

Análisis cuantitativo del desarrollo encefálico prenatal en la vizcacha de las pampas *Lagostomus maximus maximus* (Rodentia: Chinchillidae), Argentina

Quantitative analysis of prenatal encephalic development in the Vizcacha de las Pampas *Lagostomus maximus maximus* (Rodentia: Chinchillidae), Argentina

HUGO A. NUÑEZ¹ y NOEMI BEE DE SPERONI²

¹Universidad Nacional de San Luis, Departamento de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Area de Zoología, Chacabuco y Pedernera, 5700-San Luis, Argentina.
E-mail: hnuñez@unsl.edu.ar

²Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Cátedra de Anatomía Comparada, Vélez Sarsfield 299, 5000-Córdoba, Argentina.

RESUMEN

En este estudio se utilizaron 12 fetos de *Lagostomus maximus maximus* en diferentes estadios de desarrollo. A los mismos se les seccionaron las cabezas para extraerles el encéfalo y obtener así su masa. Se analizó el ritmo de crecimiento del encéfalo total y cuatro de sus componentes relacionándolo con la biología de este roedor cavícola. La relación entre masa total del encéfalo y la corporal pone en evidencia una alometría negativa en el crecimiento del encéfalo con respecto al cuerpo durante la vida prenatal en este roedor histricomorfo. En cuanto a los ritmos de crecimiento, se observa que el cerebelo exhibe el más alto, con $k=0,842$; le siguen el telencéfalo con $k=0,683$, el tallo cerebral y los bulbos olfatorios con $k=0,559$ y $0,530$ respectivamente. Estos resultados estarían en concordancia con la precocidad de esta especie, ya que poco después de nacer las crías son capaces de desplazarse y buscar alimento por sí mismas, siendo sus sentidos más desarrollados la vista, audición y el tacto.

Palabras clave: Encefalización, ritmo de crecimiento, cavícola, precocidad.

ABSTRACT

In the present work we analyzed the allometric growth of the total encephalon and four of its components in *Lagostomus maximus maximus*. We analyzed the relationship between these results and the biology of this burrowing rodent. The relation between total mass of the encephalon and the body mass shows a negative allometric curve in the growth of the encephalon respect to the body along the prenatal life. In this study, 12 foetuses of *Lagostomus* at different stages of development were used. The heads of these animals were cut, the encephalon was removed and weighed. We detected that the cerebellum shows the highest growth rate, with a $k = 0.842$, the telencephalon presents a k value of 0.683 and the brain stem and the olfactory bulbs a $k=0.559$ and 0.530 respectively. This values could be in concordance with the precocity of this species because a short time after birth the animals can move and seek the food by themselves, and in this moment their more developed senses are vision, heard and touch.

Key words: Encefalization, growth rate, burrow habits, precocity.

INTRODUCCION

Uno de los problemas fundamentales planteados a los morfólogos para la comprensión de la biología de los animales es aquel que concierne a la relación entre estructura y función. La investigación de la ontogenia del encéfalo y la aparición de las funciones

resulta ser un tratamiento adecuado para elucidar tales relaciones (Pirlot & Bernier 1974,1991). Los roedores histricomorfos, con su conducta compleja y su larga gestación, constituyen un grupo de interés para este tipo de estudios.

La organización cuantitativa encefálica ha sido analizada en individuos adultos de

15 especies representantes de 7 familias de roedores, estableciéndose relaciones entre los valores cuantitativos y algunos aspectos bioecológicos tales como la toma y manipuleo del alimento, cortejo, ritmos de actividad, motricidad, etc. Las variaciones cuantitativas en la composición encefálica se asocian con dichos aspectos, existiendo una estrecha concordancia entre el volumen de una determinada estructura y su funcionalidad, infiriéndose que, a mayor uso de la misma, mayor volumen (Pirlot & Bee de Speroni 1987, Bee de Speroni & Gastaldo 1988, 1989, 1992, P. de Gastaldo & Bee de Speroni 1991, Bee de Speroni 1995).

