

# TESI DI DOTTORATO IN SCIENZE DELLA TERRA, DELL'AMBIENTE E DELLE RISORSE XXXV CICLO

# TITOLO DEL PROGETTO: "EVOLUZIONE MORFOLOGICA DEL CERVELLO NEGLI UNGULATI"

Tutor: Prof. Pasquale Raia

Co-tutor: Dott.ssa Marina Melchionna

Coordinatori: Prof. Vincenzo Morra

Prof. Rosa Di Maio

Candidata: Martina Piccolo Matricola: DR993800

a.a. 2022/2023

# INDICE

#### INTRODUZIONE

Nuovi approcci	pag. 3-7
Endocast digitali	pag. 7-11
Cladi oggetto dello studio	pag. 11-12
PERISSODATTILI	pag. 12-3
HIPPOMORPHA: EQUIDI	pag. 13
CERATOMORPHA: TAPIROIDEA	pag. 13-14
CERATOMORPHA: RHINOCEROTOIDAE	pag. 14
ARTIODATTILI	pag. 14
RUMINANTIA	pag. 14-15
TILOPODI	pag. 15
SUIFORMI	pag. 15-16

#### MATERIALE E METODI

pag. 17-24

RISULTATI	pag. 25
Variazione della morfologia esocranica ed endocranica - Relative warp analysis	pag. 25-26
Valutazione degli shift prodotti nell'evoluzione esocranica ed endocranica - search.shift	pag. 26-27
Mappatura dei tassi di evoluzione della morfologia delle superfici endocraniche - rate.map	pag. 28
Valutazione della convergenza morfologica esocranica ed endocranica - search.conv	pag. 28-30
Valutazione dell'influenza filogenetica sulla variazione morfologica - PGLS_fossil	pag. 31
Mappatura della convergenza morfologica esocranica ed endocranica - conv.map	pag. 31-35
DISCUSSIONE	pag. 36-41
CONCLUSIONE	pag. 41-43
BIBLIOGRAFIA	pag. 44-51
MATERIALI SUPPLEMENTARI	pag. 52-76

## INTRODUZIONE

#### Nuovi approcci

Oggi lo studio dei reperti fossili avviene attraverso l'utilizzo di tecnologie digitali sempre più all'avanguardia. È infatti possibile maneggiare direttamente dei campioni virtuali ottenuti scansionando il fossile originale al fine di ottenere analisi sempre più dettagliate. Si è partiti con la scoperta dei raggi X da parte di Röntgen (1895) e l'invenzione della radiografia. La radiografia semplice è stata utilizzata per la prima volta in paleoantropologia per catturare l'immagine di alcuni resti dentognatici umani di Neanderthal provenienti da diversi siti fossiliferi del Paleolitico superiore come: La Naulette, Goyet (Belgio), Krapina (Croazia), Mauer (Germania) e Pøedmostí (Moravia) (Walkhof, 1902; Gorjanovi'c-Kramberger, 1906; Schoetensack, 1908). Il grande successo riscosso da tale tecnologia ha fatto sì che essa venisse sempre più sfruttata nell'ambito degli studi paleontologici e paleoantropologici.

Il limite di questa tecnica è che, generando immagini bidimensionali, può condurre ad errori di sovrapposizione di strutture che potrebbero, così, essere mal interpretate. Il limite della radiografia è stato ampiamente superato con l'avvento della tomografia computerizzata (TAC) tridimensionale e la scansione di superficie (SC) e/o la fotogrammetria (PT) dei reperti, che hanno reso i modelli fossili più facilmente disponibili e gestibili. Queste metodologie hanno consentito di indagare a fondo la morfologia tridimensionale dei fossili, sia esterna (fotogrammetria e scansione superficiale) che interna (TAC).

Tate e Cann (1982) e Conroy e Vannier (1984) sono stati i pionieri di quella che oggi viene chiamata "era della Paleontologia Virtuale e Computazionale", essendo i primi ricercatori ad applicare il metodo della tomografia computerizzata agli studi paleontologici sui vertebrati. Questo nuovo approccio ha aperto la strada a un campo di ricerca sempre più ricco di scienziati che hanno iniziato a combinare le nuove tecnologie con il metodo tradizionale (Zollikofer Ponce de Leon, 2005; Cardini e Loy, 2013; Sutton et al., 2014).

Con queste nuove metodologie è stato possibile avere la sensazione di studiare direttamente le caratteristiche di un fossile, proprio come se lo si studiasse dal vivo, con il grosso vantaggio che il reperto risulta accessibile a tutti, preservato dall'usura o dal possibile danneggiamento e di facile diffusione.

Con l'implementazione della paleontologia digitalizzata computazionale è stato inoltre possibile fare qualcosa di impensabile prima, ossia riportare alla loro forma originaria fossili che hanno subito processi di deformazioni tafonomiche. È stato inoltre possibile ricostruire parti mancanti di un fossile in presenza della parte simmetrica conservata, così da renderlo accessibile per le analisi morfologiche (Zollikofer e Ponce de León, 2005; Weber e Bookstein, 2011; Profico et. al, 2019; Buzi et al., 2021).

L'innovazione tecnologica ha consentito anche la formazione di database online *open source*, fonte essenziale di materiale da analizzare per lo studio paleontologico, a cui ogni ricercatore può attingere, sia per prelevare campioni, sia per caricarne in rete di nuovi, al fine di ottenere uno scambio significativo ed ottimale dei reperti da analizzare. A questo scopo nascono database online come **Morphomuseum**, **Phenome10K**, **Digimorph**, **Sketchfab**, **Morphosource**, i quali si arricchiscono, giorno dopo giorno, di campioni nuovi.

La tomografia computerizzata (TC) su campioni fossili ha permesso agli scienziati di esplorare le cavità più interne (grandi o piccole) del cranio dei vertebrati (Lillie 2016, Profico et al. 2018). Ciò ha consentito di evidenziare i processi e i modelli evolutivi delle porzioni interne anche delle ossa più piccole, o lo sviluppo delle strutture intracraniche (ad esempio, l'evoluzione del cervello, le strutture delle cavità), come mostrato nella Fig. 1.



Figura 1. Scansioni TC comparative del cervello Diceros bicornis e Ceratotherium simum (Da Iurino et al. 2020).

Tuttavia, l'acquisizione di modelli 3D non è la fase ultima del lavoro, poiché spesso tali modelli vanno sottoposti a delle analisi preliminari che permettano di creare un set di dati pulito e quanto più vicino possibile alla reale morfologia del campione, eliminando ogni possibile artefatto proveniente dalla fossilizzazione o dalla acquisizione virtuale. Solo dopo aver svolto questa fase il campione digitale si può dire pronto alle analisi e quindi può essere sottoposto ad una serie di indagini analitiche (Drake, 2011; Melchionna et al., 2021).

In ultimo, ma non per importanza, il modello 3D può essere stampato e osservato, utilizzando, oltre al senso della vista, anche quello del tatto, che può essere fondamentale nell'indagine paleontologica. La stampa consente, inoltre, una divulgazione scientifica sicuramente più efficace del campione oggetto di studi, in quanto vi è la presenza fisica dello stesso. È possibile, così, rendere disponibile ad una platea più ampia l'accesso a quanto di più vicino esista al fossile originale, che viene presentato nell'ambito di un'attività divulgativa, suscitando sicuramente maggiore interesse negli ascoltatori e fornendo dettagli anatomici molto più specifici, impossibili da individuare attraverso delle semplici fotografie.

La tecnologia negli ultimi anni ha fatto passi da gigante, motivo per cui la potenza di calcolo è stata enormemente aumentata, tanto da consentire l'esplorazione del campo dell'evoluzione fenotipica e della morfometria in modo più approfondito, utilizzando approcci sia paleobiologici che paleoecologici. La disponibilità di modelli tridimensionali dei resti fossili consente di studiare l'evoluzione delle dimensioni e della forma degli organismi in maniera innovativa. La morfologia delle specie è infatti definita da due variabili, dimensione e forma, spesso fortemente correlate (Shingleton et al., 2007; Figueirido et al., 2011; Voje et al., 2014; Klingenberg, 2016; Castiglione et al 2019) e talvolta limitate dall'esistenza di *constraint* evolutivi (Gould, 1989; Brakefield, 2006; Arnold, 2015; Meloro et al., 2015; Castiglione et al., 2018). L'indagine sulla diversità fossile permette di ipotizzare l'esistenza di un cambiamento di forma indotto dalle dimensioni (definito allometria) a diverse scale tassonomiche (Speed e Arbuckle, 2016).

Pressioni evolutive e cambiamenti morfologici legati alla taglia potrebbero generare schemi di convergenza morfologica (adattativa) in cladi anche molto distanti tra loro (Harmon et al., 2005; Mahler et al., 2010; Losos, 2011; Meloro et al., 2015). La convergenza si riscontra soprattutto in caso di cladi che si sono evoluti in ambienti estremi, quando la pressione ambientale è molto forte, sebbene le distanze filogenetiche siano significative. È il caso, ad esempio, dei crani dei carnivori marsupiali e placentali di specie estinte con denti a sciabola (Wroe e Milne, 2007; Goswami et al., 2011; Piras et al 2018; Melchionna et al. 2021).

L'evoluzione indipendente di adattamenti morfologici simili sotto pressioni selettive simili è comunemente considerata una dimostrazione della convergenza evolutiva (Harmon et al., 2005; Losos, 2011). L'evoluzione convergente è, attualmente, la migliore spiegazione di molte ipotesi e processi alla base dell'evoluzione iterata di forme simili nel tempo (Tseng e Flynn, 2018).

A partire dai dati fossili virtuali è possibile svolgere una serie molto ampia di indagini statistiche. La più diffusa è l'analisi morfometrica, testata ed applicata già da tempo anche con dati bidimensionali.

Attraverso l'applicazione della morfometria geometrica si effettuano studi quantitativi della forma biologicamente intesa, della sua variazione e covariazione in dipendenza di altre variabili (fattori biotici o abiotici). Tale quantificazione consente di avere un rigore maggiore nella descrizione e nel confronto tra morfologie.

Il principio della morfometria geometrica trae le sue origini dal Paradigma di Procuste (Kendall D.G. 1981; Kendall D.G. 1984; Kendall D.G. 1985). L'analisi delle Procuste è volta al confronto di due configurazioni che possono essere state mascherate da traslazioni, rotazioni, dilatazioni e riflessioni ridondanti (Kendall D.G. 1984).

Secondo il sopra enunciato paradigma i passaggi per effettuare un'analisi di questo tipo sono:

- a) Digitalizzazione dei landmarks (punti notevoli);
- b) Esclusione di ogni variabile forma-indipendente;
- c) Analisi statistica;
- d) Rappresentazione grafica dei risultati.

L'applicazione della morfometria consente, quindi studi significativi di morfologia comparativa.

È possibile riconoscere tre tipologie differenti di morfometria, distinte per la natura dei dati analizzati:

- La <u>morfometria tradizionale</u> si occupa di riassumere la forma in termini di misure espresse come lunghezza, larghezza, rapporti o angoli, che possono essere analizzati singolarmente (analisi univariate) o più alla volta (analisi multivariate);
- La <u>morfometria geometrica landmark-based</u> che parte da punti, definiti di riferimento, (punti anatomici discreti, descritti da coordinate cartesiane a 2 o 3 dimensioni) ed è multidimensionale;
- 3) La <u>morfometria geometrica outline-based</u> consiste nel riassumere la forma attraverso una serie di curve aperte o chiuse, tipicamente senza assumere punti di riferimento fissi.

Tutti gli approcci moderni alla morfometria sono *landmark-based*. Per landmark si intendono punti corrispondenti a strutture anatomiche riconoscibili su tutti gli esemplari, indipendentemente dalla specie, presi in analisi.

Bookstein (1990, 1991) ha classificato i landmark come di tipo 1, 2 o 3 in base alla loro posizione strutturale e a quanto possano essere informativi in termini di processi biologici e fattori epigenetici.

Tipo I: punti matematici che forniscono informazioni più significative sulle variazioni di forma, in quanto la loro posizione strutturale (ad esempio in corrispondenza di processi ossei o delle intersezioni delle suture o dei foramina) supporta l'**omologia** e può fornire informazioni sulle variazioni di forma lungo uno qualsiasi dei tre assi (cioè, il landmark può essere spostato in qualsiasi direzione).

Tipo II - punti matematici la cui omologia [topologica] è fornita solo da criteri geometrici, non biologici o istologici (ad esempio, un punto di massima curvatura).

Tipo III - punti matematici con almeno una coordinata mancante, nel senso che la sua posizione dipende statisticamente dalla posizione di altri landmark e/o dall'orientamento dell'esemplare nel suo complesso (ad esempio, una delle due estremità di un diametro maggiore di una concavità).

