comprometer a amostragem da variabilidade nas estruturas do endocrânio. Características relacionadas ao desenvolvimento de partes específicas do encéfalo, tais como a vermis cerebelar, os lobos cerebelares, e hemisférios cerebelares, bem como o grau de convoluções não foram capturadas pelas medidas utilizadas nas análises multivariadas, podendo assim ter restringido os padrões identificáveis.

Para entender os aspectos não abordados na análise multivariada a morfologia do endocrânio de Folivora foi examinada qualitativamente em comparação à hipótese filogenética mais aceita e quanto às inferências de hábitos.

## 5.2. Aspectos filogenéticos

A variação morfológica representada nos moldes encefálicos descritos no presente trabalho foi analisada em relação a hipótese filogenética de Gaudin (2004) (Figura 61), atualmente a mais aceita por diversos autores (Bargo *et al.*, 2006; Gaudin & MacDonald, 2008; Vizcaíno & Loughry, 2008; Pujos *et al.*, 2012; Gaudin & Croft, 2015).

A superordem Xenarthra constitui um dos quatro maiores clados placentários. Apesar de suas diferentes linhagens apresentarem morfologias muito distintas e serem altamente especializadas, a monofilia de Xenarthra é amplamente reconhecida (Gaudin, 1995; McKenna & Bell, 1997; Gaudin, 1999; Gaudin, 2004). O clado pilosa também tem monofilia suportada tanto em dados morfológicos quanto moleculares (MacKenna e Bell, 1997; Delsuc *et al.*, 2001; Delsuc *et al.*, 2004; Gaudin, 2004).

Com base em uma análise morfológica de caracteres crânio-dentais amostrados a partir de 33 gêneros extintos e atuais, representando as grandes famílias da subordem, além de diversos grupos externos, a filogenia de Gaudin (1995; 2004) suporta monofiletismo das famílias tradicionais, Mylodontidae, Megalonychidae e Megatheriidae. A família Nothrotheriidae também foi reconhecida como monofilética, incluindo aos notrotérios do Pleistoceno apenas as formas do Mioceno tardio.

Gaudin (2004) também agrupa monofileticamente o clado Megatheroidea, que une Megatheriidae, Nothrotheriidae, Megalonychidae e megateróides basais, com exclusão de Mylodontidae, como já havia sido reconhecido por outros autores (Patterson & Pascual, 1968; McKenna & Bell, 1997). A posição de *Choloepus*, arborícola atual, foi também confirmada entre os membros extintos da família Megalonychidae, cujo monofiletismo também é aceito por MacPhee (2000) e Pujos *et al.* (2007).

Gaudin (2004), concluiu que as preguiças arborícolas atuais são difiléticas, com Bradypodidae basal a todos os outros Folivora, num clado denominado Eutardigrada. Assim, *Bradypus* e *Choloepus* não possuem ancestral comum, e a divisão entre os gêneros se trata de um evento antigo. Preguiças arborícolas compartilham similaridades superficiais que não estão evidentes em táxons extintos, mais notadamente relacionadas à sua locomoção suspensívora. As semelhanças entre *Bradypus* e *Choloepus* são superficiais e representam um caso marcante de convergência evolutiva (Greenwood *et al.*, 2001; Gaudin, 2004).

Assim, para entender os aspectos filogenéticos observados nos moldes encefálicos o presente trabalho separou os exemplares entre os grupos propostos nesta filogenia (Figura 61). Entretanto, as preguiças atuais são apresentadas comparadas entre si, a despeito da ausência de ancestralidade comum entre os gêneros *Choloepus* e *Bradypus*.

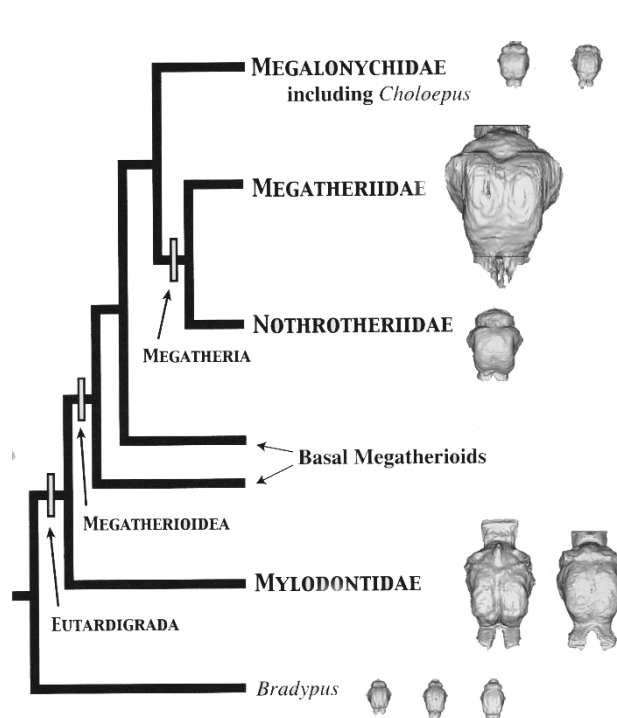


Figura 61: Hipótese filogenética de Gaudin (2004). Modificado de de Gaudin & McDonald, 2008. Escala 5 cm.

### 5.2.1 Preguiças atuais

Com relação à morfologia do cerebelo, observam-se características que separam os dois gêneros de Folivora recentes tratados nesta dissertação. O metencéfalo de *Bradypus* apresenta um cerebelo ligeiramente ovalado, sem hemisférios muito definidos e a *vermis* não aparente, em oposição a *Choloepus*, que mostra divisões de hemisférios cerebelares muito bem definidas e uma *vermis* destacada. Com relação às proporções, em *Bradypus variegatus* e *B. torquatus* observam-se menores proporções de largura para o encéfalo em relação ao crânio. Em geral, todas as proporções relativas (entre estruturas e encéfalo) assemelham-se em ambos gêneros de preguiças atuais para cerebelo, hipófise e bulbos olfatórios.

Para o diencéfalo, a hipófise (glândula pituitária) destes animais apresenta proporções similares, não só entre os gêneros atuais, quanto para os gêneros extintos, salvo poucas exceções. O aspecto que



diferencia esta glândula nos grupos é a morfologia, mais elíptica ou mais arredondada, diferindo individualmente nas espécies.

O telencéfalo apresentou aspectos diferenciados nos grupos. Em *Bradypus*, apesar dos lobos temporais não se mostrarem tão maiores médio-lateralmente, observaram-se lobos piriformes com conformação abaulada caudo-rostralmente. Para *Choloepus*, percebemos o mesmo destaque para os lobos piriformes, entretanto os lobos temporais também são mais destacados caudo-lateralmente neste gênero.

O aspecto geral do encéfalo de *Bradypus* é quadrangular e um tanto lisiforme, apresentando giros e sulcos menos marcados, entretanto o sulco coronal, aparente, se curva lateralmente e diverge rostralmente dando ao encéfalo formato cardiforme. Diferente do observado em *Bradypus*, os giros e sulcos em *Choloepus* são bem demarcados e dão aparência ortogonal ao encéfalo. Lyras & Van Der Geer (2003) verificaram que, apesar de uniformes, notavam-se duas características que discriminavam com clareza o cérebro de Caninae modernos, características de padrão de sulcos do córtex cerebral, diferenças que puderam ser rastreadas em canídeos extintos desde o Mioceno. Os autores verificaram tais aspectos nos táxons e nomearam, deste modo, os feitiços que sulcos e giros davam ao encéfalo e discutiram aspectos filogenéticos com base nas diferenças de conformação dos sulcos e giros. O aspecto mais convoluto do encéfalo de *Choloepus* explica o fato deste gênero apresentar maiores valores para quociente de encefalização - EQ (no geral maiores que 1), para todos os exponenciais testados, apesar de ser menor que *Bradypus* no tamanho relativo do encéfalo quanto ao crânio, este último ocupando maior proporção da caixa craniana, do que *Choloepus*. Rodrigues (2011) argumenta que as interpretações de valores de EQ podem ser discutidos em conjunto com as feições anatômicas, embasando melhor discussões a respeito de inferências evolutivas e para identificar e discutir regiões que influenciem no grau de encefalização.

Macrini (2007b) aponta que nem sempre moldes endocranianos refletem com precisão a condição dos hemisférios cerebrais em mamíferos, uma vez que cérebros maiores tendem a ser mais convolutos, assumindo a forma ligeiramente esférica. Alguma informação pode ser perdida e o aspecto pode até se mostrar mais lisiforme, entretanto um quociente de encefalização resultante maior ocorre em decorrência das convoluções que aumentam a quantidade de área de superfície cortical em relação ao acréscimo do tamanho de volume para o cérebro (Jerison, 1973; Macrini, 2007a). É o que se observa no caso de *Choloepus*.

O grande neocortex é uma das principais características dos mamíferos, sendo que hemisférios menos convolutos (mais lisiformes) são observados mais em pequenos mamíferos e os mais convolutos

nos mamíferos maiores (Hildebrand & Goslow, 2006). O aspecto mais lisiforme (pouco convoluto) dos hemisférios cerebrais é considerado plesiomórfico por Butler & Hodos (2005) e Rodrigues (2011).

Relativo aos bulbos olfatórios a maior diferença está no aspecto mais ovalado e com menor abertura em *Bradypus* que em *Choloepus*. Em *C. didactylus* temos ainda um pequeno pedúnculo, que não foi observado no outro exemplar de *Choloepus* tampouco em *Bradypus*.

### 5.2.2 Megatheria

No grupo monofilético Megatheria foram analisados †*Eremotherium laurillardi* (Megatheriidae) e †*Nothrotherium maquinense* (Nothrotheriidae). Os encéfalos de †*Eremotherium* e †*Nothrotherium* mostraram similaridades em sua morfologia.

No telencéfalo os hemisférios cerebrais são semi-ovais e apresentam uma grande expansão látero-caudal na região dos lobos temporais e ventralmente os lobos piriformes são maiores médio-lateralmente tanto para †*Eremotherium* quanto para †*Nothrotherium*. A expansão dos lobos piriformes confere à face dorsal do encéfalo um aspecto de formato cardiforme inverso, em ambos os gêneros.

Entretanto, apesar do cerebelo apresentar semelhanças na largura relativa para os dois gêneros (largura relativa de 50%), esta estrutura apresenta distinções morfológicas entre †*Eremotherium* e †*Nothrotherium*. Em †*N. maquinense*, o cerebelo se mostra em formato mais abaulado com lobos e *vermis* cerebelar não muito definível. Já em †*E. laurillardi*, o cerebelo apresenta formato triangular. As estruturas do cerebelo, como os lobos cerebelares e foliação típica da estrutura, não estão muito bem marcadas, sugerindo um aspecto mais lisiforme para ambos gêneros. Outra grande diferença quanto aos dois grupos diz respeito ao quociente de encefalização, muito maior em †*Nothrotherium* do que em †*Eremotherium*. Isto pode indicar diferenças nas circunvoluções encefálicas, que são melhor observadas em †*N. maquinense* do que em †*E. laurillardi* e, também, pode ser o reflexo do encéfalo de †*Nothrotherium* ocupar 95% da largura do crânio, demonstrando que †*N. maquinense* seria um animal melhor adaptado.

### 5.2.3 Mylodontidae

Ainda seguindo a filogenia de Gaudin (2004), foram posicionados os táxons †*Glossotherium robustum* e †*Valgipes bucklandi* na família monofilética Mylodontidae. Ambas espécies se assemelham por apresentarem cerebelos grandes, ocupando mais de 80% da largura em relação ao encéfalo.

Os dois representantes da família Mylodontidae apresentam, distintamente ao observado até o momento, bulbos olfatórios retangulares, bem separados entre si formando uma diagonal médio-lateral no extremo cranial. Entretanto †*V. bucklandi* é pedunculado, enquanto †*G. robustum*, apesar de mais comprido no sentido crânio-caudal, não aparenta apresentar pedúnculo.

Com relação ao telencéfalo, tanto em †*Glossotherium* quanto em †*Valgipes* observam-se hemisférios cerebrais com conformação ovóide, aspecto mais lisiforme e com poucos sulcos e giros.

O que os distingue seria uma diferença no cerebelo. Em †*G. robustum*, observamos uma *vermis* cerebelar bem destacada, lembrando uma crista, e a fissura transversa, que separa o cerebelo do cérebro, é bem marcada. Toda a estrutura apresenta um aspecto triangular em vista dorsal e é mais expandido médio-lateralmente. Entretanto, não só †*V. bucklandi* não apresenta esta conformação, quanto apresenta um distinto tentório cerebelar ossificado que suprime a fissura transversa, não observado em nenhum exemplar de Folivora. Tambusso & Fariña (2015b) reportaram um tentório cerebelar ossificado em †*Pampatherium humboldtii* que também eliminava a fissura (sulco) transversa. Os autores indicam que, um tentório ossificado póstero-medial também é observado em tatus atuais, mas não reportaram para gliptodontes.

Ambos bulbos olfatórios de †*G. robustum* e †*V. bucklandi* se mostram afastados entre si e com uma conformação quase retangular. Entretanto em †*Valgipes* nota-se um pedúnculo entre encéfalo e bulbos olfatórios, dentre todos os Folivora, foi o único a apresentar tal estrutura. A estrutura dos bulbos em †*Glossotherium* também lembram um pedúnculo, entretanto aparentemente parecem ser uma única estrutura com os bulbos não estando de fato separados do encéfalo. Os bulbos olfatórios pedunculados também foram observados por Tambusso & Fariña (2015a) em gliptodontes.

#### 5.2.4 Táxons externos a Folivora

Outros táxons de Xenarthra foram avaliados, três Cingulata e três Vermilingua atuais de tamanhos distintos, externos à Folivora.

