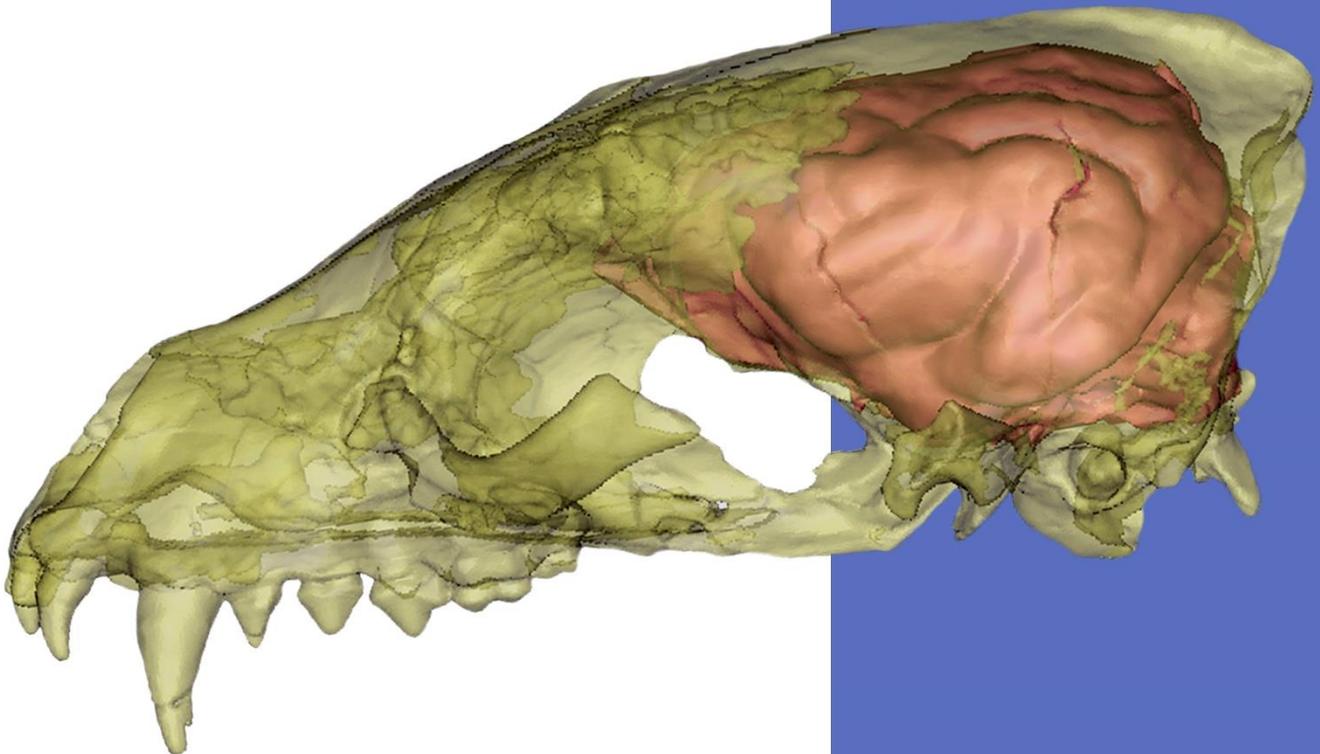


Análisis ecomorfológico del cráneo y encéfalo de Procyonidae (Mammalia, Carnivora) vivientes y extintos de América del Sur

Tesis para optar por el grado de Doctor en Ciencias Naturales

Lic. María Guadalupe Vilchez Barral



Directores

Dr. Leopoldo Soibelzon

Dra. María Teresa Dozo

Agradecimientos

Quiero agradecer a mis directores Dr. Leopoldo Soibelzon y Dra. Teresa Dozo, por su acompañamiento y apoyo durante el transcurso de la tesis doctoral.

A los jurados Dr. Alfredo Carlini, Dra. Ariana Paulina Carabajal y Dr. Agustín Martinelli por la revisión del manuscrito y por las sugerencias que hicieron un mejor trabajo respecto al original.

Al CONICET por la beca doctoral otorgada.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), por haberme permitido tener la posibilidad de cursar mis carreras de Licenciatura y Doctoral.

Al Museo de la Plata (FCNYM-UNLP) y al IPGP-CENPAT por facilitarme el espacio físico para poder trabajar durante mis años de becaria.

A Itatí Olivares por facilitarme materiales óseos de la Colección de Mastozoología del MLP.

A Marcelo Reguero de la Colección de Paleontología de Vertebrados, MLP.

A Matías Taglioretti por facilitarme las fotografías y TAC de †Chapalmalania.

A la Dra. Heather Ahrens por facilitarme las TAC de Procyon lotor, Nasuella olivacea, Potos flavus, Bassaricyon alleni y Bassariscus astutus.

Al Dr. A. Panes del IDECH (Instituto del Diagnóstico del Este de Chubut), por su buena predisposición a la hora de hacer las tomografías.

A Fredy Carlini, por haberme permitido estar en su laboratorio durante la pasantía y luego en los primeros años de beca.

A Juliana Tarquini, por su apoyo, especialmente con las conclusiones.

A María Cieri por su apoyo más allá del dibujo y el grabado.

A mi prima, Alejandra Zarlenga por el apoyo y las buenas energías.

A mis suegros Juan y Mari, por ser un apoyo a la distancia.

A mi papá, Victor, mi hermana Gime, mi cuñado Mariano y su gatita Luna, por estar siempre.

A Gabi mi compañero de vida, que me acompañó en estos años y supo creer en mí siempre. Te agradezco también por las fotografías de los materiales fósiles.

A Ayla, nuestra compañerita gatuna.

A mis seres queridos que ya no están físicamente, mi mamá y mis abuelos. A Pipi, que recientemente se fue jugar a las estrellas junto a Mamina y Wendy.

ÍNDICE TOMO I

RESUMEN.....	IV
SUMMARY	VII
I. INTRODUCCIÓN.....	2
I.1. Procyonidae actuales y fósiles: aspectos generales.....	2
I.1.1. Orden Carnivora.....	2
I.1.2. Familia Procyonidae	3
I.1.3. Géneros de Procyonidae con representantes vivientes y fósiles	5
I.1.4. El Gran Intercambio Biótico Americano y la Familia Procyonidae	9
I.1.5. Géneros de Procyonidae extinguidos en América del Sur: “Grupo † <i>Cyonasua</i> ”	11
I.1.6 Resumen histórico de las relaciones filogenéticas y sistemáticas de los Procyonidae	15
I.2. Paleoneurología y Neurología.....	17
I.2.1. Introducción.....	17
I.2.2. Moldes endocraneanos.....	18
I.2.3. Tipos de moldes endocraneanos.....	18
I.2.4. Antecedentes en paleoneurología.....	20
I.2.5. Nociones neuroanatómicas básicas para la interpretación de los moldes endocraneanos ...	24
I.2.6. Origen embriológico del encéfalo.....	25
I.2.8. Meninges.....	30
I.2.9. Nervios craneales	30
I.2.10. Áreas funcionales de la corteza telencefálica.....	34
I.2.11. El encéfalo de los Carnivora terrestres	35
I.3. Objetivos e Hipótesis	38
I.3.1. Objetivo general	38
I.3.2. Objetivos específicos.....	38
I.3.3. Hipótesis	39
I.4. Organización general de la Tesis Doctoral	39
Acrónimos y Abreviaturas	40
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	42
II.1. MATERIALES.....	42
II.1.1. Materiales estudiados.....	42
II.2. Métodos	48
II.2.1. Tomografía Axial Computarizada: generalidades	48
II.2.2. Tomografía Axial Computarizada del material estudiado	49
II.2.3. Proceso de obtención del molde endocraneano digital.....	49
II.2.4. Encéfalos estudiados de “ <i>Comparative Mammalian Brain Collection</i> ”	50
II.2.5. Criterios de homología de los moldes endocraneanos	51
II.2.6. Terminología y criterios utilizados para las descripciones neuroanatómicas	52
II.2.7. Estudio comparado de la morfología del cráneo de los Procyonidae.....	55
II.2.8. Alometría: generalidades.....	55

II.2.9. Estimación de la masa corporal.....	57
II.2.10. Volumen endocraneano.....	58
II.2.11. Encefalización y Cociente de Encefalización (CE).....	59
II.2.12. Cálculo del Cociente de Encefalización.....	61
.....	63
III. ANATOMÍA DESCRIPTIVA Y COMPARATIVA DEL ENCÉFALO Y MOLDE ENDOCRANEANO DIGITAL DE LOS PROCYONIDAE VIVIENTES Y FÓSILES DE AMÉRICA DEL SUR.....	64
III.1. Introducción.....	64
III.2. Descripciones de los encéfalos de los Procyonidae	65
III.2.1. <i>Procyon lotor</i>	65
III.2.2. <i>Procyon cancrivorus</i>	67
III.2.3. <i>Nasua narica</i>	70
III.2.4. <i>Potos flavus</i>	72
III.2.5. <i>Bassaricyon gabii</i>	74
III.2.6. <i>Bassariscus astutus</i>	75
III.3. Descripciones de los moldes endocraneanos de Procyonidae	78
III.3.1. Molde endocraneano de <i>Procyon</i>	78
III.3.2. Molde endocraneano de <i>Nasua nasua</i>	84
III.3.3. Molde endocraneano de <i>Nasuella olivacea</i>	86
III.3.4. Molde endocraneano de <i>Potos flavus</i>	89
III.3.5. Molde endocraneano de <i>Bassaricyon alleni</i>.....	92
III.3.6. Molde endocraneano de <i>Bassariscus astutus</i>	95
III.3.7. Molde endocraneano de † <i>Cyonasua</i>	98
III.3.8. Molde endocraneano de † <i>Chapalmalania</i>	102
III.4. Relaciones cráneo-encefálicas en Procyonidae: estudio comparado de moldes endocraneanos y encéfalos.....	103
.....	108
IV. ANATOMÍA DEL CRÁNEO DE PROCYONIDAE VIVIENTES Y FÓSILES SUDAMERICANOS	109
IV.1. Introducción.....	109
IV.2 Generalidades del cráneo de Procyonidae vivientes	111
IV.3 Generalidades del cráneo de †<i>Cyonasua</i> y †<i>Chapalmalania</i>	118
V. ENCEFALIZACIÓN DE PROCYONIDAE VIVIENTES Y †CYONASUA	125
V. ENCEFALIZACIÓN DE PROCYONIDAE VIVIENTES Y †CYONASUA	126
V.1. Introducción	126

V.2 Resultados	126
V.2.1 Masa corporal (MC).....	126
V.2.2. Volumen endocraneano (VE)	128
V.3.3. Cociente de encefalización (CE)	130
V.3. Resumen del capítulo	134
VI. DISCUSIÓN	135
VI. DISCUSIÓN	136
VI.1 Neuromorfología y patrón de surcos neocorticales en prociónidos actuales y fósiles .	136
VI.2. Áreas funcionales de la corteza telencefálica	139
VI.3. Encefalización, masa corporal y cociente de encefalización	145
VI.4. Cráneo	148
VI.5. Inferencias paleoecológicas para †<i>Cyonasua</i> y †<i>Chapalmalania</i>	152
VI.6. Consideraciones sobre hábitos locomotores y requerimientos ecológicos de los prociónidos fósiles	155
VI.7. Hipótesis planteadas	157
VII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS	160
VII.1. Conclusiones generales	160
VII.2. Perspectivas futuras	162
VIII. BIBLIOGRAFÍA	164

RESUMEN

La Familia Procyonidae (Mammalia, Carnivora) constituye un pequeño grupo de mamíferos placentarios que habita actualmente en las Américas, presentando una mayor diversidad en América Central y el norte de América del Sur. Pertenecen al Orden Carnivora, pero ninguno de ellos presenta hábitos estrictamente carnívoros, sino que son frugívoros, omnívoros y algunos mesocarnívoros. Se caracterizan por tener pelaje denso, orejas redondeadas, cola larga, pueden ser plantígrados o semiplantígrados, el rostro puede ser corto (*Bassaricyon* y *Potos*) o alargado (*Bassariscus*, *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella*). Todas las especies son capaces de trepar a los árboles y algunas los habitan en forma permanente (arborícolas) o bien semipermanente (semiarbóreas).

La familia está compuesta en la actualidad por seis géneros: *Procyon*, *Nasua*, *Bassariscus*, *Bassaricyon*, *Potos* y *Nasuella*. De ellos, *Procyon* y *Nasua* tienen una distribución disyunta en América del Norte y del Sur y *Bassariscus* se encuentra únicamente en América del Norte.

Los prociónidos aparecen en el registro fósil por primera vez en el Oligoceno Tardío de Francia. Posteriormente se encuentran en el Mioceno Temprano de América del Norte. En América del Sur ingresan en dos oleadas migratorias. La primera se registra en el Mioceno Tardío, en el evento denominado proto GIBA (Gran Intercambio Biótico Americano) previo a la formación del Istmo de Panamá, e incluye a los géneros †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*. La segunda oleada migratoria ocurre en el Pleistoceno Tardío-Holoceno y registra a los taxones sudamericanos actuales *Procyon* y *Nasua*, mientras que *Potos*, *Nasuella* y *Bassaricyon* no tienen registro fósil y se considera que han ingresado en tiempos históricos.

El objetivo principal de la Tesis es estudiar la morfología craneana, endocraneana y encefálica de Procyonidae vivientes y fósiles de América del Sur, a fin de identificar caracteres morfológicos craneanos y encefálicos que eventualmente puedan correlacionarse con hábitos locomotores y otros requerimientos ecológicos de las especies actuales y que puedan inferirse en los taxones fósiles. Los objetivos específicos son: 1-Analizar de manera cuali y cuantitativa el cráneo, endocráneo (a través de moldes y/o reconstrucciones 3D) y encéfalo de *Procyon*, *Nasua*, *Nasuella*, *Potos* y *Bassaricyon*, a fin de identificar

caracteres morfológicos craneanos y encefálicos que se correlacionen con hábitos locomotores en las formas vivientes. 2-Analizar de manera cuali y cuantitativa el cráneo y endocráneo (a través de moldes y/o reconstrucciones 3D) de prociónidos fósiles, principalmente de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*, y realizar un análisis anatómico y neuromorfológico comparado con prociónidos actuales. 3-Mediante la información obtenida inferir los hábitos locomotores y otros requerimientos ecológicos de los prociónidos fósiles, en particular los del género †*Cyonasua*. 4-Analizar las probables implicancias paleoautoecológicas y paleoambientales de los hábitos locomotores inferidos para los taxones fósiles estudiados.

En este trabajo de tesis se estudió la anatomía craneana, endocraneana y encefálica de los prociónidos vivientes y fósiles sudamericanos. Se reconstruyeron un total de 16 cráneos y moldes endocraneanos digitales a partir de tomografías axiales computarizadas (TAC), mediante el uso del software *Mimics v 10.01*. Se incluyeron a todos los géneros vivientes de Procyonidae (*Bassariscus*, *Bassaricyon*, *Nasua*, *Nasuella*, *Potos* y *Procyon*), así como los fósiles sudamericanos (†*Cyonasua* y †*Chapalmalania*). Para complementar este material, se recurrió a los registros fotográficos del encéfalo de seis especies de prociónidos, pertenecientes a *Brain Collection* de la Universidad de Wisconsin. Además, se estudió un molde endocraneano natural parcialmente expuesto de †*Cyonasua*.

Para los estudios cualitativos se realizaron las descripciones detalladas y las comparaciones, de los rasgos morfológicos de los cráneos, moldes endocraneanos y encéfalos.

Para los estudios cuantitativos se obtuvieron los valores de cociente de encefalización (CE) según las ecuaciones de Jerison (1973), Eisenberg (1981) y Martin (1981). Para su obtención fue necesario calcular los valores de masa corporal, mediante las ecuaciones predictivas esqueléticas craneanas propuestas por Van Valkenburgh (1990) para carnívoros y los volúmenes de los moldes endocraneanos digitales, mediante el software de reconstrucción tridimensional.

A partir de los resultados obtenidos, y los análisis realizados, las conclusiones más relevantes de esta Tesis Doctoral son:

-Los Procyonidae tienen una combinación propia de características morfológicas en el molde endocraneano.

-El patrón de surcos neocorticales de *†Cyonasua* es complejo, con un gran desarrollo del área sensitiva somática primaria, especialmente de la región vinculada a la sensibilidad del rostro.

-La morfología de la región poscruciada o sigmoidea de *†Cyonasua* es única entre los prociónidos.

-La morfología del cráneo de *†Cyonasua* es única entre los prociónidos, presentando características propias y compartidas con los Procyoninae y Potosinae.

-Las características craneanas generales de *†Cyonasua* y *†Chapalmalania* son: rostro corto, paladar duro ensanchado lateralmente, crestas sagital y nugal desarrolladas, lámina horizontal del palatino extendido caudalmente respecto al último molar, lámina vertical del palatino ensanchada y fosa mandibular expandida lateralmente.

-Las características del cráneo de *†Cyonasua* y *†Chapalmalania*, permiten inferir un claro desarrollo de la musculatura masticatoria y cervical.

-La masa corporal estimada para *†Cyonasua*, de aproximadamente 16 kg y para *†Chapalmalania* entre 115 kg y 126 kg, es coherente respecto a estudios previos.

-Se obtuvo la primera estimación de volumen endocraneano obtenido para *†Cyonasua* con un valor de 75 mm³.

-Se obtuvo el primer cálculo de cocientes de encefalización (CE) para *†Cyonasua* cuyos valores varían según la ecuación utilizada para el cálculo de la masa corporal de Van Valkenburgh (1990).

- La media del cociente de encefalización de *†Cyonasua* (0,88), es algo menor si se lo compara con la media estimada para los prociónidos vivientes (1,2) y es algo mayor respecto a la media de carnívoros euterios contemporáneos (0,78).

SUMMARY

The family Procyonidae (Mammalia, Carnivora) constitutes a small group of placental mammals inhabiting the Americas; the greater diversity is found in Central America and northern South America. They belong to Order Carnivora, but none of them shows strictly carnivore habits; they are primarily frugivores, omnivores and some of them are mesocarnivores. They are characterized by dense fur, rounded ears, and long tail. They can be plantigrades or semiplantigrades, and the snout can be short (Bassaricyon and Potos) or long (Bassariscus, Procyon, Nasua and Nasuella). All the species can climb trees and are classified as arboreal or semiarboreal.

The family comprises six genera: Procyon, Nasua, Bassariscus, Bassaricyon, Potos and Nasuella. Procyon and Nasua are disjunctly distributed in North and South America, and Bassariscus is only found in North America.

Procyonids appear for the first time in the fossil record in the late Oligocene of France. Posteriorly, they can be found in the early Miocene of North America. There are two migratory events recorded in South America. The first one occurred in the late Miocene. It is known as proto-GABI (Great American Biotic Interchange) before the full emergence of Panama Isthmus and involved †Cyonasua and †Chapalmalania. The second migratory event would have occurred in the early Pleistocene-Holocene, including south american taxa Procyon and Nasua. In contrast, Potos, Nasuella and Bassaricyon do not have fossil records, and it is considered that they migrated in historical times.

The main goal of this doctoral thesis is to study the cranial, endocranial and encephalic morphology of living and fossil South American Procyonids to identify cranial and encephalic morphological features, which can be correlated with locomotor habits and other ecological requirements of living species, which can be inferred in fossil taxa. The specific goals are: 1- Perform a quali-quantitative analysis of the skull, endocranium (through endocast and/or 3D reconstructions) and brain of Procyon, Nasua, Nasuella, Potos and Bassaricyon to identify morphological features which can be correlated with locomotor habits and other ecological requirements in living species. 2-perform a quali-quantitative analysis of the skull and endocranium (through endocast and/or 3D reconstructions) of fossils procyonids, specially †Cyonasua and †Chapalmalania, and perform an anatomical and neuro

morphological analysis to compare 3- Through the information obtained, infer the locomotor habits and other ecological requirements of fossil procyonids, particularly those of the genus †Cyonasua. 4-Analyze the paleoautoecologic and paleoenvironmental implications of locomotor habits inferred by fossil taxa.

This Thesis work studied the cranial, endocranial and encephalic anatomy of living and south american fossils procyonids. A total of 16 skulls and endocranial casts were reconstructed from computer axial tomography (CAT) using Mimics v 10.01 software. All living Procyonidae genera (Bassariscus, Bassaricyon, Nasua, Nasuella, Potos and Procyon) and south american fossils (†Cyonasua and †Chapalmalania) were included. In order to complete the information, a photographic record of six procyonids species encephalon that belongs to the Brain Collection at Wisconsin University was appealed. In addition, a partially exposed natural endocast of †Cyonasua was studied.

The qualitative analysis included detailed descriptions and comparisons of morphologic traits of skulls, endocranial casts and encephalon.

For the quantitative approach, were calculated encephalization quotient (EQ), according to Jerison (1973), Eisenberg (1981) and Martin (1981). It was necessary to calculate body mass using cranial skeletal predictive equations by Van Valkenburgh (1990) and digital endocranial volume using 3D reconstruction software.

Based on the results obtained, the most relevant conclusions of this doctoral dissertation are as follows:

-Procyonidae has a unique combination of morphological traits in the endocranial casts.

-The neocortical sulcus pattern of †Cyonasua is complex, with a large development of the surface of the primary somatic sensory area, especially the region related to face sensitivity.

-The morphology of the sigmoid or poscruciate region of †Cyonasua is unique among procyonids.

-The cranial morphology of †Cyonasua is unique among procyonids. It has its own characteristics and those shared with Procyoninae and Potosinae.

-General cranial features of †Cyonasua and †Chapalmalania are: short rostrum, lateral widening hard palate, well-developed sagittal and nuchal crests, horizontal

lamina of palatine caudally expanded with respect to last molar, expanded perpendicular lamina of palatine and laterally expanded mandibular fossa.

-†Cyonasua and †Chapalmalania cranial features show good masticatory and cervical musculature development.

-Estimated body mass of †Cyonasua is about 16 kg, and for †Chapalmalania is between 115 kg and 126 kg, which is coherent with previous studies.

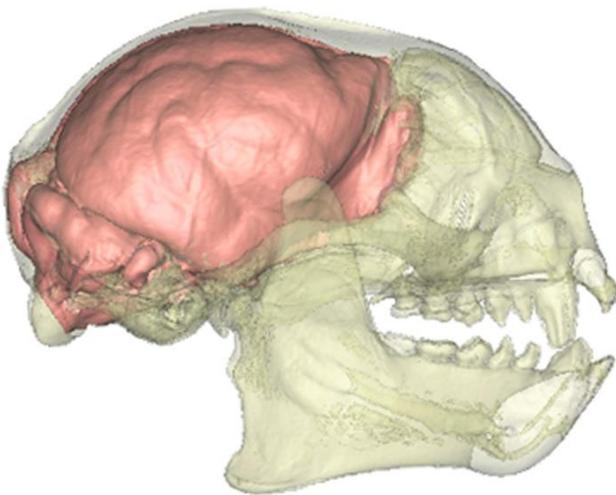
-The first estimate of endocranial volume was obtained for †Cyonasua with a value of 75 mm³.

-The first estimate of encephalization quotient (EQ) was obtained for †Cyonasua, whose values vary according to the body mass equation used by Van Valkenburgh (1990).

-The mean encephalization quotient for †Cyonasua (0.88) is lower if it compares with the estimated mean for living procyonids (1.2) and is slightly higher with the estimated mean for contemporary eutherians carnivores (0.78).

Capítulo I

Introducción



Tomo I

I. INTRODUCCIÓN

I.1. Procyonidae actuales y fósiles: aspectos generales

La Familia Procyonidae es un pequeño grupo de mamíferos placentarios que habita actualmente en las Américas, presenta una mayor diversidad en América Central y en el norte de América del Sur. Es el primer taxón de estirpe holártica que ingresó a América del Sur desde América del Norte previo a la formación del Istmo de Panamá (Woodburne *et al.*, 2006; Soibelzon y Prevosti, 2007 y 2012; Forasiepi *et.al.*, 2014).

La Familia está compuesta por seis géneros con representantes actuales: *Procyon*, *Nasua*, *Bassariscus*, *Bassaricyon*, *Potos* y *Nasuella*. De ellos, *Procyon* y *Nasua* tienen una distribución disyunta en América del Norte y del Sur y *Bassariscus* se encuentra únicamente en América del Norte (Glatson, 1994).

En este trabajo se estudian los moldes endocraneanos y neurocráneos de las especies de prociónidos fósiles de América del Sur y se los comparan con los de los géneros vivientes. El propósito es identificar aspectos morfológicos craneanos y encefálicos que puedan correlacionarse con requerimientos ecológicos de las especies actuales y así hacer inferencias en los taxones fósiles.

I.1.1. Orden Carnivora

El orden Carnivora (Mammalia, Eutheria) es un grupo natural o monofilético muy diverso que incluye especies terrestres, acuáticas y semiacuáticas. Una de las sinapomorfías del grupo es la presencia de dos dientes yugales modificados que forman la “cuchilla carnífera” (“*carnassials*”). El cuarto premolar superior y el primer molar inferior presentan crestas mesio-distales que actúan como tijeras para cortar la carne (Van Valkenburgh, 1989). Los carnívoros presentan una gran diversidad morfológica, de masa corporal, de tipos de locomoción y de hábitats. Su distribución es cosmopolita.

El Orden Carnivora comprende aproximadamente 270 especies vivientes, que han sido subdivididas en dos clados, Caniformia y Feliformia (Flynn y Galiano,

1982; Wozencraft, 1989 y 2005; Wyss y Flynn, 1993; Agnarsson *et al.*, 2010; Nyakatura y Bininda-Emonds, 2012). Los Caniformia incluyen a las familias Canidae, Ursidae, Procyonidae, Ailuridae, Mustelidae, Mephitidae, Otariidae, Odobenidae, y Phocidae, mientras que los Feliformia comprenden las familias Felidae, Viverridae, Eupleridae, Nandiinidae, Prionodontidae, Herpestidae y Hyaenidae (Yu *et al.*, 2004; Nyakatura y Bininda-Emonds, 2010).

Los representantes del clado son primariamente carnívoros, aunque algunos de sus miembros han adquirido secundariamente hábitos omnívoros (*e.g.* Procyonidae, Ursidae), hasta estrictamente herbívoros (*e.g.* *Ailuropoda melanoleuca*, Ursidae). Estas especializaciones se manifiestan en la morfología dentaria y craneana (Prevosti y Forasiepi, 2018).

El origen del orden Carnivora se remonta al Paleoceno Temprano (66-61 Ma) en América del Norte. En el Paleoceno Tardío (59-56 Ma) se registran en Asia. En África aparecen a partir del Oligoceno Tardío (28-23 Ma). En América del Sur se encuentran a partir del Mioceno Tardío (7,3-5,2 Ma) (Prevosti y Forasiepi, 2018).

I.1.2. Familia Procyonidae

La familia Procyonidae Gray (1825), se distribuye actualmente en América (desde Canadá hasta el norte de Argentina).

Los prociónidos vivientes son animales de pequeño a mediano tamaño, con un rango de masa corporal que abarca desde 0,7 kg (*e.g.* *Bassaricyon gabbi*) aproximadamente hasta 8,5 kg (*e.g.* *Procyon cancrivorus*). La masa corporal estimada para los taxones fósiles supera ampliamente a la de los taxones actuales. Según el trabajo de tesis doctoral de Tarquini (2018) los valores obtenidos para †*Cyonasua* comprenden el rango 12,6 a 28,4 kg, con una media de 19,79 kg, mientras que para los taxones afines †*Parahyaenodon* y †*Tetraprothomo* se obtuvo una masa de 14,4 kg y 25,3 kg respectivamente. Para †*Chapalmalania* se estimó una masa corporal de 125 y 181 kg, con una media de 153,6 kg (Prevosti y Forasiepi, 2018).

Los géneros vivientes son omnívoros y su dentición es hipocarnívora (Koepfli *et al.*, 2007). La mayoría tienen hábitos nocturnos o crepusculares, salvo *Nasua* que es diurno (Tabla I.1).

Los prociónidos se caracterizan por tener pelaje denso, orejas redondeadas, cola larga, pueden ser plantígrados o semiplantígrados, el rostro puede ser corto (*Bassaricyon* y *Potos*) o alargado (*Bassariscus*, *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella*) (Story, 1951). El patrón de coloración del pelaje es diverso. *Procyon*, *Nasua* y *Bassariscus* tienen cola anillada y máscara, mientras que en *Bassaricyon* y *Potos* dichas marcas están reducidas o bien son inexistentes (Koepfli *et al.*, 2007).

Se han adaptado a una gran variedad de ambientes, desde los bosques lluviosos tropicales hasta los desiertos semiáridos y el chaparral. Sin embargo, un factor que es común a todos es su afinidad por las zonas con cubierta arbórea. Todas las especies son capaces de trepar a los árboles y algunas los habitan en forma permanente (arborícolas), o bien semipermanente (semiarbóreas) (Glatson, 1994). Se distribuyen altitudinalmente desde el nivel del mar hasta los 4250 msnm.

El registro fósil más antiguo de la familia Procyonidae corresponde a la especie †*Pseudobassarig riggsi*, que data del Eoceno Tardío u Oligoceno Temprano del yacimiento de las Fosforitas de Quercy (Francia) (Wolsan, 1996), sin embargo, su posición filogenética está en debate (Wang, *et. al.*, 2005; Sato *et al.*, 2012). En América del Norte los primeros registros de prociónidos se conocen para el Mioceno Temprano (Baskin, 1998, 2004). Los análisis filogenéticos sugieren una ancestría compartida entre los géneros de América del Norte y el taxón del Mioceno Temprano de Europa denominado †*Broiliana* (Koepfli, 2007). En América del Norte los prociónidos se diversificaron y dieron origen a varios géneros, incluidos los vivientes.

La Familia Procyonidae tiene 14 especies vivientes (Koepfli, 2007), distribuidas en seis géneros y es el clado hermano de los Mustelidae. Ambos taxones, junto con las familias Ailuridae y Mephitidae se agrupan dentro de la superfamilia Musteloidea (Delisle y Strobeck, 2005; Fulton, 2006; Nyakatura y Bininda-Emonds, 2012).

La Familia Procyonidae ha sido subdividida según el autor, en dos Subfamilias Procyoninae y Potosinae (Decker y Wozencraft, 1991) o en dos Tribus Potosini y Procyonini (Baskin, 2004). La Subfamilia Potosinae incluye dos géneros: *Potos* (kinkajú) y *Bassaricyon* (olingos), mientras que la subfamilia Procyoninae incluye cuatro géneros: *Bassariscus* (cacomixtles), *Nasua* (coatíes), *Procyon* (mapache, osito lavador) y *Nasuella* (coatí oliváceo). Este último género es muy similar al coatí, lo que ha llevado a algunos autores a considerarlo como parte del género *Nasua* (Nowak, 2005). El panda rojo (*Ailurus fulgens*) ha sido considerado en ocasiones como la tercera subfamilia (Mivart, 1885; Simpson, 1945; Baskin, 1998, 2003), reconocido, actualmente, como una familia monotípica (Ailuridae) (Flynn *et al.*, 2000).

La monofilia de Procyonidae no ha sido cuestionada, sin embargo, en un estudio filogenético molecular (Agnarsson *et al.*, 2010) los autores ubican a *Potos flavus* como grupo hermano de Mephitidae, Procyonidae y Mustelidae. Según Ahrens (2012) las relaciones no resueltas dentro de Musteloidea contribuyen posiblemente al conflicto entre las filogenias moleculares y morfológicas en los Procyonidae.

I.1.3. Géneros de Procyonidae con representantes vivientes y fósiles

Procyonidae Gray 1825

Bassaricyon Allen 1876

Los olingos son animales de tamaño mediano a pequeño (0,7 a 2 kg) que se distribuyen en América Central y del Sur, desde el oeste de Nicaragua, hasta el norte de Ecuador por los Andes (Figura I.1). Habitan en los bosques tropicales perennifolios entre los 1600 y los 2000 msnm. Son arborícolas y de hábitos nocturnos. Se alimentan de frutos, invertebrados y pequeños vertebrados. Este género ha sido poco estudiado debido a que es fácilmente confundido con el kinkajú (*Potos flavus*) (Glatson, 1994; Helgen, 2013). Actualmente se reconocen cuatro especies en el género: *Bassaricyon gabbii*, *Bassaricyon alleni*, *Bassaricyon medius* y la especie recientemente descrita *Bassaricyon neblina* (Helgen, 2013).

Bassariscus Coues 1887

Los cacomixtles se distribuyen desde el sudoeste de Estados Unidos hasta la región central de Panamá (Figura I.2). Se encuentran en hábitats diversos: bosques ribereños, zonas rocosas, bosques siempreverde, matorrales y desiertos. Son animales de pequeño tamaño cuya masa corporal estimada es de 1,01 kg (Jones *et al.*, 2009). Son solitarios y nocturnos. Acostumbran a trepar en sitios rocosos para buscar comida o refugio, pueden rotar el autopodio casi hasta los 180° y tienen las uñas semiretráctiles (en *Bassariscus astutus*) (Trapp, 1972). La dieta consiste en pequeños vertebrados, frutos e insectos, (Glatson, 1994). Se reconocen dos especies: *Bassariscus astutus* y *Bassariscus sumichrasti*.

Potos Geoffroy Saint-Hilaire y Cuvier 1795

El kinkajú se distribuye desde México hasta Bolivia (Ford y Hoffmann, 1988) (Figura I.3.B). Están especializados para la vida en la cubierta arbórea: tienen cola prensil, pueden rotar los tobillos 180° (reversión del autopodio) lo cual les permite descender de los árboles con la cabeza orientada hacia el suelo y tienen las órbitas frontalizadas (visión estereoscópica). Habitan en bosques tropicales como por ejemplo: bosque lluvioso, bosque seco y selvas en galerías; ocupando áreas a nivel del mar hasta por encima de los 2500 msnm. Su masa corporal es de 3 kg aproximadamente. Se alimentan principalmente de frutos y complementan su dieta con insectos y pequeños vertebrados. Tienen una lengua larga que puede alcanzar los 20 cm (aproximadamente dos veces la longitud del cráneo) y es extensible, la cual utilizan para alimentarse de frutos, miel y para capturar insectos (Ford y Hoffmann, 1988; Glatson, 1994). Son animales ágiles y con gran capacidad para la manipulación de objetos. Generalmente son solitarios, aunque pueden encontrarse grupos de 2 a 5 individuos. El género es monoespecífico, con la especie *Potos flavus*.

Procyon Storr 1780

Tiene la distribución más amplia de los prociónidos y se encuentra desde Canadá hasta Argentina (Figuras I.4.A y I.4.B). El mapache (*Procyon lotor*) ha sido introducido para la explotación de la piel en algunos países como Francia, Alemania y Rusia, ciertos individuos han escapado del cautiverio llegando a considerarse en

ciertos casos como una especie invasora. El género se encuentra en gran variedad de ambientes incluyendo pantanos, bosques, manglares, selvas, marismas e incluso en zonas urbanas. Son omnívoros, nocturnos y mayormente solitarios (Arznov, 2013). La masa corporal se estima entre los 3,1 y los 7,7 kg. Para la búsqueda del alimento utilizan el tacto de las manos. El número de especies es variable según el autor debido a que se discute si algunas formas insulares son especies o subespecies. Actualmente, se aceptan con mayor consenso tres especies *Procyon lotor*, *Procyon cancrivorus* y *Procyon pigmaeus* y varios taxones infraespecíficos (Roskov *et al.*, 2019).

La especie *Procyon cancrivorus* también conocida como “aguará popé”, “osito lavador”, “mayuato” y “*mão-pelada*”, se distribuye desde Costa Rica hasta la mitad norte de Argentina. Su presencia está confirmada para las provincias de Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán y norte de Buenos Aires, abarcando las ecorregiones de las Yungas, Chaco Seco, Chaco Húmedo, Selva Paranense, Esteros del Iberá, Campos y Malezales, Delta e Islas del Paraná, Espinal y Monte de Sierras y Bolsones (Cirignoli y Varela, 2019).

Nasua Storr 1780

Los coatíes, se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Figuras I.4.C y I.4.D). Se encuentran en bosques tropicales, bosques en galería, chaco, cerrado y matorrales secos. Tienen una masa corporal entre 2 y 7 kg. Sus hábitos son diurnos (Glatson, 1994). Las hembras y sus crías viven en grupos de hasta 30 individuos, mientras que los machos son solitarios (Emmons, 1990; Gompper y Decker, 1998). Su dieta es omnívora, se alimentan de frutas, invertebrados y pequeños vertebrados. Utilizan para la búsqueda de su alimento el hocico largo y las uñas bien desarrolladas. El género tiene dos especies: *Nasua narica* y *Nasua nasua*.

La especie *Nasua nasua* se encuentra en Argentina, en las provincias de Chaco, Formosa, Jujuy, Misiones, Santa Fe y Corrientes, corresponde a las ecorregiones de Chaco Húmedo, Monte de Llanuras y Mesetas, Selva Paranense y las Yungas (Díaz y Lucherini, 2006; Carnevari y Vaccaro, 2007).

Nasuella Hollister 1915

Tiene la distribución más reducida de los prociónidos, se encuentra en la Cordillera de los Andes en Ecuador, Colombia y Venezuela (Figura I.3.A). Poco se conoce de su biología. Viven en ambientes montañosos desde los 1350 msnm hasta los 4250 msnm (Helgen, 2009). Su tamaño es pequeño (1,34 kg). Son básicamente insectívoros y frugívoros, aunque ocasionalmente se alimentan de pequeños vertebrados.

El género ha sido considerado históricamente como monoespecífico con la especie *Nasuella olivacea* (cusumbo andino). Recientemente, estudios morfológicos y moleculares publicados por Helgen y colaboradores (Helgen *et al.*, 2009) reconocen dos especies con una distribución alopátrica: *Nasuella olivacea*, en Colombia y Ecuador, al oeste de los Andes y *Nasuella meridensis* (Thomas, 1901), hacia el este de la cadena montañosa y endémica de Venezuela.

Registros fósiles de Procyonidae con representantes vivientes

Hasta el momento no se han publicado restos fósiles de la subfamilia Potosinae. Se supone que este linaje divergió del *stem group* en el Mioceno Temprano (Baskin, 2003).

Los géneros vivientes de la subfamilia Procyoninae, tienen en su mayoría representantes fósiles, salvo *Nasuella*.

Bassariscus aparece por primera vez en el Mioceno Medio en *Lower Snake Creek Fauna*, Nevada, Estados Unidos (Baskin, 1989, 2004).

El género *Nasua* tiene escasos registros para América del Norte y aparece por primera vez en el límite Plioceno-Pleistoceno (*Blancan North American Land Mammal Age, NALMA*) (Baskin, 1982; Gilmore, 2013). Para América del Sur se registra por primera vez en el Pleistoceno Tardío de Minas Gerais y Bahía, Brasil (Rodrigues *et al.*, 2014). Además, hay un registro dudoso para el "Ensenadense" (Pleistoceno Temprano?) de Tarija, Bolivia (Berta y Marshall, 1978).

El primer registro dudoso para el género *Procyon* en América del Norte data del Hemphiliano (NALMA, Mioceno Tardío-Plioceno Temprano) de la Formación Edén, California, Estados Unidos (Baskin, 1982; Gilmore, 2013). El género aparece en el límite Plioceno-Pleistoceno (*Blancan*, NALMA) en los estados de Washington, Kansas, Texas, Arizona y Florida, en Estados Unidos (Gilmore, 2013). El primer registro de *Procyon cancrivorus* en América del Sur data del Pleistoceno Tardío (Lujanense) y corresponde a un molar hallado a orillas del Río Bermejo en las cercanías de Villa Escobar, Formosa, Argentina (Soibelzon *et al.*, 2010). En Brasil hay registros para Pleistoceno Tardío de Tocantins (Rodríguez *et al.*, 2013; Rodrigues *et al.*, 2014), Pleistoceno Tardío-Holoceno de Minas Gerais (Paula Couto, 1970) y Bahía (Cartelle, 1999). En Bolivia los registros datan del Pleistoceno Tardío de Tarija (Berta y Marshall, 1978; Soibelzon y Prevosti, 2007; Rodríguez *et al.*, 2013). También se encontraron restos en yacimientos arqueológicos de Ecuador (Stahl, 2003) y Argentina (Ramírez *et al.*, 2015).

1.1.4. El Gran Intercambio Biótico Americano y la Familia Procyonidae

La ruptura del continente de Gondwana durante el Cretácico Medio y su separación de Antártida en el Oligoceno Tardío (Weir *et al.*, 2009), tuvo como consecuencia el aislamiento de América del Sur durante gran parte del Cenozoico. Esto permitió el desarrollo de comunidades faunísticas únicas. Entre los mamíferos se encontraban marsupiales, xenartros, notoungulados, litopternos, astrapoterios, primates del Nuevo Mundo y roedores caviomorfos. Por otro lado, el nicho de los carnívoros estuvo representado por cocodrilos, serpientes de gran tamaño (†Madtsoiidae), aves del terror (†Phorusrhacidae) y metaterios (†Sparassodonta) (Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013).

Está ampliamente aceptado que el Istmo de Panamá, terminó de conformarse hace alrededor de 2,8 millones de años (O’Dea *et al.*, 2016), sin embargo, su historia geodinámica comenzó mucho antes. La conexión como un puente continuo favoreció el intercambio de fauna y flora terrestre (Gran Intercambio Biótico Americano) entre las Américas, así como el aislamiento de la vida marina entre los océanos Pacífico y Atlántico.

El Gran Intercambio Biótico Americano (Figura I.5) (GIBA; o GABI por sus siglas en inglés “*Great American Biotic Interchange*”) tuvo una profunda influencia en la composición y evolución de las biotas de América del Sur, reflejándose este hecho en la actualidad con más de la mitad de las especies de mamíferos sudamericanos de abolengo norteamericano.

El registro más antiguo de mamíferos de estirpe holártica en América del Sur, corresponde a †*Cyonasua* (Huayqueriense, Mioceno Tardío) (Soibelzon y Prevosti, 2007; 2012; Prevosti y Soibelzon, 2012; Cione *et al.* 2015), que arribó en un evento de dispersión previo a la formación del Istmo de Panamá como corredor continuo denominado Proto-GABI (*sensu* Cione *et al.*, 2015). A estos precursores se les denominó “nuevos saltadores de islas” (Simpson, 1950) o “heraldos” (Webb, 1985).

Woodburne (2010) dividió al GABI en cuatro unidades (GABI 1 a 4). En este trabajo solo se hará referencia a los primeros registros de familias de carnívoros placentarios representados en cada etapa. En el GABI 1 el Istmo de Panamá ya estaba conformado como un puente de tierra permanente (Vorohuense, Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano) permitiendo el ingreso de los cánidos y mustélidos. El GABI 2 se registra en el Pleistoceno Temprano (Ensenadense) con un aumento significativo en la diversidad de carnívoros: úrsidos, félidos, meffítidos, lutrinos y grandes cánidos (Soibelzon y Prevosti, 2012). El GABI 3 está representado en depósitos del Bonaerense (Pleistoceno Medio). El GABI 4 comienza durante el Lujanense (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano) y continúa en la actualidad con los primeros registros de *Procyon* y *Nasua*.

El ingreso de los prociónidos en América del Sur se produjo en dos pulsos migratorios (Patterson y Pascual, 1968; Webb, 1985; Soibelzon y Prevosti, 2007, 2012; Soibelzon, 2011; Forasiépi *et al.* 2014) (Figura I.6). El primero durante el Proto GABI (antes de la formación del Istmo de Panamá) y el segundo durante el GABI 4 (una vez completo el puente terrestre). Desde la extinción de la última especie de †*Cyonasua* (†*Cyonasua merianii*) en el Pleistoceno Temprano, hasta el primer registro de *Procyon* (*Procyon cancrivorus*) en el Pleistoceno Tardío (Lujanense), se sugiere que los prociónidos habrían estado ausentes cerca de 900 Ka en los ecosistemas sudamericanos (Soibelzon, 2011).

Algunos autores (Simpson, 1950; Patterson y Pascual, 1972) propusieron que los primeros prociónidos en llegar a América del Sur compitieron con carnívoros nativos (†Sparassodonta, Metatheria) hasta su extinción. Otros estudios (Marshall, 1977; Forasiepi *et al.*, 2007) proponen que las poblaciones de †Sparassodonta estaban en retroceso previo a la llegada de los prociónidos. Además, sugieren que ocupaban nichos ecológicos distintos. Los †Sparassodonta eran hipercarnívoros, de gran tamaño, mientras que los prociónidos eran omnívoros. De esta manera se habría evitado el supuesto desplazamiento competitivo (Soibelzon, 2011, Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019).

1.1.5. Géneros de Procyonidae extinguidos en América del Sur: “Grupo †Cyonasua”

Históricamente fueron descritos seis géneros de prociónidos fósiles distribuidos en América del Sur: †*Cyonasua* Ameghino, †*Oligoburnis* Burmeister, †*Amphinasua* Moreno y Mercerat, †*Pachynasua* Rovereto, †*Brachynasua* Ameghino y Kraglievich, †*Chapalmalania* Ameghino, de los cuales solo los géneros †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* son actualmente considerados válidos (Soibelzon, 2011).

El género †*Cyonasua* agrupa diez especies: †*Cyonasua argentina* Ameghino, †*Cyonasua brevisrostris* (Moreno y Mercerat), †*Cyonasua longirostris* (Rovereto), †*Cyonasua pascuali* Linares, †*Cyonasua groeberi* Kraglievich y Reig, †*Cyonasua lutaria* (Cabrera), †*Cyonasua clausa* (Ameghino), †*Cyonasua robusta*, †*Cyonasua argentinus* (Burmeister) y †*Cyonasua meranii* (Ameghino y Kraglievich). †*Chapalmalania* incluye a dos especies, †*Chapalmalania ortognatha* Ameghino y †*Chapalmalania altaefrontis* Kraglievich y Ameghino.

†*Cyonasua* y †*Chapalmalania* se agrupan en el clado monofilético llamado “Grupo †*Cyonasua*” (Patterson y Pascual, 1972; Baskin, 2004), cuyas especies se caracterizan por presentar rostro corto, mandíbula alta, I3 expandido, P4 triangular con hipocono ausente, parastilo reducido a ausente, metacono reducido, y M1 y M2 con hipocono reducido o ausente (Baskin, 2004; Forasiepi *et al.*, 2014).

Las especies del “Grupo †*Cyonasua*” difieren en el tamaño corporal. Los especímenes de †*Cyonasua* son generalmente, entre un 30% y un 50 % más

pequeños que los de †*Chapalmalania* (Forasiepi *et al.*, 2014). La masa corporal estimada a partir de medidas craneodentales para †*Cyonasua* está en un rango de 3 a 13 kg y para †*Chapalmalania* de ~25 kg (Soibelzon y Prevosti, 2007). Tarquini *et al.* (2017) realizaron estimaciones de masa corporal de †*Cyonasua* a partir de medidas del poscráneo, obteniendo un rango de valores entre 12,63 kg y 28,45 kg (con una media aproximada de 19,53 kg), es decir el doble de masa que el prociónido viviente de mayor tamaño (*Procyon cancrivorus*). Para †*Chapalmalania* se han realizado estimaciones de masa corporal a partir de medidas de cráneo (Prevosti y Forasiepi, 2018) obteniendo valores entre 125 y 181 kg (con una media de 153,76 kg), comparables a osos de tamaño pequeño a mediano (*e.g. Ursus americanus*). Sin embargo al combinar medidas craneanas y dentarias la media de masa corporal obtenida es menor, dando como resultado 88,13 kg (Prevosti y Forasiepi, 2018), similar a la masa corporal obtenida para las hembras de úrsidos de pequeño tamaño (*e.g. Ursus americanus*). Utilizando medidas craneanas Wroe y colaboradores estimaron la masa corporal para †*Chapalmalania altaefrontis* en 93,1 kg (Wroe *et al.*, 2004).

En el trabajo de Tarquini (2018) que estudió el aparato locomotor de †*Cyonasua*, la autora concluyó que tenía hábitos terrestres generalizados, con habilidad de agarre limitada y potencial para cavar. Sus miembros eran plantígrados a semiplantígrados y tenían un gran desarrollo de la musculatura, posiblemente vinculado a un mayor tamaño corporal. En términos de preferencias de sustrato y modo locomotor sería comparable con *Procyon*.

La morfología dentaria con poco desarrollo de crestas cortantes sugiere una dieta omnívora (Soibelzon y Prevosti, 2007), sin embargo, habrían sido más carnívoros que los prociónidos sudamericanos vivientes (Soibelzon, 2011; Engelman y Croft, 2019). Las especies del género †*Cyonasua* tenían un tamaño corporal mediano, cráneo relativamente elongado (en comparación con †*Chapalmalania*), dentición bunodonta y gran desarrollo de las crestas cortantes, lo que supone que habrían ocupado un nicho ecológico similar al de *Procyon* (de los Reyes *et al.*, 2013). †*Chapalmalania* ha sido considerado como de hábitos carroñeros y algunos autores lo han comparado con osos (Kraglievich y Olazabal, 1959). Un estudio reciente (de los Reyes *et al.*, 2013) sugiere que †*Chapalmalania* tenía

características craneanas y dentarias que indicarían que ocupaba un nicho omnívoro, pero con gran aptitud para el consumo de carcasas y especialmente huesos. Se han registrado marcas de dientes asignables a †*Chapalmalania* en las apófisis neurales de la región media de la columna vertebral de un gliptodonte (†*Eosclerocalyptus cf. E. linneatus*) (de los Reyes *et al.*, 2013).