L'omologia di cui si parla in questo caso, tuttavia, non è quella biologicamente intesa (di derivazione embrionale comune), bensì quella definita **omologia geometrica**, che si concentra sulla variazione delle relazioni tra le posizioni delle strutture nei vari campioni.

Allo scopo di investigare le variazioni della morfologia vengono utilizzati landmark e semilandmark per l'analisi morfologica e la mappatura.

I semilandmark sono una serie di punti che si dispongono l'uno rispetto all'altro in base a una regola coerente, disposti statisticamente ed equidistanti tra loro, con l'intento di esprimere globalmente l'andamento morfologico dei campioni. I personal computer e la tecnologia hanno attualmente permesso la nascita di nuovi strumenti digitali utili alla ricerca paleontologica, tra cui nuovi software per l'analisi delle immagini e l'analisi computazionale (Jablonski e Shubin, 2015; du Plessis e Broeckhoven, 2019; Melchionna et al., 2021).

Geometricamente, le forme sono rappresentate da vettori di coordinate di punti (landmark) che possono essere confrontati matematicamente. La *shape* si riferisce alla forma iniziale (intesa come somma di forma e dimensione) che viene in seguito standardizzata a dimensioni unitarie e che possono essere variamente quantificate.

Il primo step dell'analisi morfologica è la omogenizzazione del campione al fine di eliminare tutte le informazioni che non riguardano la variazione di forma. A questo punto è possibile visualizzare il campione in due modalità differenti:

- I. Le forme sono identificate da nuvole di punti senza alcuna corrispondenza/omologia specifica.
- II. Le forme sono definite da landmark che sono anatomicamente o topologicamente omologhi in diverse configurazioni (**omologia geometrica**).

Tra i due sopraindicati è il secondo approccio quello più diffuso in ambito biologico, paleontologico e medico (Adams et al., 2013, Piras et al., 2010, Piras et al., 2019) ed è utilizzato per analizzare le forme sulla base delle omologie geometriche (corrispondenze morfologiche significative di determinate aree prese in analisi rilevabili su ogni campione indipendentemente dalla specie).

# Endocast digitali

Quanto detto in precedenza è vero sicuramente per i campioni fossili di natura ossea, ma ancor più vero ed interessante per quanto riguarda la ricostruzione di aree interne del fossile stesso. Nuove tecnologie sviluppate negli ultimi anni rendono possibile, a partire dal modello osseo fornito dal campione, la ricostruzione di elementi del fossile che normalmente non fossilizzano: stiamo parlando degli organi interni.

L'aspetto più interessante, che coinvolge differenti tipologie di studi, è proprio l'indagine relativa all'evoluzione del cervello, più precisamente del calco interno della cavità endocranica che prende il nome di **endocast**. Prima dell'invenzione di queste tecnologie tanto innovative, uno studio del genere era molto più complesso dal momento che testimonianze nel record fossile di endocast naturali sono estremamente rare (ne è un esempio il bambino di Taung, descritto, tra gli altri, da Tobias nel 1984).

Negli anni '70 e '80 esistevano diversi modi per realizzare endocast. Il primo consisteva nel versare un materiale chiamato gesso di Parigi, composto da solfato di calcio, direttamente nel cranio rivestendo in questo modo la cavità interna. Questi interventi venivano solitamente eseguiti solo sulla calotta cranica e sulle porzioni della base del cranio. Un'altra tecnica consiste nell'uso dell'alginato che, formando uno stampo, permetteva di produrre un endocast in gesso.

Il lattice liquido (vedi Fig. 2) divenne con tempo uno standard per la realizzazione degli endocast. Questo materiale, previo trattamento termico a 100°C per renderlo più fluido, veniva fatto scorrere all'interno del cranio e successivamente fatto fuoriuscire attraverso il forame magno.



Figura 2. Esempi di endocast di lattice di: (a, b) gorilla; (c, d) bonobo (da Holloway 2018 e Bruner et al. 2018).

Negli anni successivi si è preferito utilizzare diversi prodotti derivati dalla fusione del silicone per realizzare calchi straordinariamente verosimili, che producevano dettagli davvero molto fini. Tra questi, in alternativa alle procedure sopra indicate, è stato utilizzato anche, per maneggevolezza e disponibilità, il materiale usato in odontoiatria per la produzione di impronte dentali, ottenendo alti livelli di risoluzione (come mostrato in Fig. 3).



Figura 3. Sopra e sotto in due viste differenti: endocast di uomo moderno realizzato realizzato con materiale odontoiatrico (da Holloway 2018 e Bruner et al. 2018).

Tutti i metodi elencati sino ad ora sono accomunati da una problematica. In ambito paleontologico può essere molto rischioso adottare tali procedimenti invasivi sul fossile poiché potrebbero apportare una certa alterazione del campione originale.

In questo contesto storico si inseriscono le metodologie di scannerizzazione digitali (Fig. 4), che offrono l'enorme vantaggio della ripetibilità, della non alterazione del campione e della fedeltà di riproduzione.



Figura 4. a), b) Esempio di scansione di un cranio fossile (da Iurino et al. 2013); c) esempio di estrazione di un cranio da TC (da Bruner et al. 2018).

La qualità della scansione dipende innanzitutto dallo stato del fossile, poi dalla potenza di risoluzione del macchinario impiegato e dall'errore dell'operatore, soprattutto in presenza di tecnologie particolarmente avanzate.

A riprova della fedeltà di riproduzione di tali tecnologie, sono stati scansionati alcuni endocast materiali (in gesso, gomma, ecc.) ed i relativi campioni originali, avendo come risultato una migliore rappresentazione del dato fossile da parte del modello digitale (Pandolfi et al. 2020).

Altra caratteristica singolare, che attualmente è stata risolta da nuovi approcci metodologici, è relativa al calcolo del volume endocranio. Agli esordi della paleontologia tale calcolo era effettuato inserendo dei materiali, utilizzati come unità di misura (es. semi, riso, ecc.) dei quali veniva poi calcolato il volume, in maniera comunque abbastanza approssimativa (Pandolfi et al. 2020).

Attualmente i programmi di calcolo disponibili sono in grado di fornire matematicamente una stima ben più oggettiva del volume endocranico a partire da quelli che sono definiti voxel (l'analogo dei pixel ma nelle tre dimensioni). Il calcolo dei voxel è tanto più accurato quanto più accurata è la segmentazione iniziale.

La strada verso la ricostruzione digitale degli endocast non è stata, però, una strada in discesa. Molte sono state le tecniche applicate prima di giungere ad una maggiore automazione.

Le prime ricostruzioni necessitavano di tempo e pazienza ed erano maggiormente soggette all'errore dell'operatore dal momento che manualmente venivano riempite, con diverse tecniche, le superfici endocraniche per consentirne la ricostruzione, attraverso un processo definito segmentazione (Fig. 5, Morita et al. 2015, Kubo et al. 2011). Tale processo consente di lavorare su ogni singola slice di una scansione, individuando, di volta in volta, la cavità endocranica.



Figura 5. Esempio di ricostruzione manuale di un endocast (da Bruner et al. 2018).

In questo studio è stato applicato uno strumento di indagine più recente, chiamato **endomaker**, un algoritmo scritto in linguaggio R ed incluso del pacchetto 'Arothron' (Profico et al., 2018).

La funzione **endomaker** deriva da un nuovo strumento semiautomatico, denominato **AST-3D** (Automatic Segmentation Tool for 3D objects, Profico et al., 2018) il quale serve ad individuare le cavità di una superficie tridimensionale ed estrarne le superfici interne (inclusi gli endocast) a partire da modelli digitali.

**AST-3D** è il modello di partenza da cui si è successivamente sviluppato **endomaker**. In **AST-3D** è necessario che l'utente disponga attraverso opportuni software (ad esempio il software utilizzato in questo studio: Amira) il/i POV (point of view) a partire dai quali viene ricostruita la cavità individuata attraverso l'algoritmo dello *spherical flipping* (Katz et al. 2005). **endomaker** è una implementazione di tale metodo, settata per riconoscere la cavità cerebrale come cavità maggiore e per disporre automaticamente il POV a partire dal quale ricostruire l'endocast.

# Cladi oggetto dello studio

La classe dei Mammiferi si divide in tre gruppi principali: i Prototheri (monotremi), i Metatheri (marsupiali) e gli Euteri (mammiferi placentali). I mammiferi sono una classe di vertebrati tetrapodi omeotermi distinti dal fatto che la femmina è in grado di produrre latte dalle ghiandole mammarie (o strutture analoghe) per nutrire i propri piccoli. Ad eccezione dei monotremi che depongono le uova, gli altri mammiferi sono vivipari (Lawrence, 2008).

Questo studio fa parte di un più ampio lavoro che riguarda l'evoluzione del cervello in diversi gruppi animali, compreso l'uomo. In particolare, il lavoro si concentra su grandi e piccoli mammiferi erbivori appartenenti ai perissodattili e gli artiodattili.

L'oggetto di questo ampio studio è l'evoluzione del cranio, e in particolare della sua struttura più misteriosa ed interessante: il cervello. Tuttavia, è necessario specificare quali taxa siano oggetto di interesse di questo lavoro.

## PERISSODATTILI

I perissodattili sono ungulati generalmente con dita dispari. L'apomorfia che li contraddistingue è che l'asse di simmetria dei loro arti è nel terzo dito (contando dal pollice = I al mignolo = V), a differenza degli artiodattili, l'altro ordine indagato in questo lavoro, per i quali l'asse corporeo passa tra il terzo ed il quarto dito (Fig.6).



Figura 6. Zampe dei Perissodactyla e degli Artiodactyla. (da https://quizlet.com/172721182/artiodactyla-perissodactyla-andcetacea-study-guide-flash-cards/; https://science.umd.edu/classroom/bsci338m/Lectures/Laurasiatheria2.html.).

Inoltre, i perissodattili condividono molte altre caratteristiche anatomiche. Sono tutti *hind gut digesters,* il che significa che una parte importante della digestione avviene nella parte posteriore del tratto digestivo. Ciò è in contrasto con i ruminanti, dove l'intestino anteriore è più importante. L'ordine dei mammiferi Perissodactyla comprende 17 specie esistenti, suddivise in tre famiglie ben distinte: Equidae (cavalli, zebre e asini), Rhinocerotidae (rinoceronti) e Tapiridae (tapiri), passando per una serie di gran lunga maggiore di taxa estinti. I perissodattili viventi rappresentano un piccolo gruppo residuale di un gruppo più diversificato e ricco di specie che si è sviluppato durante il tardo Paleocene (Radinsky, 1969) o l'inizio dell'Eocene (Gingerich 1991) e si è ampiamente distribuito. Oggi diversi membri di ciascuna famiglia sono minacciati di estinzione o addirittura estinti. I Perissodactyla presentano un abbondante record fossile rispetto ad altri mammiferi, il che ha permesso di indagare e conoscere a fondo la loro storia evolutiva (Simpson, 1945, 1951; Radinsky 1965; Forsten 1989; Prothero e Schoch 1989; MacFadden 1992), tanto da rendere emblematico lo studio della regressione del numero di dita negli equidi in paleontologia (Matthew 1926, McHorse et al. 2019). Tradizionalmente, i Perissodactyla sono stati suddivisi in due sottordini: Hippomorpha

per la superfamiglia Equoidea (e due superfamiglie estinte) e Ceratomorpha per le moderne superfamiglie Tapiroidea e Rhinocerotoidea (Wood 1937; Simpson 1945; Radinsky 1966).

## **HIPPOMORPHA: EQUIDI**

Gli Equidae comprendono tre sottofamiglie: gli Hyracotheriinae basali (Eocene), gli Anchitheriinae dal tardo Eocene alla fine del Miocene e gli Equinae dal Miocene ad oggi. Il genere Equus è attualmente l'unico clade vivente. L'etologia dei cavalli selvatici si basa su gruppi familiari chiamati bande, che possono contenere da due a venti (o più) individui. Le dimensioni variabili dei gruppi possono essere il risultato dell'ambiente e della densità di popolazione. È stato dimostrato che la vita di gruppo aiuta gli animali a ridurre il rischio di predazione (Pusey e Packer, 1997), a riprova di questa teoria c'è il fatto che in aree più ampie e scoperte i gruppi tendono ad essere più numerosi (Molvar e Bower, 1994), come confermato dallo studio dell'USGS. Le bande sono generalmente composte da un singolo stallone poligamo, femmine adulte, maschi di un anno e giovani femmine. Miller (1979) ha scoperto, inoltre, l'esistenza di gruppi di stalloni, che si formano, di solito, quando i maschi subordinati raggiungono l'età di due anni, anche se occasionalmente i maschi giovani restano con la banda di origine a patto che lo stallone non li allontani. La zebra di pianura (Equus burchellii), la zebra di montagna (Equus zebra) e il cavallo di Przewalski (Equus ferus przewalskii) si dispongono tutti secondo una struttura sociale di tipo harem, spazialmente non territoriale, nota come organizzazione di tipo I (Klingel, 1975; Rubenstein, 1989). Esiste, tuttavia, anche una struttura organizzativa di tipo II negli equidi, che è composta da maschi adulti che controllano determinati territori geografici e da femmine che si spostano tra di essi. La zebra di Grevy (*Equus grevyi*), l'asino selvatico africano (Equus africanus) e l'asino selvatico asiatico (Equus hemionus) sono un esempio di organizzazione di tipo II. Le bande sono generalmente caratterizzate da una dominanza interna da parte dello stallone, che controlla attivamente le zone di pascolo. L'alimentazione è l'attività centrale nella vita di un equide e può occupare circa la metà delle attività giornaliere. Tra i perissodattili, gli equidi mostrano un'etologia piuttosto complessa, dettata dalla vita sociale e dalla attribuzione e riconoscimento di ruoli specifici all'interno delle bande.

