



**RIDUNAJ**  
Repositorio Institucional  
Digital UNAJ



Tesis de Posgrado

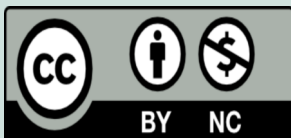
Folino, Micaela

# Diversificación del tamaño y la forma del cerebro en cérvidos (Mammalia: Cervidae) y camélidos (Mammalia: Camelidae) sudamericanos actuales

2025

*Universidad Nacional Arturo Jauretche*

*Carrera: Maestría en Neurociencias*



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons.

Atribución – No comercial 4.0

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

Documento descargado de RID - UNAJ Repositorio Institucional Digital de la Universidad Nacional Arturo Jauretche

Cita recomendada:

Folino, M. (2025). *Diversificación del tamaño y la forma del cerebro en cérvidos (Mammalia: Cervidae) y camélidos (Mammalia: Camelidae) sudamericanos actuales* [Tesis de maestría, Universidad Nacional Arturo Jauretche]. <https://rid.unaj.edu.ar/handle/123456789/3540>

Este documento es resultado del financiamiento otorgado por el Estado Nacional, por lo tanto, queda sujeto al cumplimiento de la Ley N° 26.899.

CARRERA DE MAESTRÍA EN NEUROCIENCIAS

**Diversificación del tamaño y la forma del cerebro en cérvidos  
(Mammalia: Cervidae) y camélidos (Mammalia: Camelidae)  
sudamericanos actuales**

por

Licenciada en Biología con orientación Zoología

Micaela Folino.

Tesis para optar por el Título de

Magíster en Neurociencias

de la

Universidad Nacional Arturo Jauretche (UNAJ)



Mayo de 2025

Directora: Dra. Paula Natalia González.

Co - director: Dr. Sergio Ivan Perez.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	Pág. 3
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	Pág. 4
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	Pág.5
<b>2. ANTECEDENTES</b>	
-ORDEN CETARTIODACTYLA: FAMILIAS CERVIDAE Y CAMELIDAE.....	Pág. 8
-DIVERSIFICACIÓN DE LA MORFOLOGÍA CEREBRAL EN EL ORDEN CETARTIODACTYLA.....	Pág.10
-TAMAÑO CEREBRAL Y ENCEFALIZACIÓN.....	Pág. 12
-NEUROANATOMÍA VIRTUAL.....	Pág. 14
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	
-COMPOSICIÓN DE LA MUESTRA.....	Pág. 17
-OBTENCIÓN DE TOMOGRAFÍAS COMPUTADAS CRANEALES.....	Pág. 18
-OBTENCIÓN DE ENDOCRÁNEOS.....	Pág. 18
-NOMENCLATURA ANATÓMICA DE LOS ENDOCRÁNEOS.....	Pág. 19
-DIGITALIZACIÓN DE PUNTOS DE REFERENCIA SOBRE LOS ENDOCRÁNEOS.- .....	Pág. 21
-ANÁLISIS MORFOMÉTRICO.....	Pág. 24
<b>4. RESULTADOS</b>	
-RECONSTRUCCIONES VIRTUALES DE LOS ENDOCRÁNEOS.....	Pág. 26
-VARIACIÓN DE LA FORMA CEREBRAL.....	Pág. 27
-RELACIÓN TAMAÑO Y FORMA CEREBRAL.....	Pág. 33
-TAMAÑO RELATIVO DEL CEREBRO.....	Pág. 37
<b>5. DISCUSIÓN</b> .....	Pág. 40
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	Pág. 45

## RESUMEN

En esta contribución se lleva a cabo el estudio de la forma y el tamaño del cerebro en especímenes sudamericanos actuales de las familias Cervidae y Camelidae del Orden Cetartiodactyla a partir de reconstrucciones virtuales 3D del endocráneo. Con este fin, se realizaron diez tomografías computadas mediante las cuales se reconstruyeron un total de 12 endocráneos virtuales a través de procesos de segmentación automática y manual. Una vez obtenidos los endocráneos virtuales se realizaron análisis de Morfometría Geométrica; colocándose *landmarks* y *semilandmarks* de superficie y contorno para posteriormente describir la variación de la forma con Análisis de Componentes Principales, y la relación tamaño-forma cerebral utilizando análisis de regresión. Por último, se evaluó el tamaño relativo del cerebro mediante el Coeficiente de Encefalización (EQ) para ungulados sudamericanos usando una fórmula obtenida a partir de los especímenes muestreados. Esta tesis aporta por primera vez reconstrucciones virtuales 3D del endocráneo de camélidos y de dos especies de cérvidos sudamericanos actuales. Los resultados obtenidos muestran que dentro de los cérvidos se diferencia la forma del endocráneo de *Hippocamelus bisulcus* y dentro de los camélidos se diferencian los géneros *Lama* y *Vicugna*. Evidenciamos para los cérvidos que el cambio de forma es el resultado principal de los cambios en tamaño, no así para los camélidos. Por último, el cálculo del EQ para ungulados sudamericanos arrojó valores concordantes con los obtenidos con la fórmula de EQ estimada a partir de artiodáctilos no cetáceos; esto permitió avalar las hipótesis propuestas por otros autores para estas dos familias y también discutir qué factores podrían explicar la variación de las especies australes de cérvidos respecto al resto de las especies muestreadas.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi mamá Andrea, Néstor y Fran. A mi abuela Mary. A mi gran compañero Pipo; quienes incansablemente me alentaron a realizar esta tesis.

A mis directores Paula e Ivan por el tiempo y la atención dedicada para la realización de esta tesis. A los docentes de la Maestría en Neurociencias de la UNAJ.

Al Dr. Diego Verzi, y la Dra. Itatí Olivares de la División Zoología Vertebrados, Sección Mastozoología del Museo de La Plata por facilitar los cráneos de los especímenes del MLP para ser tomografiados.

Al personal del servicio de imágenes del Hospital de alta complejidad en red El Cruce, Dr. Néstor Kirchner, que junto con la Dra. González realizaron las tomografías computadas de los especímenes del MLP.

Al ENyS-CONICET (Estudios en Neurociencias y Sistemas Complejos) por recibirme y brindar equipamiento para la realización de las reconstrucciones 3D.

A la Dra. Emanuelle Fontoura por cederme amablemente algunas de las reconstrucciones 3D de los cerebros de cérvidos.

A la Dra. Jessica Maisano (Repositorio Público MorphoSource) por permitirme acceder a las tomografías computadas de dos especímenes cuyos cerebros se reconstruyeron en esta tesis.

Al Dr. Jacob Mougoust por amablemente responder mi consulta sobre la ubicación de algunos *landmarks*.

## 1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la diversificación morfológica del cerebro en los mamíferos se ha centrado en la variación en el tamaño de esta estructura, el grado de girificación y patrón de surcos de la corteza cerebral y, en menor medida, en la forma externa general que captura el desarrollo relativo de las distintas regiones corticales (Burger et al., 2019; Smaers et al., 2021; Orliac et al., 2023). Estas propiedades han sido ampliamente analizadas en algunos clados actuales, como los primates (ej., Aristide et al., 2016; Bruner, 2018; Ogihara et al., 2018), en tanto otros grupos presentan menos estudios. Entre estos se destacan los cérvidos (Mammalia: Cervidae) y camélidos (Mammalia: Camelidae) sudamericanos actuales, que integran el orden Cetartiodactyla. Este constituye uno de los órdenes con mayor diversidad familiar, genérica y específica dentro de los mamíferos (Burgin et al., 2018; Cassini et al., 2016). En algunos grupos de artiodáctilos como suidos, camélidos y rumiantes, se ha producido además un aumento en la diversidad, tanto en el número de taxa como en la morfología de algunas estructuras, como resultado de procesos de domesticación (Kruska, 1988; Minervini et al., 2016; Balcarcel et al., 2021; Orliac et al., 2023).

La gran diversidad dentro de los artiodáctilos se evidencia, entre otros aspectos, en el patrón morfológico cerebral. Los representantes actuales exhiben un neocórtex desarrollado que constituye la mayor parte de la superficie cerebral, con un patrón de surcos característico (Orliac et al., 2023). La morfología cerebral externa de los artiodáctilos actuales ha sido estudiada principalmente a partir de cerebros frescos y moldes físicos del endocráneo (Garrod, 1880; Breathnach, 1955; Repérant, 1970; Palombo et al., 2008; Minervini et al., 2016; Triarhou, 2017; Saraiva, 2017), mientras que la mayor parte de la información disponible para artiodáctilos fósiles proviene de endocráneos naturales o moldes (Palombo et al., 2008; Orliac et al., 2023). Solo algunos trabajos han realizado reconstrucciones endocraneales virtuales (Orliac y Gilissen, 2012; Marino et al., 2003; Saikali et al., 2010; Thiery y Ducrocq, 2015; Fontoura et al., 2020).

La disponibilidad de tomografías computadas y programas de modelado 3D ha permitido estudiar las cavidades internas del cráneo de forma no invasiva y no destructiva, a partir de reconstrucciones anatómicas (Dumoncel et al., 2021; Dozo, 2009). En este contexto, el desarrollo de herramientas virtuales ha revolucionado el estudio de la morfología endocraneal constituyendo un gran avance para las neurociencias (Neubauer, 2014) y la paleoneurología, en

particular (Orliac y Gilissen, 2012; Dozo y Martínez, 2015; Forasiepi et al., 2016; Bertrand y Silcox, 2016). Se destaca que las reconstrucciones virtuales de los endocráneos permiten realizar estudios de morfometría geométrica, técnica que ha sido ampliamente utilizada para cuantificar la variación en forma en primates, incluyendo al género *Homo* y sus ancestros (Aristide et al., 2016; Bruner, 2018; Ogihara et al., 2018), roedores (Barbeito-Andrés et al., 2016; Bertrand et al., 2019; Fernández Villoldo et al., 2023), y carnívoros prociónidos (Ahrens, 2014), entre otros. El interés por estas técnicas radica en su utilidad para analizar cambios sutiles en la forma de estructuras con escasos puntos anatómicos como los endocráneos, así como para evaluar el efecto de diferentes factores sobre la variación en forma (Gunz y Mitteroecker, 2013; Klingenberg, 2016). Sin embargo, la aplicación de técnicas morfométricas para estudiar la variación en el neurocráneo de artiodáctilos se limita a estudios sobre la especie *Equus caballus* (Danilo et al., 2015) y representantes de la familia Cervidae (Fontoura et al., 2020).

Uno de los temas que más se ha estudiado en este marco es en qué medida la diversificación evolutiva de estructuras como el cerebro se relacionan con los cambios en tamaño, o cambios alométricos (Burger et al., 2019; Smaers et al., 2021). Históricamente el estudio del tamaño relativo del cerebro se asoció al tamaño corporal, definiendo la relación entre ambas variables como el grado de encefalización. La encefalización se ha determinado mediante el coeficiente de encefalización (EQ) el cual permite evaluar si el aumento del tamaño relativo del cerebro es mayor a lo esperado a partir de la relación alométrica cerebro-cuerpo para un conjunto de organismos (Jerison, 1973; Eisenberg, 1981). El EQ es una de las medidas más usadas en biología comparada y ha sido calculada para la clase mamíferos, para algunos órdenes específicos de mamíferos y recientemente para los artiodáctilos cetáceos y no cetáceos (Jerison, 1973; Eisenberg, 1981; Orliac et al., 2023). En este contexto, son numerosos los estudios que han calculado los EQ para los artiodáctilos utilizando parámetros a partir de una muestra de mamíferos (Radinsky, 1978, Fontoura et al., 2020). Recientemente, se ha mostrado que la alometría del tamaño cerebral varía entre clados (López-Torres et al., 2024), por lo que contar con un EQ para los artiodáctilos sudamericanos permitirá enmarcar futuras investigaciones en un marco taxonómico más estrecho.

Debido a la gran diversificación de los artiodáctilos y a la falta de estudio sobre los mismos, resulta crucial contar con una base de datos amplia de moldes endocraneales virtuales que capturen la variación de los clados. La disponibilidad de esta base en repositorios públicos

o a través de las instituciones que alojan los especímenes permitirá profundizar el análisis comparativo sobre la forma cerebral, incluyendo tanto especies actuales como extintas, discutir reconstrucciones filogenéticas y paleoecológicas, y finalmente completar el cuadro de la historia evolutiva del orden. En particular, esta tesis tiene como objetivo describir la forma cerebral en las familias Cervidae y Camelidae, los dos clados principales de artiodáctilos de Sudamérica, mediante reconstrucciones virtuales 3D de los endocráneos; y comparar la forma cerebral de los especímenes estudiados dentro de cada familia. Asimismo, se evalúa para cada familia de qué manera el tamaño cerebral influye sobre la forma cerebral y el grado de encefalización a partir de coeficientes de encefalización (EQ) calculados para los artiodáctilos sudamericanos.

#### OBJETIVO GENERAL

Estudiar la variación en el tamaño y la forma cerebral en cérvidos y camélidos sudamericanos actuales a partir de reconstrucciones virtuales 3D del endocráneo.

#### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir y comparar la forma del endocráneo mediante la aplicación de técnicas de la morfometría geométrica en 3D.
- Evaluar el efecto del tamaño cerebral sobre la forma cerebral en los dos clados estudiados.
- Analizar la variación en el tamaño cerebral relativo y el grado de encefalización (EQ) en cérvidos y camélidos sudamericanos.

## 2. ANTECEDENTES

### ORDEN CETARTIODACTYLA: FAMILIAS CERVIDAE Y CAMELIDAE

Se denomina vulgarmente ungulados a los mamíferos cuyas falanges ungueales están cubiertas por pezuñas. Actualmente los ungulados constituyen un clado parafilético, ya que los Paenungulata se ubican dentro del superorden Afrotheria, mientras que los Perissodactyla y Cetartiodactyla se encuentran dentro del superorden Laurasiatheria (Springer et al., 2004). La presencia del orden Cetartiodactyla en el registro fósil data del Eoceno Temprano (55,8 MA) con un origen holártico (Rose, 1996; Orliac et al., 2023). Diversas especies del orden participaron del gran intercambio biótico americano (GABI) entre América del Sur y del Norte durante el Plioceno tardío/temprano hace 2,5 MA. Históricamente Cetacea y Artiodactyla fueron considerados órdenes separados (Wilson y Reeder, 2005), pero caracteres moleculares y morfológicos identificaron a los hipopótamos y cetáceos como grupos hermanos. Montgelard et al. (1997) propusieron el orden Cetartiodactyla constituido por los antiguos Artiodactyla y los Cetacea (Fig. 1). Además de compartir caracteres moleculares, este orden comparte caracteres morfológicos como un astrágalo con superficie articular en forma de doble polea. Las familias del orden se agrupan dentro de cuatro clados: Tylopoda (Camelidae), Suoidea (Suidae, Tayassuidae), Ruminantia (Antilocapridae, Giraffidae, Cervidae, Bovidae, Moschidae y Tragulidae) y Whippomorpha/Cetancodonta (Hippopotamidae y Cetacea) (Hassanin et al., 2012; Montero y Autino, 2018; Orliac et al., 2023). Estudios moleculares revelan a los clados Whippomorpha/Cetancodonta y Ruminantia como grupos hermanos constituyendo el clado Cetruminantia (Hassanin et al., 2012). Mientras que Tylopoda sería el primer artiodáctilo moderno en diferenciarse seguido de Suoidea (Orliac et al., 2023). En la actualidad es uno de los órdenes más diversos de mamíferos, con 332 especies actuales agrupadas en 132 géneros (Hassanin et al., 2012; Burgin et al., 2018).

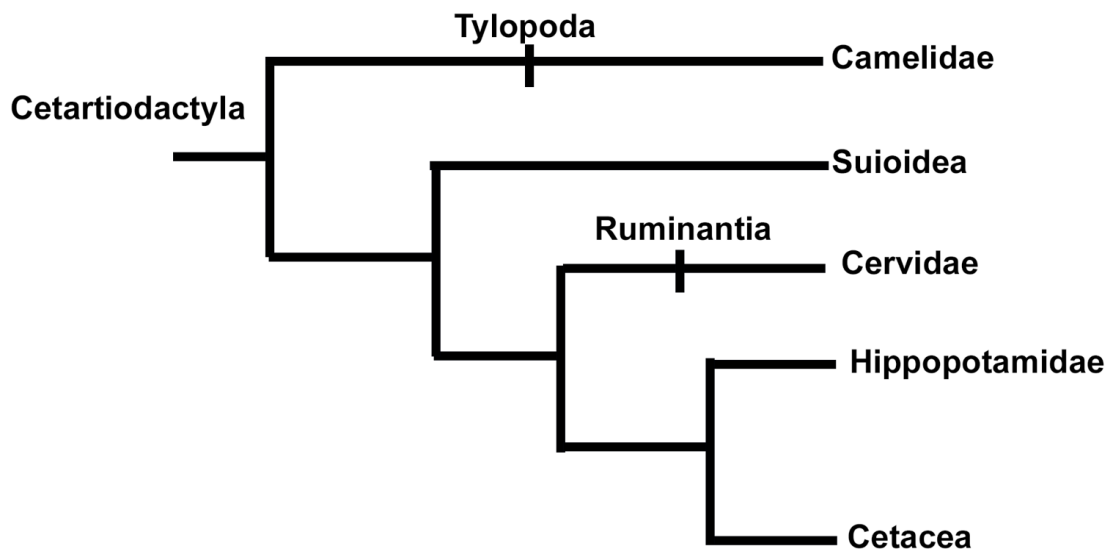


Figura 1. Filogenia de Cetartiodactyla basada en Hassanin et al., 2012; Montero y Autino, 2018; Orliac et al., 2023.

