

Informe final publicable de proyecto

Dentro de la cabeza de los gigantes: un análisis comparativo de las estructuras craneales internas en xenartros

Código de proyecto ANII: FCE_1_2021_1_167342

Fecha de cierre de proyecto: 01/03/2025

FARIÑA TOSAR, Richard Alfredo (Responsable Técnico - Científico)

CLAVIJO GARCÍA, Lucía Isabel (Investigador)

DI GIACOMO CAPORALE, Mariana Lucía (Investigador)

LOBATO SORIA, Carolina (Investigador)

MCDONALD, H. Gregory (Investigador)

RINCÓN, Ascanio (Investigador)

TAMBUSSO DOPICO, Pablo Sebastián (Investigador)

VARELA RENDA, Luciano Federico (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS (Institución Proponente) \\ UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS

Resumen del proyecto

La megafauna pleistocena de América del Sur muestra gran diversidad de mamíferos de varias toneladas. Asimismo, presenta las peculiaridades taxonómica y ecológica de incluir numerosos xenartros gigantes. Los estudios acerca de su paleobiología han tenido un gran desarrollo gracias a herramientas conceptuales y analíticas como la biomecánica y la biología del tamaño, que permitieron inferir, entre otras, sus preferencias dietarias. Tecnologías como las tomografías computadas han complementado estos estudios aportando nuevos enfoques y desafíos, permitiendo analizar estructuras internas que de otra forma serían difíciles de estudiar, como el cerebro, el oído interno y los senos craneales. Estudios recientes en marsupiales extintos evidenciaron que los senos craneales constituyen una gran oportunidad para el estudio de la diversidad intra e interespecífica, así como también para explicar características morfológicas, fisiológicas y ecológicas, como la relación entre el tamaño de los senos, el cerebro y la musculatura masticatoria. La observación preliminar de una correlación similar de estas estructuras en xenartros fósiles es la base para un estudio comparativo a gran escala de su desarrollo y su correlación con hábitos alimenticios, comunicación o dimorfismo sexual en el grupo. El estudio de la integración entre estas estructuras craneales permitirá obtener una visión innovadora sobre los cambios producidos en este grupo a nivel del cráneo y su relación con aspectos ecológicos y sistemáticos.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias de la Tierra y relacionadas con el Medio Ambiente / Paleontología / Paleontología de Vertebrados

Palabras clave: Endocráneo / Senos craneales / Análisis de elementos finitos /

Antecedentes, problema de investigación, objetivos y justificación.

La megafauna sudamericana muestra una gran diversidad de mamíferos pleistocenos de varias toneladas (Fariña et al., 2013) y la peculiaridad taxonómica de incluir numerosos xenartros como los llamativos perezosos gigantes y los gliptodontes. El superorden Xenarthra (órdenes Cingulata y Pilosa) constituye uno de los cuatro mayores clados de placentarios (Murphy et al. 2001; Delsuc et al. 2002; Hallström et al. 2007; Delsuc y Douzery 2008; O'Leary et al. 2013). Con solo 31 especies actuales, su diversidad fósil de más de 200 géneros (McKenna y Bell 1997) caracterizó la fauna cenozoica de América del Sur y representó más de la mitad de los megamamíferos del Pleistoceno tardío (Fariña 1996).

Desde hace un par de décadas, los estudios de su paleobiología se intensificaron (ver Fariña et al., 2013 y su bibliografía), gracias a herramientas conceptuales y analíticas, como la biomecánica y la biología del tamaño, que permitieron analizar las características morfológicas craneales y mandibulares e inferir ciertas preferencias dietarias en los xenartros fósiles, principalmente del Pleistoceno (Fariña 1996; Bargo 2001; McDonald 2005; Bargo et al. 2006; Bargo & Vizcaíno 2008; Pujos et al. 2012; Fariña 1985, 1988; Fariña y Vizcaíno 2001; Serrano-Fochs et al. 2015). Así, algunas especies podrían haber presentado hábitos pastadores, otras podrían haber sido ramoneadoras o de hábitos mixtos.

