



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



ESTUDIOS CORRELATIVOS PALEO-NEONEUROLOGICOS EN
EDENTADOS XENARTROS (MAMMALIA, EDENTATA, XENARTHRA):

NEUROEVOLUCION



Por:
MARIA TERESA DOZO



TOMO I



Trabajo de Tesis para optar al título de:

- Doctor en Ciencias Naturales -



Director de Tesis: Dr. Rosendo PASCUAL



-1989-





IN MEMORIAM



JUAN CARLOS QUIROGA



(1951-1988)



A mi esposo y a mi madre



INDICE

TOMO I

I. INTRODUCCION	5
A. BREVE SINTESIS HISTORICA Y OBJETO DE LA PALEONEUROLOGIA	5
B. LOS EDENTADOS DE AMERICA DEL SUR: FILOGENIA, DISTRIBUCION CRONOLOGICA Y SISTEMATICA	9
C. ANTECEDENTES DE ESTUDIOS PALEONEUROLOGICOS Y NEONEUROLOGICOS EN EDENTADOS XENARTROS	23
D. MATERIAL DE ESTUDIO: LIMITACIONES	25
E. OBJETIVOS, FINALIDADES Y ESTRUCTURACION DEL TRABAJO	27
II. MATERIAL Y METODOS	36
A. CLASIFICACION DE LOS ESPECIMENES EN ESTUDIO	36
B. TECNICAS Y PROCEDIMIENTOS	52
1. PREPARACION DE MOLDES ENDOCRANEANOS NATURALES	52
2. CONFECCION DE MOLDES ENDOCRANEANOS ARTIFICIALES	52
3. TECNICA DE INYECCION DE PLASTICO PARA LA OBTENCION DE MOLDES DE CORROSION DEL RIEGO SANGUINEO CEFALICO	53
C. ESTUDIO CUALITATIVO	56
D. ESTUDIO CUANTITATIVO	59
1. TAMAÑO CEREBRAL RELATIVO	59
2. OBTENCIONES DEL TAMAÑO DEL CUERPO Y TAMAÑO DEL ENCEFALO EN XENARTROS. CONSTRUCCION DE UN MODELO NEONTOLOGICO CUANTITATIVO	65

III. ESTUDIO DEL MATERIAL	72
A. ESTUDIO CUALITATIVO	72
1. PARTE NEONEUROLOGICA	72
a. DESCRIPCION DE ENCEFALOS DE LOS TAXONES ELEGIDOS DE XENARTROS ACTUALES	72
b. DESCRIPCION DE MOLDES ENDOCRANEANOS ARTIFICIALES DE LOS TAXONES ELEGIDOS DE XENARTROS ACTUALES	90
c. RELACIONES CRANEO-ENCEFALICAS EN XENARTROS. ESTUDIO MORFOLOGICO COMPARADO ENTRE MOLDES ENDOCRANEANOS Y ENCEFALOS	118
d. LOCALIZACION DE AREAS NEOCORTICALES FUNCIONALES EN ENCEFALOS DE DISTINTOS TAXONES DE XENARTROS ACTUALES .	121
2. PARTE PALEONEUROLOGICA	127
a. INTERPRETACION MORFOLOGICA DE MOLDES ENDOCRANEANOS DE DISTINTOS TAXONES DE XENARTROS FOSILES	127
B. ESTUDIO CUANTITATIVO	183
1. RELACION TAMAÑO DEL CUERPO-TAMAÑO DEL ENCEFALO EN XENARTROS ACTUALES	183
2. TAMAÑO CEREBRAL RELATIVO. ENCEFALIZACION. APLICACION DEL MODELO NEONTOLOGICO CUANTITATIVO EN XENARTROS FOSILES Y ACTUALES	183
IV. DISCUSION	186
A. ANALISIS CUALITATIVO	186
1. DEFINICION DE MODELOS NEUROMORFOLOGICOS EN XENARTROS .	186

2.INTERPRETACION DE LAS AREAS NEOCORTICALES FUNCIONALES EN XENARTROS EXTINGUIDOS. COMPARACIONES ENTRE GRUPOS COETANEOS Y DIACRONICOS	199
B.ANALISIS CUANTITATIVO	211
1.MODELO NEONTOLOGICO CUANTITATIVO	211
2.NIVELES DE ENCEFALIZACION EN XENARTROS ACTUALES Y FOSILES	214
C.MODELO DE EVOLUCION NEUROLOGICA DE LOS EDENTADOS XENARTROS Y SU COMPARACION CON LOS MODELOS DE EVOLUCION NEUROLOGICA DE OTRAS LINEAS DE MAMIFEROS	219
D.IMPLICANCIAS DE LOS ESTUDIOS NEUROLOGICOS EN LA SISTEMATICA Y FILOGENIA DE LOS EDENTADOS XENARTROS.	223
V.CONCLUSIONES	226
BIBLIOGRAFIA CITADA	230
RESUMEN	249
AGRADECIMIENTOS	257

TOMO II

LAMINAS	261
ABREVIATURAS	276
TABLAS	368

I.INTRODUCCION

A.BREVE SINTESIS HISTORICA Y OBJETO DE LA PALEONEUROLOGIA.

Dentro de la Paleontología se ha desarrollado una disciplina, la Paleoneurología que, a través del estudio de moldes endocraneanos, infiere la morfología del cerebro de vertebrados fósiles con el objeto de definir modelos de evolución neurológica. Esta disciplina ha alcanzado un notable desarrollo en el estudio de moldes endocraneanos de mamíferos por las particulares características que presenta el encéfalo de este grupo de vertebrados. Aquél se encuentra en estrecho contacto con la superficie endocraneana, de tal manera que ésta preserva el negativo o molde del mismo.

Según datos recopilados por Edinger (1975), la Paleoneurología se inicia en el año 1804 con Cuvier, quién es el primero que describe un molde endocraneano natural, dorsalmente expuesto en un cráneo de Anoplotherium commune (Mammalia, Artiodactyla), como hemisferios cerebrales. Como dice Edinger (1960:57): "When Cuvier saw inside the broken skull of a fossil mammal a stone shaped like a mammal brain, he recognized the foundation of Paleoneurology: the endocranium, in which that stone was formed when it still was soft mud, had been shaped by the brain when the animal was alive."

Varios son los investigadores que se han dedicado a los estudios paleoneurológicos hacia fines del siglo pasado (Gervais, 1869a, b, 1870; Marsh 1874, 1878, 1885) y en la primera mitad del presente (Jakob, 1912; Tilney, 1931; Simpson, 1932, 1933a, b; Patterson, 1937). En general estos trabajos incluyen descripciones cualitativas de moldes endocraneanos, naturales o artificiales, de algunos grupos de mamíferos fósiles con el objeto de utilizar dicha información de diferentes maneras, como evidencia sistemática, para explicar causas de extinción, etc. Pero sin lugar a dudas la Paleoneurología ha logrado un lugar preponderante, dentro de la Paleontología, gracias a las investigaciones realizadas por Tilly Edinger (1929, 1948). Esta autora alemana publica en el año 1929 "Die Fossilen Gehirne", donde reúne, por primera vez, casi toda la información diseminada sobre esta disciplina. Al respecto Simpson (1933a) hace la siguiente observación: "The recent comprehensive and invaluable review by Edinger (1929) serves not only as a basis for continuing and systematizing research on brain casts but also as an indication of the more serious gaps in present knowledge." Posteriormente, en el año 1948, Edinger publica su destacada obra sobre la evolución del cerebro de los équidos. En este trabajo se analiza, por primera vez y a través del estudio de moldes endocraneanos, un largo período de la evolución del cerebro de esta familia, desde su origen en el Eoceno, con Hyracotherium, hasta la actualidad, con Equus caballus. Este trabajo constituye

un modelo para el estudio de la filogenia cerebral y según Jerison (1973) es un clásico en su campo.

Los moldes endocraneanos, ya sean de ejemplares fósiles o actuales, tienen marcas que permiten inferir la morfología encefálica externa y que en el caso de mamíferos extinguidos constituyen la única fuente de información de la cual se pueden extraer datos sobre tamaño, forma del encéfalo y disposición de surcos neocorticales. En este último caso también se pueden deducir aspectos funcionales, sistemáticos y filogenéticos.

Los moldes endocraneanos de ejemplares fósiles constituyen los únicos documentos de la neuroevolución (Edinger, 1960, 1964). Según Edinger (1961), la Paleoneurología ha encontrado en los cerebros de tiempos pasados condiciones que no existen actualmente o no están asociados con organismos comparables, hoy existentes; permite seguir el desarrollo cerebral en las distintas líneas evolutivas y refleja la relativa importancia en la vida de los organismos extinguidos de las partes que componen el cerebro.

Del estudio comparado del sistema nervioso de los distintos grupos de vertebrados se infiere que el mayor grado de desarrollo, en cuanto a diferenciación estructural y capacidad funcional, es alcanzado por la Clase Mammalia. En particular, las

características más sobresalientes del encéfalo de estos vertebrados son el desarrollo logrado por el neocórtex a nivel de los hemisferios telencefálicos, el desarrollo de la corteza cerebelosa y la escasa representación dorsal del techo mesencefálico (Edinger, 1948, 1964; Ariëns Kappers et al., 1967; Jerison, 1973; Kochetkova, 1978; Kuhlenbeck, 1978; Hofman, 1982; Quiroga, 1985; Kaas, 1987a,b). Es relevante, por ello, desde el marco conceptual de las hipótesis evolutivas el estudio encefálico de los distintos grados evolutivos de los mamíferos.

Recientemente, durante la década del 70, las investigaciones paleoneurológicas han tomado un nuevo enfoque con los estudios realizados por Leonard Radinsky (1968, 1973, 1975a,b, 1979, 1981). Este autor señala que para encarar un estudio neuroevolutivo en un grupo de mamíferos se debe recurrir a dos fuentes de información. Una consiste en información neoneurológica, es decir estudios que involucren un análisis comparado de los datos extraídos de la morfología encefálica en las especies actuales del grupo en cuestión y estudios comparados con formas relacionadas; y otra consiste en información obtenida del registro fósil a través del análisis de los datos extraídos de los moldes endocraneanos.

Los xenartros, conjuntamente con algunos marsupiales, ofrecen como inestimable ventaja sobre otros grupos de mamíferos

de antiguo abolengo sudamericano (Reig, 1981), la de contar con representantes actuales. Tal ventaja significa una de las pocas oportunidades de estudios correlativos paleo-neoneurológicos que pueden ser realizados en el gran capítulo de los estudios neuroevolutivos de los mamíferos de América del Sur. Este estudio constituirá el primer análisis exhaustivo del encéfalo de xenartros con el objeto de determinar su modelo de evolución neurológica. Estos modelos se han diseñado en distintas líneas de mamíferos del Hemisferio Norte a través de las investigaciones realizadas, por Edinger (1948), Dechaseaux (1969), Jerison (1973) y principalmente por Radinsky (1973, 1975a,b, 1976, 1978, 1979, 1980). Este autor realizó estudios neuroevolutivos en varios Ordenes de mamíferos (Carnivora, Primates, Artiodactyla, Perissodactyla). A partir de estos trabajos Radinsky infiere que en la evolución neurológica de los mamíferos placentarios existen similares tendencias evolutivas: 1) expansión del neocórtex, 2) incremento en el tamaño cerebral relativo.

B. LOS EDENTADOS DE AMERICA DEL SUR: FILOGENIA, DISTRIBUCION CRONOLOGICA Y SISTEMATICA.

En el contexto de las hipótesis evolutivas de la fauna de mamíferos de América del Sur, los edentados xenartros se caracterizan por presentar una amplia diversidad de formas

fósiles, que pueden ser referidas "grosso modo" a alguno de los tres tipos morfológicos que generalmente son considerados en los edentados xenartros actuales (armadillos, perezosos y hormigueros). Como dijeron Patterson & Pascual (1972:265): "No elements of the South American mammalian fauna are more characteristic than the members of the Xenarthra. Armadillos and glyptodonts, anteaters, ground sloths and tree sloths together make up an assemblage unlike anything that evolved elsewhere in the world."

A pesar de su separación precoz en tres ramas, los xenartros, únicos Paratheria (sensu Scillato-Yané y Pascual, 1985) registrados en América del Sur, constituyen una unidad natural (Hoffstetter, 1982; Engelmann, 1985). Según Engelmann (op.cit.) la unidad filogenética de los edentados xenartros no ha sido seriamente cuestionada y el grupo permanece "intacto". Entre las razones para su aceptación como grupo monofilético se menciona la amplia distribución de caracteres únicos. Se destaca la presencia de zigapófisis suplementarias en las últimas vértebras presacras (xenartría). La única excepción son los glyptodontes en los cuales la xenartría no es evidente debido a la fusión de las vértebras en grandes secciones rígidas. Asimismo, la xenartría está casi ausente en Cyclopes. La unión del isquion con las vértebras caudales anteriores, incorporadas en un sinsacro, constituye un carácter que, con excepción de

algunos marsupiales, insectívoros y roedores de hábitos cavadores, es poco conocido fuera de los xenartros. Otros caracteres que corroboran de alguna manera la monofilia de estos edentados son la reducción de la dentición, la ubicación del canal infraorbital enteramente lateral al cuerpo de la maxila, el desarrollo de una espina escapular secundaria. La monofilia también está fuertemente sugerida por investigaciones inmunológicas (Sarich & Cronin, 1980).

Como se mencionara en un párrafo anterior el registro fósil muestra que la diversificación de los Edentata Xenarthra fue mayor que la que acusan los actuales, pues se presentan en muchos casos tipos adaptativos completamente distintos. Sin embargo varios enfoques sistemáticos (Reig, 1981; Scillato-Yané & Pascual, 1985; Mones, 1987) coinciden en incluirlos en los Ordenes: Cingulata, Tardigrada y Vermilingua (con el agregado del Orden Pleiodonta en Scillato-Yané & Pascual, op.cit.)(Lám.2).

En base al análisis cladístico realizado por Engelmann (1985) se reconoce, dentro de los Cingulata, una primera dicotomía entre un grupo que incluye a glyptodontes, pampaterinos y armadillos eutatini, denominados como Glyptodonta y otro que incluye los restantes armadillos, los Dasypoda (Lám.3).

Los armadillos constituyen un tipo biológico único entre los

mamíferos y aparentemente bastante uniforme. Presentan una coraza compuesta de escamas córneas y de placas óseas dérmicas subyacentes que forman cinturones móviles y escudos rígidos. Numerosas variantes se derivan del modelo inicial distinguiéndose un total de 45 géneros de los cuales 8 son actuales (Wetzel, 1982). Presentan una gran diversidad en cuanto a tamaño, número de cinturas móviles, forma y ornamentación de las placas, facultad fosorial más o menos desarrollada, etc. Se destaca la variedad de regímenes alimentarios. Muchos son omnívoros, alimentándose de insectos y otros artrópodos, moluscos, pequeños vertebrados, carroña, vegetales. Otros son más estrictamente insectívoros y también se infiere que hubo formas extinguidas con un régimen exclusivamente carnívoro.

Según Engelmann (1985) los Dasypoda contienen dos grupos hermanos, por un lado los Dasypodidae y por el otro los Euphracta. Dentro de los Dasypodidae la dicotomía inicial se produce entre el armadillo de tres bandas, Tolypeutes y el grupo denominado Dasypodinae. Este grupo incluye a los grupos hermanos Priodontini y Dasypodini, conteniendo cada uno dos géneros conocidos. Los Priodontini incluyen a los géneros actuales Cabassous y Priodontes y los Dasypodini al género actual Dasypus y a la forma extinguida Stegotherium.

Los Euphracta constituyen un grupo morfológicamente

uniforme. La primera subdivisión de este grupo es una multicotomía no resuelta entre cuatro taxones: Euphractus, Chaetophractus, Peltephilini y un grupo denominado Zaedyinae. Los Peltephilini son fósiles de los géneros Macroeuphractus y Peltephilus. Los Zaedyinae incluyen al fósil Prozaedius que es el grupo hermano de los Chlamyphorini. Este grupo involucra a los géneros actuales Zaedyus y Chlamyphorus.

Los Glyptodonta constituyen el grupo hermano de los Dasypoda. Dentro de los Glyptodonta se distinguen como grupos hermanos, por un lado los pampaterinos y por el otro un grupo que incluye a glyptodontes y eutatini. Los pampaterinos presentan sus dientes posteriores de forma reniforme y son de gran tamaño. Los glyptodontes se distinguen por su caparazón rígido y por su régimen estrictamente herbívoro. Los dientes, siempre en número de 8 por hemimandíbula y sin esmalte, son muy hipsodontes y trilobulados. Los maxilares y mandíbulas adquieren un fuerte desarrollo vertical. Los músculos masticatorios tienen una superficie de inserción adicional gracias a un proceso descendente del arco zigomático. La columna vertebral presenta diversos segmentos anquilosados.

Según Engelmann (1985) el grupo hermano de los Cingulata lo constituyen los Pilosa que involucran a los vermilinguas y a los perezosos (sensu lato) (Lám.2A).

Los Vermilingua se caracterizan por la ausencia completa de dientes y por tener un rostro muy alargado. Dentro de los Myrmecophagidae (Lám.4) es posible distinguir dos grupos hermanos, uno incluye al género actual Cyclopes y a la forma fósil Palaeomyrmidon y corresponde a los Cyclopini. El otro grupo corresponde a los Myrmecophaginae. Se considera que Protamandua es el grupo hermano de los restantes Myrmecophaginae. El género actual Tamandua es el grupo hermano del grupo compuesto por Neotamandua y Myrmecophaga. En general los hormigueros se caracterizan por su adaptación al régimen mirmecófago: rostro alargado, cráneo liso, atrofia del arco zigomático, ausencia de dientes.

Los Tardigrada constituyen el grupo más diversificado dentro de los xenartros con sólo dos representantes actuales (Bradypus y Choloepus) (Hoffstetter, 1982). La mayor parte de los perezosos fósiles se incluyen en alguno de los tres grupos considerados: Mylodontidae, Megalonychidae y Megatheriidae.

Según Engelmann (1985) sólo los milodóntidos son el grupo más convincentemente monofilético (Lám.5). La primera dicotomía de los mylodóntidos se establece entre un grupo que incluye Orophodon y Pseudoprepotherium por un lado y el resto de los mylodóntidos por el otro. Este grupo ha sido dividido en dos ramas: los Mylodontinae y los Scelidotheriinae.

Los Megatheriidae incluyen a los megaterios y a aquellos perezosos que han sido considerados Nothrotheriinae. Hapalops y algunos otros perezosos del Mioceno pertenecen a este grupo. Los grandes megaterios del Pleistoceno incluyen a Megatherium y Eremotherium (Lám.6).

Los Megalonychidae se caracterizan por presentar un diente anterior caniniforme. Los géneros norteamericanos Megalonyx y Pliometanastes constituyen el grupo hermano de los restantes Megalonychidae, que incluyen a los perezosos antillanos (Acratocnus, Neocnus, Mesocnus, Megalocnus) (Lam.6). Con respecto a los perezosos actuales varias opiniones (Patterson & Pascual, 1972; Webb, 1985) coinciden en vincular a Choloepus con los Megalonychidae y Bradypus con los Megatheriidae.

Los Tardigrada se caracterizan por haberse orientado hacia un régimen alimentario vegetariano, específicamente de tipo folívoro. La mayor parte han sido formas terrestres de gran tamaño, alcanzando tallas gigantescas, especialmente en el Pleistoceno, siendo los perezosos actuales estrictamente arborícolas y de pequeño tamaño en relación a las formas fósiles.

Los primeros testimonios de una forma considerada como grupo ancestral de los edentados xenartros provienen de sedimentos del Cretácico superior de la provincia de Río Negro (nivel medio de

la Formación Los Alamitos, Campaniano) y corresponden a la especie Gondwanatherium patagonicum, tipo de la familia Gondwanatheriidae (Bonaparte, 1986). Esta nueva familia esta basada en varios molares que se caracterizan por ser prismáticos, con raíces abiertas y sin evidencia de cúspides normales. En sedimentos del Paleoceno medio más temprano (Edad Itaboraiense) de Patagonia, se registra otra forma de Paratheria, Sudamerica ameghinoi (Scillato-Yané & Pascual, 1984, 1985) tipo de la familia Sudamericidae. Se trata de un probable xenartro con molariformes lobulados entre hipsodontes e hipselodontes provistos de una gruesa capa de esmalte que estaría indicando una dieta herbívora (Scillato-Yané, 1986). Recientemente, estas dos familias (Gondwanatheriidae y Sudamericidae) han sido reunidas por Mones (1987) en un nuevo Orden Gondwanatheria.

Los Cingulata (Dasypodidae) son conocidos desde el Paleoceno medio a tardío de Patagonia (Edad Riochiquense) y del Paleoceno medio (Edad Itaboraiense) del este de Brasil. Según Scillato-Yané (1986) el registro paleoceno avala la idea de una muy antigua dicotomía de los Xenarthra en un grupo fundamentalmente entomófago: Effodentia (Cingulata y Vermilingua) y otro fitófago: Phytophaga (Tardigrada y Pleidonta(?)) (Lám.2B).

Los Dasypodidae del Eoceno temprano (Edad Casamayoreense) están más diversificados que los del Paleoceno. De esta época

proviene de una forma muy particular, Utaetus que ha sido objeto de una muy completa descripción por parte de Simpson (1948). Es un verdadero armadillo pero sus dientes conservan una capa de esmalte y el escudo escapular no está aún diferenciado.

Los primeros Glyptodontidae se registran durante el Eoceno medio (Edad Mustersense). Durante el Oligoceno (Edad Deseadense) aparecen taxa identificables o ancestrales de los del Mioceno: Peltephilus, Stenotatus, Prozaedyx, Glyptodontidae Propalaehoplophorinae y Megatheriidae Nothrotheriinae (Scillato-Yané, 1986). Se produce durante la Edad Deseadense un fenómeno característico en varias líneas de xenartros como es la presencia de tipos ecológicos gigantes, filogenéticamente terminales (Hoffstetter, 1982; Scillato-Yané, 1986).

Durante el Oligoceno tardío y Mioceno temprano (Edades Colhuehuapense y Santacrucense) ya no están presentes las formas gigantes de la Edad Deseadense. Durante la Edad Colhuehuapense se registran los primeros Megalonychidae. Durante la Edad Santacrucense se produce una gran diversificación de Dasypodidae y Glyptodontidae. Aparecen los primeros representantes del Orden Vermilingua y dentro de los Tardigrada aparecen los primeros Mylodontidae. Dentro de los Dasypodidae se destacan formas entomófagas (Stegotherium) y formas orientadas hacia un régimen carnívoro o necrófago (Peltephilus) (vide Hoffstetter, 1982).

Siguiendo el criterio de Scillato-Yané (1986), durante el Mioceno tardío (Edades Chasiyuense y Huayqueriense) se produce una nueva diversificación de los Dasypodidae (Eutatini, Euphractini, Pampatheriinae) y Glyptodontidae (Sclerocalyptinae, Doedicurinae y Glyptodontinae), fuera del área patagónica. Aparecen sobre todo en el Plioceno (Edad Montehermosense) por primera vez géneros actuales de Dasypodidae (Dasypus, Tolypeutes, Zaedyus, Chaetophractus).

Durante el Pleistoceno abundan los Megatheriidae y Mylodontidae con representantes de gran talla (Megatherium, Myodon, Glossotherium, Lestodon, etc.) los cuales sufrirán, juntamente con otros grupos de mamíferos de abolengo sudamericano, un proceso masivo de extinción hacia fines de dicha época.

Numerosos y muy distintos esquemas clasificatorios han sido propuestos para los edentados xenartros (Simpson, 1945; Hoffstetter, 1958; Patterson, 1967; Romer, 1966; Patterson & Pascual, 1968; Reig, 1981; Scillato-Yané, 1982; Scillato-Yané & Pascual, 1985). Como dice Scillato-Yané (1982:13): "Probablemente en pocos grupos de mamíferos las diferencias entre las concepciones de los diversos investigadores hayan sido tan manifiestas como en este caso."

Para el presente estudio se citan las clasificaciones propuestas por Scillato-Yané & Pascual (1985:175) y más recientemente por Mones (1987:239). Para la ubicación taxonómica de las especies a las que se refieren los materiales considerados se sigue, en términos generales, el esquema propuesto por Scillato-Yané (1982) y Scillato-Yané & Pascual (1985), introduciendo las modificaciones propuestas por Mones (1987) para las categorías subordinales. La lista sistemática se presenta hasta nivel subfamiliar.

Scillato-Yané & Pascual (1985)

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758

Supercohorta EUTHERIA Gill, 1872

Cohorte PARATHERIA Thomas, 1887

Magnorden PHOLIDOTA Weber, 1904

Magnorden EDENTATA Vicq D'Azyr, 1792

Superorden +PALAEANODONTA Matthew, 1918

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Grandorden EFFODENTIA Gray, 1869

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Orden VERMILINGUA Illiger, 1811

Grandorden PHYTOPHAGA Huxley, 1871

Orden TARDIGRADA Latham y Davies, 1795

+Orden PLEIODONTA Ameghino, 1889

Orden incertae

Familia SUDAMERICIDAE Scillato-Yané y
Pascual, 1984

Magnorden incertae

Ernanodon Ding Su-yin

Eurotamandua Storch

Chungchienia Chow Min-Chen

Mones (1987)

Cohorte EDENTATA (Vicq d'Azir, 1792) Cuvier, 1798
(=Paratheria Thomas, 1888)

Superorden NOMARTHRA (Gill, 1884) Gill, 1910

Orden PALAEANODONTA Matthew, 1918

Orden PHOLIDOTA Weber, 1904, non Merrem, 1820

Superorden XENARTHRA (Gill, 1884) Cope, 1889

Orden CINGULATA (Illiger, 1811) Simpson, 1945

Suborden DASYPODA (Quenstedt, 1885) Hoernes, 1886

Suborden GLYPTODONTIA Ameghino, 1889

Orden VERMILINGUA (Illiger, 1811) Simpson, 1931

Orden TARDIGRADA (Geoffroy & Cuvier, 1795)

Hoffstetter, 1958

Suborden GRAVIGRADA Owen, 1842

Suborden PLEIODONTA Ameghino, 1889

?XENARTHRA incertae sedis

Orden GONDWANATHERIA Mones, 1987

Familia GONDWANATHERIIDAE Bonaparte, 1986

Gondwanatherium Bonaparte, 1986

Gondwanatherium patagonicum Bonaparte,
1986

Familia SUDAMERICIDAE Scillato-Yané &
Pascual, 1984

Sudamerica Scillato-Yané & Pascual, 1984

Sudamerica ameghinoi Scillato-Yané &
Pascual, 1984

Esquema clasificatorio de las subfamilias de edentados xenartros sobre la base de Scillato-Yané (1982), Scillato-Yané & Pascual (1985) y Mones (1987). Con un asterisco se señalan aquellos taxones que incluyen materiales estudiados.

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Suborden DASYPODA (Quenstedt, 1885) Hoernes, 1886

Superfamilia DASYPODOIDEA Bonaparte, 1838

Familia DASYPODIDAE Bonaparte, 1838

*Subfamilia PELTEPHILINAE Ameghino, 1894

*Subfamilia CHLAMYPHORINAE Bonaparte, 1850

Subfamilia PAMPATHERIINAE Paula Couto, 1954

*Subfamilia TOLYPEUTINAE Gray, 1865

*Subfamilia PRIODONTINAE Gray, 1873

*Subfamilia DASYPODINAE Bonaparte, 1838

*Subfamilia EUPHRACTINAE Pocock, 1924

Superfamilia PALAEOPELTOIDEA Ameghino, 1895

Familia PALAEOPELTIDAE Ameghino, 1895

Suborden GLYPTODONTIA Ameghino, 1889

Superfamilia GLYPTODONTOIDEA Burmeister, 1879

Familia GLYPTODONTIDAE Burmeister, 1879

Subfamilia GLYPTATELINAE Castellanos, 1932

*Subfamilia PROPALAEHOPLOPHORINAE Ameghino, 1895

*Subfamilia GLYPTODONTINAE Burmeister, 1879

Subfamilia SCLEROCALYPTINAE Ameghino, 1895

Subfamilia DOEDICURINAE Ameghino, 1889

Orden VERMILINGUA Illiger, 1811

Superfamilia MYRMECOPHAGOIDEA Bonaparte, 1838

*Familia MYRMECOPHAGIDAE Bonaparte, 1838

Familia CYCLOPIDAE Pocock, 1924

Orden TARDIGRADA Latham & Davies, 1795

Suborden GRAVIGRADA Owen, 1842

Superfamilia MEGATHERIOIDEA Owen, 1842

Familia MEGATHERIIDAE Owen, 1842

*Subfamilia NOTHOTHERIINAE Ameghino, 1920

Subfamilia PLANOPSINAE Scott, 1903-04

*Subfamilia MEGATHERIINAE Owen, 1842

Subfamilia BRADYPODINAE Gray, 1821

Familia MEGALONYCHIDAE Ameghino, 1889

*Subfamilia ORTOTHERIINAE Ameghino, 1889

Subfamilia MEGALONYCHINAE Ameghino, 1889

Subfamilia MEGALOCNINAE Kraglievich, 1923

*Subfamilia CHOLOEPODINAE Gill, 1872

Familia OROPHODONTIDAE Ameghino, 1895

Subfamilia OROPHODONTINAE Ameghino, 1895

Subfamilia OCTODONTOTHERIINAE Hoffstetter, 1954

Subfamilia CHUBUTHERIINAE Scillato-Yané, 1977

Familia MYLODONTIDAE Gill, 1872

Subfamilia NEMATHERIINAE Scillato-Yané, 1977

Subfamilia OCTOMYLODONTINAE Scillato-Yané, 1977

*Subfamilia SCOLIDOTHERIINAE Ameghino, 1889

*Subfamilia MYLODONTINAE Gill, 1872

C. ANTECEDENTES DE ESTUDIOS PALEONEUROLOGICOS Y NEONEUROLOGICOS EN EDENTADOS XENARTROS.

En general la bibliografía que se refiere al encéfalo de los edentados xenartros fósiles y actuales es escasa. Hace más de cien años Gervais (1869a) interpretó los encéfalos de grandes xenartros del Pleistoceno, pertenecientes a los géneros Scelidotherium, Myodon, Megatherium, Glyptodon y Eutatus, realizando escuetas descripciones de los moldes endocraneanos.

También Jakob (1912) describió moldes endocraneanos de estos edentados extinguidos. Posteriormente Dechaseaux (1958, 1962a,b, 1971) retoma el tema y revisa el registro conocido de moldes endocraneanos y realiza breves descripciones de nuevos materiales. En todos los casos citados el estudio paleoneurológico se centró, exclusivamente, en los aspectos cualitativos de los moldes y salvo un espécimen del género Hapalops, del Mioceno, los ejemplares estudiados correspondían a grandes xenartros pertenecientes a las líneas terminales del Pleistoceno de América del Sur. Por otro lado no ofrecen información precisa acerca de la procedencia geográfica como así tampoco de la ubicación temporal y estratigráfica de cada uno de ellos. Se debe señalar que este tipo de trabajos, con descripciones aisladas, distan mucho del enfoque que se pretende dar al presente estudio.

En relación a los estudios neoneurológicos se debe hacer referencia al clásico trabajo de Elliot Smith (1898), realizado hacia fines del siglo pasado, y cuyo título es: "The brain of Edentata". Aunque incluye la descripción de algunos moldes endocraneanos de representantes fósiles, este estudio basa sus conclusiones en los encéfalos de una amplia gama de edentados actuales, los que por otro lado no están muy bien figurados. Más recientemente, Pohlenz-Kleffner (1969) estudia el encéfalo de los edentados xenartros en un intento de arribar a conclusiones

neuroevolutivas pero únicamente a través de la interpretación del
encéfalo de algunos representantes actuales sin tener en cuenta
la gran diversidad de formas fósiles.

D.MATERIAL DE ESTUDIO: LIMITACIONES.

La fuente imprescindible de información para el desarrollo
de esta investigación la constituyen los moldes endocraneanos de
representantes fósiles. Sin embargo, el estudio de este tipo de
material presenta dificultades inherentes a su propia naturaleza
ya que el grado de apariencia cerebral de un molde dependerá de
las relaciones craneo-encefálicas, las cuales no son uniformes
dentro del amplio espectro de mamíferos. Consecuentemente a lo
dicho, se deduce que si bien los moldes endocraneanos son
imprescindibles para un estudio neuroevolutivo, el mismo no podrá
ser realizado con rigurosidad sin una plataforma de datos y
evaluaciones que surjan de estudios neoneurológicos dirigidos,
específicamente, a resolver los problemas enunciados para los
materiales fósiles.

Para abordar esta investigación paleoneoneurológica se han
reunido 21 moldes endocraneanos de especímenes extinguidos y
moldes endocraneanos y cerebros de 9 especies de edentados
xenartros actuales. Se debe aclarar que en el caso del material

fósil se ha tratado de abarcar un gran espectro de la clasificación, aunque por cierto en muchos casos esto se ha visto seriamente limitado, ya sea por la disponibilidad del material craneano, ya sea por la imposibilidad de su tratamiento o por la imposibilidad de poder consultar aquellos buenos materiales depositados en instituciones de fuera del país.

Con respecto al material actual, otra ha sido la problemática. La distribución geográfica, diversidad específica y densidad poblacional son drásticamente diferentes para los distintos grupos de edentados xenartros siendo los Cingulata los más extendidos, diversificados y numerosos en Argentina. Los Tardigrada y Vermilingua, en cambio, están escasamente representados, confinados a zonas limítrofes del norte y noroeste del territorio mencionado (Wetzel, 1982, 1985a,b). Por lo tanto las posibilidades materiales de obtener una muestra estadísticamente representativa para estudios neoneurológicos de los dos últimos grupos mencionados fueron mínimas a causa de problemas geográficos, escasez de ejemplares y restricciones legales para la caza de especies en vías de extinción. La obtención de una muestra representativa de ejemplares actuales de Cingulata, en cambio, fue factible pero particularizada en una sola especie de Dasypodidae. A través de distintas campañas realizadas en el ámbito de la provincia de Buenos Aires (Partidos de Carlos Casares, General Belgrano y Pila) se logró una muestra

de 45 encéfalos de ejemplares de la especie Chaetophractus villosus. La obtención de encéfalos de otras especies de Cingulata actuales fue más dificultosa y sólo se cuenta con un encéfalo de un ejemplar de Dasypus hybridus. Se obtuvo también el encéfalo de un ejemplar de Vermilingua, de la especie Myrmecophaga tridactyla, proveniente del Zoológico de La Plata y que fue donado, gentilmente, por la Cátedra de Anatomía de la Fac. de Ciencias Veterinarias (UNLP).

Lamentablemente, no se pudieron localizar colecciones de cerebros de edentados xenartros. Las averiguaciones realizadas, al respecto, en varias instituciones del país fueron infructuosas.

E.OBJETIVOS, FINALIDADES Y ESTRUCTURACION DEL TRABAJO.

A continuación se enumeran los objetivos y finalidades del presente trabajo:

OBJETIVOS:

- 1-Correlación paleo-neoneurológica en xenartros fósiles y actuales.
- 2-Definición de modelos morfológicos del encéfalo de los xenartros, en especial de desarrollo cortical y disposición

de los surcos neocorticales.

3-Cuantificación del grado de encefalización.

4-Interpretación, en lo posible, de áreas neocorticales funcionales en xenartros extinguidos.

FINALIDADES:

1-Definición del modelo de evolución neurológica de los xenartros.

2-Comparación de los modelos de evolución neurológica de otras líneas de mamíferos con el de los xenartros.

3-Evaluación de los aportes que el conocimiento neurológico de los xenartros puede ofrecer al conocimiento de la evolución del encéfalo de los mamíferos.

4-Implicancias de los estudios paleo-neoneurológicos en la sistemática y filogenia de los xenartros.

Para abordar los objetivos y finalidades enunciados, se ha estructurado el trabajo de la siguiente manera:

El material reunido para su estudio cubre los tres Ordenes en que actualmente se divide a los xenartros: Cingulata, Tardigrada y Vermilingua (en este último caso sólo ejemplares actuales); seis familias: Glyptodontidae, Dasypodidae,

Megatheriidae, Megalonychidae, Mylodontidae y Myrmecophagidae y catorce subfamilias, nueve de ellas con materiales de representantes extinguidos: Propalaeohoplophorinae, Glyptodontinae, Euphractinae, Peltephilinae, Chlamyphorinae, Dasypodinae, Tolypeutinae, Priodontinae, Nothrotheriinae, Megatheriinae, Orthotheriinae, Choloepodinae, Mylodontinae y Scelidotheriinae. En conjunto, los especímenes extinguidos cubren un período que va desde el Eoceno temprano hasta el Pleistoceno.

En el capítulo de MATERIAL Y METODOS se exponen todos los elementos metodológicos que se seguirán, posteriormente, en el estudio de los materiales. Dentro de este capítulo, en el punto referido a técnicas y procedimientos se hace una descripción de las técnicas para obtener moldes endocraneanos, tanto artificiales como naturales. Se incluye, además, la descripción de una técnica para la confección de rellenos en plástico de redes vasculares que se realizó en un ejemplar de Chaetophractus villosus a fin de estudiar la distribución arterial y venosa intraencefálica. A continuación se exponen los criterios que se siguen para las evaluaciones descriptivas, recalcando aquellos que se usarán para decidir homologías, de alta importancia en la interpretación de los surcos neocorticales y sus consecuencias funcionales. Luego se realiza una pormenorizada descripción de los procedimientos utilizados para el análisis cuantitativo que

se refiere básicamente al estudio de la encefalización. El grado de encefalización se obtiene mediante un procedimiento desarrollado por Jerison (1973) y a través del cual se obtiene el tamaño cerebral relativo de los especímenes en estudio. Se hace un detallado análisis de las dificultades que el estudio cuantitativo tiene aplicado a los fósiles, mencionando en cada caso como se han de buscar las soluciones.

Con respecto al estudio cuantitativo se debe realizar la siguiente aclaración: sobre la base de un método desarrollado, muy recientemente, por el Dr. J.C. Quiroga (1988) para estimar superficies de áreas parciales y de la corteza total en moldes endocraneanos, originalmente, se había proyectado el desarrollo de un ítem referido a la corticalización en xenartros. Varios son los motivos que han hecho excluir dicho punto de la presente tesis: por un lado el gran insumo de tiempo que lleva la implementación de esta nueva técnica sumado a la imposibilidad práctica de realizar las mediciones correspondientes por no contar con el instrumental necesario: lupa binocular adaptada para medir superficies que era propiedad del Dr. Quiroga, lamentablemente fallecido. Se presume, sin embargo, que este tema podrá ser desarrollado en un tiempo no muy lejano.