La familia Cervidae actualmente se clasifica en dos subfamilias, Capreolinae y Cervinae, sustentadas en rasgos morfológicos y evidencia molecular (Heckeberg, 2020). La subfamilia Cervinae, que incluye formas europeas y asiáticas, presenta dos tribus Cervini y Muntiacini. Mientras que los cérvidos sudamericanos se encuentran dentro de la subfamilia Capreolinae, tribu Odocoelini que incluye a *Mazama americana* (Corzuela), *M. gouazoubira* (Guazuncho), *M. nana* (Corzuela enana), *Pudu puda* (Pudú), *Ozotoceros bezoarticus* (Venado de las Pampas), *Blastocerus dichotomus* (Ciervo de los Pantanos) e *Hippocamelus bisulcus* (Huemul), especies estudiadas en esta tesis. Como característica general esta familia presenta un miembro paraxónico de cuatro dedos donde el eje del miembro se encuentra entre el tercer y cuarto dedo, el dedo lateral es pequeño y no está en contacto con el terreno, cráneo sin barra postorbital ni sagital, presencia de dos forámenes lacrimales, fosa lacrimal, vacuidad preorbital, los machos presentan astas renovables y son herbívoros rumiantes con dentición braquidonte selenodonta (Montero y Autino, 2018; Heckeberg, 2020). Actualmente, los cérvidos son el grupo de cetartiodáctilos más diversos de América del Sur (Cassini et al., 2016) el cual se encuentra muy bien representado en Argentina.

La familia Camelidae presenta una única subfamilia con representantes vivientes, Camelinae, la cual incluye a las tribus Camelini (camélidos del viejo mundo) y Lamini. Los camélidos sudamericanos actuales se encuentran dentro de la tribu Lamini e incluyen a *Lama guanicoe* (guanaco), *L. glama* (llama), *Vicugna vicugna* (vicuña) y *V. pacos* (alpaca) (Kishore et al., 2024; Wu, et al., 2014; Del Alcázar Orosco, 2014), todas estas especies están incluidas en este trabajo. Como característica general, este grupo también presenta un miembro paraxónico, pero con dos dedos en cada miembro, ubicados en almohadillas amplias, cráneo con rostro alargado, cresta sagital bien marcada, barra postorbital completa y dentición selenodonta (Montero y Autino, 2018). Los camélidos presentan una menor diversidad de especies, distinguiéndose los camélidos silvestres (*L. guanicoe* y *V. vicugna*) y los camélidos domesticados (*L. glama* y *V. pacos*). Históricamente, *L. guanicoe* se diferenció en cuatro subespecies (*L. guanicoe cacsilensis*, *L. guanicoe voglii*, *L. guanicoe guanicoe* y *L. guanicoe huanacus*) las cuales se distinguen principalmente en base a la coloración del pelaje, medidas craneales y masa corporal (estudios actuales confirman que esos no fueron buenos criterios de distinción entre subespecies), aunque análisis moleculares recientes solo reconocen dos subespecies (*L. guanicoe cacsilensis* y *L. guanicoe guanicoe*; González et al., 2006). Todas las subespecies de *L. guanicoe* presentan gran distribución en el sur del subcontinente, solo *L. guanicoe guanicoe* y *L. guanicoe voglii* tienen representantes en Argentina (Wheeler, 1995; González et al., 2006). *L. guanicoe guanicoe* presente en Patagonia y Tierra del Fuego mientras que *L. guanicoe voglii* está distribuida en Paraguay, Chile y el Noroeste de Argentina.

## **DIVERSIFICACIÓN DE LA MORFOLOGÍA CEREBRAL EN EL ORDEN CETARTIODACTYLA**

La gran diversidad de los cetartiodáctilos es perceptible en su patrón cerebral, presentando una amplia gama de morfologías. El cerebro de los cetartiodáctilos actuales es ampliamente girencefálico, es decir presenta una corteza cerebral o neocórtex con gran número de circunvoluciones, además de una notable expansión y plegamiento de este. La expansión del neocórtex es producto del proceso de operculización el cual consiste en la invaginación de la corteza cerebral ubicada entre la fisura rinal y ectosilvio, esto origina al complejo de silvio. Dicho complejo presenta diferentes orientaciones en los distintos clados, las familias aquí estudiadas no presentan una operculización completa, el origen ventral del complejo de silvio es visible como una depresión profunda en la superficie del endocráneo (Orliac et al., 2023).

Respecto al clado Tylopoda (ej. familia Camelidae), hasta el momento no hay una descripción exhaustiva de los bulbos y la región anterior, sí se ha descrito la expansión de los hemisferios cerebrales, y al suceder esto los hemisferios cerebelares también se expanden quedando la región del vermis cerebelar poco notoria (Orliac et al., 2023; Fig. 2). Como se dijo anteriormente en esta familia hay representantes que fueron domesticados; los camélidos sudamericanos son un ejemplo atípico de domesticación por dos razones: la forma del cráneo está muy conservada y las especies domesticadas presentan una masa corporal mayor que las especies silvestres (Balcarcel et al., 2021). Por otro lado, comparten con el resto de las especies de artiodáctilos domesticadas un tamaño cerebral relativo menor que las especies silvestres es decir una menor encefalización. Balcarcel et al., (2021) realizó estudios de morfometría geométrica sobre los cráneos de los lamini, y evidenció que la forma del cráneo muestra diferencias entre las especies domésticas y silvestres; las especies domésticas presentan cráneos más aplanados dorsoventralmente (bajos anteriormente y altos posteriormente) respecto a las especies silvestres. Esto se evidenció en el tamaño de los cerebros los cuales son más pequeños que en las especies silvestres, hasta el momento las diferencias neuroanatómicas dentro de la familia han sido menos estudiadas.

En cuanto al clado Ruminantia (ej. familia Cervidae, Fig. 2) , estos presentan bulbos con mayor desarrollo, pero más cortos que los especímenes fósiles, neocórtex expandido, el vermis cerebelar es ancho y muy notorio (Orliac et al., 2023). Fontoura et al. (2020) señalan como característica para los cérvidos actuales un lóbulo piriforme delimitado ventralmente por la región posterior de la fisura rinal.

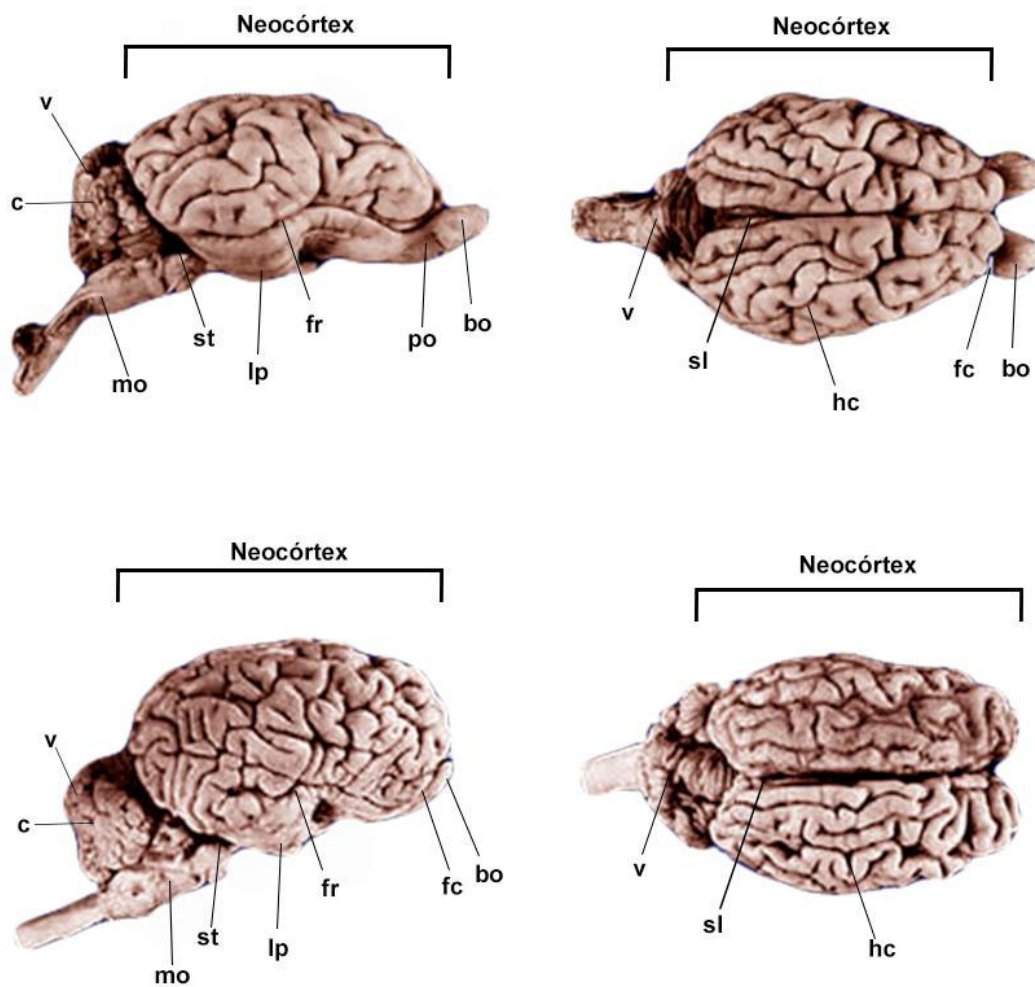


Figura 2. Cerebros de cévido (arriba) y camélido (abajo) en vista lateral (izquierda) y dorsal (derecha). Abreviaturas: bo, bulbo olfatorio; c, cerebelo; fc, fisura circular; fr, fisura rinal; hc, hemisferios cerebrales; lp, lóbulo piriforme ventral; mo, médula oblonga; po, pedúnculo olfatorio; sl, seno longitudinal; st, seno transverso; v, vermis. Tomado de [www.brainmuseum.org](http://www.brainmuseum.org) y modificado.

## TAMAÑO CEREBRAL Y ENCEFALIZACIÓN

El tamaño cerebral en mamíferos ha sido ampliamente estudiado, por varias razones, entre ellas comprender la evolución de los grandes cerebros y porque el cerebro en los mamíferos se cuantifica fácilmente a partir de especímenes de museo permitiendo tamaños de muestra grandes (Burger et al., 2019; Smaers et al., 2021). Algunas de las hipótesis que explican

la variación del tamaño del cerebro en los mamíferos lo relacionan con la sociabilidad (Dunbar y Shultz, 2007), características ecológicas (Sol et al., 2008) y conductuales (Benson-Amram et al., 2016). Sin embargo, comprender los vínculos entre el tamaño del cerebro, las historias de vida y los estilos de vida socioecológicos en los mamíferos sigue siendo un desafío (Dunbar y Shultz, 2007). La mayoría de las investigaciones sobre el tamaño del cerebro en los mamíferos está sesgado a ciertos grupos y a la explicación del aumento del tamaño cerebral (Burger et al., 2019). En cuanto a los ungulados, Shultz y Dunbar (2005) plantean que el tamaño relativo del cerebro está asociado a patrones sociales y ecológicos (Ver Discusión).

Uno de los aspectos que ha suscitado más debate es la relación alométrica entre el aumento en el volumen cerebral y los cambios en el tamaño corporal, ya que como plantea Burger et al. (2019), esta relación es importante para poder inferir la biología básica y la historia natural de los mamíferos modernos y extintos. En particular, la relación entre el volumen cerebral y el tamaño corporal se ha empleado para definir el grado de encefalización de las especies, es decir en qué medida el incremento en el tamaño cerebral es mayor al esperado para el tamaño corporal. Esta es una característica distintiva de las aves y los mamíferos, aunque en estos últimos presenta gran variación entre clados. La medida usualmente utilizada para evaluar el tamaño cerebral relativo al tamaño corporal es el coeficiente de encefalización (EQ), definido por Jerison (1970) como la relación entre la masa cerebral observada y la esperada para una masa corporal determinada. El valor del EQ indica si una especie posee un cerebro mayor ( $EQ > 1$ ), igual ( $EQ = 1$ ) o menor ( $EQ < 1$ ) de lo esperado para su masa corporal. Entre las ecuaciones más utilizadas para el cálculo del EQ están las de Jerison (1973,  $EQ = \text{masa cerebral observada} / 0.12(\text{masa corporal}^{0.67})$ ) y Eisenberg (1981,  $EQ = \text{masa cerebral observada} / 0.0553(\text{masa corporal}^{0.74})$ ), quienes obtuvieron una fórmula de EQ generalizada para los mamíferos (Minervini et al., 2016).

Una de las falencias del EQ es que puede conducir a la sobreestimación y la subestimación en especies con masas corporales extremas y esto es porque en los mamíferos las alometrías cerebrales varían mucho. Se ha propuesto que el estudio del tamaño relativo del cerebro mediante EQ calculados a partir de muestras más restringidas sólo al Orden Cetartiodactyla o a nivel específico permitiría estudiar mejor la variación y evolución del tamaño relativo del cerebro (López-Torres et al., 2024). Un ejemplo de este estudio fue propuesto por Orliac et al. (2023), quienes plantearon una fórmula de EQ para artiodáctilos cetáceos y otra para los no cetáceos, estimando los parámetros a y b para cada clado ( $EQ_{cet} = \text{masa cerebral}$

observada/  $16.0007(\text{masa corporal})^{0.3490}$  y  $\text{EQ}_{\text{nocet}} = \text{masa cerebral observada}/ 0.3405(\text{masa corporal})^{0.5603}$ ), ambos son más bajos que los propuestos para otros mamíferos.

En línea con lo planteado previamente, Smaers et al. (2021) señalan que la forma en que tradicionalmente se cuantifica el tamaño relativo del cerebro en los mamíferos mediante el EQ con una pendiente de alometría estable puede dar lugar a inferencias erróneas sobre qué taxones aumentaron o disminuyeron el tamaño cerebral y también dificulta la comprensión de los patrones y tipos de selección que explican los cambios en el tamaño del cerebro y del cuerpo. Los cambios evolutivos en la alometría cerebro-cuerpo suelen incluir cambios en la pendiente alométrica y a menudo están impulsados por cambios en el tamaño corporal ej.: locomoción o dimorfismo sexual, los mamíferos de mayor cerebro alcanzaron tamaños cerebrales relativamente grandes por caminos muy divergentes.

Asimismo, se ha señalado que las medidas del tamaño relativo del cerebro como el EQ no son indicadores válidos de la cognición. Esto se mejoraría comparando diferentes regiones cerebrales, viendo que patrones evolutivos actúan sobre estas regiones para así explicar el tamaño del cerebro y también revelarían especializaciones neuroconductuales (Smaers et al., 2021; Ver Discusión). En este sentido, las distintas regiones presentan relaciones alométricas particulares con el tamaño cerebral (Smaers et al., 2019). Por ejemplo, se ha planteado como principio general en mamíferos una relación alométrica positiva entre el tamaño relativo del cerebro y la expansión del neocórtex, es decir que dentro de un clado las especies de mayor tamaño tienden a presentar un tamaño relativo mayor del neocórtex (Radinsky, 1981)

## **NEUROANATOMIA VIRTUAL**

En los últimos años el uso de modelos virtuales 3D obtenidos mediante imágenes de tomografía computada (TC) ha impulsado el estudio de la superficie interna del neurocráneo, o endocráneo, y la evolución de la forma del cerebro (Bruner, 2018). Esta es una metodología relativamente nueva, pero muy utilizada y aplicada en las neurociencias y en la paleoneurología, que ha permitido ampliar el estudio del cerebro a partir de la descripción del endocráneo tanto en especies actuales como fósiles (Profico et al., 2018; Dozo, 2009).

El interés por el endocráneo se fundamenta en que, en la mayoría de los mamíferos y aves, se observa una estrecha relación craneoencefálica, donde el cerebro ocupa gran parte de

la bóveda craneana y deja impresiones sobre la superficie interna de los huesos que lo rodean, las cuales representan correlatos osteológicos. En otras palabras, los moldes endocraneales brindan una aproximación a la neuromorfología externa del cerebro que pueden ser estudiados por endomoldes naturales, artificiales o modelos digitales 3D generados a partir de TC (Dozo, 2005).

Asimismo, se han producido avances en la cuantificación de la forma a partir del desarrollo de técnicas de morfometría geométrica en 3D (Adams et al., 2013). Estas técnicas permiten, a diferencia de las tradicionales, describir los cambios en forma y tamaño preservando la información geométrica –o de la posición relativa de los puntos anatómicos–, a la vez que son flexibles sobre la incorporación de otros rasgos, como superficies y contornos (Gunz y Mitteroecker, 2013). Las técnicas de morfometría geométrica en 3D se han combinado de manera exitosa con el estudio de imágenes digitales, lo que ha sido denominado morfología virtual (Weber, 2015).

