

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL**

MARELISE MORAL MONTANA

**ANÁLISE COMPARATIVA DE VOLUMES ENCEFÁLICOS REGIONAIS EM
Conepatus chinga, *Galictis cuja* E *Lontra longicaudis***

**Uruguaiiana
2022**

MARELISE MORAL MONTANA

ANÁLISE COMPARATIVA DE VOLUMES ENCEFÁLICOS REGIONAIS EM
Conepatus chinga*, *Galictis cuja* E *Lontra longicaudis

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação *Stricto sensu* em Ciência Animal da Universidade Federal do Pampa, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Ciência Animal.

Orientador: Paulo de Souza Júnior

Uruguaiiana
2022

MARELISE MORAL MONTANA

ANÁLISE COMPARATIVA DE VOLUMES ENCEFÁLICOS REGIONAIS EM *Conepatus chinga, Galictis cuja e Lontra longicaudis*

Dissertação/Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal da Universidade Federal do Pampa, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Ciência Animal

Dissertação defendida e apresentada em: 25 de fevereiro de 2022.
Banca examinadora:

Prof. Dr. Paulo de Souza Junior
Orientador, UNIPAMPA, campus Uruguaiiana

Prof. Dr. Carlos Benhur Kasper
UNIPAMPA, campus São Gabriel

Prof. Dr. Marcelo Abidu Figueiredo
UFRRJ, campus Seropédica



Assinado eletronicamente por **PAULO DE SOUZA JUNIOR, PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR**, em 08/03/2022, às 09:36, conforme horário oficial de Brasília, de acordo com as normativas legais aplicáveis.



Assinado eletronicamente por **Marcelo Abidu Figueiredo, Usuário Externo**, em 08/03/2022, às 10:36, conforme horário oficial de Brasília, de acordo com as normativas legais aplicáveis.



Assinado eletronicamente por **CARLOS BENHUR KASPER, PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR**, em 08/03/2022, às 14:41, conforme horário oficial de Brasília, de acordo com as normativas legais aplicáveis.



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.unipampa.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **0747388** e o código CRC **296E7643**.

AGRADECIMENTOS

A Deus primeiramente, pois em cada desafio há uma força maior para nos lembrar que não estamos sozinhos.

Agradecer ao meu esposo e meu filho pelo companheirismo ao longo de todo o processo, não foi fácil dedicar maior tempo aos periódicos do que brincar com a “Patrulha Canina”.

Aos demais membros da família, mesmo longe ou perto, os pensamentos positivos e a torcida para que eu tivesse sucesso na realização do Mestrado, foram fundamentais.

Aos amigos, em especial Marisane Machado Ilha, pelo apoio ao longo desses dois anos.

Ao HU Vet por proporcionar oportunidades de conciliar estudo e trabalho, pelo incentivo para que o servidor aperfeiçoe seus conhecimentos.

Ao meu orientador Professor Dr. Paulo Souza Júnior por acreditar que a parceria entre diagnóstico por imagem e a anatomia animal só tem a contribuir para a preservação de nossa fauna silvestre, além de ter me proporcionado a oportunidade de ampliar meus conhecimentos e respeitar ainda mais cada espécie estudada.

Ao amigo Técnico em Radiologia Luís Felipe Salles pela disponibilidade de nos ajudar com seus conhecimentos e habilidades no diagnóstico por Imagem.

Ao Hospital Universitário Professor Polydoro Ernani de São Thiago-HU/UFSC/EBSERH, Florianópolis /SC, em especial Isabel Lohn e Marcelo Goulart, por acreditarem no nosso projeto e contribuírem para sua execução.

Ao Tiago Pinheiro, que sem seus conhecimentos de informática e hardwares disponíveis, não haveria imagens e mensurações como resultado.

Ao Professor Dr. Carlos Benhur Kasper, pela disponibilidade de sua coletânea de amostras de crânios e suas contribuições com o estudo.

Ao Professor Dr. Felipe Pinheiro por compartilhar seus conhecimentos na manipulação do software utilizado ao longo da construção dos *endocasts*.

Ao Professor Dr. Leonardo Kerber por disponibilizar seu tempo e conhecimento para nos orientar sobre a manipulação dos *endocasts* produzidos.

Ao PPGCA e todos os docentes que contribuíram nesses dois anos, na formação de meus conhecimentos nas diversas áreas.

À Universidade Federal do Pampa, instituição pública e de qualidade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

RESUMO

Estudos sobre a anatomia encefálica em animais silvestres podem auxiliar na compreensão de aspectos evolutivos e comportamentais das espécies. A maioria das pesquisas em neurociência é conduzida em primatas e roedores, porém a rica diversidade de espécies nos mais variados habitats torna a ordem *Carnivora* (Mammalia) especialmente interessante para o estudo da relação entre a forma encefálica com os traços comportamentais e motores em vida livre. Contudo, a disponibilidade de encéfalos de carnívoros silvestres em bom estado de conservação para o estudo anatômico é muito restrita. Assim, moldes virtuais (*endocasts*) obtidos a partir de exames de tomografia computadorizada dos crânios têm se revelado uma ferramenta valiosa para a análise comparada em neuroanatomia. O objetivo do presente estudo foi confeccionar *endocasts* virtuais que permitissem a análise comparativa do contorno, superfície e volumetria total e segmentada do encéfalo em três espécies neotropicais da ordem *Carnivora*. Para tal, foram obtidas imagens por tomografia computadorizada de 17 crânios de três espécies da superordem *Musteloidea* procedentes do bioma Pampa: *Conepatus chinga* (n = 6), *Galictis cuja* (n = 6) e *Lontra longicaudis* (n = 5). Em seguida, foram confeccionados *endocasts* virtuais tridimensionais que possibilitaram estimar o volume total e de quatro regiões encefálicas estabelecidas (bulbo olfatório, cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo/tronco encefálico). A média do percentual do volume de cada segmento no encéfalo das três espécies foi comparada interespecífica e intraespecificamente entre sexos. Os *endocasts* permitiram reconhecer um padrão de girificação notavelmente mais complexo em *L. longicaudis*, típico de carnívoros com hábitos aquáticos. Proporcionalmente, o volume do bulbo olfatório foi significativamente superior em *C. chinga*, possivelmente em razão do olfato mais apurado para a captura de insetos cavando o solo. A proporção dos segmentos do cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo/tronco encefálico não diferiu entre as três espécies, presumivelmente em razão dos traços de comportamento social, habilidades táteis, motoras e de equilíbrio não serem suficientemente distintas a ponto de refletir diferenças nestas regiões encefálicas. Também não foram encontradas diferenças nos segmentos proporcionais nas comparações intraespecíficas entre machos e fêmeas. Estudos futuros com uma maior diversidade de espécies de uma mesma família (por exemplo, *Mustelidae*), mas com comportamentos sociais e hábitos motores mais distintos poderão revelar adaptações encefálicas decorrentes dessas características em vida livre.

Palavras-chave: Carnívoros neotropicais. Cérebro social. *Endocasts*. Neuroanatomia.

ABSTRACT

Studies on brain anatomy in wild animals can help understand the evolutionary and behavioral aspects of the species. Most neuroscience research is conducted in primates and rodents. However, the rich diversity of species in the most varied habitats makes the order Carnivora (Mammalia) especially interesting for studying the relationship between the brain form with behavioral and motor traits in the wild. Nevertheless, the availability of well-preserved wild carnivorous brains for the anatomical study is minimal. Thus, virtual casts (endocasts) obtained from computed tomography scans of the skulls have proved to be a valuable tool for comparative analysis in neuroanatomy. The objective of the present study was to create virtual endocasts that would allow the comparative analysis of the contour, surface, and total and segmented volumetry of the brain in three Neotropical species of the order Carnivora. To this end, computed tomography images of 17 skulls of three species of the superorder Musteloidea from the Pampa biome were obtained: *Conepatus chinga* (n = 6), *Galictis cuja* (n = 6), and *Lontra longicaudis* (n = 5). Then, three-dimensional virtual endocasts were made, which made it possible to estimate the volumes of the whole and four established encephalic regions (olfactory bulb, rostral brain, caudal brain, and cerebellum/brain stem). The average volume percentage of each segment in the brain of the three species was compared interspecifically and intraspecifically between the sexes. The endocasts allowed the recognition of a notably more complex gyrification pattern in *L. longicaudis*, typical of carnivores with aquatic habits. Proportionally, the olfactory bulb volume was significantly higher in *C. chinga*, possibly due to a better sense of smell for capturing insects digging in the ground. The proportional volumes of the rostral brain, caudal brain, and cerebellum/brain stem segments did not differ between the three species. Social behavior traits and tactile, motor, and equilibrium skills were probably not sufficiently distinct to reflect differences in these brain regions. Also, no differences were found in the proportional segments in the intraspecific comparisons between males and females. Future studies with a greater diversity of species from the same family (for example, Mustelidae) but with more distinct social behaviors and motor habits may reveal brain adaptations resulting from these characteristics in the wild.

Keywords: Neotropical carnivores. Social brain. Endocasts. Neuroanatomy.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Aparelho tomografia computadorizada Hospital Universitário Professor Polydoro Ernani de São Thiago-HU/UFSC/EBSERH, Florianópolis /SC	18
Figura 2. Etapas para a confecção de endocast. Vista dorsal do crânio de espécime macho, adulto de <i>Galictis cuja</i>	23
Figura 3. Referenciais anatômicos ósseos para a seleção do bulbo olfatório, cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo-tronco encefálico de espécimes adultas de <i>Conepatus chinga</i> , <i>Galictis cuja</i> e <i>Lontra longicaudis</i>	25
Figura 4. Vista dorsal da reconstrução tridimensional a partir de tomografia computadorizada dos crânios e encéfalos (<i>endocasts</i> virtuais) de espécimes adultos de <i>Conepatus chinga</i> (A), <i>Galictis cuja</i> (B) e <i>Lontra longicaudis</i> (C).....	26
Figura 5. <i>Endocasts</i> virtuais de encéfalos de <i>Conepatus chinga</i> em vistas dorsal (A), ventral (B) e lateral esquerda (C); de <i>Galictis cuja</i> em vistas dorsal (D), ventral (E) e lateral esquerda (F); e de <i>Lontra longicaudis</i> em vistas dorsal (G), ventral (H) e lateral esquerda(I).....	27
Figura 6. Corte tomográfico no plano mediano com a cavidade craniana preenchida pelo endocast encefálico segmentado de espécime de <i>Galictis cuja</i>	30
Figura 7. <i>Endocasts</i> virtuais do encéfalo inteiro (i) e segmentado (s) de <i>Conepatus chinga</i> (A), <i>Galictis cuja</i> (B) e <i>Lontra longicaudis</i> (C)	30
Figura 8. Representação gráfica em colunas demonstrando o volume percentual do bulbo olfatório (%BO), cérebro rostral (%CR), cérebro caudal (%CC) e cerebelo/tronco encefálico (%CB+TE) em <i>Conepatus chinga</i> , <i>Galictis cuja</i> e <i>Lontra longicaudis</i>	31
Figura 9. Representação gráfica do tipo “box-plot” evidenciando a média aritmética e desvio padrão dos volumes percentuais do bulbo olfatório (%BO), cérebro rostral (%CR), cérebro caudal (%CC) e cerebelo/tronco encefálico (%CB+TE) comparativamente entre <i>Conepatus chinga</i> , <i>Galictis cuja</i> e <i>Lontra longicaudis</i> . Número diferente de asteriscos (*) nas colunas representa diferença significativa no teste de análise de variância unidirecional complementado por Tukey ($p < 0,05$).....	32

LISTA DE QUADROS E TABELAS

Quadro 1. Caracterização da amostragem de crânios utilizados no presente estudo	22
---	----

Tabela 1. Média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes absolutos (mm ³) e percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo + tronco encefálico (CB+TE) e do encéfalo (ENC), obtidos a partir dos <i>endocasts</i> de <i>Conepatus chinga</i> , separados por sexo	28
--	----

Tabela 2. Média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes absolutos (mm ³) e percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo + tronco encefálico (CB+TE) e do encéfalo (ENC), obtidos a partir dos <i>endocasts</i> de <i>Galictis cuja</i> , separados por sexo	28
---	----

Tabela 3. Média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes absolutos (mm ³) e percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo + tronco encefálico (CB+TE) e do encéfalo (ENC), obtidos a partir dos <i>endocasts</i> de <i>Lontra longicaudis</i> , separados por sexo	29
--	----

Tabela 4. Comparação entre a média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo + tronco encefálico (CB+TE) entre <i>Conepatus chinga</i> , <i>Galictis cuja</i> e <i>Lontra longicaudis</i>	29
---	----

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	11
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	15
3 OBJETIVOS.....	21
3.1 Objetivo geral.....	21
3.2 Objetivos específicos.....	21
4 METODOLOGIA.....	22
4.1 Caracterização da amostra.....	22
4.2 Obtenção do <i>endocast</i> inteiro.....	22
4.3 <i>Endocasts</i> segmentados.....	24
5 RESULTADOS.....	26
6 DISCUSSÃO.....	33
6.1 Giros cerebrais e contorno encefálico.....	33
6.2 Mensurações dos volumes absolutos (mm ³).....	33
6.3 Mensurações dos volumes segmentados.....	34
7 CONCLUSÃO.....	39
REFERÊNCIAS.....	40

1 INTRODUÇÃO

A ordem Carnivora é composta por 286 espécies, pertencentes a onze famílias, que expressam várias adaptações morfológicas para sobrevivência em diferentes habitats (EISENBERG, 1989; EIZIRIK et al., 2010). Além disso, carnívoros têm um papel essencial nos ecossistemas, geograficamente difundidos e, portanto, o conhecimento das suas características morfofuncionais é desejável para embasar medidas de conservação e procedimentos veterinários (EISENBERG, 1989; VIOTTO DE SOUZA, 2020).

No continente sul americano existem 44 espécies de carnívoros, sendo 26 continentais e pertencentes a cinco famílias distribuídas pelo território brasileiro (TRIGO et al., 2013). Os carnívoros neotropicais representam o mais alto nível trófico nas regiões em que habitam e, assim, são indispensáveis para o equilíbrio ecológico ao promoverem a regulação das comunidades de vertebrados e, indiretamente, a dispersão de sementes (SHOSTELL; RUIZ-GARCIA, 2013).

Os ossos da cabeça correspondem a uma das partes mais informativas do esqueleto, no que tange os hábitos de vida (SEARFOSS, 1995; WANG; TEDFORD, 2008). A observação atenta dos aspectos anatômicos permite desvendar funções neurológicas, digestórias, respiratórias, mastigatórias e estesiológicas diversas (LIEBICH; KONIG, 2020). Em outras palavras, os ossos da cabeça são receptáculos e protetores de tudo o que é vital (ELBROCH, 2006). Ademais, a morfologia comparada da cabeça possibilita elaboradas inferências filogenéticas e, portanto, desperta interesse nas áreas da zoologia, taxonomia, paleontologia entre outras (WAYNE, 1986; PORTO et al., 2009).