#### **CERATOMORPHA: TAPIROIDEA**

Si ritiene che i tapiri (famiglia: Tapiridae) si siano originati in Asia circa 40 milioni di anni fa e che siano successivamente migrati nelle Americhe (Eisenberg 1981; Hershkovitz 1954). La distribuzione attuale di questi mammiferi è prevalentemente concentrata negli ecosistemi di foresta nei quali svolgono un ruolo significativo come disperditori di semi. (Eisenberg 1989; O'Farrill et al. 2006; Naranjo 2009; Fragoso et al. 2016). I tapiri hanno corpi robusti e cilindrici, code corte ed un lungo labbro superiore che forma una sorta di proboscide flessibile (Eisenberg 1989). Presentano quattro dita sugli arti anteriori e tre su quelli posteriori e gli arti sono spessi e corti. Da ogni dito spuntano unghie larghe, spesse e nere che formano gli zoccoli (da cui il nome ungulati, Reid 1997). I tapiri si nutrono di foglie, germogli, corteccia, frutti e fiori di diverse specie di piante (Eisenberg 1989; Bodmer 1990). A causa delle loro grandi dimensioni e della loro ecologia trofica, devono trascorrere più del 70% delle loro attività giornaliere a nutrirsi o a cercare cibo (Terwilliger 1978; Foerster e Vaughan 2015).

I tapiri sono animali sia diurni che notturni, tuttavia percorrono distanze maggiori nelle ore crepuscolari e conducono generalmente una vita solitaria (Foerster 1998).

#### **CERATOMORPHA: RHINOCEROTOIDAE**

Durante il Terziario, i rinocerotidi erano i perissodattili più abbondanti, in particolare nel medio e tardo Eocene del Nord America e dell'Asia (Prothero & Schoch 1989; Prothero 1993).

I rinoceronti ad oggi viventi [le due specie africane, il rinoceronte bianco (*Ceratotherium simum*) e il rinoceronte nero (*Diceros bicornis*), e le tre specie asiatiche, il rinoceronte indiano (*Rhinoceros unicornis*), il rinoceronte di Giava (*Rhinoceros sondaicus*) e il rinoceronte di Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*)] sono tutti erbivori, generalmente solitari, con differenze morfologiche nella dentizione, nella formula dentaria, nel numero di corni (caratteristiche diagnostiche spesso utili nell'individuazione delle specie) e, di conseguenza, anche nella dieta (Dinerstein, 2011).

#### ARTIODATTILI

Gli Artiodactyla, gli ungulati dal numero di dita generalmente pari (maiali, cammelli, cervi, bovini, ecc.), sono l'ordine di mammiferi terrestri più diversificato oggi esistente e di maggior successo in termini di numero di generi e famiglie riconosciute. Gli Artiodactyla e i Cetacea sono tradizionalmente assegnati agli Ungulata (McKenna 1975). I rappresentanti viventi dell'ordine Artiodactyla sono suddivisi in tre sottordini: Ruminantia (mucche, cervi, gazzelle), Tylopoda (cammelli, alpaca, lama) e Suiformes (maiali, pecari, ippopotami).

Il gruppo degli Artiodactyla comprende, oltretutto, i mammiferi più differenziati, sia per quanto riguarda la locomozione che per quanto riguarda la digestione. L'antilope ed il cervo sono stati classificati come i mammiferi più veloci esistenti attualmente. Lo straordinario apparato digerente degli artiodattili, che consente loro di nutrirsi di vegetali poveri di proteine nutritive, ha dato loro un enorme vantaggio, tanto che sono, dopo i roditori, i più abbondanti della loro classe. I generi *Giraffa* e *Bos* annoverano le specie con le maggiori dimensioni tra i mammiferi terrestri.

I primi artiodattili sono immediatamente riconoscibili per la presenza di un carattere fortemente diagnostico: l'astragalo a doppia puleggia.

#### RUMINANTIA

L'ordine Ruminantia comprende 176 specie viventi di animali il cui peso varia da circa 1 kg del moscardino minore a circa 1000 kg della grande giraffa toro. I ruminanti hanno colonizzato tutte le regioni del mondo, e sono stati sottoposti a forti pressioni competitive che hanno comportato la formazione di differenti specializzazioni. Queste hanno consentito agli artiodattili una ripartizione ottimale delle nicchie ecologiche, così da abbassare la competizione. L'ampia varietà di esigenze metaboliche delle diverse specie di ruminanti selvatici ha condotto ad una straordinaria diversità di anatomia, fisiologia e metabolismo digestivo. Questa diversità è servita per adattarsi alle diverse fonti di cibo e alle variazioni stagionali. I ruminanti sono mammiferi del sottordine Ruminantia, che comprende Giraffidae, Cervidae, Antilocapridae, Moschidae Tragulidae e Bovidae, essi hanno una lunga storia evolutiva. Il carattere diagnostico che li distingue dagli altri artiodattili è la presenza di: rumine, reticolo, omaso e abomaso o istmo (omologo all'abomaso). I ruminanti presentano anche alcune caratteristiche scheletriche che aiutano l'identificazione dei fossili, come la mancanza degli incisivi mascellari e la presenza di canini mandibolari a forma di incisivo (Gentry, 2000). I Tragulidae (4 specie) sono piccoli ruminanti solitari che vivono nelle foreste, simili a cervi. Sono la più primitiva di tutte le famiglie viventi, che hanno subito pochi cambiamenti morfologici nel corso della loro storia evolutiva. La loro primitività è dovuta a: 1) un comportamento sociale molto semplice; 2) la conservazione della cistifellea e del cieco (Janis, 1984); 3) la mancanza di un vero omaso (Langer, 1988). I Moschidae (cervi muschiati; 5 specie) sono piccoli cervi delle foreste asiatiche i cui maschi hanno una insolita ghiandola muschiata davanti ai genitali. Come i tragulidi, solo i maschi dei moschidi presentano corna o palchi ed hanno, inoltre, grandi denti canini superiori. I Bovidae (bovini, pecore, capre, antilopi; 140 specie), Giraffidae (giraffe e okapi), Cervidae (cervi dalla coda bianca, cervi rossi, caribù, alci; 41 specie) e Antilocapridae (antilocapra) comprendono specie più familiari. Altre famiglie estinte sono generalmente riconosciute (Carroll, 1988): Hypertragulidae, Leptomerycidae, Gelocidae e Palaeomerycidae. I Bovidae e i Cervidae sono distribuiti quasi universalmente, mentre le altre famiglie hanno un areale molto più ristretto. Le specie di ruminanti presentano preferenze alimentari innate, distinte da specie a specie. Un modo semplice di classificare queste preferenze è fornito da Hofmann e Stewart nel 1972. Essi individuano: 1) i "browsers", che prediligono innatamente i frutti, i germogli e le foglie (tipicamente di arbusti ed alberi); 2) i "grazers", che preferiscono le graminacee; 3) gli "intermediate feeders", che passano dai frutti alle foglie, alle graminacee, di solito a seconda della stagionalità.

#### TILOPODI

Il sottordine Tylopoda è un piccolo gruppo di sei specie di camelidi, caratterizzati da un'anatomia peculiare. I camelidi hanno uno stomaco complesso a tre compartimenti con mucosa ghiandolare in tutti i compartimenti. La digestione gastrica è simile a quella dei ruminanti, in quanto entrambe comportano la scomposizione del cibo in pezzi più piccoli, ma si tratta solamente di processi analoghi. I due sottordini di vertebrati si sono separati l'uno dall'altro circa 30-40 milioni di anni fa, quando le specie primitive avevano ancora stomaci semplici. Entrambi i gruppi di animali utilizzavano piante fibrose come principale fonte di cibo ed hanno sviluppato sistemi di fermentazione intestinale simili al fine di ottenere una migliore estrazione dei nutrienti. Ciò suggerisce che il processo di fermentazione sia stato sviluppato in modo indipendente tra i due gruppi di animali (convergenza adattativa). I camelidi, come i ruminanti, rigurgitano e rielaborano in bocca il cibo ingerito, ma sono più efficienti dei ruminanti nell'estrarre proteine ed energia da cibo di scarsa qualità (probabilmente a causa della scarsità di cibo che caratterizza gli habitat in cui vivono). La struttura sociale della vigogna consiste in gruppi familiari composti da due o cinque femmine e dai loro piccoli, dominati da un unico maschio dominante. I guanachi sono più flessibili delle vigogne, dal momento che alcune popolazioni sono sedentarie mentre altre sono migratrici. Il comportamento migratorio richiede cambiamenti nei modelli dei gruppi familiari e maschili. Esistono maschi solitari, ma durante l'inverno possono formarsi aggregati di femmine che si riuniscono durante tutta la stagione. Si può dedurre da ciò che la struttura sociale di queste specie è piuttosto varia. Tutti i denti dei camelidi sono saldamente attaccati all'osso mascellare, in modo simile a quanto accade nelle pecore e nelle capre, ma in contrasto con l'attacco più lento dei denti dei bovini. Questi denti premendo contro il cuscinetto dentale superiore consentono di strappare la vegetazione. Le labbra dei camelidi presentano una peculiarità unica nel suo genere, poiché il labbro superiore è diviso in due da una fessura nella pelle e ciascun lato della bocca può essere utilizzato indipendentemente in cerca di cibo.

#### SUIFORMI

Il sottordine Suiformes è composto da tre famiglie esistenti: Suidae, annovera specie comuni come cinghiali e maiali, Tayassudiae (pecari), che condividono con il precedente gruppo un antenato comune risalente a circa 23-47 milioni di anni fa (Gongora et al., 2011), ed Hippopotamidae. In

Europa, Africa e Asia, i suini selvatici sono ampiamente diffusi. Gli studi etologici sui suidi hanno sempre destato molto interesse in campo scientifico anche se si sono dimostrati di difficile osservazione. I comportamenti dell'ilochero (Hylochoerus meinertzhageni) e del potamocero (Polamochoerus porcus) sono stati osservati in natura e nei giardini zoologici. Le specie asiatiche, il maiale barbuto (Sus barbatus), il maiale di Giava (Sus verrucosus), il raro babyrusa (Babyrousa babyrussa) e il cinghiale nano (Sus salvanius), di recente riscoperta, sono tutti quasi sconosciuti. I suidi sono più difficili da studiare sul campo rispetto ad altri ungulati a causa della loro intelligenza, attenzione, oltre che per i loro sensi estremamente sviluppati di olfatto e udito. La maggior parte dei membri dei Suidi non ha una specializzazione alimentare, e si presenta come onnivora. Questo ha consentito loro di occupare quasi tutte le nicchie ecologiche a patto che ci sia una minima quantità di vegetazione fruibile. Sus scrofa, ad esempio, ha un areale geografico straordinariamente ampio, abita in tutti i tipi di foreste, zone umide e persino in terreni agricoli intensamente popolati. Adattamenti simili si osservano nel Potamochoerus, nel Sus verrucosus e nel Sus barbatus, anche se in misura ridotta. Periodicamente, una parte della popolazione di Sus barbatus effettua una grande migrazione in gruppi numerosi, della quale sono attualmente sconosciute le cause ed è un comportamento insolito nei suidi. Sebbene la struttura sociale dei Suidae abbia recentemente destato una notevole attenzione, l'attuale comprensione è ancora molto limitata. La femmina e la sua cucciolata sono l'unità sociale fondamentale nel Sus scrofa selvatico e domestico (mother family). Quando i piccoli vengono svezzati, dopo circa tre mesi, due o più femmine si associano creando una unità più grande (family group, da noi inserita nella categoria group per numero di individui che include) che persiste fino all'inizio della stagione degli amori, quando i verri si uniscono alle femmine. A questo punto, i giovani maschi abbandonano il gruppo o vengono allontanati dai maschi adulti (Snethlage, 1957, Nasimovic, 1966). Tuttavia, non è ancora chiaro cosa accada alle giovani femmine da questo punto in poi. Degno di nota è il fenomeno osservato in molti suidi di sincronizzazione delle nascite con le stagioni favorevoli, come a garantire cibo a sufficienza per la prole nascitura.