Os Cingulata representados por *Priodontes maximus*, *Cabassous tatouay* e *Tolypeutes tricinctus* apresentam cerebelo com as maiores proporções de largura / encéfalo (96, 85, 71 % respectivamente) e hemisférios cerebelares destacados, formando pequenos montes com uma *vermis* larga. O telencéfalo destes táxons em vista dorsal apresentam conformação piriforme com fissura transversa distintamente profunda, que separa o cerebelo dos hemisférios cerebrais. O encéfalo como um todo se apresenta lisiforme com poucos sulcos aparentes. Esses táxons mostram bulbos olfatórios grandes (chegando em *Cabassous tatouay* a 26% de comprimento relativo e 78% da largura relativa), sem separação marcada

entre eles e não pedunculados (Figura 62). Nenhum Cingulata observado aqui apresenta bulbo olfatório pedunculado. Além da fissura circular, não se observa separação clara entre os hemisférios cerebrais e os bulbos olfatórios. Isto confirma a afirmação de Tambusso & Fariña (2015a) que esta característica só havia sido observada em gliptodontes e que, até então, não havia sido reportada para tatus, atuais ou extintos. Se comparados com estes grupos os Folivora apresentaram bulbos olfatórios separados e o maior comprimento relativo observado entre todos os táxons foi de 20% e 62% em largura relativa.

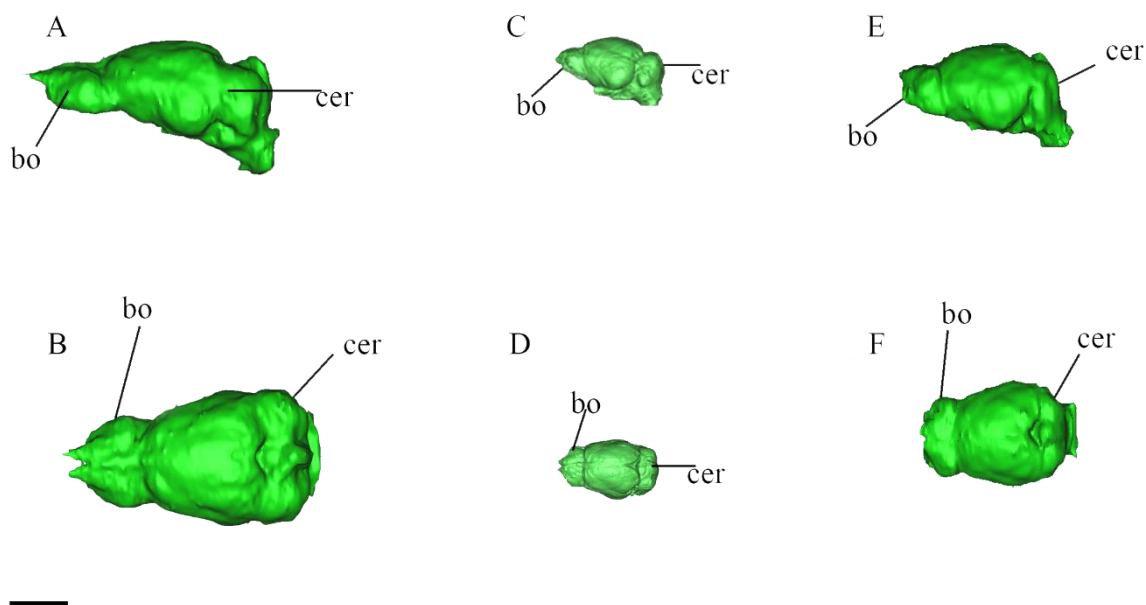


Figura 62: MN24093 *Priodontes maximus* A: Vista lateral esquerda B: Vista dorsal; MN 23992 *Tolypeutes tricinctus* C: Vista lateral esquerda D: Vista dorsal; MN 1854 *Cabassous tatouay* E: Vista lateral esquerda F: Vista dorsal. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo. Escala : 2 cm.

Para Vermilingua, grupo que faz parte do clado Pilosa, que engloba os Folivora foram analisadas as espécies *Myrmecophada tridactyla*, *Tamandua tetradactyla* e *Cyclopes didactylus* com cerebelo grande proporcionalmente, chegando a 87% da largura relativa em *M. tridactyla*, com lobos cerebelares bem delimitados e *vermis* bem pronunciada, além de larga *cúlmen* bem pronunciada dorso-ventralmente. No telencéfalo em vista ventral os lobos piriformes se destacam, possuindo formato abaulado. Os bulbos olfatórios se apresentam grandes sem separação visível nas duas primeiras espécies analisadas de maneira diferente da observada em Folivora, também apresentam uma distinta inclinação em direção látero-medial para cima (Figura 63).

A conformação geral do encéfalo dos Vermilingua se mostra bem distinta em relação aos Folivora, com formas mais triangulares, contra uma conformação mais quadrangular das preguiças. A

exceção fica com *Cyclopes didactylus* que além de apresentar o bulbo olfatório bem menor, com 35 % de largura e 18% de comprimento relativos, possui uma conformação geral do encéfalo mais piriforme.

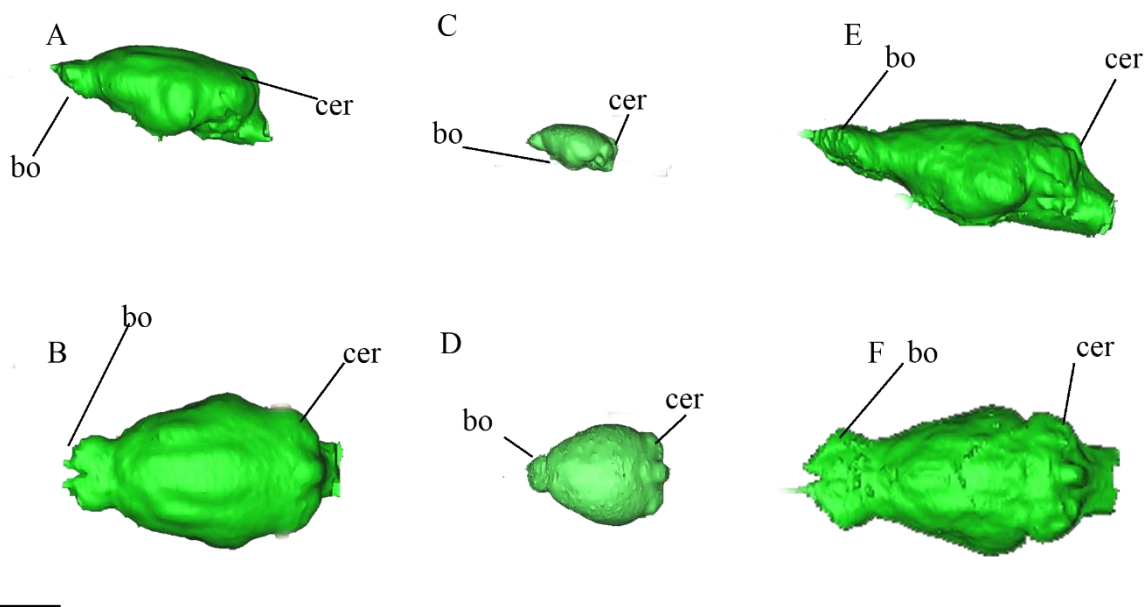


Figura 63: MN 23953 *Tamandua tetradactyla* A: Vista lateral esquerda B: Vista dorsal; MN 23967 *Cyclopes dudactylus* C: Vista lateral esquerda D: Vista dorsal; MN 23947 *Mymercophaga tridactyla* E: Vista lateral esquerda F: Vista dorsal. Abreviaturas: bo: bulbo olfatório; cer: cerebelo. Escala: 2 cm.

### 5.2.5 Folívoras atuais e extintas

As observações relativas as preguiças atuais e fósseis mostraram separação morfológica entre esses dois grupos o que pode ser observado na tabela 9.

Com relação ao cerebelo foi possível observar que *Choloepus* apresenta lobos cerebelares bem demarcados assim como em †*Valgipes*. Entretanto a conformação é retangular o que não foi observado em nenhum grupo fóssil explorado na análise. Na observação de *Bradypus*, a família Bradipodidae não mostra similaridades morfológicas do cerebelo nem com *Choloepus* (atual) tampouco com os grupos fósseis.

Relativo aos bulbos olfatórios tanto em *Bradypus* quanto em *Choloepus* temos uma separação pequena entre estas estruturas que também se mostram ligeiramente ovaladas. Não mostrou similaridade quanto aos outros grupos aqui observados cuja separação entre os bulbos olfatórios apresentavam maiores ângulos.

Concernente ao encéfalo a conformação do encéfalo, os hemisférios cerebrais são quadrangulares em *Choloepus*, similar ao observado em †*Megatheria*. Entretanto †*Megatheria* apresenta a expansão dos lobos temporais e lobos piriformes, o que faz com que o encéfalo como um todo, neste grupo, apresente uma conformação cardiforme invertido. Observa-se a conformação quadrangular em *Bradypus*, entretanto mais delicado do que o observado em *Choloepus*.

As observações quanto aos aspectos morfológicos podem ser vistos na tabela 9, que mostra de maneira clara a separação de alguns grupos formados pela hipótese filogenética de Gaudin (2004). A tabela pontua alterações morfológicas, como a estrutura quadrangular do encéfalo nas preguiças atuais, o aspecto cardiforme em *Megatheria* e a distinção completa com a morfologia triangular e/ou piriforme nos táxons externos a folivora.



Conformação cerebello	Triangular						X	X								
	Retangular				X	X										
	Ovalado	X	X	X					X	X						
	Montes										X	X	X	X	X	X
Hemisférios cerebelares	Delimitados				X	X				X	X	X	X	X	X	X
	Não delimitados	X	X	X			X	X	X							
Vermis cerebelar	Não aparente	X	X	X				X	X	X						
	Em monte				X	X						X	X	X		X
	Em crista						X				X				X	
Fissura transversa	Aparente	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X			
	Não aparente													X	X	X
	Coberta tentório ossificado									X						
Paraflocculo	Visível			X	X	X			X	X			X	X	X	
	Não visível	X	X				X	X			X	X				X
Bulbos olfatórios formato	Retangulares						X									
	Ovais	X	X	X	X	X		X	X	X				X		
	Triangulares										X	X	X		X	X
Proximidade BO	Próximos										X	X	X	X	X	X
	Separados ângulo pequeno	X	X	X	X	X										
	Separados ângulo grande						X	X	X	X						
Bulbos Olfatórios	Pedunculados						X			X						
	Sésseis	X	X	X	X	X		X	X		X	X	X	X	X	X



EQ*	Até 0,9	X		X			X			X		X			
	Até 1		X								X		X		
	Acima de 1**				X	X		X		X				X	X
	Acima de 2								X						
Ângulo de Flexão Basicranial	Até 30°		X	X						X	X				
	Até 40°	X			X	X	X	X	X					X	
	Acima de 40°									X		X	X		X

\* Com base na equação de Tambusso & Fariña (2015a) entretanto os grupos se separam do mesmo modo em todos os exponenciais

\*\* *Eremotherium laurillardii* pode conter erro para MN 2225-V, uma vez que os bulbos olfatórios não estão presentes. Portanto se considerou o EQ do exemplar MN 422-V

### **5.3 Inferências quanto aos hábitos com base na análise morfológica do encéfalo**

Preguiças atuais não apresentam grande diversidade em seus hábitos. Ambas famílias representadas atualmente possuem hábitos arborícolas. Estes animais se mantêm nos dosséis de florestas tropicais com alimentação quase exclusivamente folívora (Emmons, 1990; Chiarello, 2008). Esses hábitos, assim como suas semelhanças morfológicas já citadas, são convergências adaptativas (Gaudin, 2004; Chiarello, 2008; Gaudin & McDonald, 2008).

O gênero *Choloepus*, preguiças-de-dois-dedos, têm reconhecidamente hábitos noturnos e alimentação mais diversificada (análise de alimentação a partir de observações em cativeiro), tanto em tipos de folhas quanto na inclusão de flores, frutos, ovos e mesmo carnes. Já o gênero *Bradypus* inclui animais de hábitos diurnos que possuem alimentação mais restrita, consumindo apenas folhas, preferencialmente novas (Chiarello, 2008). Outra característica que diferencia os gêneros atuais é o hábito territorialista não observado em *Bradypus* mas marcante em *Choloepus*. Chiarello (2008) reporta que em cativeiro quando há inclusão de novos membros, os machos jovens costumam fazer demonstrações de dominância, como lambe estes novos indivíduos.

Para as formas extintas, vários autores (White, 1993; Cartelle & De Iuliis, 1995; Naples, 1989; Cartelle, 2000; Bargo *et al.*, 2006; McDonald & De Iuliis, 2008; Pitana, 2011; McDonald, 2012; Pujos *et al.*, 2012; Gaudin & McDonald, 2008) postularam uma grande variedade de hábitos e nichos, além de posturas quadrúpede e eventualmente bípede (Casinos, 1996). A maior variação no desenvolvimento cerebelar observadas neste estudo para as formas extintas, assim como as diferentes posturas corporais, poderia ser uma resposta evolutiva à maior diversidade de hábitos e nichos.

Ao analisar as estruturas que compõem o encéfalo passíveis de reconstrução pelo método usado neste trabalho foi possível relacionar determinadas características morfológicas com os hábitos conhecidos e reportados para os táxons.

O “princípio da massa adequada” postulado por Jerison (1973) prevê que a capacidade de processamento do cérebro é designada em funções distintas, proporcionalmente à importância destas na vida das espécies. Por exemplo, espécies que dependem mais de informação auditiva, apresentam expansão do cortex auditivo (Jerison, 1991). Inicialmente, foram levantadas as diferentes proporções das estruturas encefálicas com relação ao encéfalo com o intuito de gerar discussões que comparassem os tamanhos relativos das estruturas do encéfalo com seus hábitos de vida potenciais (Tabelas 10 e 11).

Tabela 10: Largura em relação ao encéfalo.