En Argentina se encuentra el registro más antiguo de †*Cyonasua* (FMNH-P 14451) correspondiente al Mioceno Tardío de la Provincia de Catamarca, y proviene de la Formación Andalhualá, aflorante en la localidad Puerta de Corral Quemado. Este material forma la base de la Biozona de asociación †*Cyonasua brevirostris* (Marshall y Patterson, 1981; Reguero y Candela, 2011). El género †*Cyonasua* también está presente en otras Formaciones del Mioceno Tardío de Ituzaingó (Entre Ríos), Maimará (Jujuy), Epecuén (Buenos Aires) y Huayquerías (Mendoza) (Tarquini *et al.*, 2020). Véase Figura I.6

En el Mioceno Tardío – Plioceno se registra †*Cyonasua clausa*, junto con †*Parahyaenodon argentinus* Ameghino 1904 y †*Tetraprothomo argentinus* Ameghino 1908, en la Formación Monte Hermoso (Buenos Aires). Véase Figura I.6

El registro más moderno corresponde a †*Cyonasua meranii* del Ensenadense (Pleistoceno Temprano) de Las Toscas del Río de La Plata (Ameghino y Kraglievich, 1925) (Soibelzon *et al.*, 2008). Véase Figura I.6

Los registros fósiles hallados fuera de Argentina para †*Cyonasua* son escasos. Se han hallado restos en Bolivia y Venezuela para el Mioceno Tardío (Huayqueriense) (Soibelzon y Prevosti, 2007; Forasiepi *et al.*, 2014); para el Mioceno Tardío de Uruguay (Soibelzon *et al.*, 2019); Mioceno Tardío de Bolivia (Soibelzon *et al.*, 2020); Mioceno Tardío-Plioceno Temprano de Perú (Tarquini *et al.*, 2020) y Plioceno de Venezuela (Forasiepi *et al.*, 2014). Recientemente se encontraron registros de †*Cyonasua* en depósitos marinos costeros de la Formación Pisco (Perú), correspondiente al Mioceno Tardío (Tarquini *et al.*, 2020).

†*Chapalmalania* pudo haberse originado por especiación *in situ* a partir de †*Cyonasua* (Kraglievich y Olazabal, 1959; Baskin, 2004; Forasiepi *et al.*, 2014). El registro más antiguo corresponde a †*Chapalmalania cf. altaefrontis* y proviene del

límite Mioceno- Plioceno de la Formación Aldahualá, Puerta de Corral Quemado, Provincia de Catamarca. †*Chapalmalania altaefrontis* también se registra en la Formación Tunuyán, Provincia de Mendoza (Kraglievich y Olazabal, 1959 y Berman, 1994). Véase Figura I.6. †*Chapalmalania ortognata* se encuentra en la Formación Chapalmalal, Plioceno Tardío de la Provincia de Buenos Aires, (Soibelzon y Prevosti, 2007).

Existen escasos registros de †*Chapalmalania* fuera de Argentina, habiéndose hallado recientemente un molar superior aislado en el Plioceno Tardío de Colombia (Forasiepi *et al.*, 2014).

El “grupo †*Cyonasua*” ha sido considerado como monofilético compartiendo un ancestro común con los prociónidos vivientes (Baskin, 2004; Forasiepi *et al.*, 2014; Engelman y Croft, 2019). Sin embargo, la taxonomía alfa del grupo no está resuelta (Forasiepi *et al.*, 2014; Engelman y Croft, 2019) y algunos autores cuestionan la monofilia del género †*Chapalmalania* (Forasiepi *et al.*, 2014). Los géneros †*Tetraprothomo* y †*Parahyaenodon* han sido considerados como parte del “grupo †*Cyonasua*” pero debido a que son casi indistinguibles de †*Cyonasua*, podrían ser sinónimos de este género (Forasiepi *et al.*, 2007; Tarquini, 2019; Engelman y Croft, 2019).

La dispersión de los prociónidos del “grupo †*Cyonasua*” se produjo previamente a la formación del Istmo de Panamá hace unos 7-10 Ma. lo que implicó el cruce de una barrera de agua marina somera. Los hallazgos recientes de restos fósiles de †*Cyonasua* en la Formación Pisco (Perú) y en la Formación Camacho (Uruguay), sugieren que sus poblaciones frecuentaban las costas marinas (Soibelzon *et al.*, 2019). Algunas características ecológicas de los prociónidos, tanto vivientes como extintos, permiten suponer que debido a su habilidad para trepar, podrían haberse dispersado a través de troncos o matas de vegetación flotante o bien nadando. En este sentido es sabido que tanto *Procyon* como *Nasua* son nadadores hábiles (Engelman y Croft, 2019). Otras adaptaciones propias del “grupo †*Cyonasua*” que podrían haber permitido ampliar su distribución geográfica en América del Sur son: masa corporal relativamente grande, hábitos terrestres

generalizados, capacidad para trepar y cavar y dieta omnívora o mesocarnívora generalizada (Tarquini *et al.*, 2019).

I.1.6 Resumen histórico de las relaciones filogenéticas y sistemáticas de los Procyonidae

Gray (1825) agrupa por primera vez con el nombre de Procyonina a los géneros *Procyon*, *Potos* y *Nasua*, dentro de la Familia Ursidae y del Orden Ferae.

La primera clasificación más ampliamente aceptada fue realizada por Turner (1848) que agrupaba a *Procyon*, *Nasua*, *Bassariscus* y *Potos* (= *Cercoleptes*) según caracteres cráneodontarios y los relacionaba con los úrsidos y mustélidos.

A finales del siglo XIX se publicaron varios trabajos que proponían a los úrsidos como el grupo hermano de los prociónidos, basados principalmente en los caracteres dentarios, como la presencia de cúspides adicionales en los molares (Decker y Wozencraft, 1991).

Mivart (1885) ubicó a *Ailurus fulgens* dentro de los prociónidos a partir de caracteres morfológicos plesiomórficos, como la presencia de un riñón simple y la ausencia de M3. Recién a finales del siglo XX fue reubicado dentro de la familia monotípica Ailuridae, o bien como una subfamilia dentro de Ursidae

Simpson (1945) subdividió a Procyonidae en tres subfamilias: Cyanartinae (actualmente sus miembros pertenecen a Canidae), Ailurinae (con *Ailurus fulgens* y representantes fósiles) y Procyoninae.

Baskin (1982) realiza el primer estudio filogenético de los prociónidos incluyendo a taxones fósiles y considera a *Bassariscus* como *outgroup*. El estudio fue realizado mayoritariamente en base a caracteres anatómicos dentarios y del basicráneo. Polariza los caracteres con los de Arctoidea y lo considera grupo hermano de los Procyoninae. La posición de *Bassaricyon* es conflictiva. Posteriormente, realiza otra filogenia (Baskin, 1989) en la que corrige al *outgroup*, pero omite a *Bassaricyon*. En ambas filogenias, el autor agrupa en un clado a †*Arctonasua* y †*Cyonasua*; no incluye a *Potos* y agrupa a *Nasua* y *Procyon* como géneros hermanos.

Decker y Wozencraft (1991) realizan la primera filogenia de prociónidos vivientes utilizando caracteres morfológicos del cráneo, dientes, poscráneo y tejidos blandos. Los autores dividen a la Familia en dos subfamilias monofiléticas: Potosinae (*Potos* + *Bassaricyon*) y Procyoninae (*Bassariscus* + *Procyon* + *Nasua* + *Nasuella*). Los autores concluyen que *Bassariscus* no es el taxón con caracteres más plesiomórficos y que *Potos* es el género con más autapomorfías de la familia (Figura I.7.A).

Baskin (2003, 2004) realiza nuevamente estudios filogenéticos a partir de caracteres morfológicos incluyendo a taxones fósiles y vivientes. En la filogenia considera como *outgroup* al taxón †*Amphictis* (Oligoceno de Europa) y como género más basal a †*Broiliana* (Mioceno Temprano de Europa). Con respecto al *crown group* lo subdivide en dos tribus: Potosini (*Bassaricyon* + *Potos*) y Procyonini (*Bassariscus* + *Nasua* + *Procyon*), e incluye a †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* en esta última tribu (Figura I.7.B).

Fulton y Strobeck (2007) (Figura I.8.A) realizaron análisis filogenéticos moleculares y Koepfli *et al.* (2007) (Figura I.7.C) hicieron estudios combinando datos moleculares y morfológicos. Ambos trabajos llegan a conclusiones similares, desestiman a las subfamilias y tribus de las filogenias anteriores y consideran a *Potos flavus* como el taxón hermano de los demás prociónidos, mientras que consideran a *Bassaricyon* y *Nasua* como el clado hermano de *Procyon* y *Bassariscus*.

Ahrens (2012) realizó un estudio filogenético utilizando 78 caracteres morfológicos combinados de Decker y Wozencraft (1991) y Baskin (2004). Además, utilizó tecnología novedosa como tomografías computarizadas de alta resolución para el estudio de algunos de los caracteres. La autora considera a *Bassariscus* como el taxón hermano de los demás prociónidos. *Ailurus* está anidado dentro de la familia Procyonidae, esto puede deberse a que está relacionado filogenéticamente con la familia o bien que es una consecuencia de la convergencia evolutiva hacia la herbivoría, en particular con *Bassaricyon alleni* y *Potos flavus* (Figura I.8.B).

Forasiépi *et al.* (2014) realizaron un estudio filogenético en el que incluyeron a todos los taxones fósiles y vivientes de prociónidos y obtuvieron 19 árboles parsimoniosos. Los autores analizaron a †*Arctonasua* (Mioceno Medio-Plioceno de

Norteamérica), †*Chapalmalania* y †*Cyonasua* como taxones compuestos (*composite taxa*). Los prociónidos extintos sudamericanos forman un grupo monofilético; al igual que *Potos* y *Bassaricyon* (Potosinae); y *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella* (Procyoninae). †*Arctonasua* constituye un grupo monofilético junto con los prociónidos fósiles norteamericanos †*Paranasua* y †*Protoprocyon*, similar a lo que ocurre en la filogenia de Baskin (1989). El “grupo †*Cyonasua*” constituye el taxón hermano del grupo anteriormente citado (†*Paranasua* y †*Protoprocyon*, *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella*) sumado al género †*Edaphocyon* (Mioceno Temprano-Tardío, Norteamérica), o bien †*Edaphocyon* es el taxón hermano del “Grupo †*Cyonasua*”. En este último caso, los prociónidos fósiles sudamericanos representarían un linaje basal y compartirían un ancestro en común con los mapaches y coatíes, como lo propuso Baskin (1982, 1989 y 2004).

I.2. Paleoneurología y Neurología

I.2.1. Introducción

La paleoneurología es una rama de la paleontología que se dedica al estudio de la anatomía y la evolución del sistema nervioso, focalizado históricamente en la anatomía del Sistema Nervioso Central, en particular del encéfalo y órganos de los sentidos (Dozo *et al.*, 2023).

El encéfalo y los tejidos blandos asociados se degradan muy rápidamente después de la muerte del animal y sólo fosilizan en condiciones extraordinarias. Por lo tanto, la fuente de datos con las que cuentan los paleontólogos es indirecta, a través de impresiones o marcas que dejan los tejidos blandos en el interior de la cavidad endocraneana. Estas marcas, conocidas como “correlatos óseos” pueden ser estudiadas a partir de copias volumétricas tridimensionales, denominados moldes endocraneanos, que son representaciones de la morfología superficial del encéfalo y nervios craneanos. En los carnívoros, así como en la mayoría de los mamíferos, estos moldes reproducen la forma y topografía del encéfalo, vasos sanguíneos asociados, nervios craneales y suturas craneales (Radinsky, 1969; Falk, 2012).

Actualmente, el estudio de los moldes endocraneanos es mayoritariamente descriptivo, los trabajos publicados están centrados en los detalles

neuroanatómicos de un taxón, o en el estudio de los patrones evolutivos de un clado. La neuroanatomía descriptiva permite reconocer las transformaciones anatómicas que ocurrieron en los linajes, así como inferir el comportamiento de los representantes extinguidos de los diferentes taxones fósiles (Balanoff y Bever, 2020).

I.2.2. Moldes endocraneanos

En paleontología un molde es la impresión que queda en el sedimento tras la destrucción o pérdida de la materia orgánica. Los moldes pueden ser internos, externos o compuestos. Los moldes endocraneanos son moldes internos y forman la representación tridimensional del espacio dentro de la cavidad craneana. En vida del animal, este espacio contenía al encéfalo, las meninges, los nervios y los vasos sanguíneos asociados (Jerison, 1973; Macrini, 2006; Dozo, 2009). Las relaciones entre el encéfalo y la cavidad endocraneana varían entre los distintos linajes de vertebrados, cuanto más íntimamente asociadas estén las estructuras mejor será su representación en el molde endocraneano (Balanoff y Bever, 2020). El grosor de las meninges puede influir en la representación de las estructuras anatómicas como los surcos y las circunvoluciones en los moldes endocraneanos. Estas representaciones tridimensionales permiten el estudio de la forma general del encéfalo, el diseño de surcos y circunvoluciones neocorticales, el cálculo del volumen del encéfalo, la estimación de la salida de los nervios craneanos, el recorrido de los vasos meníngeos de mayor calibre y de los senos venosos, etc., aunque no proveen de información acerca de las estructuras internas (Deacon, 1990). Sin embargo, la información que proporcionan es vasta y permite hacer inferencias sobre aspectos anatómicos, morfofuncionales, sistemáticos y filogenéticos de los grupos estudiados. Los moldes endocraneanos son ventanas en la historia profunda de la neuroanatomía y brindan información acerca de la evolución del encéfalo, así como de la disparidad neurológica que se observa en los linajes vivientes (Balanoff y Bever, 2020).

I.2.3. Tipos de moldes endocraneanos

Los moldes endocraneanos pueden ser naturales o artificiales. Los moldes naturales (*steinkern*) se forman luego de la descomposición de las partes blandas,

cuando la cavidad endocraneana es rellenada con sedimento, que posteriormente litifica (Macrini, 2006). Debido a procesos tafonómicos, los moldes endocraneanos pueden quedar expuestos, como consecuencia de la eliminación total o parcial de los huesos del cráneo. Este tipo de moldes son escasos en el registro fósil (Dozo, 2009; Dozo *et al.*, 2023a).

Existen dos tipos de moldes endocraneanos artificiales. Los que se obtienen a partir del relleno de la cavidad endocraneana con sustancias plásticas (físicos) y los que se obtienen mediante el relleno virtual de la cavidad y se denominan moldes endocraneanos virtuales o digitales.

Los moldes endocraneanos artificiales físicos están contruidos a partir de yeso, látex o silicona. Para su obtención es necesario limpiar la cavidad endocraneana mediante el uso de herramientas y posteriormente se introduce por el foramen magnum la sustancia que se va a utilizar de manera líquida, para formar el molde. Una vez fraguado el material su extracción se realiza a través del foramen occipital o bien si este orificio es muy pequeño, a partir de corte y remoción de huesos del cráneo (Macrini, 2006). Al presente, se dispone de moldes endocraneanos físicos que pueden generarse mediante la impresión 3D de reconstrucciones virtuales de la cavidad endocraneana.

Actualmente se utilizan los moldes endocraneanos artificiales virtuales, que se obtienen a partir del uso de tecnologías no invasivas de obtención de imágenes como la tomografía axial computarizada (TAC) de alta resolución o la microtomografía (microTC). Estas tecnologías permiten el estudio detallado de la anatomía con una resolución de décimas de milímetros, de un amplio rango de grupos taxonómicos y también de fósiles con diferente estado de preservación (Cunningham, 2019). El estudio anatómico de los moldes endocraneanos digitales, se ha utilizado incluso para inferir las capacidades sensitivas y locomotoras de los distintos taxones (Cunningham, 2019).

Para la reconstrucción de los moldes endocraneanos se utiliza software especializado en el manejo de imágenes tridimensionales, que permite la creación de modelos del encéfalo, así como de otras estructuras anatómicas: músculos,

cápsulas cartilagosas, órganos sensoriales, nervios y vasos sanguíneos (Balanoff *et al.*, 2016).

Los modelos tridimensionales no sólo se utilizan para estudios anatómicos, sino también para estudios biomecánicos, además permiten reconstruir la morfología original en ejemplares deformados, entre otras funciones.

I.2.4. Antecedentes en paleoneurología

Esta no pretende ser una revisión exhaustiva sobre la historia de la Paleoneurología, sino una descripción general de los trabajos e ideas más importantes, especialmente en lo que respecta al estudio de moldes endocraneanos de mamíferos y en particular de carnívoros. La historia temprana fue resumida por Jerison (1973) y por Edinger (1975) quienes recopilaron una extensa bibliografía sobre moldes endocraneanos de diferentes grupos de vertebrados.

Los primeros estudios paleoneurológicos de los que se tiene registro se basaron en moldes endocraneanos naturales y datan de principios del 1800. En 1804, Georges Cuvier describió un molde endocraneano natural de un artiodáctilo, explicando que su formación se produjo por el relleno *post mortem* de la cavidad craneana con sedimento y posterior litificación.

A finales del siglo XIX y principios del XX, varios investigadores se dedicaron al estudio de moldes endocraneanos. Según Jerison (1973) fue Edouard Lartet (1801-1871) en 1868, el primero en publicar un enunciado sobre el incremento del tamaño relativo del encéfalo respecto al cuerpo de los vertebrados en la evolución:

“The further back that mammals went into geological time, the more was the volume of their brain reduced in relation to the volume of their head and to overall dimensions of their body”. (Lartet, 1868: 1120)

Othniel Charles Marsh (1831-1899) describió un gran número de moldes endocraneanos y en 1884 publicó una serie de “leyes” de evolución del encéfalo (Franzosa, 2004; Macrini, 2006).

- 1) Todos los mamíferos terciarios tenían encéfalos pequeños.
- 2) Hubo un incremento gradual en el tamaño del encéfalo durante este periodo.
- 3) Este incremento estuvo confinado principalmente a los hemisferios telencefálicos o a las “partes superiores” del encéfalo.
- 4) En algunos grupos, las circunvoluciones del encéfalo se han complejizado gradualmente.
- 5) En algunos, el cerebelo y los lóbulos olfatorios han disminuido su tamaño.
- 6) Hay cierta evidencia que la misma ley del crecimiento del encéfalo es de utilidad para Aves y Reptiles desde el Cretácico hasta el presente.
- 7) El encéfalo de un mamífero de una raza en decadencia es de menor tamaño respecto a la media de sus contemporáneos del mismo grupo.

Las “leyes” de Marsh, fueron las bases de la paleoneurología durante la primera mitad del siglo XX. Posteriormente fueron rechazadas por Edinger (1951) y luego por Jerison (1973).

Durante la primera mitad del siglo XX, Johanna Gabriele Ottilie Edinger (1897-1967), más conocida como Tilly Edinger, fue pionera en el estudio minucioso de los moldes endocraneanos y fundó las bases de la paleoneurología moderna en la década de 1920. Su padre, Ludwig Edinger, fue un precursor en el desarrollo de la neurología comparada y el fundador del primer instituto de investigación neurológica en Frankfurt. Los estudios previos al trabajo de Edinger han sido básicamente reconstrucciones realizadas por anatomistas quienes compararon los encéfalos de los vertebrados vivientes con los fósiles. Edinger fue capaz de integrar la anatomía comparada con la secuencia estratigráfica e introdujo el concepto de tiempo a la neurología (Buchholtz y Seyfarth, 2001). Durante sus estudios doctorales, sobre el paladar del reptil marino del mesozoico †*Nothosaurus*, descubrió un cráneo con un molde endocraneano natural y su descripción fue el motivo de su primera publicación en 1921.

Parte del trabajo de Edinger fue desarrollado en Alemania hasta 1939, año en que debió huir del país debido al régimen nazi. Estuvo una corta estadía en

Inglaterra y posteriormente fue a Estados Unidos, donde por influencia de Alfred S. Romer consiguió un cargo en la Universidad de Harvard.

Son dos los trabajos más relevantes de Edinger. El primero es la monografía "*Evolution of the Horse Brain*" (1948) que le llevó cerca de una década. La autora describe los cambios en los encéfalos desde †*Eohippus* hasta los caballos vivientes (*Equus*). Esta monografía es uno de los primeros trabajos que estudia el cambio del encéfalo y sus distintas regiones a través de un linaje. El segundo trabajo fue "*Paleoneurology 1804-1966. An Annotated Bibliography*" el cual fue publicado en 1975 luego de su muerte y es una recopilación de la literatura relacionada con los moldes endocraneanos de los vertebrados (Fransoza, 2004).

Harry Jerison (1925) fue el primero en realizar estudios cuantitativos en moldes endocraneanos para hacer inferencias evolutivas de los linajes estudiados.

En 1973 desarrolló el índice denominado cociente de encefalización (CE, en inglés: *encephalization quotient*, EQ) que se define como la relación entre el tamaño real del encéfalo respecto al tamaño esperado y se describe como una función alométrica entre la masa del encéfalo y la masa corporal (Martin, 1984).

Jerison (1973, 1985) desarrolló el concepto de "inteligencia biológica" que se define como la capacidad del animal para "construir" su mundo perceptual. Si el tamaño del encéfalo es superior al esperado para el tamaño del cuerpo, el animal será capaz de procesar más información. Por tanto, el tamaño del encéfalo sería un estimador estadístico de la capacidad de procesamiento de la información. Según Jerison (1985) los distintos grados de encefalización, presumiblemente correspondan a distintos grados de procesamiento de la información, que a su vez se relacionan en alguna medida con la complejidad de su realidad. Se supone, que los encéfalos grandes tienen una mayor actividad sensitiva-motora y perceptiva.

En 1977, Jerison desarrolló la teoría de la encefalización y la define como el CE más un factor asociado, que se corresponde con el tejido nervioso necesario para desarrollar funciones nuevas (*e.g.* comportamentales, cognitivas).

Leonard Radinsky (1937-1985) hizo aportes significativos en el estudio de forma y función en paleobiología. Además realizó estudios comparativos en

biomecánica y alometría en mamíferos. Realizó estudios minuciosos de la evolución del encéfalo de los carnívoros. Entre sus contribuciones científicas se destacan los aportes en la evolución de los perisodáctilos, la evolución del encéfalo de los mamíferos y la evolución funcional del cráneo de ungulados y carnívoros (Kay, 2019).

En 1967, Radinsky publicó una medida de tamaño relativo del encéfalo para mamíferos, en la cual relacionaba el volumen de la cavidad endocraneana con el área del foramen magnum, con el propósito de eliminar la variación del tamaño corporal intraespecífico.

Radinsky propuso el uso de esquemas funcionales y adaptativos para explicar la evolución del encéfalo, centrándose en el tamaño relativo de las diferentes partes del telencéfalo y su correspondiente superficie en los moldes endocraneanos como indicadores del comportamiento de animales extintos (Kay, 2019). En su trabajo de 1968, investigó las especializaciones sensitivas somáticas del encéfalo de las nutrias utilizando moldes endocraneanos de especies fósiles y vivientes. Esto le permitió estudiar la anatomía externa y hacer inferencias acerca del modo de vida de los mamíferos fósiles

En Argentina, el Dr. Juan Carlos Quiroga (1951-1988) fue pionero en el desarrollo de la paleoneurología. Estudió medicina y luego se dedicó a la paleontología en el Museo de La Plata. Las temáticas principales de sus publicaciones pueden resumirse en los siguientes temas (Cione *et al.*, 2013):

- Neurología y embriología de lacertilios y anfisbénidos.
- Paleoneurología de marsupiales extintos y litopternas.
- Paleoneurología evolutiva de la transición reptil-mamífero.
- Macro y estereofotografía en paleontología.
- Teoría estratigráfica.

En los últimos años, el desarrollo y la accesibilidad a las tecnologías no invasivas para la obtención de imágenes (*e.g.* TACs, resonancia magnética, microCT), posibilitaron el incremento de trabajos en paleoneurología.

Recientemente se dio a conocer un libro que reúne por primera vez y en el contexto de las nuevas tecnologías no invasivas, los avances de los estudios paleoneurológico en los principales grupos de vertebrados (Dozo *et al.*, 2023b).

En cuanto a la familia Procyonidae, la investigación publicada ha sido limitada, centrándose principalmente en el estudio de moldes endocraneanos de especies vivientes. En 2013, Arsznov y Sakai estudiaron el incremento del tamaño encefálico relativo y el volumen regional de los moldes endocraneanos en relación con las especializaciones comportamentales de *Procyon*, *Nasua* y *Potos*. Por otro lado, en 2014, Ahrens llevó a cabo un estudio utilizando técnicas de morfometría geométrica en los moldes endocraneanos de *Potos*, *Procyon*, *Nasua*, *Nasuella*, *Bassaricyon* y *Bassariscus* con objetivo de identificar señales ecológicas y filogenéticas. En el trabajo de Lyras *et al.*, (2023) se mencionan características anatómicas generales del molde endocraneano de †*Probassariscus*.

1.2.5. Nociones neuroanatómicas básicas para la interpretación de los moldes endocraneanos

El sistema nervioso está formado por el encéfalo, la médula espinal, los órganos de los sentidos, los ganglios y los nervios. Se divide en dos regiones: sistema nervioso central y sistema nervioso periférico. El sistema nervioso central (SNC) está formado por el encéfalo y la médula espinal. El sistema nervioso periférico (SNP) lo componen los nervios y los ganglios que se extienden entre el SNC y los órganos de los sentidos o los efectores (*e.g.* músculos, glándulas).

La función principal del sistema nervioso es brindar información acerca del ambiente externo e interno de los animales y generar respuestas a ese ambiente (Evans y De Lahunta, 2013). Las funciones básicas pueden resumirse en: ingreso de información sensitiva, integración o coordinación y respuesta motora.

La información sensitiva ingresa mediante receptores (*e.g.* células receptoras, órganos de los sentidos) que monitorean los cambios que ocurren

dentro y fuera del cuerpo. La coordinación o integración es la activación de la correcta combinación de los efectores que se realiza mediante el procesamiento de las señales. Gran parte de la información que ingresa al sistema nervioso es filtrada por los centros superiores del encéfalo y puede ser combinada con la memoria, para obtener una imagen completa de los sucesos. La respuesta motora permite la activación de glándulas o músculos como respuesta al estímulo ingresado.

El sistema nervioso coordina y regula diversas funciones vitales como la locomoción, digestión, respiración y circulación.

Los tipos celulares que constituyen el sistema nervioso están especializados en la recepción de estímulos, transmisión y almacenamiento de información y generación de respuestas. Las células pueden dividirse en dos tipos: las neuronas, que reciben y transmiten los estímulos y las células de la glía, que se especializan en el sostén, la protección, la homeostasis del medio intercelular y regulación de la conducción de los impulsos.

La disposición de los tipos celulares en el SNC se observa macroscópicamente como sustancia gris y sustancia blanca. La sustancia blanca está formada por los axones mielinizados que pueden agruparse formando estructuras semejantes a manojo conocidas como tractos. La sustancia gris contiene axones no mielinizados, dendritas y cuerpos celulares y se agrupan formando los núcleos y la corteza. Los núcleos son agrupaciones de cuerpos celulares dispuestos de forma densa, bien definida y con una funcionalidad precisa y están involucrados en el procesamiento de los impulsos sensitivos y la respuesta motora (*ie.* núcleo rojo, núcleo lenticular). En la corteza los cuerpos celulares están dispuestos en forma laminar (*ie.* corteza telencefálica, corteza cerebelar).

1.2.6. Origen embriológico del encéfalo

El sistema nervioso central tiene su origen embrionario mayoritariamente en el ectodermo. En los estadios finales de la gástrula el ectodermo se invagina formando el tubo neural que se ensancha en su parte rostral.

Inicialmente, el encéfalo embrionario se divide en tres vesículas: prosencéfalo, mesencéfalo y romboencéfalo (Figura I.9.A, Tabla I.2). Las vesículas que forman las distintas partes se pliegan unas sobre otras mediante flexuras, denominándose en sentido cráneo-caudal: flexura mesencefálica, flexura pontina y flexura cervical.

Estas expansiones se subdividen a medida que avanza el desarrollo embrionario. El prosencéfalo (*forebrain*) se diferencia en telencéfalo y diencéfalo, el mesencéfalo (*midbrain*) permanece sin dividir y el romboencéfalo (*hindbrain*) se divide en metencéfalo y mielencéfalo (Figura I.9.B) (Butler y Hodos, 2005).

El prosencéfalo da origen a las vesículas ópticas, el tallo hipofisario, la hipófisis, la neurohipófisis, el telencéfalo y los bulbos olfatorios. Dentro de los hemisferios telencefálicos se localizan los ventrículos laterales. Por su parte, el diencéfalo da origen al tálamo, que comprende al hipotálamo y el epitálamo. Internamente se encuentra el tercer ventrículo.

El mesencéfalo contiene al acueducto de Silvio que conecta el tercer y el cuarto ventrículo. Las estructuras anatómicas más importantes son el tectum (dorsal) y el tegmentum (ventral).

El romboencéfalo se diferencia en metencéfalo que origina al cerebelo y al puente troncoencefálico o puente de Varolio o Pons y en mielencéfalo que forma la médula oblongada (*medulla oblongata*). Aloja al cuarto ventrículo.

I.2.7. Anatomía externa del encéfalo

El encéfalo se divide en: telencéfalo, cerebelo y tallo cerebral, Figura I.10.

El tallo cerebral se sitúa en el piso de la cavidad craneal, caudal a los canales ópticos y es atravesado por los nervios craneales III al XII. Está compuesto por estructuras anatómicas derivadas del mielencéfalo y metencéfalo. La médula oblongada es la región más caudal y se conecta con la médula espinal. Presenta dos bandas paralelas de sustancia blanca conocidas como pirámides (*pyramis*). Además, es atravesada por siete pares de nervios craneales (N VI-XII).

Rostral a la médula oblongada se observan las estructuras derivadas del metencéfalo entre las que destacan los puentes (*pons*), que son bandas conspicuas transversas de fibras que están conectadas con el nervio trigémino (V).

Rostral a los puentes se encuentra el mesencéfalo que forma una fosa bilateral entre los pedúnculos cerebrales. En esta región es atravesada por los nervios craneales oculomotor (III) y troclear (IV), éste último surge por la superficie dorsal.

La región rostral al tallo cerebral corresponde al diencefalo. Está constituida en sentido caudo-craneal por los cuerpos mamilares (*corpus mamillare*) y el quiasma óptico (*chiasma opticum*). Los cuerpos mamilares son dos pequeñas protuberancias bilaterales ubicados en la región posteroinferior del hipotálamo y corresponden al sistema límbico. El quiasma óptico es el sitio de unión de los nervios o tractos ópticos (II). En mamíferos algunas fibras nerviosas pueden entrecruzarse (decusación), mientras que otras se mantienen en el mismo lateral (ipsilaterales), esto depende del grado de solapamiento de los campos visuales de ambos ojos y la visión estereoscópica (Squire *et al.*, 2008)

Entre el quiasma óptico y los cuerpos mamilares se encuentra el infundíbulo que es el estrechamiento que conecta el tallo cerebral con la glándula hipófisis.

El cerebelo (*cerebellum*) (Figura I.10) es una estructura anatómica derivada del metencéfalo, está ubicado dorsalmente al bulbo raquídeo y los puentes y forma el techo del cuarto ventrículo. Se encuentra en la fosa cerebelosa del hueso occipital y está separado de los hemisferios cerebrales por el tentorio cerebeloso. El cerebelo se compone del vermis, que es medial e impar y del cuerpo cerebelar (*corpus cerebelli*), que es bilateral. A su vez, se organiza en lóbulos y lobulillos separados por fisuras (Evans y De Lahunta, 2013).

El cerebelo coordina la postura y el movimiento mediante la regulación del tono muscular y la acción de las articulaciones. Detecta errores en el movimiento y envía señales hacia los centros motores superiores (tallo cerebral y circuito talamocortical) para corregirlos (Evans y De Lahunta, 2013). Corrige errores en el reflejo vestibular, sincroniza el movimiento con la visión y también permite el

cálculo de distancias (Butler y Hodos, 2005). El cerebelo funciona de forma involuntaria.

El telencéfalo está conformado por los bulbos olfatorios y los hemisferios telencefálicos, que se forman a partir de una evaginación del telencéfalo embrionario. Los hemisferios derecho e izquierdo están conectados en el plano sagital por el cuerpo calloso. En la parte ventral de los hemisferios telencefálicos se encuentra el rinencéfalo, compuesto por una porción olfatoria y por una porción no olfatoria o sistema límbico. La porción olfatoria está formada por los bulbos olfatorios, el pedúnculo olfatorio y los lóbulos piriformes (Evans y De Lahunta, 2013; De Lahunta, 2020).

Los bulbos olfatorios se sitúan en la parte basal del telencéfalo y reciben señales olfatorias provenientes de los nervios olfatorios y llevan a cabo la primera etapa de procesamiento de información olfativa. Los pedúnculos olfatorios se extienden desde los bulbos olfatorios, contiene un ventrículo olfatorio y tres tractos nerviosos que llevan información hacia otras áreas del encéfalo. Por otro lado, los lóbulos piriformes se relacionan con la información olfativa consciente, recibe información del pedúnculo olfatorio (a través del tracto olfatorio lateral) y hacia rostral se relaciona con el tubérculo olfatorio (Evans y De Lahunta, 2013).

Las funciones del telencéfalo son numerosas por lo que sólo se nombrarán algunas: procesamiento de la información sensitiva primaria, comunicación, aprendizaje, memoria, resolución de problemas, información espacial, homeostasis, control del metabolismo, control de la respuesta motora, etc.

La superficie externa de los hemisferios telencefálicos se denomina corteza telencefálica y está compuesta por materia gris. Internamente se observan la materia blanca, los núcleos basales (que son acumulaciones compactas de materia gris) y los ventrículos laterales (uno en cada hemisferio).

El telencéfalo está dividido en sentido dorso-ventral en dos partes: región dorsal denominada palio y región ventral o subpalio (Liem *et al.*, 2001; Butler y Hodos, 2005; Squire *et al.*, 2008). En la región palial los tejidos se disponen formando una corteza, mientras que en la región subpalial las paredes se engosan

formando los ganglios basales. La región palial puede subdividirse en palio dorsal, palio medial y palio lateral, mientras que el subpalio se subdivide en septo y estriado. El palio tiene como función principal recibir la información sensitiva aferente a través de los núcleos talámicos especializados (salvo las fibras olfatorias que se unen directamente con la corteza olfatoria a través del tracto olfatorio), mientras que la función principal del subpalio es básicamente motora (Montiel y Aboitiz, 2015).

Según criterios evolutivos, la corteza telencefálica se puede dividir en neocorteza, paleocorteza y arquicorteza (Palomero-Gallagher y Zilles, 2015). Mientras los términos isocorteza y allocorteza se basan en criterios histológicos. (Palomero-Gallagher y Zilles, 2015). El palio dorsal forma la neocorteza o isocorteza que en un corte histológico presenta seis capas celulares de espesor, una característica propia de los mamíferos. El palio lateral forma la paleocorteza, que es el centro olfatorio primario y recibe las fibras de los bulbos olfatorios a través del tracto olfatorio, enviando información a otras áreas paliales. El palio medial, también conocido como hipocampo en mamíferos, constituye gran parte del sistema límbico. Tanto el palio medial como el palio lateral tienen tres capas celulares de espesor y se denominan arquicorteza (Palomero-Gallagher y Zilles, 2015). La corteza de transición, ubicada entre el palio dorsal y el palio lateral y medial, tiene entre cuatro y cinco capas celulares de espesor. (Butler y Hodos, 2005; Squire *et al.* 2008).

El término neocorteza hace referencia a la idea errónea de que es una estructura anatómica surgida más recientemente que la paleocorteza y la arquicorteza. Sin embargo, algunos autores resignifican el término en referencia a su organización en seis capas celulares, que es una característica novedosa presente en mamíferos (Butler y Hodos, 2005). Por otro lado, isocorteza hace referencia a que es una corteza con un espesor “igual”, aunque actualmente se reconoce que no todas las estructuras anatómicas presentan seis capas celulares, como la corteza agranular que tiene cinco células de espesor (Butler y Hodos, 2005).

Principalmente en mamíferos la corteza telencefálica aumenta su superficie mediante el plegamiento. Las regiones de relieve positivo se denominan

circunvoluciones (*gyri cerebri*) y las de relieve negativo surcos (*sulci cerebri*). Los surcos más profundos se denominan fisuras.

Los hemisferios telencefálicos cuya superficie es lisa se describen como lisencefálicos y generalmente pertenecen a taxones de pequeño tamaño. Por otro lado, aquellos hemisferios telencefálicos cuya superficie está plegada se denominan girencefálicos y corresponden en general a animales con tamaños corporales y cerebrales mayores en términos relativos.

I.2.8. Meninges

El encéfalo y la médula espinal están rodeados por las meninges, que son tres capas de tejido conectivo cuya función es la de protección, soporte estructural, barrera selectiva entre la sangre y el líquido cefalorraquídeo y colaboración con el drenaje y la nutrición del sistema nervioso central.

Las meninges están formadas por la duramadre, la aracnoides y la piamadre. La duramadre es la más externa, es gruesa y fibrosa. La aracnoides contiene líquido cefalorraquídeo en el espacio subaracnoideo. La piamadre es la más interna y vascularizada (Evans y De Lahunta, 2013). El líquido cefalorraquídeo circula por tanto en el espacio subaracnoideo y en los ventrículos del encéfalo.

La piamadre se fusiona en la periferia a la aracnoides llegando a formar septos. Tal es el caso de la hoz del cerebro (*falx cerebri*) que se extiende entre ambos hemisferios telencefálicos y del tentorio cerebeloso (*tentorium cerebelli*) que se dispone perpendicular al anterior y separa los hemisferios cerebrales del cerebelo. Ambas estructuras pueden osificarse secundariamente.

El grosor de las meninges puede disimular las impresiones de la cavidad craneana suavizando la superficie de los moldes endocraneanos, lo que podría llegar a confundirse con un encéfalo lisencefálico.

I.2.9. Nervios craneales

En los mamíferos se han reconocido tradicionalmente doce pares de nervios craneales (Figura I.10.B) que entran o salen del encéfalo a través de forámenes del

cráneo e inervan estructuras de la cabeza y del cuerpo. Actualmente se reconocen trece pares y pueden ser sensitivos, motores o ambos. La descripción de los nervios no será minuciosa, sino que se priorizarán las estructuras anatómicas vinculadas con la surgencia de los nervios del cráneo, como forámenes y fisuras.

El nervio terminal (N 0) está poco estudiado y está compuesto por fibras sensitivas somáticas. Se cree que su función está vinculada con la regulación de la reproducción en respuesta a las feromonas (Butler y Hodos, 2005; Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio olfatorio (N I) inerva el epitelio olfatorio de la cavidad nasal y está involucrado con el sentido del olfato. Tiene fibras sensitivas somáticas especiales. Consiste en axones no mielinizados cuyos cuerpos celulares están localizados en el epitelio olfatorio que recubre parte del laberinto del etmoides y la parte dorsal del septo nasal. Las fibras nerviosas atraviesan la placa cribosa del etmoides, junto con el nervio terminal y el nervio vomeronasal llegan al bulbo olfatorio (Evans y De Lahunta, 2013). El tracto olfatorio va desde el extremo posterior del bulbo olfatorio bajo la superficie inferior del lóbulo frontal por el surco olfatorio. El sentido del olfato, aparte de ser receptor de olores, activa y sensibiliza otros sistemas neurales como respuestas emocionales, patrones de conducta, activa reflejos como la salivación y la producción de jugos gástricos. Está formado por fibras sensitivas somáticas.

El nervio óptico (N II) es un tracto nervioso y no un nervio por definición, ya que la retina se origina por una evaginación del diencefalo. Los axones se originan en la retina y convergen en el disco óptico (centro de la retina), pasan a través de la esclera y entran al cráneo por los canales ópticos del hueso preesfenoides. En el quiasma óptico, algunas fibras nerviosas cruzan al lado opuesto (decusación de las fibras) mientras que otras se mantienen en el mismo lado (ipsilaterales) (Evans y De Lahunta, 2013). Está formado por fibras sensitivas somáticas.

El nervio oculomotor (N III) consiste en fibras somáticas eferentes generales, que inervan la musculatura estriada y en fibras eferentes viscerales parasimpáticas, que inervan la musculatura lisa. Inerva la musculatura intrínseca y extrínseca del ojo. El nervio oculomotor emerge del mesencéfalo, pasa a través de la fosa craneana,

que se encuentra lateral a la hipófisis y sale a través de la fisura orbitaria. Tiene neuronas eferentes somáticas generales que inervan la musculatura estriada voluntaria (músculos recto dorsal, recto ventral y recto medial, oblicuo inferior y elevador del palpebral superior) y fibras eferentes viscerales generales autónomas que inervan los músculos ciliares y del iris (Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio troclear (N IV) provee inervación eferente somática al músculo oblicuo dorsal del ojo del lado contralateral al ganglio de origen. El nervio emerge del área rostro-ventral del mesencéfalo y sale de la cavidad craneal a través de la fisura orbital (Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio trigémino (N V) tiene componentes sensitivos y motores. Discurre por los puentes del tallo cerebral y continua por el canal para el nervio trigémino en la parte petrosa del hueso temporal (Evans y De Lahunta, 2013). Cuando emerge se divide en tres ramas oftálmica (V₁, sensitiva), maxilar (V₂, sensitiva) y mandibular (V₃, sensitiva y motora). La rama oftálmica atraviesa por: la fisura orbitaria, siendo el principal nervio sensitivo de la órbita y por la cavidad nasal, inervando la piel de la cabeza y del rostro. La rama maxilar atraviesa la cavidad craneana por el foramen redondo e inerva los párpados, la piel de la región orbital, infraorbital, el paladar y la cavidad nasal. La rama mandibular discurre a través del canal del nervio trigémino en la porción petrosa del hueso temporal, donde se une al nervio mandibular y juntos atraviesan el foramen oval. Inerva los músculos aductores de la mandíbula, el párpado inferior, las glándulas salivales y la piel que recubre la mandíbula (Butler y Hodos 2005; Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio abducens (N VI) contiene fibras eferentes somáticas generales e inerva la musculatura del ojo (músculo recto lateral y retractor del globo ocular). Emerge de la cavidad craneana a través de la fisura orbitaria (Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio facial (N VII) provee de inervación somática eferente a los músculos superficiales de la cabeza, cara y oído externo y a músculos del cuello, contiene fibras somáticas aferentes receptoras del gusto y fibras eferentes viscerales que inervan las glándulas lagrimales y glándulas salivares. El nervio facial tiene un recorrido muy complejo y puede dividirse en dos tramos: intracraneal y extracraneal. En el

recorrido intracraneal las raíces motora y sensitiva dejan el meato acústico interno a través del canal facial, inerva las glándulas lagrimales, glándulas salivales y glándulas mucosas (fibras parasimpáticas) y fibras motoras de los pequeños músculos del oído medio, luego deja la cavidad intracraneana a través del foramen estilomastoide (en el proceso estiloideo del hueso temporal) (Evans y De Lahunta, 2013). En el recorrido extracraneal, luego de dejar el cráneo inerva el oído externo, musculatura del cuello y musculatura de la mímica.

El nervio vestibulococlear (N VIII) tiene dos raíces: vestibular y coclear. El nervio vestibular transmite impulsos aferentes al encéfalo que indican la posición de la cabeza y la aceleración, mientras que el nervio coclear transmite impulsos que son percibidos como sonido. El nervio VIII se origina en la porción petrosa del hueso temporal y luego atraviesa el meato acústico interno hacia el tallo cerebral (Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio glossofaríngeo (N IX) tiene raíces sensitivas y motoras. Lleva fibras aferentes viscerales (sensitivo visceral) a la parte caudal de la lengua, la mucosa faríngea y el seno carotídeo. Tiene fibras aferentes viscerales especiales del gusto en el tercio caudal de la lengua y contiene axones viscerales eferentes parasimpáticos. El nervio atraviesa la cavidad craneana a través del foramen yugular y la fisura timpanooccipital junto con los nervios vago y accesorio (Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio vago o pneumogástrico (N X) tiene raíces sensitivas y motoras que inervan el paladar, la faringe, la tráquea, el esófago y los órganos abdominales. Contiene mayormente axones sensitivos viscerales relacionados con las funciones digestivas, respiratorias y cardiovasculares. Las fibras eferentes parasimpáticas y las eferentes somáticas inervan la musculatura de la faringe, laringe y esófago. Además, tiene un pequeño número de axones somáticos aferentes viscerales relacionados con el gusto y fibras aferentes somáticas de la piel del canal auditivo externo. El nervio vago atraviesa la cavidad craneana a través del foramen yugular y la fisura timpanooccipital junto con los nervios glossofaríngeo y accesorio (Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio accesorio (N XI) se origina en la médula oblongada y en la médula espinal cervical. Tiene axones somáticos eferentes que inervan los músculos de la

laringe, el esófago, músculos del cuello y de las escápulas. El nervio atraviesa la cavidad craneana junto con el nervio vago y el glossofaríngeo a través del foramen yugular y la fisura timpanooccipital (Evans y De Lahunta, 2013).

El nervio hipogloso (N XII) tiene fibras somáticas eferentes que inervan la musculatura intrínseca y extrínseca de la lengua. Atraviesa la cavidad craneana a través del canal hipogloso.

I.2.10. Áreas funcionales de la corteza telencefálica

La corteza telencefálica se divide en áreas funcionales que varían en espesor y en conexiones axonales según su función (Evans y De Lahunta, 2013; Vinuesa, 2018).

Los estudios estereotáxicos en Procyonidae fueron pioneros para determinar la ubicación de las áreas funcionales del encéfalo de carnívoros (Herrick y Thight, 1890; Welker y Seindenstein, 1959; Welker y Campos, 1963; Buxton y Goodman, 1967; Hardin *et al.*, 1968; Johnson *et al.*, 1968). Además, permitieron reconocer patrones funcionales en la neocorteza que sirvieron de base para hacer inferencias en especies fósiles (Radinsky, 1968, 1977; Kaas, 2011).

Las regiones neocorticales pueden ser: áreas sensitivas o somatosensoriales, corteza motora y corteza de asociación (Figura I.11). El tamaño de cada área funcional cortical es proporcional a la densidad de receptores (Evans y De Lahunta, 2013), esta propiedad fue denominada por Jerison (1973) como “principio de la masa apropiada” (*principle of proper mass*). Se ha demostrado que el tamaño relativo de las regiones funcionales del encéfalo no solo varía por adición de neuronas, sino también por el aumento de su volumen (Wylie *et al.*, 2015).

El patrón de las áreas funcionales de la corteza telencefálica mantiene una organización semejante en los distintos grupos de carnívoros (Welker y Campos, 1963; Radinsky, 1968; Evans y De Lahunta, 2013; Vinuesa, 2018). La corteza somatosensitiva primaria recibe información táctil, kinestésica y nociceptiva desde el núcleo talámico caudal, a través de la cápsula interna (Evans y De Lahunta, 2013) y su representación en el encéfalo se organiza con la cabeza orientada hacia rostral.

Ventral a esta región se encuentra un área pequeña que se denomina área sensitiva o somatosensitiva secundaria, cuya función es la de interpretar estímulos nociceptivos bilaterales (Vinuesa, 2018). El área gustativa se sitúa adyacente a las áreas de la lengua y la faringe y se conecta con el rinencéfalo. La corteza visual primaria se sitúa en el lóbulo occipital, en la mitad caudal de la circunvolución marginal. La corteza auditiva primaria se ubica en la corteza temporal, en la región media de la circunvolución ectosilviana (Welker y Seidenstein, 1959; Evans y De Lahunta, 2013). La corteza prefrontal se ubica en el polo frontal y procesa información emocional y cognitiva.

La corteza motora prefrontal se sitúa entre la corteza prefrontal y la corteza motora. Se activa durante la realización de movimientos complejos, secuenciales y al aprender nuevos. Adyacente a esta región, está el área motora suplementaria que se relaciona con la observación de movimientos antes de realizarlos. La corteza motora es caudal a la corteza somatosensitiva y a la corteza motora prefrontal, se sitúa en la circunvolución poscruciada. Permite ejecutar movimientos simples, automáticos o habituales. Los movimientos complejos o en aprendizaje son impulsados por la corteza premotora (Evans y De Lahunta, 2013).

I.2.11. El encéfalo de los Carnivora terrestres

El estudio de la anatomía externa del encéfalo de los mamíferos está enfocado principalmente en el conocimiento minucioso de los surcos y circunvoluciones de los hemisferios telencefálicos. En los moldes endocraneanos pueden observarse diversas estructuras anatómicas como el cerebelo, el rinencéfalo, la salida de los nervios craneanos y el tallo cerebral, sin embargo, la información que brinda la superficie externa de la corteza telencefálica es la de mayor relevancia. Permite distinguir patrones específicos de surcos y circunvoluciones neocorticales para cada taxón, brinda información acerca del desarrollo de una determinada función en relación con el volumen del área, permite hacer inferencias comportamentales, incluso puede utilizarse como un proxy para estudios filogenéticos (Ahrens, 2014).