# MATERIALI E METODI

In questo studio è stata analizzata la variazione morfologica del cranio e della sua struttura più interna: il cervello.

Il database di partenza si compone, per quanto riguarda i crani, di 128 campioni appartenenti a 96 specie incluse in 18 famiglie differenti (Tab. 1, materiale supplementare).

Lo studio relativo agli endocast è stato effettuato prendendo in considerazione un database di 45 campioni appartenenti a 42 specie di 12 famiglie differenti (Tab. 4 dei materiali supplementari).

Le superfici tridimensionali e/o le scansioni TC utilizzate in questo studio sono state prelevate da diversi database online opensource, tra cui Morphosource (https://www.morphosource.org/), Digimorph (http:// digimorph.org/index.phtml), Phenome10K (https://www.phenome10k.org/), Sketchfab

(https://www.google.com/search?q=sketchfab&oq=ske&aqs=chrome.1.69i57j69i59j69i60l2j69i65. 2085j0j4&sourceid=chrome&ie=UTF-8) e KUPRI (http://dmm.pri.kyotou.ac.jp/dmm/WebGallery/index).

Le superfici sono state estratte utilizzando Amira (v.5.4.5, Visualization Sciences Group, 2013) ed elaborate attraverso il software Geomagic Studio (v.2014.3.0.1781, Geomagic, 2014). Le analisi statistiche sono state condotte utilizzando il software RStudio (RStudio Team. (2015). RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston, MA. Retrieved from http://www.rstudio.com/).

Per l'estrazione degli endocast a partire dalle superfici è stata applicata una nuova metodica che ha consentito di automatizzare l'operazione. Si tratta della funzione **endomaker** (Profico et al. 2018) sviluppata in ambiente R. **endomaker** è una funzione che consente di estrarre automaticamente in R le superfici endocraniche. Innanzitutto, esso consente di distinguere l'area cerebrale in quanto cavità maggiore del cranio. Successivamente la funzione in piena autonomia, a partire da una mesh tridimensionale di un cranio, in cui siano distinguibili un interno ed un esterno, individua un POV (punto di vista) di riferimento e da esso inizia la ricostruzione della cavità endocranica secondo la metodologia AST-3D (Profico et al. 2018), ossia a partire dall'interno del cranio, per cui la superficie visibile risulterà quella interna e viceversa, quella esterna risulterà quella invisibile.

Ove questo non sia stato possibile (ad esempio per un eccessivo sviluppo di altre cavità come quelle relative ai bulbi olfattivi) si è dovuto procedere inserendo manualmente il/i POV di riferimento in Amira e, a partire da essi, ricostruire la superfice degli endocast applicando manualmente la metodologia AST-3D in R. In entrambi i casi gli endocast prodotti sono stati rielaborati in Geomagic al fine di rimuovere tutto ciò che non fosse identificabile come endocast (ad esempio artefatti prodotti dalla funzione, vasi o inserzione di nervi cranici,) che avrebbero potuto falsare l'analisi. Successivamente a questa fase sono state svolte le stesse analisi morfometriche e filogenetiche relative ai crani.

Per svolgere le analisi sono stati presi in considerazione anche dati categorici al fine di individuare driver dello sviluppo di natura ecologica e/o etologica. Nello specifico, per quanto riguarda i crani la categoria presa in analisi è la dieta. Abbiamo indicato con *browser* (53 campioni) le specie che si alimentano di vegetazione tenera (brucatori), *grazer* (45 campioni) le specie che si cibano prevalentemente di graminacee (pascolatori), *mixed feeder* (24 campioni) quelle che si alimentano

come browser o grazer a seconda della stagionalità e, infine, con *omnivore* (6 campioni) è stata indicata la categoria degli onnivori, classe con un più ampio spettro alimentare. Le categorie sono state prelevate dalla letteratura scientifica disponibile, mentre le tipologie di categoria provengono da Hofmann e Stewart nel 1972.

Per quanto riguarda gli endocast, sono state prelevati dalla letteratura dati relativi alla socialità. In particolare, le categorie sono state prelevate da Castiglione et al. 2021 e sono: *herd* (H, 9 campioni), inteso come branco, contenente più di 30 individui, *group* (G, 11 campioni), gruppi includenti meno di 30 individui, *family* (F, 13 campioni), gruppi familiari che presentano un numero di individui che si attesta al massimo attorno ai 10 ed infine *solitary* (S, 12 campioni) per individui che conducono abitualmente vita solitaria.

Al fine di includere l'informazione filogenetica all'interno dell'indagine è stato assemblato un "supertree" ottenuto mettendo insieme informazioni filogenetiche provenienti da differenti fonti (esplicate in Tab. 7 dei materiali supplementari). L'albero finale (Fig. 7) include tutte le specie oggetto di studio (sia relative al lavoro svolto sui crani a quello sugli endocast) per un totale di 101 specie, che parte da circa 65 Ma ed arriva all'attuale (Tab. 7 dei materiali supplementari). L'albero è stato opportunamente tagliato, per ogni fase, in funzione delle specie incluse nei due studi: quello relativo alla morfologia craniale e quello relativo agli endocast.



Figura 7. Albero filogenetico delle specie prese in esame.

Le indagini condotte in questo lavoro includono tecniche analitiche di morfometria geometrica (secondo l'approccio basato su landmark e semilandmark) e metodi filogenetici comparativi.

La fase iniziale del lavoro è stata la disposizione dei landmark, con la raccolta di coordinate tridimensionali omologhe, biologicamente significative e distinguibili.

Per lo studio sui crani sono stati disposti 50 landmark omologhi su ogni esemplare (Fig. 8). La descrizione anatomica dei landmark è specificata nella Tab. 2 del materiale supplementare.



Figura 8. Dislocazione dei landmark e semilandmark su un cranio di Equus ferus: in alto a sinistra vista dorsale; in alto a destra vista vista vista laterale (dx); in basso a destra vista laterale (sx).

Nel caso degli endocast, invece, è stato disposto un set di 20 landmark, come evidente in Fig. 9, mentre per le porzioni anatomiche indicate dai landmark si rimanda alla Tab. 5 dei materiali supplementari.



Figura 9. Dislocazione dei landmark e semilandmark su un endocast di Moschus\_moschiferus: in alto a sinistra vista laterale (sx); in alto a destra vista dorsale; in basso a sinistra vista caudale; in basso a desta vista frontale.

Successivamente sono state prodotte le patch di semilandmark, necessarie per la valutazione della forma complessiva delle strutture anatomiche. In merito ai crani è stato sufficiente creare una patch unica, composta da 200 semilandmark bilaterali (ossia 100 semilandmark distribuiti solo su metà

superficie e poi, successivamente simmetrizzati) uniformemente distanziati per individuare e mappare i modelli di convergenza sui campioni digitali (Melchionna et al., 2021).

Per l'indagine sugli endocast abbiamo sviluppato due patch composte, in totale, da 100 semilandmark bilaterali (come per i crani, sono stati disposti 50 punti su una metà della mesh e successivamente sono stati simmetrizzati) per evidenziare le strutture sulle quali abbiamo concentrato i nostri studi: la corteccia ed il cervelletto.

I semilandmark sono uno strumento indispensabile per quantificare la forma di strutture prive di landmark tradizionali.

Quando si digitalizzano i semilandmark, c'è sempre una notevole incertezza sulla posizione esatta, lungo una curva o su una superficie, che comporta un rumore nei dati. Per eliminare questo rumore di fondo, i semilandmark vengono lasciati "scorrere" lungo le superfici curve. Poiché lo scorrimento lungo queste superfici approssimate può portare le coordinate a scivolare fuori dalla superficie reale, esse vengono proiettate nuovamente sulle superfici dopo ogni passaggio.

La funzione per effettuare lo sliding (scorrimento) è *slider3d* del pacchetto 'Morpho' (Schlager, 2017), essa si occupa di far scorrere i semilandmark 3D su un ampio campione, mentre *relaxLM* consente di far scorrere un insieme specifico di semlandmark rispetto ad un altro. Il metodo dello sliding dei semilandmark consente di adattare la patch prodotta in modo da farla aderire perfettamente alla superficie di rifermento cosicché la patch risulti quanto più fedele è possibile alla morfologia studiata.

Alcuni esemplari fossili presentavano parti mancanti e distorsioni dovute a processi tafonomici, di cui è stato necessario tener conto prima di posizionare i rispettivi landmark. Laddove necessario è stata applicata la tecnica della retrodeformazione digitale utilizzando la funzione **retroDeformMesh** (Schlager et al., 2018), una tecnica integrata nel pacchetto R 'Morpho', per ridurre gli effetti tafonomici di deformazione e ripristinare la simmetria dei campioni.

Utilizzando le funzioni *fixLMtps* e *fixLMmirror* (Schlager, 2017) del pacchetto 'Morpho', sono state determinate le posizioni dei landmark mancanti per alcuni degli esemplari. *fixLMmirror* individua i landmark mancanti dalle loro controparti bilaterali, mentre *fixLMtps* viene impiegata per stimare (in base alla vicinanza al TPS) i landmark mancanti (Schlager, 2017). Il primo metodo è stato utilizzato qualora mancassero parti del cranio, su uno dei lati, che però fossero conservate ed in buono stato sull'altro lato, il secondo metodo è stato utilizzato in presenza di superfici danneggiate. I campioni che presentavano, infine, ingenti porzioni mancati da un solo lato del cranio, sono stati simmetrizzati ed elaborati tramite il software Geomagic Studio.

Dal momento che i campioni presi in esame presentano delle variazioni non di forma, che li rendono impossibili da confrontare, la fase preliminare di ogni analisi è stata quella relativa all'eliminazione di tutti quei fattori (rotazione, scala, orientamento) che potrebbero falsare le analisi rendendo il campione non omogeneo. Kendall (1977), infatti, definisce *forma* tutta l'informazione geometrica che resta quando gli effetti di traslazione, scala e rotazione vengono filtrati da un oggetto.

Per far ciò si effettua una analisi definita Generalized Procrustes Analysis (**GPA**). Inizialmente le configurazioni dei campioni vengono centrate traslando il loro centroide (il centro geometrico) all'origine di un sistema cartesiano. Successivamente, per rimuovere le informazioni di taglia, per ogni configurazione viene calcolato il proprio *centroid size* (ovvero la radice quadrata della somma

dei quadrati delle distanze di ogni landmark dal centroide della configurazione) e riscalato ad 1. Infine, le differenze nell'orientamento dei campioni vengono rimosse ruotando le configurazioni minimizzando le distanze tra i landmark. Viene anche generato il *consenso*, che rappresenta la forma media dei campioni.

Una volta superimposte le configurazioni di tutti i campioni ed ottenute le coordinate ruotate, è possibile analizzare i pattern di variazione della forma presenti nel nostro campione tramite una Analisi delle Componenti Principali (PCA). In questo modo le Componenti Principali (PCs) saranno assi indipendenti ordinati così che il primo sia allineato con la direzione della massima varianza, il secondo sia ortogonale al primo e via discorrendo. Si otterranno quindi delle nuove variabili, tra loro non correlate, a partire da quelle precedenti.

Supponendo di avere solo due variabili:  $x_1 e x_2$  rappresentanti i due assi di un sistema cartesiano, i valori osservati si dispongono in questo sistema come una nube di punti riassumibile con un'ellissi (Miriam Leah Zelditch et al. 2004; Fig. 10). Come evidente in Fig. 10, l'asse  $x_1$  ha una varianza maggiore di quello  $x_2$ , la **PCA** individua le combinazioni di variabili che nello spazio morfologico spiegano la gran parte della variabilità.



Figura 10. A sinistra rappresentazione grafica della disposizione ellissoidale dei valori osservati; a destra asse maggiore dell'ellissi che spiega la gran parte della varianza osservata (PC1) (da Zelditch et al. 2004).

L'asse che generalmente spiega la maggior parte della varianza corrisponde all'asse maggiore dell'ellisse, indicato come PC1 (Fig. 10), cui segue il PC2, l'asse perpendicolare al primo (dato che in matematica due assi tra loro ortogonali non hanno correlazione alcuna).