Son escasos los trabajos cuantitativos ontogénicos del encéfalo en mamíferos. Así, Corder & Latimer (1949) estudiaron embriones de perro; Pirlot & Bernier (1974, 1991) murciélagos con diferentes hábitos alimenticios; Pirlot y Kamiya (1975, 1982) dos delfines. Los resultados obtenidos por estos autores sugieren un tratamiento de estudio similar para los embriones de roedores.

Los objetivos de un análisis en material embrionario son: a) determinar si en el tamaño relativo de cada parte del encéfalo existen similitudes entre el embrión y el adulto, y si además permanece constante a través del desarrollo ontogénico; b) establecer si existe un parámetro indicador de un posible paralelismo entre la secuencia embrionaria y la adulta, tanto para el encéfalo total como para alguno de sus componentes.

Las conclusiones a obtener posibilitarán una interpretación acerca de los procesos de organización sensorial en los centros nerviosos en el encéfalo en desarrollo, así como la preparación del sistema nervioso embrionario para el ajuste del adulto en su ambiente.

En el presente trabajo se analiza el ritmo de crecimiento del encéfalo total y cuatro de sus componentes: bulbos olfatorios (BO), telencéfalo (TEL), cerebelo (C) y tallo cerebral (BS) en formas prenatales de *Lagostomus maximus maximus*, la vizcacha de las pampas, representante de los histri-comorfos, de amplia distribución en la República Argentina. Fue declarada plaga nacional en 1953, ya que destruía las pasturas destinadas a la ganadería, modificando con-

siderablemente el hábitat y puesto que favorecía los procesos de erosión debido al empobrecimiento de la vegetación. Sin embargo es considerada económicamente importante por el valor de su piel y de su carne. Es una especie de hábitos crepusculares y nocturnos, componiendo su dieta básicamente de hierbas y semillas.

Lagostomus maximus maximus es un roedor cavícola que vive en colonias de 15 a 30 individuos regidas por un líder llamado "vizcachón", que es un macho de mayor tamaño, al que se subordinan los machos jóvenes. Al llegar a su madurez sexual (quince meses), éstos se alejan formando una nueva colonia. Este animal presenta un repertorio vocal muy variado y extenso, lo cual coadyuva en la cohesión de la colonia (Llanos & Crespo 1952, Contreras 1984).

MATERIALES Y METODOS

Quince hembras adultas preñadas de *Lagostomus maximus maximus* (vizcacha de las pampas) fueron capturadas a tiro de escopeta en la localidad de Achiras, Departamento Río Cuarto, Argentina. Inmediatamente fueron perfundidas por ventrículo izquierdo con solución de formalina (una parte de solución comercial de formol y siete de agua). Posteriormente se disecaron y se les extrajo la placenta con los fetos, las cuales también fueron perfundidos y luego fijados con igual solución.

Se emplearon 12 fetos en diferentes estadios de desarrollo. A los mismos se les tomó la masa corporal en balanza de precisión (Metler 0,1-500 g) y se les seccionaron las cabezas a nivel de la tercera vértebra cervical para extraerles el encéfalo y obtener así su masa también en el mismo tipo de balanza. Las masas corporales y encefálicas, que se presentan en la Tabla 1, se tomaron una vez fijadas, pero debido al escaso tiempo de fijación, sólo algunas horas, este margen de error fue despreciado. Pirlot & Kamiya (1975) sostienen que al cabo de aproximadamente 2 semanas en fijador, el peso encefálico incrementó sólo entre 11,6% y 14,6%, observando que no existe un efecto significativo cuando el tiempo de fijación es corto.

Los encéfalos fueron fijados en formalina por 24 horas y deshidratados en alcoholes de graduación creciente, se incluyeron en parafina, seccionaron seriadamente a 10 μm y se colorearon con solución Nissl (Cresyl violet).