Existen escasos estudios publicados sobre la neurología de los prociónidos, entre los cuales destacan los trabajos pioneros en la identificación de áreas

funcionales de la corteza telencefálica utilizando mapeo electrofisiológico de Welker y Seidenstein (1959) y Welker y Campos (1963).

En los carnívoros placentarios los patrones de surcos y circunvoluciones de la corteza telencefálica, se ubican en series de arcos verticales concéntricos (circunvoluciones arcuadas) alrededor del surco silviano y tienen una predominancia vertical respecto a la horizontal (Smith, 1933) (Figuras I.12 y I.13). Se han planteado dos hipótesis sobre el origen de las circunvoluciones arcuadas: la primera postula que el plegamiento se produjo como resultado de la expansión de la corteza auditiva, mientras que la segunda sugiere que fue el resultado de la interacción entre el crecimiento y el plegado de la corteza telencefálica en relación con las dimensiones y la forma óptima del cráneo. Este plegamiento puede dar la impresión errónea de que los bulbos olfatorios están reducidos en comparación con el tamaño del encéfalo (Radinsky, 1971).

Grassé, P. (1970) divide a la neocorteza de los carnívoros en dos regiones: el territorio central que incluye a la circunvolución silviana y la circunvolución ectosilviana y el territorio periférico que engloba el resto del neopallio. Ambos territorios entran en contacto ventralmente en el inicio del surco silviano y dividen a la corteza telencefálica en una región craneal y otra caudal (Grassé, 1970).

El surco silviano (Smith, 1933; Grassé, 1970; Kamiya y Pirlot, 1988; Evans y De Lahunta, 2013) está rodeado por los surcos ectosilviano, suprasilviano y lateral; y por las circunvoluciones silviana, ectosilviana y suprasilviana. El surco ectosilviano puede aparecer como un arco completo (*e.g.* Ursidae, Canidae) o bien incompleto, con una región rostral y otra caudal (*e.g.* gato doméstico, Felidae) (Smith, 1933).

En las Familias Ursidae, Mustelidae y Procyonidae los hemisferios telencefálicos están opercularizados (Smith, 1933, Davis, 1964; Grassé, 1970), es decir que el surco pseudosilviano y la circunvolución silviana no son visibles a simple vista, sino que se encuentran dentro de la fosa o fisura silviana cuyo límite externo lo forma la circunvolución ectosilviana (Smith, 1933, Davis, 1964; Grassé, 1970). Kamiya y Pirlot (1988b) sugieren que en *Procyon lotor* no ocurriría una verdadera opercularización ya que las circunvoluciones ectosilvianas rostral y

caudal no contactarían ventralmente, como consecuencia la fisura silviana estaría parcialmente abierta.

Si bien el surco pseudosilviano y fisura silviana tienen una ubicación topográfica similar no deben confundirse. El surco pseudosilviano se observa en la superficie lateral externa de los hemisferios telencefálicos de la mayoría de las familias de Carnivora (*e.g.* Canidae, Felidae), mientras que en la fisura silviana el surco pseudosilviano se encuentra dentro de la misma y externamente son visibles las circunvoluciones ectosilvianas rostral y caudal (Smith, 1933; Davis, 1964).

La circunvolución lateral (Smith, 1902; Smith, 1933; Piveateau, 1951; Grassé, 1970; Arsznov, 2013) o marginal (Brauer y Schober, 1970) está situada dorsomedialmente y discurre paralelamente a la fisura interhemisférica. Está delimitada por el surco lateral o marginal que contacta hacia craneal con el surco ansado (*e.g.* *Felis domesticus catus*) y en algunos grupos además con el surco coronal (*e.g.* Canidae, Usidae, Procyonidae, Hyenidae).

La opercularización de la corteza telencefálica provoca una expansión en sentido ventro-caudal de la circunvolución coronal, mientras que los sistemas precruziado y postcruziado se desarrollan en sentido ventral y rostral (Davis, 1964). Desde un punto de vista funcional, la opercularización que se observa en Procyonidae y Ursidae puede explicarse como una tendencia a la expansión de las áreas motoras responsables del movimiento de manos y dedos, así como de la circunvolución coronal, que es el área sensitiva de las extremidades de los miembros (Davis, 1964).

En la región anterior se encuentra el surco cruciado (Figura I.12.B) que está presente en la mayoría de los carnívoros vivientes, excepto en algunos grupos (*e.g.* Viverridae, *Prionodon*, *Nandinia*) (Lyras *et al.*, 2023). El surco cruciado se caracteriza por tener forma de arco y sus contralaterales convergen hacia la fisura interhemisférica, delimitando la corteza premotora (craneal) y motora (caudal). Según Radinsky (1971) este surco surgió de manera paralela entre los representantes del Orden como consecuencia del plegamiento de la neocorteza, específicamente de la corteza motora primaria y la corteza somatosensitiva. Este

incremento cortical permitió un mayor control de la actividad muscular (corteza motora) y de la sensibilidad táctil (corteza somatosensorial) (Radinsky, 1971).

Rodeando al surco cruciado, está la circunvolución sigmoidea (Welker y Campos, 1963; Lyras *et al.*, 2023) que es característica del Orden. Algunos autores (Brauer y Schober, 1970; Kamiya y Pirlot, 1988a; Vinuesa, 2018) dividen la circunvolución sigmoidea en una parte anterior y otra posterior, que corresponden a la circunvolución precrucuada y poscrucuada respectivamente.

El encéfalo de los prociónidos fósiles ha comenzado a estudiarse recientemente (Lyras *et al.*, 2023). En este contexto, esta tesis pretende brindar información novedosa sobre la anatomía del encéfalo de las especies fósiles sudamericanas, así como realizar inferencias sobre su relación con el modo de vida y la comparación con el de los representantes vivientes de la Familia.

I.3. Objetivos e Hipótesis

I.3.1. Objetivo general

Estudiar la morfología craneana, endocraneana y encefálica de Procyonidae vivientes y fósiles de América del Sur, a fin de identificar caracteres morfológicos craneanos y encefálicos que eventualmente puedan correlacionarse con hábitos locomotores y otros requerimientos ecológicos de las especies actuales y que puedan inferirse en los taxones fósiles.

I.3.2. Objetivos específicos

1-Analizar de manera cuali y cuantitativa el cráneo, endocráneo (a través de moldes y/o reconstrucciones 3D) y encéfalo de *Procyon*, *Nasua*, *Nasuaella*, *Potos* y *Bassaricyon* a fin de identificar caracteres morfológicos craneanos y encefálicos que se correlacionen con hábitos locomotores en las formas vivientes.

2-Analizar de manera cuali y cuantitativa el cráneo y endocráneo (a través de moldes y/o reconstrucciones 3D) de prociónidos fósiles, principalmente de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*, y realizar un análisis anatómico y neuromorfológico comparado con prociónidos actuales.

3-Mediante la información obtenida inferir los hábitos locomotores y otros requerimientos ecológicos de los prociónidos fósiles, en particular los del género †*Cyonasua*.

4-Analizar las probables implicancias paleoautoecológicas y paleoambientales de los hábitos locomotores inferidos para los taxones fósiles estudiados.

I.3.3. Hipótesis

1-La diversidad de la morfología craneana, endocraneana y encefálica, los hábitos locomotores y los requerimientos ecológicos de los Procyonidae están correlacionados y esta correlación puede ser identificada independientemente de las restricciones filogenéticas.

2-Los requerimientos ecológicos de †*Cyonasua* fueron más similares a los de *Procyon* que a los de otros taxones actuales de América del Sur.

3-†*Chapalmalania* representa un tipo ecológico sin equivalente entre los Procyonidae actuales.

I.4. Organización general de la Tesis Doctoral

La Tesis se divide en dos tomos, el Primer tomo corresponde al texto y el Segundo a figuras, tablas, gráficos y glosario anatómico. El Tomo I está organizado en Agradecimientos, Índice, Resumen, *Summary* y ocho Capítulos. El Capítulo I corresponde a la Introducción, comprende nociones básicas de la familia Procyonidae, así como de neuroanatomía y paleoneurología. El Capítulo II es Materiales y Métodos. El Capítulo III corresponde a las descripciones anatómicas de los moldes endocraneanos de los ejemplares vivientes y fósiles, así como una breve descripción del aspecto externo del encéfalo de algunas especies vivientes. En el Capítulo IV se brindan detalles anatómicos de los materiales craneanos, a modo de comparación entre las especies vivientes con las fósiles sudamericanas, enfatizando aquellas estructuras vinculadas al neurocráneo y su relación con el encéfalo. En el Capítulo V se presentan los valores de la masa corporal, el volumen endocraneano y

el cociente de encefalización de las especies vivientes y fósiles sudamericanas. En el Capítulo VI se desarrolla la Discusión y la contrastación de las hipótesis planteadas. En el Capítulo VII se exponen las Conclusiones. Por último, el Capítulo VIII corresponde a la Bibliografía utilizada.

El Tomo II consta del Índice y tres secciones. En la primera se agrupan todas las Figuras organizadas según el capítulo correspondiente. En la segunda sección se agrupan las Tablas. En la tercera sección se facilita un Glosario Anatómico con los términos específicos más destacados, cuyo fin es facilitar la comprensión del texto.

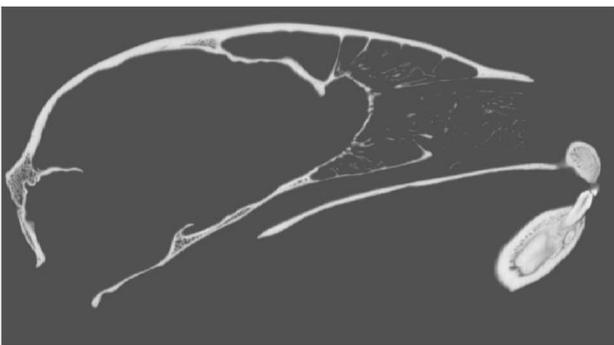
Acrónimos y Abreviaturas

Los acrónimos (abreviaturas institucionales) se encuentran en el Tomo II en la Tabla I.3.

Las abreviaturas anatómicas se organizaron en dos tablas para una lectura más dinámica, según se vinculen a aspectos del encéfalo y molde endocraneano (Tabla I.4), cuya descripción detallada está en el Capítulo III y aquellos términos relacionados con la anatomía del cráneo (Tabla I.5), cuyo desarrollo está en el Capítulo IV.

Capítulo II

Materiales y Métodos



II. MATERIALES Y MÉTODOS

II.1. MATERIALES

II.1.1. Materiales estudiados

Se estudiaron en total 16 moldes endocraneanos digitales. Cinco corresponden a los géneros fósiles †*Cyonasua* (MMP 5047, MMP 2599, MLP 04-VI-10-1 y MLP 95-III-31-80) y †*Chapalmalania* (MMP 1121-M). Se utilizaron para su comparación once ejemplares de los géneros vivientes *Procyon* (LACM 07241, LACM 52261 y MLP 1.IX.00.63), *Nasua* (MLP 27.X97.11 y MLP 612), *Potos* (USNM 291066, USNM 337630 y MLP 1740), *Nasuella* (FMNH 70746), *Bassariscus* (TMM 473) y *Bassaricyon* (FMNH 62878). Además, se estudió un cráneo de †*Cyonasua* con un molde encraneano natural parcialmente expuesto (MLP 10-52). Véase Tabla II.1.

Debido a la dificultad de obtención y preparación de los encéfalos de prociónidos vivientes para su estudio, se consultaron registros fotográficos de seis especies de prociónidos del sitio web *Comparative Mammalian Brain Collection* (<http://brainmuseum.org>). Todos los ejemplares se encuentran en la Colección de Encéfalos Madison de la Universidad de Wisconsin (Tabla II.2).

Se consultó literatura específica sobre la neurología de prociónidos: Welker y Seidenstein (1959); Welker y Campos (1963); Arsznov y Sakai (2013); Ahrens (2014); y de paleoneurología: Jerison (1970, 1973); Radinsky (1967, 1968, 1969, 1971); Dozo (1994, 1997); Dozo *et al.*, (2004); Dozo y Martínez (2016); Bertrand *et al.*, (2016, 2019); Vinuesa (2018); y Sakai y Arsznov (2020).

Para las descripciones de los cráneos se utilizaron los mismos materiales que para el estudio de los moldes endocraneanos, sumado al material fotográfico de cráneo de †*Cyonasua brevistrostris* (FMNH 14537) perteneciente al *Field Museum of Natural History* de Chicago, Estados Unidos.

II.1.1.1. Ejemplares fósiles

Mammalia Linnaeus 1758

Carnivora Bowdich 1821

Procyonidae Gray 1825

†*Cyonasua* Ameghino 1885

†*Cyonasua*

Espécimen: MMP 5047 (Figura II.1).

Procedencia y edad: Playa Santa Isabel, Mar del Plata (Buenos Aires, Argentina). Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno Tardío).

Estado del material: Cráneo y mandíbula incompletos, pertenecientes a un ejemplar adulto.

El cráneo está preservado mayormente en su mitad izquierda. Los huesos nasales, premaxilar, maxilar, palatino, etmoides, lagrimal, zigomático o yugal, parietal, frontal y temporal están preservados parcialmente. Los huesos frontales y parietales izquierdos están completos, en la mitad izquierda sólo conservan una pequeña parte cercana al plano sagital. El arco zigomático derecho está dañado parcialmente. La región temporal izquierda y el basicráneo están prácticamente ausentes. El hueso occipital está muy dañado, y sólo se conserva parte del supraoccipital, exoccipital y basioccipital derechos. La dentición está completa en la mitad izquierda, mientras que sólo están presentes los incisivos derechos. No se han preservado los huesos: vómer, preesfenoides y basiesfenoides.

†*Cyonasua*

Espécimen: MLP 04-VI-10-1 (Figura II.2).

Procedencia y edad: localidad "Alambrados", Chapadmalal, Mar del Plata (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno tardío).

Estado del material: Cráneo de ejemplar adulto relleno de sedimento litificado. Están parcialmente preservados los huesos: zigomático o yugal izquierdo y parte de la porción zigomática del hueso temporal derecha. El estado del material

óseo no es óptimo. Están ausentes algunas piezas dentarias, la mayor parte de los incisivos y canino derecho.

†*Cyonasua*

Espécimen: MMP 2599 (Figura II.3).

Procedencia y edad: Aloformación Playa Los Lobos, Miramar (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno tardío).

Estado del material: Cráneo incompleto de ejemplar juvenil. El cráneo es globoso. Las suturas craneanas son visibles. Están ausentes el basicráneo, la región óptica, los arcos zigomáticos y parte de la región occipital. La presencia del hueso vómer, podría indicar que el palatino no terminó de osificar. La dentición está incompleta y es la decidua. Están presentes la mayoría de incisivos, pero faltan ambos caninos y los premolares derechos.

†*Cyonasua brevirostris* Moreno y Mercerat, 1890

Espécimen: MLP 95-III-31-80 (Figura II.4).

Procedencia y edad: Formación Chiquimil (Provincia de Catamarca, Argentina). Piso/Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío).

Estado del material: Cráneo incompleto de ejemplar adulto. El neurocráneo está separado del rostro a nivel de las órbitas. Están preservados la parte caudal de los huesos parietales, los occipitales y la región más caudal de los huesos temporales. El rostro y el neurocráneo están rellenos de sedimento no litificado. Los huesos son frágiles y tienen numerosas fracturas.

Se realizó la tomografía del neurocráneo.

Espécimen: MLP 10-52, holotipo de †*Cyonasua brevirostris*, fue descrito originalmente como †*Amphinasua brevirostris* (Figura II.5).

Procedencia y edad: Fue colectado en 1889 por Adolfo Methfessel en el “Bajo de Andalhualá”, Formación Andalhualá, cerca del Valle de Santa María (Provincia de Catamarca, Argentina). Piso/Edad Huayqueriense? (Mioceno Tardío).

Estado del material: Cráneo incompleto de ejemplar adulto, relleno internamente con sedimento litificado. Están ausentes los nasales, el preesfenoides

y algunos huesos del lado derecho que componen: el arco zigomático, la región ótica y parte del basicráneo. En la región temporal izquierda puede observarse parte del molde endocraneano natural como consecuencia de la preservación parcial de los huesos parietal, frontal, esfenoides y temporal. Está ausente el hueso palatino izquierdo. No se observan los forámenes del cráneo, salvo el foramen magnum. La dentición está prácticamente completa y en buen estado de preservación.

Espécimen: FMNH 14537 (Figura IV.13).

Procedencia y edad: El material ha sido ingresado a la colección con dos localidades Provincia de Catamarca y Valle de Santa María, Provincia de Jujuy. Formación Araucana o Araucanense, (Mioceno Tardío – Plioceno Tardío) (Bonini *et al.*, 2017).

Estado del material: cráneo y mandíbula completos de ejemplar adulto. El cráneo está en buenas condiciones de preservación, se observa algo de deformación en cizalla. El basicráneo presenta cierto deterioro caudal, están dañados los huesos basiesfenoides, basioccipital y parte de la región timpánica y petrosa del hueso temporal. La dentición está prácticamente completa, con un marcado desgaste dentario, y sólo está ausente el segundo premolar izquierdo.

Este cráneo se utilizó como material de referencia fotográfico para la descripción del cráneo de †*Cyonasua*.

†*Chapalmalania* Ameghino 1908

Espécimen: MMP 1121-M (Figura II.6).

Procedencia y edad: Proviene de la localidad Bajada del Vivero al sur de Mar del Plata, entre Playa de los Lobos y Arroyo Lobería, Provincia de Buenos Aires. Formación Chapadmalal. Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno medio).

Estado del material: Cráneo incompleto de ejemplar adulto, sin deformación evidente. En la preparación del material se colocaron dos varillas de hierro, dispuestas paralelas al eje mayor del cráneo embebidas en masilla. Están preservados parcialmente los huesos premaxilares, maxilares, palatinos, temporales, basiesfenoides, complejo occipital y parietales. El paladar secundario

está bien preservado y la dentición está prácticamente completa. Los arcos zigomáticos están enteros y no se observa deformación. En la región medial del basicráneo se observa una perforación de gran tamaño, que está delimitada por la lámina horizontal o perpendicular del palatino, pterigoides, basiesfenoides y basioccipital. La mayoría de los forámenes del cráneo están ausentes ya sea por pérdida del hueso donde se encontraban o por la preparación del material.

II.1.1.2. Ejemplares de especies vivientes

Los cráneos tomografiados pertenecen a ejemplares adultos, depositados en las colecciones de mastozoología de distintos museos. Todos están completos y no presentan daños, o roturas.

Mammalia Linnaeus, 1758

Carnivora Bowdich, 1821

Procyonidae Gray, 1825

Procyon Storr, 1780

Procyon cancrivorus Cuvier, 1798

Espécimen: MLP 1.IX.00.63 (Figura II.7.A).

Procedencia: Camino entre Gral. Vedia y Leonesa, a 1km de Río Oro, Provincia de Chaco, Argentina.

Procyon lotor Linnaeus, 1758

Espécimen: LACM 07241 (hembra) (Figura II.7.B).

Procedencia: Alameda County, California, Estados Unidos.

Espécimen: LACM 52261 (macho) (Figura II.7.C).

Procedencia: Inyo County, California, Estados Unidos.

Nasua, Storr 1780*Nasua nasua* Linnaeus, 1766

Especimen: MLP 612 (Figura II.7.D).

Procedencia: Jardín Zoológico de La Plata, La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Especimen: MLP 27.X.97.11 (Figura II.7.E)

Procedencia: Provincia de Misiones, Argentina.

Nasuella Hollister, 1915*Nasuella olivacea* Gray, 1865

Especimen: FMNH 70746 (Figura II.7.F).

Procedencia: Río Balcones, Colombia.

Bassariscus Coues, 1887*Bassariscus astutus* Lichtenstein, 1830

Especimen: TMM 473 (Figura II.8.A).

Procedencia: Desconocida.

Bassaricyon Allen, 1876*Bassaricyon alleni* Thomas, 1880

Especimen: FMNH 62878 (Figura II.8.B).

Procedencia: Desconocida.

Potos Geoffroy Saint-Hilaire y Cuvier, 1795*Potos flavus* Schreber, 1774

Especimen: MLP 1740 (Figura II.8.C).

Procedencia: Zoológico de la Plata, La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Espécimen: USNM 291066 (macho) (Figura II.8.D).

Procedencia: Río Cototu, Chiriquí, Panamá.

Espécimen: USNM 337630 (hembra) (Figura II.8.E).

Procedencia: Tepeyac, Matagalpa, Nicaragua.

II.2. Métodos

II.2.1. Tomografía Axial Computarizada: generalidades

La Tomografía Axial Computarizada (TAC) fue desarrollada inicialmente como técnica de exploración no invasiva en las Ciencias Médicas. Actualmente su uso se ha extendido a otras disciplinas científicas como la Arqueología, la Zoología, la Paleontología, el estudio de la física de los materiales, etc.

La tomografía computarizada es una técnica de obtención de imágenes a partir de ondas penetrantes como rayos X, que hacen posible la visualización y el análisis de las estructuras anatómicas internas, tanto de organismos vivos como fósiles (Gunz, 2015). Las secciones de rayos X, también llamadas cortes o en inglés *slices*, son generadas a partir de una estructura circular que emite radiación y rota alrededor del objeto a medida que avanza mientras está siendo escaneado (Tomografía Computarizada Helicoidal o Espiral). Los sensores se disponen en el lado opuesto del anillo (enfrentados a los emisores de rayos X) y registran la respuesta de los materiales a los rayos X (Holloway, 2011). Los diferentes materiales se captan en escala de grises dependiendo de sus densidades. Los tejidos más densos como la dentina y el esmalte se observan blancos, mientras que el aire se observa en negro. La serie de imágenes transversales se guardan frecuentemente en formato DICOM con la extensión. DCM.

II.2.2. Tomografía Axial Computarizada del material estudiado

Los ejemplares de †*Cyonasua* fueron tomografiados en CIMED (La Plata, Buenos Aires) utilizando un tomógrafo Philips/Brilliance 64, con un voltaje de 120 KV y un amperaje de 100.22 mAs. *Procyon cancrivorus* (MLP 1.IX.00.63), *Nasua nasua* (MLP 27.X97.11 y MLP 612) y *Potos flavus* (MLP 1740) fueron tomografiados en IDECH (Puerto Madryn, Chubut) mediante un tomógrafo *General Electric Medical Systems/CT/e* con un voltaje de 120 KV y un amperaje de 60.00mAs. Las tomografías de *Procyon lotor* (LACM 07241 y LACM 52261) y *Potos flavus* (USNM 291066 y USNM 337630) fueron cedidas por *Digital Morphology*, Universidad de Texas (www.digimorph.org). Las tomografías de los materiales de *Nasuella olivacea* (FMNH 70746), *Bassariscus astutus* (TMM 473) y *Bassaricyon alleni* (FMNH 62878) fueron cedidas por la Dra. Heather Ahrens, y los parámetros de escaneo pueden consultarse en los trabajos de Ahrens (2012, 2014). Los parámetros de escaneo de los materiales se encuentran en la Tabla II.3.

Se tomaron medidas lineales de los moldes endocraneanos estudiados, modificadas a partir de las propuestas por Macrini (2009) y Dozo y Martínez (2016). Para la obtención de los valores se utilizó la herramienta de medición tridimensional provista por el software *Materialise Mimics* 10.01. Para los fósiles que conservan una mitad, se multiplicó por dos el valor medido para obtener las dimensiones del molde endocraneano completo. Los valores se encuentran en la Tabla II.4 y las referencias en la Figura II.9.

II.2.3. Proceso de obtención del molde endocraneano digital

Las tomografías fueron exportadas a la computadora y transformadas en archivos .bmp (bitmap). Para la reconstrucción digital del cráneo y del molde endocraneano de todos los ejemplares, se utilizó la versión gratuita del software *Materialise Mimics v 10.01*.

El programa unifica todas las imágenes de las tomografías en un único archivo. La reconstrucción tridimensional del cráneo es realizada a través de la aplicación de una máscara (“*mask*”), que colorea automáticamente cada corte según el umbral de densidad de los huesos y de esta manera se constituyen los límites

externos de los moldes de las cavidades craneanas (*e.g.* endocraneana, nasal, auditiva, senos nasales).

Para la obtención de los moldes endocraneanos digitales se generó otra máscara. En el caso de los prociónidos vivos se utilizó la herramienta “*cavity fill*”, que reconoce los límites de mayor densidad (*e.g.* cráneo) y sólo colorea el espacio interno de la cavidad. Para los ejemplares fósiles cuyos cráneos podían estar dañados o rellenos de sedimento, se aplicó en cada corte individualmente la máscara a la cavidad endocraneana.

Como resultado se obtienen los moldes endocraneanos digitales que copian positivamente la superficie de la cavidad endocraneana. La calidad de la reconstrucción depende del estado de preservación del material estudiado, del contraste de la tomografía y del espacio entre los sucesivos cortes.

Los moldes endocraneanos digitales permiten la identificación clara de la anatomía externa del encéfalo, incluyendo detalles de los patrones de los surcos y las circunvoluciones (Arsznov y Sakai, 2013).

Para las descripciones y cálculos cuantitativos el volumen de la cavidad endocraneana no corresponde exactamente con el volumen del encéfalo, sino que incluye a las meninges y al espacio donde se aloja y circula el fluido corticoespinal.

II.2.4. Encéfalos estudiados de “*Comparative Mammalian Brain Collection*”

Los ejemplares estudiados y descritos corresponden a seis especies de prociónidos: *Bassaricyon gabbi*, *Nasua narica*, *Procyon lotor*, *Procyon cancrivorus*, *Potos flavus* y *Bassariscus astutus*. Véase Tabla II.2.

Para la preparación de los encéfalos luego de la muerte del animal, se realiza la perfusión *in situ* con una solución salina al 10%. Posteriormente, se inyecta una mezcla de formol salino hasta que los vasos sanguíneos sean vaciados completamente de sangre. Esta solución provoca que el encéfalo se endurezca, facilitando su extracción del cráneo con el mínimo daño posible de los tejidos.

Las láminas descriptivas se encuentran en el Tomo II.

II.2.5. Criterios de homología de los moldes endocraneanos

El concepto de homología fue publicado por Richard Owen en el glosario de *“Lectures on Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals, delivered at the Royal College of Surgeons”* en el año 1843 y lo define como *“The same organ in different animals under every variety of form and function”* (Owen, 1843, p. 379). Con el devenir de las ideas evolucionistas el concepto fue desarrollando una mayor complejidad, actualmente se considera desde una aproximación jerárquica en distintos niveles: estructural y del desarrollo. Es de nuestro interés la homología estructural que se define como la presencia de un determinado carácter en dos linajes que comparten un ancestro en común (Hall, 2013).

La fuente de información más relevante para el estudio de los moldes endocraneanos de mamíferos, proviene del conocimiento minucioso de la corteza telencefálica. La disposición de los surcos y las circunvoluciones, cuando están presentes, brindan información valiosa tanto a nivel anatómico, filogenético, de morfología funcional, etc. Según Welker (1990) cada Orden de mamíferos presenta un patrón específico, coherente y en cierto modo predecible de surcos y circunvoluciones en la corteza telencefálica. Se puede asumir por lo tanto un patrón individual y alométricamente predecible de girificación (Pillay y Manger, 2007).

El desarrollo de patrones específicos de girencefalia podría relacionarse con la hipótesis mecánica de formación de las circunvoluciones, que propone que el aumento de la superficie de la corteza telencefálica, dentro del espacio limitado de la caja craneana implicaría su plegamiento (Welker, 1990).

Para el estudio de los surcos y las circunvoluciones de la corteza telencefálica se utilizan los criterios de homología de Quiroga (1988). Estos son: posición topográfica de cada surco en la región cortical, relaciones topográficas entre los otros surcos y similitudes de las topografías sulcales en encéfalos de mamíferos vivientes con afinidad taxonómica.

Las áreas funcionales de la corteza telencefálica se delimitan por aquellos surcos cuya identificación no ofrece dificultades. En caso de que las homologías sulcales sean dificultosas, se definirán áreas *ad hoc* delimitadas por surcos

observables con el fin de realizar comparaciones del posible desarrollo areal entre especímenes del mismo grupo de mamíferos (Quiroga 1988).

II.2.6. Terminología y criterios utilizados para las descripciones neuroanatómicas

Para la terminología de las descripciones neuroanatómicas se empleó una combinación de términos equivalentes ingleses del encéfalo y otras estructuras nerviosas provenientes de la Nomenclatura Anatómica Veterinaria (NAV, 6^{ta} edición, 2017), en conjunción con términos provenientes de otras fuentes bibliográficas, priorizando aquellos empleados en estudios de encéfalos o moldes endocraneanos de carnívoros. En particular se destaca el uso del catálogo de encéfalos de mamíferos de Brauer y Schober (1970), el trabajo de Dozo y Martínez (2016), la tesis doctoral de Macrini (2006) y la descripción del encéfalo de †*Ursus arctos* de Sienkiewicz *et al.* (2019). Además, se utilizó bibliografía complementaria como Smith (1933), Welker y Seidenstein (1959), Welker y Campos (1963), Davis (1964), Radinsky (1968 y 1971), Kamiya y Pirlot (1988a, 1988b), Dozo (1987 y 1997), García *et al.* (2007), Dong (2008), Lyras (2009), Arsznov y Sakai (2013), Evans y de Lahunta (2013), Ahrens (2014), Vinuesa *et al.* (2015), Bertrand *et al.*, (2016), Vinuesa (2018) y Lyras *et al.* (2023).

La descripción de cada molde endocraneano o encéfalo ha sido dividida en: neocorteza; rinencéfalo; cerebelo; y vista ventral, que incluye diencéfalo, tallo cerebral, nervios craneanos, vasos sanguíneos y forámenes asociados a sus recorridos de acuerdo al trabajo de Dozo y Martínez (2016). Con respecto al diencéfalo en los encéfalos preparados sólo es visible la glándula hipófisis, mientras que en los moldes endocraneanos se puede evaluar únicamente el relleno de la foseta hipofisaria. A fin de hacer más dinámica la lectura de las descripciones de los moldes endocraneanos, cada estructura anatómica será referida por su nombre, entendiendo que lo que se observa es la impronta o relleno de la cavidad encefálica y no la estructura en sí. Siendo la excepción los canales, los forámenes y las fisuras del cráneo, en los que se aclara que lo observado corresponde a la impronta o relleno de los mismos.

Para facilitar la descripción de las estructuras anatómicas, estas se nombran mayormente en singular, dando por entendido que la mayoría de las estructuras son pares como consecuencia de la simetría bilateral. En caso de tratarse de una estructura impar se aclara en el texto.

En vista ventral en los moldes endocraneanos, se observa la impronta de forámenes, fisuras y canales, que en vida del animal permiten el pasaje de estructuras anatómicas blandas (*e.g.* nervios, arterias, venas, etc.). En las descripciones se refiere tanto a los forámenes, fisuras y canales, como a los tejidos blandos que los atraviesan, entendiendo que lo que se observa es el relleno virtual de dichas estructuras.

La organización de las descripciones de los moldes endocraneanos y encéfalos siguen un orden específico. La primera característica a tener en cuenta es el contorno en vista dorsal de los hemisferios telencefálicos.

En las descripciones de la neocorteza, se comienza identificando la fisura rinal, también conocida como surco rinal, la cual delimita la neocorteza de la paleocorteza (Jerison, 2012). Posteriormente, se procede a ubicar la fisura silviana, la cual se encuentra rodeada dorsalmente por la circunvolución ectosilviana, el surco suprasilviano, la circunvolución suprasilviana y los surcos marginal-coronal. A continuación, se detalla la presencia del surco ansado, junto con las circunvoluciones occipital y marginal, y en caso de estar presentes el surco y la circunvolución endomarginal, en las regiones occipital y parietal del encéfalo, respectivamente. Posteriormente se describen los surcos cruciado, precruciato y poscruciato, así como las circunvoluciones precruciata y poscruciata. En el caso de *Procyon*, en esta región se encuentra el surco trirradiado y el complejo de surcos circunvoluciones poscruciadas. Por último, se detalla el surco presilviano y la circunvolución proreal, en caso de estar presente.

En relación con la terminología de la región neocortical, es necesario hacer algunas aclaraciones debido a que algunas estructuras anatómicas reciben más de un nombre.

De acuerdo con la Nomenclatura Anatómica Veterinaria (2017) el surco pseudosilviano y la fisura silviana ocupan la misma posición topográfica, pero son diferentes entre sí. El primero es primitivo y es propio de los Carnívora; la segunda es consecuencia de un proceso de opercularización y aparece en los Ungulata y Primates. Si bien esto puede aplicarse para los carnívoros domésticos (*e.g.* gato, perro) (Pellegrino, 2000), se ha estudiado que en ciertas familias del orden (*e.g.* Procyonidae, Ursidae y Mustelidae) ocurre un proceso de opercularización (Davis, 1964; Radinsky, 1968, Grassé, 1970) en la región temporal de la neocorteza (Véase Capítulo I). Por este motivo, consideramos más apropiado nominar esta estructura como surco o fisura silviana.

Algunos autores denominan al surco presilviano como surco proreal (Brauer y Schober, 1970; Arsznov *et al.*, 2013). Sin embargo, de acuerdo con la 6^{ta} Nomenclatura Anatómica Veterinaria (2017) el término proreal u orbital sería utilizado para los ungulados, mientras que presilviano sería más apropiado para los Carnívora. En caso de estar presente la circunvolución proreal, se utilizará este término ya que en la bibliografía no pudo encontrarse el término “circunvolución presilviana”.

El espacio comprendido entre los surcos ansado y coronal, es denominado por algunos autores (Welker y Campos, 1963; Davis, 1964) como circunvolución sigmoidea. Sin embargo, preferimos la utilización de los términos circunvoluciones precruiciada y poscruiciada, ya que brindan mayor detalle en cuanto a la ubicación espacial y se utiliza esta denominación en la Nomenclatura Anatómica Veterinaria (2017).

El surco lateral (Smith, 1902; Piveateau, 1951; Grassé, 1970; Arznov *et al.*, 2013) también se denomina surco marginal (Brauer y Schober, 1970). De acuerdo con la 6^{ta} Nomenclatura Anatómica Veterinaria (2017), el término lateral no sería óptimo para las estructuras anatómicas que se extienden sobre la superficie medial de los hemisferios telencefálicos, como es el caso del surco y la circunvolución marginal y sus derivados (ectomarginal y endomarginal).

Las circunvoluciones que rodean al surco cruciado, son en sentido rostral, la circunvolución precruiciada y, en sentido caudal, la caudal la circunvolución poscruiciada. Algunos autores (Lyras *et al.*, 2023) se refieren a ambas como circunvolución sigmoidea.

Para resumir, la presencia o ausencia de los surcos neocorticales de los géneros estudiados se detalla en la Tabla III.1, mientras que las láminas descriptivas se encuentran en el Tomo II.

II.2.7. Estudio comparado de la morfología del cráneo de los Procyonidae

El estudio de la anatomía craneana de los Procyonidae se centra en las características anatómicas generales de los huesos craneanos de los géneros vivientes (*Procyon*, *Potos*, *Bassariscus*, *Bassaricyon*, *Nasua* y *Nasuella*), en comparación con el material disponible de los géneros fósiles sudamericanos (†*Cyonasua* y †*Chapalmalania*).

La descripción del cráneo se divide en región facial y neurocráneo. El texto se complementa con material gráfico de fotografías y reconstrucciones tridimensionales virtuales realizadas con el software *Mimics v 10.01*.

Las suturas del cráneo no son visibles en la mayoría de los materiales estudiados, por tanto la forma y la relación de los huesos no pudieron ser estudiadas en profundidad.

La bibliografía referida al estudio detallado del cráneo de los prociónidos es escasa y en la mayoría de los trabajos la información anatómica sirve de base para estudios filogenéticos. La bibliografía consultada incluye los siguientes trabajos: Story (1951), Decker y Wozencraft (1991), Baskin (2004), Ahrens (2012) y Evans y De Lahunta (2013).

Las láminas descriptivas se encuentran en el Tomo II.

II.2.8. Alometría: generalidades

La alometría implica una relación no lineal entre un parámetro biológico en relación al tamaño corporal (Martin, 1984). Primariamente se desarrolló como el estudio empírico de los cambios en las dimensiones relativas de las partes de un organismo en relación al tamaño corporal (Gayon, 2000). En las últimas décadas la definición se ha ampliado para incluir todas las relaciones biológicas escalables, incorporando al estudio rasgos fisiológicos y ecológicos (Shingleton, 2010).

El término alometría fue acuñado en 1936 por Julian Huxley y Georges Teisser, su significado etimológico es “medidas diferentes” y fue aplicado inicialmente al estudio del crecimiento relativo (Gayon, 2000; Shingleton, 2010). Huxley y otros autores observaron que graficando los valores de las medidas de las partes corporales estudiadas respecto al tamaño total del cuerpo, se obtenía una curva. Pero al transformar la función exponencial en logarítmica se graficaba una recta, cuya pendiente indicaba el crecimiento diferencial entre la parte del cuerpo estudiada y el tamaño corporal (Shingleton, 2010).

La ecuación alométrica generalizada es una función exponencial cuya fórmula es:

$$y=k.x^{\alpha}$$

Al realizar la transformación logarítmica se obtiene la siguiente ecuación:

$$\log y= \alpha. \log x + \log k$$

Donde x es el tamaño corporal, y es el tamaño de un órgano, $\log k$ es la intersección de la recta con el eje de las ordenadas y α es la pendiente de la recta o cociente alométrico.

Si el órgano estudiado crece más rápidamente que el cuerpo (α mayor a 1) se denomina hiperalometría, el fenómeno contrario es la hipoalometría (α menor a 1). Si crecen a la misma tasa se denomina crecimiento isométrico ($\alpha =1$).

Según los estudios realizados por Gould (1966), la alometría se interpreta como una fuente de cambio evolutivo no adaptativo, es una consecuencia mecánica del incremento de tamaño y este incremento es en sí adaptativo. La alometría es una fuente de diversidad biológica en sí misma. Una vez que el incremento de tamaño ocurre los organismos tienden a compensar los efectos no adaptativos de la alometría (Gayon, 2000).

II.2.9. Estimación de la masa corporal

El tamaño corporal tiene una gran influencia en factores fisiológicos y ecológicos. Influye directamente sobre la morfología de los individuos, afectando tanto la mecánica como su interacción con el ambiente (Jolicoeur y Mosimann, 1960; Alexander, 1985; Fariña *et al.*, 1997; Liem *et al.*, 2001; Tarquini, 2018).

Para la predicción de la masa corporal se utilizan regresiones lineales simples o múltiples, a partir de medidas lineales obtenidas de distintas partes del cuerpo (Vizcaíno *et al.*, 2016). Para que las ecuaciones predictivas tengan mayor confiabilidad es fundamental considerar el error predictivo porcentual (r), así como un coeficiente de determinación alto (r^2).

La estimación de la masa corporal a partir de medidas poscraneanas presenta un margen de error en comparación con la obtenida a partir de medidas craneanas. Los elementos óseos del miembro posterior, como el fémur y la tibia, son más precisos en la predicción de la masa corporal, dado que constituyen el principal sostén del cuerpo (Dammuth y MacFadden, 1990; Tarquini *et al.*, 2017). En contraste, la estimación de la masa corporal a partir de los molares presenta un mayor error porcentual.

En este trabajo de tesis, la estimación de la masa corporal se realizó utilizando las ecuaciones predictivas esqueléticas craneanas propuestas por Van Valkenburgh (1990) para carnívoros. La autora utilizó cuatro medidas corporales como variables para desarrollar sus ecuaciones alométricas con el propósito de estimar la masa corporal: longitud cabeza-cuerpo, largo del cráneo, longitud occipucio-órbita y longitud del primer molar inferior. Fueron utilizadas para esta tesis: OOL (del inglés *Occiput-to-Orbit Length*) que utiliza como variable independiente la longitud occipucio-órbita y SKL (del inglés *Skull Length*) que utiliza como variable independiente el largo del cráneo, debido a que eran las que más se adaptaban al estado y disponibilidad de los materiales (véase Tabla II.5).

Para la obtención de las medidas lineales a partir de las TACs se utilizó la herramienta *Measure 3D distance*, del software *Mimics v 10.01*.

II.2.10. Volumen endocraneano

Para el cálculo del cociente de encefalización (CE) es necesario conocer la masa encefálica de los materiales estudiados. En la mayoría de los casos, especialmente en los fósiles, es imposible obtenerla directamente. Sin embargo, debido a que la densidad del encéfalo es similar a la del agua (1.0 g/ml) se asume que el volumen encefálico en mililitros es equivalente a la masa encefálica en gramos (Jerison, 1973 y Macrini, 2006). Para facilitar la interpretación de los términos, se define el volumen encefálico como el espacio ocupado por el encéfalo propiamente dicho (Evans y De Lahunta, 2013). En aquellos individuos en los que solo se disponen de TACs se aproxima este valor a partir del cálculo del volumen endocraneano, que incluye al encéfalo junto con las estructuras adyacentes como las meninges y los vasos sanguíneos. En el trabajo de tesis se utilizaron mayormente volúmenes endocraneanos, excepto los datos de volúmenes encefálicos obtenidos de la bibliografía.

Los volúmenes endocraneanos (mm³) se obtuvieron a partir de las TACs mediante el software *Mimics v 10.01*, utilizando la herramienta "Propiedades 3D" (*3D Properties*) en la máscara correspondiente al molde endocraneano virtual. Para utilizar este método es fundamental la buena preservación de los materiales. Respecto a los materiales fósiles, se obtuvo únicamente el volumen encefálico del individuo †*Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1).

Con el fin de incrementar el tamaño de la muestra, se calcularon los volúmenes endocraneanos de los ejemplares estudiados a partir de la ecuación predictiva de volumen encefálico de Finarelli (2006).

$$\ln(\text{volumen encefálico}) = -6.30 + 1.05 \ln(H) + 0.27 \ln(L) + 1.30 \ln(A)$$

Donde H significa altura, L es el largo y A el ancho. Los detalles de las medidas están especificados en la Figura II.10. Este modelo predictivo está basado en regresiones lineales múltiples y fue seleccionado por el modelo matemático denominado Criterio de Información Akaike (Akaike, 1973). Para comprobar la fiabilidad de los valores obtenidos, se realizó un gráfico bivariado ln-ln que contrastaba los volúmenes endocraneanos obtenidos mediante el software con los

valores generados por las ecuaciones predictivas (Figura II.11). Se observó que el modelo tiene una correlación muy fuerte en relación a los volúmenes endocraneanos obtenidos ($r=0.98735$ y $r^2=0.97486$) y es un buen predictor del volumen endocraneano para los taxones de carnívoros (Finarelli, 2006).

II.2.11. Encefalización y Cociente de Encefalización (CE)

La encefalización se define como el incremento en el tamaño relativo del encéfalo o bien de la neocorteza, respecto al tamaño corporal, las áreas inferiores del encéfalo y/o al tiempo evolutivo (Jerison, 1955, 1973, 1977; Finarelli, 2008; Lefebvre, 2012). En los vertebrados es una función de tipo alométrica, esto significa que el encéfalo tiene una tasa de crecimiento distinta a la del cuerpo en su totalidad.

El incremento del tamaño del encéfalo respecto al del cuerpo en los mamíferos, se denomina encefalización evolutiva y ha sido asumido como un fenómeno generalizado. Sin embargo, estudios demuestran que en algunos grupos taxonómicos existe una tendencia macroevolutiva al incremento del tamaño del encéfalo, mientras que en otros grupos no sucede (Shultz y Dunbar, 2010). Según Weisbecker y Goswami (2014) existen dos restricciones que limitan el tamaño del encéfalo: el alto costo energético de las hembras para producir crías con encéfalos grandes y el alto costo energético que requiere el mantenimiento del mismo.

El cociente de encefalización (CE) es la proporción entre el tamaño encefálico obtenido y el esperado. Se calcula mediante una ecuación alométrica que relaciona el volumen del encéfalo con la masa corporal. Para este estudio se calcularon los cocientes de encefalización según las ecuaciones de Jerison (1973), Eisenberg (1981) y Martin (1981).

Se han elaborado distintos índices para estudiar el tamaño encefálico relativo, es decir el tamaño del encéfalo en relación al tamaño corporal. Jerison (1973) implementó una medida cuantitativa de la “inteligencia” mediante el cociente de encefalización ($CE = E_i/E_e$), que refleja la relación entre el tamaño (volumen) del encéfalo (E_i) y el volumen “esperado” encefálico (E_e) respecto a su masa corporal (MC). Según Jerison (1973) E_e se obtiene por medio de la siguiente ecuación derivada de una muestra de mamíferos vivientes: $E_e = 0.12 MC^{0.67}$.

El CE determina cuantas veces es mayor o menor el encéfalo respecto al tamaño esperado para su masa corporal.

$$CE = E_i/E_e$$

$$CE = E_i/0.12 MC^{0.67} \text{ (Jerison, 1973)}$$

El exponente 0,67 ($\cong 2/3$) propuesto por Jerison (1973) surge de la idea que el tamaño del encéfalo aumenta en la misma proporción que la superficie corporal. Estudios posteriores realizados a partir de muestras extensas de mamíferos vivientes, demostraron que los exponentes más apropiados son 0,74 y 0,75 (aproximadamente $\cong 3/4$) (Eisenberg y Wilson, 1978 y 1981; Eisenberg, 1981; Martin, 1981 y Hurlburt, 1996; Burger *et al.*, 2018). La relación entre el tamaño del encéfalo y el tamaño corporal en mamíferos es similar a la relación entre la tasa metabólica basal y el tamaño corporal, ambas funciones tienen un exponente de 0,75. Una explicación para esta relación fue propuesta por Martin (1981) quien sugiere que el tamaño del encéfalo del neonato está vinculado con la tasa metabólica basal de la madre.

$$CE = E_i/0.0594 MC^{0.755} \text{ (Martin, 1981)}$$

$$CE = E_i/0.055 MC^{0.74} \text{ (Eisenberg, 1981)}$$

Otros estudios han sugerido valores intermedios entre 0,67 y 0.75 (Harvey y Krebs, 1990; Harvey y Pagel, 1991; Kruska, 2005) aunque para simplificar el análisis no serán considerados en esta tesis.

El CE brinda información cuantitativa que permite estimar el tamaño encefálico relativo, tanto en vertebrados vivientes como en fósiles y puede correlacionarse con la evolución de los sistemas sensitivos y del comportamiento (Jerison, 1973). Un tamaño encefálico relativamente grande podría correlacionarse con variables ecológicas como las capacidades de forrajeo y las interacciones sociales (Dunbar y Schultz, 2007; Boddy *et al.*, 2012). Los encéfalos grandes se relacionan además con especializaciones sensitivas, desarrollo de habilidades cognitivas, funciones motoras y flexibilidad comportamental (Sol *et al.*, 2008).

Una idea controversial es la relación entre el CE y la inteligencia biológica (Macrini, 2006), porque se asume que la inteligencia puede medirse como una variable escalar simple. La inteligencia biológica, según Jerison (1973), se refiere a la disparidad entre las especies en su capacidad para integrar datos sensoriales con el fin de construir una representación de su entorno, también se conoce como habilidad cognitiva. Sin embargo, la inteligencia podría no ser una propiedad biológica sino un atributo impuesto por el observador en base al comportamiento observado (Butler y Hodos, 2005). Los encéfalos grandes tienen menos conexiones nerviosas que los pequeños y están más compartimentalizados (Jerison, 1973), esto significa que el número total de neuronas aumenta, pero el número de neuronas por volumen disminuye, aumentando por tanto el número de conexiones entre ellas. Esto resulta en una menor integración de las funciones distribuidas y un aumento en la transmisión y el tiempo de procesamiento. Como consecuencia, es difícil interpretar un aumento en el CE como un aumento en la inteligencia (Macrini, 2006).

II.2.12. Cálculo del Cociente de Encefalización

En esta tesis, para el estudio de los CE se realizaron gráficos bivariados del tamaño del cuerpo (variable independiente) y del tamaño del encéfalo (variable dependiente), realizados con los softwares *Past 4.03* (Hammer *et al.*, 2001) y *Microsoft Excel 2019*. Los valores obtenidos fueron transformados en logaritmo para estabilizar la dispersión (varianza) y facilitar una relación lineal entre las variables (Smith, 1980). El CE puede interpretarse estadísticamente como los residuos de la recta de regresión (Macrini, 2006).