In morfometria geometrica l'analisi delle componenti principali può essere svolta sulle coordinate ruotate e superimposte dei campioni considerati, oppure sui *partial warps score*. Nel secondo caso l'analisi delle componenti principali prende il nome di *Relative Warp Analysis* (RWA). I partial warps score sono dei coefficienti che si ottengono tramite l'applicazione dell'algoritmo chiamato Thinplate spline (TPS). Questa funzione può essere infatti utilizzata per interpolare e visualizzare la deformazione necessaria per passare da un riferimento ad un'altra forma nel suo complesso, non soltanto a livello dei landmark. I warp score possono essere calcolati dalla decomposizione del TPS. Questo approccio serve per distinguere la deformazione uniforme da quella non-uniforme. Nel nostro caso, eravamo maggiormente interessati all'analisi della deformazione non-uniforme, per questo abbiamo eseguito una RWA. È possibile, a partire dalla RWA, visualizzare le variazioni locali dei landmarks attraverso le griglie di deformazione (definite dai Partial Warps Score). Come unità di misura viene usata la griglia di deformazione del consenso, che per definizione è regolare, e si confronta con tutte le possibili altre combinazioni.

Per effettuare la *Generalized Procrustes Analysis* (**GPA**) e la *Relative Warp Analysis* (**RWA**) sulle configurazioni allineate (Bookstein 1989, 1991) è stata utilizzata la funzione *relWarps* inclusa nel pacchetto 'Morpho' (Schlager, 2017), che restituisce risultati interessanti ed utili:

mshape: forma media dell'universo campionario.

Var: indica quanta varianza venga spiegata da ogni singolo asse.

**bePCs**: corrispondenti ai <u>loadings</u> della PCA, che rappresentano i nuovi assi di variazione.

**bescores**: indicano la posizione dei nostri campioni nelle coordinate degli assi delle componenti principali appena individuate.

Questi ultimi due parametri sono in funzione della variabile **alpha**, il potere della matrice della bending energy. Se alfa = 0, viene eseguita la PCA standard. Se alpha è diverso da 0, viene considerata solamente la deformazione non-affine. In particolare, se alfa = 1 vengono enfatizzate le differenze su larga scala, se alfa = -1 vengono enfatizzate le variazioni su piccola scala. In questo studio è stato applicato il parametro alpha = 1 dal momento che sono oggetto di indagine le variazioni su grande scala, poiché variazioni troppo minute potrebbero essere di difficile analisi e fuorvianti nell'interpretazione dei risultati.

Dalla **RWA** sono stati ricavati i nuovi assi di variazione che spiegano da soli la maggior parte della variabilità dei dati, e sono stati esclusi quegli assi che spiegano poco o quasi nulla della diversità prodotta. Il numero degli assi prodotti dipende dal numero dei landmark fissati, convenzionalmente si scelgono solo quelli che spiegano all'incirca il 95% della variazione di forma.

A partire dagli assi selezionati si è proceduto ad effettuare analisi morfometriche e filogenetiche.



Figura 11. Esempio di evoluzione fenotipica in un albero filogenetico:  $\Delta P(y_4) = \beta_1 a + \beta_2 b + \beta_3 c$  (da Kratsch & McHardy 2014).

Per le analisi filogenetiche comparative è stato utilizzato il pacchetto 'RRphylo' (Castiglione et al. 2018). Abbiamo applicato la funzione **RRphylo** per calcolare i tassi evolutivi della forma del cranio e dell'endocast. Prima di iniziare è stata effettuata la media dei valori per quelle specie che

presentavano più di un campione. La funzione *RRphylo* è basata sulla *phylogenetic ridge regression* (Fig. 11, Kratsch & McHardy 2014) ed è una tecnica che consente di stimare i tassi evolutivi branch per branch ed i caratteri ancestrali in un albero filogenetico (includendo, quindi, anche dati fossili), senza necessità di alcuna ipotesi a priori in merito all'evoluzione dei fenotipi (Kratsch & McHardy 2014). L'evoluzione del fenotipo dal root (radice dell'albero filogenetico inteso come il progenitore comune più recente – MRCA) ad una tip (singola specie che si trova nella parte terminale di un branch – ramo – dell'albero filogenetico) viene descritta dalla seguente formula:  $\Delta P = \beta_1 l_1 + \beta_2 l_2 + ...$  $\beta_n l_n$  (Figura 11), dove l è la lunghezza del branch considerato (un indice temporale) e  $\beta$  è il coefficiente di regressione di un dato branch, che rappresenta il valore effettivo del tasso di evoluzione fenotipica. L'equazione che determina il vettore  $\hat{\beta}$  di tutti i coefficienti dell'albero è:  $\beta = (L^T L + \lambda I) - 1 L^T y$ , dove L è la lunghezza dei branch per ogni singola tip, y è il vettore dei fenotipi, I è la matrice di identità, usata per operare con le matrici e  $\Lambda$  è un parametro definito penalizzazione (che agisce sui dati attesi di  $\hat{y}$  e permette di stimare i fenotipi ancestrali attraverso la formula:  $\hat{\alpha}$ =L' $\hat{\beta}$ , con L'= lunghezza dei branch, analogo a L, ma relativo ai nodi di separazione e non alle tip). In questo lavoro è stata utilizzata la RRphylo che differisce dalla RR nella penalizzazione, nel primo caso calcolata matematicamente, nel secondo caso stimata su base biologica.

I tassi evolutivi calcolati con *RRphylo* sono stati usati per individuare i casi in cui i tassi evolutivi relativi ad un dato gruppo sono significativamente più alti/bassi del resto dell'albero. La funzione utilizzata a tale scopo è *search.shift* (Castiglione et al. 2018) del pacchetto 'RRphylo'. Questa funzione opera sotto due diverse condizioni: "*clade*" e "*sparse*". Nel primo caso, il tasso evolutivo di specifici cladi viene confrontato con il resto dell'albero tramite randomizzazione. Nella condizione "*sparse*", *search.shift* verifica se le specie inserite in una determinata categoria si evolvono ad una velocità media diversa rispetto al resto dell'albero (Castiglione et al. 2018).

A partire dai rate prodotti dalla *RRphylo*, in base ai risultati prodotti da *search.shift*, abbiamo applicato la funzione *rate.map*, del pacchetto 'RRphylo' (Castiglione et al. 2018), che consente di visualizzare i tassi evolutivi relativi alla variazione della forma direttamente sulle superfici ricostruite. Nel nostro caso abbiamo applicato *rate.map* per alcune delle specie appartenenti ad i cladi che hanno prodotto risultati significativi in *search.shift* in relazione agli endocast.

Successivamente è stata valutata la possibile presenza di convergenza morfologica all'interno del nostro campione tramite l'utilizzo della funzione *search.conv* (Castiglione et al. 2019). Con *search.conv* la distanza fenotipica tra le specie è definita dall'angolo tra i loro vettori fenotipici (cioè i fenotipi multivariati di ciascuna specie). Tanto maggiore sarà l'angolo individuato tra i vettori fenotipici di specie differenti e tanto minore sarà la convergenza morfologica e viceversa. In particolare, nell'ambito della presente analisi, questa funzione è stata utilizzata per individuare convergenza nella forma del cranio tra le specie appartenenti alle categorie *grazer* e *browser*. Per quanto riguarda gli endocast, si è testata la convergenza morfologica tra le specie appartenenti alle singole categorie di socialità (*solitary, family* e *group* ed *herd*).

Successivamente è stata effettuata una **PGLS** (Profico et al. 2020, Mccurry, 2021), uno dei metodi di comparazione filogenetica più diffusi. Essa integra i dati filogenetici ad una normale analisi dei minimi quadrati e produce una stima della covarianza attesa nei dati interspecifici. Le specie strettamente imparentate si presume che abbiano tratti più simili a causa della loro vicinanza filogenetica producendo, di conseguenza, residui più simili rispetto alla linea di regressione dei

minimi quadrati. Considerando la struttura di covarianza prevista di questi residui, si generano stime modificate di *slope* (pendenza) ed intercetta che possono tenere conto dell'autocorrelazione interspecifica dovuta alla storia filogenetica.

In questo studio è stata applicata la funzione **PGLS\_fossil** (Dembitzer et al. 2022) del pacchetto 'RRphylo' che consente di tenere in considerazione la variabilità dei tassi lungo la filogenesi, invece di fissare un unico tasso per l'intero albero.

L'ultima fase del lavoro riguarda l'applicazione di **conv.map** (Melchionna et al. 2021), una funzione che ha il compito di mappare la convergenza morfologica. Dato un gruppo di specie selezionate, **conv.map** è utilizzato per individuare la porzione della morfologia direttamente coinvolta nella convergenza e ricostruire le superfici sulla base di tale informazione. La funzione è inoltre in grado di confrontare le superfici ricostruite e di evidenziare in un plot 3D le aree che mostrano una differenza prossima a zero, e dunque sono in convergenza.

In questo studio *conv.map* è stata applicata per testare la convergenza, tra i crani, relativa alle categorie ecologica *grazer* e *browser*. La stessa metodologia è stata applicata all'analisi sugli endocast, mettendo a confronto specie appartenenti alle categorie di socialità *herd* e *solitary*. In entrambi i casi la scelta delle specie da confrontare è stata effettuata in modo da massimizzare la distanza filogenetica all'interno della categoria.

# RISULTATI

#### Variazione della morfologia esocranica ed endocranica - Relative warp analysis

Dalla *relative warp analysis* (Fig. 12) relativa ai crani è emerso che dagli RW1 ed RW2 si evidenziano due pattern abbastanza distinti che corrispondono ai cladi presi in esame: Artiodactyla e Perissodactyla. Questo risultato mostra la presenza di un discreto segnale filogenetico nel carattere "forma del cranio". Dal grafico è possibile individuare due pattern: il primo lungo l'RW1 relativo alla lunghezza del cranio, che tende a ridursi verso i valori negativi dell'asse (dove si trova il gruppo dei



Figura 12. Grafico relativo agli RW1 ed RW2 calcolati sul cranio.

taipiridi) ed a crescere verso i valori positivi (dove si trova il gruppo degli equidi). Il secondo pattern è relativo all'altezza della scatola cranica che è maggiore verso valori positivi dell'RW2, dove si trovano giraffidi e bovidi (preventivamente privati delle corna per rendere il campione omogeneo), con crani molto spessi e sviluppati in altezza, e minore verso i valori negativi dell'asse dove si incontrano i cervidi, dalla volta cranica meno alta. Dall'analisi del morfospazio, la morfologia estrema più evidente risulta essere quella dei tapiri, probabilmente per la loro peculiare morfologia esocranica, non riscontrata in nessun altro gruppo di Ungulatomorpha.



Figura 13. Grafico relativo agli RW1 ed RW2 calcolati sugli endocast.

Dallo studio degli assi RW1 ed RW2 relativi agli endocast (Fig. 13) risulta innanzitutto evidente un doppio pattern abbastanza definito che separa i due cladi di Ungulatomorpha. In alto a sinistra del morfospazio troviamo i perissodattili ed in basso a destra gli artiodattili. Lungo l'asse RW1 è possibile notare un pattern di tendenza morfologica che indica un allungamento dell'endocast (come evidente negli equidi), al contrario, lungo l'asse RW2 si evidenzia un pattern verso un appiattimento dell'endocast, globoso per valori negativi, sempre più schiacciato per valori positivi.

# Valutazione degli shift prodotti nell'evoluzione esocranica ed endocranica - search.shift

Dall'analisi *search.shift* effettuata sul tassi evolutivi che riguardano la morfologia del cranio (Fig. 14), vengono evidenziati due *shift* nei tassi evolutivi, uno positivo in corrispondenza alla famiglia Bovidae, ed uno negativo in corrispondenza dei perissodattili. Questo significa che nel gruppo dei Pecora, il tasso medio di evoluzione della forma del cranio è significativamente maggiore rispetto al

resto dell'albero. Al contrario, nei perissodattili il tasso di diversificazione risulta significativamente più basso.



Figura 14. Bar plot che rappresenta i tassi evolutivi in valore assoluto delle specie appartenenti ai cladi che hanno prodotto risultati significativi applicando search.shift sui crani. A sinistra, il clade dei perissodattili, a destra la famiglia dei bovidi.

Dall'analisi *search.shift* effettuata sugli endocast (Fig. 15) sono stati rilevati due shift, con andamento opposto: uno positivo in corrispondenza del clade dei suidi, uno in corrispondenza dei bovidi. Questo *shift* evidenzia una forte esplosione del tasso evolutivo del cervello nel gruppo dei suidi, molto elevato se confrontato col resto dell'albero, ed una riduzione del tasso in corrispondenza di un sottogruppo dei Pecora, nel quale si mostra una riduzione del tasso evolutivo.



Figura 15. Bar plot che rappresenta i tassi evolutivi in valore assoluto delle specie appartenenti ai cladi che hanno prodotto risultati significativi applicando search.shift sugli endocast. A sinistra, il clade dei bovidi, a destra i suidi.