El capítulo referido a ESTUDIO DEL MATERIAL esta dividido en dos grandes temas: el estudio cualitativo (descriptivo) del

material primero y luego el estudio cuantitativo de encefalización. Dentro del estudio cualitativo se desarrolla, primeramente, una parte neoneurológica, donde se estudia, pormenorizadamente, los encéfalos de algunos representantes actuales de xenartros. Estas descripciones son de mucha importancia para las inferencias paleoneurológicas. Así se estudian encéfalos de Chaetophractus villosus, en este caso con y sin meninges, Dasyus hybridus y Myrmecophaga tridactyla. En las descripciones se sigue siempre un mismo estilo, comenzando y terminando en las mismas estructuras anatómicas de cada encéfalo. En todos los casos el énfasis puesto en las descripciones está claramente dirigido hacia todos los detalles anatómicos con valor para la inferencia paleoneurológica. Se recalca el estudio de la vascularización encefálica y meníngea y los elementos claramente observables de los encéfalos. Se comparan, cuando posibles, las observaciones entre las mismas estructuras con y sin meninges, elementos estos de indudable valor paleoneurológico. Seguidamente se hace la descripción de moldes endocraneanos de ocho especies de xenartros actuales, incluyendo aquéllas de las cuales se describieron los encéfalos. Las descripciones de los moldes siguen el orden adoptado a partir de las descripciones de los encéfalos, lo cual le da congruencia a esta parte del trabajo. Luego de las descripciones se desarrolla un ítem donde se establecen las relaciones craneo-encefálicas mediante un estudio morfológico comparado entre

encéfalos y moldes endocraneanos de algunos representantes actuales de xenartros. Se llega a la conclusión de que en general los moldes guardan fidelidad con la mayoría de las estructuras grandes del encéfalo, siendo menos detallados en la región ventral que en la dorsal, y más claras las impresiones en los ejemplares pequeños que en los de mayor tamaño. Por último dentro de la parte neoneurológica se incluye un item donde se analiza información de la bibliografía sobre representaciones neocorticales funcionales en xenartros actuales. En este punto se debe destacar la posibilidad de utilizar datos extraídos de trabajos neurofisiológicos en encéfalos de representantes actuales, implementados con técnicas de mapeo neocortical basados en métodos de estimulación eléctrica y potenciales evocados (Campos & Welker, 1976; Welker et al.; 1976, Welker & Carlson, 1976; Carlson & Welker, 1976). Según estos trabajos se interpreta que los distintos surcos neocorticales limitan distintas regiones del neocórtex que tienen un significado funcional. Por lo tanto extrapolando desde los mapas neocorticales de especímenes actuales, se puede inferir el significado funcional de distintas zonas del neocórtex interpretadas en los moldes endocraneanos. Dentro del estudio cualitativo se desarrolla la parte paleoneurológica. En ella se describen minuciosamente los moldes endocraneanos de los especímenes fósiles. Se sigue el mismo estilo descriptivo que para los moldes endocraneanos y encéfalos de especies actuales. Se resaltan las observaciones sobre la

corteza cerebral, los surcos neocorticales y la región basal del molde. El segundo tema del capítulo de ESTUDIO DEL MATERIAL se refiere al estudio cuantitativo. Primero se desarrolla un ítem referido a la relación alométrica tamaño del cuerpo-tamaño del encéfalo en los xenartros. En un segundo punto se consideran los índices cerebrales (cociente de encefalización e índice de progresión) obtenidos tanto en xenartros actuales como fósiles.

El capítulo de la DISCUSION comienza con un análisis cualitativo en donde se tratan dos tópicos principales:

- 1) Definición de modelos neuromorfológicos en xenartros e
- 2) Interpretación de las áreas neocorticales funcionales en xenartros extinguidos y su comparación entre grupos coetáneos y diacrónicos. Dentro del primer tópico se realizan, en principio, algunos comentarios biológicos y taxonómicos sobre los xenartros para introducirse luego en la definición de los modelos neuromorfológicos para Cingulata, Tardigrada y Vermilingua. En el segundo tópico se interpreta la posible disposición de las diferentes regiones neocorticales funcionales en algunos representantes fósiles de los Ordenes Cingulata y Tardigrada utilizando para ello información derivada de formas actuales de las especies Dasypus novemcinctus, Bradypus tridactylus y Choloepus hoffmanni. Seguidamente se discuten los resultados del estudio cuantitativo. Primero se analizan las posibilidades de aplicación del modelo neontológico, el cual resulta mayor en

Dasypodidae que en otros xenartros para los que se tuvo que emplear otros medios de obtención de parámetros. A continuación se hace un análisis sobre los niveles de encefalización en los xenartros actuales y fósiles. La discusión incluye, también, el tratamiento de dos ítems, uno relativo al modelo de evolución neurológica de los edentados xenartros y su comparación con los modelos de evolución neurológica de distintas líneas de mamíferos y otro, referido a las posibles implicancias que puede tener la información paleo-neoneurológica en la sistemática y filogenia de los xenartros.

Esta tesis finaliza con un capítulo referido a las conclusiones principales.

Desde el punto de vista de los estudios neuroevolutivos y si se compara con los realizados al respecto en los mamíferos de América del Norte, tanto desde el punto de vista cualitativo como cuantitativo (Jerison, 1973; Radinsky, 1973, 1975a,b, 1978, 1979) la fauna de mamíferos de América del Sur ha sido escasamente estudiada. Sólo se conoce un trabajo preliminar de Radinsky (1981) sobre la evolución del encéfalo en ungulados fósiles sudamericanos y más recientemente se ha incursionado en el estudio del encéfalo de los marsupiales fósiles (Quiroga & Dozo, 1985, 1987, 1988; Dozo, 1988 y en prensa).

Esta tesis constituye el primer análisis exhaustivo del
encéfalo de xenartros desde una perspectiva paleo-neoneurológica
con el objeto de determinar su modelo de evolución neurológica.
Se considera que este estudio no sólo aportará nueva información
para incrementar el conocimiento general de la evolución del
Sistema Nervioso de los mamíferos sino que realizará nuevos
aportes en lo que hace a la sistemática y filogenia de los
xenartros, únicos Paratheria de América del Sur.

II. MATERIAL Y METODOS

En este capítulo se reúne, en primer lugar, la información sobre el material en estudio y su clasificación sistemática, luego las técnicas y procedimientos utilizados en la preparación de moldes endocraneanos. Por último se incluyen algunos conceptos sobre los estudios cualitativos y cuantitativos, a través de los cuales se aborda la problemática paleo-neoneurológica.

A. CLASIFICACION DE LOS ESPECIMENES EN ESTUDIO.

Los especímenes estudiados se enumeran con sus respectivos datos sistemáticos; en el caso del material fósil se incluye procedencia geográfica y estratigráfica, asignación temporal y estado del material (Lám.7).

Abreviaturas empleadas:

MLP: División Paleontología Vertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia". Mar del Plata, Argentina.

AMNH: American Museum of Natural History. Department of Vertebrate Paleontology. New York, USA.

MACN: Sección Paleozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Buenos Aires, Argentina.

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Suborden +Glyptodontia Ameghino, 1889

Familia Glyptodontidae Burmeister, 1879

Subfamilia Propalaeohoplophorinae Ameghino 1891

Propalaeohoplophorus Ameghino, 1887

Propalaeohoplophorus sp.

Espécimen: MLP 68.VI.25.297

Procedencia: Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero Santacrucense (Mioceno temprano).

Estado del material: El ejemplar muestra una gran porción de cráneo con seis dientes y las raíces de otros. El material en estudio consiste en un molde endocraneano natural que se obtuvo despejando parte de los huesos que limitan el techo craneano. El molde está bastante completo, faltando el relleno correspondiente al cerebelo debido a la ausencia de los huesos de la región occipital y la separación de los bulbos olfatorios a nivel de los pedúnculos, quedando incluidos en el cráneo. Las regiones que pone en evidencia este molde son principalmente los hemisferios telencefálicos en vista dorsal y parcialmente en vista lateral, y parte de la cara ventral del encéfalo, donde algunas estructuras son

perfectamente individualizables.

Espécimen: MLP 68.VII.25.294

Procedencia: Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero Santacrucense (Mioceno temprano).

Estado del material: el ejemplar consiste en una gran porción de cráneo con el paladar y 8 molares. El material de estudio es un molde endocraneano natural que se encontró parcialmente expuesto, pero no tan completo como el ejemplar anterior. El relleno correspondiente al cerebelo no se ha preservado, al igual que el de los bulbos olfatorios. Los hemisferios telencefálicos se presentan asimétricos como consecuencia de una alteración en las relaciones entre los huesos del cráneo. Esto último hace que el hemisferio izquierdo se presente más reducido que el derecho. La región ventral completamente deteriorada, no permite diferenciar las distintas estructuras.

Propalaehoplophorus incisivus Ameghino, 1887

Espécimen: MACN A 7648

Procedencia: Corriegen-Kaik, Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero Santacrucense (Mioceno temprano).

Estado del material: el espécimen corresponde a un cráneo

bastante completo aunque deformado por cierto achatamiento dorsoventral. El material de estudio consiste en un molde endocraneano artificial que representa las porciones dorsales de los hemisferios telencefálicos y el cerebelo. Los bulbos olfatorios no están representados por aplastamiento de las cavidades respectivas.

Subfamilia Glyptodontinae Trouessart, 1898

Glyptodon clavipes Owen, 1839

Espécimen: MLP 18

Procedencia: Provincia de Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno.

Estado del material: El ejemplar corresponde a un cráneo completo. Se confeccionó un molde endocraneano artificial a partir de un hemicráneo, por lo tanto representa la mitad izquierda de un encéfalo completo con deterioro parcial de los bulbos olfatorios.

Espécimen: MLP 65

Procedencia: Provincia de Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno.

Estado del material: el ejemplar consiste en un cráneo con deterioro del basicráneo. Se confeccionó un molde endocraneano que refleja los sectores dorsales y laterales del encéfalo. Los bulbos olfatorios no están representados.

Suborden Dasypoda (Quenstedt, 1885) Hoernes, 1886

Familia Dasypodidae Bonaparte, 1838

Subfamilia Euphractinae Pocock, 1924

Tribu +Utaetini Simpson, 1945

Utaetus buccatus Ameghino, 1902

Espécimen: AMNH 28668 (neotipo)

Procedencia: Barranca sur del lago Colhue-Huapi, provincia de Chubut, Argentina. Formación Casamayor. Edad-Mamífero Casamayorensis (Eoceno temprano).

Estado del material: este espécimen es uno de los más completos xenartros encontrado en formaciones pre-santacrucenses. Por el momento el mismo provee el único cráneo de Dasypodidae de la antigüedad citada. En la porción craneana están preservados los cóndilos occipitales, todos los parietales, parte de los frontales, escamosos, basiesfenoides y aliesfenoides, lo que ha permitido realizar un molde endocraneano artificial. El molde representa un encéfalo casi completo debido a la ausencia de la porción correspondiente al cerebelo como así también de la porción posterior del tronco encefálico por deterioro del cráneo en dichas regiones.

Tribu Euphractini Pocock, 1924

Chaetophractus villosus (Desmarest, 1804)

Fitzinger, 1871

Especímenes: M15, M25, M27 (colección propia) (Tabla 4).

Procedencia: Hortensia, partido de Carlos Casares, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Material: encéfalos con estructuras meníngeas, fijados en formol al 10%.

Especímenes: M22, M24, M28, M30, (colección propia)(Tabla 4).

Procedencia: Hortensia, partido de Carlos Casares, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Material: encéfalos sin estructuras meníngeas, fijados en formol al 10 %.

Especímenes: M55, M57, M58 (colección propia) (Tabla 4).

Procedencia: Hortensia, partido de Carlos Casares, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Material: moldes endocraneanos confeccionados en goma siliconada.

Chaetophractus vellerosus (Gray, 1865) Yepes, 1928

Espécimen: MACN (8)

Procedencia: desconocida

Material: cráneo completo a partir del cual se confeccionó un molde endocraneano en goma siliconada.

Euphractus sexcinctus Linnaeus, 1758

Espécimen: MACN (2) y MACN (4)

Procedencia: desconocida

Material: cráneos completos a partir de los cuales se confeccionaron sendos moldes endocraneanos en goma siliconada.

+Scagliatatus reigi Scillato-Yané, 1982

Espécimen: MMP 1210

Procedencia: Bajada Martínez de Hoz, Chapadmalal, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Chapadmalal. Edad-Mamífero Chapadmalense (Plioceno tardío).

Estado del material: el espécimen es un cráneo incompleto. Se conserva todo el neurocráneo pero falta la parte anterior del rostro. Casi todos los nasales se han perdido, así como la parte superior y lateral del maxilar derecho y ambos premaxilares. Se realizó un molde endocraneano que refleja un encéfalo bastante completo.

Subfamilia +Peltephilinae Ameghino, 1894

Peltephilus ferox Ameghino, 1891

Espécimen: MACN 4902-18

Procedencia: Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero Santacrucense (Mioceno temprano).

Estado del material: El ejemplar consiste en un cráneo muy completo. Se confeccionó un molde endocraneano que representa un encéfalo con las porciones correspondientes a los bulbos olfatorios, hemisferios telencefálicos, cerebelo y bulbo raquídeo.

Epipeltephilus recurvus Ameghino, 1904

Especimen: MACN A 11641 (tipo)

Procedencia: Laguna Blanca, Provincia de Chubut, Argentina.

Edad-Mamífero Friasense (Mioceno medio).

Estado del material: el espécimen corresponde a un trozo de cráneo superior y posterior, desde el occipital hasta la parte posterior del frontal. Se confeccionó un molde endocraneano que representa la porción dorsal de los hemisferios telencefálicos y el cerebelo.

Subfamilia Chlamyphorinae Bonaparte, 1850

Chlamyphorus truncatus Harlan, 1825

Especimen: ejemplar # 4 de la colección del Lic. A. Carlini (MLP).

Procedencia: desconocida

Material: cráneo completo a partir del cual se realizó un molde endocraneano en goma siliconada.

Subfamilia Dasypodinae Bonaparte, 1838

Dasypus hybridus (Desmarest, 1804) Winge, 1915

Espécimen: M88 (colección propia) (Tabla 4).

Procedencia: Pila, partido de Pila, provincia de Buenos Aires,
Argentina.

Material: encéfalo fijado en formol al 10%.

Espécimen: MACN (5)

Procedencia: desconocida

Material: cráneo completo a partir del cual se realizó un molde
endocraneano en goma siliconada.

Subfamilia Tolypeutinae Gray, 1865

Tolypeutes matacus (Desmarest, 1804) Cabrera, 1932

Espécimen: MACN (9)

Procedencia: desconocida

Material: cráneo completo a partir del cual se realizó un molde
endocraneano en goma siliconada.

Subfamilia Priodontinae Yepes, 1928

Priodontes maximus (Kerr, 1792) Wetzel, 1982

Espécimen: MACN (1)

Procedencia: desconocida

Material: cráneo completo a partir del cual se realizó un molde endocraneano en goma siliconada.

Orden TARDIGRADA Latham y Davies, 1795

Familia Megatheriidae Owen, 1843

Subfamilia +Nothrotheriinae Kraglievich, 1923

cf. Peleciodon Ameghino, 1891

Espécimen: MLP 85-VII-3-2

Procedencia: Barranca sur del lago Colhue-Huapi, provincia de Chubut, Argentina. Formación Sarmiento. Edad-Mamífero Colhuehuapense (Oligoceno tardío).

Estado del material: el ejemplar corresponde a una gran porción craneana, en la cual se encuentra conservado el neurocráneo con cierto deterioro en el basicráneo. La porción rostral está apenas conservada y se preservan solamente tres molares del lado izquierdo. Se confeccionó un molde endocraneano que representa gran parte del encéfalo con excepción de los bulbos olfatorios.

Hapalops indifferens Ameghino, 1887

Espécimen: MLP 4-4

Procedencia: Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero Santacruceño (Mioceno temprano).

Estado del material: el espécimen consiste en una gran porción de cráneo, con las regiones frontal, basicraneal y maxilar completas. La región parieto-occipital está algo deteriorada con pequeños fragmentos de hueso parietal. El material en estudio consiste en un molde endocraneano natural que se obtuvo despejando gran parte de los huesos del cráneo. Dicho molde representa un encéfalo completo.

Hapalops rutimeyeri Ameghino, 1891

Especimen: MACN A 1064

Procedencia: Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero Santacrucense (Mioceno temprano).

Estado del material: el espécimen consiste en un cráneo muy completo, con cierto deterioro en la parte posterior izquierda. Se confeccionó un molde endocraneano que refleja la morfología de un encéfalo pero sin representación de los bulbos olfatorios.

Nothrotherium Lydekker, 1889

Nothrotherium sp.

Especimen: MACN 1012

Procedencia: Barrancas del río Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina. Formación Ituzaingó. Mioceno superior-Plioceno.

Estado del material: el ejemplar consiste en la mitad derecha del neurocráneo. Se realizó un molde endocraneano que representa la mitad derecha del encéfalo al que le falta la porción anterior correspondiente al bulbo olfatorio.

Subfamilia +Megatheriinae Gill, 1872

Megatheriinae indet.

Espécimen: MMP 1306

Procedencia: Tuclame, provincia de Córdoba, Argentina. Plioceno.

Estado del material: el espécimen muestra parte de la región fronto-nasal del cráneo y exhibe en la región posterior un molde endocraneano natural. Este molde muestra la región telencefálica (excepto los bulbos olfatorios que quedan incluidos en la porción craneana) y la región del cerebelo. La región ventral se observa totalmente deteriorada.

Megatherium americanum Cuvier, 1796

Espécimen: MLP 2-179

Procedencia: Provincia de Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno.

Estado del material: el espécimen consiste en la mitad posterior izquierda del cráneo, a partir de la cual se obtuvo un molde endocraneano. Este molde representa la mitad izquierda de un encéfalo al que le falta, por deterioro craneano, la porción

rostral correspondiente a los bulbos olfatorios.

Familia Megalonychidae Zittel, 1892

Subfamilia +Ortotheriinae Ameghino, 1889

Eucholoeops fronto Ameghino, 1891

Espécimen: MLP 4-2

Procedencia: Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero Santacrucense (Mioceno temprano).

Estado del material: el material consiste en un cráneo muy completo con deterioro en la región del basicráneo. Se procedió a desvastar la cavidad endocraneana y se confeccionó un molde que representa un encéfalo sin representación de un gran sector de la región ventral.

Pliomorphus brevis Kraglievich, 1923

Espécimen: MACN 2954

Procedencia: Barrancas del río Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina. Formación Ituzaingó. Mioceno superior-Plioceno.

Estado del material: el espécimen corresponde a la parte posterodorsal de un cráneo. Se confeccionó un molde endocraneano que representa únicamente el cerebelo y la porción caudal de los hemisferios telencefálicos.

Subfamilia Choloepodinae

Choloepus didactylus Illiger, 1811

Espécimen: # 534 -especimen de la colección de materiales actuales
(MLP)

Procedencia: Brasil (lugar indeterminado)

Material: cráneo completo a partir del cual se realizó un molde
endocraneano en goma siliconada.

Familia +Mylodontidae Ameghino, 1889

Subfamilia Mylodontinae Gill, 1872

Analcitherium antarticum Ameghino, 1891

Espécimen: MACN A 4668

Procedencia: Monte Observación, provincia de Santa Cruz,
Argentina. Formación Santa Cruz. Edad-Mamífero
Santacrucense (Mioceno temprano).

Estado del material: El ejemplar corresponde a un cráneo muy
completo con deterioro en la región latero-posterior
izquierda. Se realizó un molde endocraneano que representa
un encéfalo bastante completo, a excepción de los bulbos
olfatorios que faltan por encontrarse la cavidad craneana
que los contenía bastante deteriorada.

Mylodon(?) listai (Ameghino, 1898)

Espécimen: MLP 1538

Procedencia: Caverna Ultima Esperanza, Chile. Pleistoceno tardío
(10000 años aproximadamente).

Estado del material: el espécimen consiste en una porción craneana correspondiente al neurocráneo. El molde endocraneano artificial refleja la morfología de un hemiencéfalo.

Subfamilia +Scelidootheriinae Ameghino, 1904

Proscelidodon Bordas, 1935

Proscelidodon sp.

Espécimen: MLP 3-673

Procedencia: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Edad-Mamífero Montehermosense (Plioceno temprano-medio).

Estado del material: Consiste en una gran porción de cráneo, con las regiones frontal, parietal y occipital completas, como así también el basicráneo, el paladar y los molares del lado derecho. La región rostral, en cambio, se encuentra notablemente deteriorada. A partir de este cráneo se confeccionó un molde endocraneano que representa un encéfalo casi completo sin representación de los bulbos olfatorios por deterioro de la cavidad respectiva y la lámina cribosa.

Espécimen: MLP 3-674.

Procedencia: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Edad-Mamífero Montehermosense (Plioceno temprano-medio).

Estado del material: consiste en un cráneo con un deterioro manifiesto en su porción anterior. Las regiones mejor preservadas son: parietal, occipital y parte del basicráneo; los huesos frontales son fragmentarios, observándose parte de los senos homónimos. El molde endocraneano refleja únicamente los sectores posteriores del encéfalo.

Orden VERMILINGUA Illiger, 1811

Familia Myrmecophagidae Bonaparte, 1838

Myrmecophaga tridactyla Linnaeus, 1758

Espécimen: M99 (colección propia)

Procedencia: provincia de Misiones, Argentina.

Material: encéfalo completo fijado en formol al 10%.

Espécimen: M138 (Colección Cátedra de Anatomía Comparada, Fac. de Cs. Nat. y Museo (UNLP))

Procedencia: desconocida

Material: cráneo completo a partir del cual se realizó un molde endocraneano en goma siliconada.

B.TECNICAS Y PROCEDIMIENTOS.

1.PREPARACION DE MOLDES ENDOCRANEANOS NATURALES.

Es frecuente encontrar dentro de la cavidad craneana de ejemplares fósiles, sedimento acumulado que se ha ido consolidando durante el proceso de fosilización y que conforma lo que se denomina un molde endocraneano natural. Este puede presentarse total o parcialmente expuesto, es decir, recubierto en algunos sectores con fragmentos óseos de la caja craneana.

La preparación del material se justifica, en algunos casos, cuando el molde esta más o menos expuesto y muestra detalles de relevancia.

Mediante el empleo de aguja, buril y martillo se eliminan los huesos craneanos y así queda totalmente descubierto el molde endocraneano natural para su ulterior estudio.

2.CONFECCION DE MOLDES ENDOCRANEANOS ARTIFICIALES.

La construcción de moldes endocraneanos, ya sea en cráneos de animales actuales como de animales fósiles, se realiza mediante el empleo de caucho siliconado. Este producto tiene la

ventaja de presentar una elevada flexibilidad que disminuye el riesgo de agrietarse, a la vez que permite obtener detalles muy finos.

Cuando el cráneo es completo se introduce el caucho siliconado a través del foramen occipital y se extrae luego el molde sin producir ningún deterioro al cráneo.

En los casos en que el foramen occipital es pequeño para extraer a través del mismo un molde endocraneano, hay dos alternativas posibles:

a) Se introduce el caucho siliconado a través del foramen occipital y con posterioridad se practica un corte a través de los parietales y occipital, levantando la calota para extraer el molde endocraneano completo.

b) Previamente a la confección del molde se realiza en el cráneo un corte parasagital y otro transversal a nivel de los frontales, destapándolo. Esta alternativa es frecuente para la preparación de moldes endocraneanos en cráneos de ejemplares fósiles que requieren una superficie interna limpia de sedimento.

3. TECNICA DE INYECCION DE PLASTICO PARA LA OBTENCION DE

MOLDES DE CORROSION DEL RIEGO SANGUINEO CEFALICO.

En el estudio paleoneurológico es necesario un conocimiento preciso del riego sanguíneo encefálico. Se debe destacar que los moldes endocraneanos, sean estos naturales o artificiales, tanto de especímenes actuales como fósiles, no sólo reflejan la morfología externa del encéfalo, sino también impresiones correspondientes a la circulación sanguínea.

A través del análisis del sistema circulatorio encefálico y de los moldes endocraneanos artificiales en Chaetophractus villosus, se pueden realizar estrechas vinculaciones entre los vasos sanguíneos y aquellas impresiones vasculares en los moldes endocraneanos. Esto permitirá, luego, establecer en los moldes de representantes fósiles de edentados xenartros correlaciones más próximas entre los elementos sanguíneos y las impresiones vasculares en dichos moldes endocraneanos.

Para el estudio del sistema circulatorio encefálico en Chaetophractus villosus, se implementó una técnica de inyección de plástico (Rodopas, en este caso) para la obtención de moldes de corrosión del riego sanguíneo cefálico. Esta técnica, desarrollada por el Dr. Mario Niveiro (comunicación personal), fue estandarizada en el ámbito del Laboratorio de Anatomía III de la Facultad de Ciencias Médicas de la Universidad Nacional de La

Plata.

Se obtuvo un preparado eliminando todo el tejido blando y preservando, únicamente, el tejido óseo. De esta manera se destaca el riego superficial como el riego interno del encéfalo en relación con la cavidad endocraneana. A continuación se describe la técnica:

1) Se secciona la parrilla costal y se aborda la zona mediastínica, individualizándose el corazón y vasos sanguíneos derivados.

2) Se liga la aorta descendente a fin de restringir los moldes en plástico a la región de la cabeza, el cuello y miembros anteriores.

3) Seguidamente se introduce en la aorta ascendente una aguja que presenta un anillo de material plástico adhesivo a 5 mm del extremo, con el objeto de evitar su desplazamiento en el momento de la inyección.

4) A continuación se liga la aorta por debajo del abultamiento de la aguja, y previa a la inyección del Rodopas, se realizan dos lavados en el sistema circulatorio. El primero consiste en un lavado con agua para poder desplazar la sangre aún presente en el sistema; el segundo, en cambio, se realiza con acetona. Esta sustancia se utiliza como medio deshidratante, de lo contrario el Rodopas polimeriza rápidamente en presencia de un ambiente acuoso.

5) La última inyección consiste en la introducción del Rodopas para la obtención de los moldes de corrosión.

6) Concluida la operación se coloca el espécimen en agua a fin de que el plástico coagule.

7) La mayor parte del tejido blando es removido, dejándolo descomponer en agua a temperatura ambiente. Se recomienda este proceso de putrefacción pues permite retener los huesos craneales.

8) El preparado está concluido una vez que la materia blanda se desprende completamente del cráneo, mediante un cuidadoso enjuague.

En el ejemplar de Chaetophractus villosus inyectado se obtuvo un preparado muy completo donde quedaron perfectamente evidenciados los moldes de color rojo correspondientes a la irrigación arterial y los moldes de color azul de la irrigación venosa.

C. ESTUDIO CUALITATIVO

El estudio cualitativo se basa en el procedimiento comparado a través del cual se realiza la descripción pormenorizada de encéfalos y moldes endocraneanos.

Por un lado se estudian las estructuras nerviosas propiamente dichas y por el otro todas aquellas estructuras intraencefálicas no nerviosas que los moldes ponen de manifiesto; entre estas últimas son de destacar los espacios menínges, la vascularización intracraneana y el trayecto intracraneano de nervios. Estos elementos son analizados en sus desarrollos relativos, distribución y observabilidad, dado que son rasgos importantes para una evaluación de la relación craneo-encefálica. Es necesario el conocimiento del riego sanguíneo pues en los moldes endocraneanos, que constituyen el objeto fundamental del estudio paleoneurológico, no sólo se observan impresiones de los surcos neocorticales, sino también impresiones vasculares. De esta manera se pueden realizar correlaciones posibles entre los vasos sanguíneos de especímenes actuales y aquellas impresiones vasculares en los moldes endocraneanos.

El encéfalo es descripto en sus partes anatómicas, observables y definibles: en los hemisferios cerebrales o telencefálicos se busca, en principio, definir con precisión sus diferentes regiones en función de límites conocidos. Se estudia el desarrollo general de la neocorteza y sus particularidades regionales según la existencia o no de surcos neocorticales. Con respecto a la denominación de estos surcos se sigue la nomenclatura utilizada por Pohlenz-Kleffner (1969) y Anthony (1972). Se menciona también la denominación con letras griegas

que diera Elliot Smith (1898) en su clásico trabajo sobre el encéfalo de edentados. Tal fisuración es minuciosamente analizada y siguiendo el criterio de Welker & Campos (1963) y Welker et al. (1976), de que la mayor parte de los surcos delimitan distintas áreas fisiológicas, se pone énfasis en aquellos surcos que se consideran límites de áreas corticales funcionales. Se intenta, además, lograr una evaluación de las mismas.

En el caso de los moldes endocraneanos, para interpretar los distintos surcos neocorticales que se describen sobre la superficie, se utilizan ciertos criterios de homología mencionados por Reperant (1971). Uno es el criterio topográfico: cuando dos surcos tienen una posición o una localización topográfica comparables, pueden ser considerados como homólogos; otro es el criterio de relación morfológica: cuando dos surcos tienen las mismas relaciones pueden ser considerados en ciertos casos como homólogos.

La paleocorteza es evaluada según su desarrollo y posición topográfica. Se estudia en forma comparada con los bulbos, pedúnculos y tubérculos olfatorios. Se considera en particular el tamaño relativo de los bulbos olfatorios.

Para el tronco encefálico se recalcan los aspectos relativos a proporciones generales, curvaturas, topografía y relaciones de

las salidas de los pares craneanos.

En el cerebelo se estudian sus diferentes lóbulos en función de la observabilidad de sus surcos limitantes.

D. ESTUDIO CUANTITATIVO

1. TAMAÑO CEREBRAL RELATIVO.

Según Hofman (1982), un criterio para indicar el nivel evolutivo del desarrollo del cerebro alcanzado por diversas especies es el tamaño cerebral relativo ya que el tamaño cerebral en los vertebrados es una función del tamaño del animal. Corresponde, en este caso a una función de tipo alométrica. Esto significa que el cerebro tiene una tasa de crecimiento distinta a la del cuerpo. La ecuación que expresa esta función exponencial y que fue propuesta inicialmente por Snell (1891) y Dubois (1897) y ampliamente tratada por Gould (1966), es la siguiente:

$$E = k P^a$$

E(y): tamaño cerebral

P(x): tamaño corporal

k(coeficiente de encefalización): constante de proporcionalidad.

Corresponde a la intersección de la recta con el eje de las ordenadas cuando la ecuación es considerada en su forma logarítmica:

$$\log E = \log k + \alpha \log P$$

alfa(coeficiente de alometría): representa el coeficiente angular o la pendiente de la recta.

Una razón para la transformación logarítmica de este tipo de funciones es obtener una forma lineal para manipulación estadística. Esto es importante, particularmente, cuando el rango de la variable independiente es amplio como por ejemplo en las relaciones interespecíficas. Es común encontrar, además, que la distribución de datos interespecíficos están diseminados normalmente lo que constituye una hipótesis fundamental para un análisis de regresión (Hofman et al., 1986).

Según Platel (1979) el estudio de la relación tamaño corporal - tamaño cerebral ha tomado dos direcciones:

1. Examinando el tamaño cerebral y el tamaño corporal de una muestra de individuos de una especie, de todos los tamaños disponibles, se pueden realizar dos tipos de análisis alométricos: a) alometría de crecimiento (comparando adultos y jóvenes dentro de una especie); b) alometría de tamaño

(comparando miembros en una misma etapa de crecimiento, generalmente adultos, pero de distinto tamaño).

2. El análisis de un grupo de especies del mismo nivel taxonómico (generalmente especies comprendidas en un orden) revela una relación alométrica que se podría llamar alometría de filiación. Tales estudios entre especies establece índices de encefalización que pueden reflejar grados de evolución.

El propósito de este estudio cuantitativo tiene que ver con la última propuesta de Platel (1979) ya que se tratará de evaluar el grado de encefalización en ejemplares de edentados xenartros. La encefalización (según Pirlot & Stephan, 1970) está definida en este contexto como el tamaño cerebral relativo según el método alométrico.

La información disponible sobre la encefalización de los xenartros es bastante exigua. Se citan, al respecto, los trabajos de Jerison (1973), sobre encefalización en xenartros fósiles y Pirlot (1980) y Pirlot & Kamiya (1983) sobre encefalización en xenartros actuales.

Se han elaborado distintos índices cerebrales para indicar el tamaño cerebral relativo teniendo en cuenta el tamaño corporal. En este estudio serán utilizados el cociente de encefalización de Jerison (1973) y el índice de progresión de

Stephan (1967).

El cociente de encefalización responde a la siguiente ecuación:

$$CE = E_i/E_e$$

donde E_i es el tamaño del encéfalo y E_e es el tamaño esperado encefálico del ejemplar según su peso corporal si correspondiera al promedio de mamíferos actuales. E_e se obtiene por medio de la siguiente ecuación derivada de una muestra de mamíferos vivientes según Jerison (1973):

$$E_e = 0.12 P^{2/3}$$

donde P es el peso corporal en gramos.

Esta ecuación representa la media de las relaciones alométricas tamaño del cerebro - tamaño del cuerpo para los mamíferos en general.

Estudios más recientes, usando un gran número de especies de mamíferos, demuestran que el exponente de la ecuación alométrica no es dos tercios, sino aproximadamente tres cuartos (Eisenberg & Wilson, 1978; Martin, 1981; Hofman, 1982; Armstrong, 1983; Harvey

& Bennett, 1983).

Debido a que son evidentes las discrepancias en cuanto al valor de la pendiente de la recta en la ecuación alométrica, se ha decidido seleccionar, para su aplicación en este estudio, dos ecuaciones alométricas representativas de las tendencias antes mencionadas. De tal manera que el cociente de encefalización quedará expresado a través de la ecuación de Jerison (1973):

$$CE = \frac{E_i}{0.12 P^{0.67}} \quad Ec.1$$

y la ecuación de Martin (1981):

$$CE = \frac{E_i}{0.0594 P^{0.755}} \quad Ec.2$$

Un cociente de encefalización de 1 implicará que un ejemplar presenta una encefalización correspondiente a la del promedio de mamíferos actuales; CE mayores o menores a 1 implicarán mayor o menor encefalización, respectivamente.

El índice de progresión de Stephan (1967) involucra comparaciones alométricas con un grupo basal de referencia que es elegido entre aquellas formas consideradas próximas al ancestro

hipotético del grupo de mamíferos en estudio. Stephan (1967) estableció una relación alométrica entre el tamaño corporal y el tamaño cerebral en ciertos mamíferos Insectivora que denominó "insectívoros basales", por presentar dentro de los mamíferos, los rasgos cerebrales más primitivos. Se obtuvo la siguiente ecuación:

$$Ee = 0.033 P^{0.64}$$

El índice de progresión es un valor que indica cuantas veces el cerebro de un mamífero en cuestión es más grande que el cerebro de un "insectívoro basal" de igual peso corporal. Este índice se expresa en porcentaje:

$$\text{Index} = \frac{Ei}{0.033 P^{0.64}} \cdot 100 \quad Ec.3$$

Se parte del valor 100 que se adjudica a los "insectívoros basales". Un índice por encima de 100 muestra progresión, mientras que un índice por debajo de 100 señala regresión.

El procedimiento del índice de progresión es similar a la obtención del cociente de encefalización pero multiplicado por 100, siendo el grupo basal el grupo de referencia, tal como la muestra total de mamíferos es el grupo de referencia para el

cociente de encefalización de Jerison (1973).

2. OBTENCIONES DEL TAMAÑO DEL CUERPO Y TAMAÑO DEL ENCEFALO EN XENARTROS. CONSTRUCCION DE UN MODELO NEONTOLOGICO CUANTITATIVO.

Para obtener los distintos índices de encefalización (cociente de encefalización e índice de progresión) son necesarios datos de dos variables:

- tamaño del cuerpo
- tamaño del encéfalo

La obtención del tamaño corporal en el material fósil es generalmente dificultosa ya que en los fósiles no se tiene una medida directa del peso. Este parámetro se estima a partir de extrapolaciones en base a ecuaciones alométricas derivadas de ejemplares actuales del grupo en estudio.

Para la estimación del peso corporal se utiliza una ecuación derivada de la relación largo del cuerpo - peso del cuerpo, en xenartros actuales que está representada por una ecuación alométrica de la forma:

$$P = k L^b$$

o su versión logarítmica:

$$\log P = b \log L + \log k$$

P y L son peso y largo corporal, respectivamente.

Cuando no se posee el largo corporal del espécimen, se parte del largo del cráneo, por medio de dos alternativas: 1) si existe información del largo en especímenes de la misma especie se obtiene una medida proporcional directa, 2) Si no se posee tal información se apela a una ecuación empírica derivada de la relación largo del cráneo - largo del cuerpo en edentados xenartros actuales o extinguidos del mismo grupo o lo más cercanamente emparentados.

Se diseñó, por lo tanto, un modelo cuantitativo a partir de una muestra amplia de ejemplares actuales de edentados xenartros, tratando de incluir la mayor cantidad de géneros posibles. Los datos fueron extraídos de una única fuente bibliográfica (Wetzel, 1985a,b) (Tabla 1). A partir de los mismos se obtuvieron ecuaciones de las distintas relaciones alométricas que conforman el modelo neontológico cuantitativo de aplicabilidad en los fósiles.

Antes de detallar las ecuaciones alométricas obtenidas se debe mencionar que fueron seleccionados dos de los modelos

estadísticos propuestos por Hofman et al. (1986) para describir relaciones lineales bivariadas. Uno es el análisis de regresión lineal ordinario y otro es el análisis del eje mayor reducido o estándar. El método generalmente utilizado tanto para describir relaciones estadísticas bivariadas como para realizar predicciones es el análisis de regresión (Hofman et al., op.cit.). Sin embargo este método no siempre se adecua al propósito de la investigación ya que en algunos casos presenta ciertos problemas metodológicos frecuentemente ignorados, como son los errores de medición y la variabilidad biológica. En tal caso es conveniente la utilización de otros modelos alternativos como por ejemplo el eje mayor reducido, mencionado previamente. Este modelo estadístico es más apropiado cuando se desconoce el tamaño de la varianza residual y es imposible distinguir entre los dos elementos componentes de la varianza: variabilidad biológica y errores de medición. Como dicen Hofman et al. (1986:113): "...we may say that the estandar mayor axis is the most appropriate model for inter- and intraspecific comparisons as well as for comparisons between independent statistical populations when a priori information regarding the variance of the residual errors is not available."