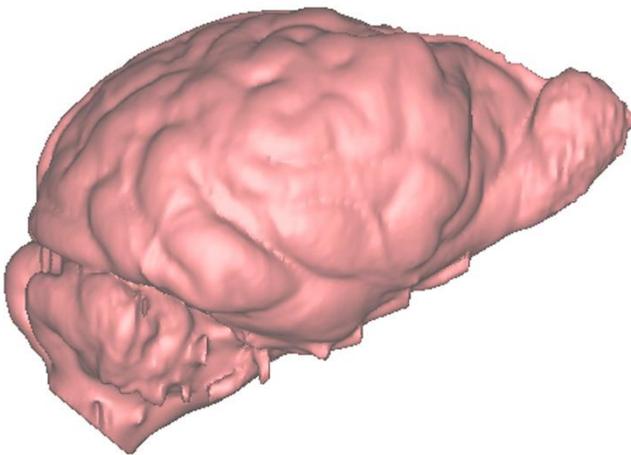
Los valores de masa corporal y volumen endocraneano obtenidos de las tomografías, se complementaron con datos de la bibliografía. Se utilizaron únicamente aquellos valores de masa corporal y volumen encefálico correspondientes a los mismos individuos de distintas especies de prociénidos vivientes (Tabla V.1), a partir de los cuales se calcularon los valores del cociente de encefalización de Jerison (1973), Martin (1981) y Eisenberg (1981). Esta información se complementó con los valores de CE calculados por otros autores (Hurlburt, 1996; Wroe y Milne, 2006; Finarelli y Flynn, 2007 y 2009; Steinhausen *et al.*, 2016) que estaban disponibles para algunas especies de prociénidos vivientes.

Respecto a los géneros fósiles sudamericanos, †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*, se consideraron valores estimados de masa corporal de la bibliografía (Soibelzon y Prevosti, 2007; Soibelzon, 2011; Tarquini *et al.*, 2017; Tarquini, 2018; Prevosti y Forasiepi, 2018). No se encontraron datos previos de volumen endocraneano, ni de cociente de encefalización para estos géneros.

A partir de un ejemplar estudiado en esta tesis se calculó el primer valor de volumen endocraneano y cociente de encefalización para †*Cyonasua*. La información se complementó con datos bibliográficos sobre la masa corporal y volumen endocraneano de carnívoros placentarios contemporáneos a †*Cyonasua* y a †*Chapalmalania*, (Jerison, 1973; Radinsky, 1978; Finarelli y Flynn, 2009), a partir de los cuales se calculó el cociente de encefalización para cada taxón (Jerison, 1973; Martin, 1981 y Eisenberg, 1981).

Capítulo III

Anatomía descriptiva y comparativa del
encéfalo y molde endocraneano digital de
los Procyonidae vivientes y fósiles de
América del Sur



Tomo I

III. ANATOMÍA DESCRIPTIVA Y COMPARATIVA DEL ENCÉFALO Y MOLDE ENDOCRANEANO DIGITAL DE LOS PROCYONIDAE VIVIENTES Y FÓSILES DE AMÉRICA DEL SUR

III.1. Introducción

En este capítulo se describen los moldes endocraneanos digitales de prociyonidos vivos (*Procyon*, *Nasua*, *Bassaricyon*, *Nasuella*, *Potos* y *Bassariscus*) y extintos sudamericanos (†*Cyonasua* y †*Chapalmalania*), véase Tabla II.1. Además, se describen los encéfalos de ejemplares de los géneros *Bassaricyon*, *Nasua*, *Procyon* y *Potos* (Tabla II.2), en particular la superficie externa, para evaluar las relaciones cráneo-encefálicas. Se utiliza como material de referencia para las descripciones tanto el encéfalo como el molde endocraneano de ejemplares de la especie *Procyon lotor*.

El molde endocraneano refleja la morfología externa del encéfalo y en él pueden identificarse las divisiones de las principales regiones encefálicas (telencéfalo, hipófisis, cerebelo y tronco encefálico) así como los surcos y circunvoluciones neocorticales. Sin embargo, no es una representación fidedigna de todas sus estructuras neuroanatómicas debido a la presencia de nervios, meninges, venas, senos venosos y arterias, que dejan impresiones variables en los huesos de la caja craneana. Por ejemplo, hay estructuras anatómicas positivas en la cara ventral de los moldes endocraneanos que corresponden a la impronta de forámenes del basicráneo que son atravesados por nervios y vasos sanguíneos.

A modo de resumen de la presencia o ausencia de los surcos neocorticales en los distintos géneros se realizó la Tabla III.1. Para todos los moldes endocraneanos digitales se realizaron mediciones lineales, véanse Figura II. 9 y Tabla II.4.

III.2. Descripciones de los encéfalos de los Procyonidae

III.2.1. *Procyon lotor*

En vista dorsal el encéfalo de *Procyon lotor* tiene contorno cuadrangular. Los hemisferios telencefálicos no cubren los bulbos olfatorios y hacia caudal se observa parcialmente el cerebelo, siendo visibles el vermis y una pequeña porción de los hemisferios cerebelosos (Figura III.1).

Neocorteza

La fisura rinal está orientada espacialmente en sentido rostro-caudal, se observa en las vistas lateral y ventral del encéfalo. Surge caudalmente a los bulbos olfatorios, rodea lateralmente al tracto olfatorio y termina caudal a los lóbulos piriformes. Separa la neocorteza de la paleocorteza (Figuras III.1.A y B).

En la región temporal se encuentra la fisura silviana, que forma una línea aproximadamente recta, que discurre desde rostro-ventral a caudo-dorsal con un ángulo aproximado de 60° en relación a la fisura rinal caudal. Está rodeada por la circunvolución ectosilviana, que se divide en una región caudal, más desarrollada respecto a la región rostral y que se curva levemente hacia la fisura silviana. Dorsalmente está el surco suprasilviano, que tiene forma de U asimétrica invertida y puede dividirse en: rostral, medial y caudal.

El surco marginal (Figura III.1.C) se proyecta desde la región occipital y se dirige rostralmente hasta la bifurcación en el surco ansado (medial) y coronal (lateral). El surco ansado está bien marcado y se aproxima a la fisura interhemisférica en un ángulo cercano a los 90°. El surco coronal está interrumpido dorso-lateralmente en su recorrido, como consecuencia del gran desarrollo del área sensitiva somática primaria vinculada a manos y dígitos, en comparación con los demás géneros de prociónidos. Hacia rostral, el surco coronal muestra una derivación dorsal (en un ángulo de unos 90°) en el tercio distal, que algunos autores denominan rama ascendente del surco coronal (Hardin *et al.*, 1968) y es propia del género *Procyon*. Los surcos marginal y coronal acompañan dorsalmente al surco

suprasilviano y delimitan a la circunvolución arcuada más dorsal, que se denomina circunvolución suprasilviana y puede dividirse en: caudal, medial y rostral.

Entre el surco marginal y la fisura interhemisférica se encuentran las circunvoluciones: occipital (caudal) y marginal (rostral). Rostralmente al surco coronal se observa el surco trirradiado, que es característico del género *Procyon* (Figura III.1.A).

El surco cruzado (Figura III.1.C) se encuentra en la región frontal, se proyecta medialmente cercano a la fisura interhemisférica, y continúa su recorrido lateralmente perpendicular al plano sagital. En el espacio entre los surcos ansado-coronal (caudal) y cruzado (rostral) está el complejo de surcos y circunvoluciones poscruzadas, propio del género *Procyon* (Hardin *et al.*,1968). Sus formas son complejas y se vinculan con el área sensitiva somática primaria.

En vista lateral se observa el surco presilviano que es el más rostral, tiene forma de arco y es dorsal a la fisura rinal rostral (Figura III.1.A). En vista lateral está la circunvolución proreal, es la más rostral y se dispone entre el surco presilviano y la fisura rinal rostral.

Rinencéfalo

La longitud de los bulbos olfatorios es aproximadamente la tercera parte de la longitud de los hemisferios telencefálicos y su eje mayor es rostro-caudal. La longitud del pedúnculo olfatorio es un tercio más pequeño respecto a la longitud de los bulbos olfatorios. En vista ventral la neocorteza y la paleocorteza están separadas por el surco rinal medial y hacia lateral por la fisura rinal (Figura III.1.D). El sitio donde contactan la fisura silviana y la fisura rinal corresponde a la región insular. Los lóbulos piriformes tienen contorno redondeado y en el extremo caudal se vuelven más achatados. Véase Figura III.1.D.

Cerebelo

En vista dorsal y sobre el plano sagital se observa el vermis. Hacia los laterales y separados por las fisuras paramedianas se encuentran los hemisferios

cerebelosos (Figura III.1.B). Tanto el vermis como los hemisferios cerebelosos muestran un tamaño similar.

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico y nervios craneanos

Debido a la preparación del material, en todos los encéfalos estudiados se observa un número reducido de nervios craneales.

En la región ventral del diencéfalo y dispuesto caudal al pedúnculo olfatorio, está el nervio óptico (N II) cuyas fibras se entrecruzan parcialmente en el quiasma óptico. Hacia caudal se observa la hipófisis que es una glándula impar, pequeña y redondeada, que se dispone en el plano sagital (Figura III.1.D).

Caudalmente está el puente troncoencefálico o de Varolio (*pons*), que se caracteriza por la presencia de fibras nerviosas dispuestas perpendiculares al plano sagital (Figura III.1.D). Rostro-lateralmente están el nervio trigémino (N V) y caudo-lateralmente el nervio facial (N VII) y el nervio vestibulococlear (N VIII), que se encuentran muy próximos entre sí. Hacia caudal están el nervio glosofaríngeo (N IX) y el nervio vago (N X).

Caudalmente al puente de Varolio se encuentra la médula oblongada. Se caracteriza por la presencia de dos engrosamientos paralelos al plano sagital que corresponde a la decusación de las pirámides, corresponde a dos bandas paralelas de materia blanca situadas contiguas a la fisura mediana (Figura III.1.D).

III.2.2. *Procyon cancrivorus*

El contorno de los hemisferios telencefálicos es cuadrangular (Figura III.2). La corteza telencefálica está más plegada en comparación con la de *Procyon lotor*. El cerebelo está cubierto parcialmente por los hemisferios telencefálicos y en vista dorsal sólo es visible el vermis. La morfología externa del encéfalo de *Procyon cancrivorus* es muy similar a la de *Procyon lotor*, véanse Figuras III.1 y III.2.

Neocorteza

La fisura rinal surge caudalmente a los bulbos olfatorios, rodea lateralmente al pedúnculo olfatorio y a los lóbulos piriformes. A nivel de la fisura silviana se puede diferenciar una parte rostral y una caudal (Figura III.2.A).

En la región temporal está la fisura silviana, cuyo recorrido es similar a lo observado en *Procyon lotor*. Rodeando la fisura silviana está la circunvolución ectosilviana, que se divide en: rostral y caudal. Dorsalmente, se encuentra el surco suprasilviano que se divide en tres partes: rostral, media y caudal. (Figura III.1.A).

En la región occipital surge el surco marginal que corre subparalelo al surco suprasilviano y rostralmente contacta con la bifurcación de los surcos ansado (medial) y coronal (lateral). Los surcos suprasilviano y coronal-marginal limitan la circunvolución suprasilviana, que se divide en tres partes: rostral, media y caudal (Figura III.2.A y C). El surco coronal continúa su recorrido rostralmente y en la región frontal se curva dorsalmente formando un ángulo cercano a 90°, en lo que se denomina rama ascendente del surco coronal (Hardin *et al.*,1968) (Véase III.2.1). Dorsalmente contacta con el surco ansado.

Los surcos coronal y ansado rodean al área sensitiva somática primaria que recibe información de la región anterior del cuerpo, principalmente de manos y dedos. En esta área se encuentran el surco trirradiado y el complejo de circunvoluciones poscruciadas (Figuras III.2.A y C).

El surco marginal y la fisura interhemisférica forman los límites de la circunvolución marginal hacia rostral y de la circunvolución occipital hacia caudal (Figura III.2.B).

En la región frontal está el surco cruciado que surge perpendicular a la fisura interhemisférica y luego se proyecta lateralmente, casi perpendicular al plano sagital. Este surco constituye el límite rostral de la circunvolución precruiciada (Figura III.2.C).

En vista lateral está el surco presilviano, de posición más rostral y en forma de arco. Junto con la fisura rinal rostral delimitan la circunvolución proreal, que es muy corta y se adelgaza ventralmente.

Rinencéfalo

Los bulbos olfatorios tienen una morfología similar a los de *Procyon lotor*. La fisura rinal rodea lateralmente al rinencéfalo y se extiende hasta el límite caudal del lóbulo temporal. El límite medial de cada pedúnculo olfatorio con la neocorteza lo forma el pequeño surco rinal, que rodea externamente a los lóbulos piriformes.

Los lóbulos piriformes tienen contorno triangular y se encuentran a los lados de la zona hipofisiaria (Figuras III.2.A y D).

Cerebelo

El cerebelo es redondeado y aplanado. En vista dorsal y situado sobre el plano sagital está el vermis. Hacia los laterales, separados por las fisuras paramedianas, se encuentran los hemisferios cerebelosos. (Figura III.2.B).

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, y nervios craneales

Caudalmente al pedúnculo olfatorio están el nervio óptico (N II) y el quiasma óptico (Figura III.2.D).

En posición caudal y rodeada lateralmente por los lóbulos piriformes, se ubica la hipófisis, una glándula impar, pequeña y redondeada. En el plano sagital, está el puente troncoencefálico o de Varolio (*pons*), que se caracteriza por la presencia de la decusación de las pirámides. Rostro-lateralmente está el nervio trigémino (N V) y caudo-lateralmente están los nervios: facial (N VII), vestibulococlear (N VIII), glossofaríngeo (N IX) y vago (N X) (Figura III.2.D).

Hacia caudal está la médula oblongada y en el plano sagital está la fisura mediana (Figura III.2.D).

III.2.3. *Nasua narica*

Los hemisferios telencefálicos tienen contorno subelíptico en vista lateral y cuadrangular en vistas dorsal y ventral, cubriendo parcialmente al cerebelo (Figura III.3).

Neocorteza

La fisura rinal surge caudalmente a los bulbos olfatorios, rodea lateralmente al pedúnculo olfatorio y termina caudal a los lóbulos piriformes (Figura III.3.B).

En la región temporal se localiza la fisura silviana, la cual se proyecta dorsalmente desde la fisura rinal formando un ángulo aproximado de 60° con esta última, orientado hacia caudal. Esta fisura está rodeada por la circunvolución ectosilviana que se divide en dos partes rostral y caudal y delimitada por el surco suprasilviano, el cual se subdivide en tres segmentos: rostral, medio y caudal (Figura III.3.A).

El surco marginal surge en la región occipital y se proyecta rostralmente hasta la región parietal donde contacta con los surcos ansado (medial) y coronal (lateral). Los surcos marginal-coronal (dorsal) y suprasilviano (ventral) delimitan la circunvolución suprasilviana, que se divide en rostral, media y caudal. El surco ansado es muy corto en comparación al surco coronal y termina próximo al surco presilviano.

En la región parietal y dispuesto medial al surco marginal se encuentra el surco endomarginal, el cual es poco profundo. Los surcos suprasilviano y marginal-coronal forman los límites de la circunvolución suprasilviana, que se divide en tres partes: rostral, media y caudal. La circunvolución marginal está delimitada lateralmente por el surco marginal, medialmente por la fisura interhemisférica y caudalmente por la circunvolución occipital (Figura III.3.C).

En vista lateral está el surco presilviano, es el más rostral y tiene forma de arco con la convexidad orientada hacia los bulbos olfatorios.

En vistas dorsal y rostral se encuentra el surco cruciado, que surge próximo a la fisura interhemisférica y se proyecta latero-rostralmente formando un ángulo aproximado de 15° con el plano sagital. El surco cruciado delimita dos circunvoluciones, hacia rostral la circunvolución precrucuada y hacia caudal la circunvolución poscrucuada (Figura III.3.C).

En vista dorsal entre los surcos cruciado y coronal, se encuentra la pequeña circunvolución poscrucuada. Su morfología es superficialmente semejante al surco trirradiado de *Procyon* (Figura III.3.B).

Rinencéfalo

Los bulbos olfatorios son redondeados y muestran un mayor desarrollo en su parte dorsal en comparación a la ventral. El pedúnculo olfatorio, con una longitud aproximadamente similar a la de los bulbos olfatorios, se ensancha hacia caudal. La fisura rinal separa el pedúnculo olfatorio y los lóbulos piriformes de la neocorteza. Los lóbulos piriformes tienen un contorno redondeado, y el ancho máximo se registra rostralmente. En vista lateral son aplanados rostralmente y redondeados caudalmente (Figuras III.3.A y C).

Cerebelo

El cerebelo de *Nasua* está parcialmente cubierto por los hemisferios telencefálicos. Los hemisferios cerebelosos son ligeramente menores que el vermis y están separados por las profundas fisuras paramedianas (Figura III.3.B).

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico y nervios craneales

Caudal al pedúnculo olfatorio se observan el nervio óptico (II) y el quiasma óptico. Caudalmente, sobre el plano sagital está la hipófisis, es grande respecto a *Procyon* (Figuras III.1 y III.2) y redondeada. Hacia caudal hay un engrosamiento de fibras nerviosas que forman el puente troncoencefálico o de Varolio (*pons*). En este sitio se encuentran los nervios craneales: trigémino (N V), facial (N VII) y vestibulococlear (N VIII), no se observan los nervios: glossofaríngeo (IX) y vago (X) (Figura III.3.D).

Hacia caudal está la médula oblongada de la cual destaca la decusación de las pirámides (Figura III.3.D).

III.2.4. *Potos flavus*

El encéfalo de *Potos flavus* tiene contorno aproximadamente cuadrangular en vistas dorsal y ventral (Tabla II.4). Los hemisferios telencefálicos recubren mayormente al cerebelo en vista dorsal, siendo una característica propia de este género (Figura III.4.C). Al comparar con *Procyon* y *Nasua* se observa que los bulbos olfatorios son cortos, los lóbulos piriformes están comprimidos en sentido rostro-caudal y el cerebelo es grande respecto a los hemisferios telencefálicos (Figura III.4).

Neocorteza

La fisura rinal se observa tanto en vista lateral como ventral. Surge caudal a los bulbos olfatorios, rodea lateralmente al pedúnculo olfatorio y a los lóbulos piriformes y termina en la fisura transversa. Se divide en rostral y caudal (Figura III.4.A).

En la región temporal está la fisura silviana, que es apropiadamente recta y corre en sentido ventro-rostral a dorso-caudal en un ángulo de 50° orientado hacia caudal. Está rodeada por la circunvolución ectosilviana que se divide en dos segmentos rostral y caudal, la cual está delimitada por el surco suprasilviano que se divide en tres partes: rostral, media y caudal (Figura III.4.A).

El surco marginal se proyecta rostralmente desde la región occipital, hasta contactar con los surcos ansado (medial) y coronal (lateral) en la región parietal. Los surcos marginal y coronal acompañan dorsalmente el recorrido del surco suprasilviano. Estos tres surcos delimitan la circunvolución suprasilviana más dorsal, que se divide en tres partes: rostral, media y caudal. El surco marginal forma el límite medial de dos circunvoluciones: la circunvolución occipital (caudal) y la circunvolución marginal (rostral) (Figura III.4.C). Destaca el gran tamaño de la circunvolución marginal en comparación a lo observado en los hemisferios telencefálicos de *Procyon* y *Nasua*.

En la región parietal se encuentra el surco cruciado, el cual se proyecta medialmente desde la fisura interhemisférica formando un ángulo aproximado de 15° con esta última y continúa su recorrido en sentido rostro-lateral. El surco cruciado delimita rostralmente con la circunvolución precrucuada y caudalmente con la circunvolución poscrucuada (Figura III.4.C). Según Welker y Campos (1963) caudal al surco cruciado está el surco poscruciado, sin embargo, no es visible en ningún material de *Potos* estudiado para esta tesis.

El surco presilviano es el más rostral, tiene forma de arco y junto con la fisura rinal rostral definen a la circunvolución proreal (Figura III.4.A).

Rinencéfalo

Los bulbos olfatorios están mayormente cubiertos por los hemisferios telencefálicos. El pedúnculo olfatorio, en comparación con lo observado en *Procyon* y *Nasua*, es corto y se ensancha hacia la región caudal. Caudo-lateralmente se encuentran los lóbulos piriformes, los cuales presentan un contorno subelíptico y son grandes en comparación a los de *Procyon* y *Nasua* (Figura III.4.D).

Cerebelo

El vermis es la parte más conspicua y destaca en vista dorsal, separado de los hemisferios cerebelosos por las fisuras paramedianas (Figura III.4.A).

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, y nervios craneales

Caudal al pedúnculo olfatorio se encuentran el nervio óptico (N II) y el quiasma óptico. A continuación, está la glándula hipófisis que se sitúa sobre el plano sagital, tiene un contorno redondeado y es grande en relación a la de *Nasua* y *Procyon*. Hacia caudal está el puente troncoencefálico o de Varolio (*pons*), cuyas fibras nerviosas se disponen perpendiculares al plano de simetría. En esta región, se identifica el craneal trigémino (N V) como el único visible en este material. Caudalmente está la médula oblongada con la decusación de las pirámides (Figura III.4.D).

III.2.5. *Bassaricyon gabii*

El encéfalo tiene contorno subelíptico en vista lateral y cuadrangular en vistas dorsal y ventral. Los hemisferios telencefálicos cubren parcialmente el cerebelo y en vista dorsal se visualizan claramente el vermis y gran parte de los hemisferios cerebelosos, característica que es propia del género (Figura III.5).

Neocorteza

La fisura rinal surge caudal a los bulbos olfatorios y rodea externamente el pedúnculo olfatorio y los lóbulos piriformes (Figura III.5.A).

En la región temporal se localiza la fisura silviana, la cual presenta una orientación en sentido ventro-rostral a dorso-caudal y forma un ángulo casi recto y con orientación caudal con la fisura rinal. Está rodeada por la circunvolución ectosilviana, que es la circunvolución arcuada de posición más medial y se divide en dos segmentos rostral y caudal. A su vez, esta circunvolución se encuentra dorsalmente limitada por el surco suprasilviano, el cual se divide en tres partes: rostral, media y caudal (Figura III.5.A).

En vista lateral y externamente al surco suprasilviano se encuentra el surco marginal, el cual contacta hacia rostral con los surcos ansado (medial) y coronal (lateral). Los surcos suprasilviano y marginal-coronal delimitan la circunvolución suprasilviana que es la circunvolución arcuada más dorsal. Entre el surco marginal y la fisura interhemiférica se observa la circunvolución marginal, al igual que en el encéfalo de *Potos*, es muy amplia y continúa hacia caudal como la circunvolución occipital (Figura III.5.B).

En la región frontal y en vista dorsal está el surco cruciado, el cual tiene forma de arco y se orienta en sentido caudo-medial a rostro-lateral. Delimita dos circunvoluciones: precrucuada (rostral) y poscrucuada (caudal). En vista lateral está el surco presilviano, que es el más rostral y se orienta en sentido caudo-ventral a rostro-dorsal. Junto con la fisura rinal rostral delimitan la circunvolución proreal (Figura III.5.C).

Rinencéfalo

Los bulbos olfatorios tienen contorno arrañonado en vista lateral, mientras que en vistas dorsal y ventral son redondeados. Hacia caudal está el pedúnculo olfatorio. En posición caudo-lateral están los lóbulos piriformes, los cuales presentan un contorno redondeado hacia rostral y se aplanan hacia caudal. Estos lóbulos son relativamente voluminosos respecto al tamaño general del encéfalo, similar a lo observado en *Potos*. (Figura III.5.D).

Cerebelo

El cerebelo está parcialmente cubierto por los hemisferios telencefálicos. Los hemisferios cerebelosos son ligeramente menores en comparación con el vermis, similar a lo observado en *Potos*, *Procyon* y *Nasua*. El vermis está separado de los hemisferios cerebelosos por los surcos paramedianos. En vista ventral se observan los paraflóculos (Figura III.5.D).

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, y nervios craneales

Caudalmente al pedúnculo olfatorio se encuentran los nervios ópticos (N II) y el quiasma óptico. Hacia caudal, sobre el plano sagital, está la glándula hipófisis, es impar y redondeada. Caudo-lateralmente hacia la derecha del lector se observa el nervio oculomotor (N III). Sobre el plano sagital está el puente (*pons*), lateralmente se observan los nervios: trigémino (N V), facial (N VII) y vestibulococlear (N VIII). En el material no están preservados los nervios: glossofaríngeo (N IX) y vago (N X). Hacia caudal está la médula oblongada, sobre el plano sagital se observan dos engrosamientos paralelos que corresponden a la decusación de las pirámides y están separados por la fisura mediana (Figura III.5.D).

III.2.6. *Bassariscus astutus*

El encéfalo de *Bassariscus astutus* es subcónico. Los hemisferios telencefálicos se ensanchan gradualmente hacia la región temporal. El cerebelo está parcialmente recubierto por los hemisferios telencefálicos, está comprimido rostro-caudalmente y su contorno caudal es casi recto (Figura III.6).

Neocorteza

La fisura rinal surge caudal a los bulbos olfatorios, rodea al pedúnculo olfatorio y a los lóbulos piriformes y termina en la fisura transversa.

En la región temporal está la fisura silviana la cual contacta ventralmente con la fisura rinal, forman entre ambas un ángulo aproximado de 85° con orientación caudal, algo similar a lo observado en *Potos flavus*. Esta fisura está rodeada por la circunvolución ectosilviana que se divide en rostral y caudal. Dorsalmente limita con el surco suprasilviano, que se divide en tres partes: caudal, media y rostral. Las regiones caudal y rostral tienen forma de arco con la convexidad orientada hacia caudal; en la región media se observa un pequeño surco secundario (Figura III.6.A).

En la región occipital se origina el surco marginal, el cual contacta rostralmente con los surcos ansado (medial) y coronal (lateral). Los surcos marginal-coronal y suprasilviano limitan dorsalmente con la circunvolución suprasilviana, la cual se divide en tres segmentos: rostral, media y caudal. Dorsalmente, entre el surco marginal y la fisura interhemisférica se encuentra la circunvolución marginal, la cual está muy desarrollada en este género respecto a lo observado en *Procyon*, *Nasua*, *Potos* y *Bassaricyon*. Hacia caudal, el surco marginal conforma el límite dorsal de la circunvolución occipital (Figura III.6.A y C).

En la región frontal se encuentra el surco cruciado, el cual se origina cerca del plano sagital y forma un ángulo de 45° con la fisura interhemisférica, orientado hacia rostral y luego se proyecta lateralmente de forma casi perpendicular al plano sagital. El surco cruciado limita dos circunvoluciones, hacia caudal la circunvolución poscruciada y hacia rostral la circunvolución precruciada. Entre el surco cruciado y los surcos ansado-coronal hay un pequeño surco, paralelo al surco ansado que se interpreta como surco poscruciado (Figura III.6.C).

En vista lateral y rostral está el surco presilviano, el cual acompaña en su recorrido a la fisura rinal rostral y ambos definen a la circunvolución proreal (Figuras III.6.A y B).

Rinencéfalo

La fisura rinal se observa preferentemente en vista lateral (Figura III.6.A). Los bulbos olfatorios son redondeados y elongados en sentido rostro-caudal. En vista ventral los pedúnculos olfatorios se ensanchan hacia caudal y continúan con los lóbulos piriformes (Figura III.6.D). Los lóbulos piriformes tienen un contorno arriñonado, en vista lateral son redondeados hacia rostral y aplanados hacia caudal.

Cerebelo

Tiene forma triangular y en vista lateral el extremo caudal forma un plano aproximadamente recto. Está cubierto parcialmente por los hemisferios telencefálicos en vista dorsal. El vermis es la parte más visible y destaca en vista dorsal. Está separado de los hemisferios cerebelosos por las fisuras paramedianas. Tanto en vista lateral como ventral se observan los paraflóculos, que son redondeados y se encuentran en el extremo más rostral del cerebelo (Figura III.6.D).

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, y nervios craneales

Caudal al pedúnculo olfatorio están los nervios ópticos (N II) y el quiasma óptico. Hacia caudal, sobre el plano de simetría se encuentra la hipófisis, la cual se caracteriza por ser redondeada y de mayor tamaño en comparación con las de *Procyon*, *Nasua*, *Potos* y *Bassaricyon*. Caudalmente, sobre el plano sagital se sitúa el puente de Varolio, que corresponde a un aumento en la cantidad de fibras nerviosas. Lateralmente se observa el nervio trigémino (N V).

La médula oblongada es la estructura anatómica más caudal del encéfalo, sobre el plano sagital apenas son visibles la decusación de las pirámides y la fisura mediana (Figura III.6.D).

III.3. Descripciones de los moldes endocraneanos de Procyonidae

III.3.1. Molde endocraneano de *Procyon*

Los moldes endocraneanos de *Procyon lotor* (Figuras III.7 y III.8) y *Procyon cancrivorus* (Figura III.9) serán descritos de manera conjunta debido a su similitud, señalando cualquier variación que pueda observarse. Los moldes endocraneanos representan el encéfalo completo y permiten identificar las siguientes estructuras anatómicas: neocorteza; rinencéfalo; cerebelo; y vista ventral, que incluye a la región hipofisaria, tallo cerebral, nervios craneanos, vasos sanguíneos y forámenes asociados a sus recorridos, véase Tabla II.4.

Los hemisferios telencefálicos de *Procyon lotor* tienen contorno hexagonal en vista dorsal y son redondeados en vista lateral. En *Procyon cancrivorus* son subelípticos en vista dorsal. En todos los ejemplares estudiados el ancho máximo tanto en vista dorsal como lateral, se registra al nivel del lóbulo temporal (Tabla II.4).

Los hemisferios telencefálicos recubren parcialmente al cerebelo, pudiéndose observar en vista dorsal una pequeña parte del vermis y de los hemisferios cerebelosos.

Neocorteza

La neocorteza es más compleja en comparación a la de los otros géneros de prociónidos vivientes estudiados (e.g. *Nasua*, *Nasuella*, *Potos*, *Bassaricyon* y *Bassariscus*), por la presencia de un complejo de surcos neocorticales propios.

La fisura rinal discurre paralela al eje rostro-caudal del encéfalo. Recorre lateralmente el pedúnculo olfatorio, para luego rodear a los lóbulos piriformes. En vista lateral se observa parcialmente, debido al gran desarrollo de la región neocortical. El sitio de contacto de la fisura rinal con la fisura silviana, se utiliza como punto de referencia para dividirla en dos partes: rostral y caudal (Figura III.7.D).

En la región temporal está la fisura silviana, que se orienta en sentido ventro-rostral a dorso-caudal y corre en un aproximado de 45° respecto a la fisura rinal. Sus

bordes son estrechos y definidos en ventral, y se vuelven menos precisos hacia dorsal. La fisura silviana está rodeada por la circunvolución ectosilviana, que es la circunvolución arcuada de posición más medial visible externamente. Esta circunvolución se divide en una parte rostral y una caudal, siendo la rostral más estrecha que la caudal. Debido a que los hemisferios telencefálicos de los prociónidos están opercularizados no se observan la circunvolución silviana, ni el surco ectosilviano. Dorsalmente está el surco suprasilviano, que se divide en dos partes: rostral y caudal. La región caudal tiene forma de arco, mientras que la parte rostral tiene forma de U abierta o L con la concavidad dorsal (Figura III.7.A). Hacia dorsal está la circunvolución suprasilviana, que es la circunvolución arcuada más dorsal y puede dividirse en tres regiones: caudal, media y rostral. Su forma es semejante a la circunvolución ectosilviana, debido a que la acompaña dorsalmente en su recorrido.

Dorsalmente se encuentran los surcos marginal y coronal, los cuales se disponen de manera concéntrica y forman el límite dorsal de las circunvoluciones arcuadas (Figuras III.7.A y B, Figura III.8.A y B, Figuras III.9.A y B). El surco marginal contacta en su extremo rostral con la bifurcación de los surcos ansado (medial) y coronal (lateral). El surco coronal está interrumpido por el gran desarrollo del área sensitiva somática primaria. En su extremo más rostral se observa la rama ascendente del surco coronal (Hardin *et al.*, 1968) que recorre un corto tramo en sentido ventro-dorsal y sólo puede observarse lateralmente. El surco ansado se dispone aproximadamente perpendicular a la fisura interhemisférica, sin llegar a contactar con la misma y tiene un desarrollo mayor respecto al de los demás géneros de prociónidos (Figuras III.7.A y D).

Hacia caudal, entre el surco marginal y la fisura transversa se encuentra la circunvolución occipital. Hacia rostral, entre el surco marginal y la fisura interhemisférica se encuentra la circunvolución marginal.

Entre los surcos ansado y coronal se encuentra el surco trirradiado, que es propio del género *Procyon* y se relaciona con la función sensitiva somática primaria vinculada con la exploración táctil del entorno con las manos (Welker y Seidenstein, 1959 y Welker y Campos, 1963).

En la región frontal está el surco cruciado, que llega hasta la fisura interhemisférica y es perpendicular a ella. Es un surco amplio y con forma de arco. Caudalmente se encuentra el complejo de surcos poscruiciados (Hardin *et al.*, 1968) propio del género *Procyon*. Dicho complejo es un conjunto de surcos menores que topográficamente se corresponden con el surco poscruiciado, característico de los demás géneros de prociónidos vivientes y cuya forma y cantidad de surcos varía entre los individuos (Figura III.7.A).

El surco cruciado limita la circunvolución precruiciada hacia rostral. Hacia caudal, entre el surco cruciado y el complejo de surcos poscruiciados se encuentra el complejo de circunvoluciones poscruiciadas (Hardin *et al.*, 1968). La circunvolución precruiciada y el complejo de circunvoluciones poscruiciadas son denominadas en conjunto como la circunvolución sigmoidea, que es propia del género *Procyon* (Figuras III.7.C, 8.C y 9.C).

El surco presilviano es el surco de posición más rostral y corre casi paralelamente a la fisura rinal. Entre ambos se encuentra la circunvolución más rostral que se denomina proreal.

Rinencéfalo

El rinencéfalo está separado de la neocorteza por la fisura rinal. En el extremo más rostral se observan los bulbos olfatorios cuyo contorno es subtriangular, tanto en vista lateral como dorsal. Tienen una superficie rugosa en la cara rostro-ventral, que se interpreta como el relleno de los forámenes de la placa cribiforme del hueso etmoides, que en vida del animal eran atravesados por los paquetes de axones del nervio craneal olfatorio (N I). Hacia caudal continua el pedúnculo olfatorio.

Dispuestos caudo-lateralmente están los lóbulos piriformes, correspondientes a dos estructuras laterales convexas que se encuentran ventralmente a la fisura rinal y están próximas a la intersección con el surco silviano (Figuras III.7.D, 8.D y 9.D).

Cerebelo

El cerebelo se ubica en la región dorsal del metencéfalo y está recubierto mayormente por el hueso occipital. Se observa el vermis medial y los hemisferios cerebelosos laterales, que tienen tamaños similares y están separados por dos profundas fisuras paramedianas (Figuras III.24.E y F, Figura III.25.A). En los moldes endocraneanos estudiados, el ancho máximo del cerebelo es menor que el ancho máximo de los hemisferios telencefalicos (Tabla II.4). El cerebelo está separado del telencéfalo por la fisura transversa y en ese sector se observa la impronta del tentorio cerebeloso.

Dispuesta dorso-lateralmente al meato acústico interno se encuentra la fosa subarcuata del petroso, que en el caso de *Procyon* tiene un tamaño reducido y apenas es visible en el molde endocraneano, sólo puede distinguirse en la TAC. Esta fosa, en vida del animal contiene los paraflóculos del cerebelo.

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, nervios craneanos y forámenes asociados

Al observar los moldes endocraneanos en vista ventral, se pueden distinguir varias estructuras anatómicas. Dispuesto caudal a los pedúnculos olfatorios está la impronta de los canales ópticos, que dejan su impresión en el hueso preesfenoides y se unen en el quiasma óptico. Por el canal óptico corren el nervio craneal óptico (N II) junto con la arteria y la vena oftálmicas.

Caudo-lateralmente se observa la impronta de las fisuras orbitarias, que se encuentran en el hueso basiesfenoides y están situadas caudal a las apófisis clinoides rostrales del hueso preesfenoides. En vida del animal son atravesadas por los nervios craneales: oculomotor (N III), troclear (N IV), rama oftálmica del nervio rama oftálmica del nervio trigémino (N V₁) y abducens (N VI); por la arteria meníngea; por la arteria anastomósica y la vena orbital (Story, 1951 y Evans y De Lahunta, 2013). Hacia caudal se encuentra el relleno del foramen redondo, está situado en el hueso basiesfenoides y permite el pasaje de la rama maxilar del nervio trigémino (N V₂), pequeñas anastomosis de la arteria meníngea media y vénulas (Story, 1951). En Procyonidae y Mustelidae está ausente el canal alar o canal

aliesfenoides, en el cráneo se observa que el foramen redondo (*foramen rotundum*) está separado de la fisura orbitaria por un septo delgado (Davis, 1964) (Figuras III.7.D, 8.D y 9.D).

Dispuesto caudo-lateralmente a la impronta del foramen redondo está el relleno del foramen oval, el cual en vida del animal permite pasaje de la rama mandibular del nervio trigémino (N V₃), la arteria meníngea media y vénulas) (Story, 1951). Medialmente se observa la representación de la región hipofisaria, que es la impronta de la foseta hipofisaria situada en el hueso basiesfenoides y que en vida del animal rodea a la hipófisis.

En posición caudo-medial se encuentra el relleno de la impresión pontina, que es una depresión en la parte basilar del hueso occipital (basioccipital) y corresponde al puente de Varolio o puente troncoencefálico (*pons*). Hacia caudal se continúa con la impresión de la médula oblongada o impresión medular, de la cual destacan dos estructuras ligeramente convexas (en el molde endocraneano) y paralelas entre sí, que se denominan pirámides (*pyramis*). En vida del animal permiten el pasaje de axones mielinizados que se dirigen hacia rostral de la médula oblongada o hacia la médula espinal (Figura III.7.D).

Caudo-lateralmente al foramen oval se observa la impronta del foramen carotídeo interno, que se encuentra sobre el ápice de la porción petrosa del hueso temporal (Evans y De Lahunta, 2013) y permite el pasaje de la arteria carótida interna, nervio carotídeo interno y una rama del seno cavernoso (Story, 1951 y Evans y De Lahunta, 2013). Story (1951) en su estudio sobre las arterias carótidas en Procyonidae, denomina a esta estructura como foramen carotídeo posterior (*caroticum posterior*).

En posición caudo-medial y muy próximo al relleno del foramen carotídeo interno, está la impronta del canal petrooccipital que permite pasaje del seno venoso ventral del petroso hacia rostral. Este canal se sitúa en la sutura petrooccipital, que relaciona la porción petrosa del hueso temporal con el basioccipital y se dispone en sentido caudo-rostral (Figuras III.7.D y 8.D). No se observa en el molde de *Procyon cancrivorus*.

En posición caudo-lateral respecto al canal petrooccipital se encuentra la impronta del meato acústico interno. En vida del animal permite el pasaje de los nervios facial (N VII), acústico (N VIII), la rama auditiva interna de la arteria basilar y vénulas nutricias (Story, 1951). En el extremo más posterior del relleno de la fisura petrooccipital está la impronta del foramen yugular, que es atravesado por los nervios craneales: glossofaríngeo (N IX), vago (N X) y accesorio (N XI), el seno venoso del petroso (que luego continúa por la fisura petrooccipital) y la arteria timpánica inferior. Este foramen también es conocido como foramen lacerum posterior (Liu *et al.*, 2012). En el molde estudiado de *Procyon cancrivorus* no se observa el foramen yugular.

Dispuesto caudo-medial al relleno del foramen yugular se encuentra la impronta del canal hipogloso, que permite el pasaje del nervio craneal hipogloso (N XII) y la arteria meníngea posterior. Caudo-lateralmente está la impronta del canal o conducto condilídeo, que se encuentra en la superficie interna de los cóndilos occipitales y permite el pasaje de venas emisarias a través del seno transversal y el seno basilar.

Vasos sanguíneos

En vista dorsal entre ambos hemisferios telencefálicos se encuentra la impronta del seno venoso dorsal sagital, que se origina próximo a la placa cribiforme del etmoides y se dirige en sentido caudal por la hoz del encéfalo (*falx cerebri*). Debido a su presencia, en los moldes endocraneanos no se observa la fisura interhemisférica. Es claramente visible en los moldes de *Procyon lotor*, aunque su presencia es apenas evidente en *Procyon cancrivorus*.

El relleno del seno venoso dorsal sagital, se une caudalmente con la confluencia de la impronta de los senos transversos derechos e izquierdos (se observan en vista caudal) (Figuras III.7.C y 8.C).

En los moldes endocraneanos de *Procyon lotor* se observa la impronta de la arteria meníngea media y corresponde al surco para la arteria meníngea sobre el hueso parietal (Figuras III.7.A, 8.A y B).

III.3.2. Molde endocraneano de *Nasua nasua*

El molde endocraneano de *Nasua nasua* (Figuras III.10 y 11) es alargado y de contorno subcuadrangular en vista dorsal. El ancho máximo se registra en la región temporal (Tabla II.4). Los bulbos olfatorios están expuestos, mientras que el cerebelo está parcialmente recubierto por los hemisferios telencefálicos.

Neocorteza

La fisura rinal es la más ventral y es visible en todo su recorrido. A la altura de los lóbulos piriformes contacta con la fisura silviana y a partir de este sitio se divide en rostral y caudal (Figuras III.10.A y B, Figuras III.11.A y B).

En la región temporal destaca la fisura silviana, que se orienta en sentido ventro-rostral a dorso-caudal y su inclinación es similar a lo observado para *Procyon lotor*. Está rodeada por la circunvolución ectosilviana, que se divide en rostral y caudal. Dorsalmente están surco suprasilviano, que se observa con mayor claridad en el ejemplar MLP 612 (Figura III.10.A) y la circunvolución suprasilviana, que se divide en rostral y caudal

Hacia dorsal se encuentran los surcos: marginal (caudal) y coronal (rostral), que forman los límites de la circunvolución suprasilviana. El surco marginal se comunica rostralmente con los surcos coronal (lateral) y ansado (medial), siendo este último muy corto. Caudalmente, entre el surco marginal y la fisura interhemisférica, se encuentra la circunvolución occipital que continúa rostralmente como circunvolución marginal. Entre el surco marginal y la fisura interhemisférica se observan pequeños surcos secundarios (Figura III.11.C).

En la región frontal y en vista dorsal está el surco cruciado (Figuras III.10.C y 11.C), el cual tiene forma de arco y se aproxima a su contraparte en el plano sagital. Hacia caudal están los surcos coronal, ansado y cruciado, los cuales forman los límites de la circunvolución poscruceada. En este sitio está el surco poscruceado, que es corto y no contacta con los demás surcos neocorticales.

Lateralmente se encuentra el surco presilviano, de forma arqueada, que contacta dorsalmente con el surco proreal (*proreus*), el cual es corto y discurre

paralelo a la fisura interhemisférica. Los surcos cruciado y presilviano delimitan a la circunvolución precrucada. Entre los surcos presilviano y la fisura rinal, se observa la circunvolución más rostral que se denomina circunvolución proreal.

Rinencéfalo

La fisura rinal fue descrita en el apartado anterior. Los bulbos olfatorios son grandes respecto a *Procyon* y su contorno es redondeado. Cada bulbo olfatorio está separado de su contraparte y lateralmente tienen una constricción en sentido rostro-caudal. En el ejemplar MLP 27.X97.11 (Figuras III.11.C y D) se observa una hendidura en el plano sagital. El pedúnculo olfatorio está ensanchado dorso-ventralmente. Postero-lateralmente se observan los lóbulos piriformes que son pequeños y redondeados (Figuras III.10.C y D, Figuras III.11.C y D).

Cerebelo

El cerebelo de *Nasua* está parcialmente recubierto por los hemisferios telencefálicos. El vermis se ubica en el plano sagital y está separado de los hemisferios cerebelosos por las fisuras paramedianas. (Figuras III.25.C y D). No se observa la fosa subarcuata del petroso.

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, nervios craneanos y forámenes asociados

Caudalmente al pedúnculo olfatorio se observan la impronta del canal óptico (atravesado por el N II) y del quiasma óptico. Caudo-lateralmente está la impronta de la fisura orbitaria que es de gran calibre y es atravesada por los nervios oculomotor (N III), troclear (N IV), rama oftálmica del trigémino (N V₁) y abducens (N VI). Hacia caudal están la impronta del foramen redondo (atravesados por la rama maxilar del nervio trigémino, N V₂) y del foramen oval (atravesado por la rama mandibular del nervio trigémino, N V₃). Ambos se encuentran lateralmente a la impronta de la foseta hipofisaria. Situado sobre el plano sagital hacia caudal se observa la impresión pontina, la cual tiene forma subredondeada. Hacia caudal está la impronta de la médula oblongada. En el ejemplar MLP 27.X.97.11 se puede observar la decusación de las pirámides. Hacia lateral se encuentra la impronta del foramen carotídeo interno y en sentido caudal está la impronta del meato acústico

interno, que en vida del animal es atravesado por los nervios craneales facial (N VII) y vestibulococlear (N VIII). En el ejemplar MLP 612 se observa la impronta del canal petrooccipital, que está dispuesta en sentido rostro-caudal y es lateral a la impresión pontina. La impronta del foramen yugular, por el cual discurren los nervios glossofaríngeo (N IX), vago (N X) y accesorio (N XI), se observa lateralmente a la médula oblongada (Figuras III.10.D y 11.D).

Vasos sanguíneos asociados

No se observan los moldes de los vasos sanguíneos asociados en ninguno de los ejemplares tomografiados.

III.3.3. Molde endocraneano de *Nasuella olivacea*

El molde endocraneano de *Nasuella olivacea* es subredondeado en vista dorsal. Los hemisferios telencefálicos recubren casi totalmente al cerebelo, siendo visible parte del vermis en vista dorsal. En vista lateral el molde tiene contorno subelíptico. Los bulbos olfatorios tienen un contorno redondeado. El cerebelo es aplanado y semielíptico. El ancho máximo se registra a nivel de la región temporal (Tabla II.4 y Figura III.12).

Neocorteza

Los hemisferios telencefálicos son redondeados en vista dorsal y subelípticos en vista lateral. Se observa un gran desarrollo de la región parietal, en comparación a *Procyon*.

La fisura rinal, tiene un recorrido en sentido rostro-caudal, es la de posición más ventral y apenas se distingue en vista lateral.

En la región temporal el surco más conspicuo es la fisura silviana y cuya forma y disposición es similar a la de *Nasua*. Rodeando a la fisura silviana está la circunvolución ectosilviana, que se divide en dos partes: caudal y rostral. Dorsalmente está el surco suprasilviano, que se divide en tres segmentos: rostral, medio y caudal (Figuras III.12.A y B) y forma el límite medial de la circunvolución

suprasilviana, que se divide en tres partes: rostral, media y caudal. Hacia rostral, la circunvolución suprasilviana recubre parcialmente a la circunvolución ectosilviana.

El surco marginal es subparalelo al plano sagital y rostralmente se comunica con los surcos ansado (medial) y coronal (lateral). Medialmente al surco marginal, se encuentra el surco endomarginal, los cuales corren dispuestos subparalelos y limitan a la circunvolución marginal. Entre la fisura mediana y el surco marginal se encuentra la circunvolución endomarginal (Figura III.12.C).

En la región frontal y en vista dorsal se encuentra el surco cruciado, tiene una forma aproximadamente recta y se dispone casi perpendicular a la fisura interhemisférica. Caudalmente, los surcos cruciado, ansado y coronal forman los límites de la circunvolución poscruciada, que tiene forma elíptica y en su interior aloja al surco poscruciado. Rostralmente al surco cruciado está el surco precruciado, cuyo recorrido es en ángulo recto. Ambos surcos delimitan a la circunvolución precruciada (Figura III.12.C).

El surco más rostral es el surco presilviano, tiene forma de arco y junto con el surco precruciado forman los límites de la circunvolución proreal, que es la más rostral. El surco presilviano contacta hacia dorsal con el surco proreal, el cual es corto y corre subparalelo al eje sagital.

Rinencéfalo

En comparación con *Procyon*, los bulbos olfatorios son subredondeados y grandes y el pedúnculo olfatorio es corto y ancho. Postero-lateralmente se encuentran los lóbulos piriformes cuyo contorno es subelíptico (Figura III.12.D).

Cerebelo

El cerebelo es aplanado. Los hemisferios cerebelosos son ligeramente menores que el vermis y están separados entre sí por las fisuras paramedianas (Figura III.25.E). No se observa la impronta de la fosa subarcuata del petroso.

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, nervios craneanos y forámenes asociados

Caudal al pedúnculo olfatorio están el canal óptico (nervio óptico, N II) y el quiasma óptico. Dispuesta hacia caudal y situada sobre el plano sagital, está la impronta de la foseta hipofisaria que es una estructura impar, redondeada y de pequeño tamaño en comparación con la de *Procyon*. Rostralmente está rodeada por la impronta fisura orbital (en vida del animal es atravesada por los nervios craneanos oculomotor (N III), troclear (N IV), rama oftálmica del trigémino (N V₁) y abducens (N VI)). Lateralmente se encuentra la impronta del foramen redondo, el cual es travesado por la rama maxilar del nervio trigémino (N V₂). Caudalmente se dispone la impronta del foramen oval, que en vida del animal es atravesado por la rama mandibular del nervio trigémino (N V₃). Caudo-lateralmente está la impronta del foramen carotídeo interno. Hacia medial y en sentido rostro-caudal se observa el canal petrooccipital. Caudal al foramen carotídeo se puede observar al meato acústico interno, cuya característica particular es su extremo hendido debido a que es atravesado por dos nervios craneales (facial, N VII y vestibulococlear, N VIII). Caudalmente al canal petrooccipital se dispone el foramen yugular, por el cual discurren los nervios craneales glossofaríngeo (N IX), vago (N X) y accesorio (N XI), cuyo tamaño es menor al observado en otros ejemplares estudiados, como *Procyon lotor*.