Mappatura dei tassi di evoluzione della morfologia delle superfici endocraniche - rate.map

Figura 16. Plot dei risultati prodotti dall'analisi **rate.map**. Le aree blu indicano espansione, mentre le aree rosse indicano contrazione.

Per quanto riguarda la morfologia dell'endocast, dal momento che i suidi hanno mostrato un tasso evolutivo medio più alto del resto dell'albero, è stato deciso di confrontare i modelli di *Sus barbatus* (clade suidi, shift positivo) e di una specie filogeneticamente lontana, come *Ceratotherium simum*.

In Fig. 16 possiamo osservare la ricostruzione effettuata tramite l'applicazione di *rate.map* che individua le aree soggette a contrazione (aree in rosso) e quelle soggette ad espansione (aree in blu) rispetto all'antenato comune delle due specie selezionate.

Si evidenziano in Fig. 16 le aree di forte espansione in corrispondenza dell'area fronto-parietale nei suidi ed una discreta contrazione nel bulbo olfattivo, dei lobi temporali e del cervelletto.

Al contrario, in *Ceratotherium simum* è evidente una forte contrazione nella zona fronto-parietale e nell'area relativa al lobo temporale.

#### Valutazione della convergenza morfologica esocranica ed endocranica - search.conv

I risultati mostrano una convergenza significativa nella forma del cranio all'interno del gruppo *grazer* (p.value < 0.01; Fig. 17) e all'interno del gruppo *browser* (p.value < 0.01; Fig. 18)



Figura 17. **search.conv** cranio: risultati per il gruppo grazer. A sinistra PC1-PC2 plot in cui si evidenziano le specie appartenenti alla categoria testata. A destra polar plot che mostra la distanza angolare media tra i vettori fenotipici delle specie appartenenti alla categoria testata (in blu) e range delle distanze angolari ottenute tramite randomizzazione.



Figura 18. **search.conv** cranio: risultati per il gruppo browser. A sinistra PC1-PC2 plot in cui si evidenziano le specie appartenenti alla categoria testata. A destra polar plot che mostra la distanza angolare media tra i vettori fenotipici delle specie appartenenti alla categoria testata (in blu) e range delle distanze angolari ottenute tramite randomizzazione.

Per quanto riguarda invece gli endocast, le categorie di socialità che hanno prodotto risultati significativi sono *solitary* (p.value < 0.01; Fig. 19) e *herd* (p.value < 0.01; Fig. 20).



Figura 19. **search.conv** endocast: risultati per il gruppo solitary. A sinistra PC1-PC2 plot in cui si evidenziano le specie appartenenti alla categoria testata. A destra polar plot che mostra la distanza angolare media tra i vettori fenotipici delle specie appartenenti alla categoria testata (in blu) e range delle distanze angolari ottenute tramite randomizzazione.



Figura 20. **search.conv** endocast: risultati per il gruppo herd. A sinistra PC1-PC2 plot in cui si evidenziano le specie appartenenti alla categoria testata. A destra polar plot che mostra la distanza angolare media tra i vettori fenotipici delle specie appartenenti alla categoria testata (in blu) e range delle distanze angolari ottenute tramite randomizzazione.

## Valutazione dell'influenza filogenetica sulla variazione morfologica - PGLS\_fossil

Dalla PGLS effettuata sul dataset dei crani risultano differenze significative per gruppo dei *grazer* (p.value < 0.01). Le differenze non sono legate alla taglia (p.value = 0.254).

Dalla PGLS effettuata sul dataset degli endocast risultano differenze significative per gruppo sociale dovute ai gruppi *solitary* e *group* (rispettivamente p.value < 0.01 e p.value < 0.05). Le differenze non sono legate alla taglia (p.value = 0.707).

## Mappatura della convergenza morfologica esocranica ed endocranica - conv.map

In ultima analisi è stata effettuata l'indagine con la funzione *conv.map* al fine di mappare la convergenza morfologica.

	real.angle	selected	others	ang.diff	p.value
Equus - Bos	88.892	81.097	148.199	-67.102	0.210
Equus - Ovis	92.293	91.526	115.072	-23.546	0.361
Bos - Ovis	97.758	98.377	96.729	1.648	0.510

Tabella 8. Risultati della comparazione angolare tra i vettori fenotipici dei generi selezionati.

La Tabella 8 rappresenta la comparazione angolare prodotta da *conv.map* per i crani. È stato scelto di considerare specie filogeneticamente lontane ma appartenenti alla categoria *grazer*, al fine di determinare una mappatura della convergenza mostrata da *search.conv*.

	Equus	Bos	Ovis
Equus	0	0.288	0.342
Bos	0.288	0	0.254
Ovis	0.342	0.254	0

Tabella 9. Matrice simmetrica delle differenze a coppie tra le superfici 3D dei crani presi in esame.



Figura 21. Plot della funzione **conv.map** efettuata sui crani per la categoria grazer. In blu sono rappresentate le aree interessate dalla convergenza.

La Tabella 9 e la Fig. 21 evidenziano che la massima differenza riscontrata è quella tra il genere *Ovis* ed il genere *Equus*, mentre la minima è quella tra i generi *Ovis* e *Bos*. In particolare, le aree che mostrano convergenza sono prevalentemente parte del frontale, l'area dei nasali, il mascellare e lo zigomatico. Tra *Bos* ed *Equus* si evidenzia una convergenza anche in merito ai parietali, mentre tra *Ovis* ed *Equus* anche in merito all'area palatina. Il genere che presenta minore convergenza è *Ovis*.

	real.angle	selected	others	ang.diff	p.value
Capricornis crispus - consensus	85.812	87.271	79.329	7.941	0.523
Alces alces - Mazama americana	93.996	91.566	102.010	-10.444	0.489
Alces alces - consensus	83.478	105.252	63.637	41.615	0.837
Mazama americana - Capricornis crispus	114.104	111.833	136.106	-24.273	0.510

Alces alces - Capricornis crispus	110.703	113.255	119.002	-5.747	0.681
Mazama americana - consensus	115.879	119.042	116.178	2.864	0.565

Tabella 10. Risultati della comparazione angolare dei dati relativi agli endocast selezionati per la categoria solitary..

	real.angle	selected	others	ang.diff	p.value
Ovis aries - consensus	63.316	63.750	62.914	0.836	0.532
Alcelaphus buselaphus - Ovis aries	79.003	69.910	93.436	-23.525	0.187
Rangifer tarandus - consensus	85.090	81.842	91.240	-9.398	0.440
Alcelaphus buselaphus - consensus	86.268	82.597	94.164	-11.567	0.425
Rangifer tarandus - Ovis aries	97.239	88.332	125.526	-37.194	0.285
Rangifer tarandus - Alcelaphus					
buselaphus	90.176	93.138	63.190	29.947	0.736

Tabella 11. Risultati della comparazione angolare dei dati relativi agli endocast selezionati per la categoria herd..

La Tabella 10 e 11 rappresentano la comparazione angolare prodotta da *conv.map* per gli endocast. È stato scelto di considerare specie filogeneticamente lontane ma appartenenti alle categorie *solitary* ed *herd* al fine di determinare una mappatura della convergenza mostrata da *search.conv*.

	Alces alces	Mazama americana	Capricornis crispus	consensus
Alces alces	0	0.172	0.222	0.253
Mazama americana	0.172	0	0.261	0.240
Capricornis crispus	0.222	0.261	0	0.196
consensus	0.253	0.240	0.196	0

Tabella 12. Matrice simmetrica delle differenze a coppie tra le aree degli endocast delle specie appartenenti alla categoria solitary.



Figura 22. Plot della funzione **conv.map** efettuata sugli endocast per la categoria solitary. In blu sono rappresentate le aree interessate dalla convergenza.

La Tabella 12 e la Fig. 22 evidenziano che la massima differenza riscontrata tra le specie appartenenti alla categoria *solitary* è quella tra *Mazama americana* e *Capricornis crispus*, mentre la minima è quella tra *Mazama americana* e *Alces alces*. In particolare, per *M. americana* e *A. alces* si nota una convergenza legata all'area fronto-parietale, mentre per *C. crispus* e *A. alces* è più evidente nell'area temporale.

	Rangifer tarandus	Alcelaphus buselaphus	<b>Ovis aries</b>	consensus
Rangifer tarandus	0	0.209	0.111	0.279
Alcelaphus buselaphus	0.209	0	0.166	0.198
Ovis aries	0.111	0.166	0	0.264
consensus	0.279	0.198	0.264	0

Tabella 13. Matrice simmetrica delle differenze a coppie tra le aree degli endocast delle specie appartenenti alla categoria herd.



Figura 23. Plot della funzione **conv.map** efettuata sugli endocast per la categoria herd. In blu sono rappresentate le aree interessate dalla convergenza.

La Tabella 13 e la Fig. 23 evidenziano che la massima differenza riscontrata tra le specie appartenenti alla categoria *herd* è quella tra *Alcelaphus buselaphus* e *Rangifer tarandus*, mentre la minima è quella tra *Ovis aires* e *Rangifer tarandus*. In particolare, le aree che mostrano convergenza sono: i bulbi olfattivi, parzialmente l'area parietale, l'area temporale e quella frontale.

#### DISCUSSIONE

Le analisi condotte nell'ambito di questo studio hanno evidenziato una serie di spunti di riflessione interessanti per quanto riguarda l'evoluzione della morfologia craniale esterna e interna nei gruppi considerati. Innanzitutto, l'analisi degli RW ha evidenziato che gran parte delle specie è riassumibile in una nube di punti abbastanza compatta, il che lascia dedurre che la morfologia esocranica sia una caratteristica piuttosto conservativa all'interno degli Ungulatomorpha.

L'analisi degli RW ha, inoltre, evidenziato come, nella morfologia esocranica, ci sia una più marcata influenza del segnale filogenetico, dal momento che il cranio è una struttura molto complessa e assolve una moltitudine di funzioni, a differenza del cervello, il quale non mostra un altrettanto spiccato segnale filogenetico, probabilmente dovuto al fatto che l'evoluzione del cervello ha subito influenze differenti rispetto a quelle relative allo sviluppo del cranio. A sostegno di questa ipotesi risulta utile il confronto con la letteratura. Caumul et al (2005) hanno effettuato uno studio relativo ai differenti parametri che possono avere influenza sulla morfologia fenotipica, tra i quali hanno inserito la dieta, l'habitat, l'altitudine, la temperatura, le precipitazioni e le dimensioni del corpo. Da questo studio è emerso che la forma del cranio è la caratteristica morfologica migliore per il recupero delle relazioni filogenetiche, dal momento che il cranio è geneticamente e funzionalmente la più diversificata tra le strutture, e quindi contiene un numero maggiore di componenti di variazione filogeneticamente dipendenti. Nel caso degli endocast, elemento che determina in una certa misura gli aspetti comportamentali di una specie, Blomberg et al (2003), hanno dimostrato che essi manifestano un blando e discutibile segnale filogenetico. Dallo studio della presenza di shift morfologici sui crani sono emersi sia uno shift negativo che uno positivo. I risultati relativi ai perissodattili (shift negativo) mostrano coerenza con quanto noto in letteratura. La disparità morfologica delle specie all'interno dei principali cladi mostra una varietà di traiettorie nel tempo evolutivo. Tuttavia, vi è una tendenza significativa dei gruppi a raggiungere la massima disparità relativamente presto nella loro storia, anche quando la loro ricchezza o diversità di specie è relativamente bassa. Questo modello di alta disparità precoce suggerisce l'esistenza di constrain interni (causati ad esempio dal controllo dei geni pleiotropici sullo sviluppo dei caratteri evolutivi) o esterni (dettati, ad esempio dalla competizione ecologica) sulla varietà di morfologie che possono evolversi successivamente. È stato, inoltre, dimostrato che il tasso di evoluzione di nuove morfologie diminuisce nella maggior parte dei cladi nel corso del tempo (si sospetta per saturazione dei caratteri), così come succede per lo sviluppo di nuovi bauplane e taxa superiori (Oyston et al, 2015). I perissodattili erano molto diversificati nell'Eocene, e per la maggior parte di quell'epoca furono gli erbivori terrestri dominanti di medie e grandi dimensioni. Tuttavia, nel tardo Eocene gli artiodattili hanno subito importanti radiazioni evolutive, probabilmente grazie all'acquisizione di peculiarità che li hanno favoriti durante lo sviluppo, tra le quali: l'acquisizione di denti selenodonti, per alcuni, per altri del loro peculiare sistema digerente, ed altri caratteri dimostratisi vantaggiosi. In concomitanza con le radiazioni degli artiodattili, i perissodattili hanno subito un forte e significativo declino sia in termini di specie che in termini di variabilità morfologica (Radinsky, 1969). Tale riduzione della diversità è stata evidenziata dallo shift negativo prodotto da *search.shift*. La storia evolutiva degli artiodattili e dei perissodattili spiega, inoltre, anche lo shift positivo, dal momento che al declino della variabilità dei perissodattili ha seguito una forte speciazione degli artiodattili, in particolar modo del gruppo dei Pecora, come indicato dalle analisi. In effetti la famiglia Bovidae (infraordine Pecora) comprende numerose specie recenti, più o meno omogeneamente distribuite tra i vari generi. Questa famiglia comprende sia forme addomesticate (capre, pecore e bovini), che
non (antilopi, alcelafi, gnu). La famiglia rappresenta il gruppo più diversificato di mammiferi di grandi dimensioni attualmente viventi (Bibi,2013).