Exemplares	Tombo	Proporções largura (%)			
		Encéfalo/Bulbo Olfatório	Encéfalo/Cerebelo	Encéfalo /Hipófise	Encéfalo /Crânio
<i>Bradypus tridactylus</i>	MN 30472	62	72	21	93
<i>B. variegatus</i>	MN7609	50	59	20	72
<i>B. torquatus</i>	MN 10981	50	67	20	77
<i>Choloepus didactylus</i>	MN 5039	47	81	23	62
<i>C. hoffmanni</i>	MN 75772	50	71	19	77
† <i>Glossotherium robustum</i>	MN 3944-V	49	82	31	60
† <i>Eremotherium laurillardi</i>	MN 2225-V	---	56	17	78
† <i>E. laurillardi</i>	MN 422-V	44	55	10	83
† <i>Nothrotherium maquinense</i>	LP 79	49	69	18	95
† <i>Valgipes bucklandi</i>	LP 54	54	89	18	76
† <i>V. bucklandi</i>	LP 55	50	90	16	73
† <i>V. bucklandi</i>	TC 132	49	91	29	73
<i>Priodontes maximus</i>	MN 24093	68	96	11	77
<i>Cabassous tatouay</i>	MN 1854	78	85	11	81
<i>Tolypeutes tricinctus</i>	MN 23992	67	71	16	91
<i>Cyclopes didactylus</i>	MN 23967	35	82	16	96
<i>Mymercophaga tridactyla</i>	MN 23947	67	87	17	88
<i>Tamandua tetradactyla</i>	MN 23953	48	74	20	88

Tabela 11: Comprimento em relação ao encéfalo.

Exemplares	Tombo	Proporções Comprimento (%)			
		Encéfalo/Bulbo Olfatório	Encéfalo/Cerebelo	Encéfalo /Hipófise	Encéfalo /Crânio
<i>Bradypus tridactylus</i>	MN 30472	16	23	13	83
<i>B. variegatus</i>	MN7609	15	22	14	73
<i>B. torquatus</i>	MN 10981	14	32	10	71
<i>Choloepus didactylus</i>	MN 5039	16	35	14	59
<i>C. hoffmanni</i>	MN 75772	16	25	14	59
† <i>Glossotherium robustum</i>	MN 3944-V	18	37	15	32
† <i>Eremotherium laurillardi</i>	MN 2225-V	--	41	12	30
† <i>E. laurillardi</i>	MN 422-V	12	28	10	39
† <i>Nothrotherium maquinense</i>	LP 79	13	50	11	46
† <i>Valgipes bucklandi</i>	LP 54	19	38	12	43
† <i>V. bucklandi</i>	LP 55	17	28	7	35
† <i>V. bucklandi</i>	TC 132	20	24	10	45
<i>Priodontes maximus</i>	MN 24093	27	22	7	53
<i>Cabassous tatouay</i>	MN 1854	22	37	10	53
<i>Tolypeutes tricinctus</i>	MN 23992	25	27	10	57
<i>Cyclopes didactylus</i>	MN 23967	18	25	6	69
<i>Mymercophaga tridactyla</i>	MN 23947	21	24	15	32
<i>Tamandua tetradactyla</i>	MN 23953	16	25	10	56

### 5.3.1 Inferências a partir da morfologia do Cerebelo

Tanto o neocórtex quanto o cerebelo são as estruturas laminares mais relevantes no encéfalo dos mamíferos (Bush & Allman, 2003). O cerebelo é uma estrutura menor que o cérebro e se aloja na parte mais caudal do crânio, diretamente caudal aos hemisférios cerebrais. Em humanos chega a ser mais convoluto que o cérebro (Bush & Allman, 2003; Butler & Hodos, 2005)

O órgão possui grande importância na coordenação, regulação motora e manutenção da postura, itens essenciais na locomoção dos mamíferos. Neste grupo o córtex cerebral domina as funções motoras por meio de tratos de fibras fortes que conectam o córtex com o cerebelo através da ponte. Em um cerebelo bem desenvolvido, as fibras que se dirigem para ele e dele para outros sítios possuem grande importância na arquitetura cerebelar. Nos mamíferos essas fibras formam três pares de pedúnculos cerebelares (Romer & Parsons, 1985), os lobos anterior, posterior e flocculonodular. Em cada lobo, o córtex se subdivide em folhas (Butler & Hodos, 2005; Iwaniuk *et al.* 2006; Sultan & Glickstein 2007; Dalgalarondo, 2011).

O cerebelo apresenta poucas mudanças estruturais em seu circuito ao longo da evolução. Devido ao seu padrão consistente de organização interna os flóculos, por exemplo, que são estruturas que se relacionam intimamente com o ouvido interno, são a parte mais antiga e persistem em todos os grupos de vertebrados (Romer & Parsos, 1985). Contudo sua morfologia é bastante diversificada entre os vertebrados, no curso da evolução aumentou e se modificou, o que faz com que varie bastante quanto ao tamanho e a forma, de acordo com o grupo e seu grau de desenvolvimento, estando diretamente relacionados ao grau de complexidade dos movimentos do corpo. Mesmo dentro de um grupo apresenta variação interespecífica na morfologia, relacionada com as diferenças comportamentais (Romer & Parsons, 1985; Hodos & Butler, 2005; Iwaniuk *et al.* 2006).

A evolução da estrutura teve relação direta com o controle da postura, equilíbrio, coordenação de movimentos e estabilização da visão (Butler&Hodos, 2005; Sultan & Glickstein, 2007; Dalgalarondo, 2011). Ao longo da evolução, o cerebelo se interligou com as regiões telencefálicas relativas às funções cognitivas, proporcionalmente ao aumento do grau de complexidade destas. Quando os mamíferos avançaram em suas habilidades locomotoras, juntamente com a capacidade de uso de dígitos como órgãos de manipulação para escavar, agarrar e arranhar, o cerebelo ganhou expansão lateral e grande aumento da foliação (Butler & Hodos, 2005; Iwaniuk *et al.* 2006; Sultan & Glickstein 2007; Dalgalarondo, 2011). Assim, um maior protagonismo do cerebelo é tido como necessário para a manutenção do equilíbrio do corpo, suavidade e coordenação da atividade muscular (Butler & Hoddos, 2005; Gilmore *et al.*, 2008; Dalgalarondo, 2011).

Nos grupos analisados no presente estudo pudemos observar determinada variedade quanto à forma (Figuras 64 e 65) e proporção relativa (Tabelas 9 e 10) do cerebelo. Em todos os moldes do encéfalo aqui estudados, a largura do cerebelo foi maior do que comprimento (razão largura/comprimento). A razão largura/comprimento apontando maior crescimento da largura indica que a mesma acompanha o crânio na acomodação do cerebelo, assim como o observado no encéfalo. De fato é de se esperar que o comprimento (do crânio) esteja mais associado ao tamanho do rosto e outras implicações relacionadas a seios nasais e paranasais e biomecânica de mandíbula (Marquez, 2008).

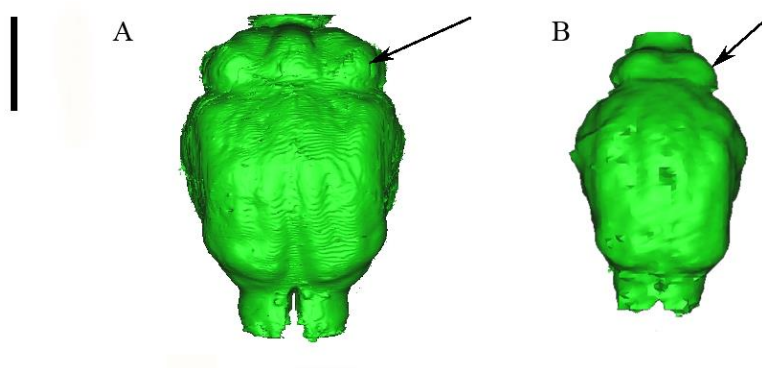


Figura 64: A: *Choloepus* B: *Bradypus*. Seta indicando cerebelo: pode-se notar as diferenças morfológicas das estruturas, com hemisférios e *vermis* destacados em *Choloepus* e em *Bradypus* mais arredondada, comparativamente menor sem divisões claras de hemisférios. Escala 2 cm.

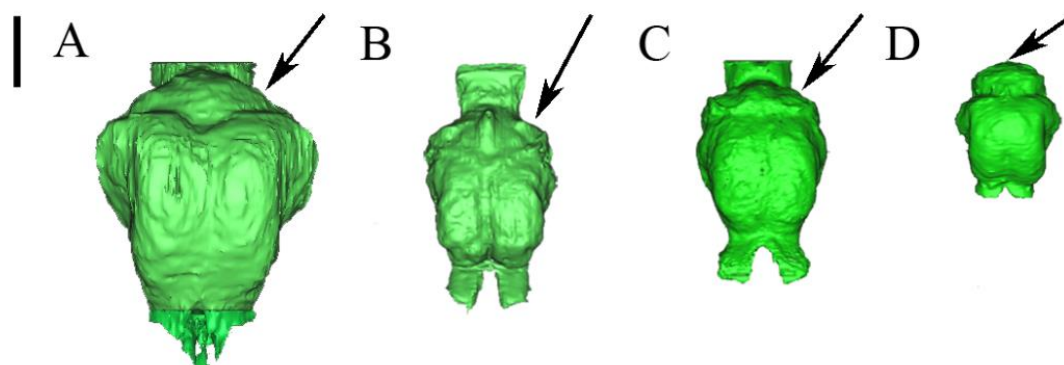


Figura 65: A: †*Eremotherium*; B: †*Glossotherium*; C: †*Valgipes*; D: †*Nothrotherium*. Seta indicando cerebelo: pode-se notar as diferenças morfológicas das estruturas, com hemisférios e *vermis* destacados em †*Glossotherium*, mais arredondado nos outros. Mais triangular em †*Eremotherium* e †*Glossotherium*, mais arredondado em †*Nothrotherium*. Escala 5 cm.

Entre as preguiças terrícolas, †*G. robustum* e †*V. bucklandi* apresentaram os moldes com a maior largura relativa de cerebelo, seguidos em terceiro lugar por †*N. maquinense*.

É possível inferir, com segurança, que animais com cerebelo relativamente maior possuem controle motor fino mais apurado, uma vez que as funções desta estrutura envolvem o tônus muscular, e a manutenção do equilíbrio quanto ao posicionamento do corpo e refinamento da ação motora.

Preguiças Mylodontidae, aqui representadas pelos gêneros †*Valgipes* e †*Glossotherium*, foram consideradas as prováveis responsáveis pela construção de paleotocas descobertas na Argentina, após a análise do tamanho e das marcas de garras preservadas nas paredes e tetos das mesmas (Vizcaíno *et al.*, 2001; Pujos *et al.*, 2012). Bargo *et al.* (2000) também considerou preguiças milodontídeas, em uma análise biomecânica dos membros anteriores, como responsáveis pelas paleotocas cenozoicas da região pampeana argentina. Frank *et al.* (2010) também apontou como provável responsável pela paleotoca em Arroio da Bica, Rio Grande do Sul, uma preguiça terrícola Mylodontidae. Ruchkys *et al.* (2014) também concluiu que a paleotoca de Serra do Gandarela (Minas Gerais) foi escavada por milodontídeos. Da mesma forma, Buchmann *et al.* (2013 a,b) descreveram tais estruturas geológicas, na região de Minas Gerais, e atribuíram sua construção às preguiças Mylodontidae.

Ao compararmos com o grupo de Xenarthra que reconhecidamente exhibe hábitos de escavação apresentando fortes garras, os Cingulata (McDonough & Loughry, 2008), também analisados no presente estudo, a inferência é apropriada. Ao medirmos as estruturas, a proporção relativa de cerebelo /encéfalo (tanto em largura quanto em comprimento) se mostrou alta no grupo (Tabelas 13, 14). É fato observável que o grupo tem esta estrutura proporcionalmente maior. Assim a similaridade do grande cerebelo e o hábito escavador podem estar conectados e revelar hábitos análogos, entre preguiças milodontídeas e cingulados, corroborando a inferência de hábitos escavadores para Mylodontidae.

Além de suas fortes ligações com o sistema motor, o cerebelo possui importantes contribuições de sistemas sensoriais, como o vestibular, somatossensorial, visual e auditivo (Romer & Parsos, 1985; Hildebrand & Goslow, 2008). Em †*N. maquinense*, um Nothrotheriidae, o cerebelo ocupa 50% do comprimento em relação ao encéfalo, sendo o maior em comprimento relativo dentre todos os exemplares avaliados. Isso significa que metade do comprimento encefálico deste animal era ocupado pelo cerebelo e boa parte da largura acompanhava esta tendência (apesar de não ser o maior em largura relativa). O †*Nothrotherium* em questão se trata de uma preguiça extinta pequena, com peso estimado em 50 quilos, grandes garras e além de cinco dedos nas mãos e pés, o que leva a acreditar se tratar de um animal ao menos semi-arborícola (Cartelle, 2000). A importância do controle motor fino e controle

vestíbulo-visual, são obviamente necessários em comportamento de escalada, assim os dados são congruentes com o suposto hábito deste animal.

Assim como o tamanho, a forma do cerebelo, como já citado, varia entre os vertebrados (Butler & Hodos, 2005). De acordo com Romer & Parsons (1985) a elevação do córtex cerebral nos mamíferos para o comando de funções motoras e o desenvolvimento de vias nervosas do córtex motor ao cerebelo estão relacionadas ao surgimento dos hemisférios cerebelares, estruturas laminadas que ocupam grande parte do volume cerebelar. A presença de hemisférios cerebelares destacados é associada à maior perícia de movimentos (Iwaniuk *et al.* 2006).

Foi possível observar formas que apresentaram hemisférios cerebelares bem demarcados, mas os mesmos não formam grupamentos filogenéticos próximos. Tanto †*Glossotherium* e †*Valgipes* quanto *Choloepus* apresentam os hemisférios cerebelares bem demarcados dorsalmente, com *vermis* bem aparente. Uma vez que não formam grupos filogenéticos próximos, a característica pode estar ligada ao comportamento destes animais. O hábito arborícola de *Choloepus* apresenta a necessidade de controle de escalada, deste modo, como já citado, uma vez que o destaque dos hemisférios indica melhor perícia de movimentos (Iwaniuk *et al.* 2006) tal característica morfológica da estrutura é justificada. Já entre os milodontídeos (†*Valgipes* e †*Glossotherium*) a característica pode estar sim ligada a filogenia, uma vez que são animais da mesma família, o que não descarta a ligação com o, já citado, possível hábito fossorial indicado para o grupo (Bargo *et al.* 2000; Vizcaíno *et al.*, 2001; Frank *et al.*, 2010; Pujos *et al.*, 2012; Ruchkys *et al.*, 2014; Buchmann *et al.* 2013 a,b).