En este proyecto se pretende proseguir por ese itinerario, aplicando tecnologías modernas que complementan aquellos enfoques. Por ejemplo, se destacan los métodos de análisis digitales, como las reconstrucciones a partir de tomografías computadas (TCs), o de escaneos de superficie. Las TCs permitieron a nuestro grupo de trabajo analizar estructuras internas de especies fósiles de otra manera inaccesibles, como el cerebro (Tambusso & Fariña 2015a, 2015b), el oído interno (Varela et al. 2016; Tambusso et al. 2021) o la cavidad nasal (Tambusso et al. 2010; Katz et al. 2013). Asimismo, los escaneos de superficie permiten diferentes aproximaciones, como el análisis de elementos finitos o análisis anatómicos de especímenes fragmentados, que brindan una nueva dimensión a los estudios paleobiológicos (Serrano-Fochs et al. 2015; Tambusso et al. 2016; Patiño et al. 2019; Lobato et al. 2021; Varela et al. 2021).

Recientemente, mediante TCs, se comenzó a analizar en xenartros actuales y fósiles otras cavidades del cráneo de gran interés: los senos paranasales y frontoparietales. Los senos paranasales en armadillos actuales del género *Dasypus* presentan diferencias importantes asociadas a las diferentes especies e incluso a patrones biogeográficos (Billet et al. 2017) y se ha observado que en el perezoso fósil *Glossotherium* los senos frontoparietales se encuentran mucho más desarrollados que en sus parientes actuales arborícolas *Choloepus* y *Bradypus* (Boscaini et al. 2018).

Según Sharp (2016), en las especies de gran tamaño de marsupiales vombatiformes actuales y extintos, el volumen de los senos frontoparietales es mucho mayor que en las especies más pequeñas, lo que permitió un aumento en el área de inserción de los músculos masticatorios, compensando el área superficial externa limitada de la relativamente pequeña caja craneana (Black et al. 2010). Incluso se demostró en una de esas especies, mediante el análisis de elementos finitos, que la presencia de los senos aligera significativamente el cráneo mientras proporciona soporte estructural para los músculos masticatorios y prueba que esa neumatización ocurre en áreas de bajo estrés (Sharp & Rich 2016). Resultados similares se encontraron en un estudio de osos actuales y fósiles, donde se observa que en algunas especies la presencia de los senos mejora la biomecánica de la alimentación, proporcionando estabilidad estructural del cráneo (Pérez-Ramos et al. 2020). Alternativamente, se ha propuesto que los senos craneales representarían una adaptación extrema a climas fríos y largos periodos de hibernación en osos fósiles del Pleistoceno de Europa, ejerciendo una restricción importante sobre la masticación en estos taxones (Pérez-Ramos et al. 2020).

Algo similar sucede en xenartros fósiles de gran tamaño (perezosos terrestres y gliptodontes), que presentan un tamaño cerebral pequeño relativo a su tamaño corporal (Tambusso 2014; Tambusso & Fariña 2015a; Boscaini et al. 2018). Como se mencionó, en alguna de estas especies se observa en los senos craneales algo similar a lo que ocurre con los vombatiformes, por lo que sería muy interesante realizar un

estudio a mayor escala para evaluar el desarrollo de los senos craneales en otros xenartros, especialmente en los de gran tamaño, y analizar cómo se correlacionan con el tamaño cerebral y con otros aspectos paleobiológicos como los hábitos alimenticios, comunicación o dimorfismo sexual.

Al mismo tiempo, la morfología del oído interno en xenartros actuales y fósiles (Billet et al. 2015) da información relevante para la sistemática del grupo, así como para evaluar aspectos ecomorfológicos como la postura de la cabeza en reposo (Coutier et al. 2017; Tambusso et al. 2021). Recientemente, Boscaini et al. (2019) propusieron la existencia de una segregación de nicho entre sexos en un milodóntido del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Bolivia (*Simomyodon*) en base a diferencias morfológicas en la región anterior del cráneo. De forma similar, otros autores (McDonald 2006; Miño-Boilini & Zurita 2015; Varela et al. 2021) observaron diferencias asociadas al sexo en estructuras también relacionadas a los hábitos alimenticios como los dientes y las inserciones del músculo temporal. En este contexto, la observación de dimorfismo sexual en estructuras ligadas a la masticación, permite suponer su existencia en estructuras internas como los senos craneales si estos guardan algún tipo de relación con las capacidades masticatorias.