La aplicación de estas técnicas está muy difundida en neurociencias (Neubauer, 2014) y paleontología (Aristide et al., 2016; Orliac y Gilissen, 2012; Dozo y Martínez, 2015; Forasiepi et al., 2016; Bertrand y Silcox, 2016) ya que permite evidenciar la anatomía interna de especímenes fósiles sin necesidad de destruirlos, esto es de gran importancia ya que en su mayoría los especímenes fósiles son únicos. Sin embargo, su aplicación al estudio de los cetartiodáctilos actuales es escasa en la bibliografía y más aún para el estudio de la morfología craneana (Marino et al., 2003; Saikali et al., 2010; Fontoura et al., 2020). En cetartiodáctilos se realizaron estudios de morfometría geométrica a partir de reconstrucciones virtuales de los endocráneos en la especie *Equus caballus* (Danilo et al., 2015) y en la familia Cervidae (Fonotura et al., 2020), también aplicados a la zooarqueología sobre postcráneo de camélidos, con el fin de determinar las especies más abundantes y predadas por los humanos (Hernández y L'Heureux, 2019; Hernández et al., 2021; Davis et al., 2021) y en piezas postcraneales en cérvidos para reconstruir paleohábitats (Curran, 2012). Por el contrario, son más numerosos los análisis que emplean la morfometría tradicional con el fin, por ejemplo, de analizar la variación en la morfología craneana y postcraneal en especímenes fósiles (Menegaz et al., 1989; Del Alcazár Orosco, 2014; Balcarcel et al., 2021) y estudiar la variación morfológica del cráneo en cérvidos actuales (Merino et al., 2005).

En este contexto, la aplicación de técnicas de la morfología virtual y de la morfometría geométrica para describir la forma del endocráneo en cetartiodáctilos fósiles es limitada y más aún en actuales.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### COMPOSICIÓN DE LA MUESTRA

Se analizaron 20 especímenes sudamericanos del orden Cetartiodactyla, ocho correspondientes a la familia Camelidae y 12 a la familia Cervidae, los cuales representan un total de 11 especies (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de ejemplares utilizados en esta tesis

<b>Familia Camelidae</b>				
	Colección	ID	Procedencia/Sexo	Fuente
<i>Lama glama</i>	USNM	278681	SD	MorphoSource
<i>Lama guanicoe</i>	MLP	1813	Tierra del Fuego, Argentina/SD	Obtenida en este trabajo
<i>Lama guanicoe</i>	MLP	1785	La Pampa, Argentina/SD	Obtenida en este trabajo
<i>Lama guanicoe</i>	MLP	18.III.81.2	Chubut, Argentina /Macho	Obtenida en este trabajo
<i>Lama guanicoe</i>	MLP	1372	Jujuy, Argentina/SD	Obtenida en este trabajo
<i>Lama guanicoe</i>	MLP	1584	Córdoba, Argentina/SD	Obtenida en este trabajo
<i>Vicugna vicugna</i>	MLP	30.XII.02.38	SD	Obtenida en este trabajo
<i>Vicugna pacos</i>	MLP	14.IV.48.6	SD	Obtenida en este trabajo
<b>Familia Cervidae</b>				
	Colección	ID	Procedencia/Sexo	Fuente
<i>Mazama americana</i>	MCN	2975	SD/Macho	Cedida por Dra. Fontoura
<i>Mazama americana</i>	USNM	374880	Venezuela/Mach o	MorphoSource
<i>Mazama gouazoubira</i>	MAMM	0123	SD/Macho	Cedida por Dra. Fontoura
<i>Mazama gouazoubira</i>	MCN	3000	SD/Macho	Cedida por Dra. Fontoura
<i>Mazama nana</i>	MCN	3493	SD/Macho	Cedida por Dra. Fontoura
<i>Pudu puda</i>	MLP	26.XI.09.1	SD/Macho	Obtenida en este trabajo
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	MAMM	0099	SD/Macho	Cedida por Dra. Fontoura
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	MCN	2965	SD/Juvenil SD	Cedida por Dra. Fontoura

<i>Hippocamelus bisulcus</i>	MLP	1366	SD/Hembra	Obtenida en este trabajo
<i>Hippocamelus bisulcus</i>	MLP	1151	SD/Macho	Obtenida en este trabajo
<i>Blastocerus dichotomus</i>	MAMM	0160	SD/Macho	Cedida por Dra. Fontoura
<i>Blastocerus dichotomus</i>	MCN	3009	SD/Macho	Cedida por Dra. Fontoura

**MAMM**, Museu Anchieta de Ciências Naturais, Porto Alegre, Brasil; **MCN**, colección de mamíferos del Sector de Mastozoología del Museu de Ciências Naturais do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **MLP**, Colección de Mastozoología, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **USNM**, United States National Museum of Natural History, Washington, Estados Unidos. ID, número de identificación en la colección; SD, sin datos.

### **OBTENCIÓN DE TOMOGRAFÍAS COMPUTADAS CRANEALES**

Las tomografías computadas (TC) de los cráneos del MLP y USNM utilizados fueron obtenidas de distintas fuentes. Los especímenes correspondientes al MLP fueron tomografiados para esta tesis en el tomógrafo de uso médico del Hospital de Alta Complejidad en Red El Cruce, Dr. Néstor Kirchner (Tomógrafo Multidetector Philips de 128 filas). Las imágenes fueron exportadas en formato DICOM-*Digital Imaging and Communications in Medicine*. Los parámetros de obtención fueron: 120 Kv, 260 A, espesor de corte de 0,5 mm, intervalo entre cortes de 0,3. Se contó con la asistencia del personal técnico de la institución para su operación. Las TC de los especímenes de UNSM fueron enviadas por la Dra. Jessica Maisano a través del repositorio público MorphoSource. El listado de los especímenes tomografiados e instituciones están detallados en la Tabla 1.

### **OBTENCIÓN DE ENDOCRÁNEOS**

Los endocráneos ya digitalizados de los especímenes provenientes de MAMM y MCN fueron cedidos por la Dra. Emmanuelle Fontoura. Mientras que el resto de los endocráneos fueron reconstruidos a partir de las TC. Con este fin se obtuvieron las mallas de superficie 3D de los cráneos en formato *Polygon file format* (.ply) mediante el programa Avizo (7.1). Posteriormente se editaron las mallas en el programa Meshlab (2022.02), donde se eliminaron

partes del cráneo que no se utilizarían -como por ejemplo las mandíbulas, astas o el soporte del tomógrafo-, y se reconstruyeron regiones faltantes de la malla, como por ejemplo agujeros.

A partir de los archivos ya procesados, se realizó la segmentación automática en el programa RStudio (4.3.2) para extraer el endocráneo. Se utilizó el algoritmo propuesto por Profico et al. (2018; *Automatic Segmentation Tool for 3D objects*, AST-3D), implementado en el paquete Arothron para R (Profico et al., 2021). La segmentación automática no permitió reconstruir correctamente la región de los bulbos olfatorios, por lo tanto, se decidió realizar la segmentación manual de estos en el programa 3D Slicer (5.3.0). Una vez segmentados los bulbos se unieron a los endocráneos mediante el programa Meshlab, en donde también se corrigieron aquellos casos que presentaban partes faltantes. Por último, se suavizó la unión entre ambos mediante el programa Meshmixer (3.5).

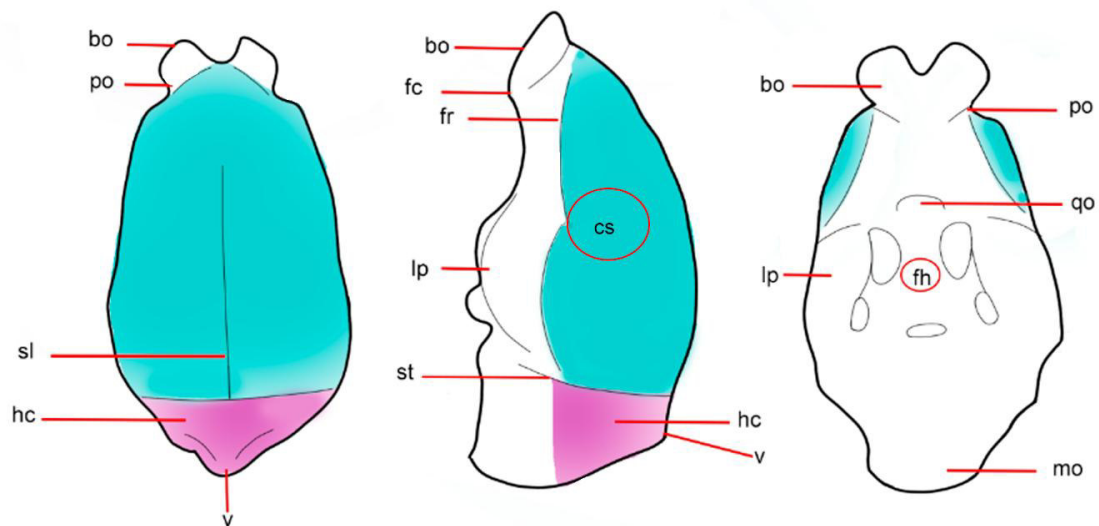
## **NOMENCLATURA ANATÓMICA DE LOS ENDOCRÁNEOS**

La nomenclatura anatómica de los endocráneos se basó en Fontoura et al. (2020). Las descripciones se focalizaron en las familias de interés en esta tesis. Se modificaron y expandieron de las propuestas por Orliac et al. (2023) para los clados Tylopoda y Ruminantia, y las propuestas por Fontoura et al. (2020) para los cérvidos. En los endocráneos de ambas familias se ve bien delimitado el rinencéfalo, que es la región que se ocupa principalmente del procesamiento del olfato. Este se ve representado por los bulbos olfatorios, separados del neocórtex por la fisura circular, y el lóbulo piriforme. El neocórtex o corteza cerebral está bien desarrollado en ambas familias, tiene un claro patrón girencefálico y complejo de silvio, dorsalmente el seno longitudinal o sagital es claro en la línea sagital del cerebro y divide los hemisferios izquierdo y derecho; mientras que la fisura rinal delimita la separación de paleo y neocórtex. En cuanto al cerebelo, estructura vinculada a las funciones motoras, podemos diferenciar los hemisferios cerebelares y el vermis, la región central más prominente que separa sus dos hemisferios, en esta región se ubica el seno transversal, una subdivisión del seno longitudinal. Hacia la base del encéfalo se distinguen claramente el quiasma óptico hacia anterior y la fosa hipofisaria hacia posterior (Fig. 3 y 4).

Los endocráneos de los cérvidos presentan una forma general comprimida dorsoventralmente y elongada en el eje anteroposterior (Fig. 3). En cuanto al rinencéfalo, los bulbos olfatorios son prominentes debido a él gran desarrollo de los pedúnculos olfatorios, los

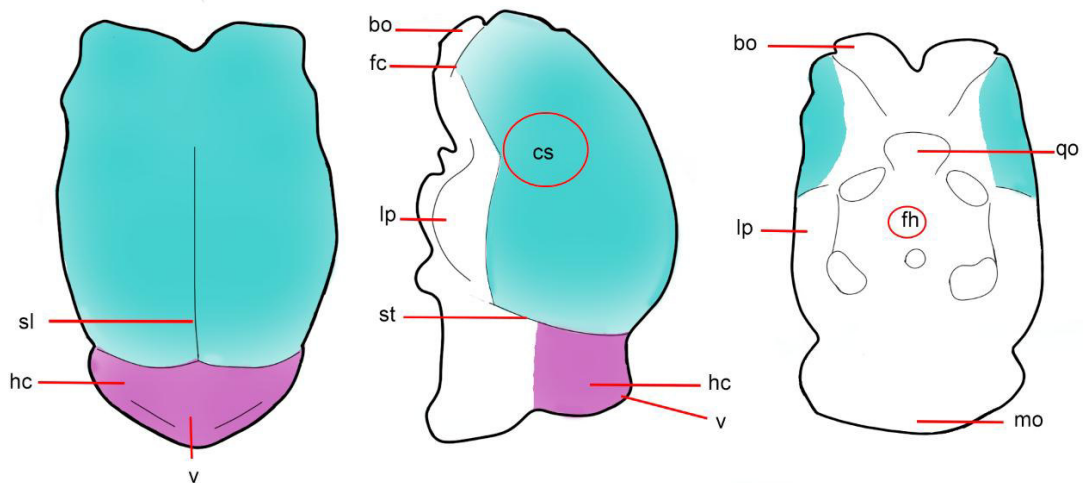
bulbos se orientan hacia anterior y lateralmente, la región ventral del lóbulo piriforme es redondeada y está bien delimitada por la región posterior de la fisura rinal. El neocórtex adopta una forma elongada en continuidad con los pedúnculos olfatorios, presentando dorsalmente una forma triangular, más angosta anteriormente, la fisura rinal está muy bien delimitada al igual que el origen ventral del complejo de silvio. En cuanto al cerebelo está desarrollado, pero el seno transverso no se encuentra bien delimitado; el vermis es muy prominente.

Los endocráneos de los camélidos presentan una forma general globular, son altos dorsoventralmente y con un acortamiento en el eje anteroposterior y los hemisferios cerebrales expandidos anteriormente (Fig. 4). En cuanto al rinencéfalo, los bulbos olfatorios son pequeños o ausentes a veces, en dirección hacia ventral y con pedúnculo olfatorio corto o ausente, la región ventral del lóbulo piriforme presenta una forma redondeada y bien delimitada. En la región frontal, el neocórtex adopta una forma bilobulada en vista dorsal, con el lóbulo frontal bien expandido hacia anterior, la fisura rinal y el complejo de silvio menos marcados. En cuanto al cerebelo presenta un gran desarrollo, con un seno transverso bien delimitado y un vermis pequeño debido al gran desarrollo de los hemisferios cerebelares.



**Figura 3.** Esquema del endocráneo de *Pudu puda* en vista dorsal (izquierda), lateral (centro) y ventral (derecha). Abreviaturas: bo, bulbo olfatorio; cs, complejo de silvio; fh, fosa hipofisaria; fc, fisura circular; fr, fisura rinal; hc, hemisferios cerebelares; lp, lóbulo piriforme ventral; mo, médula oblonga; po, pedúnculo olfatorio; qo, quiasma óptico; sl, seno longitudinal; st, seno

transverso; v, vermis; cerebelo (violeta); neocórtex (celeste). La nomenclatura anatómica del endocráneos fue modificada de Fontoura et al., 2020.



**Figura 4.** Esquema del endocráneo de *Vicugna vicugna* en vista dorsal (izquierda), lateral (centro) y ventral (derecha). Abreviaturas: bo, bulbo olfatorio; cs, complejo de silvio; fh, fosa hipofisaria; fc, fisura circular; hc, hemisferios cerebelares; lp, lóbulo piriforme ventral; mo, médula oblonga; qo, quiasma óptico; sl, seno longitudinal; st, seno transverso; v, vermis; cerebelo (violeta); neocórtex (celeste). La nomenclatura anatómica del endocráneos fue modificada de Fontoura et al. 2020

## DIGITALIZACIÓN DE PUNTOS DE REFERENCIA SOBRE LOS ENDOCRÁNEOS

Sobre la reconstrucción tridimensional de cada endocráneo se digitalizó un conjunto de *landmarks* y *semilandmarks* para describir la forma de la superficie endocraneana empleando la plataforma Slicer Morph (Rolfe et al., 2021) del programa 3D Slicer. Se colocaron un total de 23 *landmarks* y 170 *semilandmarks* (30 de contorno y 140 de superficie) siguiendo a los autores Bertrand et al. (2019) y Fontoura et al. (2020). Para los *landmarks* pareados primero se colocaron los del lado izquierdo y luego los del lado derecho. Los *semilandmarks* se colocaron de la misma manera, iniciando en la parte anterior y terminando en la posterior. En la Tabla 2 y las Fig. 5 y 6 se detallan los *landmarks* y *semilandmarks* digitalizados.

Tabla 2. Descripción de *landmarks* y *semilandmarks*.

<b>Landmark Nro.</b>	<b>Descripción</b>
1-2	Región anterior del bulbo olfatorio.
3-4	Región dorsal del bulbo olfatorio.
5-6	Región lateral externa del bulbo olfatorio.
7	Confluencia entre la fisura circular y longitudinal.
8-9	Constricción lateral del bulbo olfatorio (pedúnculo olfatorio).
10	Bifurcación del seno longitudinal en seno transverso (confluencia entre ambos).
11	Punto posterior dorsal del vermis.
12-13	Región más anterior del neocórtex, límite con la región posterior de los bulbos olfatorios.
14-15	Región más caudal del neocórtex, límite con seno transverso.
16	Bifurcación del nervio óptico.
17-18	Región ventral del bulbo olfatorio.
19-20	Sitio de contacto entre presilvio y la fisura rinal.
21	Fosa hipofisaria.
22-23	Región ventral del lóbulo piriforme a la altura de la fosa hipofisaria ( <i>landmark</i> 21).
<u>Semilandmarks de contorno</u>	
C1	Desde <i>landmark</i> 7 al 10, sobre seno longitudinal.
C2	Desde el <i>landmark</i> 19 hasta el fin del neocórtex (límite con el seno transverso), contorno de la fisura rinal.
C3	Desde <i>landmark</i> 20 hasta el fin del neocórtex, contorno de la fisura rinal (límite con el seno transverso).