A rica diversidade de espécies com ocorrência nos mais variados habitats, torna os carnívoros especialmente interessantes para o estudo da relação entre a forma encefálica e traços comportamentais (SAKAI; ARSZNOV, 2020). Contudo, em razão da alta composição por água, o encéfalo sofre autólise *post mortem* muito rapidamente (ZHOU; BYARD, 2011), o que resulta na baixa disponibilidade de amostras inteiras e conservadas para o estudo neuroanatômico. Assim, moldes obtidos a partir da cavidade craniana são alternativas confiáveis para revelar o contorno superficial e estimar o volume encefálico de espécies atuais e extintas (RADINSKY, 1975). Inicialmente os moldes eram obtidos por preenchimento da cavidade craniana com substâncias como o látex ou silicone (RADINSKY, 1981), que após endurecerem eram retirados serrando o crânio, o que significava a perda da integridade da peça óssea. Mais recentemente, a obtenção de *endocasts* virtuais a partir de reconstruções de escaneamentos por tomografia computadorizada trouxe diversas vantagens (FALK et al.,

2000; ARSZNOV et al., 2010). O molde virtual pode ser recortado, impresso e/ou submetido à volumetria total ou regional sem danificar a amostra original (SAKAI et al., 2011). As imagens podem ser arquivadas e compartilhadas entre diferentes pesquisadores. Além disso, os *endocasts* virtuais são amostras confiáveis e, possivelmente, mais precisas para a volumetria encefálica do que os encéfalos fixados em formaldeído (SAKAI; ARSZNOV, 2020).

As dimensões dos segmentos encefálicos podem variar entre as espécies em conformidade com a complexidade motora e/ou sensorial demandada por seus hábitos em vida livre. Isto corresponde ao princípio da massa própria (JERISON, 1973). Estudos de neurofisiologia em 30 espécimes de *Procyon lotor* demonstraram que as notáveis habilidade e sensibilidade manuais desta espécie são refletidas em uma região somatossensorial do córtex cerebral e são correspondentemente mais desenvolvidas do que em cães e gatos domésticos (WELKER; SEIDENSTEIN, 1959).

Além das vias somatossensoriais, algumas características de complexidade comportamental parecem interferir na expressão do tamanho do encéfalo. A hipótese do “cérebro social” implica que os cérebros das espécies submetidas a um maior desafio cognitivo sofreriam uma pressão evolutiva para aumentar o tamanho relativo e se tornarem mais efetivos (DUNBAR, 1998). Porém, nem sempre é possível estabelecer relações entre os volumes encefálicos e o grau de sociabilidade de mamíferos, pois há uma carência muito grande de informações tanto sobre a anatomia quanto sobre aspectos comportamentais, sobretudo no que se refere a espécies de carnívoros neotropicais. A alometria tanto do tamanho do cérebro quanto do corpo em carnívoros tem recebido importante destaque no que se refere à relação tamanho do cérebro e sua evolução, associado à história de vida, adaptação e ecologia (FINARELLI, 2006).

No entanto, estabelecer a relação entre o tamanho do encéfalo e medidas corporais alométricas dos espécimes (massa, área, comprimento, volume) é desafiador porque dificilmente se dispõe de cadáveres inteiros para uma base de dados completa. Contudo, a determinação do volume de regiões encefálicas em relação ao volume total do encéfalo oferece uma alternativa à falta de dados corporais dos indivíduos (GITTLEMAN, 1991; CLARCK et al., 2001).

Sabe-se que determinadas regiões do encéfalo concentram tecidos neurais mais associados a funções específicas. Por exemplo, em primatas a região do córtex frontal (lobo frontal) parece estar proporcionalmente mais desenvolvida nas espécies submetidas a maior complexidade social, ou seja, naquelas que demandam respostas mais elaboradas para os

desafios da interação em grupos (BARTON; HARVEY, 2000; KUDO; DUNBAR, 2001; LEWIS, 2001; AMODIO; FRITH, 2006; DUNBAR, 2011). Comparativamente, a região cerebral caudal ao córtex frontal concentra funções somatossensoriais corticais e talâmicas e pode estar mais desenvolvida em espécies que demandam mais sensibilidade tátil e destreza manual (WELKER; SEIDENSTEIN, 1959; WELKER; CAMPOS, 1963). O segmento compreendido entre cerebelo e tronco encefálico dispõe de tecido neuronal essencial para, entre outras funções, garantir coordenação motora fina para movimentos precisos e equilíbrio (ITO, 2002; HERMANSON et al., 2020), sendo proporcionalmente mais desenvolvido em espécies arborícolas, por exemplo (ARSZNOV; SAKAI, 2013). O bulbo olfatório pertence ao rinencéfalo, recebe as fibras do nervo olfatório e se conecta ao hemisfério cerebral correspondente, estando diretamente associado ao olfato (HERMANSON et al., 2020) e supostamente mais ampliado nas espécies mais dependentes desse sentido (GITTLEMAN, 1991; KAVOI; JAMEELA, 2011).

A maior parte dos estudos mais elaborados que relacionam o tamanho de segmentos encefálicos com demandas funcionais de mamíferos foi realizada com primatas (GOULD, 1975; DUNBAR, 1974; DUNBAR, 1998; PAWLOWSKI et al., 1998; KUDO; DUNBAR, 2001; DUNBAR; SCHULTZ, 2007), embora esta relação também tenha sido explorada na ordem *Carnivora* (GITTLEMAN, 1986; DUNBAR ; BEAVER, 1998; FINARELLI; FLYNN, 2009; SAKAI et al., 2011; ARSZNOV; SAKAI, 2013; SWANSON et al., 2012; BODDY et al., 2012; ARSZNOV; SAKAI, 2013). O tamanho total do encéfalo em relação ao tamanho corporal na ordem *Carnivora* parece ser influenciado pela dieta (carnívoros e onívoros têm um encéfalo maior que insetívoros) e estratégias reprodutivas, havendo diferença significativa entre famílias e não necessariamente refletindo diferenças no comportamento social (GITTLEMAN, 1986).

Estudos comparativos observaram encéfalos proporcionalmente maiores em famílias gregárias como a *Canidae*, mas também em famílias associiais como *Ursidae* e *Mustelidae* e em pequenos felídeos (FINARELLI; FLYNN, 2009). Deste modo, análises que confrontem mensurações encefálicas entre espécies de uma mesma família ou, ao menos filogeneticamente próximas, podem ajudar a identificar fatores que direcionam as adaptações evolutivas do encéfalo e quais regiões encefálicas estão envolvidas com determinado comportamento ou habilidade (SAKAI; ARSZNOV, 2020).

O objetivo deste estudo foi comparar os volumes proporcionais do bulbo olfatório, cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo/tronco encefálico em relação ao volume encefálico

total em três espécies filogeneticamente próximas de carnívoros neotropicais que compartilham o mesmo bioma: *Lontra longicaudis*, *Galictis cuja* e *Conepatus chinga*.

2 REVISÃO DE LITERATURA

O bioma Pampa abrange dois terços do território gaúcho, cobre o extremo sul do Brasil, o Uruguai e parte da Argentina. Essa formação apresenta grande biodiversidade com funções ecossistêmicas fundamentais, como proteção de recursos hídricos, solos e conservação de fauna e flora. A região apresenta, pelo menos, 90 espécies de mamíferos, muitas das quais endêmicas, ou seja, que só ocorrem neste ecossistema. Apesar de sua importância, possui 3,6 % de sua área protegida e apenas 1% como unidade de conservação (CAPOANE, 2018). Estudos revelam que aproximadamente 4 milhões de hectares de pastagens nativas foram convertidas em outros tipos de cultivo até o ano de 2005, ameaçando a conservação ambiental e a diversidade dessa região (SELL; FIGUEIRÓ, 2011).

A anatomia animal é a parte das ciências básicas que estuda o binômio “forma-função”. O estudo da anatomia em animais silvestres viabiliza um melhor entendimento do papel ecológico das espécies, bem como embasa procedimentos veterinários e a elaboração de planos de conservação. Um dos órgãos mais estudados em animais é o encéfalo, pois desperta o interesse em quase todos os campos da biologia animal, em função de seu papel fundamental na relação entre indivíduo e ambiente (GONDA et al., 2013). Mamíferos possuem encéfalos que variam quanto ao tamanho e forma. A evolução do encéfalo depende da interação entre as pressões de seleção e as adaptações necessárias ao desenvolvimento desses animais durante a história evolutiva das espécies (WILLEMET, 2012).

Mais de 75% da pesquisa em neurociência baseia-se em achados de apenas três espécies: rato, camundongo e humanos (MANGER et al., 2008). Embora estudos recentes venham explorando a volumetria de regiões encefálicas de carnívoros silvestres a partir de *endocasts* virtuais, obtidos por tomografia computadorizada, praticamente inexitem dados morfométricos sobre o neurocrânio de espécies neotropicais, em especial daquelas com ocorrência no bioma Pampa. Apesar da importância ecológica, a escassez de dados sobre anatomia das espécies carnívoras do continente sul-americano é ainda mais evidente que em outras áreas do planeta (SHOSTEL; RUIZ-GARCIA, 2013).

A ordem *Carnivora* possui espécies com os mais variados portes, as quais possuem dentes carniceiros e mandíbulas fortes e o tamanho corporal com influência direta nas necessidades nutricionais do organismo e no tamanho de sua possível presa. São espécies geralmente oportunistas e adaptáveis que apresentam sociabilidade variada entre as diferentes espécies. Carnívoros possuem um papel fundamental no equilíbrio da cadeia alimentar, um

controle sobre níveis tróficos inferiores, além de contribuírem com a dinâmica dos ecossistemas terrestres. Estão distribuídos praticamente em todos os habitats, zonas de vegetação e nichos ecológicos. Apesar do termo “carnívoro” fazer referência ao consumo de carne e a características de predação, muitas das espécies desta ordem têm hábitos onívoros, frugívoros ou insetívoros (ÁLVARES et al., 2019; CRUZ et al., 2022; ROCHA et al., 2013).

Dentre os membros da ordem *Carnivora*, uma das famílias mais diversas é *Mustelidae*, com espécies pertencentes a subfamílias com características diferenciadas, como *Lutrinae* por exemplo, que abarca as espécies semiaquáticas da família. Ainda, os mustelídeos podem ser agrupados em uma superfamília classificada como *Musteloidea*, composta por mais três famílias proximamente aparentadas: *Mephitidae*, *Ailuridae* e *Procyonidae* (KOEPLI et al., 2018). Por muito tempo, os mefitídeos foram considerados como uma subfamília dos mustelídeos, tendo sido alçados ao nível de família somente em revisões taxonômicas mais recentes.

O *Conepatus chinga* (Molina, 1782), conhecido localmente como zorrinho, é um carnívoro pertencente à família *Mephitidae* com distribuição desde o norte da Argentina e Chile, incluindo Bolívia, Paraguai e Uruguai até o sul do Brasil. Mede cerca de 55cm de comprimento total, tem pelos escuros e espessos, possui duas listras brancas que geralmente se estendem da cabeça à cauda, embora sua extensão varie completamente incluindo animais com listras só até os flancos ou pescoço, e até animais inteiramente negros. São animais com locomoção essencialmente cursorial, de médio porte, com massa aproximada entre 1 a 2,5 Kg. Habitam áreas de campo aberto e regiões temperadas, principalmente no bioma Pampa. Possuem comportamento crepuscular, noturno e solitário (REIS et al., 2006). Utilizam a secreção de uma glândula dos sacos anais para repelir predadores em potencial. Onívoro, costuma cavar o solo em busca de insetos, mas também se alimenta de pequenos mamíferos, ovos, pássaros, vegetação ou frutas (CARUSO et al., 2017; KASPER et al., 2012). Enquanto forrageia, *C. chinga* prefere áreas de vegetação aberta; em seu período de descanso, opta por buracos no solo em sua maioria (KASPER, 2011). Sua reprodução é sazonal e o cuidado parental se dá por parte das mães (AFFLERBAUG, 2002).

Galictis cuja (Molina, 1782) é uma espécie pertencente à família *Mustelidae* que se encontra em uma ampla variedade de habitats como savanas, regiões desérticas, mata Atlântica e Pampa. Estimativas populacionais são consideradas escassas. Monogâmicos e predominantemente diurnos, apesar de apresentar alguma atividade no turno da noite, possuem ninhadas de dois a cinco filhotes. Caracterizados como ágeis e velozes, possuem habilidade para escalar, porém forrageiam ao solo (REIS et al., 2006). Pequenos grupos são

eventualmente avistados. Apresenta o corpo alongado com pernas e cauda curtas, característico de muitos mustelídeos. Sua coloração é preta na parte ventral e cinza amarelada no dorso, com uma faixa branca entre a porção rostral da cabeça e os flancos, dividindo as duas cores predominantes. Pesam entre 1 a 2,5 kg e apresentam dimorfismo sexual evidente entre os mustelídeos, sendo os machos maiores do que as fêmeas. Sua alimentação está baseada no consumo de vertebrados, sobretudo mamíferos, embora possa incluir ovos, invertebrados e frutas (HELGEN & SCHIAFFINI, 2016; KASPER, 2013; MELROSE, 2004). Seus canais de comunicação caracterizam-se como visual, tátil, acústico e químico, predominando as vocalizações, postura corporal e pistas odoríferas por meio da secreção das glândulas dos sacos anais (KING & MACDONALD, 1999; MELROSE, 2004).

Lontra longicaudis (Olfers, 1818) também pertence à família *Mustelidae*, subfamília *Lutrinae*. Considerada a espécie de mustelídeo mais amplamente distribuída na América do Sul, possui pelo denso e curto, cabeça pequena e plana e focinho largo. Apresenta adaptações morfológicas para deslocamento e forrageio na água como membranas interdigitais, cauda longa e grandes vibrissas. Este mustelídeo de hábito semiaquático, habita sobretudo rios, riachos e lagos, mas é registrado também em ambientes marinhos. Dimórfica em tamanho, seu comprimento total varia de 53 a 80 cm e sua massa entre 5 a 14 kg, sendo os machos costumam ser consideravelmente maiores que as fêmeas (REIS et al., 2006). São solitários e aparentemente não há cuidado parental por parte dos machos. Utiliza marcas odoríferas que são dispostas em locais conspicuos de sua área de vida e no interior dos abrigos que está utilizando e em latrinas (KASPER et al., 2004). Sua forma, pelo e flutuabilidade permitem que passe bastante tempo na água. A dieta é baseada em sua maioria por peixes, crustáceos e moluscos (REIS et al., 2006). Forrageiam durante o dia com atividade noturna rara (HERNÁNDEZ-ROMERO et al., 2018; LARIVIERE, 1999). Considerada um animal de difícil visualização na natureza pelo seu comportamento discreto, precisa de grandes extensões de rios e matas ciliares para manter seu nível populacional estável (CARRASCO et al., 2020; FUNES; POCASANGRE-ORELLANA, 2020; TRIGILA et al., 2016; TRINCA, 2012).