Finalmente, estudios sistemáticos recientes de los xenartros desde perspectivas morfológicas (Varela et al. 2019) y moleculares (Delsuc et al. 2019) permitieron obtener un mejor marco filogenético, incluyendo tiempos de divergencia más precisos, que permite realizar estudios morfológicos en contexto filogenético y la evaluación de tendencias evolutivas en dichas estructuras, así como también su correlación con factores intrínsecos y extrínsecos a lo largo de la historia del grupo.

Metodología/Diseño del estudio

Primeramente se realizó la reconstrucción digital de los senos craneales. Se reconstruyeron a partir de tomografías computadas y mediante el uso del software 3D Slicer (Fedorov et al. 2012). Para esto se contó con tomografías de los perezosos fósiles *Lestodon*, *Glossotherium*, *Catonyx*, *Scelidotherium*, *Megistonyx*, *Megatherium*, *Valgipes* y *Nothrotherium*, todos del Pleistoceno tardío. También se contó con los gliptodontes *Glyptodon*, *Doedicurus*, *Panochthus* y *Neosclerocalyptus* del Pleistoceno tardío y *Pseudoplohophorus* del Mioceno tardío. En cuanto a los pampaterios, se tuvieron datos de *Pampatherium* y *Holmesina*, ambos del Pleistoceno. Se incluyeron taxones más antiguos y de menor tamaño como el perezoso *Pronothrotherium* del Mio-Plioceno de Uruguay (Perea 1988) y el gliptodonte *Propalaeohoplophorus* del Mioceno de Santa Cruz (Argentina). Algunos ejemplares de estos taxones se encontraron en colecciones de Norteamérica y pudieron incluirse gracias a la participación de Gregory McDonald y Mariana Di Giacomo, integrantes de instituciones de EEUU. También se incluyeron especies actuales como los perezosos *Choloepus* y *Bradypus*, y los armadillos *Dasypus*, *Zaedyus*, *Euphractus* y *ChaetophRACTUS*.

Muchas de estas especies ya contaban con modelos digitales del cerebro realizados durante trabajos previos (Tambusso 2014, Tambusso y Fariña. 2015a, 2015b). Para los que aún no se realizaron modelos endocraneales, se reconstruyeron siguiendo metodologías previas. Dado que la paleoneurología de xenartros había tenido un resurgimiento reciente, se pudieron obtener más datos a partir de la bibliografía y la colaboración con otros investigadores de la región.

Para evaluar los cambios relacionados al aumento de tamaño, a partir de los moldes digitales se calculó el volumen de los senos craneales, el cerebro y el volumen total del cráneo (Sharp 2016) para cada ejemplar, y se compararon los tamaños relativos de los senos y el cerebro utilizando el volumen del cráneo como proxy del tamaño del cráneo en lugar de medidas geométricas, ya que la longitud y el ancho de los cráneos variaban en gran medida entre las distintas especies. Se calculó la masa corporal según Fariña et al. (1998) y Toledo et al. (2014) y en el caso de que solo se contara con el cráneo, se estimó asumiendo similitud geométrica (Tambusso y Fariña 2015a). El volumen del cráneo se regresó contra el volumen de los senos y el volumen del cerebro utilizando regresiones lineales y los valores transformados logarítmicamente. Se utilizaron aproximaciones por regresión filogenética usando regresiones filogenéticas, implementadas en el paquete de R Caper (Orme et al. 2013). Estas aproximaciones resultaron indispensables para este tipo de análisis, ya que permitieron considerar la falta de independencia en los datos biológicos debido a las relaciones filogenéticas entre los taxones.

La correlación entre el tamaño y la ubicación de los senos con las inserciones de los músculos masticatorios, se realizó mediante el análisis de morfometría geométrica. Se utilizaron imágenes laterales del cráneo para evaluar la posición y forma del área de inserción del músculo temporal, utilizando el cráneo como parámetro relativo. Se utilizó el programa MorphoJ para analizar la variación en la forma y la ubicación del área de inserción. La digitalización de las imágenes se realizó con la serie de programas TPS (tps util y tps dig). Se comparó la posición y tamaño de los senos con los resultados obtenidos a partir del análisis de morfometría geométrica para observar la existencia de correlación entre ellos y evaluar posibles adaptaciones dietarias o restricciones debidas a otras estructuras.