Semilandmarks de superficie

Se colocan 70 *semilandmarks* del lado izquierdo desde C1 hacia C2 lo mismo del lado derecho hacia C3.

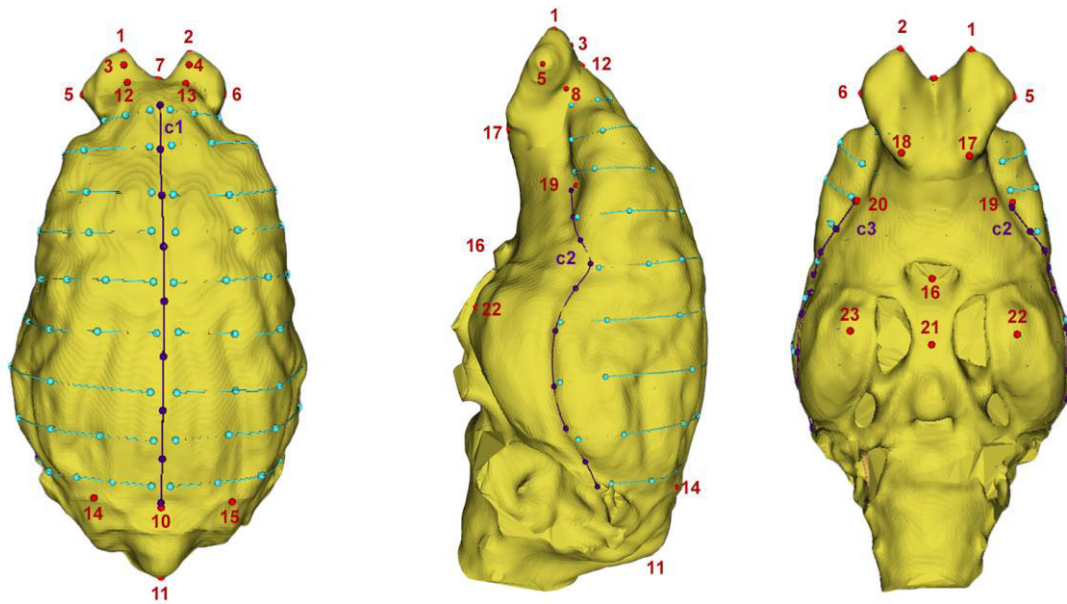


Figura 5. Endocráneo de *Pudu puda* en vista dorsal (izquierda), lateral (centro) y ventral (derecha) con la ubicación de los *landmarks* (rojo), *semilandmarks de contorno* (violeta) y *de superficie* (celeste) usados en el análisis de morfometría geométrica. Los números corresponden a las definiciones de los *landmarks* presentados en la Tabla 2.

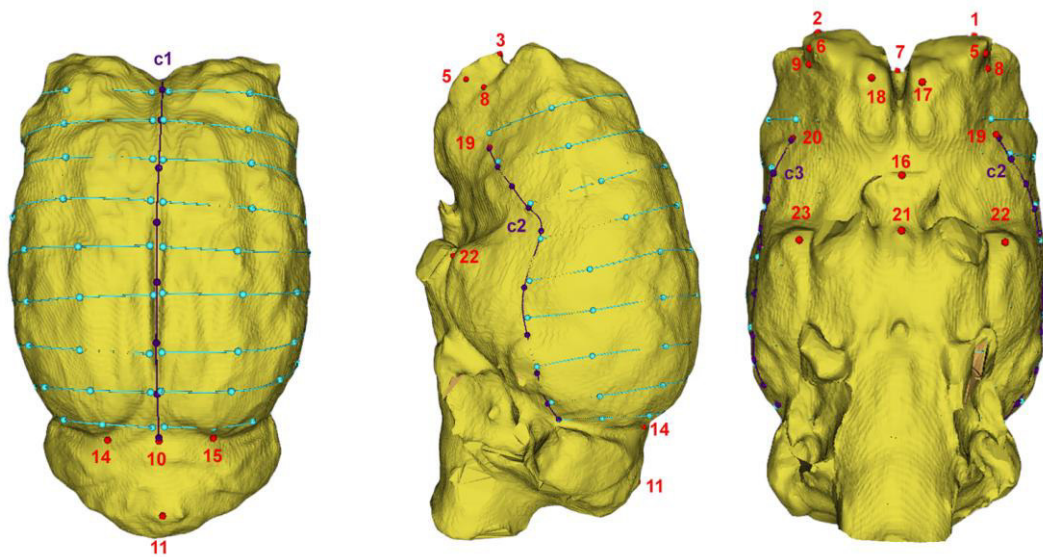


Figura 6. Endocráneo de *Vicugna vicugna* en vista dorsal (izquierda), lateral (centro) y ventral (derecha) con la ubicación de los *landmarks* (rojo), *semilandmarks de contorno* (violeta) y de *superficie* (celeste) usados en el análisis de morfometría geométrica. Los números corresponden a las definiciones de los *landmarks* presentados en la Tabla 2.

## ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Las coordenadas de puntos de los *landmarks* y *semilandmarks* de cada espécimen se exportaron en formato de valores separados por comas (.csv) y luego fueron transformadas a un archivo formato .tps. En el programa RStudio se utilizaron los *packages* Geomorph (Adams y Otarola-Castillo, 2012) y Morpho (Schlager, 2017) para calcular las variables de forma y tamaño. En primer lugar, se realizó el deslizamiento de los *semilandmarks* con el fin de disminuir su variación tangente a lo largo de curvas y superficies entre la forma consenso y el *target*. En este proceso se realiza un deslizamiento de los *semilandmarks* empleando algún criterio de minimización hasta que convergen las distancias entre las configuraciones de puntos de ambas formas; en esta tesis se utilizó el criterio de *Bending Energy* (Gunz y Mitteroecker, 2013). Luego, con los *semilandmarks* deslizados se realizó la superposición Procrustes para remover las diferencias debidas al tamaño, traslación y rotación entre la forma consenso y todos los casos. De esta manera, se obtuvieron las coordenadas de forma o coordenadas Procrustes. Por último, se extrajo el tamaño centroide de cada espécimen.

Con el fin de describir la variación en la forma del endocráneo en la muestra de cérvidos y camélidos se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) a partir de las coordenadas Procrustes (Mitteroecker y Gunz, 2009). Los cambios en forma fueron representados gráficamente mediante *morphings* 3D de las formas extremas a lo largo de los dos primeros componentes principales, estos se magnificaron a cinco. También se realizaron mapas de calor a partir de los *morphings* 3D para visualizar las regiones de mayor variación. Los *morphings* 3D son el método de visualización por excelencia para evidenciar fácilmente cambios de forma en estructuras tridimensionales. Se realiza la interpolación de puntos de una configuración consenso a un *target* sobre una malla 3D (.ply) mediante la técnica *thin-plate spline*. Es importante destacar que las mallas 3D contienen además la información intermedia a los puntos que digitalizamos (entre puntos), entonces la información es continua. A partir de esta técnica es posible visualizar la deformación de la configuración *target* respecto a la configuración consenso (Gunz y Mitteroecker, 2013; Klingenberg, 2013).

Para evaluar la relación entre la forma y el tamaño de los endocráneos se realizó un análisis de regresión de las coordenadas Procrustes sobre el logaritmo del tamaño centroide; también se realizaron *morphings* 3D para visualizar gráficamente la variación de la forma asociada al tamaño.

Por otro lado, en el programa Rstudio, a partir de la masa cerebral y la masa corporal se obtuvieron los parámetros pendiente y ordenada al origen a partir de una recta de regresión para calcular el EQ para los ungulados sudamericanos. La obtención del volumen cerebral en mm<sup>3</sup> se realizó con el programa Avizo, utilizando los endocráneos. La masa corporal se obtuvo de trabajos previos, en el caso de los cérvidos todos los especímenes eran machos (excepto MCN 2965 el cual es un juvenil sin sexo determinado y un ejemplar de *Hippocamelus bisulcus* hembra), mientras que en el caso de los camélidos se tomó la masa corporal de los machos. En las especies con un rango de peso amplio se calculó la media aritmética o promedio (Ver Resultados).

## 4. RESULTADOS

### RECONSTRUCCIONES VIRTUALES DE LOS ENDOCRÁNEOS

Se analizaron 20 endocráneos, correspondientes a 7 géneros y 11 especies (Fig. 7 y 8).

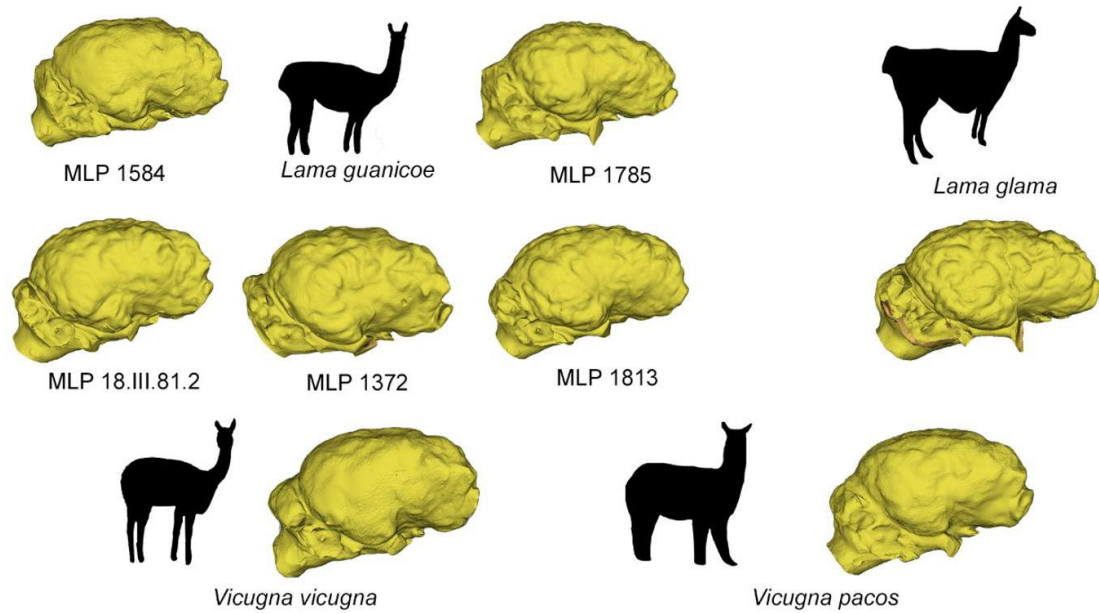


Figura 7. Endocráneos reconstruidos para las especies de camélidos.

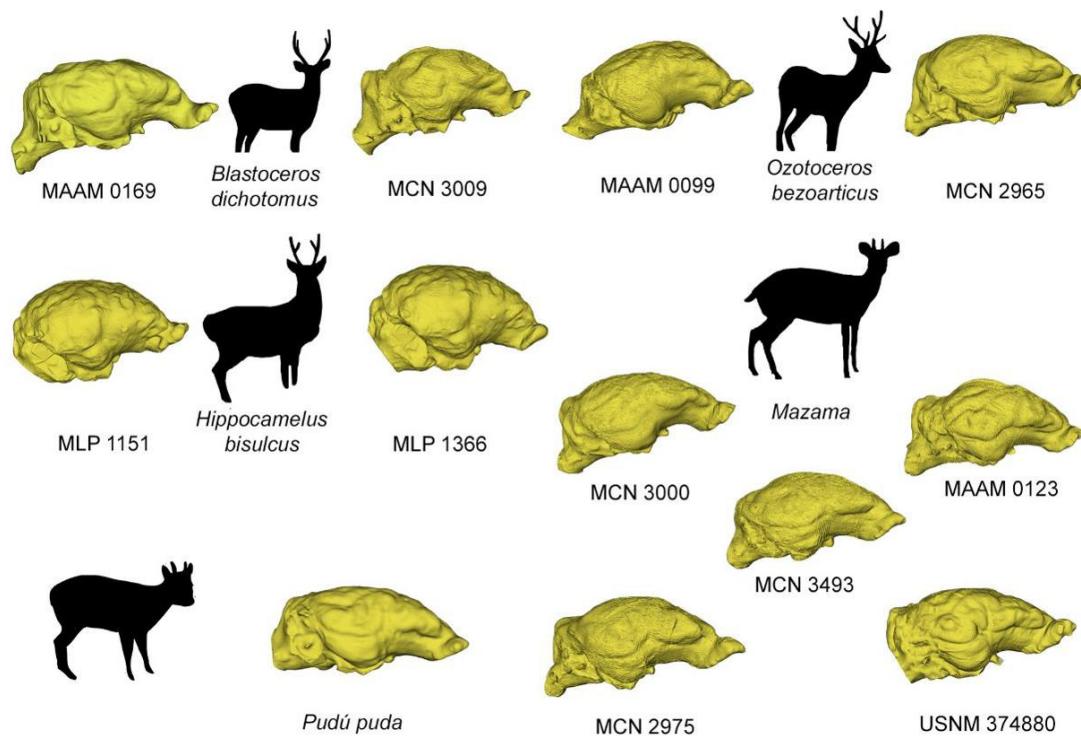
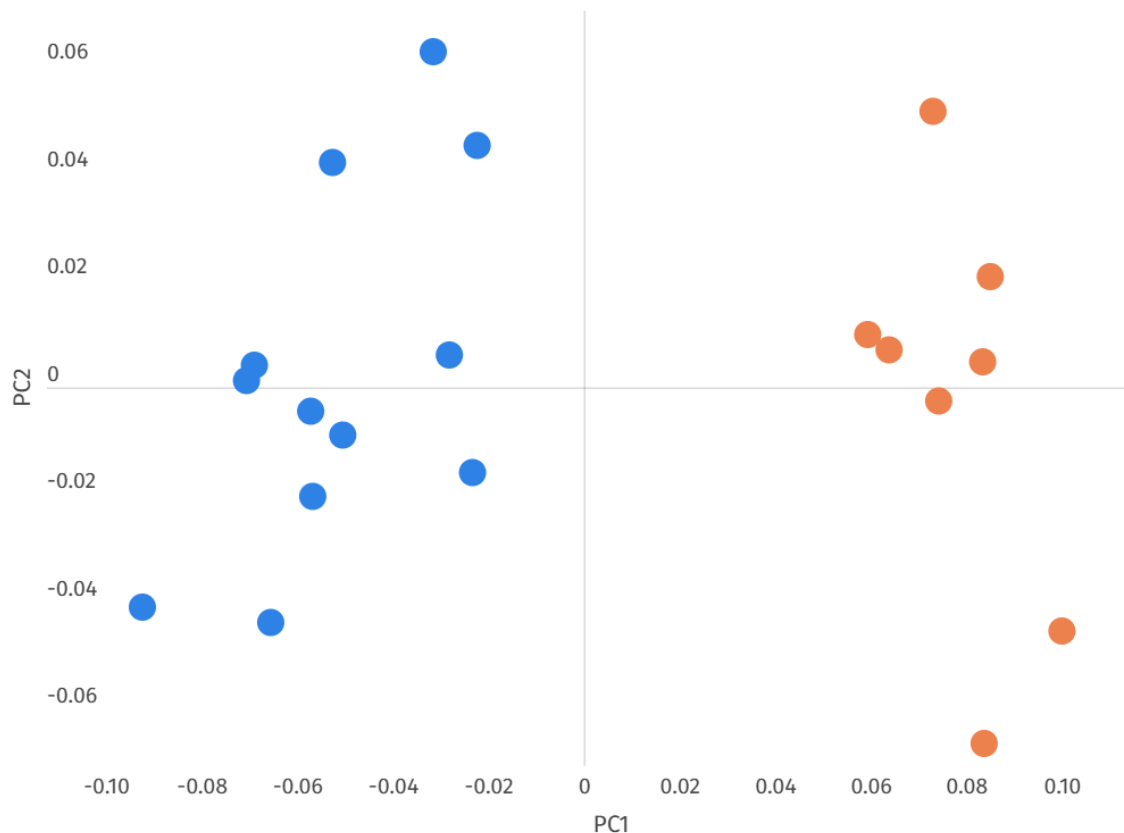


Figura 8. Endocráneos reconstruidos para las especies de cérvidos. MCN y MAMM cedidos por la Dra. Fontoura.

## VARIACIÓN DE LA FORMA CEREBRAL

Los dos primeros componentes principales (Fig. 9) describen el 66.62 % de la variación total de la muestra, y podemos evidenciar una clara diferenciación de la forma cerebral entre las familias Cervidae (extremo negativo del PC1) y Camelidae (extremo positivo del PC1) en el componente principal 1 (PC1= 53.29 %).