Posteriormente se tomaron 120 fotografías a intervalos regulares y se demarcaron las siguientes estructuras encefálicas: telencéfalo (TEL), cerebelo (C), bulbos olfatorios (BO), tallo cerebral (BS). En la delimitación de estos campos neuronales se utilizó el Atlas Estereotáxico del cerebro de rata de Koning & Klippel (1963). Para obtener el peso de las áreas encefálicas se empleó el método de Stephan et al. (1970) y las áreas delimitadas fueron recortadas, determinándose la masa de las mismas en una balanza Metler (0,01-30 g)

El crecimiento diferencial del encéfalo y cada una de sus partes fue calculado por el método de Huxley (1932), tomado de Balinsky (1965).

RESULTADOS

En la Tabla 1 se presenta el porcentaje de la masa corporal de los distintos estadios respecto de la masa corporal al nacimiento. En

TABLA 1

Porcentaje de masa corporal respecto a la masa corporal del recién nacido. BM= masa corporal, BMnw= masa corporal recién nacido, (n=12).

Table 1: Percentage of body mass respect to newborn's body mass. BM= body mass, BMnw= Newborn's body mass, (n=12)

Embrión	BM (g)	BMnw
1	2,81	1,30
2	9,01	4,19
3	18,67	8,68
4	20,92	9,73
5	26,89	12,50
6	37,13	17,27
7	53,71	20,20
8	48,47	20,50
9	65,91	25,00
10	62,36	29,00
11	44,12	30,66
12	215,00	100,00
Nacimiento	215,00	100,00
Adulto	5000,00	2325,60

TABLA 2

Masas corporales y encefálicas de embriones de *Lagostomus maximus maximus*. BM= Masa corporal, EM= Masa encefálica, (n=12).

Table 2: Body and encephalic masses of embryos of *Lagostomus maximus maximus* BM= body mass, EM= encephalic mass, (n=12)

Embrión	BM (g)	EM (g)	EM/BM (%)
1	2,81	0,52	18,50
2	9,01	1,13	12,54
3	18,67	2,08	11,14
4	20,92	2,22	10,61
5	26,89	2,58	9,59
6	37,13	3,80	10,23
7	53,71	4,40	8,19
8	48,47	4,23	8,72
9	65,91	3,97	6,02
10	62,36	4,41	7,07
11	44,12	3,69	8,36
12	215,00	6,33	2,94

la Tabla 2 se observa la masa total del encéfalo respecto de la masa corporal en formas embrionarias de vizcacha. La Tabla 3 exhibe las masas de las estructuras encefálicas consideradas: bulbos olfatorios, telencéfalo, cerebelo y tallo cerebral. La Tabla 4 muestra los valores de los componentes de la ecuación alométrica para el encéfalo total y cuatro de sus componentes.

TABLA 3

Masas de las cuatro estructuras encefálicas utilizadas; las masas se expresan en gramos (n=12). BO= bulbos olfatorios, TEL= telencéfalo, C= cerebelo, BS= tallo cerebral.

Masses of the four encephalic components utilized; the masses were expressed in grams (n=12) BO= olfactory bulbs, TEL= telencephalon, C= cerebellum, BS= brain stem.

Embrión	BO	TEL	C	BS
1	0,0204	0,3387	0,0185	0,0460
2	0,0351	0,4944	0,0640	0,0828
3	0,0426	1,3331	0,0928	0,1452
4	0,0316	1,2779	0,1110	0,1343
5	0,0410	1,5032	0,1205	0,1208
6	0,0911	2,2153	0,2277	0,1535
7	0,0815	2,6293	0,2742	0,2065
8	0,0859	2,7719	0,2324	0,2328
9	0,0831	2,8162	0,3031	0,2075
10	0,0900	2,7535	0,2621	0,2443
11	0,0770	2,6407	0,2566	0,3119
12	0,1902	4,7140	0,6721	0,5458

TABLA 4

Valores de los componentes de la ecuación alométrica ($Y = B + k X$), para el encéfalo total y algunos de sus componentes en embriones de *Lagostomus maximus maximus*. E= encéfalo total, BO= bulbos olfatorios, TEL= telencéfalo, C= cerebelo, BS= tallo cerebral, (n=12). También se expresan los valores P para la ANDEVA de la regresión.