La reconstrucción digital del oído interno y el análisis de diferentes aspectos de su morfología pudieron brindar información sistemática así como también información comportamental. Se había propuesto que la orientación del canal semicircular lateral podía correlacionarse con la posición de la cabeza, ya que este canal se mantendría cerca de la horizontal o ligeramente inclinado hacia arriba durante los comportamientos de reposo o alerta (Coutier et al. 2017, Tambusso et al. 2021). En este trabajo se midió la orientación del canal lateral para evaluar la posición de la cabeza en la muestra de xenartros fósiles.

La orientación del canal semicircular lateral dentro del cráneo se midió mediante la inclinación angular del plano del canal lateral con respecto a la superficie ventral del basiesfenoide. Esto brindó un plano claramente identificable del cráneo a lo largo del eje antero-posterior. Estas mediciones se realizaron en el software Amira 5.2.

Resultados, análisis y discusión

Los resultados obtenidos hasta el momento muestran que la posición, tamaño y desarrollo de los senos craneales difiere en las diferentes familias de perezosos, lo que muestra cierta correlación filogenética. También se observa que hay una correlación con las áreas de inserción musculares y el tipo de dieta, mostrando las especies pastadoras un mayor desarrollo de los senos, lo cual genera una mayor área de

inserción para los músculos masticatorios.

En cuanto a la comunicación y divulgación de los resultados y sus impactos, los contenidos e información generados durante el proyecto han sido publicados en congresos científicos, así como también incorporados a diferentes instancias de divulgación científica. En particular, estos aspectos han formado parte de instancias de divulgación científica llevadas a cabo en la Colección Paleontológica del Arroyo del Vizcaíno, en la ciudad de Sauce, Canelones, durante eventos nacionales como el Día del Patrimonio o la Noche de los Museos. Durante dichas instancias, los investigadores han desarrollado charlas y talleres tanto para adultos como niños y niñas que han permitido acercar a la población a las temáticas abordadas en el proyecto. En estos talleres se trabajaron habilidades de observación, indagación y relevamiento de información en torno a fósiles, a partir de las cuales se reflexionó acerca de la anatomía y ecología de los animales y sus relaciones con la fauna autóctona viviente.

De forma adicional, estas temáticas han sido incorporadas al proyecto de divulgación científica Megafauna3D, tanto durante actividades presenciales como en diferentes recursos digitales asociados a la web del proyecto (megafauna3d.org). En particular, se destacan: los recursos asociados a modelos tridimensionales de especímenes fósiles, manuales y guías para educadores (abordando temas como la ecología de los grandes mamíferos extintos, sus relaciones filogenéticas, el rol de los humanos y de los cambios climáticos de finales del pleistoceno en su extinción), recursos didácticos accesibles en lengua de señas para estudiantes sordos, recursos didácticos táctiles y accesibles para estudiantes ciegos o con baja visión, simulaciones digitales de ecosistemas pleistocénicos, y materiales educativos adaptados en Minecraft Education Edition.

Conclusiones y recomendaciones

El presente proyecto buscó explorar el rol de los senos craneales en xenartros extintos, estableciendo correlaciones filogenéticas y ecomorfológicas. La variación en estas estructuras no sólo refleja relaciones evolutivas y adaptaciones funcionales a distintos nichos ecológicos, sino que también permite inferir patrones de diversificación en especies estrechamente relacionadas.

La utilización de tomografías computadas y el modelado 3D mediante software específico permitió el análisis de estructuras internas de otra manera inaccesibles, obteniendo información novedosa en este grupo de mamíferos.

Por otra parte, la combinación de técnicas osteométricas y métodos de imagen avanzados proporciona una perspectiva integral sobre la evolución morfológica del cráneo, lo que resulta fundamental para la reconstrucción de historias evolutivas y la interpretación de estrategias ecológicas en especies actuales y extintas.