As três espécies têm comportamento solitário, ainda que se tenham registros de grupos de *G. cuja* interagindo entre si (KING & MACDONALD, 1999).

Desde a descoberta dos raios-X, por Wilhelm Conrad Roentgen, um grande avanço foi obtido na observação de estruturas corporais internas de humanos e animais (KEALY; MCALLISTER; GRAHAM, 2012). Uma dessas utilizações das radiações ionizantes em

animais, a tomografia computadorizada, consiste em cortes tridimensionais de segmentos corporais exibidos sem sobreposição de estruturas características (KEALY, 2012).

Um equipamento de tomografia computadorizada (FIGURA 1) compreende as seguintes partes: *gantry*, portal ou pórtico (tubo de raio x e detectores em seu interior); mesa; central de processamento de dados (CPU); monitor e gerador (CUBAS, 2017).

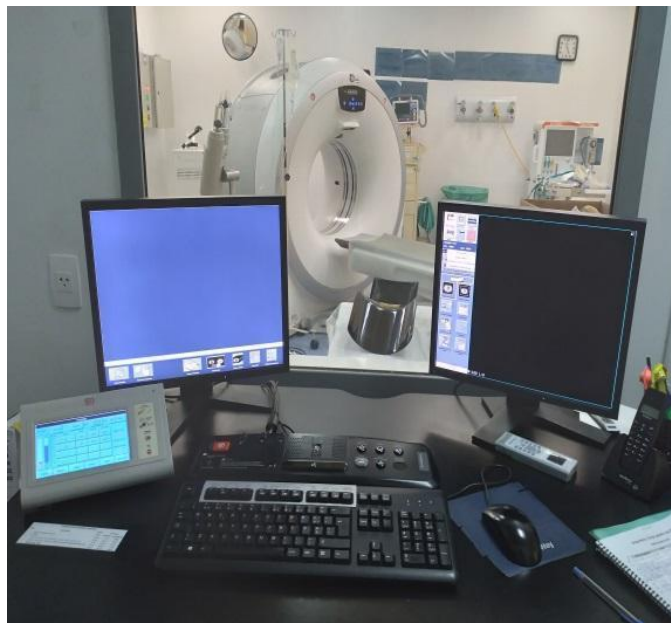


Figura 1. Aparelho tomografia computadorizada Hospital Universitário Professor Polydoro Ernani de São Thiago-HU/UFSC/EBSERH, Florianópolis /SC, utilizado no presente estudo.

Exames de tomografia computadorizada têm sido realizados também na medicina de animais selvagens para fins de diagnóstico e estudos morfológicos. Trata-se de um exame com alto detalhamento, curta duração e pouca invasividade (BORTOLINI et al., 2013).

Para Bushong (2010), o método da TC é considerado uma revolução, uma vez que não necessita de um receptor de imagem como filmes radiográficos. Através de um feixe de radiação X colimado, direcionado para o paciente, obtêm-se imagens oriundas da atenuação realizada pelo seu detector. Com a reconstrução computadorizada associada a equações matemáticas, cortes tomográficos e imagens em 3D são originadas. Desde a demonstração de Godfrey Hounsfield na década de 70, gerações de tomógrafos foram desenvolvidas. Tomógrafos de primeira geração tinham como característica a presença de um detector apenas, levando aproximadamente cinco minutos para produzir a imagem.

Já os scanners de segunda geração possuíam matriz curva de detectores num giro de 360° e um tempo menor de varredura, permitiam reconstruções multiplanares reformatadas. No entanto, a desvantagem era a digitalização prolongada, a produção de ruído nas imagens e

artefatos que influenciavam na qualidade destas. No desenvolvimento de aparelhos de terceira e quarta gerações, formas mais eficientes de aquisições de imagens, foram possíveis. Na terceira geração, o giro era de 360° ao redor do paciente, com o tubo formando um feixe de radiação X na forma de leque, com uma quantidade maior de detectores (OHLERTH; SCHARF, 2007).

Com o passar das décadas, o tempo de varredura e o número de detectores foram aperfeiçoados. No fim da década de 90, os tomógrafos chamados *multislices*, ou seja, multidetectores, proporcionaram uma capacidade de aquisição de mais cortes tomográficos, diminuindo o tempo de exposição em relação às gerações mais antigas (CUBAS, 2017; OHLERTH; SCHARF, 2007).

A obtenção de *endocasts* virtuais por meio de tomografia computadorizada em crânios de animais silvestres vem sendo realizada desde os anos 90 (CONROY et al., 1990). Na maioria dos estudos, realiza-se um escaneamento do neurocrânio com o objetivo de medir o volume total e/ou de regiões específicas do encéfalo, bem como de produzir *endocasts* virtuais tridimensionais a partir do contorno da cavidade craniana.

As experiências de socialização refletem características marcantes nos cérebros humanos. Entre as espécies animais, a teoria do cérebro social está baseada no comportamento que possuem em relação à pressão evolutiva no processo de seleção natural. Inicialmente aplicada aos primatas, demonstrou-se uma relação direta entre volume cerebral, mais precisamente na região do córtex frontal, e a complexidade de interações sociais (DUNBAR, 1998). Volumes encefálicos maiores associados às espécies gregárias estariam ligados ao controle motor e sistemas sensoriais mais desenvolvidos (PAVANATTO; KERBER; DIAS-DA-SILVA, 2019). Swanson et al. (2012) estabeleceram que o maior volume cerebral se correlaciona com um comportamento social mais complexo na ordem *Carnivora*.

Os *endocasts* virtuais costumam ser divididos em três segmentos para fins de análise: o cérebro rostral; o cérebro caudal; e o cerebelo-tronco encefálico. De uma forma resumida pode-se citar que o cérebro rostral (anterior) concentra o tecido neural relacionado ao desenvolvimento das complexas habilidades de interação social; o cérebro caudal (posterior) possui relação com diversas funções, dentre as quais, a precisão motora e tátil; e o cerebelo-tronco encefálico correlaciona-se com a postura, capacidade de equilíbrio e precisão de movimentos (SAKAI; ARZNOV, 2020). O bulbo olfatório pertence ao rinencéfalo e está diretamente associado ao sentido do olfato (HERMANSON et al., 2020) e supostamente mais

ampliado nas espécies mais dependentes desse sentido e com áreas de vida maior (GITTLEMAN, 1991; KAVOI; JAMEELA, 2011).

A comparação de volumes encefálicos regionais entre espécies filogeneticamente próximas, mas com comportamentos divergentes, pode revelar quais partes do encéfalo estão envolvidas na mediação de atitudes específicas (SAKAI; ARZNOV, 2020). Sakai et al. (2011) estudaram a correlação entre a forma e volume cerebral com a complexidade do comportamento social em hienídeos. Arsznov e Sakai (2013) concluíram que o córtex frontal era a área mais bem desenvolvida em procionídeos com maior complexidade de interações sociais, enquanto a parte mais caudal do cérebro estava mais desenvolvida naqueles com maior habilidade manual. Estes autores sugeriram que as especializações comportamentais são acompanhadas por uma maior expansão do tecido neural envolvido nas atividades mais elaboradas. Sakai et al. (2016) correlacionaram o tamanho relativo e o volume do encéfalo com hábitos de vida livre em 13 espécies de felídeos e concluíram, entre várias inferências, que as leoas têm um volume maior na parte frontal do cérebro, o que pode ter relação com a complexidade de interação social e aos comportamentos de predação cooperativa apresentados por esta espécie, que diverge dos demais felinos solitários e que caçam por emboscada.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

Comparar o volume proporcional do bulbo olfatório, cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo-tronco encefálico em relação ao volume encefálico total em espécimes de três carnívoros neotropicais da superfamília *Musteloidea* e que compartilham o mesmo bioma: *Conepatus chinga*, *Galictis cuja* e *Lontra longicaudis*.

3.2 Objetivos específicos

- Revelar a superfície e contorno dos encéfalos de espécimes de *C. chinga*, *G. cuja* e *L. longicaudis* a partir da confecção de *endocasts* virtuais.
- Determinar o volume total médio do encéfalo de *C. chinga*, *G. cuja* e *L. longicaudis*;
- Mensurar o volume das regiões identificadas como bulbo olfatório, cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo-tronco encefálico nas três espécies.
- Verificar se eventuais diferenças interespecíficas nos volumes proporcionais das regiões encefálicas podem ser explicadas com base nos hábitos comportamentais e habilidades motoras conhecidas para estas espécies.
- Comparar se os volumes das regiões diferem intraespecificamente entre os sexos.

4 METODOLOGIA

4.1 Caracterização da amostra

Para este estudo, utilizaram-se 17 crânios intactos e limpos, livres de matéria orgânica, de espécimes adultos das espécies *Conepatus chinga* (n = 6), *Galictis cuja* (n = 6) e *Lontra longicaudis* (n = 5), coletados mortos em rodovias do bioma Pampa, no estado do Rio Grande do Sul (Quadro 1). O presente estudo dispensou aprovação de protocolo na Comissão de Ética na Utilização de Animais (CEUA), pois não foram realizados procedimentos com vertebrados vivos. Os crânios, macerados por dermestídeos, estão disponíveis na coleção do Laboratório de Biologia de Aves e Mamíferos (LABIMAVE) da UNIPAMPA (*campus* São Gabriel).

Quadro 1. Caracterização da amostragem de crânios utilizados no presente estudo

N. Registro	Espécie	Sexo	Localidade de coleta*
MZPAMPA M 0266	<i>Conepatus chinga</i>	Fêmea	Cambará do Sul
MZPAMPA M 0401	<i>Conepatus chinga</i>	Fêmea	Vila Nova do Sul
MZPAMPA M 0741	<i>Conepatus chinga</i>	Fêmea	Santana do Livramento
MZPAMPA M 0236	<i>Conepatus chinga</i>	Macho	Cambará do Sul
MZPAMPA M 0574	<i>Conepatus chinga</i>	Macho	Vila Nova do Sul
MZPAMPA M 0750	<i>Conepatus chinga</i>	Macho	Santana do Livramento
MZPAMPA M 0004	<i>Galictis cuja</i>	Fêmea	Cahoeira do Sul
MZPAMPA M 0387	<i>Galictis cuja</i>	Fêmea	Vila Nova do Sul
MZPAMPA M 0542	<i>Galictis cuja</i>	Fêmea	Rosário do Sul
MZPAMPA M 0099	<i>Galictis cuja</i>	Macho	São Sepé
MZPAMPA M 0102	<i>Galictis cuja</i>	Macho	Rosário do Sul
MZPAMPA M 0758	<i>Galictis cuja</i>	Macho	Pantâno Grande
MZPAMPA M 0059	<i>Lontra longicaudis</i>	Fêmea	Butiá
MZPAMPA M 0314	<i>Lontra longicaudis</i>	Fêmea	Minas do Leão
MZPAMPA M 0095	<i>Lontra longicaudis</i>	Macho	Cachoeira do Sul
MZPAMPA M 0379	<i>Lontra longicaudis</i>	Macho	Cachoeira do Sul
MZPAMPA M 0391	<i>Lontra longicaudis</i>	Macho	Cachoeira do Sul

* Cidades do estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

4.2 Obtenção do *endocast* inteiro

Inicialmente, fora realizada a digitalização dos crânios por tomografia computadorizada no aparelho marca GE®, pertencente ao Serviço de Radiodiagnóstico por imagem do Hospital Universitário Professor Polydoro Ernani de São Thiago-HU/UFSC/EBSERH, Florianópolis, Santa Catarina, conforme autorização da

Gerência de Ensino e Pesquisa do HU/UFSC, sob protocolo de número 094. As imagens foram obtidas em cortes nos planos mediano, transversal e horizontal com os seguintes parâmetros: retroprojeção em algoritmo de osso, nivelamento de janela, eliminação de ruídos, filtro de osso amplitude (200 e 1000 UH), tensão 120 KV, corrente de 100 mA, com cortes de 0,5mm. O posicionamento dos crânios se deu com a base do crânio em contato com a mesa e a linha média coincidindo com o plano mediano do crânio. A orientação da varredura foi no sentido rostro-caudal e aproximadamente 500 cortes foram adquiridos por amostra. Os arquivos de imagens foram salvos em CD-Rom em formato DICOM® (*Digital Imaging and Communications in Medicine*) e lidos em software Brivo CT® 385.

Após a aquisição das imagens por tomografia computadorizada, os arquivos foram processados no software Avizo® Standard Edition para a produção dos *endocasts* virtuais inteiros e segmentados (Figura 2). Os referenciais anatômicos para a confecção do *endocast* inteiro compreenderam o espaço da cavidade craniana desde a lâmina cribiforme até o forame magno.

Inicialmente os cortes eram selecionados no *software* com visualização nos três planos e todos os elementos foram removidos, restando apenas a coluna de ar situada na cavidade craniana de cada amostra. Com ferramenta específica, em cada corte realizou-se a seleção da cavidade craniana, até formar-se o esboço virtual. Por conseguinte, realizou-se a ação “*generate surface*”, salvando no formato STL binary Little Endian (*.stl) e originando o *endocast* virtual inteiro.

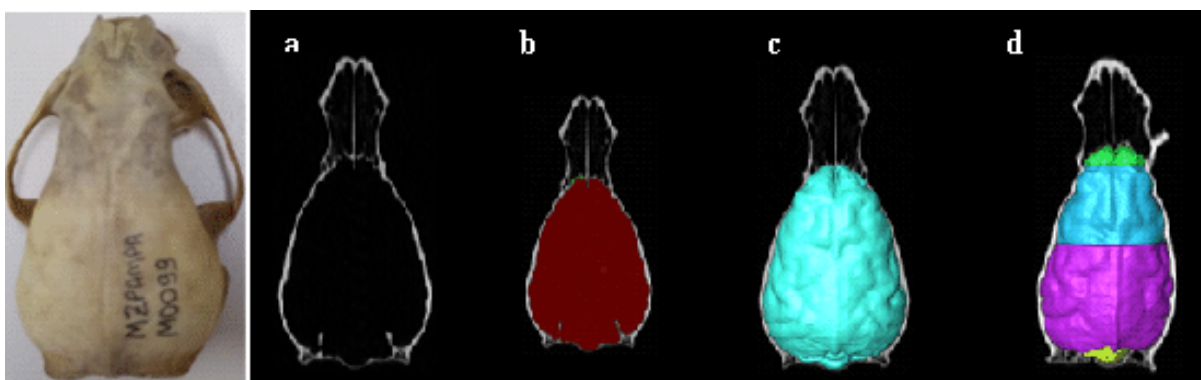


Figura 2. Etapas para a confecção de *endocast*. Vista dorsal do crânio de espécime macho, adulto de *Galictis cuja*. Corte tomográfico do crânio, em plano horizontal, obtido em tomógrafo *multislice* (a); seleção e preenchimento da coluna de ar na cavidade craniana (b); cavidade craniana preenchida pelo *endocast* do encéfalo (c); cavidade craniana preenchida pelo encéfalo segmentado em quatro partes (d): bulbo olfatório (verde claro); cérebro rostral (azul claro); cérebro caudal (roxo) e cerebelo-tronco encefálico (amarelo).