Dalle analisi sulla convergenza della morfologia craniale è emerso un risultato molto interessante, se testate singolarmente le categorie non sono risultate significative. Tuttavia, andando ad analizzare al loro interno le specie per categoria, i dati dimostrano una convergenza morfologica del cranio per le specie individuate come grazer. Innanzitutto, va meglio definita la categoria: per grazer si intendono quelle specie che, all'interno del loro spettro alimentare, presentano una prevalenza di piante C<sub>4</sub> (ossia le graminacee). Tale vegetazione è caratterizzata da una estrema povertà di nutrienti, un elevato contenuto di fibre insolubili e, in aggiunta, la presenza di fitoliti, tipici aghi di silice che le piante depositano nelle strutture vegetali edibili per scoraggiarne la predazione da parte degli erbivori (Capozza 2001). Chiaramente un adattamento tanto peculiare non poteva che comportare un adattamento co-evolutivo (già studiato nel caso del rapporto preda-predatore) da parte di quelle specie erbivore che, vivendo in habitat dominati dalle graminacee, sono vincolati a cibarsi di essa. Tra gli adattamenti non oggetto di studio di questo lavoro c'è sicuramente l'ipsodontia (Mendoza & Palmqvist 2008): l'estremo sviluppo in altezza delle corone dentarie al fine di far fronte alla continua azione abrasiva causata dalla presenza di fitoliti. Chiaramente, uno stile alimentare così estremo non poteva risolversi in un semplice adattamento della dentizione, per cui, come ipotizzato da questo studio e confermato dalle analisi statistiche effettuate, anche il cranio ha seguito dei peculiari adattamenti morfofunzionali al fine di far fronte a tale pressione ecologica.

Dalla letteratura scientifica si apprende, infatti, che i grazer presentano un muso più lungo ed ampio rispetto agli altri ungulati, al contrario i browser ed i mixed feeder presentano, generalmente, un muso più corto e stretto a parità di habitat. I grazer in letteratura sono definiti anche bulk feeder (non selettivi) in quanto, letteralmente, camminano sul proprio cibo, mentre i browser sono anche definiti selective feeder (selettivi) in quanto prediligono e, attentamente, selezionano la vegetazione più ricca di nutrienti (Kaszta et al. 2016). In virtù di ciò, probabilmente, dalla morfologia del cranio, ed in particolare del muso, si potrebbe supporre che la dimensione e la forma del muso siano in funzione della strategia alimentare (sebbene gli output di conv.map non siano risultati significativi, probabilmente perché, non essendo stato effettuato uno studio che includesse anche la mandibola e i denti – per valutarne l'ipsodontia – il segnale di convergenza potrebbe essere stato troppo debole). Un muso più stretto consente ad un browser di indagare meglio la vegetazione circostante, al contrario, un muso più ampio ed allungato consentirebbe ai grazer una maggiore forza nel morso (caratteristica utile considerando la maggiore tenacia delle graminacee) e quantità maggiori di un cibo di scarse qualità nutritive ingerito (Janis 1988). Dal momento che le indagini morfologiche relative alla categoria sono state sottoposte anche all'analisi di **PGLS\_fossil**, è possibile confermare che la categoria ecologica grazer abbia agito da forte driver nella diversificazione ecologica, anche considerando la filogenesi delle specie prese in esame.

È possibile concludere, quindi, che il parametro "lunghezza del muso" risulta essere un parametro fondamentale nell'ambito dello studio dell'ecologia trofica, e fornisce non pochi indizi in merito alle preferenze alimentari di una specie (Mendoza 2007).

Per ciò che riguarda le analisi relative agli endocast, anche in questo caso sono stati evidenziati due shift, uno negativo relativo alla famiglia Bovidae (corrispondente ad un sottogruppo dell'infraordine dei Pecora) ed uno positivo in corrispondenza dei Suidae. Lo shift negativo della famiglia Bovidae trova una spiegazione nella estrema diversità ecologica, sociale e trofica delle specie ivi incluse.

Come evidente in Tab. 3, il nodo annovera specie che presentano una diversificazione enorme ed in molteplici direzioni biologiche. Una situazione del genere rende improbabile uno shift positivo nell'endocast, dal momento che le specie si presentano già molto diversificate, esse formano un clade di grande successo e con rapida diversificazione tassonomica, che accoppia ai tassi di cladogenesi elevati una forte diversificazione nelle ecologie, ripetendo però inalterata la stessa forma endocranica. Per quanto riguarda, invece, lo shift positivo dei suidi, è necessario fare una panoramica di quanto noto dalla letteratura sul cervello dei maiali, una delle specie attualmente più studiate per la sua spiccata analogia con il cervello umano, per struttura dimensione e, inoltre, anche dal punto di vista funzionale (Sauleau, et al. 2009, Bassols et al. 2014).

Da uno studio sullo sviluppo dei suidi, in differenti fasce di età, è emerso che la porzione più sviluppata del cervello risulta essere proprio la corteccia (che occupa circa il 70% del volume), come emerge dalla Fig. 24.

	Maximum volume, mm <sup>3</sup>		, mm <sup>3</sup>	species	ethmoid	log	epithelium	log
	mean	SEM	significance (by sex)		$(\mathrm{mm}^2)(n)$	area (mm <sup>2</sup> )	(mm <sup>2</sup> )	area (mm <sup>2</sup> )
				eastern hedgehog Erinaceus concolor	114 (1)	2.057	1960	3.292
Total brain volume				common shrew Sorex araneus	12.5 (1)	1.097	199	2.299
Male	111,087	5,434	0.1054					
Female	103,150	4,174	0.1054					
Cortex				water shrew Neomys fodiens	12.1 (1)	1.083	94.4	1.975
Male	77,847	4,324	0.0441	Jamaican fruit bat Artibeus jamaicensis	17.3 (1)	1.238	232	2.365
Female	71,807	3,476	0.0441	losser mouse eared bat Mustis hluthii	8.2 (1)	0.914	188	1.274
Whole hippocampus				noctule Nuctalus noctula	74(1)	0.849	176	2 246
Male	2,602	277		brown long-eared bat Plecotus auritus	5.9 (1)	0.771	35.1	1.545
Female	2.039	100	0.0070	human Homo satiens	132 (4)	2.121	1125	3.051
Diencephalon	2,000	100		dog (German	578 (1)	2.762	13 900	4.143
Male	13 000	713		shepherd) Canis familiaris				
Fomalo	12 710	580	0.9779	cat Felis catus	89.5 (2)	1.952	2791	3.446
Coroballum	12,710	500						
Mala	10.216	502		wild boar Sus scrofa	1940 (1)	3.288	28 800	4.459
Iviale	10,216	393	0.0267	roe deer Capreolus capreolus	588 (1)	2.769	9000	3.954
Female	9,302	260		deer mouse Peromyscus maniculatus	13.2 (2)	1.121	167	2.223
Brainstem				bank vole Clethrionomys glareolus	9.14 (13)	0.961	160	2.204
Male	9,197	933	0.1520	rabbit Oryctolagus cuniculus	68 (2)	1.833	832	2.920
Female	8,101	388	0.1550					

Figura 24. A sx: rapporti percentuali delle aree cerebrali del maiale. (da Conrad et al. 2012). A dx: dimensioni del bulbo olfattivo in differenti specie (Pihlström et al. 2005).

Tale risultato è particolarmente interessante dal momento che dalle analisi svolte in questo lavoro, a partire dai risultati di *rate.map* è stato possibile distinguere le aree più soggette a variazione convergente nei suidi, e tali aree sono risultate essere proprio l'area frontale, temporale e parte dell'area parietale della corteccia. Fondamentale, a questo punto, è comprendere la ripartizione anatomica della cortecca cerebrale. In una immagine di Sauleau et al. 2009 (Fig. 25) è possibile distinguere quali aree compongono la corteccia e le rispettive funzioni.



Figura 25. Vista dorsale, laterale e mediale (emisfero sinistro) del cervello di un maiale con definizione della struttura delle aree corticali (da Sauleau et al. 2009).

Come possiamo vedere in Fig. 25 il sistema olfattivo del maiale è molto sviluppato ed occupa un'ampia porzione della parte anteriore del cervello. Sono stati effettuati, a partire da una migliore comprensione anatomica, numerosi studi funzionali sulla corteccia sia del maiale domestico nano, che sul maiale propriamente detto (Craner e Ray, 1991, Sauleau et al. 2009). L'ampia rappresentazione del muso nella corteccia fronto-laterale è probabilmente indice dell'importante uso del muso da parte del maiale per la sensazione tattile nell'esplorazione dell'ambiente (Craner e Ray, 1991).

Da quanto esposto da Sauleau et al. (2009) in Fig. 25 e da studi successivi è stato possibile inferire che: il lobo frontale controlla principalmente le funzioni del movimento e del linguaggio mentre le funzioni sensoriali e linguistiche sono gestite dal lobo parietale, insieme al lobo temporale che è anche il centro uditivo, mentre il lobo occipitale è il centro visivo (Zavaglia M, et al., 2015). Negli studi dell'Ospedale Universitario di Trondheim è stata evidenziata una migliore funzione esecutiva correlata con una maggiore superficie dei lobi frontali e temporali antero-mediali (Ostgard et al. 2016) e una migliore capacità visuo-motoria correlata con una maggiore superficie corticale relativa a regioni cerebrali diffuse (Sripada et al., 2015). Ciò dimostra che il volume e la superficie di ogni area corticale sono strettamente correlati alla propria funzione. Partendo da queste considerazioni sull'anatomia e fisiologia del cervello è necessario, a questo punto, indagare anche l'etologia e l'ecologia dei suidi al fine di poter interpretare il risultato delle suddette analisi.

Il comportamento sociale della famiglia dei Suidae è molto sviluppato, infatti, già da poche ore dopo la nascita i piccoli iniziano a formare relazioni di dominanza sociale, soprattutto quando diverse femmine si uniscono a formare un gruppo stabile, intensificando notevolmente tali relazioni all'interno della prole. Il comportamento sociale dei cinghiali europei (*Sus scrofa*) è molto simile a quello dei suoi parenti domestici. Il cinghiale è gregario, anche se non tanto da formare grandi branchi. Anche in questo caso il gruppo dei suini ruota attorno ad una o più femmine e la loro prole. Altri individui possono essere variamente associati a questa unità sociale di base, mentre i maschi adulti si uniscono alle femmine ogni qual volta esse entrano in estro.

Dagli studi di Eisenberg e Lockhart (1972) e Graves (1984) è emerso che la maggior parte degli individui solitari sono generalmente maschi adulti o subadulti, mentre i gruppi sono più frequentemente composti da un numero di individui comparabili a quelli osservati in natura relativi ai cinghiali, e comprendono (esclusa la prole) da due a sei individui, generalmente femmine, o, solo occasionalmente da uno o più maschi subadulti.

L'etologia complessa dei suidi finora descritta, che prevede gruppi stabili gerarchizzati, derivante dalla bibliografia scientifica suddetta, offre una valida spiegazione allo shift positivo del clade dei Suidae. L'analisi etologica ed anatomica offre, inoltre, una valida argomentazione ai risultati provenienti da *rate.map*. Le aree che dalla nostra analisi risultano più espanse sono proprio quelle aree relative alla percezione sensoriale (in particolare quella olfattiva) fondamentali per l'orientamento nello spazio e per la ricerca del cibo nella famiglia dei Suidae. Inoltre, le aree parietale e frontale sono risultate significativamente espanse e sono implicata nella comunicazione e nella gestione della complessa e fitta rete di interazioni sociali che si instaurano, come detto in precedenza, nei gruppi familiari (e non) di suidi.

L'ipotesi iniziale che sulla morfologia degli endocast incidesse molto la socialità è stata confermata anche dall'indagine portata avanti con la funzione **search.conv**, nella quale sono risultate significative le convergenze di due classi in particolare: i group ed i solitary.