Como pasos a futuro, se buscará ampliar el muestreo a otras especies, así como a otros grupos taxonómicos endémicos de Sudamérica para evaluar la generalidad de los patrones observados, así como incorporar nuevos análisis mediante tomografías computarizadas y modelos digitales que permitirán una evaluación más integral.

Productos derivados del proyecto

Tipo de producto	Título	Autores	Identificadores	URI en repositorio de Silo	Estado
Presentación en evento	RECONSTRUCCIÓN DIGITAL DE LOS SENOS CRANEALES EN FOLIVORA (PILOSA, XENARTHRA): CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS Y SU RELACIÓN CON ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS.	Lobato, C.; Tambusso, P. S. & Fariña, R. A.		https://redi.anii.org.uy/jspui/handle/20.500.12381/3929	Finalizado
Libro	Mega fauna3D: Diversidad, grupos y géneros	Batallés, Martín Varela, Luciano Tambusso, P. Sebastián Di Giacomo, Mariana Fariña, Richard Costoya, Gabriela		https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/46441	Finalizado
Libro	Mega fauna3D: Evolución, ecología y extinción	Batallés, Martín Varela, Luciano Tambusso, P. Sebastián Di Giacomo, Mariana Fariña, Richard Costoya, Gabriela		https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/46433	Finalizado
Libro	Mega fauna3D: Fósiles, rocas e investigación	Batallés, Martín Varela, Luciano Martínez Blanco, Ximena		https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/46432	Finalizado

Tipo de producto	Título	Autores	Identificadores	URI en repositorio de Silo	Estado
------------------	--------	---------	-----------------	----------------------------	--------

Referencias bibliográficas

Bapst, D. W. 2012. paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 803-807.

Bargo MS. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. *Acta Paleont Pol* 46:173-192.

Bargo MS, Vizcaíno SF. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, *Tardigrada*): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45:175-196.

Bargo M, Toledo N, Vizcaíno SF. 2006. Muzzle of South American Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, *Tardigrada*). *J Morphol* 267:248-263

Billet G, Hautier L, Lebrun R. 2015. Morphological diversity of the bony labyrinth (inner ear) in extant *Xenarthrans* and its relation to phylogeny, *J Mammalogy* 96:658–672

Billet G, Hautier L, de Thoisy B, Delsuc F. 2017. The hidden anatomy of paranasal sinuses reveals biogeographically distinct morphotypes in the nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*) *PeerJ* 5:e3593

Black KH, Archer M, Hand SJ, Godthelp H. 2010. First comprehensive analysis of the cranial ontogeny in a fossil marsupial from a 15-million-year-old cave deposit in northern Australia. *J Vert Paleontol* 30: 993-1011

Blanco RE, Rinderknecht A. 2008 Estimation of hearing capabilities of Pleistocene ground sloths (Mammalia, *Xenarthra*) from middle-ear anatomy, *J Vert Paleontol* 28: 274-276

Blanco RE, Rinderknecht A. 2012. Fossil evidence of frequency range of hearing independent of body size in South American Pleistocene ground sloths (Mammalia, *Xenarthra*). *C R Palevol* 11:549–554

Boscaini, A., Gaudin, T. J., Toledo, N., Quispe, B. M., Antoine, P. O., Pujos, F. 2019. The earliest well-documented occurrence of sexual dimorphism in extinct sloths: evolutionary and palaeoecological insights. *Zool J Linn Soc* 187: 229-239.

Clavel, J., Escarguel, G., & Merceron, G. 2015. mvMORPH: an R package for fitting multivariate evolutionary models to morphometric data. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11), 1311-1319.

Delsuc F, Douzery EJP. 2008. Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. in: Vizcaíno SF, y Loughry WJ. (eds.) *The Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. pp 11-23.

Delsuc F Scally M, Madsen O, et al. 2002. Molecular Phylogeny of Living *Xenarthrans* and the Impact of Character and Taxon Sampling on the Placental Tree Rooting. *Mol Biol Evol* 19:1656–1671.

Delsuc F, Kuch M, Gibb GC, et al. 2019. Ancient Mitogenomes Reveal the Evolutionary History and Biogeography of Sloths. *Curr Biol* 29:2031–2042

Di Giacomo M, Fariña RA. 2017. Allometric models in paleoecology: Trophic relationships among Pleistocene mammals. *Palaeogeogr Palaeocl* 471:15-30

Fariña RA. 1985. Some functional aspects of mastication in *Glyptodontidae* (Mammalia). *Fortschr Zool* 30:277-280.