1) Relación largo craneano (C, cm) - largo hocico-ano (L, cm)

Número de pares de valores (N) = 21

Coefficiente de correlación (r) = 0.9015465

t para (r) con (N-2) grados de libertad = 9.082299

Probabilidad ≤ 0.001

Recta de regresión = $0.7127616 + 0.9439877 * X$

Rango de la pendiente = $1.158803 - 0.7689942$

Ecuación exponencial =

$$L = 5.16 C^{0.94} \quad \text{Ec.4a}$$

Eje mayor reducido = $0.6117724 + 1.047076 * X$

Rango de la pendiente = $1.285351 - 0.8529723$

Ecuación exponencial =

$$L = 4.09 C^{1.047} \quad \text{Ec.4b}$$

t para la pendiente con (N-2) grados de libertad = 9.082299

Probabilidad ≤ 0.001

Promedio de los límites de confianza para un Y esperado =

± 0.1932236

2) Relación largo hocico-ano (L, cm) - peso corporal (P, g)

N = 21

r = 0.9381528

t para (r) con (N-2) grados de libertad = 11.81126

Probabilidad ≤ 0.001

Recta de regresión = $-0.1037138 + 2.232502 * X$

Rango de la pendiente = $2.6316 - 1.893929$

Ecuación exponencial =

$$P = 0.79 \text{ L}^{2.23} \quad \text{Ec.5a}$$

$$\text{Eje mayor reducido} = -0.3447192 + 2.379678 * X$$

$$\text{Rango de la pendiente} = 2.805087 - 2.018786$$

$$\text{Ecuación exponencial} =$$

$$P = 0.45 \text{ L}^{2.38} \quad \text{Ec.5b}$$

$$t \text{ para la pendiente con } (N-2) \text{ grados de libertad} = 11.81126$$

$$\text{Probabilidad} \leq 0.001$$

$$\text{Promedio de los límites de confianza para un Y esperado} = \\ \pm 0.3680905$$

3) Relación largo craneano (C, cm) - peso corporal (P, g)

$$N = 21$$

$$r = 0.8913348$$

$$t \text{ para } (r) \text{ con } (N-2) \text{ grados de libertad} = 8.570146$$

$$\text{Probabilidad} \leq 0.001$$

$$\text{Recta de regresión} = 1.37635 + 2.220943 * X$$

$$\text{Rango de la pendiente} = 2.752773 - 1.791861$$

$$\text{Ecuación exponencial} =$$

$$P = 23.79 \text{ C}^{2.22} \quad \text{Ec.6a}$$

$$\text{Eje mayor reducido} = 1.111103 + 2.491704 * X$$

$$\text{Rango de la pendiente} = 3.088371 - 2.010312$$

$$\text{Ecuación exponencial} =$$

2.49

$$P = 12.91 \text{ C} \quad \text{Ec.6b}$$

t para la pendiente con (N-2) grados de libertad = 8.570146

Probabilidad ≤ 0.001

Promedio de los límites de confianza para un Y esperado =

± 0.4817689

Cabe destacar que aunque las muestras no son muy grandes los coeficientes de correlación muestran una alta correlación entre los distintos parámetros.

El tamaño del encéfalo se obtiene directamente a través del peso del encéfalo cuando se trata de ejemplares actuales. Se debe hacer, sin embargo, una salvedad debido a que generalmente se pesan cerebros fijados. Al respecto Bauchot (1967) desarrolló unas fórmulas para corregir las posibles variaciones que experimenta el peso encefálico en el transcurso de la fijación. En estas fórmulas se tiene en cuenta el tiempo de fijación y existen distintas fórmulas para los distintos fijadores que normalmente se utilizan. En este caso se utilizó aquella fórmula que contempla la acción fijadora del formol al 10%:

$$E0 = \frac{Et}{1.29 t - 0.045}$$

Con esta fórmula se obtiene el peso encefálico inicial (E0)

a partir del peso encefálico medido en el tiempo t de formolización (formol al 10%).

En el caso del material fósil no es posible obtener el tamaño del encéfalo en forma directa. Se utiliza como valor equivalente el volumen de la cavidad endocraneana. Según Jerison (1973) el peso específico de la sustancia viva es igual a 1.05, por lo tanto peso y volumen se consideran equivalentes. El volumen de la cavidad endocraneana se estima en base al volumen del molde endocraneano que se mide por desplazamiento de agua.

III. ESTUDIO DEL MATERIAL

Los estudios llevados a cabo en el material, de acuerdo a los distintos procedimientos y técnicas empleados, son de carácter cualitativo y cuantitativo. Los mismos se desarrollan en capítulos separados.

A. ESTUDIO CUALITATIVO.

1. PARTE NEONEUROLOGICA.

a. DESCRIPCION DE ENCEFALOS DE LOS TAXONES ELEGIDOS DE XENARTROS ACTUALES.

Chaetophractus villosus (Desmarest, 1804) Fitzinger, 1871

El estudio del encéfalo de Chaetophractus villosus se ha abordado a través de descripciones del encéfalo con y sin estructuras intraencefálicas no nerviosas.

Para realizar cada una de las descripciones se seleccionaron varios encéfalos sobre los cuales se definió el modelo neuromorfológico de Chaetophractus villosus.

1.- Descripción del encéfalo conjuntamente con las estructuras

intraencefálicas no nerviosas. (Láms.8,9 y 10)

Esta descripción se basa en los encéfalos de los especímenes M15, M25 y M27.

Los bulbos olfatorios, hemisferios cerebrales, cerebelo y bulbo raquídeo evidencian una disposición lineal en sentido rostro caudal.

El encéfalo, envuelto en gran parte por las meninges, exhibe sobre su superficie vasos sanguíneos de distinto calibre pertenecientes tanto a la irrigación arterial como a la venosa. La primera drena, principalmente, sobre la cara ventral, en cambio, la irrigación venosa se caracteriza por drenar sobre la cara dorsal del cerebro y cerebelo (Barone, 1972:810). Esta diferenciación topográfica es confirmada por el molde de corrosión del riego sanguíneo cefálico realizado en un espécimen de Ch. villosus.

Sobre la cara dorsal y separando ambos hemisferios corre el seno longitudinal superior (Láms.8A, 9A; sls). Este último se bifurca en el extremo caudal de aquéllos, a nivel de la confluencia sinusal, en dos senos transversos que bordean la región occipital del encéfalo (Láms.8A, 9A; st). La presencia y disposición de estos senos venosos son un rasgo constante en los

distintos especímenes observados.

Desde la cara superior se evidencian una serie de vasos que desde las partes laterales y dorsales de cada hemisferio cerebral aparentan drenar hacia el seno longitudinal superior. Los vasos más caudales parecen desembocar, en cambio, directamente en los senos transversos (Lám.9A). Hacia la región anterior se observan un par de vasos que bordean cada polo frontal de los hemisferios. Sobre cada lóbulo piriforme se destaca un vaso sanguíneo, ramificado en su extremo, que corre de abajo hacia arriba y de adelante hacia atrás para drenar aparentemente a nivel de los senos transversos (Lám.9C).

En el cerebelo, a nivel de cada uno de los surcos parafloculares que separan, respectivamente, los paraflóculos del resto de los hemisferios cerebelosos, se evidencian dos grandes vasos que drenan hacia los senos transversos. Estos vasos coinciden con lo que Zeman & Maitland Innes (1963) llaman en Rattus norvegicus venas cerebelosas inferiores (Lám.10; vci).

El plan de irrigación ofrece en vista dorsal ciertas variantes en los distintos encéfalos analizados. En algunos casos coincide el trayecto vascular con la disposición de ciertos surcos neocorticales. El trayecto del seno longitudinal superior coincide con el surco interhemisférico.

Sobre la cara ventral del encéfalo la irrigación sanguínea no es muy visible pues permanece cubierta, en gran parte, por las estructuras meníneas.

A nivel de la región hipofisaria se identifica un anillo vascular que coincide con lo que se describe normalmente como polígono de Willis o círculo arterioso cerebral (Lám.9B; pW). Tal estructura se ve por transparencia meníngea pero no se observa su relieve en la superficie meníngea. La sangre alcanza el anillo arterioso, no sólo a través de la carótida interna, sino también a través de la arteria basilar (Lám.9B; ab). Esta última se ubica hacia la parte posterior sobre la línea media de la protuberancia y entre las pirámides bulbares. Se origina por la fusión de un par de arterias vertebrales. La arteria basilar, antes de desembocar en el polígono de Willis, origina a nivel de la protuberancia un par de vasos que corresponden según Gillilan (1972) a arterias cerebelares inferiores y superiores. Otros elementos vasculares, posiblemente las arterias cerebrales medias, se localizan, de cada lado entre el tubérculo olfatorio y el lóbulo piriforme. Estos vasos se ramifican dorsal y lateralmente (Lám.9B; acm).

Los hemisferios telencefálicos tanto en vista dorsal como lateral, no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo, además muestran hacia la región caudal un gradual ensanchamiento

que en algunos especímenes no es muy acentuado (Lams.9A,C; ht).

Sobre la superficie telencefálica, ya sea en vista dorsal como lateral, se destaca a través de las meninges la fisura rinal (límite paleo-neocortical) que separa el neocórtex por arriba, del paleocórtex por debajo. Este surco esta conformado por dos ramas: la rama anterior y la rama posterior (Láms.9A,C; sra, srp). La rama anterior, de recorrido breve, no alcanza a contactar con la rama posterior. Esta última se continúa, sin ninguna aparente discordancia con otro surco que se proyecta hacia adelante y hacia arriba. Este surco corresponde al surco β o supraorbital en la denominación de Elliot Smith (1898) o presilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969; Anthony, 1972) (Lám.9A,C; p). En algunos encéfalos se evidencia sobre cada uno de los hemisferios un surco que en vista lateral se extiende oblicuamente hacia arriba y hacia atrás, inmediatamente por encima de la unión entre el surco presilviano y la rama posterior de la fisura rinal. Dicho surco correspondería al surco δ de Elliot Smith (1898) o suprasilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969; Anthony, 1972) (Lám.9A; ss).

Según Elliot Smith (1898) la región silviana correspondería a una pequeña área inmediatamente por debajo del punto de unión del surco presilviano y la rama posterior de la fisura rinal. En el material tal región se presenta como una leve depresión.

Por debajo de la rama posterior de la fisura rinal se destaca el lóbulo piriforme (Lám.9C; 1p). En este caso presenta un notable desarrollo en relación al neocórtex. Los bulbos olfatorios, unidos a los hemisferios cerebrales por cortos pedúnculos que no se observan en vista dorsal no están recubiertos por aquéllos. En comparación con el resto de las estructuras encefálicas logran un considerable tamaño (Lám. 9A,B,C; bo, po).

Sobre la cara ventral del encéfalo se identifican en dirección rostro-caudal las siguientes estructuras: los tubérculos olfatorios, en forma de dos masas redondeadas y prominentes, separadas por una depresión. Hacia la región central, la hipófisis flanqueada por troncos nerviosos. El nervio óptico (II) se ubica por delante de la hipófisis, con sus dos ramas divergentes, reunidas a nivel del quiasma. Desde la protuberancia se proyectan dos gruesos troncos nerviosos. El tronco más externo se divide en dos ramas que corresponderían, respectivamente, a la pars motoria y a la pars sensoria del nervio trigémino (V). El tronco anterior más voluminoso podría significar la salida de los nervios motor ocular común (III), patético (IV), motor ocular externo (VI) y rama oftálmica del nervio trigémino (V1) (Lám.9B).

Los pedúnculos cerebrales, entre la región hipofisaria y la

protuberancia no se advierten ya que los encéfalos se encuentran cubiertos por las meninges, algunos vasos sanguíneos y los troncos nerviosos, mencionados más arriba.

La región metencefálica se encuentra ventralmente representada por la protuberancia, dispuesta en forma transversal y el bulbo raquídeo. Sobre este último se destacan las pirámides bulbares, situadas a los lados de una fisura media, por donde corre la arteria basilar (Lám. 9B; pr, br, pbu). La salida de los nervios facial (VII) y auditivo (VIII) se observan en la vecindad de la protuberancia y seguidamente se advierte, lateralmente, la salida de los nervios glosofaríngeo (IX), vago (X) y espinal (XI).

El cerebelo (Láms. 9A, 10), porción dorsal del metencéfalo se encuentra separado de los hemisferios cerebrales por el tentorio cerebeloso. En vista caudal muestra un contorno elíptico (Lám.10). Dos profundos surcos dorso-ventrales, los surcos paramedianos, lo dividen inicialmente en tres estructuras prominentes: el vermis cerebeloso, sobre la línea media, flanqueado por los hemisferios cerebelosos. Sobre toda la superficie cerebelar se exhibe una conspicua fisuración transversal que divide los distintos sectores mencionados en lóbulos, lobulillos y laminillas. Dicha fisuración se observa, parcialmente, por transparencia a través de la superficie

menígea que a su vez se corresponde en gran medida con ella. La laminación del vermis y hemisferios cerebelosos (menos paraflóculos) parece interrumpirse a nivel de los surcos paramedianos. Los paraflóculos, localizados del lado externo de cada uno de los hemisferios cerebelosos, muestran su superficie también fisurada. La descripción del cerebelo ha sido realizada tomando en cuenta la denominación de Larsell (1970). El corpus cerebelli se divide en dos lóbulos, anterior y posterior. Ambos lóbulos están divididos, a su vez, en lobulillos del vermis y lobulillos de los hemisferios. En vista dorso-caudal el cerebelo no exhibe dichos lóbulos por igual, sólo el lóbulo posterior ofrece su cara superficial totalmente expuesta. El lóbulo anterior, cubierto dorsalmente por los senos transversos, está tapado, rostralmente por los polos occipitales de los hemisferios cerebrales. En vista superior, a nivel del tentorio cerebeloso se destaca un surco transversal más o menos profundo. Este podría corresponder a la fisura prima, límite entre el lóbulo anterior y posterior. La identificación de los lobulillos y laminillas cerebelosas queda supeditada al estudio en encéfalos sin meninges pues la presencia de éstas dificulta su individualización.

Por detrás del cerebelo se observa la porción dorso-caudal del cuarto ventrículo (Lám.10; pd-c IV ve).

2.- Descripción del encéfalo sin las estructuras intraencefálicas no nerviosas. (Láms.11 a 19)

Esta descripción se basa en los encéfalos de los especímenes M22, M24, M28 y M30.

El encéfalo exhibe sobre su superficie pocos surcos neocorticales. Tanto en vista dorsal como lateral se destaca la fisura rinal compuesta por una rama anterior y otra posterior (Lám.12A,C; sra, srp). La rama anterior se caracteriza por tener su extremo rostral muy marcado, haciéndose más tenue hacia el extremo caudal sin llegar a contactar con la rama posterior. Esta última se encuentra igualmente profundizada a lo largo de todo su recorrido y se continúa con el surco β , supraorbital (Elliot Smith, 1898) o presilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969; Anthony, 1972) que se proyecta hacia adelante y hacia arriba. En algunos casos el extremo anterior de este surco se encuentra bifurcado. Desde un punto por encima de la unión entre el surco presilviano y la rama posterior de la fisura rinal se extiende, oblicuamente, hacia arriba y hacia atrás el surco δ (Elliot Smith, 1898) o suprasilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969; Anthony, 1972). Este surco, en algunos casos observados, presenta su extremo caudal bifurcado. En un caso se localizó hacia el polo caudal de los hemisferios un surco (x) unido al extremo posterior del surco suprasilviano (Lám.12A,C; p, ss, x).

El encéfalo de Ch. villosus pone en evidencia un neocórtex poco desarrollado en relación al paleocórtex ventral.

Ya sea desde la cara dorsal o lateral se destaca un voluminoso lóbulo piriforme (Lám.12; 1p). Debajo de la rama anterior de la fisura rinal se señala el tracto olfatorio lateral en forma de una banda blanca (Lám.12; tol). Los bulbos olfatorios, unidos a los hemisferios telencefálicos por cortos pedúnculos, no están recubiertos por aquéllos. En comparación al resto de las estructuras encefálicas, logran un tamaño considerable. Los cortos pedúnculos olfatorios se observan, preferentemente, en vista lateral (Lám.12; bo, po). Sobre la cara ventral de los bulbos olfatorios se observan las numerosas ramificaciones del nervio olfatorio (I). Se describen los tubérculos olfatorios como dos estructuras redondeadas que se proyectan ventralmente. Estos tubérculos se encuentran separados por una depresión y están flanqueados por los respectivos tractos olfatorios laterales (Lám.12B,C; to, tol).

Sobre la cara ventral del encéfalo entre el lóbulo piriforme y la línea media se localizan los nervios ópticos (II) que se unen por sus extremos posteriores y forman el quiasma óptico. Inmediatamente por detrás del quiasma se observa una hendidura que corresponde al infundíbulo. Esta hendidura se observa como consecuencia de la extirpación de la hipófisis al remover las

meninges. El infundíbulo está rodeado por el tuber cinereum que a su vez es continuo con los cuerpos mamilares, proyectados caudalmente hacia la fosa interpeduncular. Esta última separa dos bandas divergentes, los pedúnculos cerebrales (Lám.12B; II, q, in, tci, cm, fip, pc).

La región metencefálica se encuentra ventralmente representada por la protuberancia, dispuesta en forma transversal y el bulbo raquídeo. Sobre la línea media del bulbo aparece el surco medio ventral por donde corre la arteria basilar. A cada lado de este surco se extienden en sentido longitudinal, dos columnas que corresponden a las pirámides bulbares. En el límite entre la protuberancia y el bulbo se reconoce otra banda transversal que constituye el cuerpo trapezoide (Lám.12B; pr, pbu, ctr).

Los nervios craneales se identifican a distintos niveles de la base del encéfalo (Lám.18B). El nervio motor ocular común (III) emerge desde los pedúnculos cerebrales, el nervio trigémino (V), a los lados de la protuberancia emite dos raíces, la externa y de mayor diámetro corresponde a la pars sensoria, la interna y de mucho menor diámetro, la pars motoria. El nervio motor ocular externo (VI) surge en las cercanías de la línea media de la protuberancia y su unión con el bulbo. Los nervios facial (VII) y auditivo (VIII) emergen, lateralmente, al cuerpo trapezoide. Más

caudalmente y a los lados del bulbo se disponen en forma alineada los nervios glosofaríngeo (IX), vago (X) y espinal (XI). El nervio hipogloso (XII) emerge desde la cara ventral del bulbo a los lados de las pirámides bulbares.

El cerebelo, que está en estrecho contacto con el polo occipital de los hemisferios cerebrales, no es recubierto por éstos, ni sobrepasa, en la mayor parte de las veces, el ancho máximo del encéfalo (Lám.19). De acuerdo a la denominación de Larsell (1970), el corpus cerebelli se divide en dos lóbulos, anterior y posterior divididos a su vez, en lobulillos del vermis y lobulillos de los hemisferios (Lám.19). En vista dorso-caudal el cerebelo no exhibe dichos lóbulos por igual, sólo el lóbulo posterior ofrece su cara superficial totalmente expuesta. El lóbulo anterior, en cambio, está en gran parte tapado por los polos occipitales de los hemisferios cerebrales, lo cual dificulta su visualización. Por otro lado los lobulillos del vermis del lóbulo posterior difieren de los del lóbulo anterior, porque se encuentran separados de los lobulillos de los hemisferios por un área medular.

En vista superior, en el lugar donde se situaba el tentorio cerebeloso se destaca un surco transversal, más o menos profundo.

Este surco, de acuerdo a la bibliografía consultada (Elliot Smith, 1898; Zeman & Maitland, 1963; Larsell, 1970) podría

corresponder a la fisura prima, que separa el lóbulo anterior del lóbulo posterior. La identificación de los lobulillos del lóbulo posterior (lobulillos VI, VII, VIII, IX, en la denominación de Larsell, 1970) a nivel del vermis resulta dificultosa ya que en los distintos cerebelos analizados aparece una variabilidad manifiesta en cuanto a la localización de los surcos transversos. Por el contrario la identificación de los diferentes lobulillos de los hemisferios cerebelosos parece más clara. Se individualiza el lobulillo hemisférico HVIIA (lobulillo ansiforme) subdividido por la fisura intercrural en dos regiones: CRUS I y CRUS II, cada una subdividida en dos laminillas. El lobulillo HVIIA se encuentra separado del HVIIIB por el surco ansoparamediano. Por debajo de este surco se localiza el lobulillo paramediano que resulta de la suma de los lobulillos HVIIIB más HVIIA divididos, el primero, en tres laminillas y el segundo en dos (Lám.19).

Los paraflóculos (parte de los hemisferios cerebelosos) que corresponden a las porciones más laterales del cerebelo, se prolongan a partir del lobulillo IX, pero en vista caudal no se identifica esa continuidad. Están separados del resto de los hemisferios cerebelosos por los surcos parafloculares.

Tampoco se evidencia el lóbulo floculo-nodular, pues se ubica en la cara ventral del cerebelo. La porción dorso-caudal del cuarto ventrículo se observa por detrás del mismo.

Dasypus hybridus (Desmarest, 1804) Winge, 1915

1.- Descripción del encéfalo sin las estructuras intraencefálicas no nerviosas. (Láms.20 y 21)

Los hemisferios cerebrales no recubren ni a los bulbos olfatorios ni al cerebelo. Presentan un acentuado ensanchamiento hacia la región caudal y no sobrepasan, en vista lateral, la altura del cerebelo (Lám.21A,C).

Este encéfalo exhibe sobre su superficie escasísimos surcos neocorticales. Desde la vista dorsal y lateral se observa el recorrido de la fisura rinal dividido en dos sectores: la rama anterior de breve recorrido y la rama posterior, apenas profundizada en su extremo caudal y de recorrido más largo (Lám.21A,C; sra, srp). Esta rama se continúa hacia arriba y hacia adelante con el surco β , supraorbital (Elliot Smith, 1898) o presilviano (Pohlentz-Kleffner, 1969; Anthony, 1972) (Lám.21A; p). El surco suprasilviano, que se observa en la región parietal de muchos encéfalos de Dasypodidae en este encéfalo no está representado.

La posición de la fisura rinal determina, dorsalmente, un neocórtex escasamente desarrollado en relación a las estructuras paleocorticales ventrales. El lóbulo piriforme al igual que en

otros Dasypodidae alcanza un notable desarrollo medio-ventral (Lam.21C; 1p). Los bulbos olfatorios no se encuentran recubiertos por los hemisferios cerebrales y en comparación con éstos alcanzan un tamaño relativo menor que lo observado en encéfalos de Chaetophractus villosus. La medida transversa de los bulbos es ligeramente inferior al ancho frontal telencefálico (Lám.21; bo).

Sobre la cara ventral del encéfalo, a continuación de los bulbos olfatorios, se observan los prominentes tubérculos olfatorios flanqueados externamente por los tractos olfatorios laterales que se muestran como dos bandas blancas. Sobre la línea media, entre los lóbulos piriformes, se distingue una hendidura correspondiente al infundíbulo como consecuencia de la extirpación de la hipófisis por remoción de las meninges. La región metencefálica se encuentra ventralmente representada por la protuberancia y el bulbo. A continuación de la protuberancia se observa otra banda transversa pero no tan evidente correspondiente al cuerpo trapezoide. Sobre la línea media del bulbo aparece el surco medio ventral por donde corre la arteria basilar flanqueado por las pirámides bulbares (Lám.21B). La identificación de los nervios craneales es dificultosa por el deterioro de un amplio sector de la cara ventral del encéfalo.

El cerebelo presenta una distancia transversa inferior al ancho máximo telencefálico. El vermis es más angosto que los

hemisferios. Ambas estructuras aparecen fisuradas (Lám.21A).

Myrmecophaga tridactyla Linnaeus, 1758.

1.- Descripción del encéfalo sin las estructuras intraencefálicas no nerviosas (Láms.22 y 23)

Este encéfalo se caracteriza por la forma alargada de los hemisferios telencefálicos que muestran hacia el tercio caudal un mayor ensanchamiento. Desde la vista lateral no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo y este último se muestra ligeramente más alto que los hemisferios cerebrales (Lám.23A,C).

La fisura rinal se caracteriza por presentar un recorrido antero-posterior continuo orientándose latero-ventralmente en la mitad posterior de su trayecto. De esta manera se proyecta la porción basal del lóbulo temporal sobre la cara ventral del correspondiente hemisferio. En base a la posición que adopta la fisura rinal se deduce que el neocórtex logra un desarrollo, aparentemente, mayor que el paleocórtex ventral (Lám.23A,C; fr, lte).

La fisuración neocortical se muestra más compleja que en los encéfalos de los Dasypodidae analizados. Sobre el lóbulo frontal se observa el surco presilviano, en la denominación de Pohlenz-

Kleffner (1969) y Anthony (1972) o φ , supraorbital en la denominación de Elliot Smith (1898) de disposición diagonal en vista dorsal, cuyo extremo posterior no llega a contactar con la fisura rinal (Lám.23A,C; p). Posterior al surco presilviano y paralelo al surco interhemisférico en la mayor parte de su recorrido se describe el surco lateral (Pohlenz-Kleffner, 1969; Anthony, 1972), γ , coronal o sagital (Elliot Smith, 1898). Este surco se caracteriza por presentar su extremo rostral ligeramente curvado hacia afuera (Lám.23A,C; l). Su extremo posterior, en cambio, se curva hacia abajo, conectándose con un surco que bordea verticalmente la región occipital de los hemisferios y que corresponde según Pohlenz-Kleffner (1969) al surco lateral posterior (Lám.23A; lpt). En el punto en que la fisura rinal se curva hacia abajo se observa una zona deprimida correspondiente a la región silviana (Lam.23A,C; rs). Se evidencia en dicha región un surco que se dirige hacia arriba y hacia atrás y que se puede homologar a un surco pseudosilviano (Lam.23A,C; sps). Sobre el lóbulo temporal se observa un surco vertical cuyo extremo superior parece conectarse con el surco pseudosilviano. Este surco se homologa al surco δ o suprasilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969; Elliot Smith, 1898) o post-silviano? (Anthony, 1972) (Lám.23; ss).

Los bulbos olfatorios se muestran relativamente alargados conectados a los hemisferios cerebrales por conspicuos pedúnculos

olfatorios que se observan desde las vistas dorsal, lateral y ventral (Lám.23; bo, po). A continuación se observan dos estructuras redondeadas no muy dilatadas, los tubérculos olfatorios, flanqueados externamente por los correspondientes tractos olfatorios laterales (Lám.23B,C; to, tol). Los lóbulos piriformes se presentan como dos estructuras ovales, visibles únicamente desde la cara ventral del encéfalo (Lám.23B; lp). A diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los xenartros (actuales y extinguidos), el lóbulo piriforme de M. tridactyla alcanza un tamaño relativo mucho menor que el neocórtex. Este a su vez se proyecta sobre la parte posterior de la cara ventral.

Sobre la línea media de la cara ventral del encéfalo se distingue una hendidura que corresponde al infundíbulo. Esta hendidura se observa como consecuencia de la extirpación de la hipófisis al remover las meninges. El infundíbulo está rodeado por el tuber cinereum que a su vez es continuo con los cuerpos mamilares, proyectados caudalmente hacia la fosa interpeduncular. Esta separa dos bandas divergentes, los pedúnculos cerebrales (Lám.23; in, tci, cm, fip, pc).

La región metencefálica se encuentra, ventralmente, representada por la protuberancia, dispuesta en forma transversa y el bulbo raquídeo.

En cuanto a los nervios craneales se identifican el nervio trigémino (V) a los lados de la protuberancia y los nervios facial (VII) y auditivo (VIII) que emergen, lateralmente, al cuerpo trapezoide.

El cerebelo tiene una distancia transversa menor que el ancho máximo telencefálico. Vermis y hemisferios presentan una compleja fisuración (Lám.23A).

b.DESCRIPCION DE MOLDES ENDOCRANEANOS ARTIFICIALES DE LOS TAXONES ELEGIDOS DE XENARTROS ACTUALES.

Chaetophractus villosus (Desmarest, 1804) Fitzinger, 1871
(Láms.24 y 25)

Esta descripción se basa en los moldes endocraneanos de los especímenes M55, M57 y M58.

El molde endocraneano artificial refleja la forma general de un encéfalo.

Los hemisferios telencefálicos se muestran más anchos caudalmente y en vista lateral más altos que el cerebelo. Sobre la superficie telencefálica se destacan elementos

correspondientes a estructuras vasculares como así también impresiones de surcos neocorticales (Lám.25A,C; ht)

Los elementos vasculares impresos en el molde pertenecen a la irrigación encefálica y meníngea. El seno longitudinal superior corre a nivel del surco interhemisférico y se bifurca en el extremo caudal de los hemisferios en dos senos transversos que bordean la región occipital de los hemisferios telencefálicos y se prolongan lateralmente a los lados del cerebelo (Lám.25A; sls, st). A nivel del surco paraflocular se localiza un vaso sanguíneo que se conecta, directamente, con el seno transverso. Impresiones más tenues se observan, ya sea en la zona parietal de los hemisferios, que corresponderían a pequeños vasos que desembocan a nivel del seno longitudinal superior y de los senos transversos, como así también en la zona occipito-temporal. Lateralmente, en ambos hemisferios, se observa un vaso de mediano calibre, cuyo recorrido se prolonga desde la zona silviana hacia el polo caudal (Lám.25C; iv). En su trayecto se advierte la emisión de pequeñas ramas en distintas direcciones (incluso intraóseas) y la configuración de un asa en el extremo anterior.

Sobre la superficie de los hemisferios telencefálicos se observa la impresión, en menor o mayor grado, de algunos surcos neocorticales. La rama posterior de la fisura rinal, muy marcada, toma una dirección levemente oblicua y se continúa,

directamente con el surco presilviano (β o supraorbital) (Lám.25A, srp, p). Este surco ofrece algunas variantes en su disposición. En un caso su impresión fue muy tenue, a veces se presenta algo sinuoso y adquiere una posición casi transversa sobre la región frontal. La rama anterior de la fisura rinal es de breve recorrido, pero en un caso llega a contactar con la rama posterior en el punto de unión de la rinal con el surco presilviano (Lám.25A,C; p, sra). Sobre la región parietal se observa un surco, en forma diagonal, correspondiente al surco suprasilviano (δ). En algunos casos este surco puede presentar un recorrido más prolongado con el extremo caudal bifurcado, en otro el extremo rostral entra en contacto con la fisura rinal y el surco presilviano (Lám.25A; ss). En un solo caso se observó un surco (z) en forma diagonal sobre la región frontal paralelo al surco suprasilviano.

Por debajo de la rama posterior de la fisura rinal se observa el prominente lóbulo piriforme de notable desarrollo latero-ventral (Lám.25B, C; lp). Los bulbos olfatorios están bien representados, conectados a los hemisferios telencefálicos, por cortos pedúnculos olfatorios visibles desde la cara lateral (Lám. 25; bo, nro). Sobre la cara antero-ventral de los bulbos, se evidencian las ramificaciones del nervio olfatorio (I), de notable desarrollo. La impresión de la lámina cribosa es oblicua, de adelante a atrás y de arriba a bajo.

Sobre su cara ventral los moldes endocraneanos muestran el relieve de distintas estructuras (Lám.25B), que en dirección rostro-caudal, se identifican de la siguiente manera: dos pequeñas protuberancias de forma redondeada corresponden a los tubérculos olfatorios, seguidamente dos pequeñas ramas divergentes se asignan a los nervios ópticos (II). No se observa, en cambio, el quiasma. Una elevación más destacada de forma triangular se corresponde con la región hipofisaria, bordeada por el relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo). La región metencefálica se encuentra ventralmente representada por una zona apenas elevada, que constituye la protuberancia. Por detrás de ésta se distingue la región ventral del bulbo. Flanqueando las zonas anteriormente descriptas, se disponen en dirección antero-posterior, aquellas estructuras asimilables a los nervios craneanos: en primer lugar, a continuación de los nervios ópticos, un grueso tronco nervioso que se proyecta, aparentemente desde la protuberancia: correspondería al relleno del foramen lacerum anterior más el foramen redondo (Guth, 1961) (salida de los nervios III, IV, VI, VI-2); seguidamente, pero hacia afuera se ubica el relleno del foramen oval (salida de la rama mandibular del nervio trigémino, V3). A nivel de la región ótica se señala el relleno del meato auditivo interno (salida de los nervios VII, VIII), posteriormente se evidencia el relleno del foramen lacerum posterior (salida de los nervios IX, X, XI) y finalmente en la región más caudal, el relleno del foramen

condíleo (salida del nervio XII).

El cerebelo no sobrepasa el ancho máximo del encéfalo (Lám. 25A). Se identifican el vermis y los hemisferios cerebelosos, estos últimos separados de aquél por una depresión amplia correspondiente a la fisura paramediana. Tanto en vermis como en hemisferios la impresión de los surcos que indican la división en lobulillos y laminillas es muy tenue lo que dificulta su identificación. En vista lateral el cerebelo exhibe una protuberancia separada por una depresión del hemisferio cerebeloso correspondiente. Esta estructura, por su localización, se interpreta como el paraflóculo, separada del resto del hemisferio cerebeloso por el surco paraflocular. La superficie de esta protuberancia se encuentra recorrida por distintos surcos, de los cuales el que se ubica en la parte media de dicha estructura, es el más profundo. En vista dorsal, en el límite entre la región posterior de los hemisferios cerebrales y el vermis cerebeloso, se señala una depresión de contorno triangular que sería el sitio donde se ubica el tentorio cerebeloso.

Chaetophractus vellerosus (Gray, 1865) Yepes, 1928 (Láms. 26 y 27)

El molde endocraneano, excepto su menor tamaño, tiene un notable parecido con los de ejemplares de Ch. villosus.

Los hemisferios cerebrales no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo. Hacia la región caudal se evidencia un mayor ensanchamiento que en la región frontal; aquella tiene una medida transversal que iguala la distancia antero-posterior de los hemisferios (Lám.27A).

Sobre la superficie telencefálica se observan en relieve distintos elementos pertenecientes a la vascularización. El seno longitudinal superior está representado en su porción caudal, bifurcado en dos senos transversos. Estos senos bordean la región occipital de los hemisferios cerebrales y se prolongan lateralmente a los lados del cerebelo (Lám.27A; sls, st). A nivel del surco paraflocular se ubica otra estructura vascular que se conecta, directamente con el seno transverso. En vista lateral se observa, inmediatamente por debajo de la rama posterior de la fisura rinal, la representación de un vaso de mediano calibre que se prolonga hacia el polo caudal. En su trayecto emite pequeñas ramas en distintas direcciones (incluso intraóseas); en particular se destaca una ventral que se ramifica ampliamente sobre el lóbulo piriforme. También se observan algunas impresiones vasculares sobre los bulbos olfatorios (Lám.27C; iv).

La fisura rinal está marcada en su tercio caudal y se observa principalmente desde la cara lateral del molde. Inmediatamente por arriba y por debajo de este surco se

identifican respectivamente, el área neocortical y un voluminoso lóbulo piriforme. La rama anterior de la fisura rinal se insinúa ligeramente en el polo frontal del encéfalo (Lám.27A,C; sra, srp).

Sobre el neocórtex se evidencian ciertas impresiones correspondientes a surcos neocorticales que por su ubicación coinciden aproximadamente con aquéllos descritos para los moldes endocraneanos de Ch. villosus. Sobre la zona frontal se destaca el surco presilviano que se proyecta hacia arriba y adelante. A diferencia de lo observado en los moldes de Ch. villosus, no es continuo con la rama posterior de la fisura rinal (Lám.27A,C; p, srp). Sobre la región parietal se evidencia otro surco coincidente con el surco suprasilviano. Este surco que presenta su extremo caudal bifurcado se extiende en forma oblicua hacia arriba y hacia atrás, inmediatamente por encima del extremo anterior de la rama posterior de la fisura rinal (Lám.27A, ss). Sobre la cara dorsal se observa otra impresión, en este caso más tenue relativa a un surco neocortical (z) que corre paralelo al surco suprasilviano y cuyo extremo anterior contacta con el surco presilviano (Lám.27A; z).

Los bulbos olfatorios alcanzan un tamaño considerable en relación al resto del encéfalo conectados al polo anterior de los hemisferios por cortos pedúnculos olfatorios (Lám.27; bo, po). A

continuación de los bulbos olfatorios se identifican los tubérculos olfatorios como dos estructuras redondeadas separadas por una depresión en la línea media y flanqueados por los tractos olfatorios laterales (Lám.27B,C; to, tol). La salida de los nervios craneanos está representada por ciertas impresiones. Entre éstas se individualizan las que corresponden a los nervios ópticos (II), al relleno del foramen lacerum anterior más el foramen redondo (salida de los nervios III, IV, VI, VI-2), al relleno del foramen oval (V3) (Guth, 1961). A nivel de la región ótica se señala el relleno del meato auditivo interno (salida de los nervios VII, VIII), posteriormente se evidencia el relleno del foramen lacerum posterior (salida de los nervios IX, X, XI) y finalmente en la región más caudal, el relleno del foramen condíleo (XII). La zona correspondiente a la región hipofisaria se destaca como una elevación, de forma triangular, bordeada por el relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo). La región metencefálica se encuentra, ventralmente, representada por una zona apenas elevada que constituye la protuberancia (Lám.27B).

El cerebelo presenta una medida transversal que no supera el ancho máximo telencefálico (Lám.27A). El vermis y los hemisferios cerebelosos presentan un tamaño semejante. La identificación de los lobulillos y laminillas cerebelosas es dificultosa por la tenue impresión de los surcos limitantes. En vista lateral se evidencia sobre cada paraflóculo un profundo surco transversal.

Euphractus sexcinctus Linnaeus, 1758 (Láms. 28 y 29)

Con excepción de su mayor tamaño, estos moldes endocraneanos muestran una notable semejanza con aquéllos descritos en ejemplares de Ch. villosus y Ch. vellerosus.

Los hemisferios cerebrales exhiben un gradual ensanchamiento hacia la región caudal y se muestran ligeramente deprimidos hacia el polo frontal (Lám.29A).

Los elementos relativos a la vascularización, tanto encefálica como meníngea muestran una disposición muy similar a la descripta para Ch. villosus y Ch. vellerosus. El seno longitudinal superior no está representado. Los senos transversos, en cambio, se observan bordeando la región occipital de los hemisferios cerebrales (Lám.29A; st). A nivel del surco paraflocular se ubica otra estructura vascular que confluye en el seno transverso. Sobre el lóbulo piriforme inmediatamente por debajo de la rama posterior de la fisura rinal se observa una estructura vascular de grueso calibre con numerosas ramificaciones (Lám.29A; iv). Otras relleños vasculares bordean lateralmente los bulbos olfatorios.

El neocórtex se encuentra claramente separado del voluminoso lóbulo piriforme por la rama posterior de la fisura rinal. La

rama anterior de dicha fisura se insinúa ligeramente en el polo frontal (Lám.29A; sra, srp). El patrón neocortical es aparentemente simple. Sobre la superficie telencefálica se evidencian ciertos surcos cuya disposición coincide con la de aquéllos descritos en los moldes endocraneos de otros Euphractini. Sobre la región frontal se observa el surco presilviano que entra en contacto por su extremo caudal con la rama posterior de la fisura rinal. El surco suprasilviano, localizado en la región parietal, en vista lateral se extiende hacia arriba y hacia atrás, inmediatamente por encima de la zona de unión entre la rama posterior y el surco presilviano (Lám.29A; p, ss). Paralelo y por delante del surco suprasilviano se destaca una leve depresión coincidente con aquel surco neocortical (z) descrito en el molde endocraneano de Ch. vellerosus.