4.3 *Endocasts* segmentados

Com o *endocast* inteiro obtido de cada amostra, o software Avizo® permite segmentá-lo com auxílio da ferramenta *Draw Limit Line* e a utilização das imagens no formato DICOM®. Corte a corte os limites anatômicos foram selecionados manualmente e a coluna de ar preenchida. Optou-se por segmentar os *endocasts* encefálicos em quatro regiões estabelecidas: bulbo olfatório (1), cérebro rostral (2), cérebro caudal (3) e cerebelo-tronco encefálico (4).

O reconhecimento dos sulcos na superfície cerebral foi necessário para segmentar os *endocasts* nas regiões de interesse funcional. Por exemplo, a identificação do sulco cruzado, presente na maioria das espécies da ordem *Carnivora*, foi necessária como referencial (RADINSKY, 1975). A região rostral ao sulco cruzado e caudal ao bulbo olfatório corresponde ao segmento denominado “cérebro rostral” no presente trabalho, o qual contém o córtex frontal, o córtex motor rostral e estruturas subcorticais, conforme descrito em espécies de carnívoros domésticos (GORSKA, 1974; NIEUOLLON; RISPAL-PADEL, 1976; MCLAUGHLIN et al., 1998) e silvestres (HARDIN et al., 1968; SAKAI et al., 2011; ARSZNOV; SAKAI, 2012).

Por conseguinte, o segmento denominado “cérebro caudal”, delimitado caudalmente ao sulco cruzado e rostralmente à fissura transversa, contém o diencéfalo, hipocampo, mesencéfalo e o córtex somatossensorial (ARSZNOV; SAKAI, 2020). A fissura transversa foi necessária para delimitar rostralmente o segmento “cerebelo-tronco encefálico”. Este segmento contém, além do cerebelo, a medula oblonga e a ponte. Embora anatomicamente o mesencéfalo pertença ao tronco encefálico, na segmentação do presente trabalho o mesmo ficou associado ao segmento do cérebro caudal em razão da falta de referencial ósseo para delimitá-lo dorsalmente com precisão.

Assim, o bulbo olfatório teve como limite rostral a placa cribiforme do osso etmoidal e como limite caudal a extremidade rostral do cérebro rostral (Figura 3). A região do cérebro rostral foi compreendida entre o limite caudal do bulbo olfatório e o corte transversal ao nível do sulco cruzado. O segmento cerebelo-tronco encefálico fora delimitado rostralmente pelo corte transversal ao nível da fissura transversa, a partir do tentório ósseo do cerebelo, e caudalmente pelo forame magno. Por fim, utilizaram-se os limites obtidos rostralmente ao nível do sulco cruzado e caudalmente ao nível da fissura transversa para a seleção do

segmento correspondente ao cérebro posterior. Após a seleção corte-à-corte das imagens em formato DICOM, o arquivo foi salvo no formato STL Binary Little Endian (*.stl).

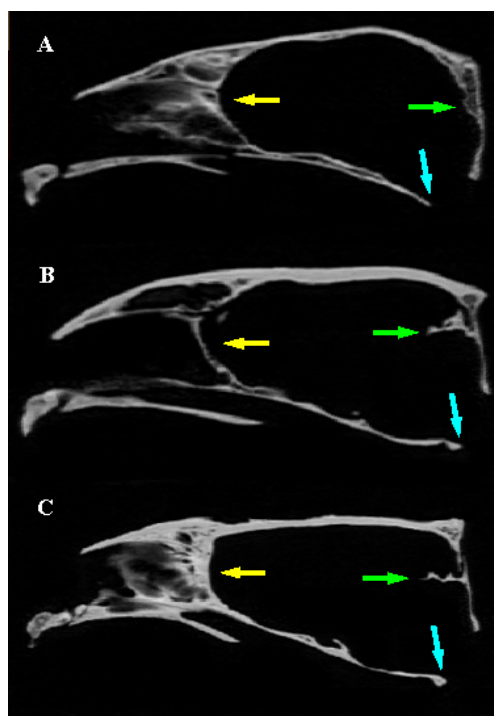


Figura 3. Referenciais anatômicos ósseos para a seleção do bulbo olfatório, cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo-tronco encefálico de espécimes adultos de *Conepatus chinga* (A), *Galictis cuja* (B) e *Lontra longicaudis* (C). Placa cribiforme (seta amarela); tentório ósseo do cerebelo (seta verde) e limite ventral do forame magno (seta azul claro).

Após a obtenção dos *endocasts* inteiros e segmentados, o mesmo software foi usado para a volumetria das quatro regiões encefálicas e do encéfalo inteiro. Os resultados foram expressos em mm³ e calculadas as médias e desvios padrões dos volumes por espécie e separados por sexo. Em seguida, foram estabelecidos índices percentuais entre o volume de cada uma das quatro regiões em relação ao volume encefálico total por espécime, com o objetivo determinar a proporção que cada região ocupa no encéfalo. Esses índices foram comparados intraespecificamente, separados por sexo, com a finalidade de verificar a ocorrência de dimorfismo sexual nas proporções volumétricas das quatro regiões encefálicas com o teste t de Student. Os índices foram comparados interespecificamente por meio da análise de variância unidirecional (one-way ANOVA), complementada pelo teste de Tukey. Em ambos os testes, foi considerada uma diferença significativa entre os valores quando $p < 0,05$. A análise estatística foi realizada com o software BioEstat 5.3[®].

5 RESULTADOS

Os *endocasts* virtuais permitiram o reconhecimento macroscópico da superfície encefálica incluindo as circunvoluções cerebrais. A complexidade de girificação visualizada nos *endocasts* foi comparativamente maior em *L. longicaudis*, intermediária em *G. cuja* e mais simples em *C. chinga* (Figuras 4 e 5). Quanto ao formato, o cérebro da *L. longicaudis* apresentou-se piriforme, com o terço rostral mais afilado e o terço caudal mais largo, encobrindo dorsalmente a maior parte do vérmis e hemisférios cerebelares. Os cérebros de *G. cuja* e *C. chinga* possuíam contorno ovalado/elíptico.

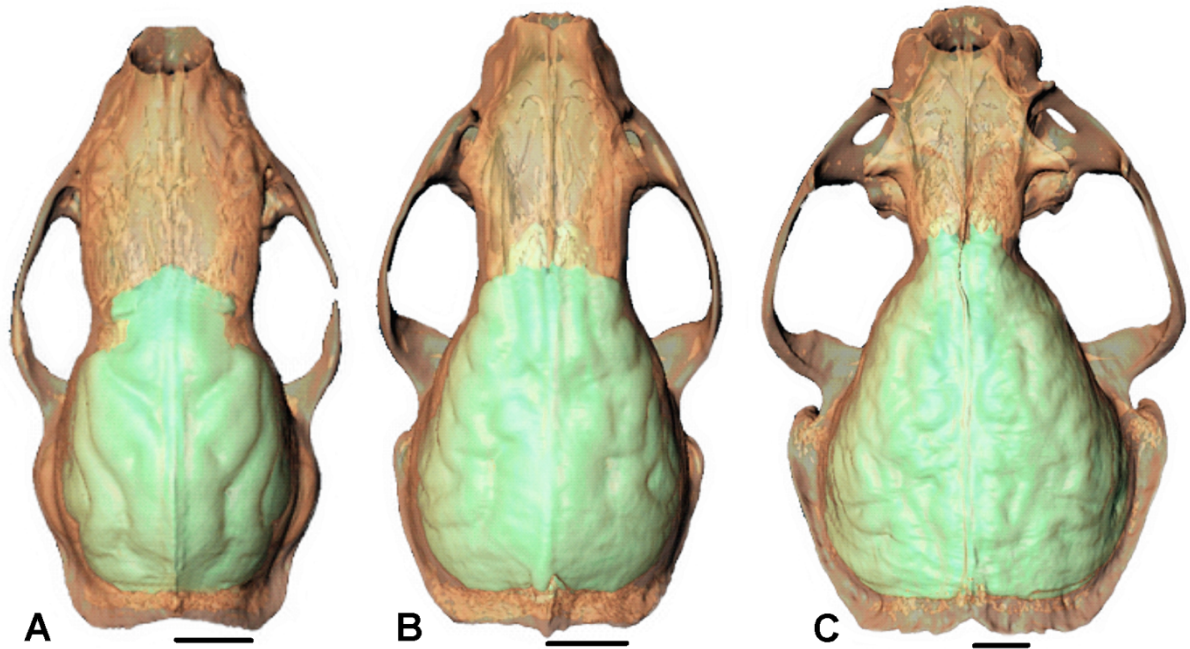


Figura 4. Vista dorsal da reconstrução tridimensional a partir de tomografia computadorizada dos crânios e encéfalos (*endocasts* virtuais) de espécimes adultos de *Conepatus chinga* (A), *Galictis cuja* (B) e *Lontra longicaudis* (C). Barra = 10 mm

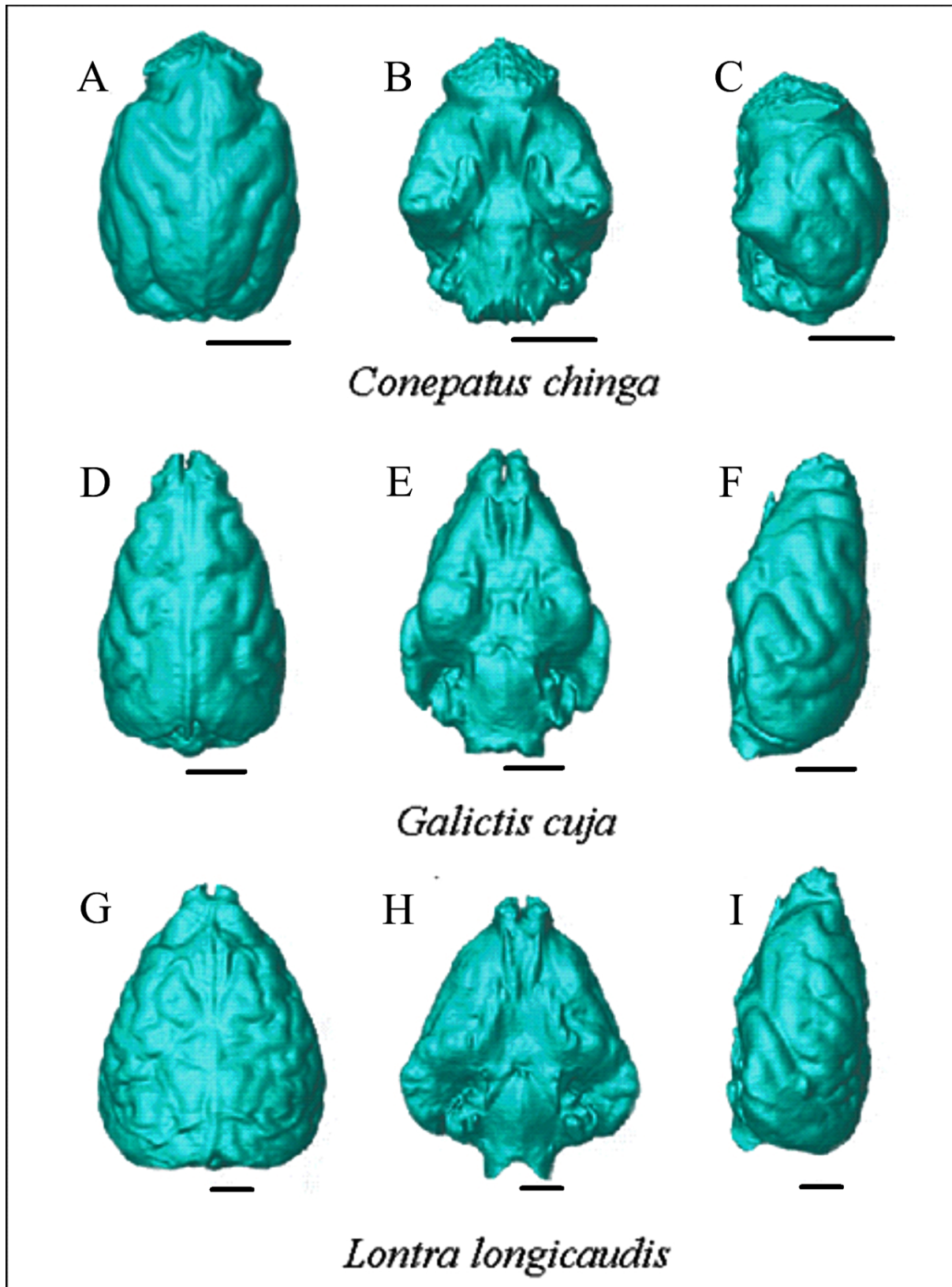


Figura 5. *Endocasts* virtuais de encéfalos de *Conepatus chinga* em vistas dorsal (A), ventral (B) e lateral esquerda (C); de *Galictis cuja* em vistas dorsal (D), ventral (E) e lateral esquerda (F); e de *Lontra longicaudis* em vistas dorsal (G), ventral (H) e lateral esquerda (I). Barra = 10 mm

Os *endocasts* virtuais foram segmentados em quatro regiões: bulbo olfatório, cérebro rostral, cérebro caudal e cerebelo-tronco encefálico (Figuras 6 e 7). A partir da segmentação foi possível estimar a tanto a volumetria total quanto segmentada dos encéfalos nas três espécies: *Conepatus chinga* (Tabela 1), *Galictis cuja* (Tabela 2) e *Lontra longicaudis* (Tabela 3).

Tabela 1. Média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes absolutos (mm^3) e percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo-tronco encefálico (CB+TE) e do encéfalo (ENC), obtidos a partir dos *endocasts* de *Conepatus chinga*, separados por sexo. Os valores de p foram obtidos na comparação entre os sexos utilizando test t de *Student*.