Hacia caudal se encuentra el canal condíleo, que en este ejemplar se pueden distinguir las aberturas ventrales y dorsales y además tiene un buen desarrollo de la mitad derecha. El canal hipogloso no es visible.

En posición medial y caudal al *dorsum sellae*, se observan la impresión pontina y la impronta de la médula oblongada (Figura III.12.D).

Vasos sanguíneos asociados

Se observa con cierta dificultad la rama parietal de la arteria meníngea media derecha e izquierda. En la región occipital derecha, es visible la impresión de un vaso sanguíneo, que podría interpretarse como la arteria occipital (Figura III.12.B).

En posición dorsal y dispuesto sobre el plano sagital, está el molde del seno venoso sagital dorsal (Figura III.12.C).

III.3.4. Molde endocraneano de *Potos flavus*

El molde endocraneano de *Potos flavus* está comprimido en sentido rostro-caudal, además tiene un contorno cuadrangular en vista dorsal y es subelíptico en vista lateral. Esta morfología en particular, puede estar relacionada a las modificaciones de la forma general del cráneo, como consecuencia de las adaptaciones a la vida arborícola (*e.g.* rostro corto y la frontalización de las órbitas). El ancho máximo de los hemisferios telencefálicos se registra en la región temporal (Figuras III.13, 14 y 15).

Neocorteza

Los hemisferios telencefálicos son cuadrangulares en vista dorsal y recubren parcialmente al cerebelo. Los surcos neocorticales son poco profundos y de contornos poco diferenciados en los tres ejemplares tomografiados (Figuras III.13.A y B., Figuras III.14.A y B) especialmente en el ejemplar MLP 1740 (Figuras III.15.A y B).

La fisura rinal es corta en comparación con la de los prociónidos de rostro alargado (*Procyon, Nasua y Nasuella*) y como en todos los géneros estudiados se dispone en sentido rostro-caudal. Surge caudal a los lóbulos olfatorios, continua su recorrido lateralmente a los pedúnculos olfatorios y a los lóbulos piriformes.

En la región temporal se encuentra la fisura silviana, que discurre en sentido rostro-ventral a caudo-dorsal en un ángulo de 80°, mucho mayor al ángulo observado en los prociónidos de rostro alargado (*Procyon, Nasua y Nasuella*). Rodeando a la fisura silviana está la circunvolución ectosilviana, que se divide en tres partes: rostral, media y caudal. Dorsalmente está el surco suprasilviano, que tiene forma de U invertida volcada hacia caudal y se divide en tres segmentos: rostral, media y caudal, en todos los ejemplares estudiados, la porción rostral está poco definida. Dorsalmente está la circunvolución suprasilviana, que se divide en

tres partes rostral, media y caudal. Dorsalmente está delimitada por los surcos: marginal (caudal) y coronal (rostral).

Hacia la región occipital entre el surco marginal y la fisura interhemisférica, se encuentra la circunvolución occipital, que continúa su recorrido cranealmente como circunvolución marginal.

Hacia rostral, el surco marginal contacta con los surcos coronal (lateral) y ansado (medial), disponiéndose ambos próximos entre sí formando un ángulo agudo.

En la región frontal se encuentra el surco cruciado, que corre en sentido caudal a rostro-lateral (Figuras III.14.D y 15.D). Según Welker y Campos (1963) *Potos* presentaría un pequeño surco poscruciado situado detrás del surco cruciado, sin embargo no ha sido posible identificarlo en los moldes endocraneos estudiados.

El surco cruciado limita hacia caudal con la circunvolución poscruciada y hacia craneal con la circunvolución precruciada.

Lateralmente se observa el surco más rostral denominado surco presilviano, que se orienta en sentido ventro-caudal a dorso-rostral. Se trata de un surco corto, posiblemente en relación al acortamiento del eje rostro-caudal del cráneo, en comparación a lo observado para los prociónidos de rostro alargado como *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella*. Entre la fisura rinal rostral y el surco presilviano se encuentra la circunvolución proreal, que apenas es visible en vista lateral (Figuras III.13.B, 14.B y 15.B).

Rinencéfalo

La fisura rinal fue descrita en el apartado anterior. Rostralmente se observa la impronta de los bulbos olfatorios, que se advierten comprimidos en sentido cráneo-caudal y están ensanchado hacia los laterales y dorsoventralmente, siendo acorazonada su contorno en vista anterior. El pedúnculo olfatorio es muy corto en comparación a lo observado en *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella*, esto está relacionado con el acortamiento del rostro, que provoca que los bulbos olfatorios se encuentren muy

próximos a los hemisferios telencefálicos. Hacia rostral se disponen el tracto olfatorio (lateral) y los tubérculos olfatorios (medial) que se conectan con los bulbos olfatorios a través del pedúnculo olfatorio. Los lóbulos piriformes son grandes en comparación a lo observado para los prociénidos de rostro alargado y su contorno es redondeado. (Figuras III.13.D, 14.D y 15.D).

Cerebelo

El cerebelo es grande y está comprimido en sentido rostro-caudal, en comparación con el de los géneros de prociénidos de rostro alargado. Los hemisferios cerebelosos son algo más pequeños en relación al vermis y están separados entre sí mediante profundas fisuras paramedianas. (Figuras III.24.C, D y E).

En vista ventral se observan dos protuberancias laterales, dispuestas caudal a la fisura transversa que corresponden a la impronta de la fosa subarcuata del hueso petroso, que en vida del animal se encontraban los paraflóculos del cerebelo (Figuras III.13.C, 14.C y 15.C).

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, nervios craneanos y forámenes asociados

Caudalmente al pedúnculo olfatorio se encuentra la impronta del canal óptico (atravesado por el nervio óptico, N II) y del quiasma óptico. En sentido rostro-caudal se disponen los moldes de la fisura orbitaria (que en vida del animal es atravesada por los nervios craneales oculomotor N III, troclear N IV, rama oftálmica del trigémino N V₁ y abducens N VI), foramen redondo (discurre la rama maxilar del nervio trigémino, N V₂) y foramen oval (permite el pasaje de la rama mandibular del trigémino, N V₃). Estas estructuras rodean lateralmente a la impronta de la foseta hipofisaria.

Hacia caudal está el molde del foramen carotídeo interno y del canal petrooccipital, ambos están muy próximos entre sí y se encuentran lateralmente al *dorsum sellae*. En el ejemplar MLP 1740 no se observa el foramen carotídeo interno. Sobre el plano sagital y situado posteriormente a la silla turca, está la impresión

pontina que continúa caudalmente como la impronta de la médula oblongada, distinguiéndose las pirámides en el ejemplar USNM 337630.

Caudo-lateralmente a la impronta del canal petrooccipital está la impronta del meato acústico interno que se distingue por tener el extremo levemente hendido, ya que permite el pasaje de los nervios craneales facial (N VII) y vestibulococlear (N VIII). Hacia caudal está la impronta del foramen yugular, que permite el pasaje de los nervios craneales glossofaríngeo (N IX), vago (N X) y accesorio (N XI) y del canal condíleo. Hacia medial está el canal hipogloso, que es atravesado por el nervio craneal hipogloso (N XII). (Figuras III.13.C, 14.C y 15.C).

Vasos sanguíneos asociados

En el ejemplar USNM 337630 (Figura III.13.B) se observa la impronta de la arteria meníngea media, la cual surge caudal al surco suprasilviano posterior y se extiende hacia dorsal ramificándose varias veces. Recorre los hemisferios telencefálicos en sentido ventro-dorsal.

A nivel del surco interhemisférico y en vista dorsal se observa la impronta del seno venoso sagital dorsal. Es conspicuo en los materiales USNM 337630 y USNM 291066. En el ejemplar USNM 337630 se observa el seno venoso transverso derecho.

III.3.5. Molde endocraneano de *Bassaricyon alleni*

El molde endocraneano tiene contorno subelíptico en vista lateral y está comprimido en sentido rostro-caudal, característica que comparte con los géneros de prociónidos de rostro corto. Los bulbos olfatorios son cortos respecto a lo observado para los prociónidos de rostro alargado. En vista lateral el cerebelo está comprimido. Véase Figura III.16.

Neocorteza

Los hemisferios telencefálicos tienen un contorno redondeado en vista dorsal y subelíptico en vista lateral. Recubren parcialmente al cerebelo, pudiéndose

observar en vista dorsal al vermis y a los hemisferios cerebelosos (Figura III.16.A y B).

La fisura rinal tiene un sentido rostro-caudal y puede observarse tanto en la vista lateral como ventral. Rodea lateralmente al pedúnculo olfatorio y a los lóbulos piriformes. En este sitio contacta con la fisura silviana y es un punto de referencia para dividirla en una parte rostral y una caudal.

En la región temporal está la fisura silviana, es corta en comparación con los demás géneros estudiados (*Procyon*, *Nasua*, *Nasuella*, *Potos* y *Bassaricyon*) y está dispuesta en sentido ventro-rostral a dorso-caudal. Dorsalmente está rodeada por el surco suprasilviano que tiene forma de U invertida y su eje mayor se dirige hacia caudal. Se divide en tres partes: rostral, media y caudal. La fisura silviana y el surco suprasilviano forman los límites de la circunvolución ectosilviana, la cual se divide en rostral y caudal. Hacia dorsal está la circunvolución suprasilviana, que se divide en tres segmentos: rostral, medio y caudal, la cual está delimitada dorsalmente por los surcos marginal (caudal) y coronal (rostral)

Hacia la región occipital, entre el surco marginal y la fisura interhemisférica se encuentra la circunvolución occipital, que se continúa cranealmente con la circunvolución marginal. Véase Figura III.16.C.

El surco situado más craneal es el presilviano, el cual es corto, tiene forma de arco y se orienta en sentido ventro-dorsal. Recorre desde la fisura silviana rostral y termina próximo a la fisura interhemisférica. Entre el surco presilviano y la fisura rinal rostral se encuentra la circunvolución proreal.

En la región frontal se está el surco cruciado, tiene forma de línea recta y se acerca a la fisura interhemisférica en un ángulo de 45° aproximadamente, junto con su contralateral forman un triángulo con el vértice orientado hacia caudal (Figura III.16.C).

El surco cruciado limita la circunvolución poscruciada hacia caudal y la circunvolución precruciada hacia craneal.

Rinencéfalo

La fisura rinal fue descrita en el apartado anterior. Los bulbos olfatorios están acortados en sentido rostro-caudal. El pedúnculo olfatorio es corto y ancho. Los lóbulos piriformes están muy desarrollados respecto a los prociñidos de rostro alargado (Figura III.16.D) y tienen forma esférica en vista ventral.

Cerebelo

El cerebelo está comprimido. Los hemisferios cerebelosos son algo menores respecto al vermis y están separados por las fisuras paramediales. En vista ventral y próximos a la fisura transversa se observan dos protuberancias laterales que corresponden al molde de la fosa subarcuata del hueso petroso, que en vida del animal corresponden a los paraflóculos del cerebelo. Véase Figura III.24.A.

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, nervios craneanos y forámenes asociados

En posición caudal al pedúnculo olfatorio está el molde del canal óptico (atravesado por el nervio óptico NII) y del quiasma óptico. Caudo-lateralmente se encuentran los moldes de la fisura orbitaria (que permite el pasaje de los nervios craneales oculomotor N III, troclear N IV, rama oftálmica del trigémino N V₁ y abducens N VI), el foramen redondo (atravesado por el nervio V₂) y el foramen oval (por el cual discurre el nervio V₃). Estas estructuras rodean a la impronta de la foseta hipofisaria. Véase Figura III.16.D.

Situado caudal a la impronta del foramen oval está la impronta del foramen carotídeo interno, el cual es muy pequeño en relación a los demás forámenes y se sitúa en el hueso temporal, cercano a la sutura con el basiesfenoides. Próximo al foramen carotídeo se observa la impronta del canal petrooccipital. Medialmente a la fosa subarcuata y caudal al canal petrooccipital está la impronta del foramen yugular, que en vida del animal permite el pasaje de los nervios glossofaríngeo N IX, vago N X y accesorio N XI. Entre la fosa flocular y el canal petrooccipital, está la impronta del meato acústico interno, atravesado por los nervios craneanos facial N VII y vestibulococlear N VIII.

Situado sobre el plano sagital está la impronta del puente troncoencefálico (*pons*) y hacia caudal se encuentra la impresión medular. Caudo-lateralmente se encuentran las improntas del canal hipogloso, por el cual discurre el nervio craneal hipogloso XII (medial) y del conducto carotídeo (lateral).

Vasos sanguíneos asociados

En vista lateral se observa la impronta de la arteria meníngea media que recorre los hemisferios telencefálicos en sentido ventro-dorsal. Surge desde la región más caudal del surco suprasilviano posterior y se extiende hacia dorsal ramificándose varias veces (Figura III.16.B).

Situado dorsalmente y sobre el plano sagital está la impronta del seno venoso sagital dorsal.

III.3.6. Molde endocraneano de *Bassariscus astutus*

El molde endocraneano tiene un contorno redondeado en vista dorsal, y presenta el ancho máximo a nivel de la región temporal. Los hemisferios telencefálicos tienen aspecto liso, con impresiones de surcos neocorticales apenas visibles. Posiblemente como resultado del engrosamiento de las meninges que suavizan la topografía de los hemisferios telencefálicos, ya que en el material de encéfalo fijado estudiado anteriormente (Véase III.2.6), se observan claramente tanto los surcos como las circunvoluciones neocorticales. Véase Figura III.17.

Neocorteza

La fisura silviana es apenas visible en vista lateral. El contorno del surco suprasilviano es apenas distinguible y puede observarse con claridad hacia su región media. La fisura silviana está rodeada dorsalmente por la circunvolución ectosilviana, por el surco suprasilviano y por la circunvolución suprasilviana.

Dorsalmente delimita con el surco marginal, el cual contacta hacia rostral contacta con los surcos ansado (medial) y coronal (lateral), siendo este último apenas visible. En el molde endocraneano no se distingue el surco poscruciado, que sin embargo está presente en el material fijado de encéfalo descrito anteriormente

(Figuras III.17.A y B). En vista dorsal se encuentra el surco cruciado, que corre en sentido caudo-medial a rostro-lateral, se dispone casi perpendicular al plano sagital y delimita dos circunvoluciones: poscruciada (caudal) y precruciada (rostral). El surco más rostral es el presilviano y se dispone subparalelo al eje mayor de los bulbos olfatorios (ventro-dorsal). Entre el surco presilviano y la fisura rinal rostral se observa la circunvolución proreal. (Figuras III.17.A y B).

Rinencéfalo

En los bulbos olfatorios son grandes respecto a los de *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella* y el eje mayor es dorso-ventral. El pedúnculo olfatorio es corto en comparación a los bulbos olfatorios, rasgo que comparte con *Potos* y *Bassaricyon* y se ensanchan hacia caudal. Dispuestos lateralmente a la impronta de la foseta hipofisaria se encuentran los lóbulos piriformes, que son dos protuberancias pequeñas en comparación a lo observado en otros géneros (*e.g.* *Potos*). La fisura rinal es apenas distinguible y puede observarse con mayor claridad en vista ventral. (Figura III.17.D).

Cerebelo

El cerebelo es corto rostro-caudalmente. El vermis está separado de los hemisferios cerebelosos por las fisuras paramedianas y tienen tamaños similares entre sí (Figura III.25.B).

En vista ventral y dispuestos lateralmente a los puentes, se observa la impronta de la fosa subarcuata cuyo contorno es ovalado y es grande en comparación a lo observado para *Potos* y *Bassaricyon* (Figura III.17.D).

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, nervios craneanos y forámenes asociados

Caudalmente a la impronta del pedúnculo olfatorio está la impronta del canal óptico (atravesado por nervio craneal óptico N II), que son dos estructuras bilaterales, simétricas que divergen rostralmente desde el quiasma óptico.

Hacia caudal y sobre el plano sagital, se encuentra la impronta de la foseta hipofisaria. Está rodeada por las improntas de: la fisura orbitaria, el foramen redondo y el foramen oval, los cuales se disponen muy próximos entre sí. En vida del animal, la fisura orbitaria es atravesada por los nervios craneales oculomotor N III, troclear N IV, rama oftálmica del trigémino N V₁ y abducens N VI; el foramen redondo es atravesado por la rama maxilar del nervio craneal trigémino N V₂ y el foramen oval por la rama mandibular del nervio craneal trigémino N V₃.

Sobre el plano sagital, dispuesta caudal a la impronta de la foseta hipofisaria, se observa la impresión pontina y la impronta de la médula oblongada, que apenas pueden distinguirse las pirámides (*pyramis*).

En posición caudo-medial respecto al foramen oval, está la impronta del foramen carotídeo interno y hacia caudal se observa parcialmente la impronta del canal petrooccipital. Lateralmente se encuentra la impronta del meato acústico interno, por el cual discurren los nervios craneales facial N VII y vestibulococlear N VIII. Entre ambas estructuras se observa un canal con forma de arco, que puede interpretarse con dudas como la impronta del canal para el nervio craneal trigémino (N V) que está presente en algunos grupos de carnívoros. Caudalmente a la impronta del canal petrooccipital está la impronta del canal del foramen yugular, que en vida del animal es atravesado por los nervios craneales glossofaríngeo (N IX), vago (N X) y accesorio (N XI). Véase Figura III.17.D.

Vasos sanguíneos asociados

Sobre los hemisferios telencefálicos y dispuesta hacia caudal, está la impronta de la arteria meníngea media que tiene un recorrido ventro-dorsal. Surge desde la región caudal al surco suprasilviano posterior y se extiende hacia dorsal ramificándose varias veces (Figura III.17.B).

En vista dorsal y hacia el plano sagital, se observa el molde del seno venoso sagital dorsal cuyos bordes son apenas distinguibles.

III.3.7. Molde endocraneano de †*Cyonasua*

La descripción del molde endocraneano de este taxón se realiza a partir de varios ejemplares con distinto grado de preservación.

El molde endocraneano del ejemplar MLP 95-III-31-80 (Figura III.22) es el más completo de los materiales estudiados, sin embargo el nivel de detalle neuroanatómico es mínimo. Para la descripción de la neocorteza se utilizaron los moldes endocraneanos de los ejemplares MMP 5047 (Figura III.18), MMP 2599 (Figura III.19) y MLP 10-52 (Figura III.20) y para la descripción del cerebelo se obtuvo información del ejemplar MLP-04-VI-10-1 (Figura III.21).

En el molde endocraneano digital del ejemplar MMP 5047 se preserva gran parte del hemisferio telencefálico izquierdo y de la porción dorsal del hemisferio telencefálico derecho. Además, están parcialmente preservados el tallo cerebral, los forámenes del basicráneo, la mayor parte del cerebelo y el rinencéfalo izquierdo. Están ausentes la región temporal y parte de las regiones parietal y frontal derecha de la neocorteza Véase Figura III.18.

En cuanto a la reconstrucción del molde endocraneano digital del ejemplar juvenil MMP 2599, se destaca la buena preservación de los hemisferios telencefálicos. El cerebelo está prácticamente ausente y sólo se observa parte del vermis. La lámina cribosa está fragmentada, por tanto, la cavidad nasal y la cavidad encefálica están comunicadas entre sí, lo que impide tener una buena representación de los bulbos olfatorios. Por el deterioro del material el tallo cerebral, la salida de nervios craneales y los forámenes asociados no están representados en el molde endocraneano (Figura III.19).

El ejemplar MLP 10-52 corresponde a un cráneo completo con el molde endocraneano natural izquierdo parcialmente expuesto. En el mismo se identifican varios surcos neocorticales y las correspondientes circunvoluciones arcuadas (Figura III.20).

En el molde endocraneano del ejemplar MLP-04-VI-10-1 se observan el tercio posterior de los hemisferios telencefálicos, el cerebelo y la impresión medular (Figura III.21).

En el ejemplar MLP 95-III-31-80, tanto la cavidad encefálica como la nasal se encuentran rellenas de sedimento con un contraste similar al del cráneo. Esto resultó en una reconstrucción tridimensional virtual del molde endocraneano con una baja definición de los detalles neuroanatómicos. Sin embargo, de este material se obtuvo información útil acerca del volumen, forma, etc. (Figura III.22).

Neocorteza

Los hemisferios telencefálicos tienen contorno cuadrangular en vista dorsal y son subelípticos en vista lateral. Tienen el tercio rostral casi tan ancho como el tercio caudal y recubren parcialmente al cerebelo (Figuras III.18.A y B; Figuras III.19.A,B y C).

La fisura rinal (Figura III.18.A) corre lateral al pedúnculo olfatorio y a los lóbulos piriformes y se divide en dos segmentos rostral y caudal, ambos son curvos y con la concavidad orientada hacia dorsal.

En la región temporal está la fisura silviana (Figura III.18.A), está orientada en sentido rostro-ventral a caudo-dorsal. Debido a la opercularización del encéfalo, los bordes de la fisura silviana están formados por el contacto de las partes rostral y caudal de la circunvolución ectosilviana, que tiene una gran superficie en comparación a lo observado para los géneros vivientes. En el ejemplar MMP 2599 (Figuras III.19.A y B) la fisura silviana es amplia y sus bordes son laxos, en comparación a lo observado para los otros materiales de †*Cyonasua*, como consecuencia se puede observar parcialmente en su interior a la primera circunvolución arcuada (circunvolución silviana).

Dispuesto dorsal a la circunvolución ectosilviana está el surco suprasilviano, que puede dividirse en tres partes: rostral, media y caudal, la región media es amplia en los ejemplares MLP 5047 (Figura III.18.A) y MMP 2599 (Figuras III.19. A y B). Dorsalmente está la circunvolución suprasilviana, que es corta en comparación a lo observado en los moldes endocraneanos de los demás géneros estudiados (Figuras III.18.A y B).

Caudal al surco suprasilviano se encuentra la circunvolución occipital, mientras que hacia dorsal está el surco marginal, que corre desde la región occipital, próximo a la fisura transversa hasta la región parietal, contactando rostralmente con los surcos coronal (lateral) y ansado (medial) (Figuras III.18.A y Figuras III.19.A y B).

El surco endomarginal es paralelo y medial respecto al surco marginal, ambos delimitan a la circunvolución marginal (Brauer y Schober, 1970; Evans y De Lahunta, 2013). Entre la fisura interhemisférica y el surco endomarginal se encuentra la circunvolución endomarginal (Brauer y Schober, 1970; Evans y De Lahunta, 2013) (Figuras III.18.A y B y Figuras III.19.A y B).

En la vista ventral del molde endocraneano MMP 5047 (Figura III.18.C), ubicada caudo-lateralmente al lóbulo piriforme se encuentra una circunvolución que podría identificarse como la circunvolución compuesta caudal (*Gyrus compositus caudalis*).

En la región frontal está el surco cruciado, que se orienta en sentido cráneo-medial a caudo-lateral y al compararlo con el de los géneros de prociónidos vivientes es amplio, profundo y de bordes poco demarcados. El surco cruciado y el surco coronal delimitan la circunvolución precruiciada. Entre el surco cruciado y el surco ansado se observa un pequeño surco que puede interpretarse como surco poscruiciado, entre ambos está delimitada la circunvolución poscruiciada. La circunvolución precruiciada y la circunvolución poscruiciada, se denominan en conjunto como circunvolución sigmoidea (Figuras III.18.A y B y Figuras III.19.A y B).

En vista lateral se encuentra el surco presilviano que es el más rostral, hacia caudal contacta con la fisura silviana formando un arco con la concavidad hacia dorsal. El surco presilviano y la fisura rinal rostral delimitan la circunvolución presilviana (Figura III.18.A y Figura III.19.A).

Rinencéfalo

Los bulbos olfatorios sólo pudieron reconstruirse completamente en el ejemplar MLP 95-III-31-80 (Figura III.22). En comparación con lo observado para los géneros vivientes son grandes, elongados y no están cubiertos por los

hemisferios telencefálicos. En el ejemplar MMP 2599 (Figura III.19) se observa parcialmente la impronta de los paquetes de axones del nervio craneal olfatorio (N I) que atraviesan la lámina cribosa del etmoides.

A comparación con los géneros vivientes el pedúnculo olfatorio es corto.

Los lóbulos piriformes tienen un contorno redondeado y son pequeños en comparación con los demás géneros estudiados.

La fisura rinal fue descrita en el apartado anterior.

Cerebelo

El cerebelo pudo reconstruirse completo en los ejemplares MLP 95-III-31-80 (Figura III.26.B) y MLP-04-VI-10-1 (Figura III.26.C). En MMP 5047 (Figura III.26.A) solo se conserva el hemisferio cerebeloso izquierdo y parte del vermis.

El cerebelo está separado del telencéfalo por la fisura transversa, en este sitio se encuentra al tentorio cerebeloso (*tentorium cerebelli*) y tiene un ancho máximo menor al ancho máximo de los hemisferios telencefálicos.

En las reconstrucciones pueden observarse el vermis central y los dos hemisferios cerebelosos laterales. Las fisuras paramedianas están presentes en el molde MLP 04.VI.10.1 (Figura III.26.C). Los hemisferios cerebelosos son ligeramente mayores al vermis y se expanden lateralmente.

No se observa la impronta de la fosa subarcuata del petroso.

Vista ventral, tallo cerebral o tronco encefálico, nervios craneanos y forámenes asociados

En todos los ejemplares estudiados la región ventral del cráneo está incompleta o ausente.

En el ejemplar juvenil (MMP 2599) en vista lateral derecha y medial al lóbulo piriforme, se encuentra la impronta del foramen redondo (Figura III.19.A). En el ejemplar MMP 5047 (Figura III.18.C) están parcialmente preservadas las estructuras anatómicas del tallo cerebral correspondientes a la mitad izquierda.

Medial al lóbulo piriforme izquierdo se encuentran las improntas del: foramen oval, que permite el pasaje de la rama maxilar del nervio trigémino (N V₂) (rostral) y del foramen carotídeo interno (caudal). Hacia caudal está la impronta del meato acústico interno, que en vida del animal era atravesado por los nervios craneales facial (N VII) y vestibulococlear (N VIII). Caudo-lateralmente está la impronta de lo que podría interpretarse con dudas, como el canal para el seno transversal.

En el ejemplar MLP-04-VI-10-1 (Figura III.21.D) y dispuesto medial al hemisferio cerebeloso, se encuentra la impronta del foramen yugular que permitía el pasaje de los nervios craneales glosofaríngeo (N IX), vago (N X) y accesorio (N XI). Hacia caudal se encuentra la impresión de la médula oblongada.

Vasos sanguíneos asociados

En el ejemplar MMP 5047 (Figura III.18.B) está la impronta del seno venoso sagital dorsal que se encuentra sobre el plano sagital, dorsal a la fisura interhemisférica.

En vista dorsal, en el molde endocraneano del ejemplar MMP 2599 (Figura III.19.B) se observan las suturas interfrontal (hueso frontal-hueso frontal), sagital (hueso parietal-hueso parietal) y lambdaidea (hueso parietal- hueso occipital).

En el molde endocraneano natural MLP 10-52 (Figura III.20.B) está la impronta de la arteria meníngea media, que se orienta en sentido ventro-dorsal y se sitúa caudal a la fisura silviana.

III.3.8. Molde endocraneano de †*Chapalmalania*

En este material están preservados la parte posterior de los hemisferios telencefálicos, el cerebelo y la médula oblongada y están ausentes los forámenes del basicráneo (Figura III.23).

En vista lateral se encuentra parcialmente la fisura silviana y hacia dorsal están la circunvolución ectosilviana (Figura III.23.C), el surco suprasilviano caudal,

el surco marginal y el surco endomarginal, éste último dispuesto hacia medial (Figuras III.23.A y B).

Entre la fisura silviana y el surco supraprasilviano caudal está la circunvolución ectosilviana. Hacia caudal se encuentra la circunvolución suprasilviana, que está delimitada por el surco suprasilviano caudal y el surco marginal. Este último surco forma el límite rostral de la circunvolución marginal. La circunvolución más caudal es la occipital y se dispone entre el surco suprasilviano caudal y la fisura transversa.

El cerebelo está completo, aunque su morfología externa se observa con dificultad. Los hemisferios cerebelosos se extienden lateralmente, el vermis es pronunciado y las fisuras paramedianas no son visibles (Figura III.23.D).

Ventralmente se observa la impresión de la médula oblongada (impresión medular) (Figura III.23.D).

III.4. Relaciones cráneo-encefálicas en Procyonidae: estudio comparado de moldes endocraneanos y encéfalos

Story (1951), postuló que en Procyonidae existen dos tendencias divergentes respecto a la longitud del rostro, la primera se relaciona con una expansión y la segunda con una reducción de la cavidad nasal. Aquellas formas actuales con alargamiento nasal incluyen los géneros *Bassariscus*, *Nasua*, *Procyon* y *Nasua*, mientras que los géneros con rostro corto serían *Bassaricyon* y *Potos*. La reducción del rostro viene acompañada con un engrosamiento horizontal de los músculos masticatorios y un aumento de calibre de sus vasos sanguíneos, así como una reducción del calibre de los vasos que irrigan las órbitas. Debido a la proximidad entre la cavidad nasal y el encéfalo, cualquier cambio influirá en la morfología de ambas estructuras anatómicas. Aquellos prociónidos de rostro corto tienden a tener bulbos olfatorios con mayor desarrollo en sentido dorsoventral; pedúnculos olfatorios cortos; el contorno de los hemisferios telencefálicos suele ser isodiamétrico; el cerebelo tiende a comprimirse en sentido rostro-caudal; aumenta la proximidad entre la fisura orbitaria, el foramen redondo y el foramen oval; se

observa una tendencia a la verticalidad de la placa cribosa del hueso etmoides y a la frontalización de las órbitas. †*Cyonasua* comparte características con aquellos prociónidos actuales de rostro largo, como ser la longitud de los bulbos y pedúnculos olfatorios y la forma general del molde endocraneano y cerebelo.

En *Potos flavus* como consecuencia del acortamiento del rostro el contorno del encéfalo es cuadrangular en todas las vistas (isodiamétrico), con bulbos y pedúnculos olfatorios reducidos, respecto a los géneros de rostro alargado. Los lóbulos piriformes y el Puente de Varolio, son grandes en comparación al de los demás géneros actuales. En *Bassaricyon* se observan ciertos rasgos morfológicos compartidos con *Potos*, como el tamaño relativo y morfología de los bulbos y pedúnculo olfatorios, los lóbulos piriformes y del Puente de Varolio, en comparación con aquellos prociónidos de rostro alargado.

Por otra parte, la forma elongada del encéfalo de *Nasua* coincide con el alargamiento del rostro (Story, 1951). Las variaciones más conspicuas se observan en la región rostral, especialmente en los bulbos y pedúnculos olfatorios alargados. Otra característica del encéfalo de *Nasua* es el desarrollo de la región frontal de la corteza telencefálica, especialmente del área prefrontal, cuya función involucra el control ejecutivo y la regulación de comportamientos sociales (Powell *et al.*, 2010). Según Arsznov y Sakai (2013), este rasgo está más desarrollado en los individuos hembras, las cuales conviven en grupos filopátricos junto con machos juveniles, mientras que los machos adultos son solitarios.

Un rasgo compartido entre los prociónidos de rostro corto (*Potos* y *Bassaricyon*) y *Bassariscus* es el alargamiento de la fosa flocular (Ahrens, 2012). La fosa subarcuata se encuentra en el petroso y abre en la cavidad endocraneana ventral. En ese sitio se alojan el flóculo (Ferreira-Cardoso *et al.*, 2017) o el paraflóculo (Evans y De Lahunta, 2013) del cerebelo. La fosa subarcuata es poco profunda o está ausente en *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella*, así como en †*Cyonasua*. Ahrens (2012) consideró como estado plesiomórfico para los prociónidos la presencia de una fosa subarcuata profunda, mientras que la condición derivada sería una fosa subarcuata poco profunda o ausente. Esta condición bien podría estar vinculada a un cambio en el modo de vida, ya que la función de los paraflóculos está

relacionada con la sincronización de las funciones oculares y motoras, resultando muy útil en aquellos géneros arborícolas (*Potos* y *Bassaricyon*) y bien podría haberse perdido en los ancestros de los demás géneros, tanto actuales como en los fósiles sudamericanos cuyo modo de vida los vincula a hábitos terrestres, o bien escansoriales (Ahrens, 2012).

La región neocortical de Procyonidae tiene características que se conservan en todas las especies estudiadas. La opercularización de la región temporal de la corteza telencefálica es una de las más distintivas. En el ejemplar juvenil de †*Cyonasua* (MMP 2599) se puede observar dentro de la fisura silviana a la circunvolución silviana. Otros rasgos compartidos son propios de Carnivora, como la presencia del surco cruciado y las circunvoluciones arcuadas.

El aspecto general del encéfalo y del molde endocraneano de *Procyon lotor* y *Procyon cancrivorus* es similar. El encéfalo de *Procyon cancrivorus* tiene la corteza telencefálica muy plegada y se observan gran cantidad de surcos secundarios.

La morfología del surco cruciado es similar en los distintos géneros de Procyonidae vivientes, generalmente tiene forma de arco y se acerca a su contralateral formando ambos un triángulo con el vértice orientado hacia caudal. En los prociónidos de rostro corto (*Potos* y *Bassaricyon*) la morfología del surco cruciado es distintiva, el ángulo que separa los surcos contralaterales es agudo o recto, observándose el más pequeño en *Potos*. En *Procyon*, *Nasua*, *Nasuella* y *Bassariscus*, el ángulo que forman ambos surcos es mayor a 90°.

En el género *Procyon* la morfología del surco cruciado es variable según la especie. En *Procyon lotor* los surcos contralaterales se disponen de forma aproximadamente perpendicular respecto a la fisura interhemisférica; mientras que en *Procyon cancrivorus* tiene forma triangular, cuyo vértice se orienta hacia caudal.

En el caso de †*Cyonasua* la morfología del surco cruciado es diferente respecto al de los géneros actuales. Tiene bordes amplios y se orienta en sentido rostro-medial a ventro-lateral, mientras que en los géneros actuales la orientación es opuesta (caudo-medial a rostro-lateral).

En los prociénidos en general, se puede observar un gran desarrollo de la zona poscruciada de la corteza telencefálica formada por los surcos coronal, ansado, suprasilviano anterior, poscruciado y trirradiado. En esta región está representada el área sensitiva somática primaria (SSI). *Procyon* presenta una modificación extrema de esa zona, con la presencia del surco trirradiado y el complejo de circunvoluciones poscruciadas, vinculados a la gran sensibilidad en los dígitos que cumple una función fundamental en la búsqueda del alimento y reconocimiento del entorno (Welker y Campos, 1963). El desarrollo de esta región también es notable en *Nasua* y *Nasuella*, especialmente en el área de la circunvolución suprasilviana rostral vinculada a la sensibilidad táctil del rinario. En *Bassariscus* y *Bassaricyon* la morfología es sencilla y el desarrollo del área es el menor registrado en los materiales estudiados.

En †*Cyonasua*, el área SSI, tiene un buen desarrollo. La circunvolución suprasilviana rostral es amplia. En el ejemplar MMP 5047, los surcos suprasilviano rostral, coronal y cruciado, delimitan un área en la cual se encuentra el surco coronal y un pequeño surco secundario perpendicular. Mientras que en el juvenil MMP 2599, esta región tiene menor desarrollo y se observa cierta similitud morfológica con *Bassariscus* y *Bassaricyon*. Es difícil interpretar dicha variabilidad, ya que bien podría relacionarse con variaciones ontogenéticas o filogenéticas, por tanto para las interpretaciones se considerará el ejemplar adulto MMP 5047.

La morfología del surco coronal presenta variaciones en los prociénidos vivientes. En *Bassariscus* es sencillo y tiene forma de arco, mientras que en *Potos*, *Procyon* y *Nasua* (también en *Nasuella*) el surco está “distorsionado por una o más convexidades” Welker y Campos (1963: 26).

En todas de las especies estudiadas el surco marginal se comunica rostralmente con los surcos coronal y ansado. El surco y la circunvolución endomarginal están presentes en *Nasua*, *Nasuella*, †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*.

En *Nasua* y *Nasuella* hay un desarrollo importante de la región parietal de la corteza telencefálica, posiblemente vinculada a la forma elongada del rostro.

La parte ventral de los moldes endocraneanos sólo pudo ser estudiada en las especies vivientes. La morfología de las estructuras anatómicas es similar en todos los casos, por tanto podría inferirse que tanto †*Cyonasua* como †*Chapalmalania* podrían haber presentado variaciones menores respecto a este patrón.

La morfología externa del cerebelo es similar en todas las especies. En *Potos* el tamaño del cerebelo es proporcionalmente mayor respecto al encéfalo si se lo compara con los demás géneros de prociónidos vivientes y posiblemente esté vinculado al modo de vida arborícola (Ahrens, 2012; Arsznov y Sakai, 2013). *Bassaricyon* comparte con *Potos* tanto la similitud morfológica, como el volumen proporcional del cerebelo, así como sus hábitos arborícolas. Respecto a las especies fósiles sudamericanas, †*Chapalmalania* pareciera tener un cerebelo proporcionalmente menor al resto del volumen del encéfalo, aunque esta información deberá ser contrastada mediante el estudio de moldes endocraneanos completos.

En la Tabla III.1, se citan todos los surcos neocorticales presentes en los géneros estudiados.

Capítulo IV

Anatomía del cráneo de Procyonidae vivos y fósiles sudamericanos



Tomo I

IV. ANATOMÍA DEL CRÁNEO DE PROCYONIDAE VIVIENTES Y FÓSILES SUDAMERICANOS

IV.1. Introducción

En este capítulo se estudian, de manera complementaria y asociada a los estudios paleoneurológicos y cráneo-encefálicos, los cráneos de los géneros de Procyonidae vivientes (*e.g.* *Procyon*, *Potos*, *Nasua*, *Nasuella*, *Bassariscus* y *Bassaricyon*) y fósiles sudamericanos (*e.g.* †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*). El objetivo, es brindar información general sobre la morfología del cráneo, en base a los materiales y bibliografía disponibles.

Los prociónidos carecen de canal aliesfenoides (situado en el pterigoides) y tienen una fosa suprameatal (situada en el petroso) expandida dorsalmente (Baskin, 2004). Sin embargo, los primeros prociónidos, que aparecieron en el Oligoceno de Europa (*e.g.* †*Pseudobassarigsi*, †*Amphictis ambigua*), tenían canal aliesfenoides y fosa suprameatal poco profunda, ambos caracteres también estaban presentes en otros grupos basales de carnívoros (Baskin, 2004).

Las características craneanas más relevantes de las subfamilias de Procyonidae vivientes y sus géneros (Decker y Wozencraft, 1991 y Ahrens, 2012), son:

-Subfamilia Potosinae: hueso entotimpánico pequeño, meato acústico interno situado en el límite ventromedial del petroso, rostro corto, arco zigomático curvado, proceso supraorbital alargado, límite ventral del foramen infraorbital se dispone posteriormente a los límites dorsales, proceso mastoideo largo y angosto.

Potos: osificación incompleta de la región lagrimal. Es el género con más autapomorfías craneanas.

Bassaricyon: borde posterior de los nasales con forma de U.

-Subfamilia Procyoninae: palatino expandido lateralmente, vómer en contacto con el palatino en las regiones medial y ventral, región mesopterigoidea deprimida dorsalmente sobre el plano sagital, la fosa para la inserción del músculo

tensor del tímpano en el petroso está parcialmente cubierta por una lámina ósea, fosa flocular expandida que se hace menos profunda con la edad del individuo.

Procyon: sutura maxilo-palatina truncada; canal del meato acústico externo elongado que se extiende hasta el borde lateral del escamoso.

Bassariscus: fosa suprameatal con orientación posterolateral, región mesopterigoidea del palatino está ausente, como consecuencia el palatino es más corto que el maxilar

Nasua: fosa muscular zigomática profunda en la pared de la órbita, espira basal del promontorio del petroso alargada, foramen redondo considerablemente mayor que el foramen oval.

Nasuella: dentición reducida, ausencia de los procesos supraorbitales.

Características compartidas por *Nasua* y *Nasuella*: foramen de Steno elongado, huesos nasales con una curvatura dorsal, fosa nasolabial profunda.

En las dos subfamilias de Procyonidae existe una tendencia divergente respecto a la longitud relativa del rostro respecto al resto del cráneo. En la subfamilia Procyoninae los rostros son elongados, especialmente en *Nasua* y *Nasuella*. Mientras que en la subfamilia Potosinae la tendencia es al acortamiento relativo, que en *Potos* alcanza la máxima reducción. Story (1951), estudió la relación entre la expansión del rostro y los vasos sanguíneos. En aquellos grupos con una tendencia a la elongación (*e.g. Bassariscus, Procyon* y *Nasua*) los vasos sanguíneos de la región nasal están muy desarrollados, mientras que aquellos vinculados a las órbitas tienen un menor calibre; la situación opuesta ocurre en los prociónidos de rostro corto. También se observan modificaciones en la musculatura masticatoria (músculos temporales, maseteros, zigomáticos, mandibular y pterigoides), si bien está muy desarrollada en los prociónidos en general, en las formas de rostro corto la tendencia es al incremento de espesor sobre el plano horizontal (Story, 1951).

IV.2 Generalidades del cráneo de Procyonidae vivientes

IV.2.1 Esqueleto facial

El hueso premaxilar o incisivo (*os incisivum*) tiene los alvéolos para los dientes incisivos, además forma los límites ventral y lateral del extremo rostral de la cavidad nasal y el extremo rostral del paladar duro (Figura IV.1). En los prociónidos especialmente en aquellos géneros de rostro alargado (*Nasua* y *Nasuella*), el premaxilar se proyecta rostralmente generando un diastema pronunciado entre incisivos y caninos (Figuras IV.2.C y E). En vista palatal y cercano a la sutura con el hueso maxilar, se observa una abertura oval denominada fisura palatina (Figura IV.1), que en vida del animal da paso a vasos sanguíneos y al ducto incisivo que comunica con el órgano vomeronasal (Evans y De Lahunta, 2013). Dispuesto medialmente a la fisura palatina está el foramen de Steno (ducto incisivo o ducto de Stensen), que alcanza su máximo desarrollo en *Nasua* y *Nasuella* (Figura IV.1).

El hueso nasal (*os nasale*) forma el techo de la cavidad nasal. En el margen caudal sutura con el hueso frontal y la superficie de contacto puede ser amplia (*Procyon*, *Bassariscus*, *Bassariscus* y *Nasua*) o estrecha (*Potos* y *Nasuella*) (Ahrens, 2012) (Figura IV.3). En los géneros *Nasua* y *Nasuella* tiene un perfil lateral fuertemente cóncavo que se correlaciona con el rostro elongado (Ahrens, 2012). En la superficie interna están los nasoturbinales.

El maxilar (*os maxillaris*) es el hueso facial de mayor tamaño y tiene los alvéolos para los caninos (en la sutura premaxilar-maxilar), premolares y molares. Externamente, la característica más destacada es el foramen infraorbitario, que permite el pasaje de la rama maxilar del nervio trigémino (N V₂) y vasos sanguíneos (Evans y De Lahunta, 2013). La posición relativa de los bordes dorsal y ventral del foramen es variable. En *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella*, los bordes dorsal y ventral están alineados; en *Bassariscus*, *Bassaricyon* y *Potos*, el borde ventral es caudal respecto al dorsal (Figura IV.2). En vista palatal, el proceso palatino del maxilar forma la mayor superficie del paladar duro y separa las vías digestivas y respiratorias. En su superficie destaca el foramen palatino mayor, que continúa rostralmente como un

surco y es atravesado por vasos y nervios (Figuras IV.1 y 9.A). Medialmente se encuentra el receso o seno maxilar, que junto con los senos frontales conforman los senos paranasales (Figura IV.7. A).

El hueso zigomático (*os zygomaticum*), yugal o malar, conforma la mitad rostral del arco zigomático y la región ventral de la órbita.

El hueso palatino (*os palatinum*) forma la región caudal del paladar duro, la pared rostromedial de la fosa pterigopalatina y la pared lateral nasofaríngea (Evans y De Lahunta, 2013). Puede dividirse en una lámina horizontal y una lámina vertical o perpendicular.

La lámina horizontal del palatino conforma la región caudal del paladar duro o región mesopterigoidea (Decker y Wozencraft, 1991) y es levemente cóncava en *Procyon*, *Nasua*, *Nasuella* y *Potos*. La longitud relativa de la lámina horizontal respecto al último molar (M2) es variable en los prociónidos (Baskin, 2004 y Ahrens, 2012). En *Bassaricyon*, *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella* es extensa y sobrepasa al último molar (Figuras IV.1.A.B.C y D); mientras en *Potos* apenas se extiende del M2 (Figura IV.1.E) y en *Bassariscus* termina a nivel del último molar (Figura IV.1.F).

La lámina vertical o perpendicular articula con el frontal y el esfenoides. En *Procyon*, *Nasua*, *Nasuella* y *Bassariscus*, la lámina vertical se expande lateralmente generando una concavidad (Figura IV.1.A.B.C y F), que da una apariencia “inflada” a la pared de la órbita (Decker y Wozencraft, 1991 y Ahrens, 2012).

El hueso lagrimal (*os lagrimale*) se encuentra próximo al margen medial de la órbita. En su morfología externa destaca la fosa para el saco lagrimal, que se proyecta internamente en el canal nasolagrimal (canal lagrimal). En *Potos* la pared de la órbita es muy delgada como consecuencia de la osificación incompleta y no se observa el canal nasolagrimal (Decker y Wozencraft, 1991).

El hueso pterigoides (*os pterygoideum*) es ancho y corto, forma la pared lateral nasofaríngea. Ventralmente destaca el hamulus (proceso hamular) que es una estructura con forma de gancho para la inserción del músculo tensor del velo del palatino (Evans y De Lahunta, 2013). En la mayoría de los géneros, el hamulus es dorsal respecto al proceso retroarticular o postglenoideo; mientras que en *Potos*

tanto el hamulus como el proceso articular están en el mismo plano (Figura IV.2) (Decker y Wozencraft, 1991).

El vómer (*os vomeris*) es un hueso impar que forma la parte caudo-ventral del septo nasal. En *Procyon*, *Nasua*, *Nasuella* y *Bassariscus*, el extremo caudal sobrepasa el límite del meato nasofaríngeo y puede observarse en vista palatal (Decker y Wozencraft, 1991 y Ahrens, 2012).

IV.2.2 Neurocráneo

El hueso frontal (*os frontale*) conforma la parte más rostral del neurocráneo y la pared dorso-medial de la órbita. En vista dorsal destaca el proceso postorbitario, supraorbitario o zigomático del frontal, que limita con la órbita hacia rostral y continua caudalmente como la cresta o línea orbitotemporal. En Potosinae el proceso postorbitario o supraorbitario está muy desarrollado, en *Bassaricyon* y *Potos* tiene forma de espina y está ausente en *Nasuella* (Figura IV.3). En la superficie interna están los senos frontales, que se encuentran entre la tabla interna y externa del frontal (Figura IV.7. A). El tamaño de los senos frontales varía según el tamaño del rostro, alcanzando el mínimo desarrollo en *Potos*.

El hueso parietal (*os parietale*) es ancho y cóncavo, forma la mayor superficie de la fosa temporal. En vista dorsal la característica más relevante es la cresta sagital, formada por el parietal rostralmente y el interparietal caudalmente, está bien definida en los individuos machos adultos (Ahrens, 2012), salvo en *Nasuella* (Decker y Wozencraft, 1991) y puede estar muy desarrollada en *Nasua* (Figura IV.2.C). En la superficie medial se observan las impresiones digitales de los surcos y circunvoluciones neocorticales, la impresión de la arteria meníngea media y el tentorio óseo cercano a la sutura con el occipital (Figura IV.7. A). El foramen etmoidal abre en la pared de la órbita, cercano a la sutura con el hueso etmoides y es atravesado por el nervio etmoidal y vasos sanguíneos (Figura IV.8. B).

El hueso temporal (*os temporale*) forma gran parte de la pared ventro-lateral del neurocráneo y se divide en: porción petrosa, timpánica y escamosa.

La porción petrosa está casi totalmente dentro del cráneo, contiene el laberinto óseo (vestíbulo, cóclea y canales semicirculares) y está formada por hueso

denso. El proceso o apófisis mastoidea es la estructura anatómica más caudal, es la única visible externamente y permite la inserción del músculo esternocleidomastoideo. En *Procyon* está bien desarrollado, es vertical y se encuentra ventral al meato acústico externo; en los demás géneros el desarrollo es menor, el perfil lateral es horizontal o subhorizontal y se ubica dorsal al meato acústico externo (Figura IV.2) (Ahrens, 2012).