Ainda quanto à forma do cerebelo, algumas estruturas apresentam-se mais destacadas em alguns animais, como a *vermis cerebelar*, também o lobo floculonodular e paraflóculo (ou flóculo), estas últimas estruturas ligadas ao sistema vestibular (Romer & Parsons, 1986; Butler & Hodos, 2005). Entre os moldes aqui descritos observou-se que os lobos floculonodulares são passíveis de observação tanto em †*Glossotherium*, †*Valgipes*, †*Nothrotherium* quanto em ambos gêneros atuais, *Choloepus* e *Bradypus*. De acordo com o conhecido até o presente momento a observação dessas estruturas corroboram o que se sabe sobre os hábitos destes animais. Sultan & Glickstein (2007) ressaltaram o fato do cerebelo receber *inputs* cerebrais de variadas fontes e levantaram a questão de que, nos mamíferos, o flóculo receberia maior rede de informações a partir dos sentidos que sinalizam a posição corpórea no espaço, incluindo o sistema vestibular. Estas informações se direcionam à *vermis* cerebelar e córtex adjacente da estrutura (Sultan & Glickstein, 2007). Neste contexto Sultan (2005) concluiu que corujas noturnas contavam com

uma área do sistema vestibular ligada ao cerebelo mais elaborada que em pássaros diurnos, que usam a visão para manipular seus bicos.

Dentre as preguiças atuais, os lobos cerebelares não são delimitados em *Bradypus*, entretanto em *Choloepus* são proeminentes e bem demarcados, do mesmo modo que apresentam a estrutura, como um todo, relativamente maior neste último gênero. Gilmore *et al.* (2008) apontam para o fato de que os hemisférios cerebrais, em preguiças atuais, não se estendem sobre o cerebelo, fato observado aqui, tanto para as formas atuais quanto para as extintas. Os autores ainda ressaltam que em *Choloepus* o cerebelo é maior do que em *Bradypus*, conforme o observado nos moldes endocraniais.

Sendo assim, os moldes digitais de *C. didactylus* e *C. hoffmanni* apresentavam, além do lobo floclonodular e paraflóculo bem visíveis, hemisférios cerebelares bem delimitados e uma *vermis* em destaque (já citados anteriormente). *Choloepus*, ou “preguiça-de-dois-dedos” como é popularmente conhecida, são animais de hábitos noturnos, mais abrangentes quanto a alimentação. Elas também apresentam como característica membros longos e leves, com poderosas garras que permitem uma movimentação discreta entre os dosséis (Chiarello, 2008). O aumento e elaboração do controle motor fino por parte do cerebelo é tanto associado ao aumento do controle visual, também necessário para animais noturnos, quanto para o controle de habilidades relativas a manipulação (Sultan & Glickstein 2007). O hábito noturno e o controle motor notado em *Choloepus* podem ser reflexo da condição dos hemisférios cerebelares bem demarcados.

Iwaniuk *et al.* (2006) e Dalgarrondo (2011) também chamaram a atenção para lobos floclonodulares e *vermis* cerebelar. Em morcegos, o cerebelo não é um órgão grande, mas as estruturas do lobo floclonodular e na *vermis* cerebelar são bem aumentadas. Estas estruturas estão relacionadas a processos auditivos complexos (como a ecolocalização) destes animais. Os golfinhos também apresentam o cerebelo, como um todo, bastante desenvolvido, o que estaria também ligado às emissões sonoras aprimoradas destes animais (Henson, 1970; Kamada & Jen, 1990; Iwaniuk *et al.*, 2006; Dalgarrondo, 2011). Sultan & Glickstein (2007) também ressaltaram a importância destas estruturas ao ponto de que lesões no flóculo ou paraflóculo impedem a compensação de *input* visual, causando alterações na coordenação vestibulo-ocular. Em †*G. robustum*, †*N. maquinense* e †*V. bucklandi*, o lobo floclonodular e respectivo paraflóculo se mostram proeminentes no biomodelo encefálico, o que pode ser uma evidência de que estes animais possuiriam certo grau de sofisticação de movimentos e audição melhor desenvolvida.

É interessante notar que, de todos os animais observados, o molde encefálico de †*Glossotherium robustum* foi o que apresentou todas as características expressivas: tanto o



cerebelo proporcionalmente grande, quanto os hemisférios cerebelares bem delimitados, uma *vermis* cerebelar com um *cúlmén* bem destacado e lobo floculonodular com respectivo paraflóculo observáveis. †*G. robustum* foi um animal com adaptações para pastagem, mais generalista, com baixa taxa metabólica e conseqüente diminuição de grandes necessidades energéticas, consumindo alimentos com baixo teor metabólico (Naples, 1989; Bargo, 2003; Viana *et al.*, 2011). Os membros deste animal indicam que também foi adaptado para atividades vigorosas, com o emprego da força (Naples, 1989). Entretanto, o que mais se destaca ao relacionarmos o conhecimento a respeito das estruturas cerebelares, quanto aos hábitos dos mamíferos, e as inferências de hábitos de †*G. robustum*, é justamente a estreita relação com os processos auditivos complexos citados por Kamada & Jen (1990), Iwaniuk *et al.* (2006) e Dalgarrondo (2011).

O aparato auditivo de †*G. robustum* foi estudado por Blanco (2012) que verificou que este apresentava ossículos auditivos relativamente grandes. O autor discutiu que grandes ossículos implicam em perda de acuidade auditiva para altas frequências, mas que permitem a detecção de sons de baixa frequência, o que pode ter promovido a comunicação de longo alcance para †*G. robustum*, e que este tipo de som não é afetado pela dispersão da vegetação ou da absorção atmosférica. O autor ainda sugere que as características foram selecionadas para comunicação de longo alcance, como acasalamento e interações sociais. Também destacou que †*Glossotherium robustum* apresenta grandes câmaras nasais, bastante expandidas, o suficiente para produzir de fato sons de baixa frequência. Esta informação corrobora a ideia de processos auditivos complexos (Henson, 1970; Kamada & Jen, 1990; Iwaniuk *et al.*, 2006; Dalgarrondo, 2011) ligados ao desenvolvimento das estruturas cerebelares observadas no presente estudo para o molde endocraniano de †*G. robustum*.

Apesar de podermos separar as características de estruturas encefálicas em termos filogenéticos nem sempre estas resultam de linhagens. Sultan & Glickstein (2007) estudaram comparativamente o cerebelo de pássaros e concluíram que o aumento do cerebelo em grandes encéfalos não era uma consequência passiva, mas relacionado a um comportamento específico. Assim, como o observado para grande parte dos Folivora deste estudo, podemos concluir que as características cerebelares estão mais ligadas ao comportamento inferido para os animais do que relativo às linhagens evolutivas.

### 5.3.2 Inferências a partir da morfologia da Hipófise

O hipotálamo está envolvido com atividades do sistema nervoso autônomo e sistema endócrino. Controla a produção hormonal do sistema endócrino por meio da hipófise, que está ligada diretamente ao hipotálamo. Assim, o hipotálamo controla e regula padrões de comportamento. Dependendo da quantidade de hormônios no sangue, comportamentos sexuais, parentais, territoriais, migração e hibernação se alteram (Romer & Parsons, 1981; Butler & Hodos, 2005; Hildebrand & Goslow, 2008). Um dentre diversos hormônios produzido na glândula pituitária (hipófise) é o hormônio de crescimento (GH), que tem grande influência no crescimento e no metabolismo de músculos e esqueleto, de gorduras, carboidratos e síntese de proteínas. Segundo Edinger (1942) a função regulatória do crescimento da fossa hipofisária, também denominado “corpo pituitário”, seria diretamente ligada a distúrbios de crescimento. Edinger (1942) também citou experimentos com animais onde ao se remover a glândula o crescimento cessava e lembrou que uma glândula pituitária maior produz mais hormônios que influenciam mais o crescimento.

Edinger (1942) estudou estruturas específicas da hipófise e reportou que xenartras atuais teriam a estrutura “rasa” assim como os fósseis apresentariam a estrutura “plana”. Além desse estudo antigo não foi encontrada na literatura informações que conectem o grande tamanho das preguiças terrícolas extintas às diferenças na morfologia da hipófise.

No presente estudo, a hipófise foi avaliada tanto nas espécies atuais tomografadas quanto nas fósseis. Os resultados foram variados (Tabelas 9 e 10). Quanto ao comprimento †*V. bucklandi*, por exemplo, apresentava comprimento relativo de 10% e as *Choloepus*, 17 %. Quanto a largura relativa tem-se um *Eremotherium* com 10% e *B. tridactylus* com 21%.

No exemplar de †*Valgipes bucklandi* (TC 132), a porcentagem relativa também ficou maior, mas este valor parece ser devido ao espécime apresentar o que aparenta ser um crescimento anormal da hipófise (largura de 17,16 mm, 25,36 de comprimento e altura 15,45 mm). Outros dois exemplares de †*V. bucklandi* foram avaliados e não foi observado nenhum crescimento similar, a altura de ambos não foi passível de se medir e suas larguras relativas foram de 18 e 16 % contra 29% do exemplar em questão.

Sendo assim, esta situação está sendo aqui considerada uma anomalia. Estudos futuros focados na tafonomia e paleopatologia tornam-se necessários para uma identificação apropriada das causas desta anomalia, podendo se tratar de um tumor hipofisário.

De modo geral a análise feita não apresenta dados que justifiquem associar o tamanho dos Folivora extintos com o tamanho da hipófise.

### 5.3.3 Inferências a partir da morfologia dos bulbos olfatórios; trato olfatório; lobos piriformes

O cérebro olfativo, incluindo os bulbos olfatórios, tratos olfatórios e os lobos piriformes são a parte mais primitiva do cérebro (Dalgarrondo, 2011). A importância do olfato na vida do animal reflete-se em adaptações tais como seios turbinados (observados aqui em *Vermilingua*), bulbos olfatórios maiores e amplas áreas olfatórias que vão prover aos animais uma melhor percepção olfativa (Jerison, 1973; 1991; Dalgarrondo, 2011). O tamanho do bulbo olfatório em relação ao encéfalo vai variar de acordo com a importância e a intensidade do sentido do olfato na vida do animal (Jerison, 1973; Romer & Parsons, 1985; Hildebrand & Goslow, 2008). Assim, os bulbos olfatórios foram mensurados no intuito de compreender a importância da olfação na vida destes animais.

De maneira geral foi observado que as variações em comprimentos e larguras relativas ao encéfalo foram bem próximas entre exemplares de *Folivora* fósseis e atuais (Tabelas 13 e 14). Tal informação leva a se considerar que houve pouca variação nos hábitos de vida pertinentes às capacidades olfatórias.

Dentre todos os exemplares analisados, somente †*Valgipes bucklandi* apresentou bulbos olfatórios pedunculados (Figura 66) e alongados rostro-caudalmente, que apresentaram as maiores proporções relativas de comprimento entre os *Folivora*. Tambusso & Fariña (2015b) observaram bulbos olfatórios alongados de maneira semelhante para †*P. humboldtii* e pontuaram que esta não seria uma característica dos *Cingulata*.

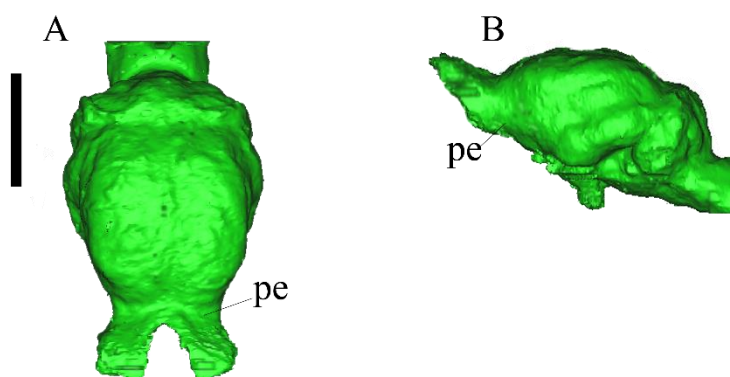


Figura 66: Pedúnculo olfatório em *Valgipes bucklandi*. Abreviatura: pe: pedúnculo. Escala 5 cm.

Uma separação muito óbvia entre bulbos olfatórios e cérebro, através de pedúnculo, só foi observada até o momento em †*Glyptodontidae*, uma vez que bulbos olfatórios de *Cingulata* atuais são muito próximos ao encéfalo. Nos encéfalos de *Cingulata* e *Vermilingua* aqui reconstruídos também não

foi observada tal característica. O pedúnculo olfatório também não foi observado entre os outros Folívora, entretanto em †*G. robustum* os bulbos olfatórios se mostram com separação do encéfalo bastante demarcada, o que faz lembrar um pedúnculo (Figura 67), mas não fica claro tratar-se de uma estrutura em separado do bulbo olfatório.

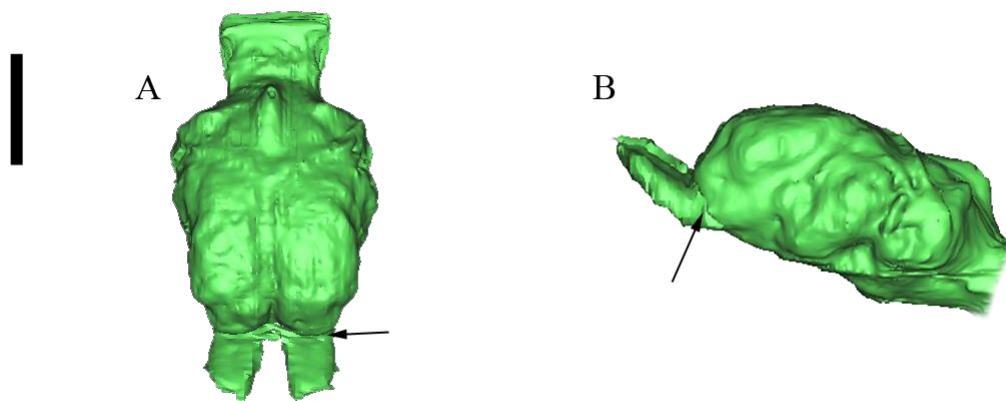


Figura 67: †*Glossotherium robustum*. Seta indica estrutura que poderia ser um pedúnculo. Escala: 5 cm.

Em *Choloepus hoffmanni* também foi observado bulbos olfatórios cuja separação com o encéfalo se mostra bem demarcada, fazendo lembrar um pedúnculo. Entretanto no exemplar de *C. hoffmanni*, os bulbos olfatórios apresentam formato ovalado e não retangular conforme o observado em †*Glossotherium* e †*Valgipes*.