	Total (n=6)	Machos (n=3)	Fêmeas (n=3)	p
BO (mm^3)	686,46 $\pm$ 151,40	757,83 $\pm$ 191,44	615,10 $\pm$ 73,33	0,29
CR (mm^3)	4330,40 $\pm$ 564,95	4451,61 $\pm$ 239,78	4209,19 $\pm$ 834,48	0,65
CC (mm^3)	7956,78 $\pm$ 1293,12	7337,12 $\pm$ 1307,50	8576,43 $\pm$ 1148,43	0,28
CB+TE (mm^3)	2363,33 $\pm$ 142,60	2367,67 $\pm$ 216,70	2358,99 $\pm$ 61,81	0,95
ENC (mm^3)	15336,97 $\pm$ 1450,83	14914,23 $\pm$ 1412,62	15759,72 $\pm$ 1652,48	0,54
%BO	4,5 $\pm$ 1,0	5,05 $\pm$ 1,02	3,96 $\pm$ 0,85	0,23
%CR	28,4 $\pm$ 3,9	30,12 $\pm$ 4,35	26,58 $\pm$ 3,05	0,31
%CC	51,7 $\pm$ 4,5	48,95 $\pm$ 4,33	54,35 $\pm$ 3,20	0,16
%CB+TE	15,5 $\pm$ 1,4	15,88 $\pm$ 0,36	15,11 $\pm$ 2,07	0,56

Tabela 2. Média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes absolutos (mm^3) e percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo-tronco encefálico (CB+TE) e do encéfalo (ENC), obtidos a partir dos *endocasts* de *Galictis cuja*, separados por sexo. Os valores de p foram obtidos na comparação das médias entre os sexos ao test t de *Student*.

	Total (n=6)	Machos (n=3)	Fêmeas (n=3)	p
BO (mm^3)	331,01 $\pm$ 82,14	388,83 $\pm$ 69,65	273,33 $\pm$ 44,81	0,07
CR (mm^3)	5142,22 $\pm$ 774,71	5776,55 $\pm$ 533,49	4507,89 $\pm$ 93,32	0,02*
CC (mm^3)	9067,12 $\pm$ 1773,03	10303,57 $\pm$ 1686,94	7830,67 $\pm$ 653,33	0,08
CB+TE (mm^3)	3078,72 $\pm$ 555,32	3458,11 $\pm$ 106,86	2699,32 $\pm$ 572,47	0,09
ENC (mm^3)	17619,14 $\pm$ 2935,67	19927,06 $\pm$ 2240,56	15311,21 $\pm$ 738,70	0,03*
%BO	1,9 $\pm$ 0,3	1,8 $\pm$ 0,2	1,8 $\pm$ 0,3	0,49
%CR	29,3 $\pm$ 0,8	29,0 $\pm$ 0,8	29,5 $\pm$ 0,9	0,57
%CC	51,3 $\pm$ 3,0	51,5 $\pm$ 2,8	51,2 $\pm$ 3,8	0,89
%CB+TE	17,5 $\pm$ 2,5	17,5 $\pm$ 1,9	17,6 $\pm$ 3,4	0,97

*diferença significativa na comparação entre as médias de machos e fêmeas ao teste t de *Student* ($p < 0.05$).

Tabela 3. Média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes absolutos (mm^3) e percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo-tronco encefálico (CB+TE) e do encéfalo (ENC), obtidos a partir dos *endocasts* de *Lontra longicaudis*, separados por sexo. Os valores de p foram obtidos na comparação das médias entre sexos ao test t de *Student*.

	Total (n=5)	Machos (n=3)	Fêmeas (n=2)	p
BO (mm^3)	474,63 $\pm$ 100,01	447,67 $\pm$ 107,89	515,05 $\pm$ 106,23	0,54
CR (mm^3)	14748,56 $\pm$ 2356,48	14736,10 $\pm$ 506,28	14767,25 $\pm$ 4658,07	0,99
CC (mm^3)	33541,16 $\pm$ 2787,84	34982,67 $\pm$ 2362,75	31378,90 $\pm$ 2082,99	0,18
CB+TE (mm^3)	10851,76 $\pm$ 609,02	11055,80 $\pm$ 736,75	10545,70 $\pm$ 292,88	0,43
ENC (mm^3)	59616,10 $\pm$ 2774,28	61222,24 $\pm$ 1693,30	57206,90 $\pm$ 2388,41	0,11
%BO	0,8 $\pm$ 0,2	0,7 $\pm$ 0,2	0,9 $\pm$ 0,2	0,38
%CR	24,7 $\pm$ 3,7	24,08 $\pm$ 1,0	25,67 $\pm$ 7,1	0,81
%CC	56,3 $\pm$ 3,6	57,11 $\pm$ 2,6	54,98 $\pm$ 5,9	0,60
%CB+TE	18,2 $\pm$ 1,2	18,08 $\pm$ 1,5	18,46 $\pm$ 1,3	0,78

Na três espécies, a região mais volumosa foi o cérebro caudal, seguido pelo cérebro rostral, cerebelo-tronco encefálico e bulbo olfatório. Em valores absolutos, o encéfalo de *Lontra longicaudis* (59,6 cm^3) foi aproximadamente 3,5 vezes mais volumoso que os de *Galictis cuja* (17,6 cm^3) e *Conepatus chinga* (15,3 cm^3).

Na comparação dos volumes percentuais das quatro regiões entre as três espécies (Tabela 4), apenas o bulbo olfatório diferiu significativamente ($p < 0,05$), sendo proporcionalmente mais volumoso em *Conepatus chinga* (4,5%) e menos volumoso em *Lontra longicaudis* (0,8%). Nas três espécies, a média do volume do cérebro rostral variou entre 24 a 29%; do cérebro caudal entre 51 a 56%; e do cerebelo/tronco encefálico entre 15 a 18% do encéfalo (Figuras 8 e 9).

Tabela 4. Comparação entre a média aritmética $\pm$ desvio padrão dos volumes percentuais do bulbo olfatório (BO), cérebro rostral (CR), cérebro caudal (CC), cerebelo/ tronco encefálico (CB+TE) entre *Conepatus chinga*, *Galictis cuja* e *Lontra longicaudis*.

	<i>C. chinga</i> (n=6)	<i>G. cuja</i> (n=6)	<i>L. longicaudis</i> (n=5)
%BO	4,5 $\pm$ 1,0 ^a	1,9 $\pm$ 0,3 ^b	0,8 $\pm$ 0,2 ^c
%CR	28,4 $\pm$ 3,9 ^a	29,3 $\pm$ 0,8 ^a	24,7 $\pm$ 3,7 ^a
%CC	51,7 $\pm$ 4,5 ^a	51,3 $\pm$ 3,0 ^a	56,3 $\pm$ 3,6 ^a
%CB+TE	15,5 $\pm$ 1,4 ^a	17,5 $\pm$ 2,5 ^a	18,2 $\pm$ 1,2 ^a

Letras diferentes na mesma linha indicam diferença significativa ao nível de $p < 0.05$ na análise de variância (ANOVA-unidirecional).

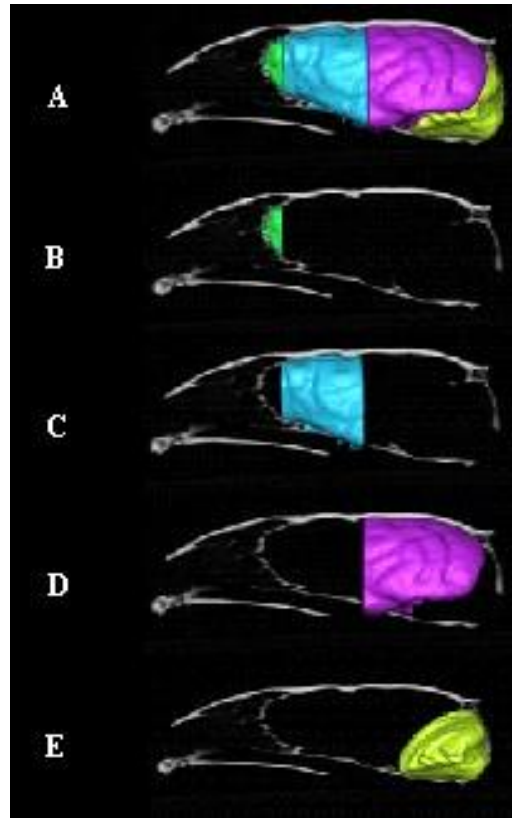


Figura 6. Corte tomográfico no plano mediano com a cavidade craniana preenchida pelo endocast encefálico virtual segmentado de espécime adulto de *Galictis cuja* (A); endocast do bulbo olfatório (B); endocast do cérebro rostral (C); endocast do cérebro caudal (D); endocast do cerebelo-tronco encefálico (E).

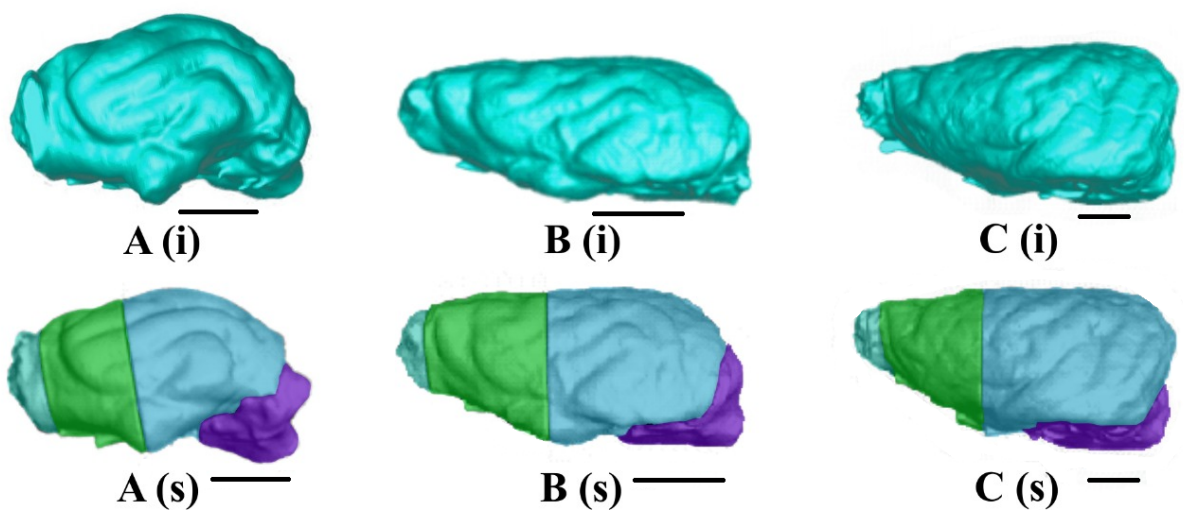


Figura 7. Endocasts virtuais do encéfalo inteiro (i) e segmentado (s) de *Conepatus chinga* (A), *Galictis cuja* (B) e *Lontra longicaudis* (C). Barra = 10 mm

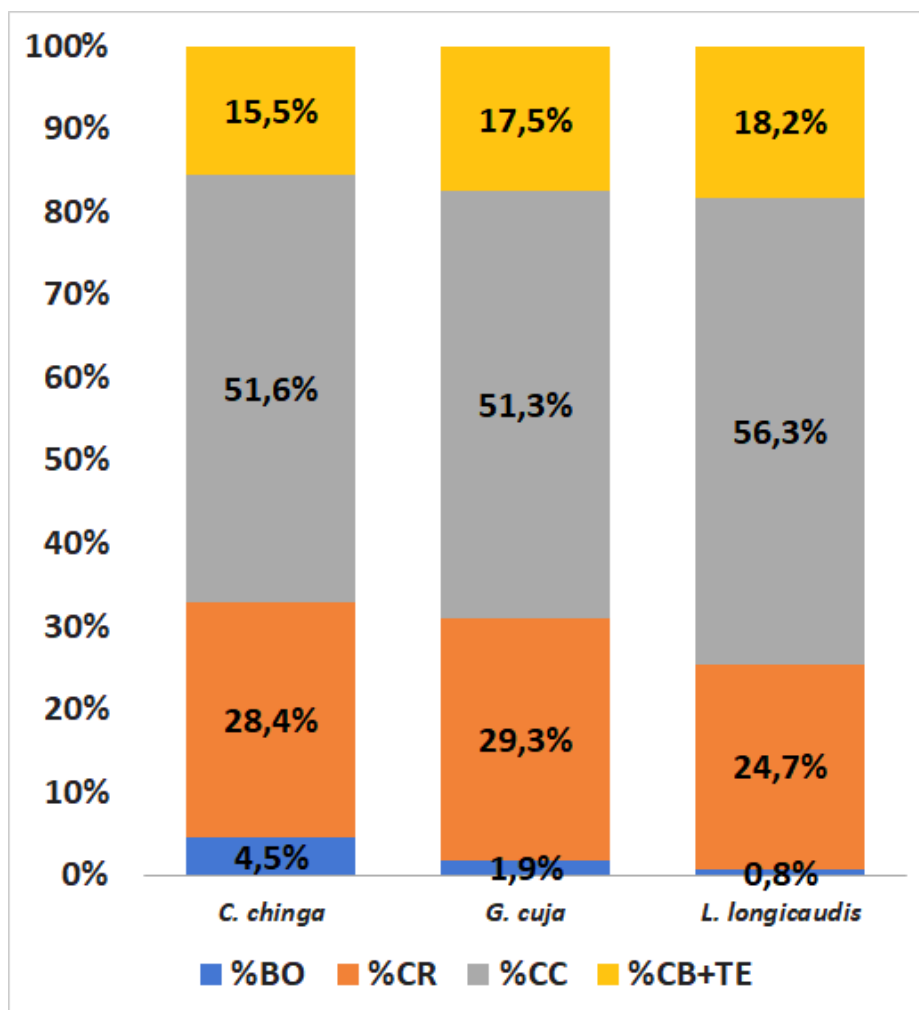


Figura 8. Representação gráfica em colunas demonstrando o volume percentual do bulbo olfatório (%BO) (azul), cérebro rostral (%CR) (laranja), cérebro caudal (%CC) (cinza) e cerebelo/tronco encefálico (%CB+TE) (amarelo) em *Conepatus chinga*, *Galictis cuja* e *Lontra longicaudis*.