**Figura 9.** Gráfico de dispersión PC1 vs. PC2 de las familias Cervidae (azul) y Camelidae (naranja).

Los dos primeros componentes del análisis de componentes principales de los cérvidos explican el 50.20% de la variación total de la forma (Fig. 10a). A lo largo del componente 1 (PC1= 30.60 %) se diferencian claramente los especímenes de *Blastocerus* en el extremo negativo del PC del resto de los cérvidos muestreados. La variación en forma representada en este componente se observa en la región de contacto entre la fisura rinal y el complejo de silvio, en la región anterolateral del neocórtex y el lóbulo piriforme (Fig. 10b). Los especímenes del extremo negativo del PC1 muestran la región de contacto entre la fisura rinal y el complejo de silvio con menor profundidad, una fisura rinal más profunda, la región anterolateral del neocórtex y la circunvolución anterior a presilvio ensanchada, la región posterior a la “fisura de silvio” es menos convexa hacia lateral (en vista dorsal) y la región del lóbulo piriforme se encuentra proyectada hacia anterior; lo opuesto se observa en los especímenes del extremo positivo del PC1. En cuanto al componente 2 (PC2= 19.60 %) presenta variación en la región de unión entre presilvio y fisura rinal rodeando el landmarks 19 y 20 (Fig. 10b). Los especímenes

del extremo negativo del PC2 muestran una región de unión entre presilvio y fisura rinal poco profunda y una fisura rinal rectilínea, mientras que los del extremo positivo del PC2, una región de unión entre presilvio y fisura rinal profunda y una forma cóncava hacia ventral. Este eje separa principalmente al género *Hippocamelus*, en el extremo negativo, y la especie *Mazama americana*, en el extremo positivo.

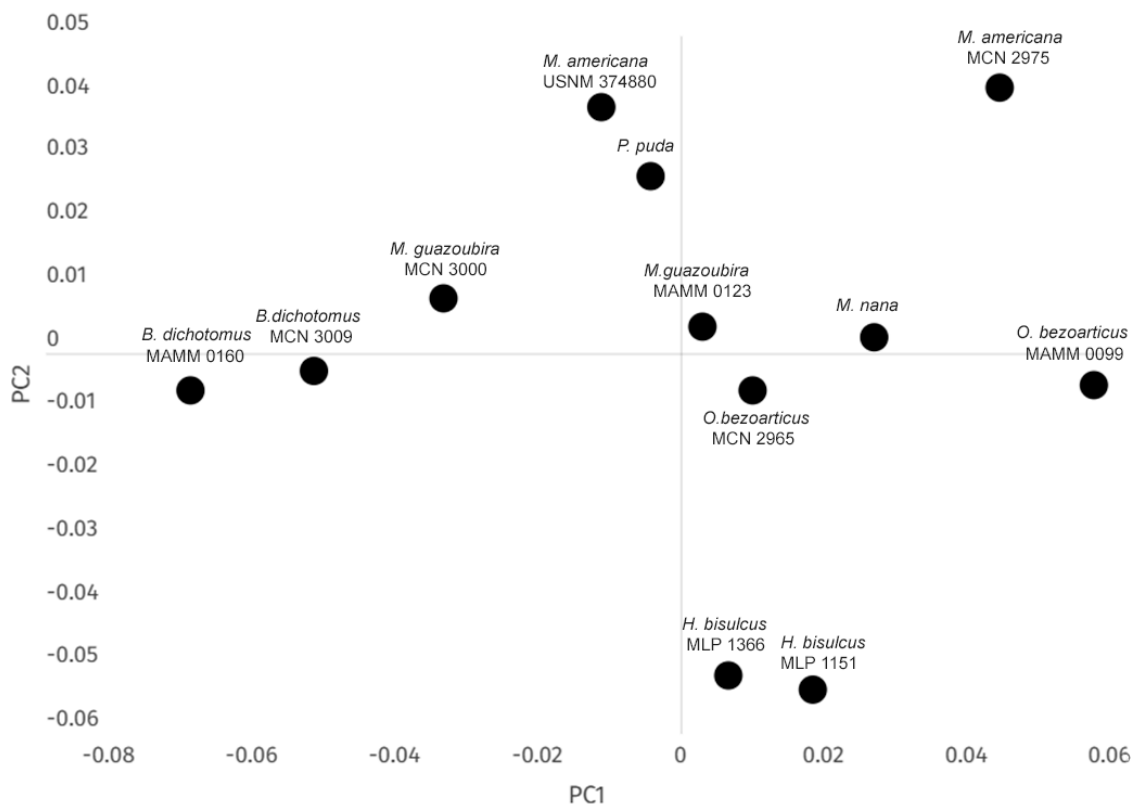


Figura 10a. Gráfico de dispersión PC1 vs. PC2 de cérvidos.

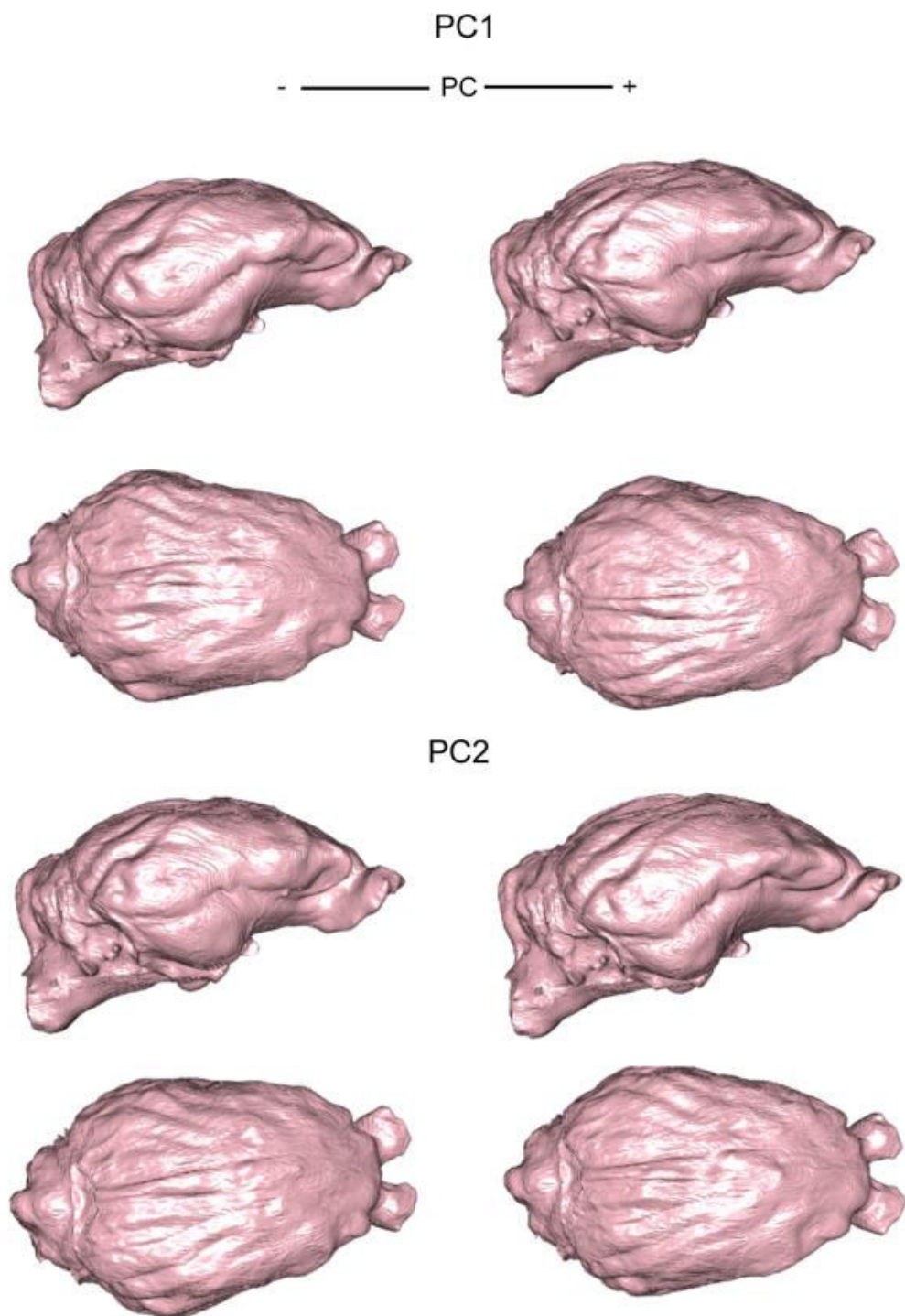


Figura 10b. Variación en la forma endocraneana de los cérvidos en los dos primeros componentes principales. Los *morphings* se realizaron en relación con el modelo 3D del espécimen *Mazama gouazoubira* (MAAM 0123). Las figuras representan las formas extremas positiva y negativa de cada componente principal.

Los dos primeros componentes del análisis de componentes principales de los camélidos explican el 65.42% de la variación total de la forma (Fig. 11a). En el componente 1 (PC1= 39.44 %) observamos variación principalmente en el neocórtex, separando al género *Vicugna*, en el extremo negativo, de *Lama*, en el extremo positivo. Se observa en el extremo positivo una mayor concavidad hacia medial en la región dorsolateral anterior del neocórtex, en el extremo negativo del PC1 esta concavidad está menos delimitada (Fig. 11b). En cuanto al componente 2 (PC2= 25.98 %) la variación también se observa a nivel del neocórtex, el extremo negativo del PC2 muestra la región lateral del neocórtex a la altura del complejo de silvio una marcada concavidad hacia medial, también se observa que la forma de la región dorsoposterior del neocórtex a la altura del seno transversal es cóncava hacia anterior (Fig. 11b). El extremo positivo del PC2 muestra una forma rectilínea en la región lateral del neocórtex a la altura del complejo de silvio, y la región dorsoposterior del mismo a la altura del seno transversal con menor concavidad hacia anterior.

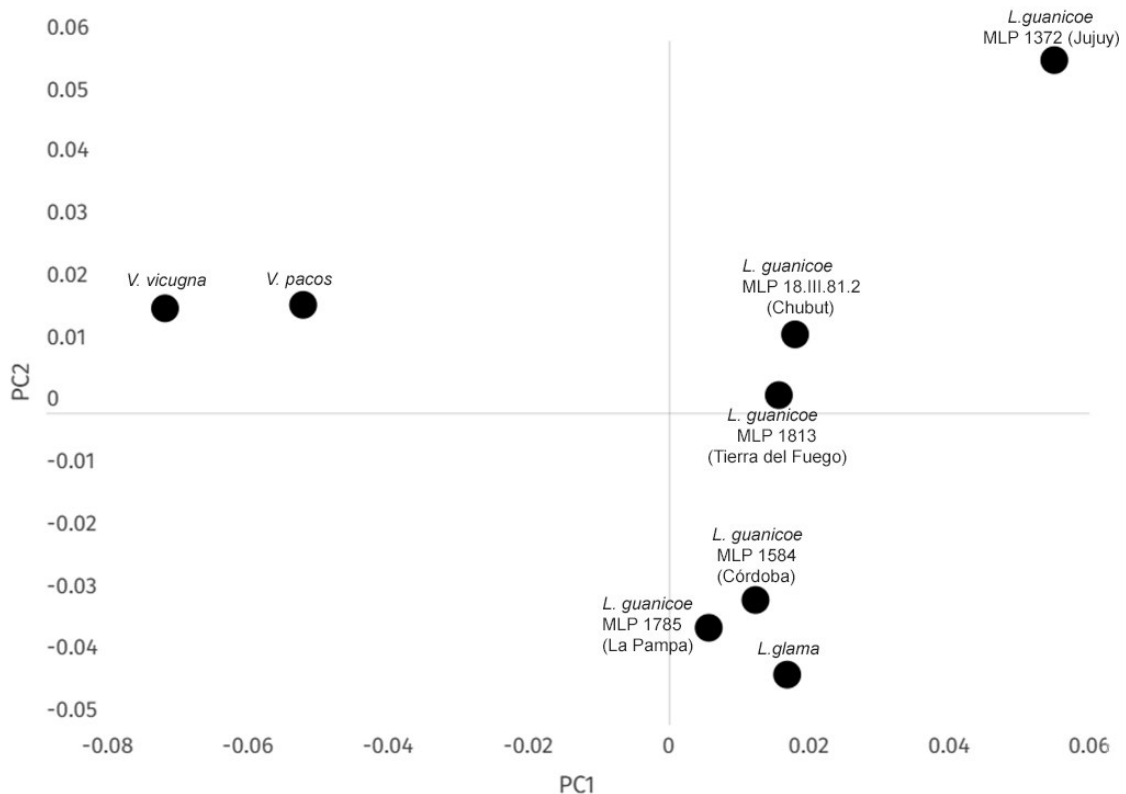


Figura 11a. Gráfico de dispersión PC1 vs. PC2 de camélidos.