Glitteman (1991) e Dalgarrondo (2011) notam que bulbos olfatórios em carnívoros são maiores, uma vez que a predação se beneficia de um senso olfativo mais apurado. A possibilidade de predação em Folívora foi levantada por Fariña & Blanco (1996) com provável carnivoría em *Megatherium* ou que este fosse ao menos um carniceiro oportunista. France *et al.* (2007) em uma análise de isótopos de carbono e nitrogênio em †*Megalonyx*, um Megalonychidae, não encontrou hábitos estritamente carnívoros, apesar de não descartar a possibilidade de onivoría. Considerou-se a possibilidade de uma provável carnivoría ou onivoría em †*V. bucklandi*, uma vez que o animal apresenta um pedúnculo em seu bulbo olfatório além das maiores proporções de comprimento entre os Folívora, entretanto não era um animal grande; pesava cerca de 400 kg contra as 5 toneladas de †*Eremotherium*, por exemplo. Fariña & Blanco (1996) advogaram que o fato do animal ser muito grande fazia com que o mesmo não fosse uma presa muito fácil para qualquer animal contemporâneo dele. Sendo assim suas garras e biomecânica estariam ligados à possibilidade de predação, ou mesmo como carniceiro. Assim sendo relativo a †*Valgipes*, um animal de menor porte, essa justificativa não se aplica. Do mesmo modo não

foram reportadas na literatura outras inferências sobre tais hábitos para este grupo, que justificassem a ligação do desenvolvimento do trato olfatório com a possível carnivoría ou onivoría.

O tamanho dos bulbos olfatórios são indicativos dos hábitos de vidas dos animais, sendo usados para inferir comportamento e padrões ecológicos (Cobb, 1960; Bang, 1971; Healy & Guilford, 1990; Gittleman, 1991; Cabral, 2015). Healy & Gilford (1990) indicaram que pássaros crepusculares ou noturnos apresentam bulbos olfatórios maiores que pássaros diurnos sem esquecer que os tamanhos da estrutura também se relacionam com outras variáveis ecológicas. Uma vez que o olfato em pássaros pode ter uma grande variedade de funções, como alimentação, orientação e auto reconhecimento, é provável que o aumento da habilidade olfatória constitua uma compensação da redução da efetividade visual em ambientes de luz reduzida.

Dentre os exemplares analisados, os Folívora do gênero *Choloepus* são reconhecidamente noturnos (Chiarello, 2008). Comparativamente, os bulbos olfatórios não se mostraram muito diferentes em termos de tamanho relativo do outro gênero atual. O gênero *Bradypus* mostrou comprimento relativo de 14 a 16 % e *Choloepus* 16% para ambas espécies. A largura relativa dos bulbos variou de 62 a 50% para *Bradypus* e 47 a 50% para *Choloepus*, não constituindo diferenças muito significativas. Entretanto os lobos piriformes, estruturas que fazem parte do cérebro olfativo (Dalgarrondo, 2011), são mais destacados, convexos e abaulados em *Choloepus* do que em *Bradypus*. Assim as capacidades olfativas em *Choloepus*, animais reconhecidamente noturnos, seriam maiores, corroborando os estudos que relacionam noturnidade com maior olfação (Healy & Gilford, 1990).

Outra relação de hábitos com as capacidades olfativas tem a ver com padrões de sociabilidade. Situações com sinais visuais e auditivos não se mostram eficientes na comunicação social entre alguns mamíferos, assim a olfação se apresenta como importante fator de sociabilização (Doty, 1986). O comportamento territorial (social), com demonstrações de dominância, onde representantes do gênero *Choloepus* “lambem” os animais novos no território (Chiarello, 2008), podem, assim, estar relacionados à olfação.

Como anteriormente mencionado †*Valgipes bucklandi* apresentou na análise bulbos olfatórios pedunculados e com as maiores proporções de comprimento (20%) e largura (54%). Conseqüentemente, de acordo com o princípio da massa adequada (Jerison, 1973), suas capacidades olfativas teriam grande relevância nos hábitos de vida desta espécie. Devido ao tamanho corporal e a ausência de outras evidências, a relação trato olfatório e alimentação carnívora foi descartada, entretanto este maior desenvolvimento pode estar ligado, neste caso assim como em *Choloepus*, a noturnidade, territorialidade, busca de alimentação e/ou sociabilidade. Uma vez que já foi levantada a possibilidade

de vida gregária entre milodontídeos (Cruz *et al.*, 2012; Buchman *et al.*, 2013), o hábito social é uma inferência plausível.

Apesar da variação na morfologia dos bulbos olfatórios, que se mostraram mais abertos, separados, próximos, retangulares, ovalados ou pedunculados entre os grupos, as proporções relativas se mantiveram. Assim a morfologia dos lobos piriformes apresenta diferenças que poderia de fato pontuar variações nas capacidades olfatórias e, conseqüentemente, nos hábitos dos Folivora. Estas distinções morfológicas também estariam conectadas ao grau de circunvolução encefálica dos grupos e, assim, também se relacionariam diretamente aos hábitos dos animais.

Também foi observado que Vermilingua e Cingulata realmente apresentam comprimento e larguras relativas dos bulbos olfatórios maiores do que os Folivora, assim como lobos piriformes bem mais destacados do que em todos os demais táxons examinados, reafirmando capacidades olfativas maiores para estes grupos.

### 5.3.4 Ângulo de flexão basicranial

Para Jerison (1973) a revolução mais importante relativa ao cérebro ocorreu há 50 milhões de anos, o começo do desenvolvimento da flexão encefálica, relacionado à tendência de aumento do tamanho relativo encefálico. Jerison (1973) entende que o aumento da flexão encefálica ocorreu secundariamente como solução para a problemática do aumento da complexidade e tamanho do encéfalo, que permitiu a aproximação à forma ótima de um modelo esférico ou ao menos elipsoidal.

Biegert (1963) propôs que as alterações no ângulo de flexão basicranial diminuiriam com o aumento do aparelho mastigatório e do volume neocortical. O autor previa uma relação negativa entre o grau de flexão basicranial e o tamanho do neocórtex. Se observarmos em termos de quociente de encefalização (EQ), os números obtidos neste trabalho variam bastante se comparados com os ângulos de flexão basicranial. Por exemplo, o ângulo medido para *B. tridactylus* é de 39,52°, contra um EQ de 0,73. Pelo exponencial específico de Xenarthras previsto por Tambusso & Fariña (2015a), seria esperado um ângulo mais agudo (menor) para uma encefalização maior. De fato, o ângulo é maior e o tamanho relativo do encéfalo não é um dos maiores no grupo verificado.

*Cabassous tatouay* tem o grau mais agudo e o EQ não está nem entre os menores nem entre os maiores, sendo 0,9. Entretanto, se levarmos em consideração volume ou medida linear, o exemplar MN 422-V, †*E. laurillardi*, que apresenta o maior volume encefálico dentre todos, tem o ângulo mais agudo de 24°. Se considerarmos comprimento ou largura linearmente, também o exemplar MN 422-V será o maior. Por outro lado, se verificarmos em termos de porcentagem relativa do encéfalo e crânio para

largura, †*N. maquinense*, com 95% de espaço ocupado do encéfalo no crânio, não possui nem o maior nem o menor ângulo de flexão basicranial, que é de 32°.

Assim, com relação às medições de ângulo de flexão basicranial apresentados na tabela 12, os dados da presente análise não foram conclusivos para que pudessem corroborar inferências comportamentais ou evolutivas a respeito de Folivora.

Tabela 12: Ângulo de flexão basicranial

Exemplares	Tombo	Ângulo de Flexão Basicranial
<i>Bradypus tridactylus</i>	MN 30472	39,52°
<i>B. variegatus</i>	MN7609	19,47°
<i>B. torquatus</i>	MN 10981	22,51°
<i>Choloepus didactylus</i>	MN 5039	38,55°
<i>C. hoffmanni</i>	MN 75772	33,36°
† <i>Glossotherium robustum</i>	MN 3944-V	32,50°
† <i>Eremotherium laurillardi</i>	MN 2225-V	30,20°
† <i>E. laurillardi</i>	MN 422-V	24°
† <i>Nothrotherium maquinensis</i>	LP 79	32,26°
† <i>Valgipes bucklandi</i>	LP 54	40°
† <i>V. bucklandi</i>	LP 55	41°
† <i>V. bucklandi</i>	TC 132	45°
<i>Priodontes maximus</i>	MN 24093	20,82°
<i>Cabassous tatouay</i>	MN 1854	19,58°
<i>Tolypeutes tricinctus</i>	MN 23992	40°
<i>Cyclopes didactylus</i>	MN 23967	44,75
<i>Mymercophaga tridactyla</i>	MN 23947	35°
<i>Tamandua tetradactyla</i>	MN 23953	41,44°

### 5.3.5. Observações a respeito dos Sulcos cerebrais

A expansão do córtex cerebral varia em ordens de magnitude entre mamíferos e é considerado um elemento chave na evolução (Jerison, 1973; Welker, 1990; Jerison, 1991; Butler & Hodos, 2005; Herculano-Houzel *et al.*, 2008; Herculano-Houzel, 2011). O neocórtex é uma folha em camadas de neurônios exclusiva dos mamíferos que surgiu entre 160 e 300 milhões de anos atrás. Provavelmente evoluiu como uma especialização dorsolateral do telencéfalo em “répteis mamaliformes” (proto-mamíferos) no início do Mesozoico, juntamente com um metabolismo energético mais elevado ligado aos mecanismos de homeostase (Allman, 1990).

Evolutivamente cérebro e cerebelo foram submetidos a grandes variações de tamanho, forma e complexidade convolutiva. Características morfológicas externas de encéfalos de mamíferos vem sendo usadas para presumir tanto os graus de parentesco filogenético, quanto a natureza e níveis de complexidade das funções encefálicas (Jerison, 1973; Welker, 1990; Jerison, 1991; Butler & Hodos, 2005; Herculano-Houzel *et al.*, 2008).

O grande neocórtex é uma das principais características dos mamíferos, sendo que hemisférios menos convolutos (lissencefálicos) são observados mais em pequenos mamíferos e os mais convolutos nos maiores (Hildebrand & Goslow, 2006). O aspecto mais lissencefálico (pouco convoluto) dos hemisférios cerebrais geralmente é associado às condições plesiomórficas (Butler & Hodos, 2005).

Atualmente, os mamíferos exibem grande variedade de formas, tamanhos e padrões de sulcos e circunvoluções encefálicas. É consenso que animais maiores, que possuem maior volume e complexidade de padrões neocorticais, seriam mais inteligentes e exibiriam comportamentos mais complexos (Jerison, 1973). De fato, quando comparamos os gêneros viventes de preguiças observa-se que *Choloepus*, entre os Folivora atuais, exibe um padrão mais complexo de comportamento (Chiarello, 2008) e não só apresenta um grau de encefalização maior, como também um córtex mais convoluto. São passíveis de observação os sulcos coronal e anseado e seus respectivos giros, nos lobos frontais, já nos lobos parietais são notados os sulcos silvio, suprassilvio e endomarginal. A fissura rinal também é marcante em *Choloepus*.

Encéfalos de mamíferos do Paleoceno e Eoceno inferior são frequentemente mais lisos, entretanto a fissura rinal é normalmente visível. A fissura rinal se apresenta ventralmente ao neocórtex, constituindo a separação entre este (dorsal) e o paleocórtex (ventral). A quantidade de córtex visível ventralmente à fissura rinal pode ser considerada identificador para uma característica plesiomórfica entre mamíferos, por indicar a expansão do neocórtex em táxons extintos (Jerison, 1973; 1985; 1991). Dentre os exemplares examinados, a fissura rinal não se mostrou muito alta, com pouco córtex visível ventralmente.

Moldes endocraniais lisos não necessariamente implicam em ausência de circunvoluções encefálicas. Entretanto, uma vez que mesmo mamíferos com grandes encéfalos do Paleoceno possuíam relativamente pouco neocórtex, a circunvolução destes pode ser reduzida (Jerison, 1985). Dentre os exemplares analisados foi possível observar a fissura rinal em todos. Mesmo nos exemplares fósseis este sulco se posicionava mais ventralmente aos lobos temporais dos moldes. Os sulcos silvio, suprassilvio e endomarginal também foram observados em vista dorsal, assim como o sulco lateral, na vista lateral de todos os exemplares analisados.



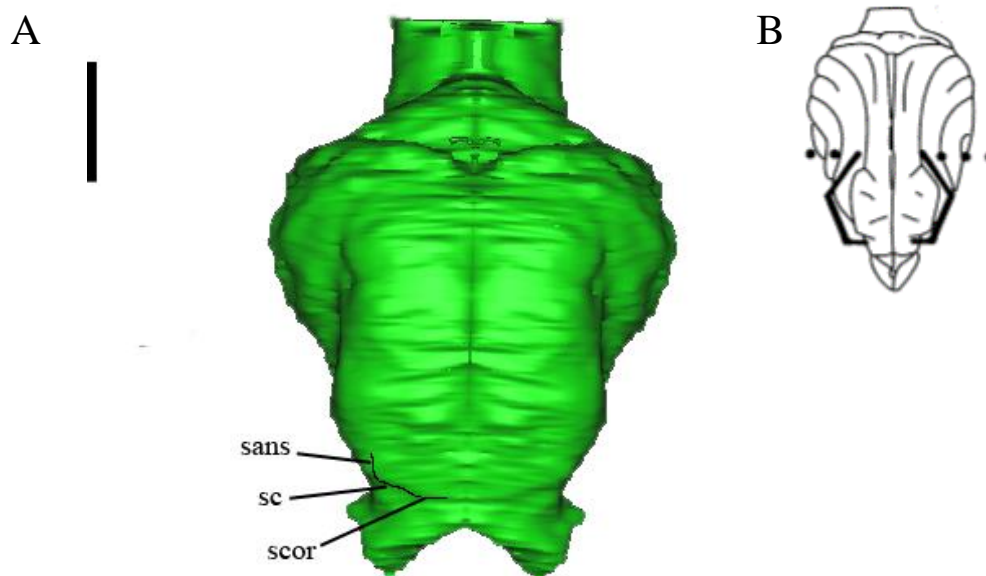


Figura 68: A - †*Eremotherium*, sulcos formam um formato ligeiramente pentagonal. B- Conformação pentagonal dos sulcos, modificado de Lyras & Van Der Geer (2003). Abreviaturas: sans: Sulco ansado; sc: sulco cruzado; scor: sulco coronal. Escala 5 cm.