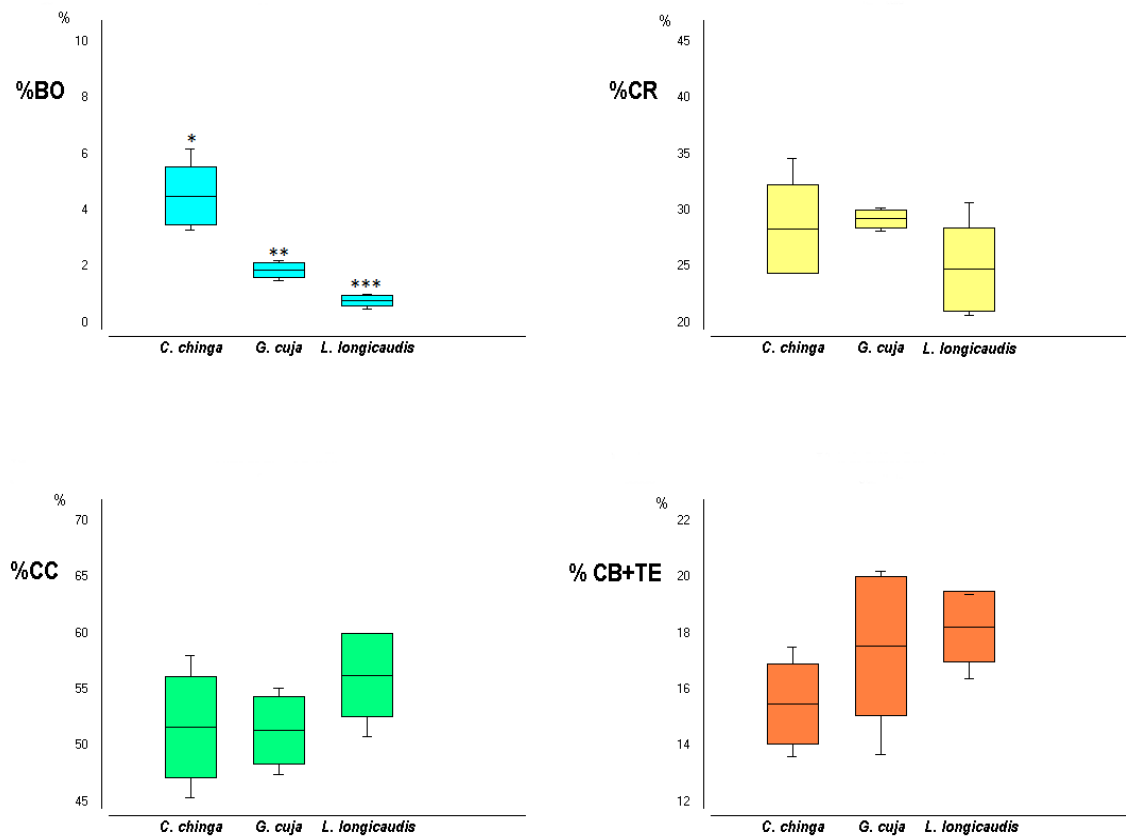


Figura 9. Representação gráfica do tipo “box-plot” evidenciando a média aritmética e desvio padrão dos volumes percentuais do bulbo olfatório (%BO), cérebro rostral (%CR), cérebro caudal (%CC) e cerebelo/tronco encefálico (%CB+TE) comparativamente entre *Conepatus chinga*, *Galictis cuja* e *Lontra longicaudis*. Número diferente de asteriscos (*) nas colunas representa diferença significativa no teste de análise de variância unidirecional complementado por Tukey ($p < 0,05$).

6 DISCUSSÃO

6.1 Giros cerebrais e contorno encefálico

Um dos traços anatômicos macroscópicos mais notáveis e intrigantes nos hemisférios cerebrais de mamíferos são a diversidade e complexidade dos arranjos dos sulcos e giros (WELKER, 1990). Portanto, a primeira característica apreciada após a confecção dos *endocasts* virtuais foi uma nítida diferença no padrão de giros cerebrais entre as três espécies. Embora a identificação e nomenclatura individual dos sulcos e giros fujam do escopo do presente trabalho, notavelmente o cérebro de *L. longicaudis* apresentou uma girificação mais complexa, enquanto em *G. cuja* foi intermediária e em *C. chinga* mais simplificada. As girificações são uma vantagem evolutiva importante, permitindo ao cérebro ser mais compacto e eficiente (LYRAS et al., 2016). Ainda que o significado não esteja completamente elucidado, foi demonstrado que o grau de dobras corticais varia em função da área e da espessura do córtex (MOTA; HERCULANO-HOUZEL, 2015).

Em um levantamento realizado com 64 espécies da ordem *Carnivora*, constatou-se que carnívoros aquáticos e semiaquáticos têm os maiores graus de dobras corticais em comparação às espécies terrestres (LYRAS et al., 2016). O grau de girificação varia entre famílias, sendo mais ou menos semelhante entre felídeos, canídeos e mustelídeos e menos desenvolvido em viverrídeos. Entre os mustelídeos, as lontras apresentaram o maior grau de girificação (LYRAS et al., 2003), o que está de acordo com o evidenciado no presente estudo. O córtex cerebral das lontras tem uma área somatossensorial mais desenvolvida, o que está associado a uma maior superfície para os giros mais compridos especialmente no segmento caudal (RADINSKY, 1968). Essa relação entre maior girificação e ambiente aquático parece se expressar também na diferença entre *G. cuja*, espécie que tem predileção por áreas mais próximas da água (PINE et al., 1979; MARES, 1989) em comparação ao *C. chinga*, essencialmente terrestre (KASPER et al., 2012). Além disso, os mefitídeos apresentaram média de girificação inferior aos mustelídeos (LYRAS, et al., 2016).

6.2 Mensurações dos volumes absolutos (mm³)

Na comparação entre os volumes encefálicos totais, em *L. longicaudis* o encéfalo revelou-se cerca de 3,5 vezes mais volumoso em relação às outras duas espécies, o que é compatível com o maior porte corporal. Um espécime adulto de *L. longicaudis* tem massa

entre 5 a 14 kg, enquanto *C. chinga* e *G. cuja* têm entre 1 a 3 kg (CHEIDA et al., 2011). Em *G. cuja*, os indivíduos do sexo masculino apresentaram médias de volume encefálico e do cérebro rostral significativamente superiores às das fêmeas. Da mesma forma, esta diferença também pode ser explicada pelo fato de os machos de *G. cuja* serem maiores que as fêmeas (MIGLIORINI et al., 2021). Contudo, em *L. longicaudis* e *C. chinga* os machos também têm porte maior (PARERA, 1996; KASPER et al., 2009), mas isso não refletiu em diferença no volume encefálico. Uma amostragem maior seria necessária para documentar variações nas dimensões encefálicas entre os sexos.

O volume total de um encéfalo de um espécime adulto de *G. cuja* com massa de 1,19 Kg foi descrito como 17,94 cm³ (THIDE, 1973), valor muito próximo ao encontrado na média dos seis espécimes do presente estudo (17,62 cm³), o que reforça a validade das mensurações a partir dos *endocasts* virtuais.

6.3 Mensurações dos volumes segmentados

A divisão das regiões encefálicas dos carnívoros adotada neste estudo é uma adaptação do método proposto por SAKAI et al. (2011). Como modificações, optou-se por mensurar o volume do bulbo olfatório como região separada e também priorizar o uso de termos de direção em conformidade com a Nomina Anatômica Veterinária (2017). Assim, escolheu-se a nomenclatura de cérebro rostral e caudal, em vez de cérebro anterior e posterior, respectivamente. Na comparação entre as médias dos volumes percentuais das regiões entre as três espécies, o bulbo olfatório foi o único que se revelou significativamente diferente. Na média, o bulbo olfatório foi proporcionalmente mais volumoso em *C. chinga*, seguido por *G. cuja* e menos desenvolvido em *L. longicaudis*. Quando verificadas variáveis ecológicas, apenas a zona de vida e a área de vida apresentaram relação com as dimensões do bulbo olfatório (GITTLEMAN, 1991). Os carnívoros que vivem em zonas aquáticas, como as lontras, têm bulbos olfatórios menores que espécies de outras zonas (GITTLEMAN, 1991).

Carnívoros que habitam áreas mais amplas possuem bulbos olfatórios proporcionalmente maiores (GITTLEMAN, 1991). Neste caso, o olfato poderia ser mais desenvolvido em razão da necessidade de o animal se orientar em uma área de vida maior por meio das marcações odoríferas durante o forrageamento (BENHAMOU, 1989). Além disso, KASPER (2011) descreve que a dieta de *C. chinga* é baseada em insetos, sobretudo larvas de insetos, além de pequenos vertebrados. Esta constatação, pode explicar a necessidade de seu olfato ser apurado uma vez que cava o solo à procura desses insetos. Já *G. cuja* teria um bulbo

olfatório mais desenvolvido que a *L. longicaudis* em virtude de hábitos menos aquáticos. Apesar de *L. longicaudis* utilizar marcações odoríferas como mecanismo de comunicação tanto para ações de defesa quanto para coordenação de atividade sexual (LEUCHTENBERGER; KASPER; JUNIOR, 2012), apresentou bulbo olfatório menor em virtude de uma comunicação sensorial olfativa supostamente pouco relevante em ambientes aquáticos (MACDONALD, 1985; GORMAN; TROWBRIDGE, 1989). Outras variáveis como a proximidade filogenética ao nível de gênero e família e o formato da região facial também podem interferir na expressão do tamanho do bulbo olfatório (GITTLEMAN, 1991). De fato, o *C. chinga* possui um esplancocrânio (face) proporcionalmente mais alongado, enquanto *L. longicaudis* dispõe de um neurocrânio mais desenvolvido. Ainda que essa discrepância nos volumes dos bulbos olfatórios encontre explicação funcional plausível, deve-se ter cautela na interpretação destes dados, visto que a seleção manual de uma região muito pequena é mais sensível a eventuais distorções.

A região do cérebro rostral mostrou-se mais desenvolvida em espécies de carnívoros que possuem comportamento gregário, como em hienídeos (SAKAI et al., 2011) e procionídeos (ARSZNOV; SAKAI, 2013), o que reforça a hipótese do cérebro social (DUNBAR, 1998). Em cães, o córtex frontal parece atuar na inibição de alguns comportamentos (BRUTKOWSKI, 1965), incluindo o controle de atitudes instintivas durante o difícil processo de estabelecimento de hierarquia (SAKAI; ARSZNOV, 2020). Felídeos são espécies usualmente solitárias, porém os leões são excepcionalmente gregários (PACKER et al., 2001). As fêmeas de *Panthera leo* apresentaram o cérebro rostral proporcionalmente mais desenvolvido que os machos, possivelmente por demandarem maior controle inibitório para um comportamento social apropriado diante de um macho dominante agressivo (ARSZNOV; SAKAI, 2012).

As três espécies analisadas no presente estudo têm um comportamento predominantemente solitário, o que pode explicar a semelhança no volume percentual do cérebro rostral (entre 24 a 29% do volume encefálico). *C. chinga* é uma espécie predominantemente solitária, com os machos e fêmeas se unindo apenas no período reprodutivo e permanecendo isolado em todas as demais épocas do ano em seu próprio território (DONADIO et al., 2001; CHEIDA et al., 2011). *G. cuja* também tende a ser solitário, embora eventualmente seja encontrado em pequenos grupos (MANN, 1945; MARES et al., 1989; CHEIDA et al., 2011) e o casal costuma pregar junto com os filhotes até que os mesmos se tornem independentes (OLIVER, 1946). *L. longicaudis* tem um comportamento frequentemente solitário (DUPLAIX, 1978; CARRASCO et al., 2020), sendo que o macho

interage com a fêmea durante um único dia na época do acasalamento (LARIVIÉRE, 1999). Ainda que não tenha ocorrido diferença significativa, a média do volume percentual do cérebro rostral em *G. cuja*, espécie aparentemente menos solitária entre as três, foi ligeiramente maior que as demais. A inclusão da análise volumétrica regional do encéfalo de outras espécies de mustelídeos neotropicais, preferencialmente daquelas com comportamento altamente social, como a *Pteronura brasiliensis*, auxiliará a testar a hipótese do cérebro social nesta família.

A mensuração do volume da região encefálica denominada cérebro rostral baseada no sulco cruzado como referencial anatômico, é uma tentativa indireta de estimar o volume do córtex frontal em carnívoros. Todavia, neste método o discernimento de características morfofuncionais importantes, como a relação entre substância cinzenta e branca e estruturas subcorticais, acaba desconsiderado (SAKAI; ARSZNOV, 2020). O córtex frontal possui uma parte associada a regulação das emoções, mediação de respostas e controle de reações instintivas em primatas (FUSTER, 2015) e, possivelmente, também em carnívoros, conforme estudos por lesões dessa região em carnívoros domésticos (DABROWSKA, 1971; WARREN et al., 1972). Contudo, analisar o córtex frontal considerando que esteja relacionado somente ao comportamento social é uma extrapolação certamente simplista. Ao considerar que espécies reconhecidamente solitárias pertencentes às famílias *Mustelidae* e *Ursidae* têm encéfalos grandes e com córtex frontais bem desenvolvidos, pode-se especular que o papel funcional desta região cerebral seja bem mais amplo (SAKAI; ARSZNOV, 2020).

A região do cérebro caudal está associada a experiências somatossensoriais bem abrangentes pois inclui, além do terço médio caudal do telécefalo (cérebro), o diencéfalo (com as regiões talâmicas), o mesencéfalo e os gânglios da base (HERMANSON et al., 2020). No caso específico das lontras as projeções somáticas e sensoriais da cabeça e membros torácicos estão concentradas no córtex cerebral, caudalmente ao sulco cruzado (RADINSKY, 1968), ou seja, sediado na região do cérebro caudal. O ambiente aquático reduz a efetividade da visão e olfato, de forma que isto parece ser compensado pelo maior número de receptores sensoriais nos pelos táteis da cabeça e mãos dessas espécies (POCOCK, 1921). Em *P. lotor* existe uma expansão cortical caudal ao sulco cruzado que recebe fibras aferentes cutâneas primariamente da superfície palmar (WELKER; SEIDENSTEIN, 1959). Tal expansão decorre da exploração tátil excepcional do ambiente realizada por esta espécie, o que determinou um cérebro caudal mais desenvolvido em *P. lotor* do que em outros procionídeos (ARSZNOV; SAKAI, 2013). Talvez por estas razões, *L. longicaudis* apresentou a região cerebral caudal proporcionalmente maior (56%), embora não significativamente, em comparação a *C. chinga*

e *G. cuja* (51%, ambos). Isso está de acordo com o comportamento de forrageio das lontras que utilizam os membros torácicos para localizar, desentocar e capturar presas, assim como as vibrissas da face, que comumente são importantes para mamíferos semiaquáticos.

A região definida como cerebelo-tronco encefálico exclui as partes mais rostrais do tronco, restringindo-se praticamente ao cerebelo e à ponte e medula oblonga (tronco). Ao cerebelo podem ser atribuídas uma série de funções relacionadas ao equilíbrio, tais como regulação do tônus muscular para a coordenação postural e dos reflexos vestibulares, além da visão, precisão dos movimentos para predação ou desviar de obstáculos (HERMANSON et al., 2020) até algumas funções cognitivas (SALMAN, 2010). Entre as várias estruturas do tronco encefálico, encontram-se os núcleos da maioria dos nervos cranianos, com funções sensoriais e motoras da cabeça, bem como circuito de núcleos da formação reticular, responsável pela regulação dos estados de vigília e sono (HERMANSON et al., 2020). Assim, espera-se que esta região seja mais desenvolvida em espécies com hábitos arborícolas, que demandam maior equilíbrio, coordenação motora e movimentos precisos.

Entre os procionídeos, o cerebelo-tronco encefálico mostrou-se destacado no caso do *Potos flavus* (ARSZNOV; SAKAI, 2013), espécie extremamente adaptada para se equilibrar nas árvores enquanto manipula alimentos (MCCLEARN, 1985). Visto que as três espécies analisadas no presente não possuem hábitos arborícolas nem locomoção que exija equilíbrio e coordenação motora avantajadas, o segmento cerebelo/tronco encefálico não diferiu significativamente entre estas. Ainda assim, os mustelídeos (*L. longicaudis* e *G. cuja*) que manipulam o alimento com mais destreza que *C. chinga*, apresentaram esta região levemente mais volumosa.