En la superficie caudo-medial del petroso hay estructuras anatómicas que se reflejan en el molde endocraneano. La estructura más dorsal es la fosa subarcuata (Decker y Wozencraft, 1991 y Ahrens, 2012) que contiene al paraflóculo del cerebelo. La fosa subarcuata puede ser profunda y extenderse hacia los márgenes laterales del petroso (*e.g. Potos, Bassariscus y Bassaricyon*) o bien estar poco desarrollada o ausente (*e.g. Procyon, Nasua y Nasuella*) (Figura IV.18) (Decker y Wozencraft, 1991 y Ahrens, 2012). En aquellos géneros con una fosa conspicua, la misma tiende a ser menos profunda en individuos longevos (Decker y Wozencraft, 1991). Ventral a la fosa subarcuata está el meato acústico interno y hacia lateral, cercano a la sutura del petroso con el occipital (sutura petrooccipital) está el foramen yugular (Figuras IV.7.B y 8.A). El meato acústico interno se divide hacia un canal facial dorsal, que permite el pasaje del nervio craneano facial (N VII) y un canal vestibulococlear ventral, que es atravesado por el nervio craneano vestibulococlear (N VIII), en el molde endocraneano se observa como una hendidura (Figura III.3.1.D). El nervio facial continua su recorrido por el oído medio y luego atraviesa el foramen estilomastoide, que tiene una posición latero-ventral respecto a la bulla timpánica (Figura IV.9.).

En la región rostro-dorsal del petroso se observan las impresiones digitales del hemisferio telencefálico, correspondientes a la impronta de los surcos y circunvoluciones neocorticales de la parte más caudo-ventral de la región temporal (parte ventral de la fisura silviana y de la circunvolución ectosilvana caudal) y el molde de la arteria meníngea media (Evans y De Lahunta, 2013).

La porción timpánica es ventral, externamente puede identificarse fácilmente por la presencia de la bulla timpánica, es una cápsula ósea, que se encuentra entre la apófisis mastoidea y el proceso retroarticular (Figura IV.1). Hunt

(1974) quien estudió los componentes ontogenéticos que formaban la bulla timpánica en los carnívoros llegó a la conclusión que los huesos: timpánico, entotimpánico rostral, entotimpánico caudal y en ocasiones el hueso mastoideo, rodeaban la cavidad del oído medio. En base a la relación entre el timpánico y el entotimpánico hizo una clasificación en cinco tipos de bullas, nominadas A, B, C, D y E. Los prociénidos tienen una bulla timpánica tipo B cuyo componente principal es el entotimpánico caudal, el cual incrementa su tamaño durante la ontogenia resultando en una bulla inflada en el adulto. El entotimpánico caudal de *Bassariscus*, está más reducido respecto a los demás géneros como consecuencia la bulla es menos voluminosa, esto se interpreta como un carácter plesiomórfico (Ahrens, 2012).

El meato acústico externo comunica el oído externo con la membrana timpánica, su posición en el cráneo es latero-ventral y está situado entre los procesos mastoideo y retroarticular. La fosa suprameatal es una expansión dorsal del meato acústico externo y está presente en todos los géneros de prociénidos (Figura IV.18.C). Externamente, en el margen rostral de la bulla timpánica y próximo a la sutura esfenoidea, está el foramen lacerum o carotídeo externo. Lateralmente se encuentra el conducto musculotubárico, que está separado por una lámina delgada de hueso. En vida del animal contiene a la trompa de Eustaquio (tubo auditivo), que comunica el oído medio con la región nasofaríngea (Figuras IV.9.A y B). El canal carotídeo corre por la pared medial de la bulla timpánica, rostralmente se comunica con el exterior mediante el foramen lacerum, mientras que internamente, abre en la cavidad craneana en el foramen carotídeo interno (Figura IV.8. A), cercano a la sutura esfenoidea.

Recorriendo el contorno de la bulla timpánica hacia medial se encuentra el foramen carotídeo posterior o caudal (Figura IV.9. B) (Story, 1951), que se encuentra en la sutura petrooccipital o petrobasilar y permite el paso de la arteria carótida interna y nervios (Evans y De Lahunta, 2013).

La cavidad timpánica puede dividirse en: cavidad de la bulla timpánica, cavidad timpánica propiamente dicha (opuesta a la membrana timpánica) y receso epitimpánico (es una extensión dorsal para los huesecillos del oído medio). Aunque

no está previsto el estudio detallado de estas estructuras anatómicas, se considera necesario nombrar al seno epitimpánico, que es una expansión dorsal del receso epitimpánico y está presente en todos los géneros de prociónidos (Figura IV.18.C) (Ahrens, 2012).

La porción escamosa del hueso temporal se destaca por la presencia del proceso zigomático o escamoso del temporal, que junto con el yugal forman la arcada zigomática. En vista ventral está la fosa mandibular, que en *Potos* y *Bassaricyon* tiene una superficie lateral amplia, mientras que en *Bassariscus* y *Nasuella* es reducida (Figura IV.1). El límite caudal de la fosa mandibular es el proceso retroarticular o postglenoideo, hacia lateral contiene el foramen retroarticular (Figura IV.9.B) y es atravesado por el seno temporal y la vena emisaria (Evans y De Lahunta, 2013).

Otra estructura anatómica notable es la fisura timpanooccipital, que se encuentra entre la superficie media de la bulla timpánica y el basiooccipital, es caudal al foramen carotídeo posterior (Figura IV.9.B). Es una fisura amplia que permite el pasaje de los nervios craneales glossofaríngeo (N IX), vago (N X) y accesorio (XI), además de la arteria carótida interna.

Los huesos esfenoideos (*ossa esphenoidale*) forman gran parte de la cavidad craneana ventral, siendo el más rostral el preesfenoideos y el más caudal el basiesfenoideos.

El hueso preesfenoideos (*os presphenoidale*) forma la base de la fosa craneana rostral y contiene los canales ópticos, que son atravesados por el nervio óptico (N II) y las arterias oftálmicas. Hacia caudal está el surco quiasmático, se encuentra sobre el plano sagital, es impar y contiene al quiasma óptico. En el extremo caudal están los procesos o apófisis clinoides rostrales (Figura IV.7.B).

El hueso basiesfenoideos (*os basiesphenoidale*) forma la fosa craneana media y se divide en un cuerpo y dos alas. Las alas están mayormente cubiertas por la región escamosa del hueso temporal. El cuerpo contiene la foseta hipofisaria, que en vida del animal aloja la glándula homónima. Está limitado rostralmente por el *tuberculum sellae*, que se encuentra caudal al surco quiasmático y caudalmente por los procesos

clinoideos posteriores, conformando en conjunto a la silla turca (*sella turcica*) (Figura IV.7.B). Las alas del basifenoides forman la fosa piriforme y alojan al lóbulo piriforme. En la base de las alas del basiesfenoides hay una serie de forámenes que se disponen caudal al foramen óptico y en sentido rostro-caudal son: la fisura orbitaria que se sitúa en la sutura del preesfenoides y el basiesfenoides, el foramen redondo y el foramen oval. Pueden observarse tanto externamente en la pared lateroventral del cráneo, como internamente en una vista dorsal del basicráneo (Figuras IV.7. B y 8.B). Los detalles de los tejidos blandos que atraviesan los forámenes están detallados en la descripción del molde endocraneano de *Procyon* (Véase Página 78).

El hueso etmoides (*os ethmoidale*) conforma la parte más rostral del neurocráneo. Está formado por una porción horizontal (placa cribosa), una porción vertical y dos laberintos etmoidales (Evans y De Lahunta, 2013). En el límite con la fosa craneana rostral está la placa o lámina cribosa, la cual contiene numerosas perforaciones diminutas (forámenes cribiformes) que son atravesadas por los filetes del nervio olfatorio (N I) (Figura IV.8.A). En el molde endocraneano, esto se refleja a modo de rugosidades sobre el bulbo olfatorio (Figura III.1. A). La porción vertical articula con el vómer y forma el septo nasal óseo. Lateralmente, se extiende el laberinto etmoidal y está conformado por los etmoturbinales (ecto y endoturbinales). En la cavidad nasal se sitúan los cornetes nasales dorsales (concha nasal dorsal) y ventrales (concha nasal ventral), formados por el laberinto óseo del etmoides (Figura IV.8.A).

El hueso occipital (*os occipitale*) es un complejo óseo formado por cuatro centros de osificación: una parte escamosa (dorsal), dos partes condilares (laterales) y una parte basilar (ventral) (Figura IV.8).

La parte escamosa o supraoccipital forma el límite dorsal del foramen magnum. Hacia dorsal está el proceso interparietal, que es un hueso impar que se fusiona durante el desarrollo al supraoccipital y forma parte de la cresta sagital (Figura IV.10). Lateralmente está la cresta nugal, lambdoidea u occipital, que se extiende desde el proceso interparietal ventrolateralmente, hasta el proceso mastoideo del temporal, salvo en *Potos* que continua hasta el extremo caudal del

arco zigomático (Ahrens, 2012). En la superficie interna del supraoccipital está la impresión vermiforme, correspondiente a la impronta del vermis del cerebelo. El vermis está separado de los hemisferios cerebelosos por las fisuras paramedianas, que se corresponden con las crestas occipitales internas del hueso supraoccipital (Figura IV.3).

En la parte condilar o exoccipital destacan los cóndilos occipitales. Hacia lateral se encuentra la profunda fosa condilar y el proceso paraoccipital, que permite la inserción de los músculos digástrico y yuguloideo y que en los prociénidos tiene un perfil rectangular en vista caudal. En vista palatal, cercano a la sutura con el basioccipital está el foramen hipogloso y dorsolateralmente se sitúa el canal condilar, que contiene el seno basilar (Figuras IV.7.B y 8.A).

Internamente en la parte basilar están la impresión pontina (rostral) y la impresión de la médula oblongada (caudal), en la cual se observa la impresión de las pirámides como dos concavidades paralelas y con orientación rostro-caudal (Figura IV.7. B).

IV.3 Generalidades del cráneo de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*

IV.3.1 Esqueleto facial

El extremo rostral de los premaxilares de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* es casi recto (Figura IV.5) y en vista palatal contiene al foramen incisivo, que es una abertura de contorno circular (Figura IV.4). En †*Chapalmalania*, además puede observarse medialmente el foramen de Steno, que es una pequeña abertura de contorno elíptico (Figura IV.16).

El nasal de †*Cyonasua*, tienen un perfil recto a levemente cóncavo en vista lateral, similar al de *Procyon* (Figura IV.5).

En la superficie externa del hueso maxilar está el foramen infraorbitario. En †*Cyonasua* el borde ventral del foramen, es caudal respecto al borde dorsal (Figura IV.10. A), mientras que en †*Chapalmalania* los bordes dorsal y ventral están alineados (Figura IV.16.A.2). Tanto en †*Cyonasua* como en †*Chapalmalania*. los

maxilares forman la mayor superficie del paladar duro y están ensanchados lateralmente (Figura IV.4). Asimismo, contienen al foramen palatino mayor, el cual se origina a nivel del último premolar y se extiende hacia rostral como un surco (Figura IV.12. B).

Tanto en *†Cyonasua* como en *†Chapalmalania*, la lámina horizontal del palatino es caudal respecto al segundo molar (Figura IV.4). Además, en *†Cyonasua* esta región es levemente cóncava (Figuras IV.10.B, 11.B y 12.B). La lámina perpendicular o pared lateral del palatino, está expandida lateralmente en ambos géneros dando a la órbita aspecto “inflado” (Figuras IV.11.B y 16.C).

En el corte sagital de *†Cyonasua* ejemplar MMP 5047, en la cavidad nasal se observa una protuberancia ósea medial, que puede interpretarse como parte del proceso palatino del premaxilar y el vómer (Figura IV.17. A).

En vista palatal del ejemplar juvenil de *†Cyonasua* (MMP 2599), dispuesto caudal al hueso maxilar, se encuentra una estructura ósea medial que se interpreta como el hueso vómer o el hueso vómer y el preesfenoides. Hacia lateral hay dos elementos óseos dispuestos en sentido rostro-caudal, los cuales asemejan a un triángulo con el vértice orientado hacia caudal y pueden interpretarse como la lámina horizontal del hueso palatino, parcialmente osificado. También se observan las suturas premaxilar-premaxilar (sutura interincisiva), premaxilar-maxilar (sutura incisivomaxilar) y maxilar-maxilar (sutura palatina mediana) (Figura IV.15. B).

El hueso lagrimal forma parte de la pared rostral de la órbita. En *†Cyonasua* MMP 5047 (Figura IV.10.C), MLP 04-VI-10-1 (Figura IV.11.C) y MMP 2599 (Figura IV.15.C) la órbita está parcialmente preservada y se observa una fosa profunda para el saco lagrimal.

En *†Cyonasua brevirostris* (MLP 95-III-31-80) está preservado el hamulus del pterigoides, el cual se curva hacia caudal y se sitúa en el mismo plano que el proceso postglenoideo del temporal (Figura IV.17. B). Este carácter se observa en la mayoría de los géneros de prociónidos vivientes, con la excepción de *Potos* en el que ambas estructuras no están en el mismo plano (Ahrens, 2012).

En corte sagital de *†Cyonasua* MMP 5047 (Figura IV.17. B), se observa la cavidad nasal parcialmente preservada. En posición dorso-caudal, hay una pequeña parte del laberinto etmoidal izquierdo que corresponde al cornete nasal dorsal o concha nasal dorsal (nasoturbinales) y que es parte de los ectoturbinales del etmoides. En posición ventro-rostral se observa parte de los cornetes nasales ventrales o concha nasal ventral (maxiloturbinales).

En la mayoría de los materiales de *†Cyonasua* y *†Chapalmalania* estudiados, la lámina cribosa del etmoides está dañada, lo que dificulta establecer con precisión el límite entre las cavidades nasal y encefálica. En el caso de *†Cyonasua brevisrostris* (MLP 95-III-31-80), cuyo endocráneo está relleno de sedimento litificado, se logró realizar una reconstrucción virtual aproximada (Figura III.16).

IV.3.2 Neurocráneo

El hueso frontal es amplio en comparación con los géneros actuales. Dorsalmente destaca el proceso postorbitario, que tiene forma de triángulo asimétrico con el vértice se proyectado hacia caudal y es grande en comparación a los géneros de prociónidos vivientes (Figura IV.6). Las crestas o líneas temporales de cada lateral se unen medialmente, cercanas al límite de la sutura fronto-parietal y continúan caudalmente como cresta sagital. En la superficie medial de *†Cyonasua* (MMP 5047) se observan parcialmente los senos frontales, debido a la ruptura de parte de la tabla interna del frontal y la ausencia de la lámina cribosa del etmoides, aunque es difícil identificar los límites entre las cavidades sinusales (Figura IV.17.A). Externamente, la presencia de los senos frontales se observa como una suave concavidad dorsal a nivel de las órbitas. En la superficie medial de los huesos frontales están las impresiones digitales del telencéfalo.

En el hueso parietal está la mayor superficie de la fosa temporal, que en *†Cyonasua* está muy desarrollada y es profunda (Figura IV.10.C). En los ejemplares de *†Cyonasua* (MLP 95-III-31-80, MMP 5047 y P 14537), se observa que la cresta sagital continua hacia caudal como el proceso interparietal. La cresta sagital está bien definida, sin embargo no llega a desarrollarse tanto como en algunos ejemplares del género *Nasua*. En la superficie medial del hueso parietal se observan las impresiones digitales y el molde de la arteria meníngea media (Figura IV.10.C).

La porción petrosa del hueso temporal está bien preservada en *†Cyonasua* (MMP 5047). En las TACs pueden apreciarse el laberinto óseo y el meato acústico interno, además se observa que la fosa subarcuata está reducida o ausente, característica que comparte con los Procyoninae (Figura IV.18. A). La apófisis o proceso mastoideo, es el único componente externo del petroso y está preservada tanto en *†Cyonasua* como en *†Chapalmalania*. Es amplia, redondeada y ofrece una gran superficie de inserción para el músculo esternocleidomastoideo (Figuras IV.10.C, 14.C y 16.C), en vista caudal se observa que se dispone a 45° respecto al plano sagital (Figuras IV.16. B y 1.C).

La estructura anatómica más notable de la porción timpánica del hueso temporal es la bulla timpánica y en ambos géneros fósiles tiene aspecto “inflado” (bulla tipo B). En *†Cyonasua*, el entotimpánico caudal es globoso, similar a lo observado en los Procyoninae (Figura IV.4). La bulla timpánica de *†Chapalmalania*, es voluminosa, aunque es aparentemente menor que la de *†Cyonasua*, probablemente como consecuencia del crecimiento alométrico respecto al cráneo (Figura IV.16.C). El meato acústico externo es grande en ambos géneros (Figura IV.5). En las TACs (corte coronal) de *†Cyonasua* (MMP 5047) se observan la fosa suprameatal y el seno epitimpánico (Fig.IV.18) y en el molde endocraneano digital de este mismo ejemplar están el meato acústico interno y el foramen carotídeo interno (Figura III.12).

En *†Chapalmalania* (MMP 1121-M) está preservada la bulla timpánica derecha. Hacia rostral están el foramen lacerum y el conducto musculotubárico (limitando con la porción escamosa del temporal); hacia lateral está la apertura del canal estilomastoideo (ventral al proceso mastoideo); hacia medial abren el foramen carotídeo posterior (rostral) y la fisura timpanooccipital (caudal), ambos dispuestos sobre la sutura con el basioccipital (Figura IV.16.C). En *†Cyonasua brevirostris* (MLP 04-VI-10-1), se observan el foramen lacerum, el conducto musculotubárico y la fisura timpanooccipital (Figura IV.11.B).

Tanto en *†Cyonasua* como en *†Chapalmalania*, se observa un desarrollo notable de la porción escamosa del temporal (Figura IV.5). El proceso yugal es especialmente amplio en *†Chapalmalania*. Mientras que la fosa mandibular está

expandida lateralmente en ambos géneros (Figura IV.4). Además, el foramen retroarticular es visible en *†Chapalmalania* (Figura IV.16.C).

En los materiales estudiados de *†Cyonasua* y *†Chapalmalania*, el preesfenoides está ausente, o bien es difícil de confirmar su presencia (*†Cyonasua* MMP 2599). El basiesfenoides está preservado parcialmente y en ningún ejemplar pudo reconstruirse la silla turca (*sella turcica*). En *†Cyonasua* (MMP 5047) está preservada parte del ala del basiesfenoides correspondiente a la fosa piriforme izquierda, que en el molde endocraneano digital se reconstruye como la impronta del lóbulo piriforme izquierdo (Figura III.12.C). Los forámenes de las alas del basiesfenoides son difíciles de visualizar en los materiales estudiados. En *†Chapalmalania* (MMP 1121-M) se observa el foramen oval (Figura IV.16.C). Mientras que en *†Cyonasua* (MMP 5047) están preservados: el foramen oval, el foramen redondo y con dudas parte de la fisura orbitaria izquierdos, que son visibles tanto en las TACs, como en el molde endocraneano digital (Figuras III.12.C y IV.18.D).

El hueso occipital está parcialmente preservado en los materiales estudiados de *†Cyonasua* y *†Chapalmalania*. El proceso interparietal es grande en ambos géneros y en *†Cyonasua brevirostris* se proyecta caudalmente (Figuras IV.11, 12 y 13). En algunos individuos, la cresta ósea medial continúa hacia rostral en el hueso parietal como cresta sagital (Figura IV.6). En el extremo lateral del supraoccipital, se observa una marcada cresta nugal que se extiende hasta las apófisis mastoideas. En vista caudal del material *†Cyonasua* MLP 95-III-31-80 y dispuesto sobre la sutura de los supraoccipitales, hay una cresta medial que corresponde a la protuberancia occipital externa (Figuras III.12.C y IV.17.C).

La estructura más notable de los exoccipitales son los cóndilos occipitales. En *†Chapalmalania* son voluminosos y redondeados (Figura IV.16.B), mientras que en *†Cyonasua* son elongados en sentido dorsoventral (Figura IV.14.C). Lateralmente, separados por la profunda fosa condilar están los procesos paraoccipitales, que en ambos géneros tienen forma rectangular. En *†Cyonasua* son delgados (Figura IV.14.C), mientras que en *†Chapalmalania* son grandes y abultados (Figura IV.16. B).

En vista palatal está el foramen hipogloso, que es visible en †*Chapalmalania* y en †*Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1) (Figuras IV.16.C y 11.B).

En la vista palatal del hueso basioccipital, se distingue una cresta medial que corresponde al tubérculo faríngeo, donde se inserta la aponeurosis de la faringe. Rostro-lateralmente están los tubérculos musculares que permiten la inserción de músculos de cuello y cabeza (*e.g* rafe faríngeo, músculo constrictor de la faringe superior) (Figura IV.16.C).

IV.3.3 Breve resumen de las características craneanas de †Cyonasua y †Chapalmalania y su comparación con los géneros vivientes

Las características craneanas generales de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* son: rostro corto, paladar duro ensanchado lateralmente, crestas sagital y nugal desarrolladas, lámina horizontal del palatino extendido caudalmente respecto al último molar, lámina vertical del palatino ensanchada y fosa mandibular expandida lateralmente.

En comparación con los géneros vivientes de prociónidos, en †*Cyonasua* la caja craneana es elongada, el proceso postorbitario es voluminoso, la fosa temporal es amplia, los procesos paraoccipitales son delgados, los arcos cigomáticos son grandes y tienen un contorno interno circular. En el material estudiado de †*Chapalmalania* está ausente gran parte del rostro y del neurocráneo dorsal y lateral. Las características más notables en comparación con †*Cyonasua*, son la presencia de arcos zigomáticos amplios, procesos paraoccipitales y apófisis mastoideas bien desarrollados.

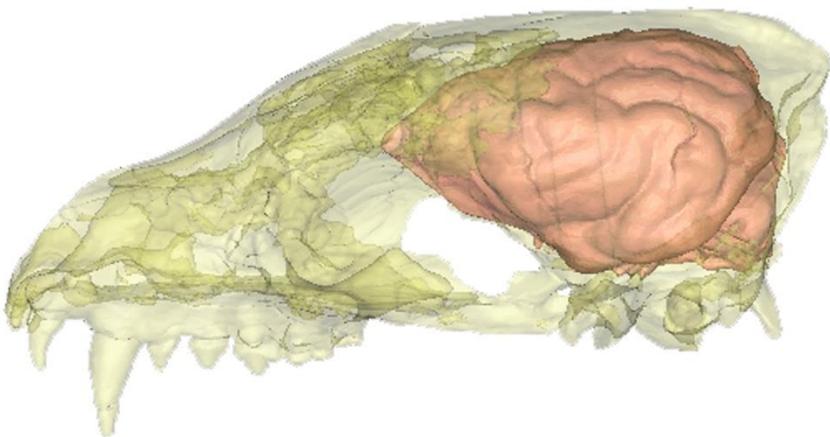
La forma general del cráneo de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*, se caracteriza por ser más alargada en comparación con la de los prociónidos vivientes. En los géneros fósiles, el neurocráneo se encuentra siempre posicionado caudal a la región facial, a diferencia de lo observado en *Potos* o *Bassaricyon*. Además, en los géneros fósiles, las crestas craneanas están bien marcadas y el neurocráneo no es globoso como en los géneros vivientes.

En †*Cyonasua* hay evidencias anatómicas que permiten inferir un buen desarrollo de la musculatura masticatoria y cervical, respecto a los géneros

vivientes: fosa temporal extensa y profunda, proceso postorbitario grande, arcadas zigomáticas amplias y desarrollo de la cresta sagital (cuando está presente), el proceso interparietal y la cresta lambdoidea.

Capítulo V

Encefalización de Procyonidae vivientes y †*Cyonasua*



Tomo I

V. ENCEFALIZACIÓN DE PROCYONIDAE VIVIENTES Y †CYONASUA

V.1. Introducción

Para el cálculo del cociente de encefalización fue necesario estimar la masa corporal y el volumen endocraneano de los ejemplares estudiados.

Con el fin de aumentar la muestra de datos, se llevó a cabo una revisión exhaustiva de la bibliografía de la cual se obtuvieron datos de masa corporal, volumen endocraneano y cociente de encefalización de géneros de prociónidos vivientes y de carnívoros terrestres contemporáneos a †*Cyonasua* (Tablas V.1, V.2 y V.7). No se encontró información bibliográfica acerca del volumen endocraneano, ni del cociente de encefalización de prociónidos fósiles.

Tanto para los datos colectados de la bibliografía, como aquellos obtenidos a partir de los materiales tomografiados, se calculó el cociente de encefalización de Jerison (1973), Martin (1981) y Eisenberg (1981).

V.2 Resultados

V.2.1 Masa corporal (MC)

La masa corporal se estimó a partir de dos de las ecuaciones predictivas de Van Valkenburgh (1990), OOL (que utiliza como variable independiente la longitud occipucio-órbita) y SKL (que utiliza como variable independiente el largo del cráneo) (Véase apartado II.2.9 y Tablas II.5 y V.3).

Para todos los ejemplares estudiados, la media obtenida a partir de los valores calculados mediante la ecuación SKL, es ligeramente superior (7%) a la media estimada mediante la ecuación OOL (Figura V.7). En los géneros *Nasua* y *Nasuella* se observan diferencias significativas entre la masa corporal estimada por las ecuaciones OOL y SKL (Figura V.2. y Tabla V.3). Para el ejemplar MLP 612 de *Nasua nasua*, la masa corporal estimada usando la ecuación SKL es un 53% mayor que la estimada con la ecuación OOL; mientras que para el ejemplar MLP 27.X97.11, el valor calculado mediante SKL excede en un 37% al estimado con la ecuación OOL.

Mientras que en *Nasuella olivacea* (FMNH 70746) el valor obtenido por SKL es un 49% superior al calculado mediante OOL.

Dado que la ecuación SKL para estimar la masa corporal utiliza como variable independiente la longitud total del cráneo (Tabla V.4), la presencia del hocico elongado en *Nasua* y *Nasuella*, podría afectar los resultados, generando valores de masa corporal que podrían ser superiores a los reales. Las ecuaciones de Van Valkenburgh (1990) fueron diseñadas para los carnívoros terrestres en general, por lo tanto es de esperar que los resultados tengan cierto margen de error, especialmente frente a la morfología diversa de Procyonidae.

Al comparar los valores medios de masa corporal, se observa consistencia entre aquellos obtenidos de la bibliografía y los estimados mediante las ecuaciones de Van Valkenburgh (1990) (Figura V.2). Independientemente de la fuente de los datos, *Bassariscus* muestra la menor masa corporal, con una media (entre OOL y SKL) de 1,48 Kg calculada a partir de la TAC y de 0,841 Kg según la bibliografía, siendo ésta última un 56% menor a la primera. Para *Nasua nasua* la media estimada mediante la ecuación SKL, es un 76 % superior respecto a la media obtenida de la bibliografía. Para *Procyon lotor*, la media obtenida mediante la ecuación OOL excede en casi el 100 % a la media registrada de la bibliografía. Tanto para *Nasua nasua*, como para *Procyon lotor* los datos de la bibliografía son muy variables, registrándose individuos con una masa corporal de 2 a 3 veces superior, estas diferencias podrían estar relacionadas a: dimorfismo sexual, diferente estadio ontogenético de los individuos y también al hecho de que ambas especies se encuentran en muchos lugares conviviendo con humanos (Salgado, 2018) y alimentándose de residuos de su actividad.

La masa corporal estimada para *†Cyonasua*, se encuentra en el rango entre 12,63 y 28,45 kg, con una media de 19,53 kg (Tarquini *et al.*, 2017). A partir de las medidas del cráneo los valores obtenidos de masa corporal de *†Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1), fueron de 20,067 kg (OOL) y 21,805 kg (SKL). También pudo estimarse para el ejemplar juvenil *†Cyonasua* (MMP 2599), cuya masa dio valores de 4,957 kg (OOL) y 4,151 kg (SKL) y para *†Cyonasua* (MMP 5047) con valores de 16,066 kg (OOL) y 16,122 kg (SKL), véase Tabla V.3.

Se estimó la masa corporal de †*Chapalmalania* (MMP 1121-M) cuyo cráneo está parcialmente preservado, pero preserva el eje formado por los premaxilares y los cóndilos occipitales, así como la región más ventrocraneal de las órbitas. La masa corporal estimada de 126,76 kg (OOL) y 115,69 kg (SKL) (Tabla V.3), es compatible con la masa estimada por Prevosti y Forasiepi (2018) utilizando las mismas ecuaciones en otros materiales (125 – 181 kg; media 153, 76 kg).

V.2.2. Volumen endocraneano (VE)

Los datos obtenidos a partir de las TACs y los calculados para los fósiles corresponden al volumen endocraneano, mientras que los recopilados de la bibliografía para las especies actuales se refieren a datos de volumen encefálico.

Los datos de los volúmenes endocraneanos, se obtuvieron a partir de los moldes endocraneanos virtuales para: *Procyon lotor*, *Procyon cancrivorus*, *Nasua nasua*, *Potos flavus*, *Bassariscus astutus*, *Bassaricyon alleni*, *Nasuella olivacea* y †*Cyonasua* (Tabla V.3). Entre los ejemplares actuales, *Procyon* destaca por tener el mayor volumen (aproximadamente 70 mm³), mientras que en *Bassariscus* se registra el valor más bajo, con 21,266 mm³. El volumen endocraneano obtenido para †*Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1) es de 75,826 mm³, siendo algo mayor al de *Procyon*.

Los valores obtenidos de la bibliografía y calculados a partir de las TACs, muestran similitudes, véase Figura V.3. Sin embargo, se han identificado diferencias significativas en *Procyon lotor* y *Potos flavus*. En estos casos, los valores obtenidos de las TACs y los calculados mediante las ecuaciones predictivas, superan a los de la bibliografía. En el caso de *Procyon lotor*, la media de los datos de las TACs supera en un 86% a la de la bibliografía, mientras que en *Potos flavus* esta diferencia es del 46%. La causa de estas disparidades no puede determinarse con precisión, no obstante, podrían estar relacionadas con distintas técnicas de muestreo empleadas, variaciones en los individuos como sexo, edad, nutrición, así como a la procedencia de los datos (ya sea de individuos salvajes o en cautiverio) y estado de descomposición de los materiales frescos, entre otras, o bien podrían reflejar las diferencias entre el volumen endocraneano medido a partir de las TACs y el volumen encefálico obtenido de los materiales frescos que se registra en la bibliografía.

Independientemente de la procedencia de los datos, en *Bassariscus astutus* se registra el menor volumen endocraneano ($20,103 \text{ mm}^3$), seguido por *Bassaricyon alleni* ($26,95 \text{ mm}^3$) y por *Nasuella olivacea* ($32,62 \text{ mm}^3$). En el caso de *Nasuella*, volumen endocraneano estimado es un 17 % menor que el obtenido mediante la medición directa de la TAC. La diferencia más significativa respecto a los valores obtenidos de las TACs y los de la bibliografía se registra en *Procyon lotor*, en los cuales los valores calculados superan en media un 82 % a los recopilados de las fuentes bibliográficas. *Procyon cancrivorus* registra el mayor volumen endocraneano y la masa corporal entre los prociónidos actuales (Tablas V.1, V.3 y V.4).

Se recurrió al trabajo de Arsznov y Sakai (2013) para comparar con los valores medios obtenidos de las TACs. Los autores estudiaron los volúmenes totales y parciales de 45 moldes endocraneanos de *Procyon lotor* (14), *Nasua nasua* (17) y *Potos flavus* (14). En el caso de *Procyon lotor*, el valor medio de volumen endocraneano obtenido a partir de las TACs fue de $68,979 \text{ mm}^3$, superando al del trabajo de Arsznov y Sakai (2013) ($37,019 \text{ mm}^3$) y aproximándose al valor medio obtenido de la bibliografía ($37,61 \text{ mm}^3$). Respecto a *Potos flavus*, el volumen endocraneano medio obtenido a partir de las TACs fue de $42,38 \text{ mm}^3$, mientras que en la bibliografía se obtuvo un valor $31,03 \text{ mm}^3$ y en el trabajo de Arsznov y Sakai (2013) se menciona $28,245 \text{ mm}^3$. Por último, para *Nasua nasua*, se observan los valores medios más próximos entre sí, con un volumen endocraneano medio de $35,9 \text{ mm}^3$ según las TACs; $34,24 \text{ mm}^3$ en la literatura y $36,242 \text{ mm}^3$ según Arsznov y Sakai (2013).

Se utilizó la fórmula predictiva de volúmenes endocraneanos de Finarelli (2006) (Tabla V.4). Los datos calculados con dicha ecuación fueron similares a los obtenidos por otros métodos (Tablas V.3 y V.4). Se realizó un gráfico de dispersión de \ln de los volúmenes endocraneanos obtenidos (TAC) vs. \ln volúmenes endocraneanos calculados (Finarelli, 2006), al cual se le ajustó una recta de regresión generada por el método de los cuadrados mínimos (Figura V.4). Se corroboró que el modelo de regresión es un buen predictor de los volúmenes endocraneanos ($r^2=0,97486$), además se registra una fuerte correlación entre ambas variables ($r=0.98735$).

Utilizando la fórmula predictiva de Finarelli (2006), se calculó un volumen endocraneano de 85,897 mm³ para *†Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1), lo que representa un incremento del 13% en comparación al obtenido mediante el software *Mimics v 10.01* (75,826 mm³). Esta metodología, permitió estimar el volumen endocraneano de dos ejemplares de *†Cyonasua*, cuyo estado de preservación impidió la obtención mediante otra técnica (Tabla V.4). Para *†Cyonasua* (MMP 2259) se calculó en 41,744 mm³ y para *†Cyonasua* (MMP 5047) se obtuvo un valor de 217,675 mm³. Estos valores, así como sus CE derivados, deben ser considerados con cierta cautela ya que no pueden ser contrastados ni verificados.

Para todos los casos, es de esperar que el volumen endocraneano sea superior al volumen encefálico, ya que el primero incluye a las meninges, senos venosos y vasos sanguíneos, mientras que el segundo sólo representa al encéfalo. Como se comentó anteriormente, esto podría explicar las diferencias observadas en la Tabla V.1 y V.3.

V.3.3. Cociente de encefalización (CE)

Se calcularon los cocientes de encefalización de Jerison (1973), Eisenberg (1981) y Martin (1981). Debido a que el comportamiento de los tres es similar y con el fin de simplificar las comparaciones entre los taxones, para su análisis se recurrió únicamente al CE de Jerison (1973).

Se calculó el cociente de encefalización a partir de los datos obtenidos de masa corporal y volumen encefálico de la bibliografía, para *Nasua nasua*, *Nasua narica*, *Bassariscus astutus*, *Procyon lotor* y *Potos flavus*, (Tabla V.1). Los datos tienen una correlación prácticamente nula ($\rho=0,00007619$) y el coeficiente de determinación es bajo (45%). Aunque los datos muestran cierta coherencia con los obtenidos directamente a partir de las TACs, se evidencia una notable variabilidad dentro de cada taxón, lo que sugiere que no son estadísticamente fiables. En el caso de *Nasua narica*, se observa el CE más bajo, con una media de 1,62 (Jerison, 1973). En *Procyon lotor* y *Nasua nasua* se registra una gran variabilidad como consecuencia de las diferencias registradas, especialmente en la masa corporal. Para *Potos flavus* se obtuvo el valor más alto de CE siendo 1,884 (Jerison, 1973), mientras que el

mínimo para este taxón fue de 1,285. Véase Figura V.5. El CE calculado según Eisenberg (1981), tiende a generar valores mayores respecto a Jerison (1973) y Martin (1981).

Además de calcular los valores de cociente de encefalización utilizando datos de masa corporal y volumen encefálico de la bibliografía (Tabla V.1), se obtuvieron valores específicos de CE a partir de estudios científicos previos (Tabla V.2). La mayoría de los valores fueron calculados utilizando el CE de Jerison (1973), excepto en la tesis doctoral de Hurltburt (1996) que desarrolló fórmulas específicas. Para *Potos flavus* la media obtenida es de 1,335 (valor máximo: 1,78; valor mínimo: 1,06); para *Procyon lotor* el valor medio es de 1,226 (valor máximo: 1,37; valor mínimo: 1,10) y para *Nasua narica* se registra el mínimo valor de CE con una media de 1,085 (valor máximo: 1,14; valor mínimo: 1,03). En *Procyon cancrivorus* se registra el valor más alto, siendo de 3,09.

A partir de los valores de masa corporal y volumen endocraneano obtenidos a partir de las TACs, se calcularon los cocientes de encefalización de Jerison (1973), Eisenberg (1981) y Martin (1981) (Tablas V.5 y V.6; Figuras V.6; V.7; V.8).

Los CE obtenidos por especie fueron semejantes, independientemente del método utilizado para su cálculo. En todos los casos el CE de Eisenberg (1981), ofrece los valores más altos. Los valores de CE obtenidos a partir del volumen endocraneano medido directamente de las tomografías o calculado con las ecuaciones predictivas de Finarelli (2006) son similares (Figuras V.6 y V.7).

Teniendo en cuenta los valores de CE obtenidos a partir de los volúmenes endocraneanos de las tomografías, ya sea por medición directa o por cálculo mediante la ecuación predictiva (Finarelli, 2006), se observa que *Potos flavus* tiene el cociente de encefalización más alto (Tablas V.5 y V.6). La media es cercana a 1,762 (según el CE de Jerison, 1973) y es semejante al obtenido a partir de la bibliografía (Tabla V.2). Este valor podría relacionarse con hábitos arbóreos y escansoriales, que en mamíferos se vincula con encéfalos más grandes respecto al tamaño corporal y con un mayor desarrollo de la isocorteza, a fin de mapear gran cantidad de información sensitiva, lo que les permite trasladarse en ambientes complejos, como lo son las copas de los árboles (Eisenberg y Wilson, 1981).

En *Nasua nasua* se registran los valores de CE más bajos (Figuras V.6 y V.7), especialmente los derivados de la ecuación SKL de Van Valkenburgh (1990). Los valores medios de CE son: 1,137 (utilizando los valores de MC calculados mediante SKL) y 0,88 (utilizando los valores de MC calculados mediante OOL). Siendo el primer valor cercano a la media de la bibliografía, 1,229 (Tablas V.1 y V.2).

Para *Nasuella olivacea* no se encontraron datos de CE en la bibliografía. El CE calculado (1,750), es superior a la media obtenida para *Nasua nasua* (1,137). Si bien el volumen endocraneano es similar en ambos géneros estrechamente emparentados, la masa corporal de *Nasua* es casi el doble.

La media de los CE calculada para *Procyon lotor* es de 1,68, siendo superior a la obtenida de la bibliografía (1,198). Los datos provenientes de trabajos científicos presentan más variabilidad entre sí y tanto la media de masa corporal como de volumen endocraneano, son menores en comparación con la obtenida de las TACs. Véanse Tablas V.5 y V.6.

Para *Procyon cancrivorus* el CE calculado es de 1,347, siendo este valor inferior al obtenido de la bibliografía, que es de 3,09 (Finarelli y Flynn, 2007).

Los valores calculados para *Bassariscus astutus* y *Bassaricyon alleni*, son similares (~1,3). Ambos géneros comparten la menor masa corporal y volumen endocraneano y encefálico de los prociónidos. Para *Bassaricyon* no hay datos de CE en la bibliografía. Sin embargo, los valores registrados para *Bassariscus* son mayores a los obtenidos a partir de las TACs, con una media de 1,62. Véanse Figuras V.6 y V.7.

Se calculó el CE para †*Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1), cuyo cráneo completo está relleno de sedimento litificado (Tabla V.5 y Figura V.6). A partir del molde endocraneano digital, se obtuvo el volumen endocraneano aproximado (75,826 mm³). Además, se utilizaron las ecuaciones predictivas de volumen endocraneano, resultando en un valor de 85,897 mm³, siendo un 12% superior al volumen medido de la TAC. A partir de estos datos se obtuvieron los distintos valores de CE (Tablas V.5 y V.6).

Al comparar el CE de †*Cyonasua* con los de las especies de prociónidos actuales, se observa un valor relativamente bajo. Si bien es muy pequeña la muestra como para hacer inferencias, este resultado podría ser explicado mediante la relación alométrica entre el tamaño corporal y el tamaño del encéfalo. Ya que a diferencia de otros órganos cuya variación de tamaño es aproximadamente isométrica respecto al tamaño corporal, el encéfalo no aumenta de tamaño de manera lineal respecto al cuerpo. Por lo general, los mamíferos cuyas masas corporales son mayores (excepto *Homo* y otros géneros) tienen un menor CE, respecto a otros grupos emparentados.

Mediante la utilización de las ecuaciones predictivas de Finarelli (2006) de volumen encefálico calculado se obtuvieron los CE de dos ejemplares fósiles: †*Cyonasua* (MMP 2599) ejemplar juvenil con dientes de leche y †*Cyonasua* (MMP 5047), véase Tabla V.7. Para el ejemplar juvenil (MMP 2599) el CE obtenido es de 1,163, siendo un 23% mayor al del ejemplar MLP 04-VI-10-1. Para †*Cyonasua* (MMP 5047) se obtuvo un valor de 2,3 que excede en un 145%, respecto al del ejemplar MLP 04-VI-10-1. Este último ejemplar ofreció valores especialmente altos de volumen endocraneano (217,675 ml) y por tanto de CE (Tabla V.6 y Figura V.7). Debido a que estos cálculos podrían reflejar errores, se considerará únicamente el CE para †*Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1) obtenido mediante la medición directa del volumen del molde endocraneano digital.

Se recopilaron datos de volumen endocraneano y masa corporal de carnívoros terrestres contemporáneos a †*Cyonasua* de fuentes bibliográficas (Jerison, 1973; Radinsky, 1978), con los cuales se calcularon los CE de Jerison (1973), Tabla V.7. El intervalo de masa corporal de los ejemplares, abarca desde los 2 Kg (†*Plesictis*) hasta los 38 Kg (†*Plesiogulo*). La media de los CE obtenidos (0,78) es inferior a la media de los CE de todos los géneros de prociónidos (1,2). Se realizó un gráfico bivariado $\ln MC/\ln VE$ (Figura V.8), del cual se observa que los datos tienen una buena correlación (0,93) y el modelo de regresión explica el 87 % de la varianza.

†Cyonasua tiene un CE cercano al esperado para su masa corporal, tanto en comparación con los carnívoros terrestres coetáneos (Figura V.8), como en relación con otros prociónidos (Figura V.4).

V.3. Resumen del capítulo

Los valores de CE obtenidos a partir de la bibliografía para los prociónidos, son más bajos respecto a los calculados mediante las TACs (Figura V.9). En los géneros cuyo rostro es elongado, los valores de CE calculados mediante las ecuaciones de masa corporal de Van Valkenburgh (1990) de SKL, son diferentes a los obtenidos mediante la fórmula OOL, especialmente en *Nasua nasua*.

Los CE calculados a partir de la ecuación predictiva de volumen endocraneano de Finarelli (2006), son similares a los obtenidos mediante la medición directa del volumen de las TACs. Los valores obtenidos para *†Cyonasua* (MMP 5047) y *†Cyonasua* (MMP 2599), no serán considerados ya que no pueden ser contrastados ni verificados.

El valor de CE de Jerison (1973) para *†Cyonasua* (0,88), es más bajo respecto al obtenido para los géneros de prociónidos actuales. Esto es esperable debido a que el volumen encefálico y por ende el volumen endocraneano, no aumentan de manera isométrica con la masa corporal. Respecto a los prociónidos actuales, los valores de CE obtenidos a partir de las TACs muestran que el volumen endocraneano es mayor al esperado para la masa corporal (mayor a 1), excepto en el caso de *Nasua* cuando se utiliza la fórmula SKL (~0,88). *Potos flavus* tiene el mayor valor de CE, con una media de 1,764; seguido por *Nasuella olivacea* (1,750); *Procyon lotor* (1,688); *Bassaricyon alleni* (1,365); *Bassariscus astutus* (1,346); *Procyon cancrivorus* (1,347) y *Nasua nasua* (1,136). Véase Figura V.9.

Si se comparan estos valores con los obtenidos de la bibliografía, se observa que *Procyon cancrivorus* tiene el valor de CE más alto (3,09) (Finarelli y Flynn, 2007). *Bassariscus astutus* tiene el único valor menor a 1 (~0,84). Para *Procyon lotor* y *Nasua nasua* los valores de volumen encefálico y masa corporal son variables. En ambos casos los valores medios obtenidos a partir de las TACs superan la media de valores obtenidos de la bibliografía.

Capítulo VI

Discusión



Tomo I

VI. DISCUSIÓN

En este capítulo se analizan y discuten los resultados obtenidos y sus implicancias en función de los objetivos propuestos y las hipótesis planteadas para este trabajo de Tesis Doctoral.

VI.1 Neuromorfología y patrón de surcos neocorticales en prociónidos actuales y fósiles

El sistema nervioso central de los vertebrados tiene un patrón estructural uniforme y una anatomía conservadora (Saveliev, 2008). Los Carnivora terrestres comparten características neuroanatómicas como la disposición espacial de los surcos neocorticales (Radinsky, 1971), la presencia de las circunvoluciones arcuadas, el surco cruciado y la circunvolución sigmoidea (circunvoluciones precruiciada y poscruiciada).

Durante el Cenozoico se observa una tendencia a la expansión y al incremento en el plegamiento de la corteza telencefálica en distintos grupos de mamíferos (Jerison, 1970, 1973, 1977; Radinsky, 1978; Allman, 1990; Kaas, 2016; Lopez-Torres *et al.*, 2020). Mediante el estudio de moldes endocraneanos de Carnivoramopha y †Hyenodonta basales, distintos autores concluyeron que hay una tendencia al incremento del tamaño relativo y la complejización de los surcos de la corteza telencefálica (Radinsky, 1977; Flink y Werdelin, 2022). Las formas más antiguas tienen una topografía de surcos neocorticales más sencilla en comparación con las formas actuales y los surcos se disponen mayormente paralelos entre sí en sentido rostro-caudal. †*Probassariscus*, prociónido del Mioceno Medio de América del Norte comparte este patrón de surcos neocorticales, además presenta el surco cruciado que se orienta en sentido caudo-medial a rostro-lateral y se dispone en un ángulo de 45° con el plano sagital orientado hacia rostral (Lyras *et al.*, 2023).

Ahrens (2014) comparó la morfología basal del encéfalo de Procyonidae con la del clado basal Musteloidea. Llegó a la conclusión que los prociónidos basales tenían ciertas características como: regiones frontal y parietal de los hemisferios telencefálicos expandidas; bulbos olfatorios más pequeños que se observan en vista

dorsal; lóbulos piriformes reducidos y paraflóculos expandidos ventrolateralmente. Esto sugiere que en relación con los musteloideos basales, en los prociónidos basales: los bulbos olfatorios y los lóbulos piriformes más pequeños habrían estado vinculados a un sentido del olfato menos desarrollado, mientras que la expansión de las regiones frontal y parietal de los hemisferios telencefálicos podría haber estado asociada a un mejor control motor, orientación espacial y percepción (Welker y Campos, 1963; Radinsky, 1971; Ahrens, 2014). Por tanto, se podría inferir que los prociónidos basales habrían desarrollado hábitos arborícolas y/o escansoriales y que habitaron principalmente áreas densamente arboladas (Ahrens, 2014).

Los patrones neocorticales básicos en los carnívoros, como son las circunvoluciones arcuadas y las circunvoluciones precruziada y poscruziada, surgieron de forma independiente (Radinsky, 1971; Lyras *et al.*, 2023). Las formas más antiguas tienen escasos surcos neocorticales, dispuestos en sentido rostro-caudal (*e.g.* surco corono-lateral) y paralelos a la fisura rinal, además carecen de surco cruzado (Radinsky, 1971; Lyras *et al.*, 2023). Tal es el caso de los siguientes taxones de carnívoros basales, †*Viverravus politus* (Paleoceno Tardío de Wyoming, Estados Unidos), †*Vulpavus palustris* (Eoceno de Wyoming, Estados Unidos) y †*Quercygale angustidens* (Eoceno Tardío de Quercy, Francia) (Lyras *et al.*, 2023).

La evolución paralela en distintos grupos de carnívoros (*e.g.* Felidae, Canidae, Procyonidae, Usidae, Hyenidae) de la topografía de surcos y circunvoluciones neocorticales (especialmente los surcos y circunvoluciones arcuados), junto con la tendencia al incremento del tamaño encefálico relativo en los carnívoros, podría reflejar restricciones en los patrones de plegamiento impuestas por la herencia de un patrón común de conexiones tálamocorticales (Radinsky, 1980; Lyras *et al.*, 2023).

En líneas generales, el patrón de surcos neocorticales de los prociónidos, tiende a ser más complejo respecto a otros grupos de carnívoros, como Felidae, †Nandiinidae, †Nimravidae, Hyenidae. En el caso de los prociónidos, úrsidos y mustélidos se observa la opercularización de la neocorteza, como consecuencia de

la expansión de las áreas sensitivas y motoras de las extremidades (Davis, 1964; Grassé, 1970).

En los prociónidos, a diferencia de úrsidos, pinnípedos, y algunos †Hyenodontidae, (e.g. †*Paraxohyena*), no está presente el rombo ursino (*ursine lozenge*). Es una circunvolución situada en la región frontal limitada por los surcos cruciado y precruciado, los cuales se acercan entre sí hacia el plano sagital formando un patrón similar a un rombo (Smith, 1933; Davis, 1964; Saveliev, 2008; Sienkiewicz, *et al.*, 2019)

El surco cruciado aparece en el registro fósil en el Mioceno Tardío, se registra primeramente en cánidos y félidos (Radinsky, 1971) y está presente en la mayoría de los grupos de carnívoros (Radinsky, 1971; Lyras *et al.*, 2023). Este surco ha evolucionado independientemente al menos cinco veces en: cánidos, †anficiónidos, félidos, algunos vivérridos y en el ancestro común de úrsidos, mustélidos y prociónidos. Su origen puede explicarse como consecuencia de la expansión de la corteza motora primaria, la corteza somatosensitiva y las regiones asociadas rostralmente en relación con el incremento de la actividad muscular y la sensibilidad táctil (Radinsky, 1971).