Los bulbos olfatorios adquieren en este caso un tamaño considerable en relación a las distintas estructuras encefálicas. Están conectados a los hemisferios telencefálicos por pedúnculos olfatorios, muy conspicuos. La medida transversal de los bulbos sobrepasa ligeramente el ancho de la zona frontal de los hemisferios cerebrales. Como se observa en otros Euphractini, la impresión de la lámina cribosa es oblicua, de adelante a atrás y de arriba a bajo (Lám. 29; bo, po).

Sobre la cara ventral del molde se identifican, en relieve,

los tubérculos olfatorios flanqueados por los tractos olfatorios laterales. La región hipofisaria se muestra más prominente que en los moldes endocraneanos de otros Euphractini. Está bordeada por el relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo). Las estructuras que reflejan la salida de los nervios craneanos tienen la misma disposición que aquellas descritas en otros Euphractini (Lám.29B).

En la superficie cerebelosa no se ha preservado la impresión de surcos transversales por tal motivo es dificultosa la identificación de los diferentes lobulillos y laminillas cerebelosas.

Chlamyphorus truncatus Harlan, 1825 (Láms. 30 y 31)

En este molde endocraneano se refleja el fuerte achatamiento antero-posterior que presenta el encéfalo. Esta característica determina una medida transversa, a nivel de la porción caudal de los hemisferios que corresponde dos veces a la distancia antero-posterior de los mismos. Es decir, el encéfalo se presenta particularmente acortado. Como consecuencia de este achatamiento los bulbos olfatorios y el cerebelo se muestran extremadamente aplastados contra los hemisferios cerebrales (Lám. 31A,C).

Sobre la superficie telencefálica se destacan ciertas impresiones que podrían corresponder a algunos surcos neocorticales, como así también, pero en número muy escaso a elementos vasculares. El seno longitudinal superior corre a nivel del surco interhemisférico y se bifurca en el extremo caudal de los hemisferios en dos senos transversos que bordean la región occipital de los mismos y se prolongan, lateralmente, a los lados del cerebelo. Otra estructura vascular se identifica ya sea desde la vista lateral como ventral del molde, corresponde a un vaso de mediano calibre cuyo recorrido se prolonga sobre el sector inferior del lóbulo piriforme. En su trayecto se advierte la emisión de vasos de menor calibre que ascienden y se ramifican sobre la cara dorsal de los hemisferios telencefálicos (Lám.31A,C; sls, st, iv).

La fisuración neocortical es prima facie, y de acuerdo a las impresiones que se observan sobre la superficie telencefálica bastante simple. Desde la cara dorsal del molde se evidencia en la mitad posterior una depresión longitudinal. De acuerdo a un trabajo realizado por Jakob (1943) en Chlamyphorus truncatus, corresponde a la rama posterior de la fisura rinal (Lám.31A; srp). La ubicación completamente dorsal de esta fisura se constata al analizar algunos cortes histológicos que se observan en las figuras 57 y 58 del trabajo citado (Jakob, 1943). Se advierte en estos cortes una clara diferenciación histológica

entre paleocórtex y neocórtex que se refleja superficialmente mediante una diferenciación anatómica. El surco transversal, a nivel de la zona frontal puede interpretarse como el surco presilviano (Lám.31A; p). Los surcos descriptos en este molde se observan tanto desde la cara dorsal como lateral.

Los bulbos olfatorios como ya fue mencionado en un párrafo anterior, no están recubiertos por los hemisferios telencefálicos y se presentan aplastados contra los mismos, sin observarse los pedúnculos olfatorios (Lám.31A,C; bo). Sobre la cara anterior de los bulbos se observan las ramificaciones del nervio olfatorio. La impresión de la lámina cribosa es prácticamente vertical. A continuación de los bulbos olfatorios, sobre la cara ventral del molde se observan dos masas redondeadas, muy prominentes correspondientes a los tubérculos olfatorios (Lám.31B; to). Se debe destacar que estas estructuras, en vista lateral se proyectan más abajo que los lóbulos piriformes; rasgo que generalmente se da a la inversa en la mayoría de los casos. Un profundo surco separa a ambos tubérculos olfatorios, flanqueados lateralmente por dos pequeñas zonas triangulares que corresponden a los tractos olfatorios laterales (Lam.31B; tol). Los nervios ópticos (II) se distinguen como dos tenues impresiones divergentes sobre los tubérculos olfatorios. El quiasma óptico es apenas perceptible. A nivel de la región hipofisaria se localiza una estructura, doble y redondeada, flanqueada por dos pequeños

elementos que podrían corresponder al relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo) (Lám.31B; rh, cc). También se encuentran representadas las salidas de otros nervios craneanos: sobre cada uno de los tubérculos olfatorios del lado externo del correspondiente nervio óptico se evidencia el relieve de una estructura asimilable al relleno del foramen lacerum anterior (salida de los nervios III, IV, VI, VI), por debajo de esta estructura, entre el tubérculo olfatorio y el lóbulo piriforme se localizan dos pequeñas estructuras, una a continuación de la otra que podrían corresponder a los rellenos de los forámenes redondo (V2) y oval (V3), respectivamente. También se identifican los rellenos del meato auditivo interno (salida de los nervios VII, VIII), del foramen lacerum posterior (salida de los nervios IX, X, XI) y del foramen condíleo (salida del nervio XII) (Lam.31B).

El cerebelo está aplastado contra los hemisferios telencefálicos, lo que determina un íntimo contacto con el polo occipital de los mismos (Lám.31A). En vista caudal muestra un contorno elíptico. Los surcos paramedianos son medianamente profundos. Sobre la superficie del vermis y de los hemisferios cerebelosos se evidencian en la mitad dorsal, dos surcos transversales que parecen interrumpirse a nivel de los surcos paramedianos. En vista lateral el cerebelo exhibe otra estructura que por su localización se interpreta como el paraflóculo separada del resto del hemisferio cerebeloso por el surco

paraflocular (Lám.31C; pfl). Sobre su superficie, en la porción media, se localiza un profundo surco transverso. La porción inferior presenta una prolongación anterior en las proximidades de la región ótica, también observada desde la cara ventral. En el límite entre la región posterior de los hemisferios telencefálicos y el vermis cerebeloso se señala una pequeña depresión de contorno triangular que es el sitio donde se ubica el tentorio cerebeloso (Lám.31A; tc).

Tolypeutes matacus (Desmarest, 1804) Cabrera, 1932 (Láms.32 y 33)

Este molde endocraneano presenta como rasgo destacado hemisferios cerebrales que alcanzan una distancia antero-posterior mayor que el ancho máximo telencefálico, es decir son hemisferios alargados. En vista dorsal, se observa un ligero ensanchamiento hacia la mitad posterior y cierta convexidad hacia el polo caudal desde la cara lateral (Lám. 33A,C).

Las estructuras correspondientes a la irrigación encefálica y meníngea están escasamente representadas en este molde endocraneano. Sobre la cara dorsal sólo se insinúa en la región caudal, entre el cerebelo y la región occipital de los hemisferios cerebrales, el seno transversal del lado izquierdo. En lo que respecta a la cara ventral la representación de la

irrigación no es muy visible; se destacan, sin embargo, sendas impresiones vasculares, entre el tubérculo olfatorio y el lóbulo piriforme, cuyo recorrido se continúa dorsalmente hacia el polo frontal de los hemisferios. Otra impresión vascular se señala sobre el lóbulo piriforme, en su porción inferior (Lám.33C; iv).

La fisura rinal presenta dos ramas. La rama anterior se identifica claramente en su polo frontal y es característico a este nivel un indicio de lóbulo frontal. La rama posterior de la rinal se continúa hacia adelante y hacia arriba con el surco presilviano. Otra depresión más tenue cruza la región parietal del neocórtex por encima de la unión entre el surco presilviano y la rama posterior de la fisura rinal, corresponde al surco suprasilviano (Lám.33A,C; sra, srp, p, ss).

La posición de la fisura rinal determina, ventralmente, un lóbulo piriforme muy extendido latero-ventralmente. Los bulbos olfatorios tienen una medida transversal ligeramente mayor que el ancho de los hemisferios cerebrales a nivel de la región frontal. Dos cortos pedúnculos los relacionan a dicha región. En relación a los hemisferios cerebrales los bulbos alcanzan un tamaño relativo considerable. Las ramificaciones del nervio olfatorio se observan, especialmente, sobre la cara ventral de dichos bulbos. Asimismo la impresión de la lámina cribosa es prácticamente horizontal (Lám.33; bo, po, lp).

En lo que respecta a la cara ventral se distinguen claramente aquellas estructuras ya descritas en otros Dasypodidae (Lám.33B).

El cerebelo entra en íntimo contacto con la región occipital de los hemisferios cerebrales. El tentorio cerebeloso está apenas profundizado. Este molde exhibe sobre la superficie cerebelosa la impresión de varios surcos transversos (Lám.33A).

Dasypus hybridus (Desmarest, 1804) Winge, 1915 (Láms.34 y 35)

Este molde endocraneano representa un encéfalo completo. Los hemisferios telencefálicos presentan hacia la región posterior un ensanchamiento acentuado en relación al tercio anterior. Se comprueba que el ancho máximo telencefálico supera ligeramente la distancia antero-posterior. En vista lateral los hemisferios se presentan levemente deprimidos hacia la región anterior (Lám.35A,C).

Este molde exhibe sobre su superficie ciertas depresiones y estructuras en relieve, relativas respectivamente, a surcos neocorticales y a elementos vasculares.

A nivel del surco interhemisférico se distingue el seno

longitudinal superior que se bifurca en el extremo caudal de los hemisferios en dos senos transversos que bordean la región occipital de los hemisferios telencefálicos (Lám.35A; sls, st). Varias impresiones sobre la región parietal y occipital del encéfalo corresponden a vasos de menor calibre que desembocan a nivel del seno longitudinal superior y de los senos transversos. También se individualizan otras impresiones a nivel de la región frontal. Sobre cada lóbulo piriforme, en su porción inferior, muy por debajo de la rama posterior de la fisura rinal se destaca una estructura arqueada que correspondería a un vaso de mediano calibre. En su trayecto emite vasos de menor calibre que ascienden hacia la superficie telencefálica (Lám.35C; iv).

La fisura rinal como se presenta en los moldes endocraneanos de otros Dasypodidae, está conformada por una rama anterior y una rama posterior (Lám.35A,C; sra, srp). Esta última se continúa, sin aparente discordancia, con otro surco que se proyecta hacia adelante y hacia arriba y cuya ubicación coincide con el surco presilviano. El surco suprasilviano está representado por una impresión muy tenue sobre la región parietal (Lám.35A; p, ss).

El lóbulo piriforme, al igual que en otros Dasypodidae, alcanza un notable desarrollo en relación al neocórtex. Los bulbos olfatorios no se encuentran recubiertos por los hemisferios telencefálicos y están vinculados a éstos por cortos

pedúnculos olfatorios, visibles desde la cara lateral. En comparación con los hemisferios logran un tamaño relativo menor que lo observado en otros Dasypodidae. La medida transversa de los bulbos es inferior al ancho frontal telencefálico. Las ramificaciones del nervio olfatorio se exhiben sobre la cara antero-ventral de los bulbos (Lám.35; bo, 1p).

Sobre la cara ventral del molde (Lám.35B) se individualizan los tubérculos olfatorios flanqueados por los tractos olfatorios laterales. También se identifican los nervios ópticos (II), la región hipofisaria rodeada del lado izquierdo por el relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo) y la región protuberancial. Distintas prolongaciones corresponden a varios troncos nerviosos: el relleno del foramen lacerum anterior más el foramen redondo (salida de los nervios III, IV, VI, VI-2); seguidamente pero hacia afuera el relleno del foramen oval (salida del nervio V3). En el sector limitado por la parte posterior del lóbulo piriforme, entre el paraflóculo y la protuberancia se distingue el relleno del meato auditivo interno (salida de los nervios VII, VIII). A continuación de éste se ubican los rellenos del foramen lacerum posterior (salida de los nervios IX, X, XI) y del foramen condíleo (salida del nervio XII).

El cerebelo se encuentra en íntimo contacto con la región

occipital de los hemisferios cerebrales. Su ancho no sobrepasa el ancho máximo telencefálico (Lám.35A). La porción correspondiente al mesencéfalo no está expuesta sobre la superficie externa. En forma somera se alcanzan a diferenciar tanto en vermis como hemisferios y paraflóculos, la impresión de surcos transversos. El vermis es más angosto que los hemisferios cerebelosos.

Priodontes maximus (Kerr, 1792) Wetzel, 1982 (Láms.36 y 37)

Este molde endocraneano refleja un encéfalo que no ha podido ser moldeado en su totalidad. La porción correspondiente a los bulbos olfatorios no está representada como consecuencia de cierto deterioro de la superficie endocraneana respectiva.

El encéfalo de Priodontes maximus corresponde al encéfalo de mayor tamaño dentro de los Dasypodidae actuales analizados (Lám.37).

Los hemisferios telencefálicos presentan una forma que concuerda con el tipo observado en otros encéfalos de Dasypodidae (en particular Euphractinae). Dichos hemisferios no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo.

Las estructuras vinculadas a la circulación encefálica y

meníngnea enmascaran notablemente la fisuración neocortical. La impresión de los surcos neocorticales es significativamente más tenue que lo observado en los moldes endocraneanos de otros Dasypodidae ya descriptos.

Distintas estructuras correspondientes a rellenos vasculares aparecen sobre la superficie del molde endocraneano. El seno longitudinal superior no está representado. Los senos transversos se observan sobre el borde occipital de los hemisferios cerebrales (Lám.37A). A nivel del surco paraflocular se ubica otra estructura vascular que confluye en el seno transverso. Dorsalmente, sobre la región parietal, se advierten otros elementos vasculares, entre los que se destaca un vaso dispuesto diagonalmente sobre dicha región. En vista lateral, sobre el lóbulo piriforme, se observa un elemento vascular bifurcado que se dispone muy por debajo de la rama posterior de la fisura rinal. En su trayecto emite vasos de menor calibre que ascienden hacia la superficie telencefálica. Su ubicación es coincidente con lo observado en un molde endocraneano de D. hybridus. En los ejemplares de Euphractinae, en cambio, dicho vaso se localiza muy por debajo de la rama posterior de la fisura rinal.

La fisura rinal se observa, únicamente, en su recorrido posterior, limitando dorsalmente un neocórtex que en comparación con el lóbulo piriforme logra un escaso desarrollo. El único

surco neocortical que se observa sobre la región dorsal del encéfalo, es el surco presilviano sobre la región frontal como continuación de la rama posterior de la fisura rinal (Lám.37A).

El surco suprasilviano no se individualiza en este molde.

Sobre la cara ventral y en sentido rostro-caudal se identifican en relieve los tubérculos olfatorios, flanqueados por los tractos olfatorios laterales. La región hipofisaria está representada por una estructura triangular ligeramente en relieve, bordeada por el relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo). Distintas proyecciones se corresponden con la salida de los nervios craneanos ya descriptos en otros Dasypodidae (Lám.37B).

El cerebelo se muestra tan ancho como el ancho máximo telencefálico. Los lobulillos y laminillas cerebelosas no se identifican (Lám.37A).

Choloepus didactylus Illiger, 1811 (Láms.38 y 39)

Este molde endocraneano refleja la forma general de un encéfalo. Los hemisferios cerebrales no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo. Son de aspecto globoso, ligeramente más anchos hacia la región posterior y con una distancia máxima

transversa similar a la distancia antero-posterior (Lám.39).

Los elementos de la circulación encefálica y meníngea están apenas esbozados sobre la superficie del molde endocraneano. No se advierten ni el seno longitudinal superior, ni los senos transversos. Sólo se distingue la representación de vasos de pequeño calibre ramificados en vasos más delgados sobre las regiones frontal y temporo-occipital (Lám.39C; iv). Sobre la cara ventral del molde se observa, rodeando la región hipofisaria, el relleno de la carótida interna. Entre los correspondientes lóbulos piriformes y los tubérculos olfatorios se insinúan las arterias cerebrales media (Lám.39B; acm, cc).

La fisura rinal se localiza, relativamente, baja sobre la cara lateral de los hemisferios (Lám.39C; fr). Su recorrido continuo es ligeramente sinuoso, con una suave depresión en su porción media. Limita, dorsalmente, el neocórtex que en comparación con el paleocórtex ventral alcanza un desarrollo proporcionalmente mayor. Sobre la superficie neocortical se observan varios surcos que corren preferentemente en forma longitudinal. Para la denominación de los surcos neocorticales se sigue la nomenclatura utilizada por Pohlenz-Kleffner (1969) o Anthony (1972) cuando describen los correspondientes encéfalos de Choloepus didactylus.

Desde la cara dorsal del molde y hacia el polo frontal de los hemisferios cerebrales se observa un surco transverso que por su ubicación corresponde al surco presilviano, el cual parece contactar con la porción anterior de la fisura rinal (Lám.39C; p). A lo largo de las regiones frontal y parietal, siguiendo la curvatura de los hemisferios, se observan dos surcos paralelos entre si, correspondientes a los surcos entolateral y lateral (Lám.39A; el, 1). El surco entolateral es el más interno con un recorrido más corto que el surco lateral. Este surco orienta su extremo posterior primero hacia el surco interhemisférico y luego hacia afuera. Sobre la cara lateral del molde se evidencia el surco suprasilviano en su trayecto posterior (Lám.39C; ss). El surco pseudosilviano, descrito en el encéfalo de Bradypus, no se individualiza. Según Saraiva & Magalhaes-Castro (1975) los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones denominadas, en sentido medio-lateral, marginal, suprasilviana y ectosilviana (Lám.39A,C;mar, sup, ect). En este caso se describe una circunvolución adicional entre el surco entolateral y el surco interhemisférico que ocupa la región medio-frontal. La circunvolución marginal tiene mayor extensión caudal que la anterior y la suprasilviana se ensancha posteriormente de manera destacada. Se debe describir también una pequeña depresión rostral innominada sobre el hemisferio cerebral derecho por delante del surco entolateral y arriba del surco presilviano.

El lóbulo piriforme se observa por debajo de la parte posterior de la fisura rinal, desde la cara lateral del molde, de forma redondeada, continuándose rostralmente por un prominente tracto olfatorio lateral (Lám.39C; 1p, tol). Los bulbos olfatorios están parcialmente representados debido al deterioro antero-basal del molde endocraneano. Sin embargo se advierte una medida transversa de los mismos notablemente inferior al ancho frontal de los hemisferios. Estos bulbos se conectan al polo anterior de aquéllos por cortos pedúnculos olfatorios (Lám.39; bo, po).

Sobre la cara ventral del molde endocraneano se observan varias estructuras en relieve que corresponden a distintos elementos encefálicos (Lám.39B): a continuación de los bulbos olfatorios se observa una superficie ligeramente elevada y algo deteriorada correspondiente a los tubérculos olfatorios rodeados externamente por los tractos olfatorios laterales. Una elevación redondeada en el centro de la cara ventral se corresponde con la región hipofisaria flanqueada por el relleno de la arteria carótida interna (canal carotídeo) que atravieza el cráneo por el foramen lacerum medio. La región metencefálica se encuentra ventralmente representada por una zona apenas elevada, que refleja la protuberancia. Caudal a esta estructura se distingue la región ventral del bulbo raquídeo. Varias proyecciones reflejan la salida de los nervios craneales. Por delante de la

región hipofisaria se distingue el relleno correspondiente a la salida de los nervios ópticos (II), sin visualizarse el quiasma. Entre el relleno del canal carotídeo y el lóbulo piriforme se individualizan en sentido antero-posterior, tres troncos nerviosos que reflejan la salida de los nervios III, IV, VI y VI (foramen lacerum anterior), V2 (foramen redondo) y V3 (foramen oval). A nivel de la región ótica se distingue la salida de los nervios VII, VIII (relleno del meato auditivo interno), posteriormente se evidencia un tronco nervioso que por su localización corresponde a la salida de los nervios IX, X, XI (foramen lacerum posterior). Finalmente a la altura del bulbo raquídeo se observa el relleno que refleja la salida del nervio XII (foramen condíleo).

El cerebelo presenta, en sentido transversal una medida que no sobrepasa el ancho máximo telencefálico (Lám.39A). El íntimo contacto con la región occipital de los hemisferios cerebrales no permite evidenciar desde la cara dorsal la porción correspondiente al mesencéfalo. La región cerebelosa muestra claramente el vermis y los hemisferios cerebelosos separados de aquél por surcos paramedianos no muy profundos. El vermis presenta una superficie lisa proyectándose, ligeramente, por encima de los hemisferios cerebelosos. Estos últimos muestran, en cambio, algunos surcos que indican la división del cerebelo en lóbulos y lobulillos. Entre estos surcos se destaca en la mitad

del hemisferio izquierdo uno relativamente profundo. En el hemisferio cerebeloso derecho, en cambio, se advierten dos surcos paralelos, ligeramente inclinados sobre la mitad posterior. En vista lateral, por encima del meato auditivo interno, se observa una estructura cerebelosa que se interpreta como el paraflóculo, separada del resto del hemisferio cerebeloso por el surco paraflocular.

Myrmecophaga tridactyla Linnaeus, 1758 (Láms.40 y 41)

Este molde endocraneano refleja la forma particularmente alargada de los hemisferios telencefálicos. En vista dorsal exhiben un gradual ensanchamiento hacia la región caudal y lateralmente no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo. El ancho caudal supera la distancia transversa del cerebelo (Lám.41A,C).

Distintas estructuras en relieve, sobre la superficie telencefálica pertenecen a la circulación encefálica y meníngea. Dichos elementos enmascaran, significativamente, a la fisuración neocortical.

El presente molde endocraneano se interpreta sobre la base de la morfología telencefálica que describiera Pohlenz-Kleffner

(1969:183-184) para el encéfalo de M. tridactyla.

A diferencia de otros moldes endocraneanos de edentados xenartros, los surcos neocorticales apenas están impresos sobre la superficie. Esta característica del molde ya había sido mencionada, anteriormente, por Gervais (1869). La fisura rinal se destaca lateralmente en su recorrido posterior limitando dorsalmente el neocórtex que en comparación con el paleocórtex ventral logra un desarrollo aparentemente mayor (Lám.41C; fr). La fisura rinal se caracteriza por orientarse latero-ventralmente en la mitad posterior de su recorrido, proyectándose la porción basal del lóbulo temporal sobre la cara ventral del correspondiente hemisferio. Según Pohlenz-Kleffner (op.cit.) la presencia de neocórtex basal, caracterizaría, únicamente, a los Myrmecophagidae, dentro de los edentados xenartros. La porción anterior de la fisura rinal no se distingue. Tampoco se observa la denominada fosa silviana que se señala en el encéfalo. Desde la cara dorsal se observa una depresión de recorrido antero-posterior, que por su ubicación se correspondería con el surco lateral (Lám.41A; l). Sobre el lóbulo temporal corre en sentido vertical un surco apenas perceptible, el surco suprasilviano (Lám.41C; ss). El surco presilviano, a nivel del lóbulo frontal esta aparentemente borrado por el trayecto de ciertos elementos vasculares.

Los bulbos olfatorios se presentan ligeramente divergentes y con un tamaño relativamente grande (Lám.41; bo).

Sobre la cara ventral (Lám.41B), a continuación de los bulbos, se destaca un sector donde se ubicarían los tubérculos olfatorios, dicho sector no es muy dilatado. Sobre la línea media se destaca una estructura redondeada correspondiente a la hipófisis rodeada por el canal carotídeo. El lóbulo piriforme tiene un tamaño relativo menor que el neocórtex.

El cerebelo está en gran medida cubierto por el recorrido vascular.

c. RELACIONES CRANEO-ENCEFALICAS EN XENARTROS. ESTUDIO MORFOLOGICO COMPARADO ENTRE MOLDES ENDOCRANEANOS Y ENCEFALOS.

Este tipo de estudios neuroanatómicos únicamente pueden ser realizados en material actual. Sin embargo contribuyen indirectamente con la Paleoneurología cuando se comparan moldes endocraneanos de especies fósiles y actuales, estrechamente emparentadas.

El material utilizado en este estudio corresponde a moldes

endocraneanos artificiales y encéfalos de representantes de la familia Dasypodidae, de las especies Dasypus hybridus y Chaetophractus villosus; y de la familia Myrmecophagidae de la especie Myrmecophaga tridactyla (Láms. 42, 43 y 44). Los moldes endocraneanos y encéfalos no pertenecen al mismo individuo, sino solamente a la misma especie. Como lo señalaran Bauchot & Stephan (1967), es casi imposible obtener a la vez un cráneo intacto y un encéfalo sin deformación.

Aunque sólo se dispone de los moldes endocraneanos de otros Dasypodidae (Euphractus sexcinctus, Chlamyphorus truncatus), y de un molde endocraneano de Choloepus didactylus, se los compara, igualmente, con los encéfalos en base a la información bibliográfica (Pohlenz-Kleffner, 1969). Se evaluó también el molde endocraneano y el encéfalo de un Tardigrada de la especie Bradypus tridactylus, proporcionado por la literatura (Pohlenz-Kleffner, *op.cit.*; Dechaseaux, 1971).

En general los moldes endocraneanos de los mamíferos dan una muy buena imagen de los encéfalos que representan. A diferencia de los vertebrados inferiores, existe una estrecha relación entre el encéfalo y el cráneo. Existen, sin embargo, una serie de estructuras que rodean al encéfalo y están reflejadas en el molde. Las mismas corresponden a las meninges, vasos sanguíneos y el curso intracraneano de los nervios.

En el caso de Ch. villosus y D. hybridus, la presencia de estructuras meníngicas y trayecto vascular no impide ver la impresión de los surcos neocorticales, ya sea desde la cara dorsal o lateral (Láms.42 y 43). Lo mismo se advierte en otros Dasypodidae (E. sexcinctus, Ch. truncatus). Los bulbos olfatorios de estos Dasypodidae mantienen las mismas proporciones en encéfalos y moldes endocraneanos. En los Tardigrada de las especies B. tridactyla y Ch. didactylus, de acuerdo a la información disponible, los surcos neocorticales también se imprimen sobre los correspondientes moldes endocraneanos.

En general las estructuras presentes en la cara ventral del encéfalo se encuentran representadas en menor grado sobre los moldes endocraneanos, en particular, la parte posterior del tronco encefálico.

En cuanto al cerebelo, la mayor parte de los moldes endocraneanos reflejan el vermis, hemisferios cerebelosos y paraflóculos, pero es dificultosa la identificación de los surcos transversos que los dividen en lobulillos y laminillas cerebelosas.

Un comentario aparte merecen los ejemplares de Priodontes maximus y M. tridactyla (Lám.44). Los correspondientes moldes endocraneanos muestran impresiones apenas perceptibles de los

surcos neocorticales. Se debe señalar que estos xenartros constituyen las formas de mayor tamaño para las familias Dasypodidae y Myrmecophagidae.

d. LOCALIZACION DE AREAS NEOCORTICALES FUNCIONALES EN ENCEFALOS DE DISTINTOS TAXONES DE XENARTROS ACTUALES.

La literatura provee algunos estudios realizados en xenartros (Dasypus novemcinctus, Bradypus tridactylus, Choloepus hoffmanni), donde se implementan técnicas de mapeo neocortical con el objeto de localizar distintas áreas corticales funcionales (Meulders et al., 1966; Dom et al., 1971; Royce et al., 1975; Saraiva & Magalhaes-Castro, 1975) (Lám.45).

Dom et al. (1971) y Royce et al. (1975) han realizado investigaciones en el encéfalo de Dasypus novemcinctus con el objeto de determinar las distintas localizaciones funcionales en el neocórtex (Lám.45A).

De acuerdo al trabajo de Dom et al. (op.cit.) el surco presilviano o supraorbital constituye el límite rostral de la mayor parte del cortex somático motor. Estimulaciones inmediatamente dorsales a la fisura rinal y caudales a la parte ventral del surco presilviano producen movimientos del labio

inferior, la lengua y el hocico. Estimulaciones dorsales y mediales al área de los labios resultó en movimientos de las extremidades anteriores. Inmediatamente caudal al área del hocico se determinó una región que al ser estimulada produjo movimientos de las orejas. Movimientos de los miembros posteriores fueron obtenidos sólo desde el lado medial de los hemisferios.

El mapa de la región motora del neocórtex de D. novemcinctus sugiere que la representación de los labios, lengua y hocico es desproporcionadamente más grande que el resto del cuerpo. Esto sería de esperar ya que estas estructuras son empleadas intensamente por el armadillo para obtener alimento (Lám.45A; M-I).

Royce et al. (1975) han intentado mapear las representaciones corticales sensoriales (somática, visual y auditiva) en D. novemcinctus.

La mayor parte de la lengua está representada en una zona inmediatamente caudal al surco presilviano. El hocico se encuentra reflejado en una región inmediatamente dorsal a la fisura rinal, pero caudal al sector de la lengua. Dorsal a las representaciones del hocico se encuentran las representaciones del labio inferior, el cuello, dorso de la cabeza. Estas representaciones se localizan por delante del surco

suprasilviano, en un área restringida. En una zona dorsal a las representaciones somáticas sensoriales ya descritas se refleja un área correspondiente a los miembros anteriores. En sentido rostro-caudal se representan los dedos, antebrazo y brazo, respectivamente. En un sector caudal a la región sensorial del miembro anterior se registran representaciones del abdomen, región pectoral y dorso. El área somática sensorial de los miembros posteriores están representados en la porción más dorsal de la superficie dorso-lateral de los hemisferios. En un patrón similar a los miembros anteriores, se representan en sentido rostro-caudal, los pies, piernas y muslos. La cola está apenas representada en una zona dorso-posterior (Lám.45A; S-I).

El área auditiva ocupa una amplia región oval en las porciones caudal y lateral del neocórtex. En la zona más rostral la región auditiva es considerablemente dorsal a la fisura rinal, pero gradualmente se aproxima a esta fisura, hacia el polo caudal del hemisferio. La mayor parte de la región auditiva se encuentra caudal al surco suprasilviano aunque puede producirse cierta superposición por delante de este surco con algún sector de la representación somática sensorial (Lám.45A; A).

El área visual tiene una configuración irregular, se localiza en la porción dorso-caudal de los hemisferios, limitando anteriormente con la región somática sensorial. Un sector

triangular del área visual se superpone, en cambio, con la parte dorsal de la representación auditiva (Lám.45A; V).

En D. novemcinctus se interpreta que las localizaciones de las áreas somáticas, sensitiva y motora, no están totalmente superpuestas. A diferencia de la mayor parte de los mamíferos en donde las organizaciones somatotópicas primarias (sensitiva y motora; Animalculi) se muestran como una imagen especular y con la representación sensorial y motora orientadas de manera rostral y caudal, respectivamente, los Animalculi, sensorial y motor en este armadillo están orientados de la misma manera.

Saraiva & Magalhaes-Castro (1975) han estudiado en Bradypus tridactylus las representaciones de las proyecciones somáticas primarias (sensitiva y motora), somáticas secundarias (sensitivas), visuales y auditivas y las relaciones de estas regiones con los diferentes surcos neocorticales (Lám.45B).

Los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones que se denominan marginal, suprasilviana y ectosilviana, en sentido medio-lateral. Esta denominación ha sido aplicada, originalmente, a encéfalos del Orden Carnivora.

El área de representación somática primaria sensitiva ocupa los dos tercios anteriores de las circunvoluciones marginal y

suprasilviana y se extiende desde el surco interhemisférico hasta el surco suprasilviano. Una gran porción del área somática primaria sensitiva (S-I) está destinada a la representación de los miembros anteriores, especialmente la porción del autopodio. Esta parte corporal está representada en la circunvolución suprasilviana y un gran sector está ocupado por la representación de las garras. Al área cortical de los miembros anteriores le siguen en orden decreciente de magnitud las proyecciones de los miembros posteriores, tronco y rostro. Los miembros posteriores están representados en las porciones dorsal y medial de la circunvolución marginal. La proyección del tronco está limitada a la superficie dorsal de esta circunvolución con la cadera extendiéndose hacia la superficie interhemisférica. El rostro está representado por un área relativamente pequeña en la porción lateral de la circunvolución suprasilviana, alcanzando el extremo del surco suprasilviano.

El análisis de los resultados muestra que el eje corporal está representado en una dirección medio-lateral, a lo largo del borde caudal del área somática, mientras las extremidades de los apéndices se proyectan hacia el sector rostral.

La localización del área somática primaria motora (M-I) coincide ampliamente con el área somática primaria sensitiva (S-I) (Lám.45B; SM-I). La organización somatotópica motora

(Bradypunculus) presenta las mismas proporciones corporales que la organización somatotópica sensitiva, mostrando un predominio del área de los miembros anteriores. Se interpreta, por lo tanto, que las áreas somáticas, sensitiva y motora, se superponen totalmente, formando una amalgama sensorio-motora, como es el caso de algunos marsupiales (Lende, 1963).

El área somática secundaria sensitiva (S-II) se ubica en la porción rostral de la circunvolución ectosilviana, superpuesta anteriormente con el área somática primaria (SM-I) y caudalmente con el área auditiva. Esta última se ubica en la mitad caudal de la circunvolución ectosilviana y el área visual en la porción caudal de la circunvolución suprasilviana (Lám.45B; S-II, A, V).

Según Saraiva & Magalhaes-Castro (1975) la distorsión del Bradypunculus en el sentido de una mayor representación de los miembros anteriores, coincide con las características comportamentales de los perezosos. Estos edentados son incluidos en un grupo de animales arborícolas, extremadamente especializados que dependen casi exclusivamente de los miembros anteriores para la exploración de su habitat. El Bradypunculus refleja en su imagen distorsionada de la superficie corporal el alto grado de especialización logrado por los miembros anteriores en estos mamíferos.

2. PARTE PALEONEUROLOGICA.

a. INTERPRETACION MORFOLOGICA DE MOLDES ENDOCRANEANOS DE DISTINTOS TAXONES DE XENARTROS FOSILES.

Propalaeohoplophorus sp. (Láms. 46 y 47)

Especímenes: MLP 68.VI.25.297 (ej.1) y MLP 68.VII.25.294 (ej.2)

Propalaeohoplophorus incisivus Ameghino, 1887

Especimen: MACN A 7648 (ej.3)

Los moldes endocraneanos de los ej. 1 y 2 sólo representan los hemisferios cerebrales; el ej. 3 por el contrario presenta un molde algo más completo ya que está representado gran parte del cerebelo, pero está bastante deformado por aplastamiento dorso-ventral.

Los hemisferios muestran hacia la región caudal un mayor ensanchamiento que en la mitad anterior. Ya sea que se los observe en vista lateral como dorsal no recubren a los bulbos olfatorios (Lám. 47A, E).

Las estructuras que reflejan elementos vasculares se encuentran escasamente representadas. En el ej. 1 se destaca en la línea media dorsal, el surco interhemisférico, por donde corre

el seno longitudinal superior. La impresión de este seno no se observa en todo su trayecto, sino sólo a nivel de las regiones frontal y caudal del molde (Lám.47A; sls). A cada lado de los hemisferios cerebrales, sobre los lóbulos piriformes se destacan dos prominentes estructuras que representarían impresiones vasculares. Su recorrido se extiende desde el polo caudal de los hemisferios hasta la región media, no alcanzando el extremo rostral (Lám.47,B,C,D; iv). Sobre el lado izquierdo, detrás del vaso lateral, se destaca otro elemento vascular, el seno transversal, pero su recorrido es interrumpido debido a la rotura del molde en ese lugar.

La fisura rinal presenta un recorrido horizontal continuo en sentido rostro-caudal, con una incurvación media, en una región levemente deprimida que corresponde a la zona silviana (Lám.47A,B,C;fr). Desde esta depresión surge un surco neocortical que se dirige hacia atrás y adentro sin alcanzar el surco interhemisférico; este surco podría homologarse al surco suprasilviano de los Dasypodidae por su ubicación topográfica (Lám.47A,C, ss). Entre el surco suprasilviano y el interhemisférico queda delimitada una circunvolución ancha que ocupa la región frontal y parietal del hemisferio. La región occipito-temporal queda delimitada por la mitad posterior de la fisura rinal y el surco suprasilviano. El ej. 1 exhibe un corto surco en la región occipito-temporal con correspondencia en el

ej. 2 (Lám.47,A,C,E; 1). En este último, la mitad posterior de la fisura rinal es visible hasta niveles más caudales que en el ej.1.

Los bulbos olfatorios, seccionados del molde en el ej. 1, se encuentran incluidos en la cavidad endocraneana. En la vista rostral del molde se aprecian los pedúnculos olfatorios en sección transversal (Lám.47B; bo, po).

La cara ventral del molde del ej. 1 ofrece el relieve de algunos elementos encefálicos (Lám.47D). Los tubérculos olfatorios se presentan bajo la forma de dos masa ovoides, caudales a los pedúnculos olfatorios. Seguidamente se disponen dos pequeñas protuberancias en forma divergente que corresponden a los nervios ópticos (II) reunidos a nivel de otra elevación correspondiente al quiasma óptico. La zona en relieve, de forma redondeada, por detrás del quiasma es referida a la impresión hipofisaria. A este nivel se identifican dos estructuras: una de contorno triangular que podría corresponder a la neurohipófisis y otra por detrás, de aspecto algo más redondeado que podría ser la adenohipófisis. A ambos lados de esta región se observa el relleno del foramen lacerum anterior (salida de los nervios III, IV, VI, VI).

El cerebelo está representado únicamente en el ej. 3, en su

porción dorso-caudal. La medida transversa podría superar ligeramente el ancho telencefálico. El vermis, en vista lateral, se eleva por encima de hemisferios cerebrales y cerebelosos. Estos están parcialmente representados por deterioro de las porciones laterales del molde endocraneano. Los surcos paramedianos son estrechos. Una región triangular, detrás del telencéfalo reflejaría parte del mesencéfalo sobre el dorso.

Glyptodon clavipes Owen, 1839 (Láms.48 y 49)

Especímenes: MLP 18 (ej.1) y MLP 65 (ej.2)

El molde endocraneano del ej.1 refleja la mitad izquierda de un encéfalo completo con deterioro de los bulbos olfatorios en su tramo distal. El ej.2, en cambio, representa los sectores dorsales y parcialmente los laterales de los hemisferios telencefálicos y la porción dorsal del cerebelo. Los bulbos olfatorios no están representados.

En base a estos dos moldes endocraneanos se realiza la interpretación del encéfalo de Glyptodon clavipes.