Welker (1990) pontuou que a diversidade da arquitetura cortical relacionada ao aumento de giros, é observada, independente dos táxons, em mamíferos de maior complexidade perceptual-comportamental. Entretanto, Walker (1990) observou padrões de giros e sulcos mais similares dentro dos grupos taxonômicos, sugerindo um sinal filogenético em sua determinação.

Lyras & Van Der Geer (2003) e Lyras (2009) encontraram padrões na conformação de sulcos em Canidea e criaram quatro tipos de classificação de conformação de sulcos encefálicos no lobo frontal. Com base nessas características conseguiram realizar interpretações filogenéticas para o grupo.

Os sulcos encefálicos nos grupos analisados no presente estudo foram classificados segundo os padrões identificados por Lyras & Van Der Geer (2003). Nas preguiças atuais, os padrões foram marcantes, com um padrão ortogonal para *Choloepus* e uma conformação cardiforme para o gênero *Bradypus*. Em †*Eremotherium* foi possível registrar um formato ligeiramente pentagonal (Figura 68). Apesar de nem todos os padrões de sulcos descritos por Lyras & Van Der Geer (2003) tenham sido observados nos encéfalos examinados, tais padrões podem ser usados em estudos filogenéticos posteriores.

Como anteriormente pontuado a lisencefalia é a condição de que poucos giros e sulcos são visíveis no exterior encefálico (Butler & Hodos, 2005; Hildebrand & Goslow, 2006; Macrini *et al.*, 2007a). Um aspecto mais lisencefálico (pouco convoluto) dos hemisférios cerebrais também geralmente

está associado a condições ancestrais (Butler & Hodos, 2005). Assim, seria normal presumir que moldes endocranianos mais lisos seriam lisencefálicos. Entretanto, Macrini *et al.* (2007b) aponta que nem sempre moldes endocranianos refletem com precisão a condição dos hemisférios cerebrais em mamíferos, uma vez que cérebros maiores tendem a ser mais convolutos, assumindo a forma ligeiramente esférica, fazendo com que sulcos não sejam marcados no endocrânio. Assim alguma informação pode ser perdida e o aspecto mais lisencefálico juntamente com um quociente de encefalização maior podem ocorrer simultaneamente. As convoluções que não são passíveis de observação em casos assim aumentam a quantidade de área de superfície cortical em relação ao aumento do tamanho de volume para o encéfalo em comparação ao corpo, ocasionando um EQ mais alto.

Para os exemplares aqui descritos foi possível observar o giro lateral nas espécies atuais muito pronunciado, fazendo com que os lobos piriformes ficassem bem expandidos, diferentemente dos exemplares fósseis que mostravam menos circunvoluções e lobos piriformes menores. Como citado anteriormente, um neocórtex lisencefálico costuma refletir espécies mais basais (Macrini *et al.*, 2007b). Em *Bradypus* é observado um neocórtex pouco convoluto, fato observado também por Ferreira *et al.* (2005) que dissecou o encéfalo de *Bradypus* e relatou poucas circunvoluções em formato de giro, apesar de mais largas e alongadas do que em felinos, por exemplo. Este pode ser um caráter retido ou significar que *Bradypus* é de fato uma espécie mais basal.

Características diversificadas, como a expansão encefálica, resultam de pressões adaptativas da seleção natural como consequências de fatores ambientais que agem aleatoriamente em variações de frequências de alelos de genes nas populações (Butler & Hodos, 2005). Essas pressões seletivas devem ter atuado no aumento de giros e sulcos encontrados no biomodelo de *Choloepus*. As pressões adaptativas provavelmente não se apresentaram de maneira intensa na formação do cerebelo. A proporção relativa do cerebelo quanto ao encéfalo é menor para a espécie de preguiça atual do que o observado para formas fósseis.

Maiores encéfalos possuem maiores áreas corticais, são mais convolutos e apresentam maior e mais numerosas interconexões e especializações diferenciais. Assim, infere-se que os taxons com encéfalos mais convolutos, neste caso *Choloepus*, seriam cognitivamente, perceptivamente e comportamentalmente mais complexos (Jerison, 1973; 1985; Welker, 1990).

### 5.3.6 Quociente de Encefalização (EQ)

O quociente de encefalização (EQ) nada mais é que a expressão do tamanho encefálico, e resume o quanto o encéfalo de uma espécie é maior ou menor do que o de outra (Jerison, 1973; Pough *et al.*, 2008). Os quocientes de encefalização calculados para os exemplares se encontram na tabela 5.

Segundo Jerison (1985) a encefalização é um fenômeno morfológico do crescimento do encéfalo além do esperado de acordo com o crescimento corpóreo, sendo que a evolução da encefalização torna-se basicamente a evolução do aumento da capacidade de processamento de informação. Análises de tamanho relativo são geralmente usadas para entender o grau de encefalização e evolução encefálica em diferentes grupos taxonômicos como medidas comparativas válidas (Finarelli & Flynn, 2007; Tambusso & Fariña, 2015b).

O EQ é basicamente uma tentativa de medir a inteligência dos animais. Entretanto existe uma dificuldade de expressar o que seria a inteligência e medi-la em termos evolutivos. Segundo Jerison (1985, 1990) adaptações surgem dentro do contexto dos ambientes nos quais as espécies são eficientes. A comparação se torna complexa, uma vez que as espécies nunca ocupam nichos idênticos para que possa ser feita de maneira padronizada.

O crescimento do cérebro de mamíferos ocorreu além do associado com o tamanho corporal, assim a encefalização foi conduzida pela expansão do neocortex e pode ser interpretada como sendo a ferramenta neuronal necessária para a análise mais elaborada do mundo externo (Jerison, 1990). Northcutt (2002) questionou de que maneira medir, de modo objetivo, complexidades de comportamento, uma vez que não se trata apenas de mensurar complexidade motora, mas incluir conceitos de cognição e consciência e a comparação de comportamento entre diferentes espécies. O autor alega que os conceitos de inteligência e quociente de encefalização vem sendo questionados devido à dificuldade em se estabelecer uma definição de inteligência. Também argumenta que o valor real do tamanho esperado para o encéfalo depende sempre da escolha do grupo como referência, uma vez que o tamanho cerebral esperado pode mudar conforme o nível taxonômico usado.

Outras limitações óbvias ao se realizar cálculos de quociente de encefalização também são citadas por Macrini *et al.* (2007a), como o fato de nem todos os autores concordarem com o que seria de fato o volume encefálico. Questiona-se se este também englobaria os bulbos olfatórios, cerebelo, medula oblongata ou nervos cranianos. Cabral (2015) usou o encéfalo como um todo, incluindo nervos cranianos para seu cálculo e usou o expoente de Jerison (1973), sendo que o próprio autor excluía os bulbos olfatórios da análise. Eisenberg & Wilson (1981), incluíram os bulbos olfatórios, assim como Macrini (2006), Macrini *et al.* (2007a, b) e Tambusso & Fariña (2015a,b) por exemplo. Rodrigues

(2011) também citou a questão ligada ao fato de que táxons próximos podem possuir valores próximos de EQ por simples reflexo da aproximação filogenética.

Outra dificuldade diante de números de EQ são os valores de massa corporal. Grande parte das vezes os valores do peso corpóreo não estão disponíveis, e segue-se a literatura. Também pode existir grande variação em valores obtidos da literatura no que diz respeito das espécies fósseis e isto pode alterar o valor final de encefalização. A variação é maior ainda para animais menores e podem alterar drasticamente valores de EQ finais.

Apesar de todas essas questões, a análise de quociente de encefalização ainda é o melhor modo de se entender as capacidades encefálicas dos táxons. O EQ é a representação comparativa, até o presente momento, mais adequada no que diz respeito à capacidade de processamento neuronal da informação na comparação com outras espécies, pois o aumento da encefalização para além do esperado relativo à massa corporal indica o aumento da capacidade do processamento neuronal (Jerison, 1973; 1985).

Nesta perspectiva, Tambusso & Fariña (2015a) trabalharam com uma regressão linear entre volume encefálico e massa corpórea de diversos animais e no final do estudo concluíram encontrar um melhor exponencial constante especificamente para Xenarthra. Usando tais constantes os autores puderam observar que o tamanho relativo do encéfalo em tatus e gliptodontes, incluindo †*Pampatherium humboldtii*, têm os menores valores dentre os Xenarthra, tanto em equações considerando todos os mamíferos, quanto à específicas para o grupo. Os autores demonstraram com isso que cingulados possuem tamanho encefálico similar.

O aumento em tamanho do cérebro implica em aumento do número de neurônios e suas interligações. Deste modo aumentam também o número de células disponíveis para o processamento da informação. O aumento da capacidade de processamento permite que o animal possa construir um mundo perceptivo mais complexo e ter melhores oportunidades para solução de problemas, tornando o comportamento mais complexo e adaptável (Jerison, 1990; Northcutt, 2002). Sol *et al.* (2005), em um estudo ecológico, relacionaram o tamanho encefálico de pássaros com a taxa de inovação e sobrevivência. Concluíram que grandes encéfalos se relacionam com as capacidades cognitivas e estas envolvem a capacidade de flexibilidade de comportamentos, adaptação e solução de problemas. Basicamente os autores argumentaram que tanto em pássaros quanto em primatas, as áreas neocorticais de processamento permitem soluções oportunas para novos problemas. Um ambiente desconhecido induziria ao reforço da parte cerebral que lida com incertezas; espécies de pássaros com cérebros maiores seriam capazes de evitar migrações e estariam aptas

a lidar com a instabilidade ambiental através de inovações e mecanismos capazes de lidar com tais mudanças.

As três abordagens para obtenção do quociente de encefalização neste estudo (Tabela 12) separam os grupos de maneira similar, apesar dos números se apresentarem bastante distintos. *Bradypus* sempre mostra um EQ menor que *Choloepus*, sendo que a diferença entre os dois gêneros é menor usando o exponencial para *Xenarthra* encontrado por Tambusso & Fariña (2015a), sendo 0,9 o maior em *Bradypus* contra 1,5 em *Choloepus*.

Se animais com EQs maiores forem mais adaptáveis, esses resultados são coerentes com o conhecimento prévio sobre a sociabilidade das duas espécies. Apesar de *Bradypus* formar grupos sociais, dividir comida, abrigo e mesmo cuidado parental, *Choloepus* demonstram presença de domínio maior, até mesmo em cativeiro, onde juvenis costumam demonstrar dominância entre os membros, assim como os machos para novos membros (Chiarello, 2008). Essa agressividade observada pode ser interpretada como resultante da pressão seletiva pela competição intraespecífica por recursos (Georgiev *et al.*, 2013).

Tambusso & Fariña (2015a) usando o exponencial geral para mamíferos concluíram que gliptodontes e preguiças terrícolas apresentavam quocientes de encefalização menores que a maioria dos mamíferos atuais, mesmo quando comparados outros *Xenarthra*. No entanto, os autores recalcularam os resultados com o expoente específico para xenartros e, neste caso, gliptodontes e tatus apresentaram valores menores no grupo. Os autores destacaram que apesar de ser esperado que espécies com grandes massas corporais tenham maiores EQs, os Cingulata apresentaram os menores valores, tanto nas formas atuais quanto nas formas extintas.

No presente estudo, além dos Folivora, também calculamos o quociente encefálico de representantes de Vermilingua e Cingulata. Os EQs dos tatus avaliados se mostraram menores que todos os folívoros fósseis. Dentre as formas atuais analisadas, somente *B. tridactylus* apresentou o quociente menor, não deixando de lembrar que esses valores podem estar alterados pelo fato do peso do animal ter sido obtido a partir da média da literatura. Diferente do observado no estudo de Tambusso & Fariña (2015a) é que, apesar de distintos, os diferentes grupos, relativos aos valores de EQ, se mantiveram os mesmos.

Dentre os exemplares fósseis, a preguiça †*Nothrotherium maquinense* demonstrou, nos três exponenciais utilizados, o maior quociente de encefalização, chegando a 2,4 no índice calculado pelo exponencial de Tambusso & Fariña (2015a). Eisenberg & Wilson (1981) verificaram estratégias demográficas em marsupiais didelfídeos com relação as suas capacidades encefálicas e concluíram que animais com o tamanho encefálico relativo maior, possuíam maior

tempo de vida e menores ninhadas, apresentando melhor capacidade de adaptação. Se partimos para uma inferência relativa ao comportamento, podemos apontar que provavelmente †*N. maquinense* seria um animal de comportamento mais complexo com maior capacidade adaptativa, uma vez que o seu encéfalo se apresentou maior que o esperado para sua massa corporal.

Os Folivora aqui observados demonstraram pouca variação entre quocientes de encefalização. Em comparação entre os grupos, usando o exponencial para Xenarthra de Fariña & Tambusso (2015a), foi observado que os atuais *Bradypus* apresentaram um EQ de menos de 1, assim como as formas fósseis *Glossotherium* e *Eremotherium*. Entretanto o gênero atual *Choloepus* apresentou o quociente acima de 1, como já mencionado, assim como para as preguiças extintas *Valgipes bucklandi*, um Mylodontidae, bem como *G. robustum*. Se avaliarmos pelo exponencial para xenartros é passível de conclusão que eram criaturas com o valor encefálico esperado para sua massa corporal (Jerison, 1991).

## **6 Conclusão**

A morfologia interna do crânio dos exemplares de Folivora foram descritos e comparados entre si. Existe uma diferença em ordens de tamanho como era esperado.

A análise de componentes principais através de comparações entre xenartros atuais e medidas obtidas na literatura demonstrou um caráter conservador na estrutura de covariâncias no que diz respeito as estruturas componentes do encéfalo. A disposição dos táxons no eixo principal o revelou como um eixo de tamanho, demonstrando uma tendência isométrica nas estruturas, o que evidencia que as medidas estão igualmente correlacionadas ao tamanho generalizado.