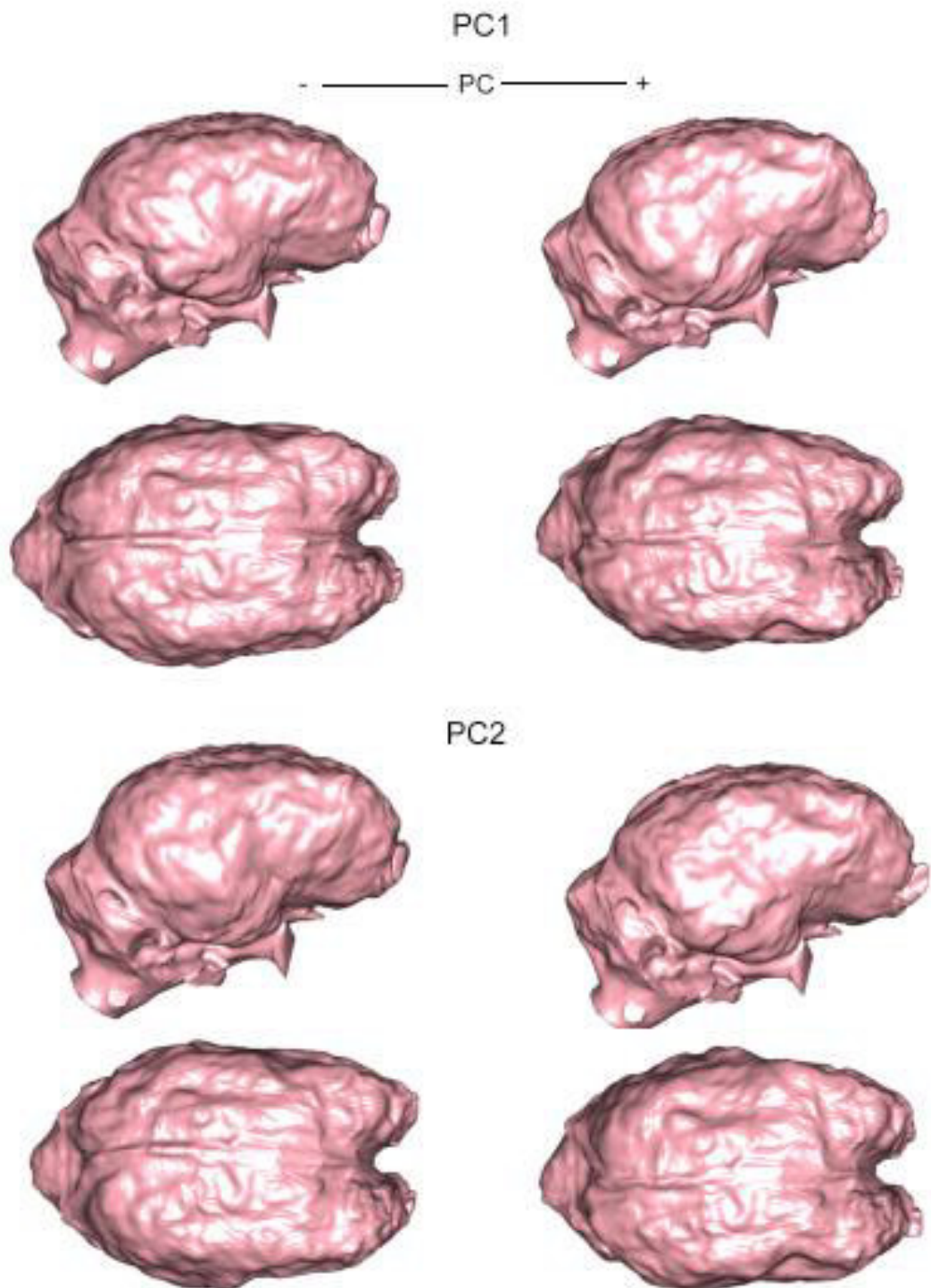
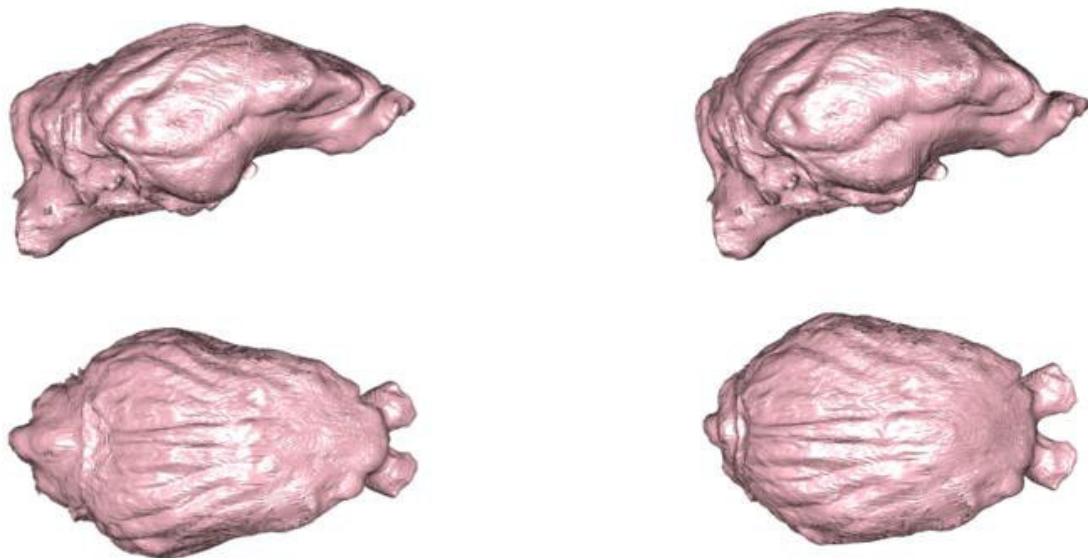
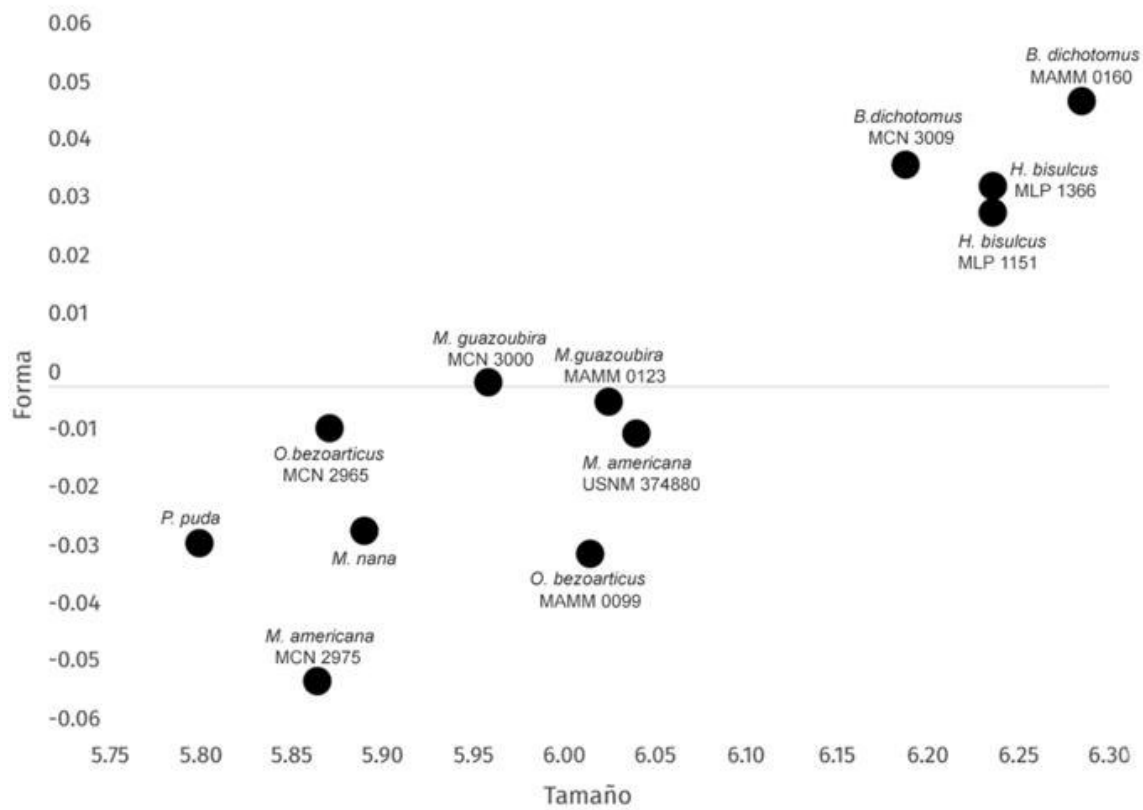


Figura 11b. Variación en la forma endocraneana de los camélidos en los dos primeros componentes principales. Los *morphings* se realizaron en relación con el modelo 3D del espécimen *Lama guanicoe* (MLP 1785). Las figuras representan las formas extremas positiva y negativa de cada componente principal.

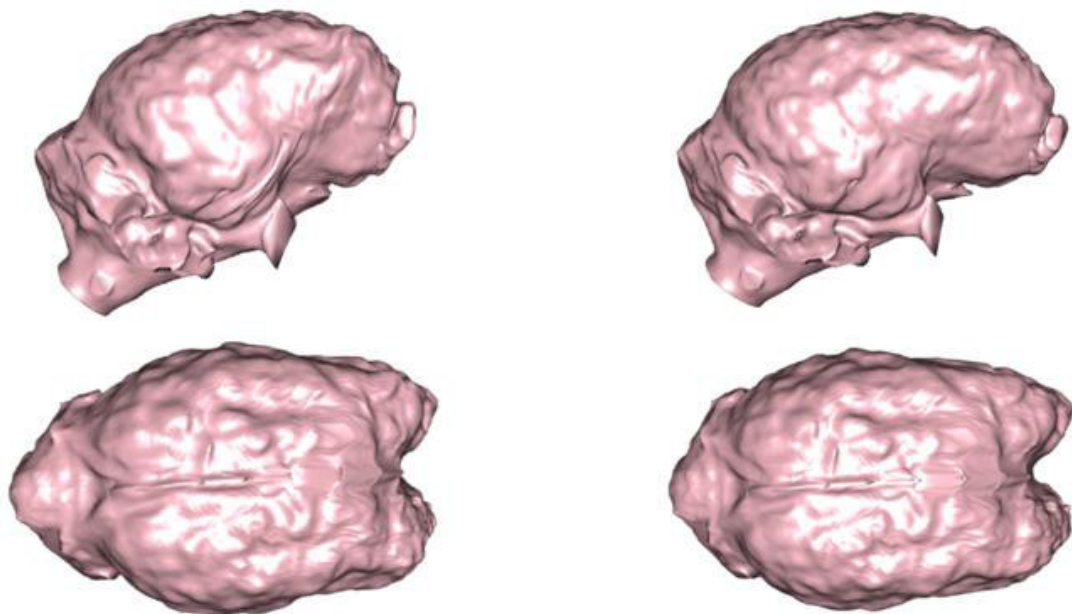
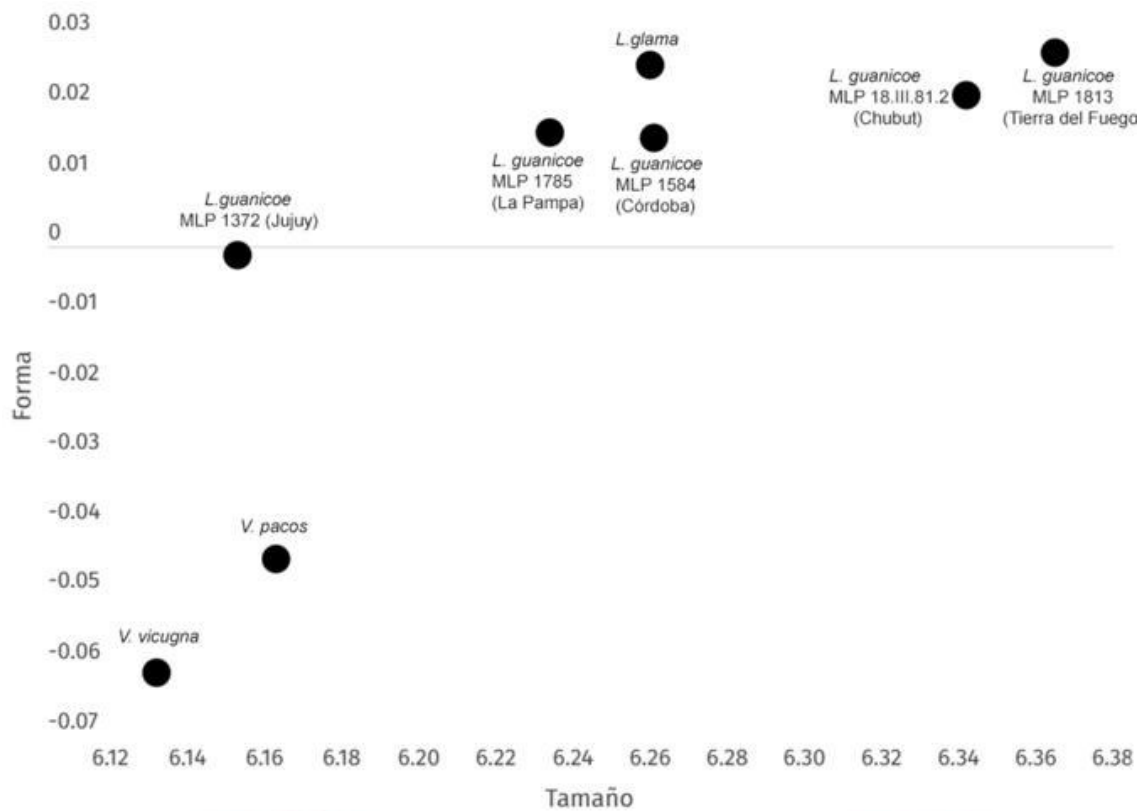
## RELACIÓN TAMAÑO Y FORMA CEREBRAL

El análisis de regresión de la forma en función de tamaño se realizó a nivel familia. En el gráfico de la familia Cervidae (Fig. 12) se observa una asociación entre la variable forma y tamaño. Se puede visualizar que los tamaños más pequeños, cérvidos como *Pudu puda*, *Mazama* y *Ozotoceros bezoarticus* presentan una forma cerebral elongada anteroposteriormente, trapezoidal en vista dorsal, con un aplanamiento dorsoventral marcado en la región de los bulbos olfatorios y un mayor desarrollo de la región del vermis cerebelar. En los especímenes de mayor tamaño, se agrupan *Hippocamelus bisulcus* y *Blastocerus dichotomus* con una forma bien diferente al resto de los cérvidos estudiados presentan una forma cerebral más rectangular-redondeado en vista dorsal y más flexionado hacia ventral, y redondeado lateralmente, con acortamiento del eje anteroposterior y menor desarrollo del vermis cerebelar.



**Figura 12.** Gráfico de regresión de la forma en función del logaritmo del tamaño dentro de los cérvidos. Las variaciones de los endocráneos cerebrales (lateral y dorsal) se realizaron en relación con el modelo 3D del espécimen *Mazama gouazoubira* (MAAM 0123) y representan la variación en forma entre el individuo de menor (izquierda) y mayor (derecha) tamaño.

Para la familia Camelidae (Fig. 13) no se observa una asociación clara entre la variable forma y tamaño. Los especímenes se diferencian de acuerdo con el género antes que al tamaño. El género *Vicugna* es más pequeño que la mayoría de los representantes del género *Lama*, excepto el espécimen de Jujuy. *Vicugna* presenta un mayor desarrollo del vermis cerebelar y lóbulo piriforme rectilíneo. *Lama* presenta un vermis cerebelar con menor desarrollo y lóbulo piriforme convexo hacia ventral.



**Figura 13.** Gráfico de regresión de la forma en función del logaritmo del tamaño dentro de los camélidos. Las variaciones de los endocráneos cerebrales (lateral y dorsal) se realizaron en relación con el modelo 3D del espécimen *Lama guanicoe* (MLP 1785) y representan la variación en forma entre el individuo de menor (izquierda) y mayor (derecha) tamaño.

## TAMAÑO RELATIVO DEL CEREBRO

El volumen del endocráneo en  $\text{mm}^3$  se obtuvo a partir de los endocráneos reconstruidos mediante el programa Avizo. Una vez obtenido el volumen del endocráneo en  $\text{mm}^3$  este se convirtió en masa cerebral observada en gramos mediante la división del volumen por 1.05 (Bertrand y Silcox, 2016; Fontoura et al., 2020). Se calculó la media aritmética o promedio de la masa cerebral observada y la masa corporal extraída de la literatura para cada especie. En todos los casos se utilizaron rangos de masas corporales de individuos machos, excepto en *Hippocamelus bisulcus* que se usaron rangos de masas corporales correspondientes a hembras. En el caso de los camélidos se tomó la masa corporal de los machos debido a que no presentan un marcado dimorfismo en el peso.

En el programa Rstudio, a partir de la masa cerebral observada (volumen endocraneal multiplicado por 1.05) y la masa corporal extraída de la bibliografía (Tabla 3) se obtuvieron los parámetros ordenada al origen ( $a=-1.129832$ ) y pendiente ( $b=0.564954$ ) a partir de una recta de regresión para calcular el EQ para los ungulados sudamericanos (Figura 14). En la Fig. 14 se observa que la masa cerebral y la masa corporal aumentan proporcionalmente.

Fórmula obtenida:

$$\text{EQ ungulados sudamericanos} = \text{masa cerebral observada} / 0.3230(\text{masa corporal})^{0.564954}$$

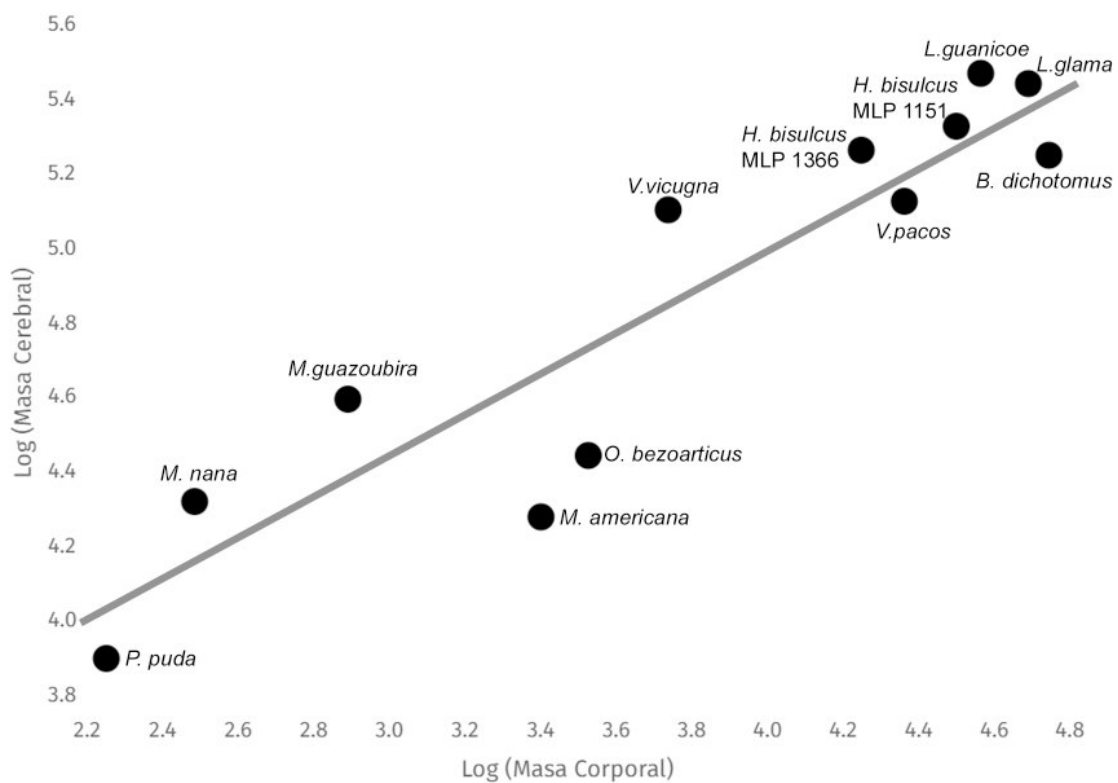


Figura 14. Gráfico bivariado (log) de masa cerebral vs. masa corporal.

Tabla 3. Especímenes, volúmenes endocraneales, masa cerebral y corporal, y coeficientes de encefalización (EQ).