Los hemisferios telencefálicos se muestran más anchos hacia el polo caudal. En vista lateral se destaca cierto desarrollo del polo frontal, pero sin recubrir a los bulbos olfatorios

(Lám.49C).

En estos moldes no están muy bien representadas aquellas estructuras que reflejan elementos de la circulación encefálica y meníngea.

La fisura rinal sólo se observa en su recorrido anterior, demarcando un indicio de lóbulo frontal de los hemisferios telencefálicos (Lám.49C; fr). Estos presentan una constricción media que podría interpretarse como la zona silviana (Lám.49,A,C; rs). A nivel de esta depresión se describe un surco neocortical que asciende en diagonal hacia arriba y hacia atrás. Por su ubicación topográfica podría homologarse al surco suprasilviano de los Dasypodidae (Lám.49A,C;ss). Este surco, de breve recorrido, delimita una prominente circunvolución que ocupa el sector fronto-parietal del hemisferio. Esta circunvolución es más ancha frontalmente y podría homologarse con la circunvolución suprasilviana de los Tardigrada (Lám.49A; sup). La región occipito-temporal de los hemisferios se muestra más deprimida. Sobre la región dorsal de los hemisferios y paralelo al surco interhemisférico se observa una ligera depresión longitudinal que podría homologarse al surco lateral (Lám.49A; 1?).

Las estructuras paleocorticales no pueden ser evaluadas en su totalidad por deterioros observados en el molde endocraneano

sobre todo a nivel del lóbulo piriforme. Sin embargo se destaca, rostral al lóbulo piriforme, un dilatado tracto olfatorio lateral (Lám.49B,C; 1p, tol). Los bulbos olfatorios, aunque parcialmente representados, presentan una distancia transversa ligeramente mayor que el ancho frontal. Se unen al polo frontal de los hemisferios por conspicuos pedúnculos olfatorios dispuestos de manera divergente (Lám.49; bo, po).

Sobre la cara ventral del molde se encuentran representadas distintas estructuras encefálicas y salidas de nervios craneanos. Los tubérculos olfatorios no muestran una superficie muy dilatada. Posteriormente, se observa el quiasma óptico desde donde se prolongan de manera divergente los rellenos correspondientes a los nervios ópticos (II). Una zona en relieve, a continuación del quiasma representa la región hipofisaria a penas elevada y rodeada externamente por el relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo). Una ligera depresión, posterior a la región hipofisaria separa a esta zona de una nueva superficie en relieve correspondiente a la protuberancia. Caudal a esta estructura se distingue la región ventral del bulbo raquídeo. Entre el relleno del canal carotídeo y la zona correspondiente al lóbulo piriforme se disponen antero-posteriormente y desde la región medial hacia la lateral, gruesos troncos correspondientes al relleno del foramen lacerum anterior más el foramen redondo (salida de los nervios III, IV, V1-2, VI),

y foramen oval (salida del nervio V3). A nivel de la región ótica se visualiza el relleno del meato auditivo interno, correspondiente a la salida de los nervios VII y VIII. Posteriormente, están esbozados los rellenos del foramen lacerum posterior (salida de los nervios IX, X y XI) y foramen condíleo (salida del nervio XII) (Lám.49B).

El cerebelo presenta una medida transversa que no sobrepasa el ancho máximo de los hemisferios telencefálicos y se encuentran en íntimo contacto con el polo caudal de éstos. El vermis parece más desarrollado que los hemisferios cerebelosos y en vista lateral se proyecta por encima de éstos. Los surcos paramedianos que separan vermis y hemisferios cerebelosos están ligeramente esbozados. La superficie cerebelosa se muestra lisa (Lám.49A).

Utaetus buccatus Ameghino, 1902 (Láms.50 y 51)

Espécimen: AMNH 28668 (neotipo)

El molde endocraneano artificial representa un encéfalo incompleto debido a la ausencia de la porción correspondiente al cerebelo y la porción posterior del tronco encefálico por deterioro del cráneo en dichas regiones.

Las porciones del encéfalo mejor representadas en este molde

son los hemisferios telencefálicos, los bulbos olfatorios y parte de la cara ventral.

Los hemisferios telencefálicos no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo (esto se deduce por la presencia del tentorio cerebeloso) y muestran hacia la región caudal un progresivo ensanchamiento (Lám.51A).

Sobre la superficie telencefálica se destacan algunas impresiones tenues correspondientes a estructuras vasculares. Se observa el seno longitudinal superior a nivel del surco interhemisférico, que se bifurca en el extremo caudal de los hemisferios en dos senos transversos que bordean la región occipital de los hemisferios telencefálicos. Sobre la región parietal de cada uno de éstos se localiza una estructura vascular que confluye en el seno longitudinal superior (Lám.51A; sls, st, iv). Lateralmente, sobre el lóbulo piriforme, en su porción inferior, se advierte un vaso de mediano calibre que en su trayecto emite pequeñas ramas en distintas direcciones. Su ubicación muy por debajo de la fisura rinal es coincidente con lo que se observa en el molde endocraneano de Dasypus hybridus (Lám. 51C; iv).

Tanto en vista lateral como dorsal se exhibe un surco con su extremo rostral desviado ligeramente hacia arriba. Por su

localización el mismo se interpreta como la fisura rinal. A diferencia de lo que se observa en otros Dasypodidae en donde la fisura rinal se encuentra conformada por dos ramas, anterior y posterior, en U. buccatus dicha fisura se evidencia continua, en sentido antero-posterior (Lám.51A,C; fr). El patrón de fisuración neocortical es aparentemente muy simple. Sobre cada uno de los hemisferios telencefálicos, a nivel de la región fronto-parietal se observa una depresión que en su recorrido antero-posterior forma un ángulo obtuso con el vértice dirigido hacia abajo. Este surco no es comparable con ninguno de los señalados para los moldes endocraneanos de Dasypodidae actuales. Prima facie, se interpreta como la unión de los surcos presilviano y suprasilviano ya descriptos (Lám.51A,C; p-ss?). Entre estos surcos y el surco interhemisférico queda delimitada una circunvolución fronto-parietal. La región occipito-temporal está comprendida entre la mitad posterior del surco mencionado y la porción caudal de la fisura rinal.

Los bulbos olfatorios están ligados a los hemisferios telencefálicos mediante cortos pedúnculos olfatorios. La porción ventral de los bulbos se encuentra bastante deteriorada y por lo tanto no se observan las terminaciones del nervio olfatorio (Lám.51; bo, po).

La cara ventral de este molde endocraneano sólo se conserva

en forma parcial (Lám.51B). Se identifican la porción lateral de los respectivos tubérculos olfatorios y una fracción de los lóbulos piriformes. La región hipofisaria está representada por una conspicua zona en relieve de forma triangular. La salida de los nervios, sólo en parte están preservados. De acuerdo a la descripción que hace Guth (1961) respecto de los orificios craneanos para otros Dasypodidae, se identifican el relleno del foramen lacerum anterior más el relleno del foramen redondo relativo a la salida de los nervios III, IV, VI, VI-2 y el relleno del foramen oval correspondiente a la salida de la rama mandibular del nervio trigémino (V3) (Lám.51B; fla-fr, fo).

Scagliatatus reigi Scillato-Yané, 1982 (Láms.52 y 53)

Espécimen: MMP 1210

El molde endocraneano artificial refleja la morfología de un encéfalo con cierta deficiencia en los sectores antero-latero-ventrales de los bulbos olfatorios por deterioro del endocraneo en esa región. Están representados, principalmente, los hemisferios telencefálicos, cerebelo y bulbo raquídeo.

Los hemisferios telencefálicos muestran, al igual que en otros Euphractini, un gradual ensanchamiento hacia la región caudal, siendo esta distancia ligeramente mayor que la distancia

antero-posterior de los hemisferios. En vista lateral éstos se observan más altos que el cerebelo (Lám.53A,C).

Sobre la superficie del molde se destacan elementos correspondientes a estructuras vasculares como así también impresiones de algunos surcos neocorticales. Hacia el polo caudal de los hemisferios se observa el tramo posterior del seno longitudinal superior y su bifurcación en los senos transversos (Lám.53A; sls, st). Sobre la región occipital de los hemisferios se advierte el relieve más tenue de elementos circulatorios que parecen drenar hacia el seno longitudinal superior y su bifurcación posterior. Lateralmente, en ambos hemisferios, se destaca el relieve de un vaso de mediano calibre que se extiende a lo largo del eje antero-posterior sobre la porción superior del lóbulo piriforme, inmediatamente por debajo de la fisura rinal. Este vaso se curva hacia la cara ventral del molde ubicándose entre el tracto olfatorio lateral y el tubérculo olfatorio. En su trayecto medio emite vasos dorsales de menor calibre (Lám.53B,C; iv).

La fisura rinal se destaca tanto desde la cara lateral como dorsal. Esta dividida en una rama posterior y una rama anterior más corta (Lám.53A; sra, srp). Esta fisura marca el límite entre el neocórtex dorsal de reducido tamaño, en comparación con el voluminoso lóbulo piriforme de posición ventral (Lám.53C; 1p).

Sobre la superficie neocortical se observa la impresión de escasos surcos neocorticales. Como continuación dorsal de la rama posterior de la fisura rinal se evidencia el surco presilviano que se ubica de manera diagonal sobre la región frontal. Sobre la región parietal se observa el surco suprasilviano con su extremo caudal bifurcado. Este surco se extiende en forma diagonal hacia arriba y hacia atrás, inmediatamente por encima del extremo anterior de la rama posterior de la fisura rinal. Sobre la cara dorsal, en el sector fronto-parietal, se observa una depresión dispuesta en forma paralela al surco suprasilviano y que contacta con el surco presilviano. Este surco se ha mencionado en otros Euphractini como surco (z) (Lám.53A,C; p,ss,z).

Los bulbos olfatorios están representados en su unión con el polo anterior de los hemisferios telencefálicos a través de cortos pedúnculos olfatorios. El prominente lóbulo piriforme se observa tanto desde la cara lateral como dorsal y se continúa rostralmente por un desarrollado tracto olfatorio lateral (Lám.53; bo, po, lp, tol).

Sobre la cara ventral del presente molde se evidencia el relieve de distintas estructuras encefálicas (Lám.53B). Los tubérculos olfatorios se muestran prominentes y de forma redondeada, flanqueados por los tractos olfatorios laterales. En sentido antero-posterior se destacan los rellenos

correspondientes a las salidas de los siguientes nervios craneanos: los nervios ópticos (II), dispuestos de manera divergente sobre los tubérculos olfatorios; posteriormente un grueso tronco que correspondería al relleno del foramen lacerum anterior más el foramen redondo (salida de los nervios III, IV, VI, VI-2); seguidamente pero hacia afuera se ubica el relleno del foramen oval (salida del nervio V3). A nivel de la región ótica se señala el relleno del meato auditivo interno (salida de los nervios VII y VIII), posteriormente se evidencia el relleno del foramen lacerum posterior (salida de los nervios IX, X y XI) y finalmente en la región más caudal, el relleno del foramen condíleo (salida del nervio XII). En el sector medio de la cara ventral, posterior al quiasma óptico, se diferencia la región hipofisaria, bordeada por el relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo). A continuación se observan dos superficies ligeramente dilatadas correspondientes a la zona protuberancial y a la región ventral del bulbo raquídeo.

El cerebelo no sobrepasa el ancho máximo del encéfalo (Lám.53A). Se observa, en vista dorsal, en el límite entre la región posterior de los hemisferios telencefálicos y el vermis cerebeloso, una depresión de contorno triangular que sería el sitio donde se ubica el tentorio cerebeloso (Lám.53A; tc). Desde la vista cuadal se evidencian los hemisferios cerebelosos y el vermis de dimensiones similares, con impresiones transversas que

reflejan la división en lobulillos y laminillas cerebelosas. Se encuentran separados por angostos y profundos surcos paramedianos. Externamente a los hemisferios cerebelosos se observan dos protuberancias correspondientes a los paraflóculos de menor tamaño que las estructuras cerebelosas descriptas anteriormente.

Peltephilus ferox Ameghino, 1891 (Láms.54 y 55)

Espécimen: MACN 4902-18

Este molde endocraneano refleja la morfología de un encéfalo. Se exhiben los bulbos olfatorios, los hemisferios telencefálicos, el cerebelo y el bulbo raquídeo (Lám.55).

Las estructuras más sobresalientes son los hemisferios telencefálicos que exhiben un pronunciado ensanchamiento en su porción caudal en relación a la región frontal mucho más estrecha (Lám.55A, ht). Se comprueba que aquella distancia supera ligeramente la distancia antero-posterior de los hemisferios. Los mismos ofrecen en vista lateral un aspecto particularmente globoso con una marcada convexidad hacia la región parietal, proyectándose por fuera del cerebelo (Lám.55C). La superficie dorsal de la región frontal marca en el molde una suave depresión de los hemisferios hacia la región anterior.

A pesar de ciertas imperfecciones del endocráneo se preservan sobre la superficie telencefálica estructuras vinculadas a la circulación encefálica y meníngea. El seno longitudinal superior, sobre el surco interhemisférico, se observa desde las vistas dorsal y lateral. En el extremo caudal de los hemisferios telencefálicos sufre una bifurcación en los dos senos transversos, de los cuales el derecho muestra una mejor impresión de su recorrido dorso-lateral (Lám.55A; sls, st). Distintos elementos vasculares se destacan sobre la cara superior de los hemisferios cerebrales, entre ellos el vaso a sobre la región frontal del hemisferio derecho; los vasos b, c, sobre la región parietal del hemisferio izquierdo y otros vasos menores sobre la porción más caudal de los hemisferios. Salvo estos últimos que parecen drenar, directamente hacia los senos transversos, los vasos citados más arriba drenarían hacia el seno longitudinal superior (Lám.55A). Sobre los lóbulos piriformes se destaca una prominente estructura vascular que exhibe una clara bifurcación hacia la cara ventral (Lám.55B,C,D; iv). Otro elemento vascular se considera en la región superior del lóbulo piriforme, inmediatamente por debajo de la fisura rinal. Sobre la superficie cerebelosa se evidencian estructuras vasculares sobre los surcos paramedianos y parafloculares que drenan hacia los senos transversos.

Sobre la cara lateral se distingue un surco que por su

localización puede interpretarse como la rama posterior de la fisura rinal (Lám.55C; srp). Se individualiza mejor sobre el lado derecho pues del lado izquierdo se observan algunas alteraciones que desfiguran su trayecto. El neocórtex tiene un tamaño algo menor que el prominente lóbulo piriforme. La rama anterior de la fisura rinal no se observa. Sobre el hemisferio izquierdo se distingue un surco que continuándose con la rama posterior de la fisura rinal se proyecta hacia adelante y hacia arriba adoptando una posición casi transversa sobre la región frontal. Dicho surco correspondería al surco presilviano (Lám.55A; p). Excepto dos suaves depresiones sobre la región parieto-occipital (1, 2) no se individualizan otros surcos neocorticales. La región silviana no está representada.

Los bulbos olfatorios presentan una medida transversa que supera ligeramente el ancho frontal de los hemisferios cerebrales. Cada bulbo se vincula a los hemisferios mediante cortos pedúnculos olfatorios y se disponen separadamente uno de otro, en forma ligeramente divergente (Lám.55A; bo, po). Los pedúnculos se observan tanto desde la cara dorsal como lateral. Sobre la cara antero-ventral de los bulbos se observan las ramificaciones del nervio olfatorio (I). La impresión de la lámina cribosa es oblicua, de adelante a atrás y de arriba a bajo.

La cara ventral revela algunas estructuras ya descriptas en otros Dasypodidae (Lám.55B). Los tubérculos olfatorios se distinguen contiguos a la superficie ventral de los bulbos como dos estructuras redondeadas y particularmente prominentes. Sobre el borde lateral externo de cada uno de los tubérculos se proyectan los respectivos tractos olfatorios laterales. La región hipofisaria se destaca a través de una pequeña estructura, en relieve, flanqueada por el foramen lacerum anterior más el relleno del foramen redondo (salida de los nervios III, IV, VI, VI-2). Se destaca el gran tamaño de los lóbulos piriformes.

El cerebelo presenta una medida transversa menor que el ancho máximo telencefálico (Lám.55A). El hemisferio cerebeloso derecho muestra dos surcos transversos. Externamente a los hemisferios se observan los paraflóculos con indicio de fisuración.

Epipeltephilus recurvus Ameghino, 1904 (Láms.56 y 57)

Espécimen: MACN A 11641

Por deterioro de algunos sectores craneanos, este molde endocraneano refleja la morfología incompleta de un encéfalo. Están representados parte del sector dorsal y lateral izquierdo de los bulbos olfatorios, las regiones dorsal y lateral izquierda

de los hemisferios telencefálicos y los sectores dorsal y caudal del cerebelo. No ofrece detalles de la base del cerebro.

Los hemisferios telencefálicos, desde la cara dorsal, muestran un mayor ensanchamiento en el polo caudal en relación al polo frontal mucho más estrecho (Lám.57A). La distancia máxima transversa es ligeramente mayor que la distancia antero-posterior de los hemisferios. Estos presentan, en vista lateral, un contorno convexo con la región parietal proyectándose por encima del cerebelo y la región frontal más deprimida.

Pese a algunas imperfecciones de la superficie del molde endocraneano se observa el recorrido de distintos elementos de la circulación encefálica y meníngea. Se observa sobre el surco interhemisférico, ya sea desde la vista dorsal o lateral, el seno longitudinal superior que se bifurca caudalmente en los senos transversos (Lám.57A; sls, st). Lateralmente, sobre el hemisferio izquierdo, se observa una estructura que podría interpretarse como un vaso de mediano calibre, cuyo recorrido se prolonga desde la zona silviana hacia el polo caudal (Lám.57;iv).

Sobre la superficie neocortical se advierte la impresión de escasos surcos neocorticales. La fisura rinal se observa, únicamente, en su tramo anterior ya que alteraciones en el molde endocraneano impiden la observación de su rama posterior

(Lám.57;sra). Desde la vista dorsal y sobre la región frontal se observa un surco diagonal que se interpreta como el surco presilviano (Lám.57; p). Se dispone, en vista lateral, hacia arriba y adelante. Sobre la región fronto-parietal de ambos hemisferios se describe la suave impresión de un surco de disposición casi paralela al surco interhemisférico cuya interpretación con un surco neocortical conocido por el momento queda pendiente. Sobre la región parietal se observa otra ligera depresión que por su ubicación oblicua hacia arriba y hacia atrás corresponde al surco suprasilviano (Lám.57; ss).

Los bulbos olfatorios, aunque incompletos, permiten señalar una distancia transversa ligeramente mayor que el polo frontal. Estos bulbos se conectan a los hemisferios mediante cortos pedúnculos olfatorios que se observan tanto desde la cara dorsal como lateral (Lám.57A; bo, po).

El cerebelo presenta una medida transversa menor que el ancho máximo telencefálico (Lám.57A). El vermis se proyecta, en vista lateral, por encima de los hemisferios cerebelosos. Estos se encuentran separados del vermis por dos profundos y estrechos surcos paramedianos. El cerebelo mantiene un íntimo contacto con el polo occipital de los hemisferios telencefálicos lo que impide observar desde la cara dorsal el sector correspondiente al mesencéfalo. Este molde ofrece sólo el detalle parcial del

paraflóculo izquierdo. Sobre la superficie cerebelosa no se evidencia la foliación.

cf. Peleciodon Ameghino, 1891 (Láms.58 y 59)

Espécimen: MLP 85-VII-3-2

Este molde endocraneano representa un encéfalo incompleto por deterioro de algunos sectores craneanos. No se han moldeado ni la porción correspondiente a los bulbos olfatorios, ni la porción latero-ventral del lado derecho del encéfalo. Los hemisferios cerebrales no recubren ni a los bulbos olfatorios, ni al cerebelo y en vista lateral muestran una marcada convexidad hacia el límite parieto-frontal (Lám.59B). En vista dorsal estos hemisferios exhiben un gradual ensanchamiento desde el polo frontal hacia el polo caudal, con una distancia máxima transversa ligeramente menor que la distancia antero-posterior (Lám.59A).

En este molde endocraneano se encuentran representados algunos elementos de la circulación encefálica y meníngea. Sobre la cara dorsal se destacan el seno longitudinal superior y su bifurcación en el seno transverso derecho que se ubica entre el hemisferio cerebeloso y el telencéfalo (Lám.59A; sls, st). El seno transverso izquierdo no está claramente representado en su porción proximal, pero tiene representación entre cerebro y

cerebelo. Este seno parece prolongarse, lateralmente, entre el hemisferio cerebeloso y el paraflóculo. Sobre la región parietal se observa la representación de vasos de pequeño calibre que parecen drenar hacia el seno longitudinal superior.

La fisura rinal se observa, únicamente, sobre la cara lateral izquierda (Lám.59B; fr). Su recorrido es horizontal y continuo. Limita el neocórtex de un voluminoso lóbulo piriforme (Lám.59B; lp). A nivel de la región silviana se produce una leve constricción que separa a los hemisferios en dos regiones: 1) la región fronto-parietal, arriba y adelante de la región silviana, 2) la región occipito-temporal hacia atrás y debajo de la región silviana, expandida más lateralmente que la región fronto-parietal. En vista dorsal este molde refleja la impresión de varios surcos neocorticales que se disponen, principalmente, en el sentido del eje antero-posterior de los hemisferios. Bordeando el polo frontal de éstos se observa un surco transversal que contacta con la fisura rinal, es el surco presilviano. Siguiendo la curvatura del telencéfalo y paralelo al surco interhemisférico se observa el surco lateral que termina sobre la región frontal en una depresión, insinuándose una bifurcación rostral del mismo. A diferencia de lo que se observa en otros moldes endocraneanos de Tardigrada, el surco lateral de este molde se evidencia desde la cara lateral en todo su recorrido puesto que se encuentra a un nivel más bajo que el surco interhemisférico. El surco

suprasilviano observable tanto dorsal como lateralmente, corre en la misma dirección que el surco lateral, pero a lo largo de un trayecto más corto, sin alcanzar la región frontal. El trayecto del surco suprasilviano se encuentra algo alterado sobre el hemisferio derecho por ciertos deterioros en el molde (Lám.59; rs, p, 1, ss).

Según Saraiva & Magalhaes-Castro (1975), los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones denominadas: marginal, suprasilviana y ectosilviana, en sentido medio-lateral. Estas circunvoluciones se observan tanto dorsal como lateralmente. A diferencia de lo observado en otros Tardigrada la circunvolución marginal, ya sea desde la cara rostral o lateral del molde, se ubica más alta que la circunvolución ectosilviana, siendo esta última, sin embargo, la más prominente, ensanchándose hacia el polo caudal (Lám.59A; mar, sup, ects). Sobre el lado izquierdo, hacia la mitad de la fisura rinal se observa un surco que corre hacia arriba y hacia atrás y que se homologa al surco pseudosilviano (Lám.59; sps).

El lóbulo piriforme se proyecta lateralmente de tal modo que se evidencia desde la cara dorsal del molde. La superficie del lóbulo piriforme presenta algunas alteraciones por deterioro de la cavidad endocraneana y se continúa rostralmente por el tracto olfatorio lateral (Lám.59B; lp, tol).

La cara ventral del molde endocraneano está representada en su sector izquierdo. El tubérculo olfatorio se encuentra ligeramente esbozado, rodeado lateralmente por el tracto olfatorio. La región hipofisaria se observa como una elevación de contorno triangular bordeada por el relleno de la arteria carótida interna (canal carotídeo, foramen lacerum medio) (Lám.59B; cc). La región metencefálica se encuentra ventralmente representada por una zona elevada correspondiente a la protuberancia (Lám.59B; rp). Distintas proyecciones reflejan la salida de los nervios craneanos. Por delante de la región hipofisaria se distingue el relleno correspondiente a la salida de los nervios II (foramen óptico) más el relleno de la salida de los nervios III, IV, VI y VI (foramen lacerum anterior). Entre el relleno del canal carotídeo y el lóbulo piriforme se individualizan dos troncos nerviosos, el interno correspondiente a la salida de la rama maxilar del nervio trigémino (V2, foramen redondo) y el externo a la salida de la rama mandibular del mismo nervio (V3, foramen oval). A nivel de la región ótica se visualiza el relleno del meato auditivo interno, correspondiente a la salida de los nervios VII y VIII. El relleno de la salida de los nervios IX, X y XI (foramen lacerum posterior) y nervio XII (foramen condíleo) apenas están esbozados (Lám.59B; II-fla, fr, fo, mai).

El cerebelo está bastante bien representado con excepción de

su porción lateral derecha. Su medida transversa no sobrepasa el ancho máximo de los hemisferios telencefálicos (Lám.59A). Se observa un íntimo contacto entre el polo caudal del telencéfalo y el cerebelo por lo que se deduce que el mesencéfalo no se evidencia desde la cara dorsal del molde. El vermis, más angosto que los hemisferios cerebelosos laterales, se proyecta, en vista lateral, por encima de éstos. Los surcos paramedianos que separan vermis y hemisferios cerebelosos son angostos y profundos. Lateralmente, por encima de la región ótica, se observa una dilatación correspondiente al paraflóculo. La superficie cerebelosa, aunque bastante lisa, permite advertir la impresión tenue de algunos surcos cerebelosos. Desde la vista caudal se observan, sobre la mitad inferior del vermis la impresión de dos surcos paralelos. Sobre la región dorsal de cada uno de los hemisferios cerebelosos se observa un surco ubicado en la misma posición.

Hapalops indifferens Ameghino, 1887 (Láms.60 y 61)

Espécimen: MLP 4-4

Los hemisferios cerebrales representan la mayor parte del molde endocraneano mostrándose más anchos en la región caudal. Estos hemisferios tienen un aspecto globoso con una distancia transversa similar a la distancia antero-posterior. No recubren

ni al cerebelo, ni a los bulbos olfatorios (Lám.61A,C).

Las estructuras correspondientes a la circulación encefálica y meníngea están apenas preservadas. Se observa el relleno del seno longitudinal superior en la línea media, entre los hemisferios y los senos transversos sobre la superficie dorsal de los hemisferios cerebelosos (Lám.61A; sls, st).

La fisura rinal muestra un trayecto sinuoso presentando en su porción media una curvatura convexa superior y una ligera depresión. Esta fisura limita el neocórtex de un voluminoso lóbulo piriforme (Lám.61C; fr, lp). La fisuración neocortical no es compleja. Bordeando el polo anterior de los hemisferios se evidencia un surco transverso, el surco presilviano, que contacta con la fisura rinal (Lám.61A,C; p). Sobre la superficie dorsal de los hemisferios, corren dos surcos paralelos, en sentido antero-posterior. Los mismos se homologan a los surcos lateral y suprasilviano (Lám.61A; 1, ss). El surco lateral, al mismo nivel que el surco interhemisférico se observa claramente bifurcado en su extremo anterior sobre la región frontal de cada hemisferio. El surco suprasilviano se evidencia tanto en vista dorsal como lateral (Lám.61A,C; ss). Corre en la misma dirección que el surco lateral, pero a lo largo de un trayecto más corto, por lo tanto no alcanza la región frontal.

Los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones que se denominan, marginal, suprasilviana y ectosilviana, en sentido medio-lateral (Saraiva & Magalhaes-Castro, 1975) (Lám.61A; mar, sup, ect). Desde la vista rostral del molde las circunvoluciones marginal y suprasilviana se encuentran al mismo nivel, en la porción fronto-parietal, haciéndose más prominente la circunvolución suprasilviana sobre el sector occipital del telencéfalo. Sobre el lado izquierdo, hacia la mitad de la fisura rinal se observa un surco que corre hacia atrás y hacia arriba. El mismo puede homologarse al surco pseudosilviano (Lám.61A,C; sps).

El lóbulo piriforme se continúa rostralmente por un prominente tracto olfatorio lateral. Los bulbos olfatorios están conectados al polo frontal de los hemisferios por medio de cortos pedúnculos olfatorios y están dispuestos separadamente uno de otro de una manera ligeramente divergente. La medida transversal de los mismos es inferior al ancho frontal de los hemisferios. En la región terminal de los bulbos se observan las ramificaciones del nervio olfatorio (I) (Lám.61A,C; lp, tol, bo, po).

La cara ventral del molde endocraneano muestra en relieve varios elementos (Lám.61B). Las estructuras que corresponden a los tubérculos olfatorios están parcialmente cubiertos por el basicráneo. La región hipofisaria se identifica claramente como

una elevación en la línea media. Por delante de esta región se localizan el quiasma y nervio óptico (II). Aparentemente la salida del mismo se realiza juntamente con la salida de los nervios III, IV, VI y VI (foramen óptico + foramen lacerum anterior). Flanqueando la impresión hipofisaria se observa el relleno del canal carotídeo (foramen lacerum medio). Entre éste y el lóbulo piriforme se individualizan las salidas de la rama maxilar (V2, foramen redondo) y mandibular (V3, foramen oval) del nervio trigémino. La región protuberancial y parte del mielencéfalo se visualizan en el extremo caudal del molde, flanqueados por el foramen lacerum posterior, que corresponde a la salida de los nervios IX, X y XI.

El cerebelo está bien representado, en sentido transverso no sobrepasa el ancho máximo de los hemisferios (Lám.61A). El íntimo contacto con la región occipital de los mismos no permite evidenciar desde la cara dorsal la porción correspondiente al mesencéfalo. El vermis está representado por una zona más o menos redondeada que en vista lateral se proyecta por encima de los hemisferios cerebelosos. Estos últimos se encuentran separados del vermis por dos profundos surcos paramedianos. A los costados de cada hemisferio cerebeloso se observa una pequeña protuberancia que representa los paraflóculos. La superficie cerebelosa no muestra trazas de foliación transversal.

Hapalops rutimeyeri Ameghino, 1891 (Láms.62 y 63)

Espécimen: MACN A 1064

Este molde endocraneano refleja la morfología de un encéfalo en las porciones correspondientes a los hemisferios telencefálicos (con excepción del sector postero-lateral izquierdo) y la mitad derecha del cerebelo. Los bulbos olfatorios no están representados (Lám.63A).

Los hemisferios telencefálicos muestran, en vista lateral, una convexidad manifiesta hacia la zona parietal, siendo más deprimidos hacia la región frontal. Dorsalmente, la región caudal de estos hemisferios se observa más ancha que la frontal con una distancia máxima transversa semejante a la distancia antero-posterior.

Los elementos de la circulación encefálica y meníngea están representados en algunos sectores. El seno longitudinal superior, sobre el surco interhemisférico, apenas está esbozado. Se destaca el seno transverso derecho que se conecta con otro seno muy prominente sobre el surco paraflocular (Lám.63A; sls, st). Sobre el surco paramediano se advierte una elevación de menor diámetro asignable a otro elemento vascular que también se conecta con el seno transverso.

La fisura rinal se observa con un recorrido continuo y sinuoso en sentido antero-posterior. Limita, dorsalmente, un neocórtex expandido de un paleocórtex de tamaño proporcionalmente menor (Lám.63C; fr). Como en el caso de otros Tardigrada, se produce una pronunciada constricción a nivel de la región silviana, distinguiéndose dos regiones: 1) la región fronto-parietal, arriba y adelante de la región silviana, 2) la región occipito-temporal, hacia atrás y debajo de la región silviana, expandida lateralmente. Sobre la superficie neocortical se observa la clara impresión de varios surcos neocorticales. Bordeando el polo frontal de los hemisferios se evidencia un surco transverso, el surco presilviano que contacta con la fisura rinal (Lám.63C; p). En vista dorsal, se observa a lo largo de la región fronto-parietal y paralelo al surco interhemisférico, el surco lateral cuyo extremo anterior presenta esbozo de bifurcación, como se advierte en moldes endocraneanos y encéfalos de otros Tardigrada. Dorsal o lateralmente y por fuera del surco lateral se observa el surco suprasilviano con un trayecto más corto ya que no alcanza la región frontal de los hemisferios. Este surco presenta la mitad anterior de su recorrido paralelo al surco lateral y su mitad caudal curvado hacia afuera (Lám.63A,C; l, ss). A nivel de la región silviana se evidencia una depresión más tenue que puede interpretarse como el surco pseudosilviano (Lám.63A,C; rs, sps).

Los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones denominadas, según Saraiva & Magalhaes-Castro (1975), en sentido medio-lateral, marginal, suprasilviana y ectosilviana. La circunvolución marginal se observa, en vista lateral, ligeramente más elevada que la suprasilviana. Esta última presenta un claro ensanchamiento caudal y se muestra muy prominente. La circunvolución ectosilviana se expande en sentido lateral (Lám.63A; mar, sup, ect).

El lóbulo piriforme, por debajo de la mitad posterior de la fisura rinal alcanza un desarrollo menor que el neocórtex dorsal (Lám.63C; lp). En vista dorsal no se proyecta lateralmente, aunque si se observa un pequeño sector del lóbulo por delante de la región temporal de los hemisferios telencefálicos (Lám.63A; lp). Localizado por delante del lóbulo piriforme se observa el prominente tracto olfatorio lateral (Lám.63C; tol).

La cara ventral está ligeramente incompleta, falta parte del lóbulo piriforme izquierdo, el meato auditivo interno del mismo lado y parte del bulbo raquídeo (Lám.63B). Están representados los tubérculos olfatorios bordeados externamente por los tractos olfatorios laterales, muy prominentes. En el centro se evidencia una elevación correspondiente a la región hipofisaria flanqueada por el relleno de la arteria carótida interna (canal carotídeo) que atraviesa el cráneo por el foramen lacerum medio. La región

metencefálica está representada por una zona bastante dilatada asignable a la protuberancia. Las proyecciones correspondientes a las salidas de los nervios craneanos no están muy representadas. Por delante de la región hipofisaria se distingue el quiasma óptico y nervio óptico, cuya salida se realiza juntamente con la salida de los nervios III, IV, VI, VI (foramen óptico + foramen lacerum anterior). Entre el relleno del canal carotídeo y el lóbulo piriforme se individualizan, no muy claramente, las salidas de las ramas maxilar (V2, foramen redondo), y mandibular (V3, foramen oval) del nervio trigémino. Lateralmente a la protuberancia se individualiza el meato auditivo interno (salida de los nervios VII y VIII). Posteriormente se distinguen la salida de los nervios IX, X y XI (foramen lacerum posterior) y nervio XII (foramen condíleo).

El cerebelo, por deterioro craneano sólo está representado en los sectores correspondientes al hemisferio cerebeloso derecho, el paraflóculo del mismo lado y la porción dorsal del vermis. Se infiere que en sentido transverso su medida no sobrepasa el ancho máximo telencefálico (Lám.63A). La región mesencefálica no parece estar expuesta dorsalmente por el íntimo contacto entre el cerebelo y el polo caudal del telencéfalo. El vermis, en vista lateral, se proyecta encima de los hemisferios cerebelosos. Los surcos paramedianos son angostos. Con respecto a la fisuración cerebelosa, se observa, en vista dorsal, a nivel

del vermis una depresión que por su ubicación se interpreta como la fisura prima (Lám.63A; fp). Sobre el hemisferio derecho se aprecia la impresión de un surco sobre la región dorsal.

Nothrotherium sp. (Láms.64 y 65)

Espécimen: MACN 1012

Este molde endocraneano representa un encéfalo incompleto debido a que se trata de un fragmento de cráneo. Se observa, principalmente, el hemisferio telencefálico derecho, la porción proximal del bulbo olfatorio del mismo lado y un sector muy reducido de la zona dorsal del cerebelo (Lám.65).

Desde la cara lateral, el hemisferio telencefálico presenta una convexidad manifiesta hacia la región parieto-occipito-temporal. Desde la cara dorsal se aprecia que la región caudal es ligeramente más ensanchada que la región frontal.

Sobre la superficie del molde se observa el relieve de varias estructuras relativas a la circulación encefálica y meníngea. En el límite entre telencéfalo y cerebelo se advierte el recorrido proximal de los senos transversos (Lám.65; st).

Redes de menor calibre se localizan sobre las regiones frontal, parietal y occipito-temporal.

La fisura rinal señala el límite ventral de un voluminoso neocórtex en relación a un lóbulo piriforme de reducido tamaño (Lám.65; fr, 1p). Presenta un recorrido sinuoso, antero-posterior, marcado, sobre todo, en su porción caudal. Como en otros Tardigrada ya descriptos, a nivel de la región silviana se produce una pronunciada constricción, distinguiéndose la región fronto-parietal, arriba y adelante de la región silviana, y la región occipito-temporal, hacia atrás de aquélla, expandida lateralmente (Lám.65; trs). Sobre la superficie neocortical se observa la impresión firme de algunos surcos neocorticales. El lóbulo frontal, de notable desarrollo, está limitado ventralmente por el surco presilviano que contacta con la fisura rinal (Lám.65; p)

A lo largo de la región fronto-parietal se observa, en vista dorsal y lateral, el surco lateral. Por fuera de este surco y dispuesto de manera paralela al anterior se reconoce el surco suprasilviano, cuyo trayecto sigue la curvatura del molde. A nivel de la región silviana se evidencia una depresión que se extiende hacia arriba y hacia atrás y que se interpreta como el surco pseudosilviano (Lám.65; rs, 1, ss, sps).

Los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones, que según Saraiva & Magalhaes-Castro (1975) se denominan, en sentido medio-lateral: marginal, suprasilviana y

ectosilviana. La circunvolución suprasilviana se expande dorso-lateralmente en su mitad anterior y la ectosilviana en sentido lateral (Lám.65; mar, sup, ecto).

El lóbulo piriforme alcanza un desarrollo notablemente menor que el neocórtex dorsal y no se distingue desde la cara dorsal. Se continúa, rostralmente, por el tracto olfatorio lateral.

El cerebelo se presenta incompleto. Sólo están representados los sectores dorsal del vermis y hemisferio cerebeloso derecho. Se observa un estrecho contacto entre el polo occipital de los hemisferios cerebrales y el cerebelo, por lo tanto no estaría expuesto el mesencéfalo.

Megatheriinae indet. (Láms.66 y 67)

Espécimen: MMP 1306

El molde endocraneano representa un encéfalo completo con deterioro en su región ventral. La mayor parte está constituido por los hemisferios telencefálicos que muestran un ensanchamiento en la región caudal. Lateralmente son de aspecto globoso en la porción correspondiente a la zona parieto-occipito-temporal, siendo más deprimidos hacia la región frontal (Lám.67A; ht).

La fisuración está en parte enmascarada por impresiones que representan a la circulación encefálica y meníngea. Se evidencia entre los hemisferios el seno longitudinal superior que se bifurca en dos senos transversos a nivel de la región occipital de los hemisferios y se prolongan lateralmente a los lados del cerebelo. Vasos de menor calibre cruzan en forma diagonal la porción caudal de los hemisferios y desembocan en los senos transversos. Elevaciones menores se extienden en forma transversal sobre las regiones fronto-parietal y frontal. Redes de menor calibre se destacan sobre la región parietal de los hemisferios, sobre la región occipital del hemisferio izquierdo y sobre la región fronto-lateral del hemisferio derecho (Lám.67A).