Fariña RA. 1988. Observaciones adicionales sobre la biomecánica masticatoria en *Glyptodontidae* (Mammalia; Edentata). *Boletín de la Sociedad Zoológica* (2a. época) 4: 5-9.

Fariña RA. 1996. Trophic Relationships Among Lujanian Mammals. *Evol Theo* 11:125-134

- Fariña RA, Vizcaíno SF. 2001. Carved teeth and strange jaws: how glyptodonts masticated. In: Vizcaíno SF, Fariña RA, Janis C, eds. *Acta Palaeontol Polonica*, 46 (2): 87-102.
- Fariña RA, Czerwonogora A, Di Giacomo M. 2014a. Splendid oddness: the curious palaeoecology of South American Pleistocene mammals revisited. *An Acad Bras Cienc* 86(1):311-331
- Fariña RA, Vizcaíno SF, Bargo MS. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozool Neotrop* 5:87-108
- Fariña RA, Vizcaíno SF, De Iuliis G. 2013. *Megafauna: Giant Beasts of Pleistocene South America*. Indiana University Press. 448 pp
- Fariña RA, Tambusso PS, Varela L, Czerwonogora A, Di Giacomo M, Musso M, Bracco R, Gascue A. 2014b. Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka- old megafaunal locality with cut-marked bones. *P Roy Soc Lond B Bio* 2811774:20132211
- Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J.-C., Pujol, S., Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F.M., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S.R., Miller, J.V., Pieper, S., & Kikinis, R., 2012. 3D Slicer as an image computing platform for the quantitative imaging network. *Magn. Reson. Imaging* 30: 1323–1341.
- Hallström BM, Kullberg M, Nilsson MA, Janke A. 2007. Phylogenomic Data Analyses Provide Evidence that Xenarthra and Afrotheria Are Sister Groups. *Mol Biol Evol* 24:2059-2068
- Katz E, Tambusso PS, Farlow JO. 2013. Estimating basal metabolic rate of extant and extinct vertebrates from nasal cross sectional area and body mass. *SVP Ann Meet*, 65
- Lobato, C., Varela, L., Tambusso, P. S., Mino-Boilini, A., Clavijo, L., Farina, R. A. 2021. Presence of the ground sloth ~ *Valgipes bucklandi* (Xenarthra, Folivora, Scelidotheriinae) in southern Uruguay during the Late Pleistocene: Ecological and biogeographical implications. *Quaternary International*. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.06.011>
- Maas SA, Ellis BJ, Ateshian GA, Weiss JA. 2012. FEBio: finite elements for biomechanics. *Journal of Biomechanical Engineering* 134: 011005.
- McDonald HG. 2005. Paleoecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bull Fla Mus Nat Hist* 45:313-333.
- McDonald HG 2006. Sexual dimorphism in the skull of Harlan's ground sloth. *Nat Hist Museum Los Angeles County Contrib Science* 510: 1-9
- McKenna MC, Bell SK. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York.
- McNab BK. 1985. Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct. In: Montgomery, G.G. ed. *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press. pp. 219-232
- McNab BK. 1986. The Influence of Food Habits on the Energetics of Eutherian Mammals. *Ecol Monogr* 56:1-19
- McNab BK. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp Biochem Physiol A* 151:5–28
- Miño-Boilini ÁR, Zurita AE. 2015. Dimorphism in Quaternary Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra, Phyllophaga). *Palaeontologia Electronica* 18.1.12A: 1-16
- Murphy WJ, Eizirik E, Johnson WE, et al. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409:614-618
- O'Leary MA, Bloch JI, Flynn JJ, et al. 2013. The parental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science* 339:662-667
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S. 2013. The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, 5(2), 1-36.
- Patiño S, Zerpa JP, Fariña RA. 2019. Finite element and morphological analysis in extant mammals' claws and quaternary sloths' ungual phalanges, *Hist Biol* DOI: 10.1080/08912963.2019.1664504
- Pérez-Ramos, A., Tseng, Z. J., Grandal-D'Anglade, A., Rabeder, G., Pastor, F. J., & Figueirido, B. 2020. Biomechanical simulations reveal a trade-

off between adaptation to glacial climate and dietary niche versatility in European cave bears. *Science advances*, 6(14), essay9462.