Especie	Volumen del endocráneo (mm <sup>3</sup> )	Masa cerebral observada (gr.)	Masa corporal de acuerdo con la literatura (Kg.)	EQ no cetáceos	EQ ungulados sudamericanos
<i>Lama glama</i> (USNM 278681)	250384	238.46	108.9 <sup>1</sup>	1.0545	1.0529
<i>Lama guanicoe</i> (MLP 1813)	333548	245.57	96 <sup>2</sup>	1.1654	1.1643
<i>Lama guanicoe</i> (MLP 1785)	219191				

<i>Lama guanicoe</i> (MLP 18.III.81.2)	313516				
<i>Lama guanicoe</i> (MLP 1372)	166539				
<i>Lama guanicoe</i> (MLP 1584)	256516				
<i>Vicugna vicugna</i> (MLP 30.XII.02.38)	178802	170.28	42 <sup>3</sup>	1.2842	1.2880
<i>Vicugna pacos</i> (MLP 14.IV.48.6)	182995	174.28	78.45 <sup>4</sup>	0.9261	0.9262
<i>Mazama americana</i> (MCN 2975)	72913.5	74.77	30 <sup>5</sup>	0.6808	0.6839
<i>Mazama americana</i> (USNM 374880)	84111				
<i>Mazama gouazoubira</i> (MAMM 0123)	123689	102.5	18 <sup>6</sup>	1.2427	1.2513
<i>Mazama gouazoubira</i> (MCN 3000)	91634.8				
<i>Mazama nana</i> (MCN 3493)	81625	77.73	12 <sup>7,8</sup>	1.1827	1.1932
<i>Pudu puda</i> (MLP 26.XI.09.1)	53496.5	50.94	9.5 <sup>9</sup>	0.8835	0.8922
<i>Ozotoceros bezoarticus</i> (MAMM 0099)	109307	88.15	34 <sup>10</sup>	0.7483	0.7513
<i>Ozotoceros bezoarticus</i> (MCN 2965)	75825.6				
<i>Hippocamelus bisulcus</i> (MLP 1366)	209441	199.46	70 <sup>11</sup>	1.1298	1.1305
<i>Hippocamelus bisulcus</i> (MLP 1151)	223442	212.80		1.0471	1.0464

<i>Blastocerus dichotomus</i> (MAMM 0160)	232926	197.14	115 <sup>12</sup>	0.8455	0.8440
<i>Blastocerus dichotomus</i> (MCN 3009)	181075				

Fuente: <sup>1</sup>Ormachea et al., 2022; <sup>2</sup>Carmanchahi et al., 2019; <sup>3</sup>Arzamendia et al., 2019; <sup>4</sup>McGregor, 2006; <sup>5</sup>Varela et al., 2010; <sup>6</sup>Zanetti y Duarte, 2012; <sup>7</sup>Varela, 2019; <sup>8</sup>Abril et al., 2010; <sup>9</sup>Ballari et al., 2019; <sup>10</sup>Merino et al., 2019; <sup>11</sup>Pastore y Aprile, 2019; <sup>12</sup> Pereira et al., 2019.

Se cálculo el EQ para los no cetáceos utilizando la fórmula propuesta por Orliac et al., (2023) y el EQ para los ungulados sudamericano mediante la fórmula aquí propuesta. Se observó que la pendiente de este último es mayor que para EQ de no cetáceos mientras que la ordenada al origen tiene un valor similar. Ambos EQ dieron valores similares (Ver Discusión). Dentro de los camélidos, el EQ de *V. pacos* es el único que se encuentra por debajo de uno indicando que el tamaño cerebral es menor al esperado para su masa corporal (Tabla 3). En cuanto a los cérvidos, *M. gouazoubira*, *M. nana* y *H. bisulcus* presentan un EQ mayor a uno indicando que el tamaño del cerebro es mayor que el esperado para su tamaño corporal. Dentro de nuestra muestra de ungulados sudamericanos, *V. vicugna* es quien presenta el EQ más alto y *M. americana* el más bajo.

## 5. DISCUSIÓN

Como es esperable para especies estrechamente relacionadas filogenéticamente, los endocráneos analizados presentan una morfología general similar dentro de las familias Camelidae y Cervidae, aunque el análisis de morfometría geométrica permitió detectar algunas diferencias sutiles en forma. En particular, se pudo observar que, dentro de los cérvidos, el principal eje de variación en forma diferencia a *Blastocerus dichotomus* del resto de las especies, caracterizándose por una fisura rinal profunda, la región anterolateral del neocórtex ensanchada, lóbulo piriforme proyectado hacia anterior, una forma endocraneal rectangular en vista dorsal, bulbos olfatorios y pedúnculos prominentes hacia anterior, y vermis ensanchado.

En el extremo opuesto de este eje principal se encuentran especímenes de *Ozotoceros bezoarticus* y *Mazama americana* cuyo endocráneo presenta una fisura rinal poco profunda, la región anterior del neocórtex angosta, lóbulo piriforme no proyectado hacia anterior, forma trapezoidal, bulbos olfatorios con pedúnculos menos prominentes hacia anterior y vermis angosto. El segundo eje de variación diferencia claramente a *Hippocamelus*, que exhibe una forma más redondeada tanto dorsal como lateralmente, acortada anteroposteriormente y alta, una fisura rinal rectilínea y un vermis menos desarrollado, mientras que *Mazama americana*, ubicada en el extremo positivo de este eje, presenta una forma trapezoidal en vista dorsal, una fisura rinal cóncava hacia ventral y un vermis bien desarrollado. El análisis de regresión de la forma sobre el tamaño mostró una tendencia alométrica en el endocráneo de los cérvidos, coincidiendo con análisis previos sobre la alometría craneal (Merino et al., 2005) y endocraneal (Fontoura et al., 2020). Sin embargo, en este trabajo se encontró que los cambios en forma descritos por el primer PC no coinciden con la tendencia alométrica en el endocráneo de los cérvidos, con *Ozotoceros* e *Hippocamelus* en el extremo positivo de tamaño y forma, sugiriendo que otros factores son relevantes en la estructuración de los ejes de mayor variación en forma.

Por otro lado, los endocráneos de los camélidos mostraron variación principalmente en la forma en la región del neocórtex. El análisis morfométrico permitió diferenciar a lo largo del primer eje de mayor variación a los géneros *Lama* y *Vicugna*, este último se caracteriza por endocráneos con un angostamiento anterior en vista dorsal, región frontal poco pronunciada en vista lateral y una región del vermis cerebelar prominente. Es interesante notar que el espécimen *Lama guanicoe* procedente de Jujuy se diferencia a lo largo de ambos componentes con respecto al resto de los especímenes del género *Lama*, los cuales se agrupan a lo largo del extremo positivo del primer eje. Esta diferencia podría atribuirse a que el espécimen de *Lama guanicoe* de Jujuy corresponda a la subespecie *Lama guanicoe voglii* (González et al., 2006), mientras que el resto de los representantes del género estudiados en esta tesis pertenecerían a la subespecie *Lama guanicoe guanicoe*. Aunque estudios moleculares agrupan a *L. g. voglii* junto con *L. g. guanicoe*, se ha remarcado la necesidad de realizar una revisión más exhaustiva de la biogeografía para explicar las diferencias entre subespecies (González et al., 2006). Por otro lado, los resultados del análisis de forma del endocráneo no muestran diferencias marcadas entre las especies domesticadas y silvestres, coincidiendo con lo planteado por otros autores para la variación en la forma craneal, lo que contrasta con lo observado en otras especies de artiodáctilos (Balcarcel et al., 2021). En particular, a partir de lo observado en las

reconstrucciones de los endocráneos de los camélidos (Fig. 7) coincidimos con lo expuesto por Balcarcel et al. (2021) a partir de la morfología craneal en que las especies domésticas (llama y alpaca) presentan un cerebro más aplanado dorsoventralmente en relación con las especies silvestres (guanaco y vicuña), aunque este aplanamiento se observa solo en el espécimen de *L. glama* (llama) analizado aquí. En los camélidos, a diferencia de los cérvidos, no se observó una asociación entre el tamaño y la forma del endocráneo entre especies, sino que se ve una clara diferenciación de la forma entre géneros. Asimismo, dentro de la especie *L. guanicoe*, para la cual se estudió más de un espécimen, se observó que la variación en el tamaño del endocráneo se asocia a la variación geográfica, con los individuos del Noroeste Argentino presentando tamaños cerebrales pequeños respecto a los individuos de la Patagonia. Este patrón se ha observado para el tamaño corporal de guanaco y ha sido reportado por estudios realizados en material postcraneal (Gasco y Cardillo, 2014).

En cuanto al otro tema abordado en esta tesis, sobre la relación alométrica entre el tamaño del cerebro y la masa corporal, se observó que el modelo estimado para las especies sudamericanas presenta un valor similar al calculado por Orliac et al. (2023) para Artiodactyla no cetáceos (con pendientes de 0.5649 y 0.5603, respectivamente). En los cérvidos la tendencia general es similar a la obtenida previamente a partir de las ecuaciones de Jerison (1973) y Eisenberg (1981), con las especies de cérvidos más pequeñas presentando EQ más elevados que las especies de mayor tamaño (Fontoura et al., 2020). De forma similar, se ha planteado que las especies de mayor tamaño presentan cajas craneales proporcionalmente más pequeñas y hocicos más cortos que las especies de menor tamaño corporal (Merino et al., 2005). Aunque el estudio de Merino et al., (2005) no estima el EQ, concluye que las especies de cérvidos sudamericanas más grandes presentarían una menor encefalización. Sin embargo, *Pudu puda* e *Hippocamelus bisulcus*, dos especies incluidas aquí y cuyo EQ no habían sido analizado previamente, se desvían de ese patrón. En particular, *Pudu puda*, de menor tamaño corporal que *Mazama*, presenta un EQ bajo, similar a *Blastocerus dichotomus*, la especie más grande analizada en este trabajo. Mientras que la especie *Hippocamelus bisulcus*, presenta un EQ alto como las especies de *Mazama* de menor tamaño. Tanto *Pudu puda* como *Hippocamelus bisulcus* son especies endémicas de la Patagonia argentina y chilena, y las únicas que muestran una distribución austral. En este sentido, se pueden considerar factores ecológicos particulares que podrían influir en los índices de encefalización observados. En el caso de *Hippocamelus bisulcus* la dieta y el hábitat son los dos posibles factores a considerar ya que esta especie incluye frutos

en su alimentación, los cuales tienen un mayor aporte calórico y no son de fácil acceso, por lo tanto deben ser buscados, además al ser una especie que habita en las alturas del bosque andino patagónico no presenta disponibilidad de alimento en el mismo lugar durante todo el año entonces debe que migrar a ambientes de menor altura con disponibilidad de recursos (Merino et al., 2005; Pastore y Aprile, 2019; Merino et al., 2019; Pereira et al., 2019.; Lefebvre, 2012). Por otro lado, *Pudu puda*, especie que también habita el bosque andino patagónico tiene menos predadores que los cérvidos con tamaños similares como los del género *Mazama*, lo que podría asociarse a una mayor encefalización de esta última especie, la cual habita ambientes de selva húmeda con abundancia de predadores (Shultz y Dunbar, 2005; Varela et al., 2010; Ballari et al., 2019; Varela, 2019; Juliá et al., 2019; Balcarcel et al., 2021, Lefebvre, 2012). El género *Mazama* fue el único espécimen de nuestra muestra evaluado por Shultz y Dunbar (2005) en su trabajo sobre factores que predicen el tamaño cerebral relativo en los ungulados. Estos autores determinaron que los factores sociabilidad, sistema social y hábitat predicen el tamaño cerebral relativo, y concluyeron que las especies que viven en grupos, monógamas y que habitan en ambientes cerrados presentan cerebros de mayor tamaño. Si bien el EQ calculado para *Mazama* podría asociarse al factor hábitat (predadores) como proponen estos autores, es necesario ampliar los análisis para incluir especies de cérvidos y camélidos sudamericanos que están ausentes de dicho estudio.

En los camélidos, el análisis de los EQ indicó una menor encefalización en las especies domésticas (*Vicugna pacos* y *Lama glama*) respecto a las silvestres, tanto cuando se empleó la fórmula de artiodáctilos no cetáceos propuesta por Orliac et al. (2022), como la fórmula presentada aquí basada exclusivamente en las especies sudamericanas (Tabla 3). *V. pacos* presenta un  $EQ < 1$ , es decir un cerebro de menor tamaño que el esperado para su masa corporal, este resultado coincide en parte con la propuesta de Balcarcel et al. (2021), quien postuló que las especies domésticas presentan una reducción del tamaño cerebral en relación con la masa corporal. Por otro lado, las estimaciones del EQ de las dos especies domesticadas realizadas a partir de los modelos de regresión para artiodáctilos no cetáceos y las especies sudamericanas difieren de las obtenidas por Orliac y Gilissen (2012), quienes calcularon el EQ con la ecuación de Eisenberg (1981; *V. pacos*  $EQ=1.01$  y *L. glama*  $EQ=0.99$ ). Sin embargo, se mantiene la tendencia observada en este trabajo de una menor encefalización de las especies domésticas respecto a las silvestres.

El EQ y el tamaño relativo del cerebro son las medidas más utilizadas en biología comparada para explicar el aumento o disminución del tamaño cerebral y qué patrones o tipos de selección explican estos cambios (Smaers et al., 2021) . Sin embargo, autores como Smaers et al. (2021) plantean que estas medidas arrojan inferencias erróneas sobre qué taxones aumentaron o disminuyeron el tamaño del cerebro y que no son un reflejo de las capacidades cognitivas de las especies. En este sentido, sugieren que la forma más precisa de estudiar la evolución de la cognición es mediante comparaciones entre regiones cerebrales o a través de características neuroanatómicas. Sin embargo, como indican López-Torrez et al. (2024) dicho enfoque es limitado cuando se trata de fósiles ya que solo se pueden aislar determinadas regiones cerebrales en los endocráneos y no sería posible el análisis comparativo. Por lo tanto, el análisis del tamaño, tanto absoluto como relativo, y la forma de los endocráneos en especies actuales constituye una alternativa fundamental para realizar estudios comparativos con especímenes fósiles.

En resumen, este trabajo constituye un aporte a la conformación de bases de datos endocraneales de especies de artiodáctilos actuales que podrán emplearse en análisis comparativos integrando especímenes fósiles. Se destaca la incorporación de endocráneos virtuales de camélidos sudamericanos, y las reconstrucciones endocraneales para dos especies de cérvidos no analizadas previamente. En nuestros análisis de la forma endocraneal logramos diferenciar el endocráneo de *Hippocamelus*, respecto al resto de los cérvidos estudiados por características distintivas como la forma redondeada en vista dorsal y lateral, acortamiento anteroposterior, fisura rinal rectilínea y poco desarrollo del vermis. Por otro lado, logramos diferenciar a los géneros *Lama* y *Vicugna*, en base a la forma anterior del endocráneo, del lóbulo piriforme y tamaño del vermis. También se analizó la alometría entre la masa cerebral y corporal, y se obtuvo una fórmula para calcular el índice de encefalización de los ungulados sudamericanos, el cual es aplicable al estudio de especies fósiles dentro del clado. A futuro, es necesaria la reconstrucción de un número mayor de especímenes, particularmente sumando juveniles y hembras, para poder realizar análisis sobre la ontogenia y el dimorfismo sexual en cérvidos y camélidos actuales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abril, V. V., Vogliotti, A. , Varela, D. M., Duarte, J. M. B. y Cartes, J. L. (2010). Brazilian dwarf brocket deer *Mazama nana* (Hensel 1872) en J.M.B Duarte y S. Gonzales (Eds.). *Neotropical cervidology: neotropical cervidology biology and medicine of Latin American deer (160-165)*.IUCN.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. y Slice, D. E.(2013). A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix* 24:7–14.
- Adams, D. C. y Otarola-Castillo, E. (2012). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 1.0. Retrieved from <http://cran.rproject.org/web/packages/geomorph/index.html>.
- Ahrens, H. E. (2014). Morphometric study of phylogenetic and ecologic signals in procyonid (Mammalia: Carnivora) endocasts. *The Anatomical Record*, 297(12), 2318-2330.
- Aristide, L., dos Reis, S. F., Machado, A. C., Lima, I., Lopes, R. T. y Perez, S. I. (2016). Brain shape convergence in the adaptive radiation of New World monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(8), 2158-2163.
- Arzamendia, Y., Acebes, P., Baldo, J. L., Rojo, V. y Segovia, J. M. (2019). *Vicugna vicugna* en SAyDS–SAREM (Eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>.
- Balcarcel, A. M., Sánchez-Villagra, M. R., Segura, V. y Evin, A. (2021). Singular patterns of skull shape and brain size change in the domestication of South American camelids. *Journal of Mammalogy*, 102(1), 220-235.
- Ballari, S. A., Pastore, H. y Varela, D. (2019). *Pudu puda* en SAyDS SAREM (Eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de mamíferos de Argentina*. <http://doi.org/10.31687/SaremLR.19.214>
- Barbeito-Andrés J., Bernal V. y González P. N. (2016). Morphological asymmetries of mouse brain assessed by geometric morphometrics analysis of MRI data. *Magnetic Resonance Imaging*. doi: 10.1016/j.mri.2016.04.006