A segunda análise, apenas com os xenartros, e adicionalmente mais variáveis também revelou, como componente principal, o tamanho. Os outros dois principais componentes demonstraram eixo de variação relacionado a dimensões de bulbo olfatório e hipófise.

Os exemplares demonstraram também diferenças morfológicas que os incorporaram quanto aos grupos monofiléticos conhecidos.

O grupo sugerido pela hipótese filogenética de Gaudin (2004), Megatheria, que engloba †*Nothrotherium maquinense* e †*Eremotherium laurillardii* apresentam como diferença morfológica mais marcantes, em relação aos outros táxons, a expansão dos lobos temporais e piriformes, dando ao encéfalo, como um todo, uma conformação cardiforme.

Quanto às preguiças atuais, seu encéfalo apresenta conformação quadrangular. Entretanto os cerebelos dos dois grupos diferem quanto à morfologia, sendo que *Bradypus* mostra um cerebelo sem hemisférios demarcados, enquanto *Choloepus* não só mostra o contorno bem marcado de hemisférios, quanto mostra uma *vermis* cerebelar destacada. Assim como na filogenia proposta por Gaudin (2004) sugere-se que as similaridades entre a morfologia dos grupos atuais de Folivora tratam-se de um caso de convergência evolutiva

A diferença na morfologia de estruturas encefálicas específicas permitiu corroborar algumas inferências que já existiam na literatura.

O cerebelo foi uma das estruturas que mostrou grande variedade de proporções relativas e morfologia. Sendo que os exemplares que mais se destacaram quanto às proporções foram †*Valgipes*, †*Glossotherium* e †*Nothrotherium*.

Foi associado hábitos de escavação às preguiças milodontídeas, devido às maiores proporções relativas do cerebelo. Quanto à preguiça Nothrotheriidae foi relacionado ao hábito arborícola possível.

Os hemisférios em destaque do cerebelo em *Choloepus* foi associado ao conhecido hábito noturno do animal.

De todos os exemplares †*Glossotherium robustum* apresentou, além do tamanho em proporção relativa maior, a *vermis* cerebelar mais destacada, em crista, características que convergem para o que já se conhece sobre seus processos auditivos complexos. Corroborando assim a possibilidade de ouvir e produzir sons de baixas frequências, provavelmente para comunicação, apontada por Brago (2012).

Os bulbos olfatórios mostraram que os Folivora fósseis e atuais apresentavam proporções similares desta estrutura, o que levou a crer similaridades nas necessidades olfativas destes animais. Os milodontídeos se mostraram com as estruturas do bulbo olfatório morfologicamente distintas dos demais Folivora. Para †*V. bucklandi* se notou adicionalmente um distinto pedúnculo. Esta estrutura só foi notada anteriormente para †*Pampatherium humboldtii* e †gliptodontes, ambos cingulatas (Tambusso & Fariña, 2015b).

Os bulbos olfatórios nas preguiças atuais apresentaram as mesmas proporções, entretanto os lobos piriformes, que fazem parte do cérebro olfativo dos mamíferos, se mostraram maiores e mais destacados em *Choloepus*. A observação pode estar ligada as características comportamentais observadas para este gênero de noturnidade, dominância e sociabilização. Isto também possibilitou que a mesma observação quanto à estrutura permitisse inferir um comportamento social, uma vez que já foi relatado a possibilidade de comportamento gregário para milodontídeos.

Quanto às circonvoluções concluiu-se que o gênero *Choloepus* além de mais convoluto também apresentou o maior EQ entre as formas atuais, o que corrobora o conhecimento prévio, já citado, de um comportamento mais complexo, com demonstrações de territorialidade.

Em todos os exemplares foi notado uma fissura rinal mais baixa, destacando lobos piriformes, o que aponta uma característica mais derivada. Em †*N. maquinense*, apesar de não terem sido notadas muitas convoluções, o alto EQ aponta um volume encefálico maior para o esperado, o que quer dizer que possivelmente sulcos e giros não tenham ficado marcados no endocrânio.

De acordo com o grau de encefalização obtido, foi possível apontar que em termos de “inteligência biológica”, os animais atuais seriam os mais inteligentes de modo geral. Contudo, de maneira contraditória, †*Nothrotherium maquinense*, uma preguiça extinta, foi o animal que apresentou esse grau de inteligência biológica maior dentre todos os exemplares avaliados e possivelmente apresentava comportamento complexo.



## Referências

- Aguiar, J.M. & Fonseca, G.A.B. Conservation status of the Xenarthra. *In*: Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. (Eds.) **The Biology of Xenarthra**. University Press of Florida. 2008. 1-7 p.
- Amaral, R.V.; Carvalho, L.B.; Azevedo, S.A.K.; Maria, F.C.; Rodrigues, I. F. **Descrição da cavidade nasal, seios paranasais e seios timpânicos em *Gryposuchus* sp. (Crocodylia, Gavialidae), Mioceno Superior do Acre**. Boletim de Resumos do VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados–Rio de Janeiro. 2010.
- Azevedo, S. A. K. & Carvalho, L. B. O uso da tomografia computadorizada no estudo de vertebrados fósseis no Museu Nacional/UFRJ. *In*: Werner Jr., H. & Lopes, J. (Eds.). **Tecnologias 3D: paleontologia, arqueologia, fetologia**. 1 ed. Rio de Janeiro: Revinter. vol. 1. 2009. 1-32 p.
- Bang, B. G. **Functional anatomy of the olfactory system in 23 orders of birds**. Acta anatomica, 79, 1. 1971.
- Bargo, S. M. **The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet**. Acta Palaeontologica Polonica, vol. 46, 2. 2001. 173-192 p.
- Bargo, M. S. **Biomechanics and palaeobiology of the Xenarthra: the state of the art**. Senckenbergiana biologica. vol. 83, 1. 2003. 41-50 p.
- Bargo, M. S.; Vizcaíno, S. F.; Archuby, F. M.; Blanco, R. E. **Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra)**. Journal of Vertebrate Paleontology. vol. 20, 3. 2000. 601-610 p.
- Bargo, S. M.; Toledo, N.; Vizcaino, S. F. **Muzzle of South American Pleistocene Ground Sloths (Xenarthra, Tardigrada)**. Journal of Morphology, vol. 267. 2006. 248–263 p.
- Biegert, J. The evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for primate taxonomy. *In* SL Washburn (ed): **Classification and Human Evolution**. Chicago: Aldine. 1963. 116-145 p.
- Blanco, R. E.; Szerwonogora, A. **The gait of *Megatherium Cuvier, 1796* (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae)**. *In*: Fariña, R. A.; Vizcaíno, S. F.; Storch, G. (eds). Morphological Studies in Fossil and Extant Xenarthra. Senckenb biol. vol. 83. 2003. 61-68 p.
- Blanco, R. **Fossil evidence of frequency range of hearing independent of body size in South American Pleistocene ground sloths (Mammalia, Xenarthra)**. Comptes Rendus Palevol. 11. 2012. 549–554 p.
- Boffy, A. C. M.; Pinheiro, S. D.; Bergallo, H. G. Bicho Preguiça (*Bradypus variegatus*) do Parque Natural da Prainha, Rio de Janeiro, RJ. *In*: Pontes, J.A. L(ed). **Biodiversidade carioca: segredos revelados**. Rio de Janeiro: Technical Books. 2015. 361 p.
- Brochu, C. A. **A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex***. Journal of Vertebrate Paleontology. vol. 20, 1. 2000. 1-6 p.
- Buchholtz, E. A. ; Seyfarth, E. **The study of “Fossil Brains”: Tilly Edinger (1897–1967) and the beginnings of Paleoneurology**. Bioscience, 51(8). 2001. 674-682 p.
- Buchmann, F.S.; Frank, H.T.; Ferreira, V.; Carvalho, M.T.N.; Cruz, E.A.; Lemes, A.C.G. **Evidência de Vida Gregária em Mylodontidae (Mammalia, Xenarthra)**. *In*: Congresso Brasileiro de Paleontologia. Gramado, RS. Boletim de Resumos. 2013 a. 298 p.

- Buchmann, F.S.C.; Frank, H.T.; Ferreira, V.; Carvalho, M.T.N.; Cruz, E.A.; Rosario, G.V. **Novas Paleotocas Escavadas em Metadiamicrito (Minério de Ferro) em Minas Gerais, Brasil**. Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário. vol. 14. Natal, RN, Brasil. 2013b.
- Bush, E. C.; Allman, J. M. **The scaling of white matter to gray matter in cerebellum and neocortex**. Brain, Behavior and Evolution. vol. 61, 1. 2003. 1-5 p.
- Butler, A. B.; Hodos, W. **Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation**. 2 ed. 2005. 744 p.
- Cabral, U. G. (2015). **Descrição e análise de estruturas encefálicas em exemplares fósseis e recentes de *Conepatus semistriatus* (Carnivora: Mammalia) através de tomografia computadorizada**. Tese. Museu Nacional. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia). Rio de Janeiro. 127 p.
- Casinos, A. **Bipedalism and quadrupedalism in Megatherium: an attempt at biomechanical reconstruction**. Lethaia, 29. 1996. 87-96 p.
- Cartelle, C. **Preguiças terrícolas, estas desconhecidas**. Ciência Hoje, 27. 2000. 18 – 25 p.
- Cartelle, C. & De Iuliis, G. ***Eremotherium laurillardi*: the panamerican Late Pleistocene megatheriid sloth**. Journal of Vertebrate Paleontology. vol 15, 4. 1995. 830-841 p.
- Carvalho, L. B. **Análise de estruturas intracranianas em *Mariliasuchus amarali* (Crocodyliformes, Notosuchia) do Cretáceo brasileiro**. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional. 2007. 125 p.
- Chiarello, A. G. Sloth ecology. An overview of field studies. In: Vizcaíno, S. F.; Loughry, W. J. (eds). **The Biology of the Xenarthra**. The University of Florida Press. 2008. 269-280 p.
- Cobb, S. **The size of the olfactory bulb in 108 species of birds**. The Auk, 1960. 55-61 p.
- Cruz, E. A.; Lemes, A. C. G.; Buchmann, F. S.; Frank, H. T.; Carvalho, M. T. N.; Ferreira, V. **Novas Paleotocas em Minas Gerais, Brasil: Evidência de Vida Gregária em Milodontídeos (Preguiças-gigantes)**. Boletim De Resumos. Paleo SP. 2012.
- Dalgalarrondo, P. **A Evolução do Cérebro**. Artmed. 2011. 462 p.
- De Iuliis, G.; Brandoni, D.; Scillato-Yané, G.J. **New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): information on primitive features of megatheriines**. Journal of Vertebrate Paleontology. vol. 28, 1. 2008. 181-196 p.
- De Iuliis, G.; Gaudin, T. J.; Vicars, M. J. **A New Genus and Species of Nothrotheriid Sloth (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae) From the late Miocene (Huayquerian) of Peru**. Palaeontology. vol. 54,1. 2011. 171–205 p.
- Delsuc, F., Catzeflis, F. M., Stanhope, M. J., & Douzery, E. J. **The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua***. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. vol. 268, 1476. 2001. 1605–1615 p.
- Desluc, F.; Douzery, E. J. P. Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. In: Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. (Eds.) **The Biology of Xenarthra**. University Press of Florida, 2008. 1-7 p.

- Delsuc, F.; Vizcaíno, S.F.; Douzery, E. J. P. **Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans.** BMC Evolutionary Biology. vol. 4, 11. 2004.
- Dozo, M. T.; Martinez, G. **First Digital Cranial Endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): Implications for Endemic South American Ungulates Brain Evolution.** J.Mammal Evol. 2015.
- Edinger, T. **The pituitary body in giant animals fossil and living: a survey and a suggestion.** Quarterly Review of Biology. vol. 17. 1942. 31–45 p.
- Eisenberg, J. F.; Wilson, D. E. **Relative Brain Size and Demographic Strategies in Didelphid Marsupials.** The American Naturalist. vol. 118, 1. 1981. 1-15 p.
- Eisenberg, J. F.; Redford, K. H. **Mammals of the neotropics: the central neotropics (Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil).** Chicago: University of Chicago Press. 2000. 624p.
- Emmons, Louise H. **Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide.** The University of Chicago Press. Chicago and London. 1990. 281 p.
- Fariña, R. A.; Blanco, R. E. **Megatherium, the stabber.** Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 263(1377). 1996. 1725-1729 p.
- Ferreira, J. R.; Oliveira, V. L.; Oliveira, K. M.; Oliveira, M. A. **Contribuições ao estudo da anatomia macroscópica do encéfalo do *Bradypus torquatus* (Linnaeus, 1758) e *Bradypus variegatus* (Schins, 1825).** Brazilian Journal of Veterinary. Research and Animal Science. vol. 42, 6. 2005.
- Finarelli, J.A. ; Flynn, J. J. **The evolution of encephalization in caniform carnivorans.** Evolution, 61. 2007. 1758-1772 p.
- Fonseca, G. A. B.; Herrmann, G.; Leite, Y. L. R.; Mittermeier, R. A.; Rylands, A. B. ; Patton, J. L. **Lista anotada dos mamíferos do Brasil.** Occasional Papers in Conservation Biology. 1996. 4: 1-38 p.
- Forasiepi, A.; Martinelli, A.; Blanco, J. **Bestiário Fósil – Mamíferos del pleistoceno de la argentina.** 1º ed. Buenos Aires: Albatros. 2007. 192 p.
- France, C. A.; Zelanko, P. M.; Kaufman, A. J.; Holtz, T. R. **Carbon and nitrogen isotopic analysis of Pleistocene mammals from the Saltville Quarry (Virginia, USA): Implications for trophic relationships.** Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 249(3), 2007. 271-282 p.
- Frank, H. T.; Caron, F.; Lima, L. G.; Fornari, M.; Buchmann, F. **Uma caverna formada por processos biofísicos e geológicos: a paleoteca do arroio da Bica (Nova Hartz, Rio Grande do Sul, Brasil).** Simpósio Sul-Brasileiro de Espeleologia. 2010. 22-25 p.
- Gardner, A.L. Order Pilosa. In: Wilson DE, Reeder DM (eds) **Mammal species of the world.** Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2005. 100–103 p.
- Gaudin, T. J. **The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra).** Journal of Vertebrate Paleontology. vol. 15,3. 1995. 672-705 p.
- Gaudin, T. J. **The morphology of xenarthrous vertebrae. (Mammalia: Xenarthra).** Fieldiana (Geology). vol. 41. 1999. 1-38 p.
- Gaudin, T. J. **Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): The craniodental evidence.** Zoological journal of the Linnean Society 140. 2004. 255-305 p.