Pujos F, Gaudin TJ, De Iuliis G, Cartelle C. 2012. Recent Advances on Variability, Morpho-Functional Adaptations, Dental Terminology, and Evolution of Sloths. *J Mamm Evol* 19:159-169.

Serrano-Fochs S, de Esteban-Trivigno S, Marcé-Nogué J, Fortuny J, Fariña RA. 2015. Finite Element Analysis of the Cingulata jaw: an ecomorphological approach to armadillos diet. *PLoS ONE* 10: e0120653.

Sharp AC. 2016. A quantitative comparative analysis of the size of the frontoparietal sinuses and brain in vombatiform marsupials. *Memoirs of Museum Victoria* 74: 331-342

Sharp AC, Rich TH. 2016. Cranial biomechanics, bite force and function of the endocranial sinuses in *Diprotodon optatum*, the largest known marsupial. *J Anat* 228(6), 984-995.

Tambusso PS. 2014. Paleoneurología de xenartros fósiles. Tesis de Maestría. Udelar

Tambusso PS, Fariña RA. 2015a. Digital cranial endocast of *Pseudoplohophorus absolutus* (Xenarthra, Cingulata) and its systematic and evolutionary implications. *J Vertebr Paleontol* 35(5), e967853

Tambusso PS, Fariña RA. 2015b. Digital endocranial cast of *Pampatherium humboldtii* (Xenarthra, Cingulata) from the Late Pleistocene of Uruguay. *Swiss J Palaeontol* 134:109–116

Tambusso PS, Farlow JO, Fariña RA. 2010. Estimating basal metabolic rate of a glyptodont from cranial evidence. 9th ICVM, 218

Tambusso PS, Marcé-Nogué J, Fortuny J, Varela L, Fariña RA. 2016. 3D finite element analysis of lower jaws in glyptodonts. 11th ICVM, 148

Tambusso PS, Varela L, Góis F, Moura JF, Villa C, Fariña RA. 2021. The inner ear anatomy of glyptodonts and pampatheres (Xenarthra, Cingulata): Functional and phylogenetic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 108, 103189.

Toledo N, Cassini GH, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2014. Mass Estimation of Santacrucian Sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontol Pol* 59(2):267-280

Varela 2018 Dimorfismo sexual en el perezoso terrestre extinto *Lestodon armatus* (Mammalia: Xenarthra). Tesis de Maestría. Udelar

Varela L, Tambusso PS, Fariña RA. 2016. Inner and middle ear 3D reconstruction of the extinct giant sloth *Lestodon armatus*. Abstracts 11th ICVM, 150

Varela L, Tambusso PS, McDonald HG, Fariña RA. 2019. Phylogeny, Macroevolutionary Trends and Historical Biogeography of Sloths: Insights From a Bayesian Morphological Clock Analysis. *Syst Biol* 25(11):204

Varela L, Tambusso PS, Fariña RA. 2020. Unexpected inhibitory cascade in the molariforms of sloths (Folivora, Xenarthra): a case study in xenarthrans honouring Gerhard Storch's open-mindedness. *Fossil Imprint*. 76(1):1-16

Varela L, McDonald HG, Fariña RA. 2021. Sexual dimorphism in the fossil ground sloth *Lestodon armatus* (Xenarthra, Folivora). *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2021.1933470

Varela L., Lobato C., Tambusso P. S., 2021. 3D model related to the publication: Presence of the ground sloth *Valgipes bucklandi* (Xenarthra, Folivora, Scelidotheriinae) in southern Uruguay during the Late Pleistocene: Ecological and biogeographical implications. *MorphoMuseum* 7:147. doi: 10.18563/journal.m3.147

Vizcaíno SF, Bargo MS, Cassini GH. 2006. Dental occlusal surface area in relation to food habits and other biologic features in fossil Xenarthrans. *Ameghiniana* 43:11-26

Licenciamiento

Reconocimiento 4.0 Internacional. (CC BY)