- Benson-Amram, S., Dantzer, B., Stricker, G., Swanson, E. M. y Holekamp, K. E. (2016). Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 113(9):2532–2537.
- Bertrand, O. C., San Martín-Flores, G. y Silcox, M. T. (2019). Endocranial shape variation in the squirrel-related clade and their fossil relatives using 3D geometric morphometrics: Contributions of locomotion and phylogeny to brain shape. *Journal of Zoology*, 308, 197–211. <https://doi.org/10.1111/jzo.12665>
- Bertrand, O. C. y Silcox, M. T. (2016). First virtual endocasts of a fossil rodent: *Ischyromys typus* (Ischyromyidae, Oligocene) and brain evolution in rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(3), e1095762.
- Breathnach, A.S. (1955). Observations on endocranial casts of recent and fossil cetaceans. *Journal of Anatomy*. 89: 532-546
- Bruner, E. (2018). The Brain, the Braincase, and the Morphospace en *Digital Endocasts: From Skulls to Brains* (pp.93-114). Tokio, Japan: Edición Springer. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-56582-6\\_7](https://doi.org/10.1007/978-4-431-56582-6_7)
- Burger, J. R., George Jr, M. A., Leadbetter, C. y Shaikh, F. (2019). The allometry of brain size in mammals. *Journal of Mammalogy*, 100(2), 276-283.
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L. y Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there?. *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1-14.
- Carmanchahi, Pablo D., Panebianco, A., Leggieri, L., Barri, F., Marozzi, A., Flores, C., Moreno, P., Schroeder, N., Cepeda, C., Oliva, G., Kin, M. S., Gregorio, P., Ovejero, R., Acebes, P., Schneider, C. F., Pedrana, J. y Taraborelli, P. (2019). *Lama guanicoe* en SAyDS–SAREM (Eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>
- Cassini G.H., Muñoz N. A. y Merino M.L. (2016). Evolutionary History of South American Artiodactyla. *Historia Evolutiva y paleobiogeografica de los vertebrados de América del sur*. 6(1):311-322

- Curran, S. C. (2012). Expanding ecomorphological methods: geometric morphometric analysis of Cervidae post-crania. *Journal of Archaeological Science*, 39(4), 1172-1182.
- Danilo, L., Remy, J., Vianey-Liaud, M., Mérigeaud, S. y Lihoreau, F. (2015). Intraspecific Variation of Endocranial Structures in Extant Equus: A Prelude to Endocranial Studies in Fossil Equoids: Endocranial Intraspecific Variation in *Equus*. *Journal of Mammalian Evolution*, 22, 561-582.
- Davis, C.V., Rindel, D.D. y Paunero, R.S. (2021). Patrones de procesamiento antrópico de camélidos durante la transición pleistoceno-holoceno en cueva túnel, meseta central de Santa Cruz, Argentina. *Chungara Revista de Antropología Chilena*.53(4), pp 613-631.
- Del Alcázar Orosco O. M. (2014). *Estudio morfológico y morfométrico de un fósil de camélido (Cetartiodactyla: camelidae) en la formación Ocucaje (Ica, Perú)*. [Tesis de licenciatura no publicada]. Universidad Nacional Mayor de San Marcos
- Dozo, M. T. y Martínez, G. (2015). First digital cranial endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): implications for endemic South American ungulates brain evolution. *Journal of Mammalian Evolution*, 23(1), 1-16.
- Dozo, M.T. (2009). Paleoneurología de Mamíferos de la Edad Santacrucense en *Estado actual de las investigaciones realizadas sobre patrimonio cultural en Santa Cruz* (pp.93-102). Río Gallegos, Santa Cruz. Edición Patrimonio Cultural de la Provincia de Santa Cruz.
- Dozo, M. T. (2005). Paleoneurología de mamíferos del Cenozoico de Argentina: moldes endocraneanos y una aproximación a la neuroevolución. *Ameghiniana* 42 (4)
- Dumoncel, J., Subsol, G., Durrleman, S., Bertrand, A., de Jager, E., Oettlé, A. C., Lockhart, Z., Suleman, F.E. y Beaudet, A. (2021). Are endocasts reliable proxies for brains? A 3D quantitative comparison of the extant human brain and endocast. *Journal of Anatomy*, 238(2), 480-488.
- Dunbar, R. I. y Shultz S. (2007). Evolution in the social brain. *Science* 317:1344–1347.
- Eisenberg, J. F. (1981). *The mammalian radiations: An analysis of trends in evolution, adaptations and behavior*. The University Chicago Press.

- Fernández Villoldo, J. A., Verzi, D. H., Lopes, R. T., Dos Reis, S. F. y Perez, S. I. (2023). Brain size and shape diversification in a highly diverse South American clade of rodents (Echimyidae): a geometric morphometric and comparative phylogenetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 140(2), 277–295. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad071>.
- Fontoura, E., Ferreira, J. D., Bubadué, J., Ribeiro, A. M. y Kerber, L. (2020). Virtual brain endocast of *Antifer* (Mammalia: Cervidae), an extinct large cervid from South America. *Journal of Morphology*, 281(10), 1223–1240. <https://doi.org/10.1002/jmor.21243>.
- Forasiepi, A. M., MacPhee, R. D., Del Pino, S. H., Schmidt, G. I., Amson, E. y Grohé, C. (2016). Exceptional skull of Huayqueriana (Mammalia, Litopterna, Macraucheniidae) from the late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2016(404), 1-76.
- Garrod, A.H. (1880). On the brain and other parts of the *Hippopotamus* (*H. amphibius*). *The Transactions of the Zoological Society of London* 11:11-17
- Gasco, A. y Cardillo, M. (Septiembre de 2014). *Caracterización morfométrica de la categoría “guanaco andino”(Lama guanicoe) en el Centro-Oeste Argentino. Un estudio actual osteométrico como base para análisis zooarqueológicos*. [Resumen de congreso pp. 63-64]. 12th International Conference of the International Council for Archaeozoology, FFyH, Universidad Nacional de Córdoba.
- González, B. A., Palma, R. E., Zapata, B. y Marín, J. C. (2006). Taxonomic and biogeographical status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). *Mammal Review*, 36(2), 157-178.
- Gunz, P. y Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix* 24:103–109.
- Hassanin, A., Delsuc, F., Ropiquet, A., Hammer, C., Van Vuuren, B. J., Matthee, C., Ruiz-Garcia, Catzeflis, F., Areskoug, V., M., Nguyen, T.T. y Couloux, A. (2012). Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a

- comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *Comptes rendus biologiques*, 335(1), 32-50.
- Heckeberg, N. S. (2020). The systematics of the Cervidae: a total evidence approach. *PeerJ*, 8, e8114.
- Hernández A., Arias M.F. y Mondini M. (2021). Los camélidos del Holoceno Tardío en los Valles Altos de Catamarca. Múltiples líneas de evidencia y el aporte de la morfometría geométrica para determinar su diversidad taxonómica. *Mundo de Antes* 15(2): 235-272
- Hernández A. y L'Heureux L. (2019). Lineamientos metodológicos para la aplicación de técnicas de morfometría geométrica en el estudio de los camélidos sudamericanos. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano* 7 (2): 126-134.
- Jerison, H.J. (1973). *Evolution of brain and Intelligence*. Academic Press
- Jerison H.J (1970). Brain evolution: new light on old principles. *Science* 170:1224-1225
- Juliá, J. P., Varela, D., Periago, M. E., Cirignoli, S., Muzzachiodi, N., Camino, M., Barri, F., Lezzi, M. E., de Bustos, S. (2019). *Mazama gouazoubira* en SAyDS–SAREM (eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>
- Kishore, A., Pal, B. y Sarkar, P. (2024). Camelids for Sustainability: A Socio-Economic Perspective. *Asian Journal of Environment & Ecology*, 23(1), 53-72.
- Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development genes and evolution*, 226(3), 113-137.
- Klingenberg, C. P. (2013). Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix*, 24(1), 15.
- Kruska, D. (1988). Effects of domestication on brain structure and behavior in mammals. *Human Evolution*, 3, 473-485.
- Lefebvre, L. (2012). Primate encephalization. *Progress in brain research*, 195, 393-412.

- López-Torres, S., Bertrand, O. C., Fostowicz-Frelik, Ł., Lang, M. M., Law, C. J., San Martín-Flores, G., Schillaci, M.A. y Silcox, M. T. (2024). The allometry of brain size in Euarchontoglires: clade-specific patterns and their impact on encephalization quotients. *Journal of Mammalogy*, gya084.
- Marino, L., Uhen, M. D., Pyenson, N. D. y Frohlich, B. (2003). Reconstructing cetacean brain evolution using computed tomography. *The Anatomical Record Part B: The New Anatomist: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 272(1), 107-117.
- McGregor, B. A. (2006). Production, attributes and relative value of alpaca fleeces in southern Australia and implications for industry development. *Small Ruminant Research*, 61(2-3), 93-111.
- Menegaz, A.N, Goin, F.J. y Ortiz Jaureguizar, E. (1989). Análisis morfológico y morfométrico multivariado de los representantes fósiles y vivientes del género *Lama* (Artiodactyla, Camelidae). sus implicancias sistemáticas, biogeográficas, ecológicas y biocronológicas. *Ameghiniana* 26 (3-4): 153-172.
- Merino, M.L., Cirignoli, S., Perez Carusi, L., Varela, D., Kin, M. S., Pautasso, A., Demaría, M., Beade, M. S. y Uhart, M. (2019). *Ozotoceros bezoarticus* en SAyDS–SAREM (Eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>.
- Merino, M. L., Milne, N. y Vizcaíno, S. F. (2005). A cranial morphometric study of deer (Mammalia, Cervidae) from Argentina using three-dimensional landmarks. *Acta Theriologica* 50, 91–108.
- Minervini, S., Accogli, G., Pirone, A., Graic, J.M., Cozzi, B. y Desantis, S. (2016). Brain Mass and Encephalization Quotients in the Domestic Industrial Pig (*Sus scrofa*). *PLoS ONE* 11(6): e0157378. doi:10.1371/journal.pone.0157378
- Mitteroecker, P. y Gunz, P. (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary biology*, 36, 235-247.

- Montero R. y Autino A. G. (2018). *Sistemática y filogenia de los vertebrados: con énfasis en la fauna Argentina*. San Miguel de Tucumán, Argentina. Editorial independiente.
- Montgelard, C., Catzeflis, F. M., y Douzery, E. (1997). Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 14(5), 550-559.
- Neubauer, S. (2014). Endocasts: possibilities and limitations for the interpretation of human brain evolution. *Brain, behavior and evolution*, 84(2), 117-134.
- Ogihara, N., Amano, H., Kikuchi, T., Morita, Y., Suzuki, H., y Kondo, O. (2018). Digital reconstruction of Neanderthal and early Homo sapiens endocasts. *Digital Endocasts: From skulls to brains*. Tokio: Edición Springer
- Orliac, M. J., Mougouss, J., Balcarcel, A. y Gilissen, E. (2023). Paleoneurology of Artiodactyla, an Overview of the Evolution of the Artiodactyl Brain. *Paleoneurology of Amniotes: New Directions in the Study of Fossil Endocasts*. Switzerland: Edición Springer
- Orliac, M.J. y Gilissen, E. (2012). Virtual endocranial cast of earliest Eocene *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) and morphological diversity of early artiodactyl brains. *Proceedings of the Royal Society* 279:3670-3677
- Ormachea, E., Jahuirra, F., Calsin, B., Olarte, U., Tapia, M., Olivera, L., Zanabria, V. y Ormachea, B. (2022). Estudio morfométrico y ecuaciones de predicción del peso corporal en llamas (*Lama glama*) Ch'aku y Q'ara. *International Journal of Morphology*, 40(5), 1247-1252
- Palombo, M. R., Kohler, M., Sola, S. M. y Giovinazzo, C. (2008). Brain versus body mass in endemic ruminant artiodactyls: a case studied of *Myotragus balearicus* and smallest *Candiacervus* species from Mediterranean Islands. *Quaternary International*, 182(1), 160-183.
- Pastore, H. y Aprile, G. (2019). *Hippocamelus bisulcus* en SAyDS–SAREM (Eds.). *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>.

- Pereira, J.A., Varela, D., Aprile, G., Cirignoli, S., Orozco, M. M., Lartigau, B., De Angelo, C. y Giraudo, A. R. (2019). *Blastocerus dichotomus* en SAyDS–SAREM (Eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>.
- Profico, A., Buzi, C., Castiglione, S., Melchionna, M., Piras, P., Veneziano, A. y Raia, P. (2021). Arothron: An R package for geometric morphometric methods and virtual anthropology application. *American Journal of Physical Anthropology*, 176 (8)144-151.
- Profico, A., Schlager, S., Valoriani, V., Buzi, C., Melchionna, M., Veneziano, A., Raia, P., Moggi-Cecchi, J y Manzi, G. (2018). Reproducing the internal and external anatomy of fossil bones: Two new automatic digital tools. *American Journal of Physical Anthropology*, 166(4), 979– 986.
- Radinsky, L. (1981). Brain Evolution in Extinct South American Ungulates. *Brain Behavior and Evolution*. 18 pp 169-187
- Radinsky, L. (1978). Evolution of Brain Size in Carnivores and Ungulates. *The American Naturalist*. 112(187).
- Repérant, J. (1970). Moulages endocrâniens de tylopodes fossiles. *Annals of Paléontology*. 56:111-145.
- Rolfe, S., Pieper, S., Porto, A., Diamond, K., Winchester, J., Shan, S., Kirveslahti, H., Boyer, D., Summers, A. y Murat Maga, A. M. (2021). SlicerMorph: An open and extensible platform to retrieve, visualize and analyse 3D morphology. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1816-1825.
- Rose, K. D. (1996). On the origin of the order Artiodactyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(4), 1705-1709.
- Saikali, S., Meurice, P., Sauleau, P., Eliat, P. A., Bellaud, P., Randuineau, G., Vérin, M. y Malbert, C. H. (2010). A three-dimensional digital segmented and deformable brain atlas of the domestic pig. *Journal of neuroscience methods*, 192(1), 102-109.

- Sánchez Garduño, F. y Gutiérrez Sánchez, J. L. (2020). La alometría, una ley de potencias ubicua en la estructura de los seres vivos. *Inter disciplina*, 8(20), 11-22.
- Saraiva, J. C. D. R. (2017). *Macroscópia sado encéfalo de catetos (Pecari tajacu, Linnaeus, 1758)*. [Tesis de doctorado no publicada]. Universidade Federal Rural Do Semi-Arido Pró-Reitoria De Pesquisa
- Schlager, S. (2017). Morpho and Rvcg—shape analysis in R: R-packages for geometric morphometrics, shape analysis and surface manipulations en *Statistical shape and deformation analysis* (pp. 217-256). Academic Press.
- Shultz, S. y Dunbar, R.I.M. (2005). Both social and ecological factors predict ungulate brain size. *Proceedings of the Royal Society*. 273, 207–215 doi:10.1098/rspb.2005.3283.
- Smaers, J.B., Rothman, R.S., Hudson, D.R., Balanoff, A.M., Dechmann, D.K., de Vries, D., Dunn, J.C., Fleagle, J.G., Gilbert, C.C., Goswami, A., Iwaniuk, A.N., Jungers, W.L., Kernet, M., Ksepka, D.T. Manger P.R., Mongle, C.S., Rohlf, F.J., Smith, N.A., Soligo, C., Weisbecker, V. y Safi, K. (2021). The evolution of mammalian brain size. *Science Advances*. 7: eabe2101.
- Smaers, J.B., Mongle, C.S, Safi K. y Dechmann D.K. (2019). Allometry, evolution, and development of neocortex size in mammals. *Progress in Brain Research*. 250, 83–107.
- Sol, D., Bacher, S., Reader, S. M. y Lefebvre, L. (2008). Brain size predicts the success of mammal species introduced into novel environments. *The American Naturalist* 172(Suppl. 1):S63–S71.
- Springer, M. S., Stanhope, M. J., Madsen, O. y de Jong, W. W. (2004). Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends in ecology & evolution*, 19(8), 430-438.
- Thierry, G. y Ducrocq, S. (2015). Endocasts and brain evolution in Anthracotheriidae (Artiodactyla, Hippopotamoidea). *Journal of Anatomy*, 227(3), 277-285.
- Triarhou, L. C. (2017). The comparative neurology of neocortical gyration and the quest for functional specialization. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 11, 96.

- Varela, D. (2019). *Mazama nana* en SAyDS–SAREM (Eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>.
- Varela, D. M., Trovati, R. G., Guzmán, K. R., Rossi, R. V., Duarte, J. M. B. y Duarte, J. (2010). Red brocket deer *Mazama americana* (Erxleben 1777). *Neotropical Cervidology*, 151-159.
- Weber, G. W. (2015). Virtual Anthropology. *American Journal of Physical Anthropology*. 156: 22-42.
- Wheeler, J. C. (1995). South American camelids-past, present and future. *Biological Journal of the Linnean Society*, 52, 271–295.
- Wilson, D. E. y Reeder, D. M. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (Vol. 1)*. Hopkins University Press
- Wu, H., Guang, X., Al-Fageeh, M. B., Cao, J., Pan, S., Zhou, H., Zhang, L., Abutarboush, M., Xing, I., Xie, Z., Alshanteeti, A., Zhang, Y., ... y Wang, J. (2014). Camelid genomes reveal evolution and adaptation to desert environments. *Nature communications*, 5(1), 5188
- Zanetti, E. D. S. y Duarte, J. M. B. (2012). Comparison of three protocols for superovulation of brown brocket deer (*Mazama gouazoubira*). *Zoo Biology*, 31(6), 642-655.