Values of the components of the allometric equation ($Y = B + k X$), for the total encephalon and some of their components in embryos of *Lagostomus maximus maximus*. E= total encephalon, BO= olfactory bulbs, TEL= telencephalon; C= cerebellum, BS= brain stem, (n=12). The values of P for ANDEVA's regression are expressed too.

	B	k	R2	P
E	-0,485	0,620	0,942	0,000
BO	-2,007	0,530	0,881	0,000
TEL	-0,787	0,683	0,940	0,000
C	-2,054	0,842	0,978	0,000
BS	-1,606	0,559	0,914	0,000

Masa total encefálica versus la masa corporal

Rensch (1958) señala, sin precisar datos, que en la mayoría de los animales el crecimiento prenatal del cerebro está afectado de una alometría positiva. En la Tabla 2 se observa en *Lagostomus* un decremento de la masa encefálica con respecto a la masa corporal que va desde el 18,50% al 2,94%, en embriones con una masa de 2,81 a 215 g. Se ve que mientras la masa encefálica disminuyó un 80% en su masa relativa, la masa corporal aumentó 75 veces.

Corder & Latimer (1949) encontraron en el perro que la masa relativa encefálica decrecía del 6,5% al 2,2% en embriones que van de una masa de 3 g a 409 g, prácticamente una disminución del 75% en la masa relativa versus un incremento de la masa corporal de 135 veces. El estudio de Pirlot & Bernier (1974) en un murciélago frugívoro demostró un decremento del 50% en la masa relativa encefálica versus un incremento corporal de 10 veces. Estos resultados ponen en evidencia una alometría negativa en el crecimiento del encéfalo con respecto al cuerpo durante la vida prenatal en diferentes Ordenes de Mamíferos, ya sea en animales precoces o altriciales, siendo conflictivos con la opinión de Rensch.

Quizás el único momento donde existe una alometría positiva es próximo al nacimiento, donde el animal ya ha alcanzado su tamaño adecuado para nacer, siendo en este lapso cuando el encéfalo crece más rápidamente en el período prenatal, como una preparación para el nacimiento. Tal vez estos fueron los valores que consideró Rensch. Un análisis más exhaustivo de cada etapa del desarrollo embrional podría dilucidar este fenómeno.

Crecimiento alométrico

En la Tabla 4 se presenta una descripción general del crecimiento del cerebro con respecto a la masa corporal que se calculó por la ecuación alométrica para los 12 fetos de la Tabla 1.

La ecuación logarítmica calculada para el encéfalo total de *Lagostomus maximus maximus* es: $Y = -0,479 + 0,619 X$ y el coeficiente de correlación $r = 0,971$, donde Y es log. de y y X es el log. de x , siendo y = masa encefálica y x = la masa corporal neta excluido el cerebro. La Figura 1 exhibe las rectas de regresión logarítmica para el encéfalo total (E) y cuatro de los componentes encefálicos: telencéfalo (TEL), cerebelo (C), tallo cerebral (BS) y bulbos olfatorios (BO).

De la comparación de las rectas de regresión encéfalo/cuerpo, con uno de los pocos trabajos de este tipo realizados en formas prenatales (Pirlot & Bernier 1974), observamos que el murciélago frugívoro *Artibeus jamaicensis* (Leach) presenta un $k = 0,703$ para el encéfalo total, mayor que el de la vizcacha ($k = 0,619$) con coeficientes de correlación muy altos para ambos estudios. La expectativa de los valores de k determinados para *Artibeus* por estos autores eran que fueran mayores que la unidad en un todo de acuerdo con Rensch y considerando que los valores postnatales son siempre bajos en los mamíferos.