La morfología del surco cruciado es similar en los prociónidos actuales. Los surcos de cada lateral se encuentran hacia la fisura interhemisférica y se proyectan latero-rostralmente. La morfología del surco cruciado de †*Cyonasua* es ligeramente diferente, es corto y tiene bordes poco definidos. Los contralaterales se aproximan al plano sagital y se proyectan perpendiculares a él, contactando hacia caudal con el surco poscruciado. En este sentido se asemeja más a lo que se aprecia en el molde endocraneano de †*Ursus deningeri* (García *et al.*, 2007).

Una de las características más distintivas de los hemisferios telencefálicos de Procyonidae en comparación con otros grupos de carnívoros, es el gran desarrollo de la circunvolución poscruciada o del complejo de circunvoluciones poscruciadas (Welker y Campos, 1963).

Los úrsidos y los prociónidos comparten la conexión caudal entre los surcos ansado y coronal, mientras que en los mustélidos (e.g. *Lutra*) el surco coronal tiene

un desplazamiento aparente hacia medial que impide dicho contacto (Radinsky, 1968).

En el ejemplar juvenil de †*Cyonasua* (MMP 2599) la opercularización está poco definida, así como los bordes de la fisura silviana, esto permite observar a la circunvolución silviana dentro de la fisura silviana. Similar es el caso del molde endocraneano del ejemplar adulto de †*Ursus deningeri* descrito por García *et al.*, (2007), procedente de la Sima de los Huesos (España).

Una característica que comparten †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*, con *Nasua* y *Nasuella* es la presencia del surco endomarginal, también presente en mustélidos (Radinsky, 1968) y úrsidos (García *et al.*, 2007, Sienkiewicz *et al.*, 2019).

Desde una perspectiva cronológica se observa una variación en la complejidad de la anatomía de la corteza telencefálica en los Procyonidae. Partiendo desde la morfología sencilla de †*Probassariscus*, cuya primera aparición en el registro data del Barstoviano Temprano (Mioceno Medio) (Baskin, 2004), con una antigüedad aproximada de 15,9 a 14,8 Ma (Tedford *et al.*, 2004), hasta †*Cyonasua*, cuyos primeros registros datan del Mioceno Tardío, entre los 8,7 y 7,78 Ma (Esteban *et al.*, 2014). Sin embargo, en †*Cyonasua* se observa una complejidad mayor en la anatomía externa de la corteza telencefálica. Se podría concluir que durante el Mioceno Medio a Tardío, aparecieron formas con una morfología de la corteza telencefálica más compleja respecto a sus antecesoras. Esta tendencia evolutiva se observa en otros grupos de carnívoros, especialmente en los cánidos (Lyras, 2009; Lyras *et al.*, 2023).

VI.2. Áreas funcionales de la corteza telencefálica

El conocimiento de la anatomía externa del encéfalo de los mamíferos ha sido fundamental para inferir el grado de desarrollo, así como la naturaleza y la complejidad de sus funciones. Aunque en los prociónidos se observa un patrón básico y general del encéfalo, también se aprecia una diversidad de formas y tamaños, así como patrones de girificación de la corteza telencefálica (Welker, 1990).

El estudio de la morfología externa de los moldes endocraneanos, especialmente el patrón de surcos necorticales, proporciona información crucial para deducir el desarrollo de las áreas funcionales del encéfalo y, por ende, interpretar aspectos vinculados con el modo de vida y los hábitos de los organismos. Para los ejemplares fósiles se utiliza el “principio de similitud anatómica” que se basa en el método de transferencia topográfica, en el cual los nervios, ganglios y regiones del encéfalo se identifican en base a la similitud anatómica que implicaría una homología funcional. En ausencia de evidencia directa, esto implica la semejanza en la posición relativa de las estructuras en comparación con especies actuales cercanamente emparentadas (Rogers, 2005; Saveliev, 2008). Las estructuras anatómicas del sistema nervioso suelen retener su función primaria a través del tiempo. Incluso si esa función se ha perdido o modificado, el encéfalo retiene su representación. Saveliev (2008) propuso el principio de la “conservación del sistema nervioso”, el cual sugiere que a medida que los órganos modifican sus funciones, cada área especializada del encéfalo retiene sus estructuras morfológicas como consecuencia de las conexiones intracerebrales. Para resolver nuevas funciones adaptativas, el sistema nervioso desarrolla estructuras nuevas a partir del sustrato morfológico existente, sin una organización estructural profunda.

Existen dos modelos que explican la evolución del encéfalo. (1) Evolución en mosaico: aquellas partes del encéfalo que comparten una función cambian juntas, mientras que las que difieren cambian independientemente (Barton y Harvey, 2000). (2) Cambios de tamaño coordinados: múltiples regiones con funciones no relacionadas cambian juntas, como resultado de la manera en que el encéfalo se desarrolla (Finlay y Darlington, 1995).

En los mamíferos, todas las especies pertenecientes a un grupo específico, tienen un conjunto similar de subdivisiones del tejido neural, independientemente del tamaño encefálico, fenotipo o historia de vida (Manger, 2005). La especialización o diferenciación de un área periférica, sensitiva o motora, no incrementa necesariamente la complejidad del área cortical, más allá de las diferencias en la proporción del encéfalo ocupado en el procesamiento neural relacionado. Esta variación en las proporciones, es fuente de información, especialmente en las especies fósiles. Jerison (1973) planteó el principio de masa propicia (“*principle of*

propper mass”), que establece que el tamaño de una estructura neural refleja su capacidad en el procesamiento de información de una o varias funciones.

Las regiones funcionales de la corteza telencefálica (Véase Página 34), tienen una disposición similar en los distintos grupos de mamíferos (Manger, 2005). Por lo tanto, la información obtenida a partir del estudio de las especies actuales, permite hacer inferencias funcionales en los moldes endocraneanos de especies fósiles (Kaas, 2011). Los estudios estereotáxicos en Procyonidae fueron pioneros en ese campo (Herrick y Thight, 1890; Welker y Seindenstein, 1959; Welker y Campos, 1963; Buxton y Goodman, 1967; Hardin *et al.*, 1968; Johnson *et al.*, 1968). Permitieron reconocer patrones funcionales en la corteza telencefálica de los carnívoros y sirvieron de base para hacer inferencias en especies fósiles (Radinsky, 1968, 1977; Kaas, 2011).

Como se vio anteriormente, el desarrollo de los bulbos olfatorios y los lóbulos piriformes en prociónidos, es menor si se compara con el de los mustélidos, en base a esta información puede inferirse que los prociónidos basales, tenían un sentido del olfato menos agudo que los musteloideos contemporáneos (Ahrens, 2014).

En *Nasua* y *Nasuella* los bulbos olfatorios son elongados, mientras que en *Potos* los lóbulos piriformes son prominentes. En estos géneros hay una expansión de las áreas vinculadas al olfato, aunque involucran a estructuras anatómicas diferentes. En *Nasua* y *Nasuella* se observa un rostro alargado, que se relaciona con modificaciones en el tamaño y la forma de los bulbos olfatorios (Story, 1951; Ahrens, 2014). Mientras que en *Potos* el rostro es corto y los bulbos olfatorios están reducido, aunque tienen un buen desarrollo de los lóbulos piriformes (Ahrens, 2014). En †*Cyonasua* los bulbos olfatorios son alargados, aunque tienen un desarrollo proporcionalmente menor respecto a los de *Nasua*, mientras que los lóbulos piriformes son pequeños.

En los prociónidos se observa una mayor expansión de los lóbulos frontal y parietal de la corteza telencefálica, si se lo compara con la de los mustélidos y meffítidos (Powell, 1981; Kruska, 1990; Ahrens, 2014). Esto puede relacionarse con la necesidad de un mayor control motor, mejor orientación espacial y percepción, en relación a los hábitos arbóreos o escansoriales, que ya estaban presentes en el

ancestro común (Ahrens, 2014). Además, estas características pudieron haber favorecido la dispersión y diversificación de la familia en América Central y del Sur a través de zonas selváticas o densamente arboladas (Ahrens, 2014). Los paraflóculos están relacionados con el balance y la percepción espacial, por tanto, se vinculan con la coordinación motriz (Butler y Hodos, 2005). En particular, están bien desarrollados en la subfamilia Potosinae, a la cual pertenecen *Potos* y *Bassaricyon* (arborícolas). En los Procyoninae y en †*Cyonasua*, se observa que los bulbos olfatorios son elongados y los lóbulos piriformes son pequeños, además de presentar los paraflóculos reducidos o ausentes. Aunque los Procyoninae tienen cierta capacidad para trepar, sus hábitos no son exclusivamente arborícolas. Según el estudio de los miembros de prociónidos vivientes y fósiles (Tarquini *et al.* 2017; Tarquini, 2018), se concluyó que †*Cyonasua* tenía hábitos terrestres generalistas, con una reducida capacidad de pronación-supinación y cierta capacidad de trepar y cavar. Entre los prociónidos actuales, estas características lo asemejan a *Nasua*, pero principalmente a *Procyon*, tanto en preferencia del sustrato, modo de locomoción y capacidad para cavar (Tarquini *et al.*, 2017). A diferencia de †*Cyonasua*, las especies del género *Nasua* tienen hábitos escansoriales, sus preferencias locomotoras y de sustrato son semejantes a *Potos flavus* y *Nasuella olivacea*. *Nasua* comparte con †*Cyonasua* una pobre capacidad de prehensión, que no implica una incapacidad para trepar (Tarquini, 2018).

La corteza prefrontal se encuentra en el polo frontal de la corteza telencefálica y en carnívoros está formada por la circunvolución proreal, la cual desempeña un papel crucial en el procesamiento de información emocional y cognitiva. Está especialmente desarrollada en animales gregarios. Dentro de los prociónidos, en las hembras de *Nasua nasua* y *Nasua narica* se observa el mayor desarrollo. Estos animales viven en grupos denominados bandas de hasta 40 individuos formados mayormente por hembras y sus crías (Arsznov y Sakai, 2013; Ahrens, 2014). Los machos por su parte, presentan un mayor desarrollo en la corteza occipital, cerebelo y tallo cerebral, posiblemente vinculado a la agresividad y al modo de vida solitario que conlleva a una mayor respuesta motora y coordinación (Allen, 1987). Por su parte, *Potos flavus*, vive en pequeños grupos familiares y el desarrollo de la corteza prefrontal es algo mayor al de *Procyon* que es

solitario, aunque menor a *Nasua* (Arsznov y Sakai, 2013). El desarrollo de la corteza prefrontal en *Potos*, pero sobre todo en *Nasua*, se explicaría en el marco de la “hipótesis del encéfalo social” (Arsznov y Sakai, 2013).

Caudal a la circunvolución prefrontal está la corteza premotora, formada por la circunvolución precruada (Hecht *et al.*, 2019). Su función es la de selección del movimiento, mientras que la corteza motora permite la realización del movimiento (Evans y De Lahunta, 2013).

En †*Cyonasua* el desarrollo de la corteza prefrontal y premotora, es moderado, lo que posiblemente esté relacionado a un modo de vida solitario, similar al de *Procyon*.

En úrsidos, mustélidos y prociónidos, el surco cruciado forma el límite rostral de la corteza motora primaria, inmediatamente caudal está la corteza somatosensitiva.

El gran desarrollo de la corteza sensitiva somática primaria (SSI), es una de las características distintivas de los hemisferios telencefálicos de los prociónidos, cuando se lo compara con otros grupos de carnívoros. El patrón general de organización es similar al que se encuentra en otros grupos de mamíferos, como Suidae y Bovidae (Wolsey, 1960; Welker y Campos, 1963). Esta área está compuesta por los surcos coronal, ansado, suprasilviano anterior, poscruado y trirradiado (propio de *Procyon*), (Figura VI.1). En la SSI, la representación de la cola y del miembro posterior se ubican hacia medial, la cabeza hacia lateral, las porciones dorsales del tronco y de la cabeza hacia caudal, mientras que la región ventral del tronco, pies, dígitos, hocico y el interior de la boca dirigidos hacia rostral (Welker y Campos, 1963). El desarrollo desproporcionado de un área particular de la corteza sensitiva somática primaria, se correlaciona con un desarrollo inusualmente alto de los receptores periféricos que se proyectan a dichas áreas (Welker y Campos, 1963; Radinsky, 1968).

Procyon tiene el mayor desarrollo de la corteza somatosensorial con la presencia del surco trirradiado y el complejo de circunvoluciones poscruadas, que se relacionan a la gran sensibilidad en la palma de las manos y dígitos, cuya función se vincula a la búsqueda de alimento y exploración del entorno (Welker y

Seidenstein, 1959). En *Nasua*, se observa un gran desarrollo del área de la cabeza en la corteza sensitiva somática primaria, particularmente del rostro, situado en la circunvolución suprasilviana rostral. El hocico es especialmente sensible a los estímulos táctiles y es móvil. Por su parte, *Potos* tiene una gran habilidad para agarrar objetos y trepar árboles. Sin embargo, no se observa una representación evidente en el área sensitiva somática primaria, sino que dicha función estaría vinculada a la corteza motora (Welker y Campos, 1963; Ahrens, 2014). Véase Figura VI.1.

En †*Cyonasua* el área sensitiva somática primaria está bien desarrollada. Especialmente, en la región correspondiente a la cabeza, similar a lo que ocurre en *Nasua* aunque con una menor expresión en superficie. Las circunvoluciones poscruciada y suprasilviana rostral son las más destacadas. Esto podría sugerir la presencia de numerosos receptores (*e.g.* termorreceptores, mecanorreceptores) en la cara, en el hocico, o bien vibrisas. La representación de la cola situada medialmente en el SSI, tiene un desarrollo considerable (Figura VI.2).

Radinsky (1968) estudió los moldes endocraneanos de nutrias (vivientes y fósiles) y observó un gran desarrollo del área sensitiva somática primaria, especialmente en la sensibilidad de la cabeza. Esta característica es notable en la nutria marina, perteneciente al género *Lutra* y lo vincula a la presencia de vibrisas faciales, que utilizan para encontrar las presas en los ambientes acuáticos, cuya visibilidad está reducida.

Las áreas auditivas y visuales, están más desarrolladas en la corteza cerebral de perros y gatos domésticos (*Canis familiaris* y *Felis silvestris catus*), que en *Procyon lotor* (Welker y Seidenstein, 1959). En †*Cyonasua*, la región auditiva tiene un área proporcionalmente mayor, respecto a lo observado en los demás prociénidos estudiados y posiblemente esté vinculado a un mayor desarrollo de este sentido.

Bassariscus tiene el patrón de surcos neocorticales más sencillo y uno de los encéfalos más pequeños de los prociénidos, tanto contemporáneos como respecto a †*Cyonasua*. *Bassariscus* es un taxón basal (Baskin, 2004; Forasiepi *et al.*, 2014) cuyos primeros registros datan del Barstoviano Temprano (NALMA, Mioceno Medio) (Baskin, 2004), previo a la primera aparición de los prociénidos en Sudamérica. En

este género, se han conservado ciertos rasgos anatómicos como caracteres craneanos y dentarios (Baskin, 2004), y lo mismo ha sucedido con la morfología específica de la corteza telencefálica. Se destaca un mayor desarrollo de las áreas visual y auditiva (Figura III.6), mientras que el área sensitiva somática es más reducida en comparación con *Bassaricyon* (Figura III.5 y III.16) y en contraste con otros géneros de prociónidos que muestran un desarrollo más amplio en esta área.

A modo de conclusión, al comparar la anatomía del molde endocraneano de †*Cyonasua* con la de los géneros vivientes, se aprecia que es más compleja que la de *Bassariscus* y *Bassaricyon*. No obstante, no se detectan especializaciones anatómicas marcadas que puedan asociarse con hábitos específicos como en el caso de *Procyon*, que muestra una marcada expansión del área SSI. Esta expansión se relaciona con la sensibilidad táctil de las manos, utilizada para la búsqueda de alimento y reconocimiento del entorno. El desarrollo moderado de ciertas regiones del telencéfalo permite inferir ciertos hábitos, especialmente cuando se combina esta información con fuentes diversas (*e.g.* anatomía de poscráneo, oído, etc.). Es especialmente importante el estudio del patrón de surcos y circunvoluciones, así como de ciertas áreas funcionales como la SSI, auditiva y visual, si se desea obtener una idea más completa y compleja de los carnívoros extintos.

VI.3. Encefalización, masa corporal y cociente de encefalización

En algunos taxones de mamíferos se observa evidencia macroevolutiva de aumento en el tamaño del encéfalo, mientras que otros no muestran un patrón claro. Al respecto, Schultz y Dunbar (2010) consideran que estos hallazgos desafían la suposición de que la encefalización sea una tendencia general entre los mamíferos. Debido a que el tejido nervioso es energéticamente costoso (Aiello y Wheeler, 1995), se han formulado hipótesis para entender las presiones evolutivas que provocan el aumento en el tamaño del encéfalo. Una de ellas es la hipótesis funcional, cuyo concepto principal es la competencia ecológica (Reader y Laland, 2002) y otra es la hipótesis del “encéfalo social” (Dunbar, 1992; Barton, 1996; Dunbar y Shultz, 2007). La hipótesis ecológica sugiere que el incremento de las habilidades cognitivas permite a los individuos resolver problemas ecológicos complejos, como la búsqueda de alimento y el procesamiento de información espacio-temporal (Parker

y Gibson, 1977; Clutton-Brock y Harvey, 1980). La hipótesis del encéfalo social (Dunbar, 1992, 1998; Sakai y Arsznov, 2020) propone que el procesamiento de la información social conduce selectivamente a la evolución de los encéfalos grandes, especialmente al desarrollo de la corteza prefrontal. Además de las anteriormente mencionadas, se han formulado otras hipótesis: ecológica (Sol *et al.*, 2008), energética (Isler y van Schaick, 2006), historia de vida (González-Lagos *et al.*, 2010), comportamental (Benson-Amram *et al.*, 2016), etc.

Para comprender los cambios que ocurren en la covariación entre el encéfalo y el cuerpo, es fundamental analizar las presiones selectivas que intervienen en este proceso. Se ha asumido que la relación entre el encéfalo y el cuerpo es estable, y que la alometría refleja una selección en el tamaño encefálico. No obstante, estos cambios han sido influenciados en numerosas ocasiones por variaciones en el tamaño corporal. Otro aspecto a considerar es que la alometría encéfalo-cuerpo podría estar relacionada con el mantenimiento autonómico básico y las funciones sensitivas, sugiriendo que una desviación alométrica podría indicar un mayor desarrollo cognitivo. Sin embargo, es importante destacar que el tamaño encefálico relativo por sí solo, no es un proxy válido para la cognición (Smaers *et al.*, 2021).

En este trabajo se obtuvieron medidas lineales del cráneo de las TACs, a partir de las cuales se calculó la masa corporal de prociónidos vivientes y fósiles sudamericanos, utilizando las ecuaciones predictivas OOL y SKL de Van Valkenburgh (1990) (Tabla V.3). Para †*Cyonasua* se obtuvo una masa corporal aproximada de 16 kg y para †*Chapalmalania* dio un valor próximo a los 126 kg.

En *Potos*, se observa el mayor valor de CE de la muestra de prociónidos estudiados mediante las TACs, mientras que en comparación con los datos obtenidos de la bibliografía, *Bassariscus* tiene el mayor CE (Tabla V.5). Para poder obtener conclusiones significativas sobre las tendencias estadísticas que reflejan estos valores, es necesario calcular un mayor número de CE, ya que el tamaño muestral es muy pequeño.

El cociente encefalización para †*Cyonasua* es menor si se lo compara con la media calculada para los prociónidos vivientes (Tabla V.9). Esto es esperable, ya que a medida que aumenta la masa corporal el volumen endocraneano no aumenta de

manera isométrica. El encéfalo de los mamíferos crece de manera sublineal respecto al tamaño corporal. Posiblemente como consecuencia del incremento en la modularidad y el plegamiento de la corteza telencefálica, que favorecen el ahorro energético a medida que aumenta el tamaño (Burger *et al.*, 2019).

Los valores de volumen endocraneano calculados con la ecuación predictiva de Finarelli (2006) así como los CE calculados para los ejemplares de †*Cyonasua* MMP 5047 y MMP 2599, podrían ser imprecisos ya que no hay forma de comprobar su veracidad, ni compararlos con valores de taxones fósiles similares (Tabla V.6).

Se hizo un modelo de regresión lineal de $\log MC / \log VE$ de †*Cyonasua* junto con carnívoros euterios contemporáneos. †*Cyonasua* registra un VE levemente mayor al esperado respecto a la MC. Se observaron dos géneros con MC y VE similares a †*Cyonasua*, estos son †*Amphicyon* y †*Tomarctus* (Tabla V.7). Para esta muestra, la media de CE (0,78) es menor para los carnívoros fósiles, si se la compara con el CE de †*Cyonasua* (0,828) así como con la media de CE de los prociónidos vivientes (1,06).

Finarelli y Flynn (2007) realizaron un estudio comparativo de la encefalización de los carnívoros caniformes y concluyeron que para especímenes con una antigüedad de 8 Ma, los valores de media y varianza registrados son inferiores en comparación a especies de caniformes actuales. Hacia el Plioceno, se observa un cambio en la distribución del $\log CE$ donde comienzan a manifestarse los patrones modernos (aumento en la media y la varianza), así como un incremento en el tamaño encefálico relativo de los caniformes. Un ejemplo de esto es el trabajo de Finarelli (2008), que estudia este fenómeno en cánidos y lo relaciona al desarrollo de la caza en manada (*pack hunting*), apoyando la “hipótesis del encéfalo social”.

No sería recomendable inferir las tendencias evolutivas de la encefalización basándose en la comparación de prociónidos fósiles sudamericanos y actuales, dado que corresponden a grupos emparentados entre sí, pero no derivados unos de otros. Para poder tener un escenario más completo, sería necesario estudiar los prociónidos fósiles de América del Norte y Europa, así como esclarecer las relaciones filogenéticas entre ellos.

VI.4. Cráneo

Según Van Valkenburgh (2007), existen dos morfotipos alimentarios en la familia Procyonidae: hipocarnívoros y mesocarnívoros. *Procyon* es un hipocarnívoro por excelencia, la característica dentaria más relevante es que la cuchilla carnífera no es una superficie cortante sino machacante (Van Valkenburgh, 2007). Si bien la autora no detalla los géneros involucrados en cada categoría, se puede deducir por el tipo de alimentación que *Bassaricyon* y *Potos* corresponden a los grupos con menor porcentaje de alimento de origen animal ingerido. Mientras que *Bassariscus*, es el género viviente con mayor consumo de carne (mesocarnívoro), ya que se alimenta de pequeños vertebrados como aves paseriformes, ratas, ratones, ardillas, conejos, serpientes, lagartijas, ranas y sapos.

Los tipos morfológicos de prociónidos fósiles sudamericanos tienen características anatómicas que los relacionan con una dieta más carnívora. La dentición de †*Cyonasua* sugiere una dieta omnívora, pero con una ingesta mayor de carne (Soibelzon, 2011). Cronológicamente, se presume un cambio en la dieta y por tanto en el nicho ecológico, entre los prociónidos fósiles y los vivientes (Soibelzon, 2011).

Las siguientes características craneanas de †*Cyonasua* como fosa temporal extensa y profunda, proceso postorbitario grande, arcadas zigomáticas amplias y desarrollo de la cresta sagital, el proceso interparietal y la cresta lambdaidea; permiten inferir un buen desarrollo de la musculatura masticatoria y cervical, con respecto a los géneros actuales.

El cráneo de †*Chapalmalania* (MMP 1121-M9) tiene mala preservación, están ausentes gran parte del rostro y de los sectores dorsal y lateral del neurocráneo. A pesar del estado del material, se observan características craneanas compartidas con †*Cyonasua* que permiten deducir el gran desarrollo de la musculatura masticatoria (*e.g.* presencia de arcos zigomáticos amplios, procesos paraoccipitales y apófisis mastoideas bien desarrolladas). En el registro fósil la presencia de hipocarnívoros grandes es rara, sin embargo †*Chapalmalania* y los representantes

extintos de la Subfamilia Ursinae (Hunt, 1988) son algunas excepciones (Van Valkenburgh 2007).

A partir de las características craneanas enumeradas en el párrafo anterior, se puede inferir que †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* tenían un gran potencial de fuerza en la mordida (Wroe *et al.*, 2005). Esto les habría permitido comer carroña, cazar o bien alimentarse de vegetales fibrosos, como raíces o corteza.

Una analogía actual podría ser el panda (*Ailuropoda melanoleuca*) que tiene características craneanas, mandibulares e incluso dentarias que lo asemejan a un hipercarnívoro. Tiene una morfología propicia para la generación de una gran fuerza de mordida y puede soportar grandes cargas masticatorias, esto le permite procesar el bambú, que es un alimento altamente fibroso (Van Valkenburgh, 2007).

Tanto aquellos carnívoros que se alimentan de la médula ósea de los huesos largos (rompedores de huesos) o de alimentos vegetales fibrosos como el bambú (*Ailuropoda melanoleuca*), comparten características craneanas que permiten agruparlos como durófagos. Tienen rasgos morfológicos distintivos que incluyen una morfología craneodental robusta con la región frontal elevada a modo de domo; buen desarrollo de los senos frontales; áreas extensas que permiten la fijación de músculos masticatorios; premolares alargados y esmalte dentario reforzado (Figueirido *et al.*, 2013).

†*Cyonasua* y especialmente †*Chapalmalania*, comparten ciertos rasgos anatómicos con los carnívoros durófagos. Si bien la anatomía de †*Cyonasua* no refleja hábitos tan especializados como los presentes en hiénidos, †*Borophaginae* (cánidos), *Gulo gulo* (mustélido) o en *Ailuropoda melanoleuca* (úrsido), la de †*Chapalmalania* se acerca mucho más, sobre todo la morfología de los dientes yugales con grandes cúspides cónicas fuertes y bajas. En este sentido, †*Chapalmalania* podría haber recurrido a alimentarse de carcasas, rompiendo los huesos largos para acceder a la nutritiva médula ósea o bien aprovechar vegetales fibrosos durante épocas de sequía.

Ambos géneros de prociónidos fósiles sudamericanos comparten una morfología craneodental robusta. La región frontal elevada es un rasgo presente en

†*Cyonasua*, aunque no todos los ejemplares estudiados comparten el mismo grado de desarrollo, el mínimo se observa en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 (Figura II.2).

La elevación de la región frontal está relacionada con el desarrollo de los senos paranasales, involucrados en disipar las grandes fuerzas compresivas generadas durante la masticación (Werdelin, 1989). Los senos frontales de †*Cyonasua* están bien desarrollados respecto a los de los prociónidos vivientes, aunque en menor medida en comparación a los de los carnívoros durófagos especialistas, como por ejemplo en †*Pliocrocuta* (Vinuesa *et al.*, 2015). En †*Cyonasua*, los senos neumáticos dorsales se extienden rostralmente desde los huesos frontales hasta los parietales, terminando caudalmente al surco cruciado (Figura II.1). Por otro lado, en †*Pliocrocuta* su desarrollo es tan significativo que abarcan desde los huesos frontales, extendiéndose hasta la cresta nugal y hacia caudal, rodeando dorsalmente la cavidad endocraneana (Vinuesa *et al.*, 2015). Es de esperar que †*Chapalmalania*, tenga un desarrollo aun mayor de los senos frontales que en †*Cyonasua*, aunque para justificar esta información será necesario el estudio de un cráneo más completo.

Un buen desarrollo de la cresta sagital proporciona una amplia superficie para el origen del músculo temporal (Ewer, 1973), cuyo volumen guarda una relación directamente proporcional con la fuerza de mordida (Figuerido *et al.*, 2013). Aunque tanto en †*Cyonasua* como en †*Chapalmalania*, se ha identificado un buen desarrollo de la cresta sagital, esta característica no es propia de los prociónidos fósiles. En los actuales, la cresta sagital presente en el género *Nasua* (Figura IV.2.C) y en menor medida en *Potos* (Ford y Hoffmann, 1988), *Bassariscus* (Poglayen-Neuwall y Dale, 1988) y *Bassaricyon*, se registra únicamente en individuos machos en edad avanzada (Helgen *et al.*, 2013). El mayor desarrollo de la cresta sagital se observa en los individuos machos de *Nasua*. Se infiere, entonces que el dimorfismo sexual también podría haber ocurrido en los géneros fósiles sudamericanos.

La longitud del rostro puede influir en la morfología del encéfalo (Story, 1951), como se vio en el capítulo III. Algo similar sucede en los cánidos de rostro corto como *Lycaon* y *Speothos*, que tienen lóbulos frontales grandes y masivos y el

borde caudal del palatino se extiende posterior al último molar (Lyras, 2009). A medida que el borde del palatino se traslada hacia caudal, así lo hace la placa cribiforme, resultando en el lóbulo frontal del encéfalo comprimido rostro-dorsalmente (Lyras, 2009). Esta última característica no es evidente en †*Cyonasua*, aunque sí se observa en *Potos* y *Bassaricyon*. Si bien el rostro de †*Cyonasua* es corto no está tan reducido como el de los Potosinae. Otra consecuencia del acortamiento del esqueleto facial, es la disminución del brazo de *momentum* en distintos puntos de la dentición, lo que permite incrementar la fuerza de mordida (Bicknevičius y Van Valkenburgh, 1996).

Los úrsidos con dietas más carnívoras (*Ursus maritimus* y †*Arctodus simus*), tienen denticiones que difieren poco de los osos omnívoros (Van Valkenburgh 2007). En el oso de cara corta (†*Arctodus*), la morfología del hocico ancho y corto es similar a los hipercarnívoros (Kurten y Anderson, 1980). Estas especializaciones craneodentarias podrían reflejar el hecho de que gran parte del año tenían que alimentarse de vertebrados de pequeño tamaño y de invertebrados (Sacco y Van Valkenburgh, 2004), situación semejante podría haber ocurrido con †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*.

De Los Reyes *et al.*, (2013) encontraron evidencias de carroñeo de †*Chapalmalania* sobre un gliptodonte (†*Hoplophorini* cf. †*Eosclerocalyptus lineatus*). El material proviene de las "Fascies La Calera", Fm. El Polvorín, en cercanías a la localidad de Olavarría, Buenos Aires, Argentina. La antigüedad es del Plioceno. Corresponden a marcas de una mordida sobre las apófisis neurales de la región media de la columna vertebral. Los autores concluyen que †*Chapalmalania* podría tener un tipo ecológico similar al de hienas u osos, compartiendo ciertos rasgos anatómicos. Dentro de las características craneanas y mandibulares los autores consideran: cráneo bajo; buen desarrollo de la cresta sagital; arcos zigomáticos bien separados del cráneo; superficie palatal ancha y rostro corto; rama ascendente de la mandíbula alta, corta y ancha. También consideran características dentarias (De Los Reyes *et al.*, 2013).

En el ejemplar juvenil de †*Cyonasua* (MMP 2599) están ausentes la mayoría de las características vinculadas con los hábitos durófagos (cresta sagital, senos

frontales desarrollados, etc.), que como es de esperar habrían aparecido durante el desarrollo ontogenético más avanzado del individuo.

Como conclusión del estudio y la observación de las características craneanas se puede inferir que tanto †*Cyonasua* y especialmente †*Chapalmalania*, ocupaban nichos ecológicos diferentes al de los prociónidos vivientes. Su dieta estaba más basada en carne, probablemente carroña, aunque serían capaces de aprovechar los recursos alimenticios disponibles durante el año, habrían sido oportunistas poco especializados. Posteriormente su nicho fue ocupado por otros mamíferos de estirpe holártica (cánidos, félidos, mustélidos, etc.) durante las sucesivas etapas del Gran Intercambio Biótico Americano

VI.5. Inferencias paleoecológicas para †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*

El estudio del contexto paleoambiental y paleoclimático, permite generar una visión más acabada de los organismos fósiles y es fundamental para conocer el espacio temporal en el que vivieron. Respecto a los prociónidos fósiles sudamericanos, el biocrón de †*Cyonasua* abarca desde el Mioceno Tardío al Pleistoceno Temprano, mientras que †*Chapalmalania* se distribuyó durante el Plioceno.

Durante el Mioceno el mar ingresó a Sudamérica invadiendo las cuencas de retroarco y las llanuras que bordeaban la región cratónica, extendiéndose desde Venezuela hasta la Patagonia Austral. Existen dudas respecto a la edad de los sedimentos, aunque se estima que pudo abarcar desde el Mioceno Medio Tardío al Mioceno Tardío Temprano (Benedetto, 2010). Este mar extenso y somero denominado “Mar Paranense” separó los ambientes meridionales y septentrionales de América del Sur. Cuando se retrajo como consecuencia de la fase diastrófica Quechua (Yrigoyen, 1979) de la Orogenia Andina, se formaron planicies extensas (Ortiz Jaureguizar, 1998). Este período de tiempo se lo suele denominar como “Edad de la Planicies Australes” y abarca desde el Mioceno Tardío al Plioceno Tardío, incluyendo las edades mamífero (SALMA): Chasiquense, Huaqueriense, Montehermosense y Chapalmalalense (Ortiz Jaureguizar, 1998). Los ambientes abiertos se expandieron predominando pastizales, sabanas, bosques xerófitos y

selvas en galería, asemejándose a la actual Provincia Biogeográfica Chaqueña, aunque con mayor porcentaje de humedad ambiente (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006). En Mesopotamia y Patagonia abundaron los depósitos de inundación con sedimentos loessoides y aluviales (Pascual y Bondesio, 1982).

Durante la “Edad de las Planicies Australes” la mastofauna estuvo dominada por mamíferos nativos como los Cingulata y los Caviomorpha (Ortiz Jaureguizar, 1998). La diversidad faunística osciló durante este período, hasta alcanzar cierta estabilidad al final del mismo, posiblemente como consecuencia del arribo masivo de los inmigrantes de América del Norte (Gran Intercambio Biótico Americano, GIBA). Las comunidades vegetales estaban compuestas por árboles, arbustos y gramíneas C3 y C4. La fauna herbívora dominante eran mayormente pastadores, siendo escasos los frugívoros y frugívoros-ramoneadores.

El proceso de finalización de las “planicies australes” se vincula con la fase diastrófica Diaguíta (Yrigoyen, 1979), que marca el inicio de la diferenciación de las zonas biogeográficas actuales extrapatagónicas. Además, coincide temporalmente con el cierre del Istmo de Panamá y como consecuencia el clímax del GIBA (Pleistoceno Temprano) (Ortiz Jaureguizar, 1998).

El clima durante el Mioceno Medio era más bien árido, con una marcada estacionalidad de las precipitaciones (Pascual y Bondesio, 1982; Cione *et al.*, 2015). Hacia el Mioceno Tardío, se registra una tendencia global al enfriamiento y a la aridización que genera una fragmentación ambiental (Ortiz Jaureguizar, 1998) y culmina con tres eventos glaciales (Denton, 1999; Le Roux, 2012 a y b). Durante el Plioceno, se observa una tendencia global a la alternancia entre períodos glaciales e interglaciales y en Patagonia se forma la capa de hielo patagónico extraandino (Gran Glaciación Patagónica) (Rabassa, 2008). Hacia el Pleistoceno se registran glaciaciones cíclicas a nivel mundial, con la consecuencia de los cambios en el nivel del mar (eustáticos) y el avance y retroceso de bosques áridos y húmedos (Marshall y Cifelli, 1990).

En este contexto migró la fauna de estirpe holártica a América del Sur. Respecto a los prociénidos, la idea más aceptada es que ingresaron mediante dos eventos migratorios (Rodríguez *et al.*, 2013). Los integrantes del “Grupo †*Cyonasua*”

cruzaron América Central a través de la cadena de islas volcánicas, previo a la formación del Istmo de Panamá. Los primeros registros de †*Cyonasua*, se encuentran al sur de América del Sur y datan del Piso/Edad Huayqueriense (Soibelzon y Prevosti, 2007; Forasiepi *et al.*, 2014), se interpreta que los animales debieron llegar al Continente tiempo atrás, como sugiere la localización austral de las muestras. Durante el Plioceno hay registros de †*Cyonasua* tanto al norte, como al sur de América del Sur, apareciendo en esta última región también restos de †*Chapalmalania*. En el período que abarca el Plioceno medio y el Pleistoceno Tardío, hay registros de †*Cyonasua* y de †*Chapalmalania* en la Provincia de Buenos Aires (Soibelzon, 2011; Forasiepi *et al.*, 2014). Durante el Piso/Edad Ensenadense hay un intervalo de tiempo de unos 900 Ka en el cual no se encuentran restos de prociónidos. A partir del Pleistoceno Tardío, los prociónidos reaparecen en el registro fósil, pero con una diversidad totalmente diferente compuesta por los géneros vivientes y se corresponde con el segundo evento migratorio (Soibelzon y Prevosti, 2012).

La ausencia de restos de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* en las tierras bajas del norte de América del Sur, podría deberse a un sesgo en el registro fósil o bien a que los animales utilizaron como ruta migratoria a la cadena montañosa de los Andes para atravesar el cinturón tropical (Forasiepi *et al.*, 2014; Tarquini *et al.*, 2020).

Dentro del contexto paleoambiental y paleoclimático, y considerando los estudios anatómicos del cráneo y molde endocraneano, se puede interpretar a †*Cyonasua* como animal omnívoro y ocasionalmente durófago, con un sentido del olfato probablemente bien desarrollado y un comportamiento solitario. El mayor desarrollo del área sensitiva somática primaria del rostro, probablemente estaba relacionado con elementos sensitivos (*e.g.* vibrisas) que favorecían la búsqueda de alimento en zonas de escasa visibilidad, durante el crepúsculo o en la noche. Además, los estudios de poscráneo indican que eran terrestres generalistas con cierta capacidad para trepar o cavar (Tarquini, 2018).

†*Chapalmalania* se interpreta como omnívoro, con una masa corporal superior a la de †*Cyonasua* y con un buen desarrollo de la musculatura cervical y masticatoria que le permitía alimentarse de carcasas (De Los Reyes, *et al.*, 2013).

Como consecuencia de la mayor masa corporal y la dieta más carnívora se podría inferir un *home range* extenso.

†*Cyonasua* y †*Chapalmalania*, a diferencia de la mayoría de los prociónidos vivientes, no habitaban en zonas mayormente arboladas, tropicales y húmedas, sino que se distribuían en zonas abiertas, con llanuras y con menor cantidad de árboles por unidad de área. Además, el clima reinante durante el biocrón se interpreta como más frío y seco que el actual. Ambos géneros tenían una gran distribución latitudinal, habitaban en gran variedad de climas y ambientes, tal vez comparable a *Procyon lotor*. Durante el Plioceno, coincidiendo con la aparición de †*Chapalmalania* se registraron temperaturas más altas, que experimentaron un marcado descenso hacia el final, coincidiendo con la extinción del género.

Los últimos registros de †*Cyonasua* aparecen durante el Piso/Edad Ensenadense y coinciden con el momento en el que se registra la mayor cantidad de géneros de estirpe holártica, denominado clímax del GIBA (Woodburne, 2010; Cione *et al.*, 2015). Es difícil deducir si esta fue la causa de su extinción, pero seguramente se produjo cierta superposición de nichos ecológicos y competencia al complejizarse el gremio de los carnívoros de América del Sur, algo semejante a lo planteado para los Ursidae del género †*Arctotherium* por Soibelzon *et al.* (2014) y Figueirido y Soibelzon (2009).

VI.6. Consideraciones sobre hábitos locomotores y requerimientos ecológicos de los prociónidos fósiles

La información que brinda la morfología externa del encéfalo y del cráneo en relación al modo de vida y la locomoción, es complementaria a las estructuras anatómicas directamente relacionadas con dichas funciones.

A partir de las características neuroanatómicas interpretadas del molde endocraneano de †*Cyonasua* se infiere su relación con la funcionalidad (1) El hábito posiblemente solitario se infiere por el escaso desarrollo de la corteza prefrontal. (2) El desarrollo del área sensitiva somática, indica un desarrollo importante de la sensibilidad táctil de la cara, que podría haber estado vinculado con la búsqueda de

alimento. (3) El desarrollo de la corteza auditiva, se relaciona con una mayor capacidad de procesar estímulos auditivos posiblemente en condiciones de baja luminosidad, lo que podría indicar que fueron nocturnos o crepusculares. (4) Los bulbos olfatorios tenían un buen desarrollo, lo que les habría permitido procesar una gran cantidad de estímulos olfatorios. Esta capacidad les habría facilitado localizar fuentes de alimentos en condiciones de baja luminosidad, bajo el sustrato o bien a grandes distancias.

†*Cyonasua* y †*Chapalmalania* comparten ciertas características craneanas como rostro corto, paladar duro ensanchado lateralmente, crestas sagital y nucal desarrolladas, lámina horizontal del palatino extendido caudalmente respecto al último molar, lámina vertical del palatino ensanchada y fosa mandibular expandida lateralmente. A partir de la información del cráneo se deduce que eran omnívoros, aunque con una dieta más carnívora y podían alimentarse de vegetales fibrosos, o bien de carcasas, accediendo a la médula ósea de los huesos largos, si las condiciones lo requerían.

Al comparar la anatomía dentaria de †*Cyonasua* con los géneros de prociónidos vivientes, se observa que tiene una reducción de la cingula y ausencia del hipocono en P4 y M1, lo que sugiere un mayor porcentaje de carne en la dieta del género fósil (Soibelzon, 2011).

La dentición de los prociónidos es bunodonta, con una morfología más secodontia en †*Cyonasua* (Soibelzon, 2011), mientras que en †*Chapalmalania* se observa un mayor desarrollo de las crestas cortantes (De Los Reyes et al., 2013).

Por sus características craneanas, mandibulares y dentarias †*Chapalmalania* se asemejaría más a un oso o una hiena, (De Los Reyes et al., 2013). Respecto a la morfología dentaria se observa que P1 a P3 están presentes, tienen el paracono y la corona ancha y son subelípticos. En cuanto a los premolares inferiores tienen el protocónido cónico y de cúspide alta y el m1 carece de facetas afiladas.

Al comparar a †*Cyonasua* con †*Chapalmalania*, el primero se asemejaría más a *Procyon* tanto por el rostro comparativamente más elongado, como por el menor desarrollo de las crestas cortantes (De Los Reyes et al., 2013).

El *home range* se define como el espacio o área vital de un individuo, muestra una correlación positiva con la masa corporal y una influencia significativa de factores como la edad, sexo, dieta, etc. Tarquini (2018) estudió el *home range* de †*Cyonasua* y estimó que habría sido el doble (o mayor) respecto al de los prociónidos actuales, como consecuencia de la mayor masa corporal y la dieta más carnívora.

VI.7. Hipótesis planteadas

1-La diversidad de la morfología craneana, endocraneana y encefálica, los hábitos locomotores y los requerimientos ecológicos de los Procyonidae están correlacionados y esta correlación puede ser identificada independientemente de las restricciones filogenéticas.

Parcialmente rechazada. Existe una correlación directa entre la morfología craneana y endocraneana o encefálica, como consecuencia de que el encéfalo está alojado en el cráneo, como pudo observarse en la relación entre la longitud del rostro y la morfología de la región frontal del encéfalo en los prociónidos. Sin embargo, esa correlación es menos evidente respecto a los requerimientos ecológicos y en menor medida a los hábitos locomotores. La información que brinda el molde endocraneano es complementaria a la que brindan las estructuras anatómicas directamente vinculadas a la locomoción o bien a algún hábito particular, como la relación entre el desarrollo de la corteza sensitiva somática primaria y la sensibilidad táctil en *Procyon*. Y en todos los casos, la relación puede establecerse *ad hoc* mediante estudios paleoautoecológicos. Si bien existe una marcada inercia filogenética en el encéfalo de los carnívoros en general y de los prociónidos en particular, las correlaciones pueden identificarse independientemente de las restricciones filogenéticas.

2-Los requerimientos ecológicos de †*Cyonasua* fueron más similares a los de *Procyon* que a los de otros taxones actuales de América del Sur.

Esta hipótesis no es rechazada. En base al estudio del cráneo y molde endocraneano de †*Cyonasua* se pudieron identificar una combinación de características propias del género, que permiten dar idea de un patrón morfológico único entre los prociónidos.

Sin embargo, las características generales como el buen desarrollo del área sensitiva somática primaria del cerebro (SSI), el escaso desarrollo de la corteza prefrontal y ciertas características craneanas compartidas con los prociónidos de rostro largo, lo asemejan al género *Procyon*. Las principales diferencias con este género son: menor desarrollo del área sensitiva somática primaria que se interpreta como menor sensibilidad en las manos, mayor masa corporal, tendencia a una dieta más carnívora.

3-†*Chapalmalania* representa un tipo ecológico sin equivalente entre los Procyonidae actuales.

Esta hipótesis no es rechazada. En base al material estudiado, cuyo estado no era óptimo, se pudieron observar características únicas del género como la masa corporal y la morfología del cráneo, que no se corresponden con ninguno de los géneros vivientes y †*Cyonasua*. En base a esto se puede inferir que †*Chapalmalania*, pudo haber tenido requerimientos ecológicos únicos como ser la tendencia a una dieta más carnívora, consumo de presas de mayor tamaño, alimentación más durófaga, mayor superficie de territorio, etc.

Capítulo VII

Conclusiones y perspectivas futuras



Tomo I

VII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

VII.1. Conclusiones generales

1-Se realizaron las primeras descripciones detalladas de moldes endocraneanos de Procyonidae vivientes y fósiles de América del Sur. Dentro de los Procyonidae vivientes, se observa una complejidad en los patrones de los surcos neocorticales, mostrando *Procyon* el patrón más intrincado y *Bassariscus* el más simple, esto coincide con la idea de que corresponde a un género basal.

2-Los Procyonidae tienen una combinación propia de características neuromorfológicas que quedan manifestadas en el molde endocraneano, como la presencia de circunvoluciones arcuadas, opercularización de la neocorteza, surco cruciado y desarrollo del área sensitiva somática primaria (circunvolución poscruciada).

3-El patrón de surcos neocorticales de †*Cyonasua* es complejo, con un gran desarrollo del área sensitiva somática primaria, especialmente de la región vinculada a la sensibilidad del rostro. La complejización de la neocorteza en los prociónidos, parece haberse desarrollado en un período reducido de tiempo geológico, si se compara a †*Cyonasua* con †*Probassariscus* y *Bassariscus*.

4-La morfología de la región sigmoidea de †*Cyonasua* es única entre los prociónidos. El surco cruciado es amplio, de bordes difusos y se orienta en sentido rostro-medial a caudo-lateral, mientras que en los ejemplares vivientes la orientación es opuesta (caudo-medial a rostro-lateral). La circunvolución poscruciada es amplia y tiene una morfología propia.

4-†*Cyonasua*, *Nasua* y *Nasuella* comparten la presencia del surco endomarginal.

5-La morfología del cráneo de †*Cyonasua* es única entre los prociónidos. Las características son: caja craneana elongada, proceso postorbitario voluminoso, fosa temporal amplia, procesos paraoccipitales delgados, arcos cigomáticos grandes y con contorno interno circular.

6-Las características craneanas generales de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* son: rostro corto, paladar duro ensanchado lateralmente, crestas sagital y nugal desarrolladas, lámina horizontal del palatino extendido caudalmente respecto al último molar, lámina vertical del palatino ensanchada y fosa mandibular expandida lateralmente.

7-Las características del cráneo de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*, permiten inferir un claro desarrollo de la musculatura masticatoria y cervical.

8-Los valores de masa corporal estimados para †*Cyonasua* de aproximadamente 16 kg y para †*Chapalmalania* entre 115 kg y 126 kg, son coherentes respecto a estudios previos. Ambas estimaciones fueron realizadas a partir de las ecuaciones predictivas de masa corporal de Van Valkenburgh (1990), utilizando medidas lineales del cráneo OOL (largo órbita-occipucio) y SKL (largo total del cráneo).

9-Se obtuvo el primer dato de volumen endocraneano para †*Cyonasua* utilizando el software *Mimics v 10.01* el cual dio un valor de 75 mm³.

10- Se obtuvo el primer cálculo de cocientes de encefalización (CE) para †*Cyonasua* cuyos valores varían según la ecuación utilizada para el cálculo de la masa corporal de Van Valkenburgh (1990). Los valores de CE obtenidos a partir de la ecuación de longitud de occipucio-órbita (OOL) de Van Valkenburgh (1990) fueron: 0,828 (Jerison,1973), 0,903 (Eisenberg,1981) y 0,721(Martin,1981). Los valores de CE obtenidos a partir de la ecuación de longitud del cráneo (SKL) de Van Valkenburgh (1990) fueron: 0,783 (Jerison,1973), 0,849 (Eisenberg,1981) y 0,676 (Martin,1981). Se concluye que †*Cyonasua* tiene un CE similar al esperado para su masa corporal, tanto en relación a los carnívoros terrestres contemporáneos como respecto a los prociónidos vivientes.