Estudos prévios revelaram diferenças intraespecíficas em regiões encefálicas em carnívoros. Por exemplo, o cérebro rostral foi mais desenvolvido em fêmeas de *Panthera leo* (ARSZNOV; SAKAI, 2012) e *Nasua nasua* (ARSZNOV; SAKAI, 2013) e em machos de *C. crocuta* (ARSZNOV et al., 2010) para resolver demandas cognitivas relacionadas à complexidade social. O cérebro caudal foi mais volumoso em fêmeas de *C. crocuta* (ARSZNOV et al., 2010) e machos de *P. leo* (ARSZNOV; SAKAI, 2012) e o cerebelo/tronco encefálico em machos de *N. nasua* (ARSZNOV; SAKAI, 2013) e de *Puma concolor* (ARSZNOV; SAKAI, 2012). Os volumes das quatro regiões não diferiram quando comparados intraespecificamente entre os sexos em *C. chinga*, *G. cuja* ou *L. longicaudis*, assim como relatado para os procionídeos *P. lotor*, *P. flavus* (ARSZNOV; SAKAI, 2013). Isto ocorre quando a história de vida social não difere entre machos e fêmeas (SAKAI; ARSZNOV, 2020), como parece ser o caso das três espécies analisadas. Contudo, deve-se

reconhecer que a comparação foi restrita a dois ou três espécimes de cada sexo, o que pode ser insuficiente para fazer esta inferência.

7 CONCLUSÃO

- *L. longicaudis* possui um padrão de girificação notavelmente mais complexo do que *G. cuja* e *C. chinga*, característica previamente descrita em carnívoros de hábitos (semi) aquáticos.
- O encéfalo de *L. longicaudis* expôs contorno piriforme, com o terço caudal do cérebro encobrindo dorsalmente a maior parte do cerebelo, enquanto o encéfalo de *G. cuja* e *C. chinga* mostrou-se ovoide e com a superfície cerebelar mais aparente.
- Em *L. longicaudis*, o encéfalo apresentou volume absoluto maior, compatível com o porte corporal e tamanho do crânio.
- *C. chinga* obteve o volume proporcional do bulbo olfatório significativamente superior, hipoteticamente em razão da sua característica de forrageamento e hábitos estritamente terrestres; o bulbo olfatório foi menos volumoso em *L. longicaudis*, em virtude de o hábito aquático demandar menor sinalização olfativa.
- O volume proporcional do cérebro rostral, o qual contém o córtex frontal, não diferiu entre as três espécies, possivelmente em consequência do comportamento preponderantemente solitário/associal de *C. chinga*, *G. cuja* e *L. longicaudis*.
- Estudos futuros que comparem o volume proporcional do cérebro rostral entre mustelídeos com hábitos gregários são necessários para testar a teoria do cérebro social nesta família.
- A região do cérebro caudal foi discretamente mais volumosa em *L. longicaudis*, supostamente em razão das habilidades táteis e motoras mais desenvolvidas nesta espécie para o ambiente (semi) aquático.
- A combinação entre a relativa proximidade filogenética com diferenças pouco marcantes no comportamento social, cognitivo e locomotor resultaram em volumes encefálicos proporcionalmente semelhantes nas três espécies estudadas.

REFERÊNCIAS

- AFFLERBAUGH, Kevin. "**Conepatus chinga**" (On-line), **Animal Diversity Web**. 2022. Disponível em: https://animaldiversity.org/accounts/Conepatus_chinga/. Acesso em: 28 jan. 2022.
- BENCATEL, Joana et al. **Atlas de Mamíferos de Portugal**. Portugal: Universidade de Évora, 2017.
- AMODIO, David M.; FRITH, Chris D. Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. **Nature Reviews Neuroscience**, [S.L.], v. 7, n. 4, p. 268-277, abr. 2006. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn1884>.
- ARSZNOV, Bradley M.; LUNDRIGAN, Barbara L.; HOLEKAMP, Kay E.; SAKAI, Sharleen T. Sex and the Frontal Cortex: a developmental ct study in the spotted hyena. **Brain, Behavior And Evolution**, [S.L.], v. 76, n. 3-4, p. 185-197, nov. 2010. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000321317>.
- ARSZNOV, Bradley M.; SAKAI, Sharleen T. Pride Diaries: sex, brain size and sociality in the african lion (panthera leo) and cougar (puma concolor). **Brain, Behavior And Evolution**, [S.L.], v. 79, n. 4, p. 275-289, jun. 2012. <http://dx.doi.org/10.1159/000338670>.
- ARSZNOV, Bradley M.; SAKAI, Sharleen T.. 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**, [S.L.], v. 82, n. 2, p. 129-145, 2013. <http://dx.doi.org/10.1159/000354639>.
- BENHAMOU, Simon. An olfactory orientation model for mammals' movements in their home ranges. **Journal Of Theoretical Biology**, [S.L.], v. 139, n. 3, p. 379-388, ago. 1989. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0022-5193\(89\)80216-4](http://dx.doi.org/10.1016/s0022-5193(89)80216-4).
- BARTON, Robert A.; HARVEY, Paul H.. Mosaic evolution of brain structure in mammals. **Nature**, [S.L.], v. 405, n. 6790, p. 1055-1058, jun. 2000. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/35016580>.
- BORTOLINI, Zara et al. Casuística dos exames de diagnóstico por imagem na medicina de animais selvagens-2009 a 2010. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 65, p. 1247-1252, 2013.
- BRUTKOWSKI, Stefan. Functions of prefrontal cortex in animals. **Physiological Reviews**, v. 45, n. 4, p. 721-746, 1965.
- BUSHONG, Stewart Carlyle. **Ciência radiológica para tecnólogos**. Rio de Janeiro: Elsevier. 2010.
- BODY, AM et al. Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 25, n. 5, pág. 981-994, 2012.

CAPOANE, Viviane; KUPLICH, Tatiana Mora. **Expansão da agricultura no bioma Pampa**. 8 Região de Estudos Ambientais, 2018.

CARRASCO, Thayara S. et al. Temporal and individual variation in the diet of the Neotropical otter, *Lontra longicaudis* (Olfers, 1818) (Carnivora, Mustelidae), as revealed by stable isotope analysis of vibrissae. **Mammalian Biology**, [S.L.], v. 100, n. 5, p. 505-520, 28 ago. 2020. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s42991-020-00060-8>.

CHEIDA, Carolina. C. et al. **Ordem Carnivora**, p.235-288. In: REIS, N. R et al. (Eds.). **Mamíferos do Brasil**. 2. ed. Londrina: Nélcio R. dos Reis, p. 231-276. 2011.

CLARK, Damon A.; MITRA, Partha P.; WANG, Samuel S.-H.. Scalable architecture in mammalian brains. **Nature**, [S.L.], v. 411, n. 6834, p. 189-193, 10 maio 2001. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/35075564>.

CONROY, Glenn C.; VANNIER, Michael W.; TOBIAS, Phillip V. Endocranial Features of *Australopithecus africanus* Revealed by 2- and 3-D Computed Tomography. **Science**, [S.L.], v. 247, n. 4944, p. 838-841, 16 fev. 1990. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.2305255>.

CRUZ, Livia R. et al. The geography of diet variation in Neotropical Carnivora. **Mammal Review**, [S.L.], v. 52, n. 1, p. 112-128, 7 set. 2021. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/mam.12266>.

CUBAS, Zalmir Silvino; SILVA, Jean Carlos Ramos; CATÃO-DIAS, José Luiz. **Tratado de animais selvagens: medicina veterinária**. 2ed. Roca: São Paulo, 2017.

DABROWSKA, Jadwiga. Dissociation of impairment after lateral and medial prefrontal lesions in dogs. **Science**, v. 171, n. 3975, p. 1037-1038, 1971. <https://doi.org/10.1126/ciencia.171.3975.1037>

DONADIO, Emiliano et al. Activity patterns, home-range, and habitat selection of the common hog-nosed skunk, *Conepatus chinga* (Mammalia, Mustelidae), in northwestern Patagonia. **Mammalia**, [S.L.], v. 65, n. 1, p. 49-53, jan. 2001. Walter de Gruyter GmbH. <http://dx.doi.org/10.1515/mamm.2001.65.1.49>.

DUNBAR, RIM; DUNBAR, EP. Ecological Relations and Niche Separation between Sympatric Terrestrial Primates in Ethiopia. **Folia Primatologica**, v. 21, n. 1, pág. 36-60, 1974.

DUNBAR, Robin. M.; BEVER, Julian. Neocortex Size Predicts Group Size in Carnivores and Some Insectivores. **Ethology**, [S.L.], v. 104, n. 8, p. 695-708, 26 abr. 2010. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00103.x>.

DUNBAR, Robin M. **Evolutionary Basis of the Social Brain**. Oxford Handbooks Online. n. October, p. 1–13.2011. <http://dx.doi.org/10.1093/oxfordhpb/9780195342161.013.0003>

DUNBAR, Robin. M.; SHULTZ, Susanne. Evolution in the Social Brain. **Science**, [S.L.], v. 317, n. 5843, p. 1344-1347, 7 set. 2007. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.1145463>.

DUPLAIX, N. **Synopsis of the status and ecology of the giant otter in Suriname**. Pp. 48-54, *in* Otters: Proceedings of the First Working Meeting of the Otter Specialist Group (N. Duplaix, ed.). International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Morges, Switzerland, 158 pp.1978.

EISENBERG, John. F. An Introduction to the Carnivora. In: GITTLEMAN, John. L. (Ed.). **Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution**. Dordrecht: Springer Sciences & Business Media, p. 1-10.1989. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4716-4>.

EIZIRIK, Eduardo; MURPHY, William J.; KOEPFLI, Klaus-Peter; JOHNSON, Warren E.; DRAGOO, Jerry W.; WAYNE, Robert K.; O'BRIEN, Stephen J.. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics And Evolution**, [S.L.], v. 56, n. 1, p. 49-63, jul. 2010. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.033>.

ELBROCH, Mark. **Animal skulls: a guide to North American species**. Stackpole Books, 2006.

FALK, Dean et al. Early hominid brain evolution: a new look at old endocasts. **Journal of Human Evolution**, v. 38, n. 5, p. 695-717, 2000.

FINARELLI, John A.; FLYNN, John J.. Brain-size evolution and sociality in Carnivora. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [S.L.], v. 106, n. 23, p. 9345-9349, 9 jun. 2009. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0901780106>.

FUNES, Guillermo; POCASANGRE-ORELLANA, Xochilt. Novos registros de *Lontra longicaudis* (Olfers, 1818) (Carnivora, Mustelidae) em El Salvador. **Check List**. El Salvador, p. 1329-1335. out. 2020. <https://checklist.pensoft.net/article/54676/>

FUSTER, Joaquin., **The Prefrontal Cortex, fifth ed.** Elsevier, Amsterdam. 2015.

GITTLEMAN, J. L.. Carnivore Brain Size, Behavioral Ecology, and Phylogeny. **Journal of Mammalogy**, [S.L.], v. 67, n. 1, p. 23-36, 25 fev. 1986. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.2307/1380998>.

GITTLEMAN, John L.. Carnivore olfactory bulb size: allometry, phylogeny and ecology. **Journal of Zoology**, [S.L.], v. 225, n. 2, p. 253-272, out. 1991. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb03815.x>.

GONDA, Abigél.; HERCZEG, Gábor.; MERILA, Juha. Evolutionary ecology of intraspecific brain size variation: a review. **Ecology and Evolution**. v. 3, n. 8, p. 2751– 2764. 2013.

GORMAN, Martyn L.; TROWBRIDGE, Beverley J.. The Role of Odor in the Social Lives of Carnivores. **Carnivore Behavior, Ecology, And Evolution**, [S.L.], p. 57-88, 1989. Springer US. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4757-4716-4_3.

GORSKA, T. Functional organization of cortical motor areas in adult dogs and puppies. **Acta Neurobiologiae Experimentalis**, v. 34, n. 1, p. 171-203, 1974.

GOULD, S. J. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. **Contributions to Primatology**, v. 5, p. 244-292. 1975.

HARDIN JR, William B.; ARUMUGASAMY, Nadason; JAMESON, H. Douglas. Pattern of localization in 'precentral' motor cortex of raccoon. **Brain Research**, v. 11, n. 3, p. 611-627, 1968.

HELGEN, Kristofer; SCHIAFFINI, Mauro Ignácio. **Galictis cuja**. Iucn Red List Of Threatened Species, [S.L.], p. 1-1, 1 mar. 2015. IUCN.
<http://dx.doi.org/10.2305/iucn.uk.2016-1.rlts.t41639a45211832.en>. Acesso em: 16 nov. 2021.

HERMANSON, John. W.; DELAHUNTA, MILLER, Alexander. **Miller and Evan's Anatomy of the Dog**. 5th ed. USA: Elsevier, 2020.

HERNÁNDEZ-ROMERO, Pablo C.; GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ, Carla; VALDESPINO, Carolina; PRIETO-TORRES, David A.. The Role of Geographical and Ecological Factors on Population Divergence of the Neotropical otter *Lontra longicaudis* (Carnivora, Mustelidae). **Evolutionary Biology**, [S.L.], v. 45, n. 1, p. 37-55, 6 set. 2017. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11692-017-9428-5>.

ITO, Masao. Historical Review of the Significance of the Cerebellum and the Role of Purkinje Cells in Motor Learning. **Annals Of The New York Academy Of Sciences**, [S.L.], v. 978, n. 1, p. 273-288, dez. 2002. Wiley.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-6632.2002.tb07574.x>.

JERISON, Harry. **Evolution of the Brain and Intelligence**. London: Academic Press, 1973.

KASPER, Carlos Benhur; FELDENS, Maria Júlia; SALVI, Juliana; GRILLO, Hamilton César Zanardi. Estudo preliminar sobre a ecologia de *Lontra longicaudis* (Olfers) (Carnivora, Mustelidae) no Vale do Taquari, Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, [S.L.], v. 21, n. 1, p. 65-72, mar. 2004. FapUNIFESP (SciELO).
<http://dx.doi.org/10.1590/s0101-81752004000100012>.

KASPER, Carlos. B. et al. Recent advances in the knowledge of Molina's Hog-nosed Skunk *Conepatus chinga* and Striped Hog-nosed Skunk *C. semistriatus* in South America. **Small Carniv. Conserv.**, v. 41, p. 25-28. 2009.
<https://nebula.wsimg.com/3875eea3837a4b26ae066a2ce33cb0ae?AccessKeyId=35E369A09ED705622D78&disposition=0&alloworigin=1>

KASPER, Carlos Benhur. **Ecologia e História Natural do Zorrilho (*Conepatus chinga*) no Sul do Brasil**. 2011. 118 f. Tese (Doutorado) - Curso de Biologia Animal, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2011.