Este contraste en las proporciones de crecimiento pre y postnatales se interpreta como que los menores valores postnatales están compensados por las mayores cifras prenatales.

Los resultados de nuestro trabajo ratificarían lo señalado por estos autores, ya que el valor de k para el encéfalo total (E) es de

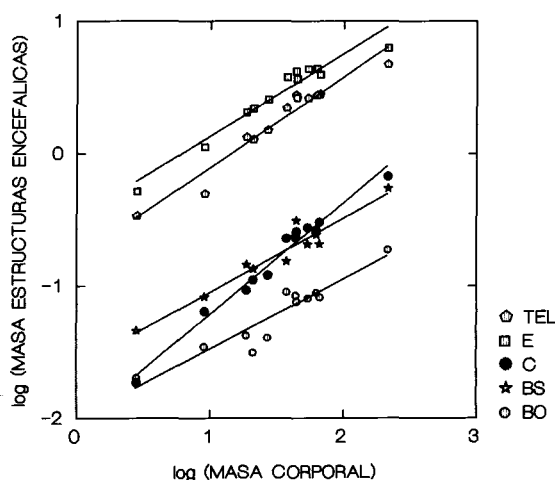


Fig 1. Regresión de cuatro componentes encefálicas (masas) y el encéfalo total, en relación con la masa corporal (n=12) expresados en forma logarítmica. (Log) E= encéfalo total, TEL= telencéfalo, C= cerebelo, BO= bulbos olfatorios, BS= tallo cerebral

Regression of four encephalic components (masses) and the total encephalon, in relation with the body mass (n=12) expressed in logarithmic form. (Log) E= total encephalon, TEL= telencephalon, C= cerebellum, BO= olfactory bulbs, BS= brain stem

0,619. Futuros estudios del desarrollo postnatal en vizcacha podrán precisar si realmente se corrobora esta compensación.

En cuanto a los ritmos de crecimiento del cerebelo, telencéfalo, bulbos olfatorios y tallo cerebral se observa que el cerebelo exhibe el ritmo de crecimiento más alto con un $k=0,842$, le sigue el telencéfalo con un $k=0,683$, y el tallo cerebral y los bulbos olfatorios con un $k=0,559$ y $0,530$ respectivamente (Tabla 4).

El elevado valor de k para el cerebelo de la vizcacha, contrasta con valores mucho más bajos obtenidos por Corder & Latimer (1949) en el perro y Scott (1927) en el cobayo. Los bajos valores cerebelares en estos dos últimos trabajos podrían estar relacionados con la domesticación de estas especies, mientras que el alto valor de k para el cerebelo de la vizcacha de las pampas estarían en relación con el hecho de que las crías de este roedor, rápidamente después del nacimiento, se independizan de su madre y que los recién nacidos salen tempranamente de la cueva en busca de alimento, ya que las madres no lo acarrean

dentro de la misma, según observaciones de Llanos & Crespo (1952).

Las cifras de telencefalización $k=0,683$ de *Lagostomus* están de acuerdo con el complejo comportamiento social de este roedor cavícola, que requiere para ello de una buena asociación, un buen procesamiento de la información sensorial y una rápida respuesta motriz (Bee de Speroni & Pellegrini de Gastaldo 1988).

En estudios preliminares (n=3), donde se estimó la composición porcentual encefálica, el tamaño relativo de la neocorteza en los estadios embrionarios analizado aumenta de un valor del 35,45% al 47,86%, mostrando en el adulto la cifra del 44,43 un ligero decremento respecto a las etapas anteriores del desarrollo (Núñez et al. 1988)¹. Estas determinaciones concuerdan con lo observado por Pirlot & Bernier (1974, 1991) que encontraron que el componente neocortical es claramente más grande durante la vida fetal en ambos murciélagos de diferentes hábitos alimenticios. Presentando *Artibeus* un mayor grado de desarrollo en comparación al murciélago insectívoro. Estos autores además señalan que, al ser la neocorteza la parte más grande del cerebro anterior, jugaría un importante papel morfogenético en la forma del cráneo, por lo cual no puede desarrollarse tardíamente.