Desde la cara lateral o dorsal del molde se evidencia una fuerte constricción que corresponde, por su ubicación topográfica a la región silviana (Lám.67; rs). Esta depresión separa a los hemisferios en dos regiones: 1) la región occipito-temporal hacia atrás y debajo de la región silviana y 2) la región fronto-parietal, arriba y adelante. Paralelo al surco interhemisférico corre un surco desde la región parietal hasta la frontal. Puede homologarse al surco lateral. Otro surco se observa sobre la cara lateral siguiendo la curvatura de los hemisferios sin alcanzar el polo caudal de los mismos; corresponde al surco suprasilviano. Sobre la región silviana se observa un surco que corre en forma diagonal, hacia arriba y hacia atrás correspondiente al surco

pseudosilviano (Lám.67; 1, ss, sps).

Los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones denominadas en sentido medio-lateral: marginal, suprasilviana y ectosilviana (Saraiva & Magalhaes-Castro, 1975). La circunvolución suprasilviana es más prominente que la ectosilviana. Esta última se expande lateralmente (Lám.67A; mar, sup, ect).

La fisura rinal no se individualiza claramente. Su porción anterior no está representada y su porción posterior está reflejada en su extremo caudal, de manera muy tenue. El lóbulo piriforme, ventral a la fisura rinal no parece ser tan voluminoso como en el caso de otros Tardigrada (Hapalops). Se debe destacar, sobre la región dorsal, rostral y medial de los hemisferios, varios surcos secundarios transversos que por el momento no se homologan con surcos neocorticales conocidos.

Los bulbos olfatorios no se han preservado bien y no son recubiertos por los hemisferios cerebrales. Se disponen en forma paralela. Proporcionalmente no alcanzan un gran tamaño.

El cerebelo entra en íntimo contacto con la región occipital de los hemisferios telencefálicos y como consecuencia de ello el mesencéfalo no es visible en la cara dorsal del molde

endocraneano. Se encuentra flanqueado por los senos transversos. La zona que corresponde al vermis es irregular con prominencias en el lado derecho. A ambos lados del vermis se encuentran los hemisferios cerebelosos que presentan dos surcos, más acentuados en el hemisferio izquierdo que en el derecho. Los paraflóculos están tapados por los senos transversos (Lám.67A).

Megatherium americanum Cuvier, 1796 (Láms.68 y 69)

Espécimen: MLP 2-179

El molde endocraneano representa la mitad izquierda de un encéfalo al que le falta, por deterioro craneano, la porción rostral correspondiente a los bulbos olfatorios. Desde el punto de vista de la morfología telencefálica este molde muestra una estrecha vinculación con el molde endocraneano del ejemplar de Megatheriinae.

La porción encefálica más notoria corresponde a los hemisferios telencefálicos que en vista lateral se muestran particularmente globosos, sin recubrir al cerebelo, ni a los bulbos olfatorios (Lám.69A,C; ht). Desde la cara dorsal se evidencia la región temporal más ancha que la región frontal. Sobre la superficie telencefálica se observan numerosas impresiones en relieve relativas a la circulación encefálica y

menínea. Su disposición y número recuerda a la que se describiera para el molde de un ejemplar de Megatheriinae. Entre los elementos vasculares se destacan el seno longitudinal superior que corre antero-posteriormente sobre el surco interhemisférico. Caudalmente se bifurca en dos prominentes senos transversos que bordean el margen occipital de los hemisferios. Vasos de menor calibre cruzan la región fronto-parietal (Lám.69A; sls, st).

Aunque la impresión de las meninges, sobre la superficie de los hemisferios cerebrales es muy notoria, es posible advertir el recorrido de varios surcos neocorticales. Desde la cara lateral o dorsal del molde se evidencia una fuerte constricción que corresponde por su ubicación topográfica a la fosa silviana (Lám.69A,C; rs). Esta depresión como ha sido señalado en otros Tardigrada, separa a los hemisferios en dos regiones: 1) la región occipito-temporal (hacia atrás y debajo de la región silviana) y 2) la región fronto-parietal (arriba y adelante). Sobre la región silviana se advierte una impresión arqueada referida, posiblemente, a un surco pseudosilviano (Lám.69C; sps). Sobre la cara lateral se distingue un surco correspondiente a las ramas anterior y posterior de la fisura rinal fusionados en ángulo recto (Lám.69C; fr). Este surco limita el neocórtex dorsal del paleocórtex ventral que alcanza un desarrollo menor en relación al primero.

El patrón de fisuración neocortical es coincidente con el descripto para distintos ejemplares de Tardigrada. Sobre la cara lateral y la cara dorsal del molde endocraneano se observan respectivamente, los surcos suprasilviano y lateral (Lám.69A,C; 1, ss). Este último con un recorrido antero-posterior más extendido que el primero. Varios surcos transversos recorren la región frontal de los hemisferios, considerando como surco presilviano al surco transverso más rostral (Lám.69C; p).

Entre el surco interhemisférico y la fisura rinal se observan las circunvoluciones: marginal, suprasilviana y ectosilviana. Esta última notablemente expandida en sentido lateral (Lám.69A; mar, sup, ect).

La cara ventral del molde exhibe distintas estructuras en relieve (Lám.69B). En la región media se distingue la zona hipofisaria flanqueada por distintas proyecciones correspondientes a la salida de distintos nervios craneanos: el relleno del foramen óptico (II) más el relleno del foramen lacerum anterior (salida de los nervios III, IV, VI y V1), posteriormente un grueso tronco bifurcado distalmente correspondería al relleno del foramen redondo (salida del nervio V2) y el relleno del foramen oval (V3) (según Guth, 1961). El relleno del foramen lacerum medio (canal carotídeo) rodea a la región hipofisaria y se proyecta hacia afuera ubicándose entre el

foramen oval y el relleno del meato auditivo interno (VII, VIII). Dos zonas apenas elevadas se localizan una detrás de otra, caudal a la región hipofisaria: la primera corresponde a la región protuberancial y la segunda a la región del bulbo raquídeo. El relleno del foramen lacerum posterior (IX, X, XI) se evidencia por detrás del meato auditivo interno. Por último se localiza, en el extremo caudal del molde, el foramen condíleo (XII).

El cerebelo tiene una distancia transversa menor que el ancho máximo de los hemisferios telencefálicos y entra en íntimo contacto con la región occipital de los mismos (Lám.69A). Los distintos componentes cerebelosos no se individualizan en este material.

Eucholoeops fronto Ameghino, 1889 (Láms.70 y 71)

Espécimen: MLP 4-2

Este molde endocraneano sugiere la morfología de un encéfalo con deterioro en su región medio-ventral, por lo tanto no hay detalles de un gran sector de la base del cerebro.

Los hemisferios cerebrales muestran, en vista lateral, una notoria convexidad hacia la zona sagito-parietal, siendo más deprimidos hacia las regiones frontal y parieto-lateral

(Lám.71B). Desde la cara dorsal del molde se aprecia la región caudal de los hemisferios ligeramente más ensanchada que el polo frontal de los mismos, con una distancia máxima transversa semejante a la distancia antero-posterior (Lám.71A).

Sobre la superficie del molde endocraneano se advierte el relieve de estructuras de distinto calibre, correspondientes al relleno de la circulación encefálica y meníngea. El seno longitudinal superior, a nivel del surco interhemisférico, se bifurca, caudalmente, en dos senos transversos que se ubican entre el polo occipital del telencéfalo y los hemisferios cerebelosos (Lám.71A; sls, st). Estos senos se conectan con otros senos prominentes ubicados sobre el surco parafloccular. Sobre los surcos paramedianos se observan estructuras vasculares más tenues que también drenan hacia los senos transversos. Vasos de muy delgado calibre constituyen redes vasculares sobre distintas porciones telencefálicas: bordeando el polo frontal, sobre las regiones fronto-parietal y temporo-occipital.

La fisura rinal se observa, claramente, a todo lo largo de su extensión, desde la región anterior del hemisferio, donde separa el neocórtex frontal del tracto olfatorio lateral; en la región media, a nivel del comienzo del lóbulo piriforme y en la región posterior a nivel del lóbulo piriforme y neocórtex temporal. Presenta, en vista lateral, un recorrido sinuoso con

una convexidad manifiesta en el sector medio (Lám.71B; fr). El neocórtex, por encima de la fisura mencionada, es más expandido que el paleocórtex ventral pero no tan globoso como en otros Tardigrada descriptos. Hacia el recorrido medio de la fisura rinal, en el sector de la región silviana (Lám.71B; rs), se evidencia una constricción que permite distinguir en el neocórtex dos sectores: 1) la región fronto-parietal, arriba y adelante de la región silviana, 2) la región occipito-temporal, hacia atrás y debajo de la región silviana, proyectada lateralmente. La primera es más extendida que la segunda. La superficie neocortical muestra el claro recorrido de varios surcos neocorticales. Están dispuestos, principalmente, de manera longitudinal aunque con cierto grado de sinuosidad en su trayecto caudal. El polo frontal de los hemisferios está bordeado por un corto surco transverso, el surco presilviano que contacta con el extremo anterior de la fisura rinal. Ya sea desde la vista dorsal o lateral se evidencia el recorrido antero-posterior de los surcos lateral y suprasilviano (Lám.71; p, 1, ss). El surco lateral se dispone paralelo al surco interhemisférico con su extremo frontal bifurcado. El surco suprasilviano dispuesto externamente al surco lateral tiene un recorrido sinuoso y más corto que aquél ya que no alcanza el polo frontal de los hemisferios. Este surco presenta su mitad posterior curvado hacia afuera. Sobre la región silviana se observa una ligera impresión correspondiente al surco pseudosilviano (Lám.71B; sps). Las circunvoluciones que quedan

delimitadas por los surcos descriptos anteriormente se denominan, en sentido medio-lateral, marginal, suprasilviana y ectosilviana (Saraiva & Magalhaes-Castro, 1975) (Lám.71; mar, sup, ect). En vista lateral la circunvolución marginal se dispone más elevada que la circunvolución suprasilviana. Esta última se enangosta hacia la porción media para luego ensancharse nuevamente hacia el extremo caudal. La circunvolución ectosilviana se expande lateralmente.

El paleocórtex está conformado por el lóbulo piriforme que alcanza un tamaño mayor que la porción temporo-occipital del neocórtex. Desde la cara dorsal se advierte un pequeño sector del mismo, por delante de la región temporal. Rostralmente, el lóbulo piriforme se continúa con un prominente tracto olfatorio lateral (Lám.71B; lp, tol). Los bulbos olfatorios están conectados al polo frontal de los hemisferios por muy cortos pedúnculos olfatorios y están dispuestos separadamente uno de otro, de manera divergente (Lám.71; bo, po). Son estructuras que no alcanzan grandes dimensiones en relación al resto de los componentes encefálicos. La medida transversal de estos bulbos es notoriamente menor que el ancho frontal de los hemisferios.

El cerebelo presenta una medida transversa que no sobrepasa el ancho máximo telencefálico (Lám.71A). Desde la cara dorsal no se exhibe la porción correspondiente al mesencéfalo debido al

estrecho contacto que existe entre el polo occipital de los hemisferios cerebrales y el cerebelo. Se distinguen el vermis y hemisferios cerebelosos separados de aquél por surcos paramedianos no muy marcados. El vermis, en vista caudal, es más angosto que los hemisferios cerebelosos, pero se proyecta, en vista lateral, por encima de éstos. La fisuración cerebelosa está apenas marcada sobre la superficie del molde. Desde la cara dorsal, a nivel del vermis, se observa una depresión que por su ubicación se interpreta como la fisura prima. Como fueron descriptos en el molde endocraneano de cf. Peleciodon, también en este caso se observan, desde la vista caudal del molde, la impresión de dos surcos sobre la mitad inferior del vermis y un surco sobre la región dorsal de cada uno de los hemisferios cerebelosos. En vista lateral, por encima del meato auditivo interno (salida de los nervios VII, VIII) se observa una clara dilatación correspondiente al paraflóculo.

Pliomorphus brevis Kraglievich, 1923 (Láms. 72 y 73)

Espécimen: MACN 2954

Este molde endocraneano refleja, únicamente, los sectores dorso-caudales de los hemisferios telencefálicos y el cerebelo.

Se observan sobre la superficie el relieve de estructuras de

distinto calibre, correspondientes al relleno de la circulación encefálica y meníngea. Sobre la porción posterior del surco interhemisférico se evidencia el seno longitudinal superior que se bifurca, caudalmente, en dos senos transversos ubicados entre el polo caudal del telencéfalo y el cerebelo (Lám.73; sls, st). Estos senos se prolongan hacia los lados del cerebelo en dos estructuras vasculares que se ubican entre los hemisferios cerebelosos y los paraflóculos.

El cerebelo presenta una distancia transversa inferior al ancho máximo telencefálico (Lám.73). Se distinguen el vermis y hemisferios cerebelosos separados de aquél por surcos paramedianos no muy marcados. El vermis, en vista caudal, es más angosto que los hemisferios cerebelosos, pero en vista lateral se proyecta por encima de éstos. La fisuración cerebelosa está apenas marcada sobre la superficie del molde.

Analcitherium antarticum Ameghino, 1891 (Láms.74 y 75)

Especimen: MACN A 4668

Este molde endocraneano refleja, principalmente, las regiones dorsal y lateral derecha de los hemisferios telencefálicos y un pequeño sector del cerebelo (Lám.75).

Los hemisferios, en vista lateral, muestran un contorno más convexo hacia la región parietal (Lám.75B; ht). Dorsalmente, se observa la región caudal ligeramente más ancha que la región frontal. La distancia antero-posterior de los hemisferios es algo mayor que la distancia máxima transversa (Lám.75A; ht).

Se aprecia la representación de algunos elementos de la circulación encefálica y meníngea. Sobre la porción posterior del surco interhemisférico se destaca el seno longitudinal superior y su bifurcación en el seno transverso derecho (Lám.75A; sls, st). Vasos ramificados de menor calibre se localizan sobre las regiones frontal y parieto-occipital.

La fisura rinal se observa claramente en su recorrido posterior limitando ventralmente un lóbulo piriforme que no se visualiza desde la cara dorsal (Lám.75B; fr, lp). Su tamaño es algo menor que el neocórtex dorsal. En este molde endocraneano la constricción a nivel de la región silviana no se muestra muy pronunciada. Se pueden distinguir, sin embargo, las regiones: 1)fronto-parietal, arriba y adelante de la región silviana y 2)occipito-temporal hacia atrás y debajo de la región silviana. Ya sea en vista dorsal como lateral se observan impresiones de surcos neocorticales, principalmente, en el sentido del eje antero-posterior de los hemisferios. Bordeando el polo frontal de estos se evidencia el surco presilviano que contacta con la

figura rinal (Lám.75B; p). Desde la cara dorsal se observa el surco lateral que presenta en su recorrido antero-posterior un trayecto sinuoso (Lám.75A; 1). Este surco termina, a nivel de la región frontal en una depresión. Por fuera del surco lateral se evidencia el surco suprasilviano de trayecto más corto ya que no alcanza el polo frontal. Su extremo caudal se curva hacia afuera (Lám.75; ss). A nivel de la región silviana se evidencia un pequeño surco, dispuesto en diagonal hacia arriba y hacia atrás, es el surco pseudosilviano (Lám.75B; sps). Entre los surcos lateral y suprasilviano se describen tres circunvoluciones, denominadas por Saraiva & Magalhaes-Castro (1975) marginal, suprasilviana y ectosilviana (Lám.75; mar, sup, cects). La circunvolución suprasilviana es la más prominente, siendo desde la vista lateral y rostral más alta que la circunvolución marginal y presentando un claro ensanchamiento hacia la mitad anterior y región caudal.

El cerebelo está parcialmente representado. Sólo se observa un sector del hemisferio cerebeloso derecho y el paraflóculo del mismo lado (Lám.75A). Por debajo de esta estructura se advierte una dilatación correspondiente al meato auditivo interno (salida de los nervios VII y VIII).

Mylodon (?) listai (Ameghino, 1898) (Láms.76 y 77)

Espécimen: MLP 1538

El molde endocraneano representa la mitad derecha de un encéfalo completo. Las estructuras encefálicas más conspicuas son los hemisferios telencefálicos que en vista lateral muestran una acentuada convexidad, sin recubrir al cerebelo, ni a los bulbos olfatorios (Lám.77D; ht). En vista dorsal, se observan de forma rectangular con un lóbulo temporal que, a diferencia de otros Tardigrada fósiles analizados, no sobrepasa el ancho del lóbulo frontal (Lám.77A; ht).

Sobre la superficie telencefálica y cerebelosa se observa, en relieve, impresiones correspondientes a la circulación encefálica y meníngea que en algunos sectores atenúa notablemente la impresión de los surcos neocorticales. Sobre el surco interhemisférico se advierte la presencia del seno longitudinal superior que se bifurca, caudalmente, en los senos transversos de tenue impresión (Lám.77A; sls, st). Estos senos se continúan con otro localizado entre el paraflóculo y el hemisferio cerebeloso. Redes de menor calibre se disponen sobre la región parieto-temporal y occipital.

La fisura rinal se observa desde la cara lateral con un recorrido continuo, en sentido antero-posterior, limitando la rama anterior, el lóbulo frontal y la posterior el lóbulo

temporal (Lám.77B,D; fr). El neocórtex es, notablemente, más expandido que el paleocórtex ventral. Como en otros Tardigrada, se produce a nivel de la región silviana una constricción, aunque no muy acentuada, distinguiéndose dos regiones: 1) la región fronto-parietal, arriba y adelante de la región silviana y 2) la región occipito-temporal, hacia atrás y debajo de la región silviana (Lám.77D; rs). Aunque la impresión de las meninges es muy notoria es posible describir varios surcos neocorticales. Bordeando el polo frontal de los hemisferio se observa un surco transverso, el surco presilviano que no llega a contactar con la rama anterior de la fisura rinal (Lám.77D; p). Tanto desde la cara dorsal como lateral y en la mitad posterior del hemisferio se observa el recorrido de un surco que sigue la curvatura telencefálica y que por su localización se homologa al surco suprasilviano (Lám.77B,D; ss). A nivel de la región silviana se evidencia una depresión no muy acentuada que corre hacia arriba y hacia atrás, el surco pseudosilviano (Lám.77D; rs, sps). El surco lateral, paralelo al surco interhemisférico no se encuentra marcado por el espesor de las meninges, por tal motivo no se puede realizar una evaluación del tamaño de las circunvoluciones marginal y suprasilviana. En cuanto a la circunvolución ectosilviana, a diferencia de otros Tardigrada, la misma no se expande lateralmente (Lám.77; ects).

Las estructuras paleocorticales están conformadas por un

lóbulo piriforme, el cual no se observa desde la cara dorsal del molde (Lám.77D; 1p). Rostralmente se continúa con el tracto olfatorio lateral, apenas dilatado (Lám.77D; tol). Los bulbos olfatorios, dispuestos de manera divergente, están conectados al polo frontal de los hemisferios por cortos pedúnculos olfatorios (Lám.77; bo, po). La medida transversal de estos bulbos es ligeramente inferior al ancho frontal de los hemisferios. Presentan una vasta superficie olfatoria orientada hacia adelante con numerosas ramificaciones del nervio olfatorio (I).

La región ventral de este molde exhibe el relieve de algunas estructuras encefálicas y proyecciones relativas a la salida de nervios craneanos (Lám.77C). Ni la zona hipofisaria, ni la región correspondiente a los tubérculos olfatorios muestran una superficie dilatada. Por delante de la región hipofisaria se observa la proyección correspondiente al relleno del foramen óptico (salida del nervio óptico, II). Lateralmente se dispone un grueso tronco correspondiente al relleno del foramen lacerum anterior (salida de los nervios III, IV, VI, VI) más el relleno del foramen redondo (salida del nervio V2) (Guth, 1961). Por fuera se observa el relleno del foramen oval (salida del nervio V3). Bordeando las estructuras anteriores se evidencia la porción terminal del foramen lacerum medio (canal carotídeo). Posteriormente se proyecta hacia afuera el relleno del meato auditivo interno (salida de los nervios VII, VIII) y a

continuación se alinean el relleno del foramen lacerum posterior (salida de los nervios IX, X, XI) y por último el relleno del foramen condíleo (salida del nervio XII). Las regiones correspondientes a la protuberancia y bulbo raquídeo apenas están dilatadas.

El cerebelo tiene una medida transversa que iguala el ancho máximo telencefálico (Lám.77A). El vermis se proyecta, en vista lateral, por encima de los hemisferios cerebelosos. Los surcos paramedianos están someramente insinuados. La superficie cerebelosa no muestra la impresión de la foliación correspondiente a nivel del vermis y hemisferios cerebelosos. Lateralmente se observa la zona paraflocular medianamente dilatada por encima del meato auditivo interno.

Proscelidodon sp. (Láms.78 y 79)

Espécimen: MLP 3-673

El molde endocraneano representa un encéfalo incompleto debido a la falta de los bulbos olfatorios que no se han moldeado a causa de la rotura de la cavidad de los bulbos y la lámina cribosa.

Los hemisferios telencefálico muestran hacia la región

caudal un leve ensanchamiento cuya medida transversa iguala la distancia antero-posterior de los hemisferios (Lám.79A; ht). En vista lateral los mismos son de aspecto algo globoso, con una mayor convexidad a nivel de la región parieto-occipito-temporal y siendo más deprimidos hacia la región frontal (Lám.79C; ht).

Sobre la superficie telencefálica están representados elementos de la irrigación encefálica, que en parte enmascaran el recorrido de los surcos neocorticales. Entre los elementos vasculares, se destacan: el seno longitudinal superior, con un trayecto antero-posterior, mejor representado hacia la mitad posterior de su recorrido. Este último se bifurca en el extremo caudal en dos gruesos senos transversos que bordean el margen occipital de los hemisferios y se prolongan hacia los lados del cerebelo en dos estructuras vasculares que se ubican entre los hemisferios cerebelosos y los paraflóculos (Lám.79A; sls, st). Sobre la región parieto-occipital, vasos de menor calibre desembocan en los senos transversos.

En vista dorsal, el molde endocraneano muestra una serie de surcos que corren preferentemente en forma longitudinal. Como en otros Tardigrada, a nivel de la zona silviana se produce una constricción que separa a los hemisferios en dos regiones: 1) la región occipito-temporal hacia atrás y debajo de la región silviana y 2) la región fronto-parietal (arriba y adelante). La

fisura rinal presenta un recorrido continuo (Lám.79C; rs, fr). En su trayecto antero-posterior se forma un ángulo obtuso con el vértice hacia arriba. El lóbulo piriforme, por debajo de la mitad posterior de la fisura rinal alcanza un desarrollo algo menor en relación al neocórtex dorsal (Lám.79C; 1p). En cada hemisferio, desde la región parietal hasta la región frontal, corre paralelo al surco interhemisférico el surco lateral. El surco suprasilviano paralelo al anterior, se destaca desde la cara lateral, siguiendo sensiblemente la curvatura de los hemisferios, sin alcanzar el polo frontal de los mismos (Lám.79A,C; 1, ss). En este molde se observa una depresión que podría interpretarse como surco pseudosilviano (Lám.79C; sps).

Entre los surcos lateral y suprasilviano se describen tres circunvoluciones: marginal, suprasilviana y ectosilviana, en sentido medio-lateral (Lám.79A; mar, sup, ects). La circunvolución suprasilviana es algo más prominente que la marginal, la ectosilviana, a diferencia de lo observado en otros Tardigrada, no se expande lateralmente.

Sobre la cara ventral (Lám.79B) se exhiben las distintas estructuras en relieve que se describieran en el ejemplar de Myiodon (?) listai y que corresponden al relleno de los distintos forámenes craneanos, tubérculos olfatorios, región hipofisaria, canal carotídeo, zona protuberancial.

El cerebelo no sobrepasa el ancho máximo telencefálico. Se individualiza el vermis y hemisferios cerebelosos, pero no se individualizan los diferentes surcos. Desde la cara lateral se observa, por arriba de la región ótica, la zona correspondiente al paraflóculo.

Espécimen: MLP 3-674

Como consecuencia de un material fragmentario este molde endocraneano, sólo refleja algunos sectores caudales del encéfalo. La porción más completa es aquélla que se refiere al cerebelo. En cuanto a los hemisferios cerebrales se advierten únicamente las regiones occipital, en contacto con el cerebelo, temporal y parte de la región parietal.

Sobre la superficie telencefálica se alcanzan a evidenciar algunas estructuras correspondientes a la circulación y el trayecto parcial de algunos surcos neocorticales. En vista dorsal, se observa que el ancho de los hemisferios telencefálicos sobrepasa el ancho máximo del cerebelo, y en vista lateral la superficie telencefálica se encuentra al mismo nivel que la superficie cerebelosa.

El seno longitudinal superior se bifurca en los senos

transversos. Estos últimos se prolongan, lateralmente a los costados del cerebelo, bordeando el margen occipital de los hemisferios. Este molde endocraneano refleja una notable diferencia en cuanto al tamaño alcanzado por el seno derecho en comparación con el izquierdo. Sobre la región parieto-occipital se distinguen impresiones correspondientes a vasos de mediano y pequeño calibre.

Aunque en forma parcial se observa la fisuración neocortical. Los surcos corren preferentemente en forma longitudinal. La región silviana está más o menos marcada. Sobre la cara lateral se señala la fisura rinal, de recorrido continuo. Los surcos neocorticales se homologan a los surcos entolateral, lateral y suprasilviano, en sentido medio-lateral.

Los elementos que se observan ventralmente sólo están representados parcialmente debido al deterioro de la base del cráneo. Se destaca la zona hipofisaria rodeada por el relleno del canal carotídeo. Hacia uno de los lados se observa el relleno del foramen oval (V3) y más caudalmente el relleno del meato auditivo interno (VII, VIII).

El cerebelo se encuentra en íntimo contacto con la región occipital de los hemisferios cerebrales y en sentido transversal no supera el ancho máximo de los mismos. Tiene una configuración

muy particular no comparable con ninguno de los moldes cerebelosos descriptos con anterioridad. Tanto en vista dorsal como en vista lateral se destacan dos masa redondeadas, prominentes, separadas por una profunda depresión y flanqueadas por los senos transversos. Estas estructuras no se identifican con la morfología cerebelosa descripta en los ejemplares precedentes. Sobre la cara caudal, por debajo de las estructuras mencionadas se advierte la presencia de tres elementos que podrían corresponder al vermis y hemisferios cerebelosos. En vista lateral, se observa, por encima del meato auditivo interno una estructura cerebelosa correspondiente al paraflóculo.

B. ESTUDIO CUANTITATIVO.

1. RELACION TAMAÑO DEL CUERPO-TAMAÑO DEL ENCEFALO EN XENARTROS ACTUALES.

Para determinar la relación alométrica tamaño del cuerpo-tamaño del encéfalo, dentro de los edentados xenartros, se utilizaron datos, tanto de la bibliografía (Crile & Quiring, 1940; Elliot Smith, 1898), como de materiales propios. Se tomaron representantes de los principales grupos de xenartros actuales. Dicha relación proporciona un coeficiente de correlación relativamente elevado ($r=0.93$). La siguiente ecuación exponencial refleja la relación alométrica:

$$E = 0.36 P^{0.496} \quad (\text{Tabla 3})$$

2. TAMAÑO CEREBRAL RELATIVO. ENCEFALIZACION. APLICACION DEL MODELO NEONTOLOGICO CUANTITATIVO EN XENARTROS FOSILES Y ACTUALES.

Los índices del tamaño cerebral relativo usados en este estudio son el cociente de encefalización (CE) (Jerison, 1973) y el índice de progresión (IP) (Stephan, 1967) descriptos en el capítulo de material y métodos.

Se realizó un análisis del tamaño cerebral relativo en una muestra de 30 ejemplares de Chaetophractus villosus y en un ejemplar de Dasypus hybridus (Tablas 4, 5, 6). Los parámetros (tamaño corporal y tamaño encefálico) necesarios para la obtención de los correspondientes índices de encefalización se obtuvieron en forma directa a partir de los ejemplares. Posteriormente esta misma muestra fue utilizada para determinar los índices de encefalización, pero aplicando el modelo neontológico cuantitativo que permite estimar los parámetros a usar en forma indirecta.

A través de las distintas ecuaciones alométricas derivadas tanto de la recta de regresión como del eje mayor reducido (Tabla 2), se obtuvieron en Ch. villosus y D. hybridus el largo hocico-ano en base al largo del cráneo (Ec.4a,b) y el peso corporal, ya sea en base al largo hocico-ano (Ec.5a,b) o en base al largo del cráneo (Ec.6a,b). Se debe aclarar que los cálculos fueron obtenidos tanto a partir de la muestra total de xenartros como en base a los Dasypodidae de aquella muestra.

Como se observa en las Tablas 5 y 6, los valores de los cocientes de encefalización de Ch. villosus y D. hybridus, en base a parámetros obtenidos directamente fueron respectivamente, 0.69 y 0.40 según la ecuación de Jerison (1973)(CE1) y 0.70 y 0.40 según la ecuación de Martin (1981)(CE2). Los índices de

progresión (IP) fueron 319 para Ch. villosus y 183 para D. hybridus.

Las Tablas 5 y 6 también incluyen los valores de los índices de encefalización para estos xenartros pero en base a parámetros extrapolados de los modelos neontológicos cuantitativos (Tabla 2).

La Tabla 7 resume los valores del tamaño cerebral relativo en distintos ejemplares actuales y un ejemplar fósil de Dasypodidae aplicando las ecuaciones de la Tabla 2. En esta muestra se contó únicamente con el material craneano. La Tabla 8 resume los valores promedio del tamaño cerebral relativo de los ejemplares de la Tabla 7 tanto en base a la muestra total de xenartros como a la muestra de Dasypodidae. Las Tablas 9 y 10 reúnen los índices de encefalización de varios ejemplares actuales y fósiles de xenartros (excluyendo a los Dasypodidae).

IV.DISCUSION

A.ANALISIS CUALITATIVO.

1.DEFINICION DE MODELOS NEUROMORFOLOGICOS EN XENARTROS.

Los edentados xenartros constituyen un grupo de mamíferos muy característico de la fauna neotropical. Hoffstetter (1969, 1982) comenta que ya los antiguos naturalistas del siglo XVIII y XIX habían distinguido en los edentados neotropicales tres tipos biológicos principales: armadillos, perezosos y hormigueros. Estas son las únicas formas sobrevivientes de un conjunto muy original, extremadamente variado y que jugó un rol preponderante en la historia de los mamíferos de América del Sur durante el Cenozoico. Sin embargo todas las formas fósiles conocidas (salvo muy pocas excepciones) se ubican en alguno de los tres tipos biológicos actuales. Sobre esta base la mayoría de los autores han considerado una división tripartita del grupo, ya sea de rango infraordinal o subordinal: Cingulata, Tardigrada, Vermilingua (Hoffstetter, 1958, 1969; Romer, 1966; Simpson, 1980). Posteriormente Reig (1981) también mencionó la conveniencia de una clasificación tripartita de los edentados xenartros, pero elevó a la categoría de Orden cada uno de los Subordenes citados precedentemente.

En publicaciones más recientes Scillato-Yané y Pascual (1984, 1985), Scillato-Yané (1986) y luego Mones (1987) adoptaron también un esquema clasificatorio que considera cada uno de los tipos biológicos de edentados a nivel ordinal. Dicho esquema se cita en el ítem B de la Introducción.

Aunque los edentados xenartros comparten ciertos caracteres, entre otros la presencia de articulaciones accesorias en las vértebras dorsales posteriores y lumbares (xenartría); la unión del isquion con las vértebras caudales anteriores que se incorporan formando un sinsacro, es difícil el establecimiento de las relaciones filogenéticas entre cada uno de los grupos citados, debido a la ausencia de formas intermedias entre los mismos.

Desde el punto de vista de la morfología externa del encéfalo, no se puede diseñar un único modelo encefálico para los xenartros. Algunos autores han sugerido de manera implícita un tipo encefálico característico para cada uno de los tipos biológicos (Elliot Smith, 1898; Gervais, 1869a; Pohlenz-Kleffner, 1969).

A partir del estudio cualitativo paleo-neoneurológico realizado en el presente trabajo juntamente con información bibliográfica, se interpretan tres modelos neuromorfológicos

básicos para los xenartros y que son consistentes con la sistemática del grupo a nivel de Orden. El primer modelo es característico del Orden Cingulata, otro es característico del Orden Tardigrada y el último caracteriza al Orden Vermilingua. Se debe aclarar que estos modelos han sido definidos, principalmente, en base a caracteres telencefálicos externos. El telencéfalo (conformado por los hemisferios cerebrales y los bulbos olfatorios) es la porción más prominente del encéfalo de los mamíferos, la mejor representada en los moldes endocraneanos y la que ha sufrido mayores modificaciones a lo largo de la historia evolutiva de este grupo, sobre todo a nivel de la neocorteza.

I) MODELO NEUROMORFOLOGICO PARA CINGULATA (Láms. 80 y 81)

Luego de evaluar el estudio cualitativo y comparar los distintos encéfalos y moldes endocraneanos, conjuntamente con otros ejemplares citados en la bibliografía (Gervais, 1869a; Elliot Smith, 1898; Dechaseaux, 1958, Pohlenz-Kleffner, 1969) se interpreta para los Cingulata un tipo encefálico característico. Sin embargo, dentro de este modelo se desprenden, a su vez, dos variantes respecto del modelo neocortical básico y que resultan congruentes con cada uno de los tipos biológicos en que clásicamente se dividen a los Cingulata: armadillos (Dasypoda) y

gliptodontes (Glyptodontia).

El modelo neuromorfológico definido para los Cingulata, actuales y fósiles (por lo menos desde la Edad-mamífero Casamayorensis, ya que se desconocen moldes endocraneos anteriores), esta dado por los siguientes caracteres encefálicos básicos:

- 1) Hemisferios telencefálicos mostrando, en vista dorsal, un gradual ensanchamiento hacia la región caudal.
- 2) Bulbos olfatorios y demás estructuras paleocorticales muy desarrolladas con un tamaño proporcionalmente mayor que el neocortex dorsal.
- 3) Cerebelo con una distancia transversa igual o mayor que el ancho máximo telencefálico.
- 4) Fisura rinal (límite paleo-neocortical) de posición dorsal en el telencéfalo, limitando ventralmente un lóbulo piriforme que, en comparación con el neocórtex dorsal, alcanza un tamaño latero-ventral considerable.
- 5) Sin indicios de flexión telencefálica.
- 6) Sin desarrollo de la región silviana.
- 7) Región frontal de los hemisferios apenas esbozada.

8)Neocórtex, escasamente desarrollado, con uno o dos surcos neocorticales (suprasilviano y presilviano) sobre su superficie.

9)Circunvoluciones neocorticales ausentes.

A continuación se definen las dos variantes que surgen del modelo neuromorfológico de Cingulata, referidas al modelo neocortical básico para los Glyptodontia y los Dasypoda.

-MODELO NEOCORTICAL BASICO PARA GLYPTODONTIA (Lám.80):

1)Fisura rinal con un recorrido antero-posterior continuo.

2)Región frontal ligeramente desarrollada.

3)Región silviana con cierto desarrollo por la presencia de una ligera constricción media.

4)Surco β (Elliot Smith, 1898) o presilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) no se identifica.

5)Surco δ (Elliot Smith, 1898) o suprasilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) dispuesto en forma diagonal sobre la región parietal separando el neocórtex en dos sectores: la región fronto-parietal y la región occipito-temporal más deprimida respecto de la anterior.

-MODELO NEOCORTICAL BASICO PARA DASYPODA (Lám.81):

- 1) Fisura rinal con un recorrido antero-posterior discontinuo (salvo Utaetus buccatus que presenta una fisura rinal continua) conformada por una rama anterior, muy corta, respecto de la rama posterior.
- 2) Región frontal sin desarrollo.
- 3) Región silviana ausente.
- 4) Surco β (Elliot Smith, 1898) o presilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) continuándose hacia arriba y adelante con la rama posterior de la fisura rinal.
- 5) Surco δ (Elliot Smith, 1898) o suprasilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) dispuesto en forma diagonal sobre la región parietal.

Dentro del modelo mencionado los surco neocorticales presentan cierta variabilidad en los distintos representantes de Dasypoda estudiados, actuales y fósiles.

La rama anterior de la fisura rinal, en los Euphractinae-Euphractini está señalada claramente en el tercio anterior de los hemisferios telencefálicos. En Tolypeutes mataco y Dasypus hybridus su recorrido, en cambio, es más breve. Con respecto a Chlamyphorus truncatus, dicha rama no está representada. El molde endocraneano de U. buccatus es un caso muy particular. Presenta,

a diferencia de los otros Dasypodidae, una fisura rinal continua.

El surco presilviano se individualiza claramente en los Euphractini y en Tolypeutes mataco; en D. hybridus, en cambio, apenas está señalado y en Ch. truncatus no se observa sobre la superficie telencefálica. En cuanto al molde de U. buccatus se interpreta que el surco presente correspondería a la unión de los surcos presilviano y suprasilviano.

Los ejemplares de la Subfamilia Euphractinae, tribu Euphractini se caracterizan por presentar encéfalos y moldes endocraneanos que en muchos casos tienen el extremo anterior del surco presilviano y el extremo caudal del surco suprasilviano bifurcados. También se registra, a veces, un pequeño surco sobre la región parietal, paralelo al surco suprasilviano (Lám.82).

Gervais (1869a) comentaba que cuando se analiza en forma general el encéfalo de los armadillos se observan caracteres diferenciales capaces de confirmar los géneros establecidos entre estos animales. Posteriormente, Pirlot & Kamiya (1983:687) corroboran lo mencionado anteriormente diciendo: "The recent armadillos are fairly diversified not only in their external anatomy and ways of life but also in their brain morphology". Esta premisa también es extensiva a los ejemplares fósiles.

Un comentario aparte merece el molde endocraneano de un armadillo fósil de la especie Peltephilus ferox. Dechaseaux (1958) había afirmado, al comparar el cerebro de armadillos fósiles y actuales, que los hemisferios cerebrales están más desarrollados en los géneros actuales. Esto no es consistente con la morfología telencefálica de P. ferox, ya que en comparación con algunos Dasypodidae actuales muestra hemisferios cerebrales con una acentuada convexidad hacia la región parietal y un marcado ensanchamiento en su porción caudal.