KASPER, Carlos B.; BASTAZINI, Vinícius A. G.; SOARES, José B. G.; FREITAS, Thales R. O. de. Abundance of *Conepatus chinga* (Carnivora, Mephitidae) and other medium-sized mammals in grasslands of southern Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**, [S.L.], v. 102, n. 3, p.

303-310, set. 2012. FapUNIFESP (SciELO).
<http://dx.doi.org/10.1590/s0073-47212012000300009>.

KASPER, Carlos B.; SOARES, José B.G.; FREITAS, Thales R.O. Differential patterns of home-range, net displacement and resting sites use of *Conepatus chinga* in Southern Brazil. **Mammalian Biology**, [S.L.], v. 77, n. 5, p. 358-362, set. 2012. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2012.03.006>.

KASPER, Carlos Benhur; CUNHA, Fabrício Pinheiro da; FONTOURA-RODRIGUES, Manoel Ludwig da. Avaliação do risco de extinção do Zorrilho *Conepatus chinga* (Molina, 1782) no Brasil. **Biodiversidade Brasileira**, v. 3, n. 1, p. 240-247.2013.
https://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/biodiversidade/fauna-brasileira/avaliacao-do-risco/carnivoros/zorrilho_conepatus_chinga.pdf. Acesso em: 23 jan. 2022.

KAVOI, B. M.; JAMEELA, H. Comparative morphometry of the olfactory bulb, tract and stria in the human, dog and goat. *International Journal of Morphology*. v. 29, n. 3, p. 939-946.2011. <https://www.scielo.cl/pdf/ijmorphol/v29n3/art47.pdf>

KEALY, Kevin. **Radiografia e Ultrassonografia do Cão & do Gato**. 5. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2012.

KING, Carolyn M.; MACDONALD, David. **Weasels and Polecats**. In: *The Encyclopedia of Mammals*. Oxford: Andromeda, p. 110-115.1999.

KOEPFLI, Klaus-Peter; DRAGOO, Jerry W.; WANG, Xiaoming. **The evolutionary history and molecular systematics of the Musteloidea**. Oxford Scholarship Online, [S.L.], p. 75-91, 18 jan. 2018. Oxford University Press.
<http://dx.doi.org/10.1093/oso/9780198759805.003.0002>.

KUDO, H.; DUNBAR, R.I.M.. Neocortex size and social network size in primates. **Animal Behaviour**, [S.L.], v. 62, n. 4, p. 711-722, out. 2001. Elsevier BV.
<http://dx.doi.org/10.1006/anbe.2001.1808>.

LARIVIERE, Serge. *Lontra longicaudis*. **Mammalian Species**, [S.L.], n. 609, p. 1, 5. maio 1999. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.2307/3504393>.

LEWIS, Kerrie P.. A Comparative Study of Primate Play Behaviour: implications for the study of cognition. **Folia Primatologica**, [S.L.], v. 71, n. 6, p. 417-421, 14 fev. 2001. Brill.
<http://dx.doi.org/10.1159/000052740>.

LIEBICH, Hans. G.; KÖNIG, Horst. E. **Axial Skeleton**. 7th ed. Stuttgart: Georg Thieme Verlag KG, 2020.

LYRAS, George A.; GEER, Alexandra A. E. van Der. External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: canidae). **Zoological Journal Of The Linnean Society**, [S.L.], v. 138, n. 4, p. 505-522, ago. 2003. Oxford University Press (OUP).
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00067.x>.

MACDONALD, David. W. **The carnivores: Order Carnivora**. In Social odours in mammals 1: 619-722. BROWN, Ritchie. E. & MACDONALD, David. W. (Eds). Oxford: Clarendon Press. 1985.

MANGER, Paul. Is 21st Century Neuroscience too Focussed on the Rat/Mouse Model of Brain Function and Dysfunction. **Frontiers In Neuroanatomy**, [S.L.], v. 2, p. 1-7, 2008. Frontiers Media SA. <http://dx.doi.org/10.3389/neuro.05.005.2008>.

MANN, Guillermo F.. 1 Mamíferos de Tarapaca: observaciones realizadas durante una expedición al alto norte de Chile. **Biologica (Chile)**, v. 2, p. 23–141.1945.

MARES, Michael. A., Ricardo A. OJEDA, AND Rubén. M. BARQUEZ. **Guide to the mammals of Salta Province, Argentina**. University of Oklahoma Press, Norman.1989.

MARES, Michael. A. et al. Observations on the mammals of Tucumán province, Argentina. I. Systematics, distribution and ecology of the Didelphimorphia, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, and Lagomorpha. **Annals of Carnegie Museum** v. 65, p. 89–152. 1996.

MCCLEARN, Duane. Kinkajou (*Potos flavus*) locomotion. **American Zoologist**., v. 25, n. 4, p.67A, 1985.

MCLAUGHLIN, Debra; SONTY, Ramana V.; JULIANO, Sharon L.. Organization of the forepaw representation in ferret somatosensory cortex. **Somatosensory & Motor Research**, [S.L.], v. 15, n. 4, p. 253-268, jan. 1998. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/08990229870673>.

MELROSE, Robert. "Galictis cuja" (On-line), **Animal Diversity Web**, 2004. https://animaldiversity.org/accounts/Galictis_cuja/. Acceso em: 16 nov. 2021.

MIGLIORINI, Raissa Prior; FORNEL, Rodrigo; KASPER, Carlos Benhur. Geographic variation in the skull morphology of the lesser grison (*Galictis cuja*: carnivora, mustelidae) from two brazilian ecoregions. **PeerJ**, [S.L.], v. 8, p. 1-19, 4 nov. 2020. PeerJ. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.9388>.

MOTA Bruno, HERCULANO-HOUZEL Suzana .Cortical folding scales universally with surface area and thickness, not number of neurons. **Science** v. 349, p. 74–77, 2015.

NIEOULLON, André.; RISPAL-PADEL, Lucie.. Somatotopic localization in cat motor cortex. **Brain Research**, [S.L.], v. 105, n. 3, p. 405-422, abr. 1976. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/0006-8993\(76\)90590-4](http://dx.doi.org/10.1016/0006-8993(76)90590-4).

OLIVER, Carlos S. Catálogo de los mamíferos de la Provincia de Concepción. **Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción** v. 26, p. 67–83, 1946.

OHLERTH, Stefanie; SCHARF, Gernot. Computed tomography in small animals – Basic principles and state of the art applications. **The Veterinary Journal**, [S.L.], v. 173, n. 2, p. 254-271, 2007. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tvjl.2005.12.014>.

PACKER, Craig.; PUSEY, Anne. E.; EBERLY, Lynn. E. Egalitarianism in female African lions. **Science**, v. 293, n. 5530, p. 690–693.2001.

PARERA, Anibal. Estimating river otter *Lutra longicaudis* population in Ibera lagoon using a direct sightings methodology. **IUCN Otter Spec. Group Bull.**, v. 13, issue 2, p. 77-83.1996. https://www.iucnosgbull.org/Volume13/Parera_1996.html.

PAVANATTO, Ane E. B.; KERBER, Leonardo; DIAS-DA-SILVA, Sérgio. Virtual reconstruction of cranial endocasts of traversodontid cynodonts (Eucynodontia: gomphodontia) from the upper triassic of southern brazil. **Journal of Morphology**, [S.L.], v. 280, n. 9, p. 1267-1281, 26 jun. 2019. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.21029>.

PAWŁOWSKIL, Bogusław et al. Neocortex size, social skills and mating success in primates. **Behaviour**, v. 135, n. 3, p. 357-368, 1998.

PINE, Ronald H.; MILLER, Sterling D.; SCHAMBERGER, Mel L.. Contributions to the mammalogy of Chile. **Mammalia**, [S.L.], v. 43, n. 3, p. 339-376, out. 1979. Walter de Gruyter GmbH. <http://dx.doi.org/10.1515/mamm.1979.43.3.339>.

POCOCK, R. I.. On the External Characters of some Species of Lutrinae (Otters). **Proceedings Of The Zoological Society Of London**, [S.L.], v. 91, n. 3, p. 535-546, set. 1921. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.1921.tb03279.x>.

PORTO, Arthur; OLIVEIRA, Felipe B. de; SHIRAI, Leila T.; CONTO, Valderes de; MARROIG, Gabriel. The Evolution of Modularity in the Mammalian Skull I: morphological integration patterns and magnitudes. **Evolutionary Biology**, [S.L.], v. 36, n. 1, p. 118-135, 21 out. 2008. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11692-008-9038-3>.

RADINSKY, Leonard B.. Evolution of somatic sensory specialization in otter brains. **The Journal Of Comparative Neurology**, [S.L.], v. 134, n. 4, p. 495-505, dez. 1968. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.901340408>.

RADINSKY, L.. Evolution of the Felid Brain; pp. 214–228. **Brain, Behavior And Evolution**, [S.L.], v. 11, n. 3-4, p. 214-228, 1975. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000123634>.

RADINSKY, Leonard. B. Evolution of skull shape in carnivores. **Biological Journal. Linnean Society**, v. 16, p. 337–355.1981.

REIS, Nélío. et al. **Mamíferos do Brasil**. Universidade Estadual de Londrina. 437p.:il.2006.

ROCHA, Fabiana Lopes et al. Trypanosoma cruzi Infection in Neotropical Wild Carnivores (Mammalia: carnivora). **Plos One**, [S.L.], v. 8, n. 7, p. 1-12, 4 jul. 2013. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0067463>.

SAKAI, Sharleen T.; ARSZNOV, Bradley M.; LUNDRIGAN, Barbara L.; HOLEKAMP, Kay E.. Brain Size and Social Complexity: a computed tomography study in hyaenidae. **Brain, Behavior And Evolution**, [S.L.], v. 77, n. 2, p. 91-104, 2011. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000323849>.

SAKAI, Sharleen T.; ARSZNOV, Bradley M.; HRISTOVA, Ani E.; YOON, Elise J.; LUNDRIGAN, Barbara L.. Big Cat Coalitions: a comparative analysis of regional brain volumes in felidae. **Frontiers In Neuroanatomy**, [S.L.], v. 10, p. 1-12, 20 out. 2016. Frontiers Media SA. <http://dx.doi.org/10.3389/fnana.2016.00099>.

SAKAI, Sharleen. T.; ARSZNOV, Bradley. M. **Carnivoran Brains: Effects of Sociality on Inter- and Intraspecific Comparisons of Regional Brain Volumes**. In: KAAS, J. H. (Ed.). *Evolutionary Neuroscience*. London: Elsevier, p. 463-479.2020.

SALMAN, Michael S. Topical Review: the cerebellum It's about time! But timing is not everything—new insights into the role of the cerebellum in timing motor and cognitive tasks. **Journal Of Child Neurology**, v.17, n. 1, p.1-9, 2002. <http://dx.doi.org/10.1177/088307380201700101>.

SEARFOSS, Glenn. **Skulls and Bones**. Mechanicsburg: Stackpole Books, 1995.

SELL, Jaciele Karine; FIGUEIRÓ, Adriano Severo. Transformação da paisagem e impactos socioambientais no bioma pampa. **Revista da Anpege**, [S.L.], v. 07, n. 08, p. 129-141, jul. 2017. ANPEGE - Revista. <http://dx.doi.org/10.5418/ra2011.0708.0010>.

SHOSTELL, Joseph; RUIZ-GARCIA, Manuel. An introduction to neotropical carnivores. In: RUIZ-GARCIA, M., SHOSTELL, J. (Ed.). **Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of neotropical carnivores**. New York: Nova Science Publishers, p 1-36.2013.

SWANSON, Eli M.; HOLEKAMP, Kay E.; LUNDRIGAN, Barbara L.; ARSZNOV, Bradley M.; SAKAI, Sharleen T.. Multiple Determinants of Whole and Regional Brain Volume among Terrestrial Carnivorans. **Plos One**, [S.L.], v. 7, n. 6, p. 1-11, 13 jun. 2012. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0038447>.

THIEDE, U. Zur evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. II. Quantitative Untersuchungen an Gehirnen südamerikanischer Musteliden. **Zeitschrift für Säugtierkunde**. v.38, p. 208–215.1973.

TRIGILA, Anabella P.; GÓMEZ, Jonatan J.; CASSINI, Marcelo H.; TÖNEZ, Juan I.. Genetic diversity in the Neotropical river otter, *Lontra longicaudis* (Mammalia, Mustelidae), in the Lower Delta of Parana River, Argentina and its relation with habitat suitability. **Hydrobiologia**, [S.L.], v. 768, n. 1, p. 287-298, 31 out. 2015. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-015-2557-x>.

TRIGO, Tatiane C. et al. Molecular Data Reveal Complex Hybridization and a Cryptic Species of Neotropical Wild Cat. **Current Biology**, [S.L.], v. 23, n. 24, p. 2528-2533, dez. 2013. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.046>.

TRINCA, Cristine S.et al.; Phylogeography and Demographic History of the Neotropical Otter (*Lontra longicaudis*). **Journal of Heredity**, [S.L.], v. 103, n. 4, p. 479-492, 15 maio 2012. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/jhered/ess001>.

WARREN, John M., WARREN, HB, & AKERT, K. The behavior of chronic cats with lesions in the frontal association cortex. **Acta Neurobiologiae Experimentalis**, v. 32, n. 2, p. 361-392, 1972.

WAYNE, Robert K.. Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change. **Evolution**, [S.L.], v. 40, n. 2, p. 243-261, mar. 1986. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.1986.tb00467.x>.

WELKER, W. I.; SEIDENSTEIN, Sidney. Somatic sensory representation in the cerebral cortex of the racoon (*Procyon lotor*). **The Journal Of Comparative Neurology**, [S.L.], v. 111, n. 3, p. 469-501, jun. 1959. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.901110306>.

WELKER, Wally. Why Does Cerebral Cortex Fissure and Fold? A Review of Determinants of Gyri and Sulci. In E. G. Jones & A. Peters (Eds.), **Cerebral cortex: Comparative Structure and Evolution of Cerebral Cortex, Part II , Volume 8B** (Vol. 8B, pp. 3–136). Springer US.1990. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3824-0>

WILLEMET, Romain. Understanding the Evolution of Mammalian Brain Structures; the Need for a (New) Cerebrotypes Approach. **Brain Sciences**, [S.L.], v. 2, n. 2, p. 203-224, 18 maio 2012. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/brainsci2020203>.

WANG, Xiaoming; TEDFORD, Richard H.; TEDFORD, Richard H. **Dogs: their fossil relatives and evolutionary history**. Columbia University Press, 2008.

ZHOU, Chong; BYARD, Roger W.. Factors and processes causing accelerated decomposition in human cadavers – An overview. **Journal of Forensic and Legal Medicine**, [S.L.], v. 18, n. 1, p. 6-9, jan. 2011. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jflm.2010.10.003>.