Es conocido que la neocorteza, en la mayoría de los roedores analizados por Bee de Speroni et al. (1988, 1989, 1992), es el componente mayor y un centro de coordinación de funciones elevadas, resultando ser uno de los mejores parámetros del status filogenético alcanzado por las especies. Los valores más bajos para bulbos olfatorios estarían relacionados con el hecho de que el olfato de estos animales no se encuentra muy desarrollado en la vida adulta. El sentido más refinado en la vizcacha de las pampas es la visión, ya que al tratarse de un animal de hábitos nocturnos, debe tener una buena vista para observar la presencia de predadores. El

¹ Desarrollo Prenatal del Encéfalo de *Lagostomus maximus maximus* (Rodentia: Chinchillidae), V Jornadas de la Sociedad de Biología de Córdoba, 4 de julio de 1988, Córdoba, pag.59.

tacto, como en la mayoría de los animales de vida subterránea, está bien desarrollado, lo mismo que el oído, que juega un papel muy importante en el reconocimiento de los sonidos de los individuos de la colonia (Contreras 1984). Estos sentidos parecen desarrollarse plenamente en la vida postnatal independiente, mientras que en la vida prenatal dentro del seno materno sólo alcanzan un desarrollo intermedio, como parece indicar el valor de $k = 0,559$ para el tallo cerebral.

DISCUSION

En base a lo expuesto arriba, se puede inferir que existe una neta tendencia progresiva en el desarrollo de las principales estructuras encefálicas, como en el telencéfalo y el cerebelo, en la vida prenatal de *Lagostomus maximus maximus*. Mientras que, al comparlas con animales adultos de esta especie, se observa que el telencéfalo presenta una leve disminución en sus valores, en contraste con un aumento notable en el tamaño relativo cerebelar. Este notable aumento cerebelar le permitirá a la vizcacha, al poco tiempo de nacer, hacer uso de sus habilidades sensoriales, locomotrices y de equilibrio, al salir de su madriguera en busca de alimento, ya que según observaciones de Llanos & Crespo (1952) se han encontrado neonatos aún con el cordón umbilical con restos de pasto en sus estómagos.

De la comparación con otros roedores adultos de aspecto similar, hábitos semejantes y que comparten el mismo hábitat, tal como *Dolichotis salinicola* (conejo del palo), parecen presentar tendencias parecidas en cuanto al mayor desarrollo del cerebelo y telencéfalo y a los valores más bajos del tallo cerebral y de los bulbos olfatorios. Estos roedores son rápidos corredores, presentando como sentidos más desarrollados la visión, audición y tacto, siendo también sociales pero a diferencia de la vizcacha son de hábitos diurnos. Grassé et al. (1955) sostienen que las crías del género *Dasiprocta* (agutí), roedor de tamaño similar y de costumbres que se asemejan a la vizcacha de las pampas, nacen en avanzado estado de desarrollo, cu-

biertos de pelo y pueden comer pasto alrededor de una hora de su nacimiento. Esta observación concuerda con los resultados obtenidos en nuestro trabajo.

Por último debemos destacar que el estudio encefálico de formas embrionales en animales precoces y de compleja vida social nos permiten conocer en qué etapa del desarrollo embrional surgen las diversas estructuras encefálicas y de esta forma podemos inferir sus tendencias a lo largo de la ontogenia y así relacionarlas con la historia de vida de la especie en estudio. De esta forma podemos concluir en acuerdo con Pirlot et al. (1987), que sostienen que se debe hipotetizar con precaución acerca de ciertas relaciones entre hábitos de vida generales y la organización general del cerebro. Es este el problema fundamental a resolver por los especialistas en neuromorfología, en colaboración estrecha con el trabajo de los neurofisiólogos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Rejanné Bernier por la lectura crítica del manuscrito y a la Bióloga Ana María Pellegrini de Gastaldo por su asesoramiento en las técnicas de laboratorio.