II) MODELO NEUROMORFOLOGICO PARA TARDIGRADA (Lám.83)

Para definir este modelo no sólo se utilizaron los moldes endocraneanos mencionados en esta tesis, sino que se evaluaron también encéfalos de Tardigrada actuales (Bradypus tridactylus, Choloepus didactylus) y otros moldes endocraneanos de Tardigrada fósiles citados en la bibliografía:

- 1) Lestodon (Mylodontidae) (MACN 15059; Dechaseaux, 1962a)
- 2) Scelidotherium (Mylodontidae) (MACN 15058; Dechaseaux, 1962a)
- 3) Glossotherium robustum (Mylodontidae) (Col. Gervais A 10263; Dechaseaux, 1971).
- 4) Glossotherium (Oreomylodon) wegneri (Mylodontidae) (MNHN 1955-6-2; Dechaseaux, 1971).
- 5) Megatherium (Megatheriidae) (Col. Gervais A 10123; Dechaseaux,

1971).

- 6) Ocnopus gracilis (Megalonychidae) (Museo de Zoología da Universidade de S. Paulo MZ/USP 006; Ferigolo, MS).

El modelo neuromorfológico definido para los Tardigrada, actuales y fósiles (por lo menos desde la Edad-mamífero Colhuehuapense, ya que se desconocen moldes endocraneanos anteriores) está dado por los siguientes caracteres encefálicos básicos:

1) Hemisferios telencefálicos globosos, con una mayor convexidad hacia la región parieto-occipito-temporal.

2) Bulbos olfatorios y demás estructuras paleocorticales con un tamaño proporcionalmente menor que el neocórtex dorsal.

3) Cerebelo con una distancia transversa igual o menor que el ancho máximo telencefálico.

4) Fisura rinal (límite paleo-neocortical) colimitando, ventralmente, un lóbulo piriforme que en comparación con el neocórtex dorsal, más desarrollado que en los Cingulata, alcanza un tamaño igual o ligeramente menor.

5) Flexión telencefálica tendiendo a ser pronunciada.

6) Región silviana marcada, separando a los hemisferios en dos regiones: a) región occipito-temporal (hacia atrás y debajo de

la región silviana) y b) región fronto-parietal (arriba y adelante de la región silviana).

7) Región frontal de los hemisferios desarrollada formando con el borde superior de los bulbos olfatorios un ángulo prácticamente recto.

8) Neocórtex con varios surcos neocorticales (presilviano, pseudosilviano, suprasilviano, lateral) dispuestos, principalmente, en sentido longitudinal.

9) Circunvoluciones neocorticales presentes.

-MODELO NEOCORTICAL BASICO PARA TARDIGRADA:

1) Fisura rinal que en su recorrido antero-posterior forma un ángulo obtuso con el vértice hacia arriba, estando en algunos casos las ramas anterior y posterior separadas.

2) Surco β (Elliot Smith, 1898) o presilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) bordeando el polo frontal.

3) Surco γ (Elliot Smith, 1898) o lateral (Pohlenz-Kleffner, 1969) paralelo al surco interhemisférico, bifurcado en la zona frontal.

4) Surco δ (Elliot Smith, 1898) o suprasilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) paralelo al surco lateral y de trayecto más corto, no

alcanzando en forma neta la zona frontal.

5) Surco pseudosilviano dispuesto en la depresión silviana de manera oblicua, hacia atrás y hacia arriba.

6) Presencia de tres circunvoluciones limitadas por los surcos lateral y suprasilviano denominadas, en sentido medio-lateral: marginal, suprasilviana y ectosilviana.

Dentro del modelo mencionado se debe hacer un comentario sobre el encéfalo de los perezosos actuales: Bradypus y Choloepus, de las familias Megatheriidae y Megalonychidae, respectivamente (Lám.84). Se observa, en los mismos, mayores diferencias en el modelo neocortical que lo que se observa en los moldes endocraneanos de Tardigrada fósiles, pertenecientes a distintas familias. El encéfalo de Choloepus presenta sobre su cara dorsal entre el surco interhemisférico y el surco lateral, un surco adicional denominado entolateral ausente en los demás encéfalos y moldes endocraneanos descritos en este trabajo incluyendo un Megalonychidae de Edad-mamífero Santacrucense: Eucholoeps fronto. Sin embargo, este surco está mencionado en un Megalonychidae del Pleistoceno del Brasil: Ocnopus gracilis (Ferigolo, MS). Se puede inferir, por lo tanto, que el surco entolateral, ausente en encéfalos de Megalonychidae del Mioceno temprano, ya estaría presente en esta familia, por lo menos, desde el Pleistoceno.

III) MODELO NEUROMORFOLOGICO PARA VERMILINGUA (Lam.85).

Este modelo es definido, únicamente, en base a los encefalos de los representantes actuales de Vermilingua debido a que se desconocen moldes endocraneanos de representantes fósiles. El modelo neuromorfológico definido para los Vermilingua actuales está dado por los siguientes caracteres encefálicos básicos:

- 1) Hemisferios telencefálicos alargados con su tercio posterior más ensanchado en un lóbulo temporal conspicuo.
- 2) Bulbos olfatorios más desarrollados que el resto de las estructuras paleocorticales.
- 3) Cerebelo con una distancia transversa menor que el ancho máximo telencefálico.
- 4) Fisura rinal (límite paleo-neocortical) limitando, ventralmente, un lóbulo piriforme que en comparación con el neocórtex dorsal muy expandido, alcanza un tamaño mucho menor.
- 5) Flexión telencefálica pronunciada.
- 6) Región silviana bien marcada, señalando la separación de los hemisferios en dos regiones: a) región fronto-parietal alargada y b) región temporo-occipital expandida latero-ventralmente.
- 7) Región frontal de los hemisferios desarrollada.

8) Neocórtex expandido, proyectándose sobre la cara ventral de los hemisferios, a nivel del lóbulo temporal, con varios surcos neocorticales (presilviano, lateral, lateral posterior, pseudosilviano, suprasilviano).

9) Circunvoluciones neocorticales presentes.

-MODELO NEOCORTICAL BASICO PARA VERMILINGUA:

1) Fisura rinal con un recorrido antero-posterior continuo, orientándose latero-ventralmente en la mitad posterior de su trayecto.

2) Surco β (Elliot Smith, 1898) o presilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) sobre el lóbulo frontal, de disposición diagonal en vista dorsal.

3) Surco γ (Elliot Smith, 1898) o lateral (Pohlenz-Kleffner, 1969), posterior al surco presilviano, paralelo al surco interhemisférico y con sus extremos anterior y posterior curvados hacia afuera y hacia abajo, respectivamente.

4) Surco lateral posterior (Pohlenz-Kleffner, 1969) bordeando la región occipital.

5) Surco δ (Elliot Smith, 1898) o suprasilviano (Pohlenz-Kleffner, 1969) de posición vertical sobre el lóbulo temporal.

6) Surco pseudosilviano dispuesto en la región silviana de manera oblicua hacia atrás y hacia arriba.

2. INTERPRETACION DE LAS AREAS NEOCORTICALES FUNCIONALES EN XENARTROS EXTINGUIDOS. COMPARACIONES ENTRE GRUPOS COETANEOS Y DIACRONICOS.

Numerosos estudios neurofisiológicos que utilizan técnicas de mapeo neocortical han provisto evidencia de que la mayor parte de los surcos neocorticales delimitan distintas áreas funcionales del neocórtex (Welker & Campos, 1963; Krishnamurti et al., 1976; Campos & Welker, 1976; Welker et al., 1976; Welker & Carlson, 1976; Carlson & Welker, 1976). Según Radinsky (1979) este tipo de estudios también pueden ser utilizados cuando se interpreta la morfología externa del encéfalo inferida de los moldes endocraneanos. Es así que extrapolando desde los mapas neocorticales de representantes actuales de los grupos en estudio, se puede inferir el significado funcional del aumento o reducción de partes del encéfalo observado sobre los moldes endocraneanos de los fósiles. Tales inferencias funcionales son hipótesis que no pueden ser contrastadas directamente sino a través de otro tipo de evidencia. Por ejemplo uno podría esperar un área neocortical visual expandida correlacionada con órbitas expandidas, un área neocortical auditiva expandida con bulas

auditivas agrandadas, un área neocortical somática sensorial correspondiente al rostro con un foramen infraorbital ampliado.

Para interpretar las áreas neocorticales funcionales en xenartros extinguidos se han seleccionado aquellos especímenes cuyos moldes endocraneanos representan la superficie neocortical lo más completa posible. Cuatro elementos han facilitado esta tarea de interpretación, ellos son:

1) La buena representación de los surcos neocorticales en la mayor parte de los moldes endocraneanos estudiados.

2) La estrecha semejanza entre los surcos neocorticales interpretados, respectivamente, en los moldes endocraneanos de Dasypodidae fósiles y Tardigrada fósiles y aquéllos descritos en los encéfalos de las formas actuales Dasypus novemcinctus y Bradypus tridactylus.

3) Estudios de mapas corticales funcionales en representantes actuales y de edentados xenartros: Dasypus novemcinctus (Dom et al., 1971; Royce et al., 1975), Bradypus tridactylus (Saraiva & Magalhaes-Castro, 1975) y Choloepus hoffmanni (Meulders et al., 1966).

4) La siguiente sentencia de Welker et al. (1976:292):

"...neurophysiological mapping studies are demonstrating again and again that cerebral neocortical sulci reliably demarcate functionally distinct regions."

-INTERPRETACION DE AREAS NEOCORTICALES FUNCIONALES EN
CINGULATA EXTINGUIDOS.

Orden Cingulata

Suborden Dasypoda

Familia Dasypodidae

Utaetus buccatus (AMNH 28668)

Scagliatatus reigi (MMP 1210)

Peltephilus ferox (MACN 4902-18)

Epipeltephilus recurvus (MACN A 11641)

Suborden Glyptodontia

Familia Glyptodontidae

Propalaeohoplophorus sp. (MLP68.VI.25.297, MLP68.VII.25.294)

Glyptodon clavipes (MLP18, MLP65)

El patrón de fisuración neocortical para Cingulata es simple. Los surcos neocorticales constantes lo constituyen el surco suprasilviano, dispuesto de manera diagonal sobre la región parietal y el surco presilviano que, desde la rama posterior de la fisura rinal se continúa hacia arriba y adelante.

De acuerdo a los trabajos sobre áreas funcionales neocorticales realizados en Dasypus novemcinctus (Dom et al.,

1971; Royce et al., 1975) se describen posibles mapas neocorticales en los Cingulata fósiles en estudio.

La representación de las áreas somáticas primarias (sensitiva y motora) se ubicaría en una región no muy expandida, entre los surcos presilviano y suprasilviano y no estarían totalmente superpuestas. El surco presilviano constituiría el límite rostral de la mayor parte de la corteza somática motora y el surco suprasilviano, el límite posterior de la corteza somática sensitiva. El área visual se ubicaría en un sector reducido, dorso-caudal de los hemisferios, a continuación del área somática. El área auditiva ocuparía una amplia región en las porciones laterales del neocórtex, caudal al surco suprasilviano.

Aunque el estudio de los moldes endocraneanos de los Cingulata fósiles no sugieren una marcada expansión del neocórtex a lo largo de su historia evolutiva se pueden realizar, sin embargo, algunas consideraciones al respecto. El molde endocraneano de Utaetus buccatus del Eoceno temprano (Edad-mamífero Casamayorense), el registro de armadillo más antiguo para el que se conoce cráneo, indicaría que en ese momento algunos Dasypodidae tendrían encéfalos con una condición ligeramente menos avanzada que los actuales armadillos ya que comparativamente se observa la región fronto-parietal, lugar donde se identifica el área somática, sensitiva y motora, algo

menos expandida. Este menor desarrollo encefálico sería congruente con otros caracteres anatómicos aún no diferenciados en Utaetus, como es la ausencia de escudo escapular, presente en los Dasypodidae actuales.

Posteriormente, durante la Edad-mamífero Santacrucense (Mioceno temprano) se registran formas de armadillos muy particulares, como es el caso de Peltephilus ferox, orientado hacia un régimen carnívoro o necrófago. Este Dasypodidae presenta un molde endocraneano a partir del cual se infiere un encéfalo con una condición algo más avanzada que los actuales armadillos. Se observa en dicho molde una mayor expansión cortical a nivel de las regiones parietal y temporal lo que podría indicar un mayor desarrollo de las áreas somática y auditiva, respectivamente. Estas características serían consistentes con ciertos caracteres anatómicos diferenciales del resto de los Dasypodidae, como por ejemplo un cráneo más masivo que el resto de los armadillos, con rostro corto y ancho, acortado hacia adelante, bullas timpánicas grandes y completamente osificadas, xenartría más acentuada. A partir de estas observaciones se puede conjeturar que la mayor expansión neocortical en Peltephilus ferox, en contraste con el resto de los Dasypodidae, ofrece un modelo de cambio encefálico, el cual puede ocurrir en respuesta a una adaptación a una función más especializada.

De la Edad-mamífero Friasense (Mioceno medio) proviene otro Peltephilinae, Epipeltephilus que en comparación con Peltephilus del Mioceno temprano constituye un armadillo de gran tamaño. Se infiere de su molde endocraneano un encéfalo que a diferencia del encéfalo que se interpreta para Peltephilus, presenta una condición muy semejante a la de los actuales Dasypodidae. Lo mismo ocurre con otro armadillo de Edad-mamífero Chapadmalense (Plioceno tardío), Scagliatatus, cuyo molde endocraneano es indistinguible de un Euphractinae actual.

Con respecto a los moldes endocraneanos de Glyptodontia se observa, comparativamente con los de los Dasypoda, una mayor expansión de la región frontal, que podría estar indicando un mayor desarrollo del área somática, sensitiva y motora. Esta característica ya es marcada en los moldes endocraneanos de Propalaehoplophorinae de Edad-mamífero Santacrucense y se acentúa aún más en representantes del Género Glyptodon del Pleistoceno. Aunque esto último puede deberse a cuestiones alométricas, ya que las formas pleistocénicas son de mayor tamaño. Su significado funcional no es muy claro. Sin embargo se pueden realizar algunas especulaciones sobre la base de estudios realizados por Radinsky (1976) en ungulados de América del Norte (perisodáctilos y artiodáctilos). Según este autor la expansión de la región frontal en los ungulados podría estar relacionado con el desarrollo de especializaciones masticatorias en estos mamíferos.

Paralelamente esta mayor expansión de la región frontal en los gliptodontes estaría relacionada con su dentición más especializada para la dieta herbívora. Estos edentados desempeñaron junto con distintos grupos de ungulados sudamericanos (notoungulados, litopternos, etc.) el rol ecológico de grandes herbívoros pastadores durante casi todo el Cenozoico de América del Sur.

-INTERPRETACION DE AREAS NEOCORTICALES FUNCIONALES EN TARDIGRADA EXTINGUIDOS.

Orden Tardigrada

Familia Megatheriidae

cf. Pelecyodon (MLP 85-VII-3-2)

Hapalops indifferens (MLP 4-4)

Hapalops rutimeyeri (MACN A 1064)

Nothrotherium sp. (MACN 1012)

Megatheriinae indet. (MMP 2-179)

Megatherium americanum (MLP 2-179)

Familia Megalonychidae

Euchloeops fronto (MLP 4-2)

Familia Mylodontidae

Analcitherium antarticum (MACN A 4668)

Myodon (?) listai (MLP 1538)

Proscelidodon sp. (MLP 3-673)

En base a un estudio comparado entre los diferentes moldes endocraneanos de representantes fósiles del Orden Tardigrada se interpreta para éstos un patrón de fisuración neocortical básico similar. Los surcos lateral y suprasilviano limitan tres circunvoluciones que en sentido medio-lateral se denominan marginal, suprasilviana y ectosilviana.

La notable similitud entre los surcos neocorticales de Bradypus tridactylus y los Tardigrada fósiles estudiados permite describir, en estos últimos, posibles mapas corticales. La representación de las áreas somáticas primarias (sensitiva y motora) podrían ubicarse en los dos tercios anteriores de las circunvoluciones marginal y suprasilviana, hasta el surco suprasilviano. De acuerdo a los estudios realizados en Tardigrada actuales (Saraiva & Magalhaes-Castro, 1975) estas áreas podrían estar totalmente superpuestas conformando una amalgama sensorio-motora (SM-I). Una gran porción de esta área estaría representando a los miembros anteriores y se ubicaría en la circunvolución suprasilviana. El área cortical de los miembros anteriores está seguido en orden decreciente de magnitud por las

proyecciones correspondientes a los miembros posteriores, tronco y rostro. Los miembros posteriores estarían representados a nivel de la circunvolución marginal al igual que la proyección del tronco. La interpretación de la organización somatotópica primaria (sensitiva y motora) es obviamente especulativa. Se origina por inferir características anatómicas y comportamentales muy parecidas entre perezosos actuales y algunos Tardigrada fósiles (Scillato-Yané, 1977) y correlacionar aquellas características con un aumento diferencial del córtex somático primario (sensitivo y motor) correspondiente a los miembros anteriores.

El área somática secundaria sensitiva (S-II), podría ubicarse en la porción rostral de la circunvolución ectosilviana, superpuesta anteriormente con el área SM-I y caudalmente con el área auditiva. Esta área podría localizarse en la mitad caudal de la circunvolución ectosilviana y el área visual en la porción caudal de la circunvolución suprasilviana.

Al analizar los distintos moldes endocraneanos de Tardigrada fósiles disponibles, correspondientes a distintos momentos de su historia evolutiva, se observan algunas diferencias en cuanto al desarrollo de las distintas áreas neocorticales funcionales.

Dentro de la Familia Megatheriidae se dispone del molde

endocraneano más antiguo para un Tardigrada, correspondiente a cf. Peleciodon de Edad-mamífero Colhuehuapense (Oligoceno tardío). A partir de este molde se interpreta un encéfalo que habría presentado una condición ligeramente menos avanzada que lo que se observa en moldes endocraneanos de Tardigrada a partir de la Edad-mamífero Santacrucense (Mioceno temprano). El ejemplar de cf. Peleciodon presenta un menor desarrollo de la región frontal que podría indicar un área somática, sensorial y motora, menos expandida respecto de los Megatheriidae santacrucenses. La circunvolución suprasilviana está apenas ensanchada caudalmente y la ectosilviana no muestra una expansión lateral muy marcada. Estas características indicarían un menor desarrollo de las áreas visual y auditiva, respectivamente.

De la Edad-mamífero Santacrucense (Mioceno temprano) provienen dos Megatheriidae del Género Hapalops. De sus moldes endocraneanos se infieren encéfalos con una condición más avanzada que el encéfalo anteriormente interpretado, con las circunvoluciones suprasilviana y ectosilviana más desarrolladas, lo mismo que la región frontal.

Los Megatheriidae del Plioceno y Pleistoceno presentan moldes endocraneanos con una condición muy parecida a los moldes endocraneanos de los Megatheriidae del Mioceno, aunque comparativamente presentan una mayor flexión telencefálica,

surcos secundarios y una expansión temporal más acentuada. Sin embargo se debe aclarar que estos Tardigrada son de mayor tamaño que las formas santacrucenses y estas diferencias puedan deberse a cuestiones alométricas.

Con respecto a los moldes endocraneanos de Mylodontidae, se observa en los ejemplares de Analcitherium (Edad-mamífero Santacrucense), Proscelidodon (Edad-mamífero Montehermosense) y Mylodon (Pleistoceno) una mayor expansión de la circunvolución suprasilviana en su porción anterior, y una menor expansión del lóbulo temporal respecto de los moldes endocraneanos de los Megatheriidae estudiados.

En cuanto al molde endocraneano de Eucholoeops fronto, de Edad-mamífero Santacrucense, se interpreta un encéfalo con una condición muy parecida a la que se interpreta para los moldes endocraneanos de Hapalops pero con circunvoluciones suprasilviana y ectosilviana menos expandidas en su porción caudal, lo que indicaría que las áreas visual y auditiva mostrarían un menor desarrollo. Sin embargo otro ejemplar de Megalonychidae del Pleistoceno, Ocnopus gracilis, presenta una condición encefálica más avanzada. Se observa sobre la cara dorsal del molde, entre el surco interhemisférico y el surco lateral, una impresión que se interpreta como surco entolateral. De esta manera se observa que los Megalonychidae del Pleistoceno habrían tenido un neocórtex

más expandido a nivel de la región fronto-parietal, condición que se encuentra posteriormente en los actuales Megalonychidae del género Choloepus. Esto indicaría una región somática, sensorial y motora, más desarrollada respecto de los Megatheriidae y Mylodontidae.

B. ANALISIS CUANTITATIVO

1. MODELO NEONTOLOGICO CUANTITATIVO.

Un primer análisis de este estudio cuantitativo permite realizar algunos comentarios referidos al modelo neontológico cuantitativo propuesto.

Los resultados indican que dicho modelo ofrece un alto grado de confiabilidad para extrapolar el tamaño corporal en el caso de los Dasypodidae (Cingulata). El tamaño corporal es indispensable para obtener los correspondientes índices de encefalización. En relación a esto se compararon los valores promedio de los índices de encefalización de Chaetophractus villosus y Dasypus hybridus (Tablas 5 y 6) obtenidos en base a parámetros directos e indirectos, en este último caso aplicando las ecuaciones que conforman el modelo neontológico cuantitativo. El peso corporal de estos armadillos se calculó promediando los valores de las distintas ecuaciones que permiten extrapolar dicho parámetro ya sea a partir del largo hocico-ano, directamente a partir del largo del cráneo o calculando primero el largo corporal en base al largo del cráneo (Tabla 2).

El valor promedio de los índices de encefalización obtenidos indirectamente tanto para Ch. villosus (CE1:0.71; CE2:0.73;

IP:331) como para D. hybridus (CE1:0.36; CE2:0.38; IP:166) estuvieron muy próximos a los valores de los índices obtenidos en base a parámetros directos (Ch. villosus: 0.69(CE1); 0.70(CE2); 319(IP); D. hybridus:0.40(CE1); 0.40(CE2); 183(IP)) (Tablas 5,6).

Se debe destacar que de las 21 especies de xenartros de la muestra más de la mitad eran Cingulata Dasypodidae. Por lo tanto se resolvió elaborar un conjunto de ecuaciones para extrapolar el peso corporal pero sólo en base a los Dasypodidae (Tabla 2). En este caso los valores promedio de los índices de encefalización tanto para Ch. villosus (CE1:0.63; CE2:0.64; IP:294) como para D. hybridus (CE1:0.33; CE2:0.35; IP:154) resultaron más bajos con respecto a los índices en base a parámetros directos que los obtenidos en base a la muestra total de xenartros.

Luego de esta primera aplicación y verificación de las ecuaciones alométricas que conforman el modelo neontológico cuantitativo, el mismo fue utilizado para estimar el tamaño corporal en distintos ejemplares actuales y fósiles de xenartros representados únicamente por material craneano (Tablas 7, 8, 9, 10). Se observó que la aplicación del modelo en las distintas especies de Dasypodidae, incluyendo una forma fósil, permitía la obtención de valores del peso corporal consistentes con las relaciones alométricas corporales del grupo. Sin embargo, la obtención de esta medida en ejemplares xenartros no Dasypodidae,

en base al largo craneano merece un comentario a parte. De acuerdo a la ecuación alométrica correspondiente, el peso corporal estaría subestimado como consecuencia de una relación cráneo-corporal marcadamente diferente a la de los Dasypodidae.

En el caso de ejemplares de los Ordenes Tardigrada y Vermilingua se decidió utilizar otro procedimiento para obtener la longitud hocico-ano. A partir de esqueletos montados de especies relacionadas a los ejemplares en estudio se determinó en aquéllos la relación existente entre la longitud del cráneo y la longitud del cuerpo. De acuerdo a esta proporción y conociendo la longitud del cráneo de los ejemplares, se extrapoló la longitud del cuerpo para cada uno de ellos y se obtuvo un peso corporal más elevado que el obtenido en base al modelo diseñado originalmente. Por lo tanto, este modelo neontológico cuantitativo presenta algunos inconvenientes que dificultan en cierta medida su posterior aplicación a distintos representantes de xenartros, especialmente a aquéllos que no pertenecen al Orden Cingulata. Se debe destacar que de las 21 especies de la muestra, 12 eran armadillos. Se suma a esto la significativa diferencia en cuanto a la proporción entre el largo craneano y el largo del cuerpo de estos xenartros en comparación con los Tardigrada y los Vermilingua.

De todo esto se deduce la necesidad de obtener para cada uno

de los Ordenes de Xenarthra un conjunto de ecuaciones alométricas particulares. Las mismas fueron obtenidas para los Cingulata en base a los Dasypodidae de la muestra de xenartros (Tabla 1, 2). En los demás Ordenes no es posible por el momento hacer tal evaluación debido a las considerables diferencias alométricas entre las formas actuales y fósiles, sobre todo en los Tardigrada.

2. NIVELES DE ENCEFALIZACIÓN EN XENARTROS ACTUALES Y FÓSILES.

Mediante el análisis de los distintos índices de encefalización se pueden realizar algunas consideraciones sobre el tamaño cerebral relativo en los xenartros actuales y fósiles.

Se debe aclarar que la mayor inclinación de la recta en la ecuación de Martin (1981:0.755) en lugar de $2/3$ como usa Jerison (1973) hace que los cocientes de encefalización sean mayores para los especímenes de escaso peso corporal y, en cambio, sean menores para los de gran tamaño.

Los representantes actuales del Orden Cingulata (Dasypodidae) presentan índices de encefalización cuyos valores oscilan en un intervalo relativamente amplio. Como se observa en la Tabla 8 los índices de encefalización oscilan entre los

siguientes intervalos: 0.45-0.66 (CE1); 0.48-0.67 (CE2); 205-309 (IP).

Si se consideran los valores promedio de los índices de encefalización en base a la muestra total de xenartros se observa que los índices más altos se encuentran en Chaetophractus villosus (CE1:0.66; CE2:0.67; IP:309) y Euphractus sexcinctus (CE1:0.65; CE2:0.62; IP:308). Luego se ubican Chaetophractus vellerosus (CE1:0.55; CE2:0.60; IP:253) y Tolypeutes mataco (CE1:0.55; CE2:0.59; IP:252). Los índices más bajos se registraron en Chlamyphorus truncatus (CE1:0.47; CE2:0.58; IP:206) y Dasypus hybridus (CE1:0.45; CE2:0.48; IP:205). Algunos de estos resultados son coincidentes con los que obtuvieran Pirlot & Kamiya (1983) en una muestra de distintos géneros de Dasypodidae mediante el índice de progresión desarrollado por Stephan (1967). Estos autores observan que dicho índice varía en un intervalo relativamente amplio, correspondiendo a Euphractus uno de los valores más altos de encefalización y a Dasypus uno de los más bajos. Por otro lado la variabilidad del índice de encefalización en los Dasypodidae también es consistente con el estudio cualitativo en lo que respecta a la variabilidad que se observa en el modelo morfológico neocortical. Por el momento el único molde endocraneano de Dasypodidae fósil, pasible de este análisis cuantitativo, ha sido uno perteneciente a un ejemplar de Peltephilus ferox de Edad-mamífero Santacrucense (Mioceno

temprano) descripto por primera vez en este estudio (vide esta Tesis:140). El valor promedio de los índices de encefalización (CE1:1.12; CE2:1.09; IP:525) es significativamente más elevado si se lo compara con los distintos índices de encefalización de la muestra de Dasypodidae actuales citados en un párrafo anterior (Tabla 8). Es importante destacar que este análisis es congruente con el análisis cualitativo paleoneurológico que indica que el neocortex de P. ferox habría sido más expandido que en otros encéfalos de Dasypodidae. Los datos cuali-cuantitativos de este armadillo fósil de Patagonia concuerdan para señalar una encefalización mayor que en los actuales Dasypodidae.

Con respecto a los Tardigrada fósiles se tienen los datos de encefalización de cuatro ejemplares de las familias Megatheriidae, Megalonychidae y Mylodontidae (Tablas 9, 10). Como se observa en la Tabla 10, los índices de encefalización de los Tardigrada fósiles en estudio oscilan entre los siguientes intervalos: 0.77-1.1 (CE1); 0.67-0.98 (CE2); 381-533 (IP). Los Megatheriidae de las especies fósiles, Hapalops indifferens (CE1:0.96; CE2:0.83; IP:476) y Hapalops rutimeyeri (CE1:1.1; CE2:0.98; IP:532) presentan tamaños cerebrales relativos cuyos valores se encuentran por encima de los índices de encefalización de los actuales Megatheriidae del género Bradypus (Tabla 3). Un ejemplar de Mylodontidae del Plioceno, del género Proscelidodon presenta también índices de encefalización elevados (CE1:1.06;

CE2:0.88; IP:533) los cuales se encuentran dentro del rango de los valores anteriores. Por el contrario un ejemplar de la especie Eucholoeops fronto (Megalonychidae) de Edad-mamífero Santacrucense (Mioceno temprano) presenta un tamaño cerebral relativo (CE1:0.77; CE2:0.67; IP:381) que cae dentro del rango de valores de encefalización de una forma actual relacionada, Choloepus didactylus (CE1:0.77; CE2:0.74; IP:362).

Los índices de encefalización de Myrmecophaga tridactyla (CE1:0.91; CE2:0.76; IP:454) del Orden Vermilingua corresponden a los valores más altos para xenartros actuales.

Al comparar los distintos índices de encefalización de los xenartros actuales y fósiles del presente estudio se advierten una serie de características que se expresan a continuación.

El nivel de encefalización promedio de los Cingulata actuales, representados en la familia Dasypodidae, se encuentra por debajo del nivel de encefalización de los representantes actuales de los Ordenes Tardigrada y Vermilingua. De éstos el nivel de encefalización de los Vermilingua es superior al de los Tardigrada.

En cuanto a los datos del tamaño cerebral relativo de los xenartros fósiles, aunque escasos, permiten inferir tanto para el

único caso conocido de Dasypodidae (Cingulata) como para los
Tardigrada, niveles de encefalización por encima de los niveles
de las formas actuales relacionadas.

C.MODELO DE EVOLUCION NEUROLOGICA DE LOS EDENTADOS XENARTROS Y SU
COMPARACION CON LOS MODELOS DE EVOLUCION NEUROLOGICA DE OTRAS
LINEAS DE MAMIFEROS.

Estudios paleoneurológicos realizados en varios Ordenes de mamíferos Epitheria (sensu McKenna, 1975), tales como Carnivora (vide Radinsky, 1973, 1975a,b, 1977), Artiodactyla (vide Dechaseaux, 1969; Reperant, 1971), Perissodactyla (vide Edinger, 1948) y Primates (vide Radinsky, 1979) indican, como fue mencionado en un ítem anterior, que la principal tendencia neuroevolutiva, dentro de cada uno de estos Ordenes, a lo largo del Cenozoico, es la expansión del neocortex, con un progresivo incremento en el número de surcos neocorticales y una mayor flexión telencefálica. Es decir se deduce, en cada uno de estos Ordenes, una progresiva complejidad del encéfalo desde el Terciario temprano hasta la actualidad. Por el contrario, en el caso de los edentados xenartros de los Ordenes Cingulata y Tardigrada la tendencia marcada precedentemente no se manifiesta. Los xenartros estudiados se caracterizan por presentar una morfología encefálica que en general se mantiene constante en cada uno de los Ordenes. La falta de registro no permite ratificar igual tendencia en los Vermilingua.

Los Cingulata presentan, por lo menos desde la Edad-mamífero Casamayorensis (Eoceno temprano), el modelo morfológico

neocortical más simple de todos los xenartros, que coincide con aquel modelo neocortical primitivo del encéfalo que caracteriza a distintos Ordenes de mamíferos a comienzos del Periodo Terciario (Eoceno), tales como los Ordenes Condylarthra, Creodonta (Simpson, 1933a; Radinsky, 1977), Palaeonodonta (Simpson, 1931), Carnivora (Radinsky, 1977). Este modelo neocortical primitivo se caracteriza por la disposición alta de la fisura rinal en el telencéfalo, que determina un neocórtex poco expandido, ausencia de flexión telencefálica, presencia de uno o dos surcos neocorticales. Estos caracteres, además, son consistentes con aquellos caracteres plesiomórficos, no encefálicos, diagnósticos de los Cingulata (Lám.86).

Los Tardigrada presentan, por lo menos desde la Edad-mamífero Colhuehuapense (Oligoceno tardío), un modelo morfológico neocortical que muestra cierta semejanza con el estado estructural del encéfalo de los representantes de los Ordenes Carnivora (Radinsky, 1973, 1977), Artiodactyla (Reperant, 1971) y Perissodactyla (Edinger, 1948) entre el Oligoceno medio y Mioceno temprano. En la actualidad este modelo encuentra semejanzas con el neocórtex de representantes de la familia Viverridae, dentro de los Carnivora. El modelo neocortical de los Tardigrada correspondería al estadio inicial del modelo de evolución morfológica del neocórtex definido por Anthony (1961) para mamíferos no-primates con acentuada flexión telencefálica que se

traduce en un ángulo abierto de la fisura rinal y un escaso desarrollo de la región silviana. Los surcos neocorticales (lateral y suprasilviano) se disponen de manera longitudinal, es decir paralelos al eje principal del telencéfalo (Lám. 87).

Los Vermilingua actuales presentan un modelo morfológico neocortical que, comparado con el de los Tardigrada, representa un estadio más avanzado: flexión telencefálica más acusada y manifiesto desarrollo de la región silviana. Además, es el único de los Ordenes de xenartros que presenta el neocórtex expandido sobre la cara ventral del encéfalo.

Los modelos neuromorfológicos definidos para los Ordenes Cingulata, Tardigrada y Vermilingua constituirían, respectivamente, tres niveles de complejidad creciente (no necesariamente indicativo de una relación filogenética), los cuales son consistentes con los niveles de encefalización obtenidos en el estudio cuantitativo (Lám.88).

Cada uno de estos modelos serían equiparables, "grosso modo", a algunos de los sucesivos estadios neuroevolutivos que se utilizan para explicar el modelo de evolución morfológica del neocórtex en distintos Ordenes de mamíferos Epitheria (sensu McKenna, 1975), e.g. Ordenes Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla. Se interpreta, en base al registro de moldes

endocraneanos, que el encéfalo que caracteriza a cada uno de estos Ordenes ha pasado por sucesivas etapas de complejidad creciente de las que algunas se equipararían a los modelos neuromorfológicos definidos para los Ordenes Cingulata, Tardigrada y Vermilingua.

Las características neuroevolutivas mencionadas permiten, entonces, diferenciar dos tendencias evolutivas principales en el encéfalo de mamíferos euterios. Por un lado, la de los Ordenes Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla y Primates, en donde se interpreta, en cada uno de éstos, una progresiva complejidad del encéfalo desde el Terciario temprano hasta la actualidad, y por el otro, la de los Ordenes Cingulata y Tardigrada en los cuales se interpreta que la morfología encefálica se mantuvo constante en dicho lapso. Estas dos tendencias apoyarían la hipótesis según la cual el encéfalo ha tenido ritmos evolutivos diferentes en los Epitheria y Paratheria (sensu McKenna, 1975).

D.IMPLICANCIAS DE LOS ESTUDIOS NEUROLOGICOS EN LA SISTEMATICA Y FILOGENIA DE LOS EDENTADOS XENARTROS.

Es importante destacar la contribución que los resultados del análisis neurológico hace a la macrosistemática y a la filogenia de los Edentata Xenarthra de América del Sur.

Los caracteres neuroanatómicos externos que permiten reconocer tres modelos neuromorfológicos en los xenartros (actuales y fósiles) son congruentes con aquellos caracteres no encefálicos que se han utilizado para clasificar a estos mamíferos en los Ordenes Cingulata, Tardigrada y Vermilingua (Engelmann, 1985).

Los tres modelos neuromorfológicos caracterizan a cada uno de los Ordenes mencionados sin que sea posible reconocer formas intermedias. Esta característica también avala la hipótesis que sostiene que la falta de formas intermedias es significativa como para considerar que la división de los xenartros en una tricotomía es muy antigua, la primera para Engelmann (1985).

Los modelos neuromorfológicos son además consistentes con los caracteres estructurales de los distintos Ordenes de xenartros. El de los Cingulata, considerado el más simple de estos edentados sudamericanos, es consistente con la hipótesis de

Scillato-Yané (1982) que sostiene que la estructura de los Cingulata (Dasypodidae), con un mayor número de caracteres plesiomórficos, es la más cercana al tipo xenartro ancestral. Por otro lado, los modelos neuromorfológicos de los Tardigrada y Vermilingua, caracterizados por una mayor complejidad encefálica, serían congruentes con otros caracteres no encefálicos que indican que los miembros de estos grupos, aunque han conservado detalles anatómicos relictuales indicativos de su origen en formas "dasipodoides", han adquirido "modos de vida más especializados" (Scillato-Yané, 1982:41).

Las opiniones que han dado origen a las distintas hipótesis sobre las relaciones de los edentados xenartros con el resto de los mamíferos han variado desde fines del siglo pasado hasta el presente. En base a un estudio de dentición en mamíferos, Oldfield Thomas (1887:459) decide removerlos de los Eutheria y ubicarlos en un taxón Paratheria del mismo rango que Metatheria y Eutheria. Pese a que esta postura es aún sostenida por Bonaparte (1986), quien habla de una Infraclase Paratheria, prevalece, en la actualidad, la hipótesis según la cual no habría dudas en cuanto a ubicar a los xenartros dentro de los Eutheria. Apoyan esta relación varios caracteres presentes que se consideran típicos de los euterios y a los cuales se les otorga gran importancia sistemática como la presencia de placenta corio-alantoídea y de cuerpo calloso en el encéfalo. Pero, como fuera

sugerido por McKenna (1975) y posteriormente sostenido por Reig (1981), Engelmann (1985), Scillato-Yané & Pascual (1985), Scillato-Yané (1986), los Xenarthra son reunidos en la Cohorte Paratheria, uno de los términos de la primera dicotomización de los Eutheria, dicotomía que tuvo lugar, probablemente, en el Cretácico (McKenna, 1975; Reig, 1981). Es decir los Paratheria constituyen el grupo hermano del resto de los Eutheria, los cuales se ubican en la Cohorte Epitheria. Esta hipótesis también es corroborada por estudios inmunológicos (Sarich, 1985) y análisis de las proteínas del cristalino (de Jong et al., 1985) que indican que los xenartros divergieron desde los euterios luego que se produjo la división Metatheria-Eutheria (Engelmann, 1985).

Los datos de la neuroanatomía externa que surgen de los estudios paleo-neoneurológicos desarrollados en esta Tesis, conjuntamente con aquellos datos provenientes de estudios anatomoesqueletarios, inmunológicos, bioquímicos que permiten el reconocimiento de varios Ordenes de Xenarthra, apoyan la hipótesis según la cual los Paratheria constituyen un estadio estructural divergente de aquél de los Epitheria.