- Gaudin, T.J.; Croft, D. A. **Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals.** *Journal of Mammalogy*, special feature. vol. 96, 4. 2015. 622-634 p.
- Gaudin, T.J.; McDonald, H. G. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. *In: Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. (Ed.) The Biology of Xenarthra.* University Press of Florida. 2008. 24–36 p.
- Georgiev, A. V.; Klimczuk, A. C. E.; Traficante, D. M.; Maestripieri, D. **When Violence Pays: A Cost-Benefit Analysis of Aggressive Behavior in Animals and Humans.** *Evol Psychol.* 11(3). 2013. 678–699 p.
- Getty, R. **Anatomia dos animais domésticos de Sisson & Grossman.** 5ª.ed. Rio de Janeiro: Interamericana, 1981. 2000p
- Gilmore, D.P. ; Da Costa, C. P.; Duarte, D. P. F. **Sloth biology: an update on their physiological ecology, behaviour and role as vectors of arthropods and arboviruses.** *Brazilian Journal of Medical Biological Research.* vol 34, 1. 2001. 9–25 p.
- Gilmore, D.; Duarte, D. F.; Costa, C. P. The Physiology of two-and-three-toed sloth. *In: Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. (Ed.) The Biology of Xenarthra.* University Press of Florida. 2008. 39-55 p.
- Gittleman, J. L. **Carnivore olfactory bulb size: allometry, phylogeny and ecology.** *Journal of Zoology*, 225(2). 1991. 253-272 p.
- Glass, Bryan P. History of classification and nomenclature in Xenarthra (Edentata). **The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas.** 1985. 51-64 p.
- Greenwood, A. D.; Castresana, J.; Feldmaier-Fuchs, G.; Pääbo, S. **A molecular phylogeny of two extinct sloths.** *Molecular Phylogenetics, Evolution.* vol. 18. 2001. 94–103 p.
- Healy, S.; Guilford, T. **Olfactory-bulb size and nocturnality in birds.** *Evolution.* 1990. 339-346 p.
- Henson, O. W., Jr. The ear and audition. *In W. A. Wimsatt (Ed.) Biology of bats.* vol. 2. New York: Academic Press. 1970. 181-263 p.
- Herculano-Houzel, S.; Collins, C. E.; Wong, P., Kaas, J. H.; Lent, R. **The basic nonuniformity of the cerebral cortex.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(34). 2008. 12593-12598 p.
- Herculano-Houzel, S. **Not all brains are made the same: new views on brain scaling in evolution.** *Brain, behavior and evolution*, 78(1). 2011. 22-36 p.
- Hildebrand, M.; Goslow, G. **Análise da estrutura dos vertebrados.** Atheneu. São Paulo. 2006. 637p.
- Iwaniuk, A. N.; Hurd, P. L.; Wylie, D. R. W. **The Comparative Morphology of the Cerebellum in Caprimuliform Birds: Evolutionary and Functional Implications.** *Brain Behav Evol.* vol. 67. 2006. 53-68 p.
- Jerison, H. J. **Evolution of the Brain and Intelligence.** Academic Press. 1973. 482 p.
- Jerison, H. J. **Paleoneurology and the Evolution of Mind.** *Scientific American*, v. 234,1. 1976. 90-101 p.
- Jerison, H. J. Allometry, brain size, cortical surface, and convolutedness. *In. Armstrong. E.; Falk, D. Primate brain evolution: methods and concepts.* New York: Plenum, 1982. 77-84 p.

- Jerison, H. J. The evolution of the mammalian brain as an information processing system. *In.*: Eisenberg, J. P.; Kleiman, D. G. **Advances in the study of mammalian behavior**. American Society of Mammal, 1983. 113-146 p.
- Jerison, H. J. **Animal intelligence as encephalization**. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B308. 1985. 21-35 p.
- Jerison, H. J. **Brain size ante the evolution of mind. The 59th James Arthur Lecture on the Evolution of the Human Brain, no 59, 1989**. New York, American Museum of Natural History. 1991.
- Kamada, T.; Jen, P. H. **Auditory response properties and directional sensitivity of cerebellar neurons of the echolocating bat, *Eptesicus fuscus***. Brain Res. 1990. 528: 123–129 p.
- Lyras, G. A. **The evolution of the brain in Canidae (Mammalia: Carnivora)**. Scripta Geologica, 139. 2009. 1-93 p.
- Lyras, G. A. ; Van Der Geer, A.E.A. **External Brain Anatomy in Caninae**. Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society. 138. 2003. 505–522 p.
- Maria, F. C.; Azevedo, S. A. K.; Carvalho, L. B.; Henriques, D. D. R.; Amaral, R. V.; Rodrigues, I. **Descrição da Cavidade Nasal, Seios Paranasais e Seios Timpânicos em *Mariliasuchus amarali* (Crocodyliformes, Notosuchia) do Neocretáceo Brasileiro**. Boletim de Resumos do VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados– Rio de Janeiro. 2010
- MacPhee, R. D. E.; White, J. L.; Woods, C. A. **New Megalonychid Sloths (Phyllophaga, Xenarthra) from the Quaternary of Hispaniola**. *American Museum Novitates*. 2000. 3303, 1-32 p.
- Macrini, T. E.; Rowe, T.; Archer, M. **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. vol. 267, 1000. 2006. 1015 p.
- Macrini, T.E., De Muizon, C., Cifelli, R.L.; Rowe, T. **Digital cranial endocast of *Pucadelphys andinus*, a Paleocene metatherian**. Journal of Vertebrate Paleontology. vol. 27. 2007a. 99-107 p.
- Macrini, T. E.; Rougier, G. W.; Rowe, T. **Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiformes) and its relevance to the evolution of endocranial characters in therians**. The Anatomical record. vol. 290, 7. 2007b. 875 p.
- Macrini, T. E., Rowe, T.; Vandeberg, J. L. **Cranial endocasts from a growth series of *Monodelphis domestica* (Didelphidae, Marsupialia): a study of individual and ontogenetic variation**. Journal of Morphology. vol. 268. 2007c. 844–865 p.
- McAfee, R. K. **Reassessment of the cranial characters of *Glossotherium* and *Paramylodon* (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae)**. Zoological Journal of the Linnean Society 155 (4). 2009. 885-903 p.
- McDonald, H. G. **Evolution of the Pedolateral Foot in Ground Sloths: Patterns of Change in the Astragalus**. Journal of Mammalian Evolution. vol 19, 3. 2012. 209-215 p.
- McDonald, H. G.; De Iuliis, G. Fossil History of Sloths. *In.*: Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. (Ed.) **The Biology of Xenarthra**. University Press of Florida. 2008. 39-55 p.
- McDonough, C. M.; Loughry, W. J. Behavioral ecology of armadillos. *In.*: Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. (Eds.) **The Biology of Xenarthra**. University Press of Florida, 2008. 1-7 p.

- McKenna, M. C. & Bell, S. K. **Classification of mammals above the species level**. New York: Columbia University Press. 1997. 631 p.
- Meritt, D. A. Jr. The Two-toed Hoffman's sloth, *Choloepus hoffmanni* Peters. In: Montgomery, G.G. (ed). **The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas**. Washington and London: Smithsonian Institute Press. 1985. 333-341 p.
- Monteiro, L.R.; Reis, S.F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Holos Editora Ltda. Ribeirão Preto. 1999. 188 p.
- Morgan, G.S. **The Great American Biotic Interchange in Florida**. **Bulletin of the Florida Museum of Natural History**. vol. 45. 2005. 271–311 p.
- Naples, V. L. **The feeding mechanism in the Pleistocene ground sloth *Glossotherium***. Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County. n.115. 1989. 1-23 p.
- Northcutt, R.G. **Understanding vertebrate brain evolution**. *Integr Comp Biol*. vol. 42. 2002. 743–756 p.
- Nowak, R. J. **Walker's Mammals of the World**. The John's Hopkins University Press. 5 ed. v 1. 1991. 599 p.
- Orliac MJ, Argot C, Gilissen E Digital **Cranial Endocast of *Hyopsodus* (Mammalia, "Condylarthra")**: A Case of Paleogene Terrestrial Echolocation? *PLoS ONE* . vol 7, 2. 2012
- Patterson, B.; Pascual, R. **The fossil mammal fauna of South America**. *Quarterly Review of Biology*. 1968. 409-451 p.
- Paula-Couto, C. **Paleontologia Brasileira: Mamíferos**. Rio de Janeiro: Instituto Nacional do Livro. 1953. 513 p.
- Paula Couto, C. **Megatérios intertropicais do Pleistoceno**. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 26 (3,4). 1954. 447-463.
- Paula Couto, C. **Tratado de Paleomastozoologia**. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 1979. 590 p.
- Pitana, V. G. **Estudo do gênero *Glossotherium* Owen, 1840 (*Xenarthra*, *Tardigrada*, *Mylodontidae*). Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 2011. 183 p.
- Pough, F. H., Janis, C. N., Heiser, J.B. **A Vida dos Vertebrados**. 4.ed. São Paulo. 2008. 699 p.
- Pujos, F.; De Iuliis, G. Argot, C.; Wederlin, L. **A peculiar climbing *Megalonychidae* from the Pleistocene of Peru and its implications for sloth history**. *Zool J Linn Soc*. 149. 2007. 179-235 p.
- 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.*. vol. 19. 2012. 159-169 p.
- Reis, N. R., A. L. Peracchi, W. A. Pedro & I. P. Lima. **Mamíferos do Brasil**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 2006. 437 p.
- Rodrigues, P. G. **Reconstituições digitais do encéfalo e da orelha interna de *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte et al., 2003, e considerações sobre a evolução neurológica e sensorial na**

**transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos.** Tese de doutorado -Programa de Pós-Graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2011. 217 p.

Rogers, S. W. **Reconstructing the behaviors of extinct species: An excursion into comparative paleoneurology.** American Journal of Medical Genetics, 134A(4). 2005. 349 – 356 p.

Romer, A. S.; Parsons, T. S. **Anatomia Comparada dos Vertebrados.** Atheneu. São Paulo. 1985. 559 p.

Ruchkys, Ú. A.; de Souza Bittencourt, J.; de Carvalho, F. S. **A paleotoca da Serra do Gandarela e seu potencial como geossítio do Geoparque Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais.** Caderno de Geografia. vol. 24, 42. 2014. 249 p.

Ruez, D. R. Jr. **Diet of Pleistocene *Paramylodon Harlani* (Xenarthra: Mylodontidae): Review of Methods and preliminary use of carbon isotopes.** The Texas Journal of Science. 2005.

Silcox, M. T.; Dalmy, C. K.; Bloch, J. I. **Virtual endocast of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae, Primates) and brain evolution in early primates.** Proceedings of the National Academy of Sciences, 106. 2009. 10987-10992 p.

Silcox, M. T.; Benham, A. E.; Bloch, J. I. **Endocasts of *Microsyops* (Microsyopidae, Primates) and the evolution of the brain in primitive primates.** Journal of Human Evolution. vol. 58. 2010. 505-521 p.

Sol, L. M. Duncan; D. Blackburn, T. M.; Cassey, P. Lefrebeve, L. **Big brains do matter in new environments.** Proc. Natl. Acad. Sci. USA 102, 5460–5465. Brain Behav. Evol. 63.. 2005. 107–124 p.

Sultan, F. **Why some bird brains are larger than others.** Current Biology, 15. 2005,

Sultan, F.; Glickstein, M. **The cerebellum: Comparative and animal studies.** The Cerebellum, vol. 6, 3. 2007. 168 p.

Tambusso, P. S.; Fariña, R. A. **Digital cranial endocast of *Pseudoplohophorus absolutus* (Xenarthra, Cingulata) and its systematic and evolutionary implications.** Journal of Vertebrate Paleontology. vol 35, 5. 2015a.

Tambusso, S. P.; Fariña, R. A. **Digital endocranial cast of *Pampatherium humboldtii* (Xenarthra, Cingulata) from the Late Pleistocene of Uruguay.** Swiss Journal of Palaeontology. vol. 134, 1. 2015b. 109-116 p.

Webb, D. **Ecogeography and the Great American Interchange.** Paleobiology, vol. 17, 3. 1991. 266-280 p.

Welker, W. Why does cerebral cortex fissure and fold?. *In: Cerebral cortex.* Springer US. 1990. 3-136 p.

Wetzel, R. The identification and distribution of recent Xenarthra (= Edentata). *In: Montgomery, G. G. (Ed.). The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas.* Smithsonian Institution Press, Washington and London. 1985. 5-21 p.

White, J. L. **Indicators of locomotor habits in xenarthrans: evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths.** J. Vertebr Paleontol. 13. 1993. 230-242 p.

Wilson, D. E.; D. M. Reeder. (eds.). **Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference.** v1 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1993. 2.142 p.

Witmer, L. M. The phylogenetic history of paranasal air sinuses. *In*: Koppe T, Nagai H, Alt KW, editors. **The paranasal sinuses of higher primates: development, function and evolution**. Chicago: Quintessence. 1999. 21–34 p.

Witmer, L.M.; Ridgely, R.C. **The Paranasal Air Sinuses of Predatory and Armored Dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their Contribution to Cephalic Structure**. *The Anatomical Record*. vol. 291, 11. 2008. 1362-1388 p.

Viana, M.S.S.; Silva, J.L.L.; Oliveira, P.V.; Julião, M.S.S. **Hábitos alimentares em herbívoros da megafauna pleistocênica no nordeste do Brasil**. *Estudos Geológicos*. vol. 21, 2. 2011. 89-95 p.

Vizcaíno, S. F.; Zárate M.; Bargo, M. S. **Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders**. *Acta Palaeontol Pol*. 46. 2001. 289-301 p.

Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. *Xenarthra Biology: Past, Present, and Future*. *In*: Vizcaíno, S. F. Loughry, W. J. (Eds.) **The Biology of Xenarthra**. University Press of Florida, 2008. 1-7 p.