11-La media del cociente de encefalización de †*Cyonasua* (0,88), es algo menor si se la compara con la media estimada para los prociónidos vivientes (1,2) y es algo mayor respecto a la media de carnívoros euterios contemporáneos (0,78). Considerando en todos los casos el CE de Jerison (1973), calculado a partir de la ecuación de masa corporal OOL de Van Valkenburgh (1990), esta situación es extensiva los demás CE calculados.

VII.2. Perspectivas futuras

Para la obtención de conclusiones más significativas es necesario ampliar la muestra de moldes endocraneanos de prociónidos fósiles, así como estudiar posibles nuevos ejemplares de los géneros †*Parahyaenodon* y †*Tetraprothomo* que puedan conservar el cráneo. Esto permitirá obtener una mayor precisión en los datos, tanto anatómicos como de volumen endocraneano. A su vez, esta información podría utilizarse para realizar estudios específicos como la obtención de volúmenes parciales del endocraneano (bulbos olfatorios, cerebro anterior, cerebro posterior, cerebelo, etc.) y de la superficie de la neocorteza. Un mayor tamaño muestral permitirá hacer estudios estadísticos y calcular el cociente de encefalización filogenético. Además, permitirá conocer con más detalle la anatomía especialmente de las áreas ausentes de las muestras estudiadas, como el tallo cerebral de †*Cyonasua* y la mayor parte de la neocorteza tallo cerebral y rinencéfalo de †*Chapalamalania*.

La información anatómica del encéfalo podría complementarse con estudios de morfometría geométrica.

La información neuroanatómica y craneana podría ampliarse con el estudio de otras cavidades craneanas, como la anatomía de los senos paranasales y el oído. Para obtener una comprensión más acabada, sería necesario vincular esta información con la relacionada al esqueleto poscraneano de prociónidos.

Para obtener una visión más acabada se propone hacer estudios comparativos de anatomía de cráneo, molde endocraneano y encefalización de los prociónidos fósiles sudamericanos, tanto con prociónidos fósiles de América del Norte, como de Europa, así como con otros Caniformia y Carnivora en general.

La información recabada de cráneo y encéfalo puede contribuir al conocimiento de las relaciones filogenéticas dentro de los prociónidos, y con otros grupos de carnívoros.

Capítulo VIII

Bibliografía



Tomo I

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Agnarsson, I., Kuntner, M. y May-Collado, L. 2010. Dogs, cats, and kin: a molecular species-level phylogeny of Carnivora. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54, 726-745.
- Ahrens, H.E. 2012. Craniodental characters and the relationships of Procyonidae (Mammalia: Carnivora). *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 669–713.
- Ahrens, H.E. 2014. Morphometric study of phylogenetic and ecologic signals in procyonid (Mammalia: Carnivora) endocasts. *The Anatomical Record* 297: 2318–2330.
- Aiello, L.C., y Wheeler, P. 1995. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current anthropology*, 36(2), 199-221.
- Akaike, H. 1973. Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika*, 60(2), 255-265.
- Alexander, R.M. 1985. Body Support, Scaling, and Allometry. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts y Londres, p. 89–109.
- Allen, T.B. 1987. Wild Animals of North America. Washington, *National Geographic Society*, p 246–247
- Allman, J. 1990. Evolution of neocortex. *Comparative Structure and Evolution of Cerebral Cortex, Part I*, 269-283.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos Cretáceos y Terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 20: 56–58
- Ameghino, F. 1908. Notas preliminares sobre el *Tetraprothomo argentinus* un precursor del hombre del Mioceno Superior de Monte Hermoso. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9: 1–82.
- Ameghino, C. y Kraglievich, J. 1925. Un nuevo prociónido cercoleptoide en el Pampeano inferior de la Argentina, *Brachynasua meranii*, n. gen., n. sp. *Comunicaciones Museo Nacional de Historia Natural, "Bernardino Rivadavia"* 2: 181–191.
- Arsznov, B.M. y Sakai, S.T. 2013. The procyonid social club: comparison of brain volumes in the coatimundi (*Nasua nasua*, *N. narica*), kinkajou (*Potos flavus*), and raccoon (*Procyon lotor*). *Brain, behavior and evolution*, 82(2), 129-145.
- Balanoff, A. M., Bever, G. S., Colbert, M. W., Clarke, J. A., Field, D. J., Gignac, P. M., Ksepka, D.T., Ridgely, R.C., Smith, N.A., Torres, C.R., Walsh, S. y Witmer, L. M. 2016. Best practices for digitally constructing endocranial casts: examples from birds and their dinosaurian relatives. *Journal of Anatomy*, 229(2), 173-190.
- Balanoff, A. M. y Bever, G. S. 2020. The Role of Endocasts in the Study of Brain Evolution. En *Evolution of Nervous Systems: Second Edition*, Vol. 1-4, pp. 223-241. Elsevier Inc.

- Barton, R.A. 1996. Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1367), 173-177.
- Barton, R.A. y Harvey, P.H. 2000. Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, 405(6790), 1055-1058.
- Baskin, J.A. 1982. Tertiary Procyoninae (Mammalia: Carnivora) of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2:71-93.
- Baskin, J.A. 1989. Comments on New World Tertiary Procyonidae (Mammalia: Carnivora). *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 110-117.
- Baskin, J.A. 1998. Procyonidae. En: C.M. Janis, K.M. Scott y L.L. Jacobs (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Cambridge University Press, Vol. 1, p. 144-51.
- Baskin, J.A. 2003. New procyonines from the Hemingfordian and Barstovian of the Gulf Coast and Nevada, including the first fossil record of the Potosini. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 279:125-146.
- Baskin, J.A. 2004. *Bassariscus and Probassariscus* (Mammalia, Carnivora, Procyonidae) from the early Barstovian (Middle Miocene). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:709-720.
- Benson-Amram, S., Dantzer, B., Stricker, G., Swanson, E.M. y Holekamp, K.E. 2016. Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(9), 2532-2537.
- Berman, W.D. 1994. Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 315 p. Inédita. <http://hdl.handle.net/10915/4819>
- Berta, A. y Marshall, L.G. 1978. South America Carnivora, i-viii. In: F. Westphal (ed.) *Fossilium catalogus*, I. Animalia. The Hague (Dr. W. Junk), p. 1-48.
- Bertrand O.C., Amador-Mughal F. y Silcox M.T. 2016. Virtual endocasts of Eocene *Paramys* (Paramyinae): oldest endocranial record for Rodentia and early brain evolution in Euarchontoglires. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20152316. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2316>
- Bertrand, O.C., Amador-Mughal, F., Lang, M.M. y Silcox, M.T. 2019. New virtual endocasts of Eocene Ischyromyidae and their relevance in evaluating neurological changes occurring through time in Rodentia. *Journal of Mammalian Evolution*, 26(3), 345-371.
- Bicknevicus, A.R. y B. Van Valkenburgh. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. 393-428 pp. en J.L. Gittleman, ed. Carnivore behavior, ecology and evolution. Vol. 2. *Cornell University Press*, Ithaca, Nueva York.

- Boddy, A.M., McGowen, M.R., Sherwood, C.C., Grossman, L.I., Goodman, M. y Wildman, D.E. 2012. Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(5), 981-994.
- Bonini, R.A, Georgieff, S.M. y Candela, A.M. 2017. Stratigraphy, geochronology, and paleoenvironments of Miocene-Pliocene boundary of San Fernando, Belén (Catamarca, northwest of Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 79: 459–471.
- Brauer, K. y Schober, W. 1970. Katalog der Säugetiergehirne. Catalogue of Mammalian Brains. *Veg Gustav Fischer Verlag Jena*. Leipzig.
- Buchholtz, E.A. y Seyfarth, E.-A. 2001. The Study of “Fossil Brains”: Tilly Edinger (1897–1967) and the Beginnings of Paleoneurology. *BioScience*. 51(8), 674-682. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0674:TSOFBT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0674:TSOFBT]2.0.CO;2)
- Burger, J.R., George Jr, M.A., Leadbetter, C. y Shaikh, F. 2019. The allometry of brain size in mammals. *Journal of Mammalogy*, 100(2), 276-283.
- Butler A.B. y Hodos W. 2005. *Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. John Wiley & Sons. 744 p.
- Buxton, D.F., y Goodman, D.C. 1967. Motor function and the corticospinal tracts in the dog and raccoon. *Journal of Comparative Neurology*, 129(4), 341-360.
- Canevari, M. y Vaccaro, O. 2007. Guía de mamíferos del sur de América del Sur. 1ra edición, editorial L.O.L.A., Buenos Aires, 413 p.
- Cartelle, C. 1999. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. En: Eisenberg, F.J. y Redford, K.H. (Eds.). *Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics* 3: 30-33.
- Cione, A.L., Dozo M.T., Laza J.H. y Tonni, E.P. 2013. *In memoriam*. Nota necrológica Dr. Juan Carlos Quiroga (1955-1988). *Ameghiniana*, 25(1), 65-66.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H. y Tonni, E.P. 2015. The Great American Biotic Interchange: a South American perspective. En: J. Rabassa, G. Lohmann, J. Notholt, L.A., Mysak, V. Unnithan (Eds.) *Springer Briefs in Earth System Sciences*, 97 p.
- Cirignoli, S. y Varela, D. 2019. *Procyon cancrivorus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. *Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Clutton-Brock, T.H. y Harvey, P.H. 1980. Primates, brains and ecology. *Journal of Zoology*, 190(3), 309-323.
- Crile, G., y Quiring, D.P. 1940. A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. *Ohio Journal of Science*, 40:219-249.

- Damuth, J. y MacFadden, B. J. 1990. Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications. *Cambridge: Cambridge University Press*. 397 p.
- Davis, D.D. 1964. The giant panda. A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana, Zoology Memoirs* 3:1-399.
- De Lahunta, A., Glass, E. N. y Kent, M. (2020). de Lahunta's Veterinary Neuroanatomy and Clinical Neurology-E-Book. Elsevier Health Sciences. 599 p.
- De los Reyes, M., Poiré, D., Soibelzon, L., Zurita, A.E. y Arrouy, M.J. 2013. First evidence of scavenging of a glyptodont (Mammalia, Glyptodontidae) from the Pliocene of the pampean region (Argentina): taphonomic and paleoecological remarks. *Palaeontología Electronica* 16: 1-13.
- Deacon, T.W. 1990. Rethinking mammalian brain evolution. *American Zoologist*, 30(3), 629-705.
- Decker, D.M. y Wozencraft, W.C. 1991. *Phylogenetic* analysis of recent procyonid genera. *Journal of Mammalogy*, 72: 42-55.
- Delisle, I. y Strobeck, C. 2005. A phylogeny of the Caniformia (order Carnivora) based on 12 complete protein-coding mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 192-201.
- Denton, G.H. 1999. Cenozoic climate change. En: T.G. Bromage y F. Schrenk (Eds.) *African Biogeography, Climate Change, and Human Evolution*. Oxford University Press, New York, p. 94-114.
- Díaz, M.M. y Lucherini, M. 2006. Orden Carnivora Bowdich, 1821. Mephitidae, Mustelidae, Procyonidae. En: R.M. Barquez, M. Díaz y R.A. Ojeda, *Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de Mamíferos*, p. 106-107.
- Dong, W. 2008. Virtual cranial endocast of the oldest giant panda (*Ailuropoda microta*) reveals great similarity to that of its extant relative. *Naturwissenschaften*, 95(11), 1079-1083.
- Dozo, M.T. 1987. The endocranial cast of an early miocene edentate, *Hapalops indifferens* Ameghino (Mammalia, Edentata, Tardigrada, Megatheriidae). Comparative study with brains of recent sloths. *Journal für Hirnforschung*, 28(4), 397-106.
- Dozo, M.T. 1994. Interpretación del molde endocraneano de *Eucholoeops fronto*, un Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) del Mioceno temprano de Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, 31(4), 317-329.
- Dozo, M.T. 1997. Paleoneurología de *Dolicavia minuscula* (Rodentia, Caviidae) y *Paedotherium insigne* (Notoungulata, Hegetotheriidae) del Plioceno de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 34(4), 427-435.
- Dozo, M.T. 2009. Paleoneurología de Mamíferos de Edad Santacruceña. En: Mirelman S. (ed) *Estado actual de las Investigaciones realizadas sobre Patrimonio Cultural en Santa Cruz*. Patrimonio Cultural, Provincia de Santa Cruz, pp 93-102.

- Dozo, M.T. y Martínez, G. 2016. First digital cranial endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): implications for endemic South American ungulates brain evolution. *Journal of Mammalian Evolution*, 23(1), 1-16.
- Dozo M.T., Martínez, G. y Gelfo, J.N. 2023a. Paleoneurology of Litopterna: digital and natural endocranial casts of Macraucheniiidae. Chap 21: 809-836. En: Dozo M.T., A. Paulina-Carabajal, T. Macrini, S. Walsh (eds) *Paleoneurology of Amniotes: New Directions in the Study of Fossil Endocasts*. Springer Nature
- Dozo, M.T, Paulina-Carabajal, A., Macrini, T., Walsh, S (eds) 2023b. *Paleoneurology of Amniotes: New Directions in the Study of Fossil Endocasts*. Springer Nature. 840 pp. ISBN-13:978-3-031-13982-6.
- Dozo, M.T., Vucetich, M.G. y Candela, A.M. 2004. Skull anatomy and neuromorphology of *Hypsosteiromys*, a Colhuehuapian erethizontid rodent from Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(1), 228-234.
- Duke, J.A. 1967. Mammal dietary bioenvironmental and radiological safety feasibility studies. U.S. Atomic Energy Commission, Columbus, Ohio.
- Dunbar, R.I. 1992. Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 22(6), 469-493.
- Dunbar, R.I. 1998. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 6(5), 178-190.
- Dunbar, R.I. y Shultz, S. 2007. Evolution in the social brain. *Science*, 317(5843), 1344-1347.
- Edinger, T. 1948. *Evolution of the horse brain. Geological Society of America Memoir*. 25:1-177.
- Edinger, T. 1951. The brains of the Odontognathae. *Evolution*, 6-24.
- Edinger, T. 1975. Paleoneurology 1804-0966. An annotated bibliography. *Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology*. 49: 7-258.
- Eisenberg, J.F. y Wilson, D. E. 1978. Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution*, 740-751.
- Eisenberg, J.F. 1981. The Mammalian Radiations. *An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior*. Chicago, University of Chicago Press. 610 p.
- Eisenberg, J.F. y Wilson, D.E. 1981. Relative brain size and demographic strategies in didelphid marsupials. *The American Naturalist*, 118(1), 1-15.
- Emmons, L.H. 1990. Neotropical rainforest mammals: a field guide. *University of Chicago Press*, Chicago, 281 p.
- Esteban, G., Nasif, N. y Georgieff, S.M. 2014. Cronobioestratigrafía del Mioceno tardío-Plioceno temprano, Puerta de Corral Quemado y Villavil, provincia de Catamarca, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*. 26:165-188.

- Engelman, R. K. y Croft, D. A. 2019. Strangers in a strange land: Ecological dissimilarity to metatherian carnivores may partly explain early colonization of South America by *Cyonasua*-group procyonids. *Paleobiology* 45, 598–611.
- Evans, H.E. y de Lahunta, A. 2013. *Miller's Anatomy of the Dog*. 4ta edición, Elsevier Health Sciences, Missouri, 872 p.
- Ewer, R.F. 1973. The carnivores. *Cornell University Press*, New York, NY
- Figueirido, B. y Soibelzon, L.H. 2009. Inferring paleoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) via geometric morphometrics. *Lethaia*: 1-14.
- Figueirido, B., Tseng, Z.J. y Martín-Serra, A. 2013. Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution*, 67(7), 1975-1993.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. y Blanco, E. 1997. Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *Journal of Theoretical Biology* 185: 441–446.
- Ferreira-Cardoso, S., Araújo, R., Martins, N.E., Martins, G.G., Walsh, S., Martins, R.M.S. y Castanhinha, R. 2017. Floccular fossa size is not a reliable proxy of ecology and behaviour in vertebrates. *Scientific Reports*, 7(1), 1-11.
- Finarelli, J.A. 2006. Estimation of endocranial volume through the use of external skull measures in the Carnivora (Mammalia). *Journal of Mammalogy*, 87(5), 1027-1036.
- Finarelli, J.A. 2008. Testing hypotheses of the evolution of encephalization in the Canidae (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology*, 34(1), 35-45.
- Finarelli, J.A. y Flynn, J.J. 2007. The evolution of encephalization in caniform carnivorans. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(7), 1758-1772.
- Finarelli, J.A. y Flynn, J.J. 2009. Brain-size evolution and sociality in Carnivora. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9345-9349.
- Finlay, B.L. y Darlington, R.B. 1995. Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science*, 268(5217), 1578-1584.
- Fisher, D.C. Shirley E.A., Whalen, C.D. Calamary, Z.T., Rountrey, A.N., Tikhonov, A.N. Buigues, B., Lacombe, F., Grigoriev, S. y Lazarev, P.A. 2014. X-ray computed tomography of two mammoth calf mummies. *Journal of Paleontology*. 88, 664–675
- Flink, T. y Werdelin, L. 2022. Digital endocasts from two late Eocene carnivores shed light on the evolution of the brain at the origin of Carnivora. *Papers in Palaeontology*, 8(2), e1422.
- Flores D.A., Abdala F. y Giannini N.P. 2010. Cranial ontogeny of *Caluromys philander* (Didelphidae: Caluromyinae): a qualitative and quantitative approach. *Journal of Mammalogy* 91:539-550.
- Flynn, J.J. y Galiano, H. 1982. Phylogeny of early Tertiary Carnivora, with a description of a new species of *Protictis* from the Middle Eocene of Northwestern Wyoming. *American Museum Novitates* 2725, 1, 64.

- Flynn J.J., Nedbal, M.A., Dragoo, J.W. y Honeycutt, R.L. 2000 Whence the Red Panda? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17-190-199.
- Forasiepi, A., Martinelli, A.G. y Goin, F.J. 2007. Revisión taxonómica de *Parahyaenodon argentinus* Ameghino y sus implicancias en el conocimiento de los grandes mamíferos carnívoros del Mio-Plioceno de América de Sur. *Ameghiniana* 44: 143-159.
- Forasiepi, A.M., Soibelzon, L.H., Gómez, C.S., Sánchez, R, Quiroz, L.I., Jaramillo, C. y Sánchez-Villagra, M.R. 2014. Carnivorans at the Great American Biotic Interchange: new discoveries from the northern neotropics. *Naturwissenschaften* 101: 965-974.
- Ford, L.S. y Hoffmann, R.S. 1988. *Potos flavus*. *Mammalian species* 321: 1-9.
- Franzosa, J.W. 2004. Evolution of the brain in Theropoda (Dinosauria). Tesis doctoral, Universidad de Texas en Austin. 357 p.
- Fulton, T.L. y Strobeck, C. 2006. Molecular phylogeny of the Arctoidea (Carnivora): effect of missing data on supertree and supermatrix analyses of multiple gene data sets. *Molecular phylogenetics and evolution*, 41(1), 165-181.
- Fulton, T.L. y Strobeck, C. 2007. Novel phylogeny of the raccoon family (Procyonidae: Carnivora) based on nuclear and mitochondrial DNA evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1171-1177.
- García, N., Santos, E., Arsuaga, J.L. y Carretero, J.M. 2007. Endocranial morphology of the *Ursus deningeri* Von Reichenau 1904 from the Sima de Los Huesos (Sierra de Atapuerca) Middle Pleistocene site. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 4, 1007-1017. [http://dx.doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[1007:EMOTUD\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[1007:EMOTUD]2.0.CO;2)
- Gayon, J. 2000. History of the concept of allometry. *American zoologist*, 40(5), 748-758.
- Gilmore, L.S. 2013. Analysis of the Blancan Procyonids of Florida. *Electronic Theses and Dissertations*. Paper 1127. <http://dc.etsu.edu/etd/1127>
- Gittleman, J.L. 1986. Carnivore life history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *The American Naturalist*, 127(6), 744-771.
- Glatson, A.J. 1994. The red panda, olingos, coatis and their relatives status survey and conservation action plan for Procyonids and Ailurids. *Publicaciones de la IUCN*. Disponible en: <https://www.iucn.org/es/content/red-panda-olingos-coatis-raccoons-and-their-relatives-status-survey-and-conservation-action-plan-procyonids-and-ailurids>
- Glendenning, K.K., y Masterton, R. 1998. Comparative morphometry of mammalian central auditory systems: variation in nuclei and form of the ascending system. *Brain, behavior and evolution* 51.2 (1998): 59-89.
- Gompper, M.E. y Decker, D.M. 1998. *Nasua nasua*. *Mammalian Species* 580: 1-9.
- González-Lagos, C., Sol, D. y Reader, S.M. 2010. Large-brained mammals live longer. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(5), 1064-1074.

- Grassé, P. 1970. *Traité de Zoologie*. Tome XVI, Fascicule IV". 177-243. Masson, Bélgica.
- Gray, J. E. 1825. Outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of genera apparently appertaining to each tribe. *Annals of Philosophy (new series)* 10:337–344.
- Gunz, P. 2015. Computed tools for paleoneurology. En *Human paleoneurology*, p. 39-55. Springer, Cham.
- Hall, B.K. 2013. Homology, homoplasy, novelty, and behavior. *Developmental Psychobiology*, 55(1), 4-12.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST-Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electrónica* 4: 9.
- Hardin Jr, W.B., Arumugasamy, N. y Jameson, H.D. 1968. Pattern of localization in 'precentral' motor cortex of raccoon. *Brain Research*, 11(3), 611-627.
- Harvey, P.H. y Krebs, J.R. 1990. Comparing brains. *Science*, 249(4965), 140-146.
- Harvey, P.H. y Pagel, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford, New York, Tokyo, Oxford University Press
- Healy, S.D. y Rowe, C. 2007. A critique of comparative studies of brain size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1609), 453-464.
- Hecht, E.E., Smaers, J.B., Dunn, W.D., Kent, M., Preuss, T.M. y Gutman, D.A. 2019. Significant neuroanatomical variation among domestic dog breeds. *Journal of Neurosciences*. 39:7748–7758. doi:10.1523/JNEUROSCI.0303-9.2019
- Helgen, K.M., Kays, R. W., Helgen, L. E., Tsuchiya-Jerep, M. T., Pinto, C. M., Koepfli, K. P., y Maldonado, J. E. 2009. Taxonomic boundaries and geographic distributions revealed by an integrative systematic overview of the mountain coatis, *Nasuella* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation*.
- Helgen, K.M., Pinto, C.M., Kays, R., Helgen, L.E., Tsuchiya, M.T., Quinn, A. y Wilson, D.E. 2013. Taxonomic revision of the olingos (*Bassaricyon*), with description of a new species, the Olinguito. *ZooKeys* 324: 1–83.
- Herrick, C.L. y Tight, W.G. 1890. The central nervous system of rodents. Preliminary report. *Bulletin of Scientific Laboratories of Denison University*, 5:35-95 + imágenes.
- Hirsch, B.T. 2011. Within-group spatial position in ring-tailed coatis: balancing predation, feeding competition, and social competition. *Behavioral, Ecology and Sociobiology*. 65: 391–399.
- Holloway, W. 2011. A Virtual Phytosaur Endocast and its Implications for Sensory System Evolution in Archosaurs. Tesis Doctoral, Marshall University. *Theses, Dissertations and Capstones*, 83, 68 p. <http://mds.marshall.edu/etd/83>
- Hrdlička, A.L.E.S. 1925. Weight of the brain and of the internal organs in American monkeys. With data on brain weight in other apes. *American Journal of Physical Anthropology*, 8(2), 201-211.

- Hurlburt, G.R. 1996. Relative brain size in recent and fossil amniotes: determination and interpretation. University of Toronto, Toronto. 250 p.
- Hunt, R.M. Jr. 1974. The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. *Journal of Morphology*, 143, 21-76.
- Hunt RM, Jr. y Joeckel M. 1988. Mammalian biozones in non-marine rocks of the North American continental interior: biostratigraphic correlation within the "cat gap". En: Rocky Mountain section, *Geological Society of America Abstracts with Programs*.
- Huxley, J.S. y Teissier, G. 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, 137(3471), 780-781.
- Isler, K. y Van Schaik, C.P. 2006. Metabolic costs of brain size evolution. *Biology letters*, 2(4), 557-560.
- Jerison, H.J. 1955. Brain to body ratios and the evolution of intelligence. *Science*, 121(3144), 447-449.
- Jerison, H.J. 1970. Brain evolution: new light on old principles. *Science*, 170(3963), 1224-1225.
- Jerison, H.J. 1973. Evolution of the Brain and Intelligence. *Academic Press*, New York, New York, 482 p.
- Jerison, H.J. 1977. The theory of encephalization. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299, 146-160.
- Jerison, H.J. 1985. Animal intelligence as encephalization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 308:21-34.
- Jerison, H.J. 2012. Digitized fossil brains: neocorticalization. *Biolinguistics*, 6(3-4), 383-392.
- Johnson Jr, J.I., Welker, W.I., y Pubols Jr, B.H. 1968. Somatotopic organization of raccoon dorsal column nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, 132(1), 1-43.
- Jolicoeur, P. y Mosimann, J.E. 1960. Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth* 24: 339-354.
- Jones, K.E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S.F., O'Dell, J., Orme, C.D.L., Safi, K., Sechrest, W., Boakes, E.H., Carbone, C., Connolly, C., Cutts, M.J., Foster, J.K., Grenyer, R., Habib, M., Plaster, C.A., Price, S.A., Rigby, E.A., Rist, J., Teacher, A., Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L., Mace, G.M. y Purvis, A. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90: 2648-2648.
- Julien-Laferrrière, D. 2001. Frugivory and seed dispersal by kinkajous. En *Nouragues* (p. 217-226). Springer, Dordrecht.
- Kaas, J.H. 2011. Reconstructing the areal organization of the neocortex of the first mammals. *Brain, Behavior and Evolution*, 78(1), 7-21.

- Kas, J.H. 2016. The organization of neocortex in early mammals. 87–101. En Kaas, J.H. (ed.) *Evolution of nervous systems*, Vol 2. Elsevier Science Technology, San Diego.
- Kamiya, B.T., y Pirlot, P. 1988a. The brain of the lesser panda *Ailurus fulgens*: a quantitative approach. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 26(1), 65-72.
- Kamiya, B.T. y Pirlot, P. 1988b. The brain of the Malayan bear (*Helarctos malayanus*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 26(3), 225-235.
- Kay, R.F. 2019. Leonard B. Radinsky (1937–1985), radical biologist. *Journal of Mammalian Evolution*, 28(1), 7-14.
- Koepfli, K.P., Gompper, M.E., Eizirik, E., Ho, C.C., Linden, L., Maldonado, J.E. y Wayne, R.K. 2007. Phylogeny of the Procyonidae (Mammalia: Carnivora): molecules, morphology and the great American interchange. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1076–1095.
- Kuhlenbeck, H. (1978). XIV. Surface Morphology of the Mammalian Telencephalon. En *The Central Nervous System of Vertebrates*, Vol. 5/II (Vol. 5, pp. 1-164). Karger Publishers.
- Kraglievich, J.L. y Olazabal, A.G. 1959. Los prociónidos extinguidos del género *Chapalmalania* Ameghino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología* 6: 1–59.
- Kruska D. 1990. Mustelids. En: Parker SP, editor (English language edition). *Grzimek's Encyclopedia of Mammals*. New York: McGraw-Hill, Inc. p 388–438
- Kruska, D.C. 2005. On the evolutionary significance of encephalization in some eutherian mammals: effects of adaptive radiation, domestication, and feralization. *Brain, Behavior and Evolution*, 65(2), 73-108.
- Kurten, B. y Anderson, E. 1980. Pleistocene Mammals of North America. New York: Columbia University Press. 442 p.
- Lartet, E. 1868. De quelques cas de progression organique vérifiables dans la succession des temps géologiques sur des mammifères de même famille et de même genre. Gauthier-Villars, Imprimeur-Librairie des *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*. Paris. 66:1119-1122.
- Lefebvre, L. 2012. Primate encephalization. *Progress in brain research*, 195, 393-412.
- Le Roux, J.P. 2012a. A review of Tertiary climate changes in southern South America and the Antarctic Peninsula. Part 1: oceanic conditions. *Sedimentary Geology* 247–248: 1–20.
- Le Roux, J.P. 2012b. A review of Tertiary climate changes in southern South America and the Antarctic Peninsula. Part 2: continental conditions. *Sedimentary Geology* 247–248: 21– 38.

- Liem, K.F.B., Walker, W.E., Grande, W.F. y Liem, L.K.F. 2001. *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective*. 3ra edición, Harcourt College Publishers, San Diego, 758 p.
- Liu J.K., Gupta, G., Lana, D., L.D. y Fukushima, T. 2012. Chapter 44 - Surgical Management of Tumors of the Jugular Foramen. Quiñones-Hinojosa, A., Saunders, W.B. (Eds). En *Schmidek y Sweet Operative Neurosurgical Techniques (Sixth Edition)*, p. 529-545.
- Lopez-Torres, S., Bertrand, O.C., Lang, M.M., Silcox, M.T. y Fostowicz-Frelik, L. 2020. Cranial endocast of the stem lagomorph *Megalagus* and brain structure of basal Euarchontoglires. *Proceedings of the Royal Society B*, 287, 20200665.
- Lotze, J.H. 1979. The raccoon (*Procyon lotor*) on St. Catherines Island, Georgia. 4, Comparisons of home ranges determined by livetrapping and radiotracking. *American Museum novitates*; n° 2664.
- Lyras, G.A. 2009. The evolution of the brain in Canidae (Mammalia: Carnivora). *Scripta Geologica*, 139, 1-39.
- Lyras, G.A., van der Geer, A.A. y Werdelin, L. 2023. Paleoneurology of Carnivora. En: Dozo, M.T., Paulina-Carabajal, A., Macrini, T.E., Walsh, S. (eds). En *Paleoneurology of Amniotes: New Directions in the Study of Fossil Endocasts*, Cham: Springer International Publishing, p. 681-710.
- Macrini, T.E. 2006. The Evolution of Endocranial Space in Mammals and Non-mammalian Cynodonts. Tesis Doctoral, Universidad de Texas en Austin, 278 p.
- Manger, P.R. 2005. Establishing order at the systems level in mammalian brain evolution. *Brain Research Bulletin*, 66(4-6), 282-289.
- Marshall, L. 1977. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. En: M.K. Hecht, P.C. Gody y B.M. Hecht (Eds.), *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum, New York, p. 709-721.
- Marshall, L.G. y Cifelli, R.L. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land Mammal Age faunas of South America. *Palaeovertebrata* 19: 169-210.
- Marshall, L.G. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Rio Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Geology*, 1321: 1-80.
- Martin, R.D. 1981. Relative brain size and metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293: 57-60.
- Martin, R.D. 1984. Body size, brain size and feeding strategies. En: *Food acquisition and processing in primates*. Springer, Boston, Massachusetts, 73-103 p
- Mivart, S.G. 1885. On the anatomy, classification, and distribution of the Arctoidea. En *Proceedings of the Zoological Society of London*. Vol. 53, No. 2, p. 340-404. Oxford, Blackwell Publishing Ltd.

- Montiel, J.F. y Aboitiz, F. 2015. Pallial patterning and the origin of the isocortex. *Frontiers in neuroscience*, 9, 377.
- Nyakatura, K. y Bininda-Emonds, O.R.P. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): A new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* 10:12. Doi:10.1186/1741-7007-10-12
- Nómina Anatómica Veterinaria. 2017. *International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature*. 6ta edición, Department of Veterinary Anatomy, Cornell University, Ithaca, 160 p.
- Nowak, R.M. 2005. *Walker's Carnivores of the World*. 7ma edición, Hopkins University Press, Baltimore y Londres, 328.p.
- O'Dea, A., Lessios, H.A., Coates, A.G., Eytan, R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L y Stallard, R.F. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2: 1600883. Doi: 10.1126/sciadv.1600883
- Owen, R. 1843. Lectures on comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons in 1843. Longman, Brown, Green & Longmans, Londres. 416 p.
- Palomero-Gallagher, N. y Zilles, K. 2015. Isocortex. En *The rat nervous system*. Academic Press. 601-625.
- Parker, S.T. y Gibson, K.R. 1977. Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptations in Cebus monkeys and great apes. *Journal of Human Evolution*, 6(7), 623-641.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. The fossil mammal fauna of South America. *Quarterly Review of Biology* 43(409-45):1.
- Paula-Couto, C. 1970. Paleontologia da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 1: 1-21.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: Keast, A, Erk, F.C., Glass, B. (Eds.), *Evolution, mammals and southern continents*. State University of New York Press, New York, p. 274-309.
- Pellegrino, F.C. 2000. Revisión anatómica del neopalio del perro. *Revista Chilena de Anatomía*, 18(1), 35-46.
- Pillay, P. y Manger, P.R. 2007. Order-specific quantitative patterns of cortical gyrification. *European Journal of Neuroscience*, 25(9), 2705-2712.
- Pirlot, P., y Jiao, S.S. 1985. Quantitative morphology of the panda brain in comparison with the brains of the raccoon and the bear. *Journal fur Hirnforschung*, 26(1), 17-22.
- Piveteau, J. 1951. Recherches sur l'évolution de l'encéphale chez les Carnivores fossiles. Masson. 133 p.
- Poglayen-Neuwall, I. y Toweill, D.E. 1988. *Bassariscus astutus*. *Mammalian Species* 327: 1-8.

- Poglayen-Neuwall, I. 1990. Procyonids. *Grzimek's Encyclopedia Mammals*, 3, 455-468.
- Powell J., Lewis, P.A., Dunbar, R.I.M., García-Fiñana, M. y Roberts, N. 2010. Orbital prefrontal cortex volume correlates with social cognitive competence. *Neuropsychologia*. 48: 3554– 3562.
- Powell, R.A. 1981. *Martes pennanti*. *Mammalian Species* 156:1–6.
- Prange, S. y Prange, T.J. 2009. *Bassaricyon gabbii* (Carnivora: Procyonidae). *Mammalian Species*, (826), 1-7.
- Prevosti, F.J. y Forasiepi, A.M. 2018. Evolution of South American mammalian predators during the Cenozoic: paleobiogeographic and paleoenvironmental contingencies. *Springer*, Cham, 196 p.
- Prevosti, F.J. y Soibelzon, L.H. 2012. Evolution of the South American carnivores Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective. En: B.D. Patterson y L.P. Costa (Eds.), Bones, clones, and biomes: an 80–million-year history of modern Neotropical mammals. *University of Chicago Press*, Chicago, p. 102–122.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A. y Zimicz, N. 2013. The evolution of the Cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- Quiroga, J.C. 1988. Cuantificación de la corteza cerebral en moldes endocraneanos de mamíferos girencéfalos. Procedimiento y aplicación en tres mamíferos extinguidos. *Ameghiniana*, 25(1), 67-84.
- Radinsky, L. 1967. Relative brain size: a new measure. *Science*, 155(3764), 836-838.
- Radinsky, L.B. 1968. Evolution of somatic sensory specialization in otter brains. *Journal of Comparative Neurology*, 134(4), 495-505.
- Radinsky, L.B. 1969. Outlines of canid and felid brain evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences* 167:277–288.
- Radinsky, L. 1971. An example of parallelism in carnivore brain evolution. *Evolution*, 518-522.
- Radinsky, L. 1975. Evolution of the Felid Brain; pp. 214–228. *Brain, behavior and evolution*, 11(3-4), 214-228.
- Radinsky, L. 1980. Endocasts of amphicyonid carnivorans. *American Museum Novitates*. 2694:1–11
- Ramírez, M.A., Prevosti, F.J., Acosta, A., Buc, N. y Loponte, D. 2015. On the presence of *Nasua* in the Buenos Aires province in the late Holocene. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, n.s. 17 (1):51–58
- Reader, S.M. y Laland, K.N. 2002. Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(7), 4436-4441.

- Reguero, M.A. y Candela, A.M. 2011. Late Cenozoic mammals from the northwest of Argentina. En: J.A. Salfity y R.A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. SCS Publisher, Salta, p. 411-426.
- Rodrigues, S., Avilla, L., Soibelzon, L. y Bernaedes, C. 2014. Late Pleistocene carnivores (Carnivora: Mammalia) from a cave sedimentary deposit in northern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86(4), 1641-1655. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201420140314>
- Rodriguez, S.G., Soibelzon, L.H., Rodrigues, S., Morgan, C.C., Bernardes, C., Avilla, L. y Lynch, E. 2013. First record of *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) in stratigraphic context in the late Pleistocene of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 45: 1-5.
- Rogers, S.W. 2005. Reconstructing the behaviors of extinct species: an excursion into comparative paleoneurology. *American Journal of Medical Genetics Part A*, 134(4), 349-356.
- Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., van Nieukerken E., Zarucchi J. y Penev L., eds. 2019. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Digital resource at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. *Species 2000: Naturalis*, Leiden, Holanda. ISSN 2405-884X.
- Sacco, T. y Van Valkenburgh, B. 2004. Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Zoology*, 263(1), 41-54.
- Sakai, S.T. y Arsznov, B.M. 2020. Carnivoran brains: effects of sociality on inter-and intraspecific comparisons of regional brain volumes. En *Evolutionary neuroscience*, p. 463-479. Academic Press.
- Salgado, I. 2018. Is the raccoon (*Procyon lotor*) out of control in Europe?. *Biodiversity and Conservation*. 27, 2243-2256. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1535-9>
- Sato, J.J., Wolsan, M., Prevosti, F.J., D'Elía, G., Begg, C., Begg, K., Hosoda, T, Campbell, K.L. y Suzuki, H. 2012. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63, 745-757
- Saveliev, S.V. 2008. Neurobiological approaches in vertebrate paleontology. *Paleontological Journal*, 42, 573-580.
- Shultz, S. y Dunbar, R. 2010. Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(50), 21582-21586.
- Shingleton, A. 2010. Allometry: the study of biological scaling. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 2.
- Segura Gago, V.A. 2014. Ontogenia craneana postnatal en cánidos y félidos neotropicales: funcionalidad y patrones evolutivos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 246 pp.

- Sienkiewicz, T., Sergiel, A., Huber, D., Maślak, R., Wrzosek, M., Podgórski, P. y Paško, Ł. 2019. The Brain Anatomy of the Brown Bear (Carnivora, *Ursus arctos* L., 1758) Compared to That of Other Carnivorans: A Cross-Sectional Study Using MRI. *Frontiers in Neuroanatomy*, 13, 79. <https://doi.org/10.3389/fnana.2019.00079>
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350.
- Simpson, G.G. 1950. History of the Fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 36–189.
- Smaers, J.B., Rothman, R.S., Hudson, D.R., Balanoff, A.M., Beatty, B., Dechmann, D.K. y Safi, K. 2021. The evolution of mammalian brain size. *Science Advances*, 7(18), eabe2101.
- Smith, G.E. 1902. Homologies of the Cerebral Sulci. *Journal of Anatomy and Physiology*, 36 (Pt 3), 309.
- Smith K.K. 1997. Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. *Evolution* 51:1663-1678.
- Smith, W.K. 1933. Cerebral hemispheres of the american black bear (*Ursus americanus*): morphologic and phylogenetic characteristics. *Archives of Neurology & Psychiatry*, 30(1), 1-13.
- Smith, R.J. 1980. Rethinking allometry. *Journal of Theoretical Biology*, 87(1), 97-111.
- Smythe, N. 1970. The adaptive value of the social organization of the coati (*Nasua narica*). *Journal of Mammalogy*, 51(4), 818-820.
- Soibelzon, L.H. 2011. First description of milk teeth of fossil South American procyonid from the lower Chapadmalalan (Late Miocene–Early Pliocene) of “Farola Monte Hermoso”, Argentina: paleoecological considerations. *Paläontologische Zeitschrift* 85: 83–89.
- Soibelzon, L.H. y Prevosti, F.J. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. En: G.X. Pons y D. Vicens (Eds.), Geomorphologia Litoral i Quaternari. Homenatge a D. Joan Cuerda Barceló. *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears* 14: 49–68.
- Soibelzon, L.H., Zurita, A.E., Morgan, C.C., Rodriguez, S., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Schubert, B.W. y Miño-Boilini, Á.R. 2010. Primer registro fósil de *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) en la Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 313–319.
- Soibelzon, L.H. y Prevosti, F. 2012. Fossils of South American Land Carnivores Carnivora, Mammalia). En: Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of neotropical carnivores. *Nova Science Publisher*, Nueva York, p. 509–530.
- Soibelzon, L.H., De los Reyes, M., Tarquini, J., Tineo, D. E., Poiré, D. G., González, G. y Vergani, G. D. 2020. First record of a fossil procyonid (*Cyonasua cf. C. pascuali*), Mammalia,

- Procyonidae) in Bolivia, Tariquía Fm., Late Miocene. *Journal of South American Earth Sciences*, 99, 102492.
- Soibelzon, L.H., Rinderknecht, A. Tarquini, J.N. y Ugalde, R. 2019. First record of fossil procyonid (Mammalia, Carnivora) from Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, 92: 368–373.
- Soibelzon, E., Zurita, A.E., Gasparini, G.M. y Soibelzon, L.H. 2008. Análisis faunístico de vertebrados de las "toscas del Río de La Plata" (Buenos Aires, Argentina): un yacimiento paleontológico en desaparición. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 10: 291–308.
- Soibelzon, L.H., Zurita, A.E., Morgan, C.C., Rodriguez, S., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Schubert, B.W. y Miño-Boilini, Á.R. 2010. Primer registro fósil de *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) en la Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 313–319.
- Soibelzon, L.H., Jones W.W., Bocherens, H., Acosta, W.G., Grinspan G.A., Blanco R.E. y Prevosti, F. 2014. Giant Short-Faced Bear (Ursidae, Tremarctinae) Diet: Evidence from pathology, morphology and biomechanics. *Journal of Paleontology* 88: 1240–1250
- Sol, D., Bacher, S., Reader, S.M. y Lefebvre, L. 2008. Brain size predicts the success of mammal species introduced into novel environments. *The American Naturalist*, 172(S1), S63-S71.
- Spitzka, E.A. 1903. Brain-weights of animals with special reference to the weight of the brain in the Macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 13(1), 9-17.
- Squire, L., Bloom, F., Spitzer, N., Squire, L., Berg, D., du Lac, S., y Ghosh, A. 2008. *Fundamental Neuroscience*. Fundamental Neuroscience Series. 1256 p.
- Stahl, P. 2003. The zooarchaeological record from Formative Ecuador. En: Raymond, J.S. y Burger, R.L. (eds) *Archaeology of formative Ecuador*. *Dumbarton Oaks Research Library and Collection*, Washington D.C., pp 175–212
- Steinhausen, C., Zehl, L., Haas-Rioth, M., Morcinek, K., Walkowiak, W. y Huggenberger, S. 2016. Multivariate meta-analysis of brain-mass correlations in eutherian mammals. *Frontiers in neuroanatomy*, 10, 91.
- Story, H.E. 1951. The carotid arteries in the Procyonidae. *Fieldiana Zoology*. 32:477-557.
- Tartarelli, G. y Bisconti, M. 2006. Trajectories and constraints in brain evolution in primates and cetaceans. *Human Evolution*, 21(3), 275-287.
- Tarquini, J.N. 2018. El esqueleto poscraneano de los Procyonidae (Mammalia, Carnivora) vivientes y extintos de América del Sur: análisis morfo-funcional y ecomorfológico. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 289 p. <https://doi.org/10.35537/10915/66509>

- Tarquini, J.N., Soibelzon, L.H., Salas-Gismondi, R. y Muizon, C.D. 2020. *Cyonasua* (Carnivora, Procyonidae) from late Miocene of Peru shed light on the early dispersal of carnivorans in South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 40(5): e1834406. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1834406>
- Tarquini, J., N. Toledo, C.C. Morgan y L.H. Soibelzon. 2017. The forelimb of †*Cyonasua* sp. (Procyonidae, Carnivora): ecomorphological interpretation in the context of carnivorans. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106:325–335.
- Tedford, R.H., L.B. Albright III, A.D. Barnosky, I. Ferrusquia-Villafranca, R. M. Hunt Jr., J. E. Storer, C.C. Swisher III, M.R. Voorhies, S.D. Webb, y D.P. Whistler. 2004. Mammalian biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs). Pp. 169-231 en M.O. Woodburne, (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America, Biostratigraphy and Biochronology*. Columbia University Press, New York.
- Thomas, O. 1901. New Neotropical mammals, with a note on the species of *Reithrodon*. *Annals and Magazine of Natural History* (series 7) 8: 246–255.
- Turner, H. N. 1848. Observations relating to some of the foramina at the base of the skull in Mammalia, and on the classification of the order Carnivora. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 16:63-87.
- Trapp, G.R. 1972. Some anatomical and behavioral adaptations of ringtails, *Bassariscus astutus*. *Journal of Mammalogy* 53: 549–557.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Springer, Boston, Massachusetts, p. 410-436.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. En: J. Damuth y B.J. MacFadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implication*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 181–205.
- Van Valkenburgh, B. 2007. *Déjà vu*: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology*, 47(1), 147-163.
- Vinuesa, V. 2018. Bone-cracking hyenas (Carnivora, Hyaenidae) from the European Neogene and Quaternary: taxonomy, paleobiology and evolution. Tesis Doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona. 273 p.
- Vinuesa, V., Madurell Malapeira, J. y Alba, D. 2015. Paleoneurology in extinct hyaenids. *XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Cercedilla, Madrid, España.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H. y Toledo, N. 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados. *Editorial de la Universidad Nacional de La Plata*, La Plata, 267 p. Disponible Online en <http://hdl.handle.net/10915/55101>

- Wang, X., McKenna, M. C., y Dashzeveg, D. 2005. *Amphicticeps* and *Amphicynodon* (Arctoidea, Carnivora) from Hsanda Gol formation, Central Mongolia and phylogeny of basal arctoids with comments on zoogeography. *American Museum Novitates*, 3069
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersal between the Americas. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange. Topics in Geobiology 4*. Springer US, Nueva York, p. 357–386.
- Weir, J.T., E. Bermingham y D. Schluter. 2009. The Great American Biotic Interchange in Birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(51):21737–21742. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903811106>
- Weisbecker, V. y Goswami, A. 2014. Reassessing the relationship between brain size, life history, and metabolism at the marsupial/placental dichotomy. *Zoological Science*, 31(9), 608-612.
- Welker, W. 1990. Why does cerebral cortex fissure and fold? *Cerebral cortex*, 3-136.
- Welker, W.I. y Campos, G.B. 1963. Physiological significance of sulci in somatic sensory cerebral cortex in mammals of the family Procyonidae. *Journal of Comparative Neurology*, 120(1), 19-36.
- Welker, W.I., Johnson Jr, J. I., y Pubols Jr, B.H. 1964. Some morphological and physiological characteristics of the somatic sensory system in raccoons. *American Zoologist*, 75-94.
- Welker, W.I. y Seidenstein, S. 1959. Somatic sensory representation in the cerebral cortex of the racoon (*Procyon lotor*). *Journal of Comparative Neurology*, 111(3), 469-501.
- Werdelin, L. 1989. Constraint and adaptation in the bone-cracking canid *Osteoborus* (Mammalia: Canidae). *Paleobiology* 15:387– 401.
- Wilson, D.E. y Ruff, S. 1999. *North American Mammals*. Smithsonian Institute, Washington. 750 p.
- Wilson L.A.B. 2011. Comparison of prenatal and postnatal ontogeny: cranial allometry in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Journal of Mammalogy* 92:407-420.
- Wolsan, M. y Lange-Badré, B. 1996. An arctomorph carnivoran skull from the Phosphorites du Quercy and the origin of procyonids. *Acta Palaeontologica Polonica* 41: 277–298.
- Woodburne, M. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17:245–264.
- Woolsey, C. N. 1960. Some observations on brain fissuration in relation to cortical localization of function. En: Tower, D. B., and J. P. Schad6 (eds.), *Structure and Function of the Cerebral Cortex. Proceedings 2nd Internal Meeting Neurobiology*, Elsevier Publishing Co., Amsterdam, p. 64-68.

- Wozencraft, W.C. 1989. The phylogeny of the recent Carnivora. En: J.L. Gittleman (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Cornell University Press, Ithaca, p. 495–535.
- Wozencraft, W.C. 2005. Order Carnivora. En: D.E. Wilson & D.M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World*. Tercera edición. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, p. 532–628.
- Wroe, S., McHenry, C. y J. Thomason. 2005. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1563), 619-625.
- Wroe, S. y Milne, N. 2007. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(5), 1251-1260.
- Wylie, D.R., Gutiérrez-Ibáñez, C. y Iwaniuk, A.N. 2015. Integrating brain, behavior, and phylogeny to understand the evolution of sensory systems in birds. *Frontiers in neuroscience*, 9, 281.
- Wyss, A.R. y Flynn, J.J. 1993. A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. En: F.S. Szalay, M.J. Novacek & M.C. McKenna (Eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag, New York, p. 32–52.
- Yu, L. Q.W., Li, O.A., Ryder y Zhang, Y.P. 2004. Phylogenetic relationships within Mammalian order Carnivora indicated by sequences of two nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 694–705.