LITERATURA CITADA

- BALINSKI B I (1965) Introducción a la Embriología (451-473). Ed. Omega, Barcelona
- BEE de SPERONI N & AM PELLEGRINI de GASTALDO (1988) Encefalización y composición cerebral en tres roedores sudamericanos (*Dolichotis patagonum*, *Lagostomus maximus maximus* y *Calomys musculinus*). *Physis* 46:31-39
- BEE de SPERONI N & AM PELLEGRINI de GASTALDO (1989) Encefalización y tamaño relativo cerebral en *Myocastor coypus* (Rodentia: Capromyidae). *Revista de la Asociación Ciencias Naturales del Litoral, Argentina* 20:91-98.
- BEE de SPERONI N & AM PELLEGRINI de GASTALDO (1992) Comparación cuantitativa cerebral en algunos cricétidos: *Calomys laucha*, *Calomys venustus*, *Calomys musculinus*, *Graomys griseoflavus* (Rodentia: Cricetidae). *FACENA* 9: 7-18
- BEE de SPERONI N (1995) Encefalización y tamaño relativo de los componentes encefálicos en *Ctenomys mendocinus Philippi* 1869 (Rodentia, Ctenomyidae). *Mastozoología Neotropical, Argentina* 2:31-37
- CONTRERAS JR (1984) La vizcacha. En: *Fauna Argentina* 30:1-32 (eds). Centro Editor de América Latina, Buenos Aires.
- CORDER RL & HB LATIMER (1949) The prenatal growth of the brain and of its parts and the spinal cord in the dog. *Journal of Comparative Neurology* 93: 193-212.

- GRASSE PP, RL DEKEYSER & J VIREST (1955) Ordre des rongeurs. En: Grassé PP(ed) *Traité de Zoologie XVII: 1321-1573*. Masson, París.
- KONING JFR & RA KLIPPEL (1963) The rat brain, a stereotaxic atlas of the forebrain and lower parts of the brain stem. The Williams and Wilkins Company Baltimore, USA.
- LLANOS AC & JA CRESPO (1952) Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el noreste de la Provincia de Entre Ríos. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 6: 289-578.
- PELLEGRINI de GASTALDO AM & N BEE de SPERONI (1991) Composición cuantitativa cerebral en *Hydrochoerus hydrochaeris* (Rodentia: Hydrochaeridae) desde una perspectiva ecoetológica. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, Argentina* 22:11-17.
- PIRLOT P & N BEE de SPERONI (1987) Encephalization and brain composition in south american rodents (Caviidae, Cricetidae, Dasyproctidae). *Mammalia* 51: 305-320.
- PIRLOT P & R BERNIER (1974) Embryonic brain-growth in a fruit bat. *Anatomy Embryology* 146: 193-208.
- PIRLOT P & R BERNIER (1991) Brain growth and differentiation in two fetal bats: qualitative and quantitative Aspects. *The American Journal of Anatomy* 190: 167-181.
- PIRLOT P & T KAMIYA (1975) Comparison of ontogenetic brain growth in marine and coastal dolphins. *Growth* 39: 507-524.
- PIRLOT P & T KAMIYA (1982) Embryonic brain-growth in a dolphin. *Anatomy Embryology* 164: 43-50.
- RENSCH B (1958) The relation between the evolution of central nervous functions and the body size of animals. In: Huxley JA, C Hardy & EB Ford (eds) *Evolution as a process:181-200*. Allen and Unwin, London.
- SCOTT J P (1927) The embryology of the guinea-pig. *American Journal Anatomy* 60: 397-432.
- STEPHAN P, R BAUCHOT & OJ ANDY (1970). Data on the size of the brain and various brain parts. In *Insectivores and Primates*. En: NobackCR & W Montagna (eds) *The primate brain: 289-297* Appleton Century Crofts, New York.