V.CONCLUSIONES

Las conclusiones esenciales del presente estudio de correlación paleo-neoneurológico en edentados xenartros están expresadas en las siguientes hipótesis:

1) Los caracteres telencefálicos externos de los edentados xenartros no permiten la interpretación de un modelo único del encéfalo para ellos, sino que se interpretan tres modelos neuromorfológicos básicos, los cuales son consistentes con la sistemática del grupo a nivel de Orden.

2) Los xenartros de los Ordenes Cingulata y Tardigrada presentan un modelo morfológico neocortical básico durante el Cenozoico, que a diferencia de otros Ordenes de mamíferos (e.g. Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, Primates) se mantiene constante. La falta de registro no permite ratificar igual tendencia en los Vermilingua.

3) Los Cingulata presentan, por lo menos desde la Edad-mamífero Casamayorensis (Eoceno temprano), el modelo morfológico neocortical más simple de todos los xenartros; coincide éste con aquel modelo neocortical primitivo del encéfalo que caracteriza a distintos Ordenes de mamíferos a comienzos del Período Terciario, tales como los Ordenes Condylarthra,

Creodonta, Palaeonodonta, Carnivora. Este carácter es además consistente con aquellos caracteres plesiomórficos no encefálicos citados para el Orden.

4) El modelo neuromorfológico de los Cingulata presenta dos variantes respecto del modelo neocortical básico que resultan congruentes con cada uno de los dos tipos biológicos en que clásicamente se dividen a los Cingulata: armadillos (Dasypoda) y gliptodontes (Glyptodontia).

5) El Suborden Dasypoda (Orden Cingulata) exhibe, siempre dentro de un mismo modelo neurológico, una mayor variabilidad en su modelo morfológico neocortical, lo cual es consistente con la diversidad de la anatomía externa de los distintos tipos adaptativos del grupo.

6) Los Tardigrada presentan, por lo menos desde la Edad-mamífero Colhuehuapense (Oligoceno tardío), un modelo morfológico neocortical que muestra cierta semejanza con el estado estructural del encéfalo de los representantes del Oligoceno medio al Mioceno temprano de los Ordenes Carnivora, Artiodactyla y Perissodactyla, pero no con los posteriores, a excepción de los representantes actuales de la Familia Viverridae (Carnivora).

7) El modelo morfológico neocortical de los Vermilingua, sólo conocido en representantes actuales, constituye un estadio más avanzado que el de los Tardigrada.

8) Los modelos neuromorfológicos definidos para los Ordenes Cingulata, Tardigrada y Vermilingua constituyen, respectivamente, tres niveles de complejidad creciente que serían equiparables, "grosso modo", a algunos de los sucesivos estadios neuroevolutivos que se utilizan para explicar el modelo de evolución morfológica del neocórtex en distintos Ordenes de mamíferos Epitheria, e.g. Ordenes Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla. Es decir, se interpreta, en base al registro de moldes endocraneanos de representantes de los Ordenes Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, que el encéfalo que caracteriza a cada uno de estos Ordenes ha pasado por sucesivas etapas de complejidad creciente de las que algunas se equiparan a los modelos neuromorfológicos definidos para cada uno de los Ordenes de xenartros.

9) Las características neuroevolutivas mencionadas para mamíferos euterios apoyan la hipótesis según la cual el encéfalo ha tenido ritmos evolutivos diferentes en los Epitheria y Paratheria.

10) Los niveles de encefalización de los distintos Ordenes de

xenartros son consistentes con los niveles de complejidad enunciados. Los Cingulata presentan los niveles de encefalización más bajos siguiendo en orden creciente los Tardigrada y los Vermilingua.

11) Algunos datos del tamaño cerebral relativo en xenartros fósiles permiten inferir niveles de encefalización por encima de los niveles de las formas actuales relacionadas.

12) Los tres modelos neuromorfológicos que caracterizan a cada uno de los Ordenes de xenartros, sin que sea posible reconocer formas intermedias, avalan la hipótesis de que la tricotomía de los xenartros es muy antigua.

13) Se considera que los datos de la neuroanatomía externa apoyan la hipótesis según la cual, dentro de los Eutheria, los Paratheria constituyen un estadio estructural divergente de aquél de los Epitheria.

BIBLIOGRAFIA CITADA

ANTHONY, J. (1961) Encéphale. Morphologie encephalique et moulages endocraniens. En: Traité de Paléontologie (Piveteau, J., ed.) 6(1):436-458. Masson & Cie., Paris.

ANTHONY, J. (1972) Nevraxe des Mammifères. En: Traité de Zoologie (P.P. Grassé, direct.) 16(4):1-275. Masson & Cie., Paris.

ARIENS KAPPERS, C.U.; G.C. HUBER y E.C. CROSBY (1967) The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. Hafner, New York. Tres tomos. Originalmente publicado en 1936.

ARMSTRONG, E. (1983) Relative brain size and metabolism in mammals. Science 220:1302-1304.

BARONE, R. (1972) Appareil circulatoire. En: Traité de Zoologie. (P.P. Grassé, direct.) 16(4):704-921. Masson & Cie., Paris.

BAUCHOT, R. (1967) Les modifications du poids encephalique au cours de la fixation. Sonderdruck aus dem Journal für Hirnforschung, Bd.9, Heft.3.

BAUCHOT, R. y H. STEPHAN (1967) Encéphales et moulages

endocraniens de quelques insectivores et primates actuels.
Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche
Scientifique 163:575-586.

BONAPARTE, J.F. (1986) A new and unusual Late Cretaceous mammal
from Patagonia. Journal of Vertebrate Paleontology 6(3):264-
270.

BRAUER, K. y W. SCHÖBER (1976) Katalog der Säugetiergehirne.
Catalogue of Mammalian Brains, t.1. Veb Gustav Fischer
Verlag Jena.

CAMPOS, G.B. y W.I. WELKER (1976) Comparisons between brains of a
large and a small hystricomorph rodent: capybara,
Hydrochoerus and guinea pig, Cavia; neocortical projection
regions and measurements of brain subdivisions. Brain Behav.
Evol. 13:243-266.

CARLSON, M. y W.I. WELKER (1976) Some morphological,
physiological and behavioral specializations in north
american beavers (Castor canadensis). Brain Behav. Evol.
13:302-326.

CRILE, G. y D.P. QUIRING (1940) A record of the body weight and
certain organ and gland weight of 3690 animals. Ohio.J.Sci.

40(5):219-259.

de JONG, W.W.; A. ZWEERS; K.A. JOYSEY; J.T. GLEAVES y D. BOULTER (1985). Protein sequence analysis applied to xenarthran and pholidote phylogeny. En: Evolution and Ecology of sloths, anteaters and armadillos. (G.G. Montgomery, ed.) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

DECHASEAUX, C. (1958) Encéphales de Xenarthres fossiles. En: Traité de Paléontologie (Piveteau, J. ed.) 6(2):637-640. Masson & Cie., Paris.

DECHASEAUX, C. (1962a) Encéfalos de Notoungulados y de Desdentados Xenartros fósiles. *Ameghiniana* 2(11):193-210.

DECHASEAUX, C. (1962b) Singularites de l'encéphale de Lestodon, mammifère edenté geant du Pleistocene de l'Amerique du Sud. *C.R.Acad.Sc.* 254:1470-1471. Paris.

DECHASEAUX, C. (1969) Moulages endocraniens d'artiodactyles primitifs. *Annls. Paleont.* 60:195-248.

DECHASEAUX, C. (1971) Oreomylodon wegneri, édenté gravigrade du Pleistocene de l'Equateur. Crane et moulage endocranien. *Annales de Paléontologie (Vertebres)* 57(2):243-285.

DOM, R.; G.F. MARTIN; B.L. FISHER y A.M. FISHER y J.K. HARTING
(1971) The motor cortex and corticospinal tract of the
Armadillo (Dasypus novemcinctus). J. Neurol. Sci. 14:225-
236.

DOZO, M.T. (1988) Primeros estudios paleoneurológicos en
Didelphidae extinguidos (Mammalia, Marsupialia). V Jorn.Arg.
Paleont.Vert. Resúmenes:54. La Plata, 16-19 de mayo de 1988.

DOZO, M.T. (en prensa) Estudios paleoneurológicos en Didelphidae
extinguidos (Mammalia, Marsupialia) de la Formación
Chapadmalal (Plioceno tardío), provincia de Buenos Aires,
Argentina. Ameghiniana (Rev.Asoc.Paleont.Arg.)

DUBOIS, E. (1897) Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der
Körpergrösse bei den Säugetieren. Arch. Anthropol. 25:1-28.

EDINGER, T. (1929) Die fossilen Gehirne. Zeits. Ergeb. Anat.
Entwicklungsgesch 28:1-249.

EDINGER, T. (1948) Evolution of the horse brain. The Geological
Society of America Memoir 25:1-177.

EDINGER, T. (1960) Anthropocentric misconceptions in
paleoneurology. Proc. R. Virchow. Med. Soc.(N.Y.) 19:55-107.

EDINGER, T. (1961) Fossil Brains reflect specialized behavior.
World Neurol. 2(11):934-941.

EDINGER, T. (1964) Recent advances in paleoneurology. Progress in
Brain Research 6:147-160.

EDINGER, T. (1975) Paleoneurology 1804-1966. An annotated
bibliography. Adv. anat. embryol. cell biol. 49:7-258.

EISENBERG, J.F. y D.E. WILSON (1978) Relative brain size and
feeding strategies in the Chiroptera. Evolution 32(4):740-
751.

ELLIOT SMITH, G. (1898) The brain of Edentata. Trans. Linn. Soc.
London, ser.2, Zool.7:277-394.

ENGELMANN, G. F. (1985) The phylogeny of the Xenarthra. En:
Evolution and Ecology of sloths, anteaters and
armadillos:105-112. (G.G. Montgomery, ed.) Smithsonian
Institution Press, Washington, D.C.

FERIGOLO, J. (MS) Molde endocraniano de cf. Ocnopus gracilis
(Lund, 1839-1840) (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae).
ler. Encontro Regional Sul de Anatomia, 24-26/10/86.
Hospital de Clinicas, UFRGS, P. Alegre, Brasil.

GERVAIS, P. (1869a) Mémoire sur les formes cerebrales propres aux Edentés vivants et fossiles precede de remarques sur quelques points de la structure anatomique de ces animaux et sur leur classification. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. V

GERVAIS, P. (1869b) Mémoire sur les formes cerebrales propres aux marsupiaux. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 5:229-251.

GERVAIS, P. (1870) Mémoire sur les formes cerebrales propres a differents groupes de mammifères. Journ. de Zool. I:425-469.

GILLILAN, L. A. (1972) Blood supply to primitive mammalian brains. J. Comp. Neurol. 145:209-222.

GOULD, S.J. (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev. 41(4):587-640.

GUTH, C. (1961) La region temporale des Edentes. Fac. Sci. Univ. Paris (A) 3433 VII-XVIII:1-191.

HARVEY, P.H. y P.M. BENNETT (1983) Brain size, energetics, ecology and life history patterns. Nature 306:314-315.

HOFFSTETTER, R. (1958) Xenarthra. En: Traité de Paléontologie (Piveteau, J., ed.) 6(2):535-636. Masson & Cie., Paris.

HOFFSTETTER, R. (1969) Remarqués sur la phylogenie et la classification des edentes Xenarthres (Mammiferes) actuels et fossils. Bull. Mus. Hist. Nat. 2da. ser., 41(1):91-103.

HOFFSTETTER, R. (1982) Les Edentes Xenarthres, un groupe singulier de la faune neotropicale. En: Proc. First Int. Meet. "Paleontology, Essential of Historical Geology", E.M. Gallitelli, ed.,:385-443. Modena, Italia.

HOFFMAN, M. A. (1982) Encephalization in mammals in relation to the size of the cerebral cortex. Brain, Behavior and Evolution 20:84-96.

HOFFMAN, M. A.; A. C. LAAN y H. B. M. UYLINGS (1986) Bivariate linear models in neurobiology: problems of concept and methodology. Journal of Neuroscience Methods 18:103-114.

JAKOB, C. (1912) Sobre cerebros fósiles de la fauna argentina. Proc. Internatl. Congr. Americanists 17 (Bs.As.)(1910):134-142.

JAKOB, C. (1943) El pichiciego (Chlamydophorus truncatus). Estudios neurobiológicos de un mamífero misterioso de la Argentina. I. Folia neurobiol. argentina 2:1-106.

JAKOB, C. Y C. ONELLI (1913) Atlas del cerebro de los mamíferos de la República Argentina. Estudios anatómicos, histológicos y biológicos comparados, sobre la evolución de los hemisferios y de la corteza cerebral. Imprenta de Guillermo Kraft, Bs. As. 102pp. 48 lam. y 50 figs.

JERISON, H.J. (1973) Evolution of the brain and intelligence. Academic Press. N.Y. 482pp.

KAAS, J. H. (1987a) The organization of Neocortex in mammals: Implications for Theories of Brain Function. Ann. Rev. Psychol. 38:129-151.

KAAS, J. H. (1987b) The organization and evolution of neocortex. En: Higher brain functions: recent explorations of the brains emergent properties. Cap.XIV:347-378. Ed. Steven P. Wise. John Wiley & Sons, Inc.

KOCHETKOVA, V.I. (1978) Paleoneurology. With and introductory commentary and editorial contributions by Harry J. Jerison. V.H. Winston & Sons. Washington D.C. John Wiley & Sons. N.Y.

KRISHNAMURTI, A.; F. SANIDES y W. I. WELKER (1976) Microelectrode mapping of modality specific somatic sensory cerebral neocortex in slow loris. Brain Behav. Evol. 13:267-283.

KUHLLENBECK, H. (1978) The central nervous system of vertebrates.
vol. 5/2. Mammalian Telencephalon. The vertebrate neuraxis
as a whole. Karger. Basel.

LARSELL, O. (1970) The comparative anatomy and histology of the
cerebellum from Monothremes through Apes. J.Jansen, ed.
University of Minnesota Press, Minneapolis.

LENDE, R. A. (1963) Sensory representation in the cerebral cortex
of the opossum. J. comp. Neurol. 121:395-404.

MARSH, O. C. (1874) Small size of the brain in Tertiary mammals.
Am. J. Sci. 8:66-67.

MARSH, O. C. (1878) Brain of a fossil mammal. Nature 17:340.

MARSH, O. C. (1885) On size of brain in extinct animals. Nature
32:562.

MARTIN, R.D. (1981) Relative brain size and basal metabolic rate
in terrestrial vertebrates. Nature (London) 293:57-60.

MEULDERS, M.; J. GYBELS; J. BERGMANS; M.A. GEREBTZOFF y M.
GOFFART (1966) Sensory projections of somatic, auditory and
visual origin to the cerebral cortex of the sloth (Choloepus

hoffmanni Peters) . J. Comp. Neur. 126:535-546.

McKENNA, M.C. (1975) Towards a phylogenetic classification of the Mammalia. En: W.P. Luckett y F.S. Szalay (edit.). Phylogeny of the Primates. Plenum Publ. Co., New York:21-46.

MONES, A. (1987) Gondwanatheria, un nuevo Orden de mamíferos sudamericanos (Mammalia: Edentata: ?Xenarthra). Comun. Paleont. Mus. Montevideo 18(I):237-240.

PASCUAL, R.; M.G. VUCETICH y G.J. SCILLATO-YANE (en prensa). Extinct and recent South American and Caribbean edentates and rodents: outstanding examples of isolation. Accademia Nazionale dei Lincei. International Symposium on: Biogeographical aspects of insularity, Roma, 18-22 may 1987.

PATTERSON, B. (1937) Some notoungulate braincasts. Field Mus. Natur. Hist. Geol. Ser. 6:273-301.

PATTERSON, B. (1967) Order Edentata. En: The fossil record, c.30, Mammalia, P.M. Butler et al.:771-772. geol. Soc. London.

PATTERSON, B. y R. PASCUAL (1968) Evolution of Mammals on Southern Continents. VI. The fossil Mammal Fauna of South America. The Quarterly Review of Biology 43(4):247-309. New

York.

PATTERSON, B. y PASCUAL, R. (1972) The Fossil Mammal fauna of South America. En: Evolution, Mammals and Southern Continents, Eds. by A. Keast, F.C. Erk & B. Glass:247-309.

New York.

PIRLOT, P. (1980) Quantitative composition and histological features of the brain in two south american edentates. J. Hirnforsch. 21(1):1-9.

PIRLOT, P. y T. KAMIYA (1983) Quantitative Brain Organization in Anteaters (Edentata - Tubulidentata). J. Hirnforsch. 24(6):677-689.

PIRLOT, P y H. STEPHAN (1970) Encephalization in Chiroptera. Canadian Journal of zoology 48:433-444.

PLATEL, R. (1979) Brain weight - Body weight Relationships. En: Biology of the Reptilia vol.9 c.3 (ed. Gans C.):147-171 (Academic London).

POHLENZ-KLEFFNER, W. (1969) Vergleichende Untersuchungen zur Evolution der Gehirne der Edentaten. II. Form und Furchen. Z/f. Zoolog. Systematik u. Evol. Forsch. 7:180-203.

QUIROGA, J. C. (1985) El origen del cerebro de los mamíferos.
Tesis Doctoral (inédita). Facultad de Ciencias Médicas.
Universidad Nacional de La Plata. 118pp.

QUIROGA, J.C. (1988) Cuantificación de la corteza cerebral
en moldes endocraneanos de mamíferos girencéfalos.
Procedimiento y aplicación en tres mamíferos extinguidos.
Ameghiniana (Rev.Asoc.Paleont.Arg.) 25(1):67-84.

QUIROGA, J.C. y M.T. DOZO (1985) Sobre un molde endocraneano de
Thylacosmilus atrox (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno
tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina. II Jorn.
Arg.Paleont.Vert. Resúmenes:17. Tucumán, 16-18 de mayo de
1985.

QUIROGA, J.C. y M.T. DOZO (1987) La corteza cerebral de Borhyaena
tuberata (Mammalia, Marsupialia, Borhyaenidae): descripción
y superficie cortical. IV Jorn.Arg.Paleont.Vert.
Resúmenes:19-20. Comodoro Rivadavia (Chubut), 13-15 de mayo
de 1987.

QUIROGA, J. C. Y M. T. DOZO (1988) The brain of Thylacosmilus
atrox, extinct south american saber-tooth carnivore
marsupial. J. Hirnforsch. 29(5):573-586.

RADINSKY, L. (1968) Evolution of somatic sensory specialization in others brains. J. comp. Neurol. 134:495-506.

RADINSKY, L.B. (1973) Evolution of the Canid Brain. Brain, Behav. Evol. 7:169-202.

RADINSKY, L.B. (1975a) Primate Brain Evolution. American Scientist 63(6):656-663.

RADINSKY, L. (1975b) Evolution of the felid brain. Brain Behav. Evol. 11:214-254.

RADINSKY, L. (1976) New evidence on ungulate brain evolution. Amer. Zool. 16(2):207.

RADINSKY, L. (1977) Brains of early carnivores. Paleobiology 3:333-349.

RADINSKY, L.B. (1978) Evolution of brain size in carnivores and ungulates. Am. Natur. 112:815-831.

RADINSKY, L. (1979) The fossil record of primate brain evolution. Forty-ninth James Arthur Lecture on the evolution of the Human Brain. American Museum of Natural History, New York.

RADINSKY, L. (1980) Endocasts of Amphicyonid Carnivorans.
American Museum Novitates 2694:1-11.

RADINSKY, L. (1981) Brain Evolution in extinct South American ungulates. Brain Behav. Evol. 18:169-187.

REIG, O. (1981) Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Monografie Nature 1:1-162. Publicadas por el Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia". Mar del Plata, Argentina.

REPERANT, J. (1971) Morphologie comparee de l'encephale et du moulage endocranien chez les Tylopodes actuels (Mammiferes, Artiodactyles). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, 3era serie, #4, Zoologie 4:185-321.

ROMER, A.S. (1966) Vertebrate Paleontology. 3d. ed. 2da impr. 468pp. Univ. Chicago Press. Chicago & London.

ROYCE, G.J.; G.F. MARTIN y R.M. DOM (1975) Functional localization and cortical architecture in the nine-banded armadillo (Dasypus novemcinctus mexicanus). J. Comp. Neur. 164:495-522.

SARAIWA, P.E.S. y B. MAGALHAES-CASTRO (1975) Sensory and motor

representation in the cerebral cortex of the three-toed sloths (Bradypus tridactylus). Brain Res. Amst. 90(2):181-193.

SARICH, V.M. (1985) Xenarthran systematics:albumin immunological evidence. En: Evolution and Ecology of sloths, anteaters and armadillos:105-112. (G.G. Montgomery, ed.) Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

SARICH, V. M. y J. E. CRONIN (1980) South American mammal molecular systematics. En: Evolutionary biology of the New World Monkeys and continental Drift. Ciochon & Chiarelli Eds., art. 20:399-421. New York and London (Plenum Press).

SCILLATO-YANE, G.J. (1977) Octomyodontinae, nueva subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de Octomyodon robertoscagliai, n.p.n.sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (edad Chasicuense, Plioceno temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. Publ.Mus.Munic.C.Nat. Mar del Plata "Lorenzo Scaglia" 2(5): 123-140.

SCILLATO-YANE, G.J. (1982) Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata)

del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tesis Doctoral # 406 (inédita). Museo de La Plata. Biblioteca. 159pp.

SCILLATO-YANE, G. J. (1986) Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). En: Simposio: "Evolución de los vertebrados cenozoicos", IV Congreso Arg. Paleont. y Bioestr. (Mendoza, noviembre 23-27, 1986) Actas 2:151-155.

SCILLATO-YANE, G. J. y R. PASCUAL (1984) Un peculiar Paratheria (Edentata, Mammalia) del paleoceno de Patagonia. I Jorn. Arg. Paleont. Vert. (La Plata, 1984) Resúmenes: 15.

SCILLATO-YANE, G. J. y R. PASCUAL (1985) Un peculiar Xenarthra del Paleoceno medio de Patagonia (Argentina). Su importancia en la sistemática de los Paratheria. Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleont. Arg.) 21(2-4):173-176.

SIMPSON, G. G. (1931) Metacheiromys and the Edentata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 59(6).

SIMPSON, G. G. (1932) Skulls and brains of some mammals from the Notostylops beds of Patagonia. American Museum Novitates 578:1-11.

SIMPSON, G. G. (1933a) Braincasts of Phenacodus, Notostylops and

Rhyphodon. American Museum Novitates 622:1-19.

SIMPSON, G. G. (1933b) Braincasts of two typotheres and a litoptern. American Museum Novitates 629:1-18.

SIMPSON, G.G. (1945) The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85:1-350.

SIMPSON, G. G. (1948) The beginning of the age of mammals in South America. Part I: Introduction Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioptrogonia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 91(1):1-232.

SIMPSON, G.G. (1980) Splendid isolation. The curious history of South American Mammals. Yale University Press. 226pp.

SNELL, O. (1891) Die Abhangigkeit des Hirngewichts von dem Korpergewichts und den geistigen Fahigkeiten. Arch. Psychiatr. Nervenkrankh. 23:436-446.

STEPHAN, H. (1967) Zur Entwicklungshohe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der "Basalen Insektivoren". Zool. Anz. 179:177-199.

THOMAS, O. (1887) On the homologies and succession of the teeth in the Dasyuridae, with an attempt to trace the history of the evolution of Mammalian teeth in general. Phil.Trans.Roy. Soc.London 178(1887)B:443-462.

TILNEY, F. (1931) Fossil brains of some early Tertiary mammals of North America. Bull.Neurol.Inst. New York 1:430-505.

WEBB, S. D. (1985) The interrelationships of tree sloths and ground sloths. En: Evolution and Ecology of sloths, anteaters and armadillos:105-112. (G.G. Montgomery, ed.) Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

WELKER, W.I.; H.O. ADRIAN; W. LIFSCHITZ; R. KAULEN; E. CAVIEDES; y W. GUTMAN (1976) Somatic sensory cortex of Llama (Lama glama). Brain Behav.Evol. 13:284-293.

WELKER, W.I. y G.B. CAMPOS (1963) Physiological significance of sulci in somatic sensory cerebral cortex in mammals of the family Procyonidae. J.Comp.Neurol. 120:19-36.

WELKER, W.I. y M. CARLSON (1976) Somatic sensory cortex of hyrax (Procavia). Brain Behav. Evol. 13:294-301.

WETZEL, R.M. (1982) Systematics, distribution, ecology and

conservation of South American edentates. En: Mares, M.A.
y H.H. Genoways, eds. 1982 Mammalian Biology in south
American, vol. 6:345-375. Spec. Publ. Ecol., Pymatuning Lab.
Ecol., University of Pittsburgh.

WETZEL, R.M. (1985a) Taxonomy and distribution of armadillos,
Dasypodidae. En: Evolution and Ecology of sloths, anteaters
and armadillos:32-46. (G.G. Montgomery, ed.) Smithsonian
Institution Press, Washington, D.C.

WETZEL, R.M. (1985b) The identification and distribution of recent
xenarthra (=Edentata). En: Evolution and Ecology of sloths,
anteaters and armadillos:5-21. (G.G. Montgomery, ed.)
Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

ZEMAN, W. y I. MAITLAND (1963) Craigie's Neuroanatomy of the Rat.
Academic Press. 229 pp.

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo es el estudio correlativo paleo-neoneurológico en edentados xenartros.

Los xenartros ofrecen como inestimable ventaja sobre otros grupos de mamíferos de antiguo abolengo sudamericano la de contar con representantes actuales. Tal ventaja significa una de las pocas oportunidades de estudios correlativos paleo-neoneurológicos que pueden ser realizados en el gran capítulo de los estudios neuroevolutivos de los mamíferos de América del Sur. Este trabajo constituye el primer análisis exhaustivo del encéfalo de xenartros con el objeto de determinar su modelo de evolución neurológica.

El material reunido para su estudio cubre los tres Ordenes en que actualmente se divide a los Xenarthra: Cingulata, Tardigrada y Vermilingua (en este último caso sólo ejemplares actuales); seis familias: Glyptodontidae, Dasypodidae, Megatheriidae, Megalonychidae, Mylodontidae y Myrmecophagidae y catorce subfamilias, nueve de ellas con materiales de representantes extinguidos: Propalaeohoplophorinae, Glyptodontinae, Euphractinae, Peltephilinae, Chlamyphorinae, Dasypodinae, Tolypeutinae, Priodontinae, Nothrotheriinae, Megatheriinae, Ortotheriinae, Choloepodinae, Mylodontinae y Scelidotheriinae. En conjunto, los especímenes fósiles cubren un período que va desde el Eoceno temprano hasta el Pleistoceno.

El estudio del material está dividido en dos grandes temas: el estudio cualitativo y el estudio cuantitativo de encefalización.

Dentro del estudio cualitativo se desarrollan dos partes, una neoneurológica y otra paleoneurológica. En la parte neoneurológica se estudian, pormenorizadamente, los encéfalos de representantes actuales de xenartros. Estas descripciones son muy importantes para las inferencias paleoneurológicas. Se incluye también la descripción de moldes endocraneanos de ocho especies de xenartros actuales, incluyendo aquellas de las cuales se describieron los encéfalos. A través de un estudio morfológico comparado entre encéfalos y moldes endocraneanos de algunos representantes actuales de xenartros se establecen las relaciones craneo-encefálicas correspondientes. Se concluye que los moldes endocraneanos guardan fidelidad con la mayoría de las estructuras del encéfalo, siendo la región dorsal más detallada que la región ventral. En la parte paleoneurológica se incluye un ítem donde se analiza información sobre representaciones neocorticales funcionales en xenartros actuales. Se interpreta que los distintos surcos neocorticales limitan distintas regiones del neocórtex que tienen un significado funcional. Por lo tanto al extrapolar desde los mapas neocorticales de especímenes actuales, se puede inferir el significado funcional de distintas zonas del neocórtex interpretadas en los moldes endocraneanos de formas extinguidas relacionadas.

En la parte paleoneurológica se describen los moldes endocraneanos de los especímenes fósiles. Se sigue el mismo estilo descriptivo que para los encéfalos y moldes endocraneanos de ejemplares actuales. Se resaltan las observaciones sobre la corteza cerebral, los surcos neocorticales y la región basal del molde.

El estudio cuantitativo incluye un ítem referido a la relación alométrica tamaño del cuerpo-tamaño del encéfalo en los xenartros. En un segundo punto se consideran los índices cerebrales (cociente de encefalización e índice de progresión) obtenidos tanto en xenartros actuales como fósiles. Estos índices indican el tamaño cerebral relativo teniendo en cuenta el tamaño corporal.

A partir del estudio cualitativo paleo-neoneurológico realizado en el presente trabajo, se interpretan tres modelos neuromorfológicos básicos para los xenartros y que son consistentes con la sistemática del grupo a nivel de Orden. Uno caracteriza al Orden Cingulata, otro es característico del Orden Tardigrada y el último caracteriza al Orden Vermilingua. Estos modelos han sido definidos, principalmente, en base a caracteres telencefálicos externos.

El modelo neuromorfológico de los Cingulata se caracteriza por la disposición alta de la fisura rinal en el telencéfalo que determina un neocórtex poco expandido, ausencia de flexión telencefálica y presencia de uno o dos surcos neocorticales.

Los Tardigrada presentan un modelo neuromorfológico que se caracteriza por presentar hemisferios telencefálicos globosos, fisura rinal limitando un lóbulo piriforme que, en comparación con el neocórtex dorsal, más desarrollado que en los Cingulata, alcanza un tamaño igual o ligeramente menor, flexión telencefálica tendiendo a ser pronunciada y neocórtex con varios surcos neocorticales dispuestos, principalmente, en sentido longitudinal.

Los Vermilingua presentan un modelo neuromorfológico que, comparado con el de los Tardigrada, representa un estadio más avanzado: flexión telencefálica más acusada y manifiesto desarrollo de la región silviana. Además, es el único de los Ordenes de xenartros que presenta el neocórtex expandido sobre la cara ventral del encéfalo.

En un segundo tópico se interpreta la posible disposición de las diferentes regiones neocorticales funcionales en algunos representantes fósiles de los Ordenes Cingulata y Tardigrada utilizando para ello información derivada de formas actuales relacionadas.

Se discuten, a continuación, los resultados del estudio cuantitativo. Se analizan las posibilidades de aplicación del modelo neontológico cuantitativo, el cual resulta mayor en Dasypodidae que en otros xenartros para los que se tuvo que emplear otros medios para obtener los parámetros requeridos. Se hace, luego, un análisis sobre los niveles de encefalización en

los xenartros actuales y fósiles.

Este estudio incluye, para finalizar, el tratamiento de dos tópicos, uno relativo al modelo de evolución neurológica de los edentados xenartros y su comparación con los modelos de evolución neurológica de otras líneas de mamíferos y otro, referido a las posibles implicancias que pueden tener los estudios neurológicos en la sistemática y filogenia de los edentados xenartros.

Las conclusiones esenciales del presente estudio están expresadas en las siguientes hipótesis:

1) Los caracteres telencefálicos externos de los edentados xenartros no permiten la interpretación de un modelo único del encéfalo para ellos, sino que se interpretan tres modelos neuromorfológicos básicos, los cuales son consistentes con la sistemática del grupo a nivel de Orden.

2) Los xenartros de los Ordenes Cingulata y Tardigrada presentan un modelo morfológico neocortical básico durante el Cenozoico, que a diferencia de otros Ordenes de mamíferos (e.g. Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, Primates) se mantiene constante. La falta de registro no permite ratificar igual tendencia en los Vermilingua.

3) Los Cingulata presentan, por lo menos desde la Edad-mamífero Casamayorensis (Eoceno temprano), el modelo morfológico neocortical más simple de todos los xenartros; coincide éste con aquel modelo neocortical primitivo del encéfalo que caracteriza a distintos Ordenes de mamíferos a comienzos del

Período Terciario, tales como los Ordenes Condylarthra, Creodonta, Palaeonodonta, Carnivora. Este carácter es además consistente con aquellos caracteres plesiomórficos no encefálicos citados para el Orden.

4) El modelo neuromorfológico de los Cingulata presenta dos variantes respecto del modelo neocortical básico que resultan congruentes con cada uno de los dos tipos biológicos en que clásicamente se dividen a los Cingulata: armadillos (Dasypoda) y gliptodontes (Glyptodontia).

5) El Suborden Dasypoda (Orden Cingulata) exhibe, siempre dentro de un mismo modelo neurológico, una mayor variabilidad en su modelo morfológico neocortical, lo cual es consistente con la diversidad de la anatomía externa de los distintos tipos adaptativos del grupo.

6) Los Tardigrada presentan, por lo menos desde la Edad-mamífero Colhuehuapense (Oligoceno tardío), un modelo morfológico neocortical que muestra cierta semejanza con el estado estructural del encéfalo de los representantes del Oligoceno medio al Mioceno temprano de los Ordenes Carnivora, Artiodactyla y Perissodactyla, pero no con los posteriores, a excepción de los representantes actuales de la Familia Viverridae (Carnivora).

7) El modelo morfológico neocortical de los Vermilingua, sólo conocido en representantes actuales, constituye un estadio más avanzado que el de los Tardigrada.

8) Los modelos neuromorfológicos definidos para los Ordenes Cingulata, Tardigrada y Vermilingua constituyen, respectivamente, tres niveles de complejidad creciente que serían equiparables, "grosso modo", a algunos de los sucesivos estadios neuroevolutivos que se utilizan para explicar el modelo de evolución morfológica del neocórtex en distintos Ordenes de mamíferos Epitheria, e.g. Ordenes Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla. Es decir, se interpreta, en base al registro de moldes endocraneanos de representantes de los Ordenes Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, que el encéfalo que caracteriza a cada uno de estos Ordenes ha pasado por sucesivas etapas de complejidad creciente de las que algunas se equiparan a los modelos neuromorfológicos definidos para cada uno de los Ordenes de xenartros.

9) Las características neuroevolutivas mencionadas para mamíferos euterios apoyan la hipótesis según la cual el encéfalo ha tenido ritmos evolutivos diferentes en los Epitheria y Paratheria.

10) Los niveles de encefalización de los distintos Ordenes de xenartros son consistentes con los niveles de complejidad enunciados. Los Cingulata presentan los niveles de encefalización más bajos siguiendo en orden creciente los Tardigrada y los Vermilingua.

11) Algunos datos del tamaño cerebral relativo en xenartros fósiles permiten inferir niveles de encefalización por encima

de los niveles de las formas actuales relacionadas.

12) Los tres modelos neuromorfológicos que caracterizan a cada uno de los Ordenes de xenartros, sin que sea posible reconocer formas intermedias, avalan la hipótesis de que la tricotomía de los xenartros es muy antigua.

13) Se considera que los datos de la neuroanatomía externa apoyan la hipótesis según la cual, dentro de los Eutheria, los Paratheria constituyen un estadio estructural divergente de aquél de los Epitheria.

AGRADECIMIENTOS

En estas líneas quisiera expresar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas e instituciones que me han ayudado en la realización de esta tesis.

En primer lugar a mi maestro, Dr. Juan Carlos Quiroga, recientemente desaparecido, y a quien esta tesis es dedicada. El fue quien me inició y dirigió mis pasos en la investigación científica en un campo tan interesante como la Paleoneurología. Su constante apoyo y estímulo me ayudaron a enfocar adecuadamente muchos de los problemas de este trabajo.

Al Dr. Rosendo Pascual, jefe de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata y director de la presente tesis, por su constante ayuda, sus valiosos consejos y por haberme apoyado, muy especialmente, en el último tramo de este trabajo.

A los doctores Zulma B. de Gasparini y Eduardo P. Tonni, del Museo de La Plata, quienes me han estimulado permanentemente y han leído y comentado total o parcialmente una primera versión de este trabajo.

Al Dr. Mario H. Niveiro, profesor titular de la Cátedra de Anatomía III de la Facultad de Ciencias Médicas de la Universidad Nacional de La Plata, por haberme autorizado a realizar estudios neuroanatómicos en Dasypodidae actuales, en el ámbito del Laboratorio de Investigaciones Morfológicas.

Al Dr. Leonard Radinsky, de la Universidad de Chicago, fallecido poco tiempo atrás, quien a través del intercambio epistolar me brindara valiosas sugerencias para la elaboración del presente trabajo.

Al Dr. Gustavo J. Scillato-Yané, del Museo de La Plata, por su inestimable colaboración en todo momento, sobre todo en el asesoramiento de los aspectos sistemáticos de esta tesis.

Al Dr. Richard H. Tedford, curator del Departamento de Paleontología de Vertebrados del American Museum of Natural History de New York, quien me enviara para su estudio el molde endocraneano del registro de armadillo más antiguo para el que se conoce cráneo.

Al Dr. Alberto Cione y el Sr. Jose H. Laza, del Museo de La Plata, quienes me brindaron siempre sus consejos y amistad.

Al Dr. José F. Bonaparte y Lic. Miguel F. Soria, de la Sección Paleozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", por haberme facilitado en préstamo importantes materiales de la colección a su cargo para la confección de los correspondientes moldes endocraneanos.

Al Sr. Omar Molina, jefe del Cuerpo Técnico de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, por su ayuda y valiosos consejos en la preparación de parte del material estudiado.

Al Lic. Marcelo Reguero por su colaboración en la ubicación de importantes materiales de estudio en la colección de la

División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata.

Al Lic. Alfredo Carlini, del Museo de La Plata, por el préstamo del cráneo de un armadillo tan particular como el pichiciego, para la confección de un molde endocraneano.

Al Sr. Xavier Kriscauntzky, quien ha realizado las excelentes fotos que ilustran esta tesis.

A las autoridades del Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia", de Mar del Plata, por haberme cedido en préstamo algunos de los materiales estudiados para la confección de moldes endocraneanos.

A las autoridades de la Municipalidad de Pila, de la provincia de Buenos Aires, por su valiosa colaboración en mi campaña de búsqueda de armadillos durante el año 1983.

A las familias Boari e Iriarte por su amabilidad y hospitalidad durante mi viaje de campaña a los partidos de Monte y General Belgrano de la provincia de Buenos Aires.

A las Cátedras de Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) y Anatomía de la Facultad de Ciencias Veterinarias (UNLP) que, respectivamente, cedieron en préstamo y donaron material de Vermilingua.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), muy especialmente, por haberme facilitado un lugar de trabajo para desarrollar la mayor parte de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) que me otorgara distintas becas de

investigación con las cuales pude llevar a cabo este trabajo.

Al Centro Nacional Patagónico (Puerto Madryn, Chubut) en cuyo ámbito se efectuó la última etapa de esta tesis.

Al Dr. Miguel J. Haller, director del Centro Nacional Patagónico, quien me ofreciera, gentilmente, los medios adecuados para imprimir el texto de esta obra.

Para terminar quisiera agradecer de modo muy especial a mi familia su inestimable ayuda y en particular a mi esposo Lic. Mario A. Cozzuol, quien me brindara permanentemente su apoyo, paciencia y comprensión, sobre todo, en las últimas y agotadoras fases de esta tesis.