Come evidenziato da Pérez-Barbería et al. 2005 la funzione principale del cervello è quella di organizzare le risposte fisiologiche e comportamentali alle sfide ambientali e sociali, per garantire la sopravvivenza degli individui. Nel caso di specie solitarie una buona parte delle suddette funzioni viene semplificata dal fatto che le interazioni sociali sono solo di natura competitiva (nei riguardi di eventuali competitor sessuali o trofici), o di natura sessuale, per cui estremamente semplificate se confrontate con le funzioni sociali normalmente richieste dalla vita di gruppo. In questa sede sono stati testati gli effetti che la socialità, la dieta e l'habitat possono avere avuto sulla morfologia del cervello degli ungulati. L'analisi ha tenuto conto degli effetti della filogenesi e della variabilità casuale propria dei dati. Sono, quindi state testate le possibili influenze di tali categorie in coerenza con due teorie attualmente accreditate. La social brain hypothesis secondo la quale le specie che vivono in gruppi (specialmente se gruppi complessi) abbiano un cervello più sviluppato di quelle che vivono in condizioni solitarie. Questo a causa degli stimoli offerti dalla vita di gruppo che implicano interazioni sociali impegnative e complesse. La seconda teoria indagata è l'ipotesi dell'ecologia, secondo la quale i driver della diversificazione (e complessità morfologica) siano da ricercarsi nelle diverse strategie alimentari e nella maggiore o minore reperibilità del cibo, o nella complessità di habitat che si ipotizza possa fungere da driver per lo sviluppo di strutture cerebrali più complesse e derivate.

A partire da ciò è emerso che la social brain hypothesis spiega la maggior parte della variazione della morfologia cerebrale nelle specie di ungulati studiate. A conferma dell'influenza della socialità sulla morfologia endocranica (e quindi del cervello) si pone il risultato di *conv.map* che evidenzia il fatto

che le aree soggette a convergenza sono esattamente quelle, come evidente dalla letteratura, implicate nella socializzazione: l'area frontale, quella temporale e quella parietale. Tale convergenza risulta evidente (in maniera più o meno spinta) per tutte le specie oggetto dell'analisi. Ciò dimostra che la vita in piccoli gruppi comporta una convergenza morfologica delle strutture cerebrali, indipendentemente dall'aspetto filogenetico.

Sorprendente è la coerenza di risultati prodotti anche da *PGLS\_fossil* nel testare l'influenza delle categorie di socialità, su base filogenetica: i risultati significativi prodotti combaciano perfettamente con quanto emerso dall'analisi che hanno evidenziato la convergenza (*search.conv* e *conv.map*). Dalle analisi di *conv.map* effettuata sulle specie indicate come solitary si evidenzia un secondo pattern di convergenza che accomuna le specie appartenenti a tale categoria, le aree convergenti risultano grossomodo sovrapponibili con quelle individuate per la categoria group. Anche in questo caso è evidente una forte tendenza alla convergenza guidata dalla categoria sociale di appartenenza: solitary, più o meno considerevole tra le specie oggetto dell'analisi. Tuttavia, incrociando i risultati ottenuti con il confronto svolto in *rate.map* risulta evidente che confrontando *Sus barbatus*, specie appartenente alla categoria group, con *Ceratotherium simum*, appartenente, invece, alla categoria solitary, le aree di convergenza risultano notevolmente espanse nel primo e ridotte nel secondo. Dal momento che le aree suddette si sono dimostrate essere implicate nelle relazioni sociali è possibile concludere che esiste una robusta spinta imposta dalla socialità nell'aumento di complessità delle strutture cerebrali da un lato, ed una riduzione della complessità dettata da uno stile di vita solitario.

## CONCLUSIONE

Lo studio effettuato si pone come pioniere in un campo non ancora indagato in merito ad altri Mammiferi, ma già diffusamente testato nell'ordine dei Primati. Esso si inserisce in un più ampio discorso di interesse biologico e paleontologico relativo allo studio della morfologia della struttura più misteriosa ed interessante di ogni essere vivente: il cervello.

L'utilizzo degli endocast digitalizzati ha consentito l'inclusione di dati relativi a specie sia viventi che fossili all'interno dello studio, al fine di rendere più chiara e completa la comprensione dello sviluppo del cervello all'interno del clade Ungulata.

Fondamentale, quindi, è stata la digitalizzazione, che ha reso fruibili, maneggevoli e perfettibili i campioni (viventi e non) presi in considerazione.

Si è preferito procedere in direzione fuori-dentro, quindi, a partire dal cranio per poi svolgere le analisi sugli endocast, al fine di poter valutare eventuali analogie e differenze tra l'evoluzione esocranica ed endocranica.

Per questo lo studio è partito innanzitutto con l'indagine del cranio, scrigno che contiene, sostiene e protegge l'encefalo. Le analisi svolte sulla morfologia esocranica hanno avuto il fine di indagarne l'evoluzione e di comprendere i driver che l'hanno guidata. Questa fase è stata di fondamentale importanza dal momento che ha consentito di produrre dei risultati che fossero il punto di partenza per l'analisi degli endocast. Lo studio è iniziato con l'indagine puramente morfologica (*RW analysis*) al fine di poter valutare l'andamento evolutivo della morfologia come parametro puro. Già in questa fase si è potuto evidenziare un fenomeno importante: indipendentemente da ogni altro fattore la morfologia esocranica si è mostrata essere un carattere fortemente conservativo. Lo studio ha,

inoltre, confermato il modello di alta disparità precoce per l'ordine Artiodactyla e Perissodactyla, considerando i risultati prodotti da *search.shift*, grazie ai quali è stato possibile evincere che il clade, tra i due, più antico è attualmente in forte declino (Perissodactyla), mentre quello più recente (Artiodactyla) risulta ancora significativamente più differenziato, anche per ciò che concerne la morfologia del cranio, forte indice di diversificazione morfologica globale (come indicato da Caumul et al. 2005). Successivamente sono state testate le categorie disponibili (provenienti dalla letteratura scientifica) in relazione ai crani; tuttavia, i risultati ottenuti non si sono mostrati significativi. Questo ci ha suggerito che nell'indagine per categoria, al fine di testare efficacemente l'influenza dell'ecologia trofica (data la significatività prodotta dall'analisi PGLS fossil per la categoria grazer) è probabilmente necessario includere nell'analisi altri parametri fondamentali. Studi futuri potrebbero essere volti al confronto della morfologia cranica globalmente intesa (includente dati morfologici relativi alla mandibola ed ai denti) al fine di verificare se la convergenza, in presenza di tutti i possibili fattori anatomici influenti, possa mostrarsi significativa. Dopo le analisi sulla morfologia esocranica si è proceduto con le più intriganti e sorprendenti indagini relative allo sviluppo del cervello. Innanzitutto, dalla analisi morfologica pura è emerso che, al contrario dell'evoluzione del cranio, la forma degli endocast non si è mostrata conservativa. Dalle successive indagini sono emersi risultati sorprendenti, alcuni dei quali (shift negativo relativo al gruppo dei Pecora) apparentemente controintuitivi. Tuttavia, con il supporto della letteratura scientifica è stato possibile districare ogni nodo. Quando ci si accinge a studiare cladi con una diversificazione così ampia, bisogna sempre tener conto innanzitutto del tasso evolutivo di background che, talvolta, può addirittura superare la velocità di evoluzione di uno o più caratteri all'interno di un suo sottoinsieme (Castiglione et al. 2018). Questa fase del lavoro presenta anche un altro aspetto interessante, calandosi nello studio della anatomia, fisiologia ed ecologia di un gruppo vivente di grande interesse biologico: i Suidi. Tale clade rappresenta un anello di contatto multidisciplinare tra le scienze biologiche, dal momento che è oggetto di studio delle neuroscienze per la sua fortissima analogia anatomica, strutturale e funzionale col cervello umano; della zoologia per la sua etologia peculiare e ancora, per alcune specie, quasi sconosciuta e dell'ecologia in quanto specie sempre più diffuse a livello (oramai quasi) globale. Con questo studio è stato possibile effettuare una "mappatura" dello sviluppo delle aree cerebrali dal clade dei Suidae, nonché una individuazione dei tassi evolutivi della morfologia cerebrale, in stretta correlazione con le sue funzioni. È stato possibile, inoltre inferire in merito ai driver che hanno spinto fortemente tale diversificazione, confermando ulteriormente la validità della teoria della Social Brain Hypothesis, sostenuta numericamente da dati statistici.

Dallo studio effettuato sugli endocast si evince, inoltre, che i driver che guidano lo sviluppo e l'evoluzione del cranio e del cervello hanno origini molto diverse e producono effetti altrettanto differenti sulle variazioni morfologiche. Pertanto, come prevedibile, non è stato possibile individuare delle analogie significative nelle spinte che hanno guidato le variazioni delle due strutture anatomiche. D'altronde non bisogna dimenticare che gli oggetti di studio sono fortemente dissomiglianti: da un lato c'è il cranio, struttura ossea molto complessa volta allo svolgimento di numerose funzioni e sottoposta a pressioni interne ed esterne, (dallo studio sono emerse spinte evolutive su base trofica) dissimili rispetto al cervello, il quale, racchiuso dalla scatola cranica, in un ambiente isolato e protetto, svolge altrettante funzioni che rispondono ad esigenze e spinte evolutive molto differenti guidate, come si evince dalle analisi di questo lavoro, prevalentemente dallo stile di vita della specie considerata.

Concludendo possiamo ritenerci soddisfatti dei risultati ottenuti, avendo reso possibile l'ampliamento di uno studio diffusamente applicato nell'ambito dei primati, ad un'altra classe di mammiferi di straordinario interesse: gli Ungulatomorpha.

Le sfide future annoverano:

- lo studio di altre tipologie di variabili (qualora disponibili in letteratura) che possano essere ipotizzate quali driver dell'evoluzione sia del cranio che del cervello;
- l'ampliamento dello studio conseguente ad una maggiore disponibilità di campioni;
- l'espansione di tale campo di studi a tutti gli ordini di mammiferi nell'ottica di potere, un giorno, completare lo studio dell'evoluzione di una delle strutture più complesse ed ancora troppo poco conosciute – il cervello – così da poter avere un quadro evolutivo completo che attraversi tutta la filogenesi della classe Mammalia.

## **BIBLIOGRAFIA**

- Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. Italian Journal of Zoology, 71(1), 5-16.
- Adler, R. J., Firmin, D., & Kendall, D. G. (1981). A non-Gaussian model for random surfaces. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences, 303(1479), 433-462.
- Antonio, P., Costantino, B., Silvia, C., Marina, M., Paolo, P., Alessio, V., & Pasquale, R. (2021). Arothron: An R package for geometric morphometric methods and virtual anthropology applications. American journal of physical anthropology, 176(1), 144-151.
- Awaliah, A. T. S., Dewi, B. S., & Winarno, G. D. (2018). Palatabilitas Badak Sumatera (Dicerorhinus sumatrensis) di Suaka Rhino Sumatera. Sylva Lestari, 6(3), 64-72.
- Barnosky, A. D. (1985). Taphonomy and herd structure of the extinct Irish elk, Megaloceros giganteus. Science, 228(4697), 340-344.
- Bassols, A., Costa, C., Eckersall, P. D., Osada, J., Sabria, J., & Tibau, J. (2014). The pig as an animal model for human pathologies: A proteomics perspective. PROTEOMICS–Clinical Applications, 8(9-10), 715-731.
- Becker, D. (2009). Earliest record of rhinocerotoids (Mammalia: Perissodactyla) from Switzerland: systematics and biostratigraphy. Swiss Journal of Geosciences, 102(3), 489-504.
- Bibi, F. (2013). A multi-calibrated mitochondrial phylogeny of extant Bovidae (Artiodactyla, Ruminantia) and the importance of the fossil record to systematics. BMC evolutionary biology, 13(1), 1-15.
- Bienvenu, T., Guy, F., Coudyzer, W., Gilissen, E., Roualdès, G., Vignaud, P., & Brunet, M. (2011). Assessing endocranial variations in great apes and humans using 3D data from virtual endocasts. American journal of physical anthropology, 145(2), 231-246.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. Evolution, 57(4), 717-745.
- Blondel, C. (2001). The Eocene–Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 168(1-2), 125-139.
- Boardman, G. S., & Secord, R. (2013). Stable isotope paleoecology of White River ungulates during the Eocene–Oligocene climate transition in northwestern Nebraska. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 375, 38-49.
- Bookstein FL 1989. Principal Warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations. IEEE Transactions on pattern analysis and machine intelligence 11.
- Bookstein FL, 1991. Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Bookstein, F. L. (1997). Shape and the information in medical images: A decade of the morphometric synthesis. Computer vision and image understanding, 66(2), 97-118.
- Bravo, P. W., & Fowler, M. E. (2001). Order Artiodactyla, Family Camelidae (Guanacos, Vicuñas). Biology, Medicine, and Surgery of South American Wild Animals, 392.

- Bruner, E., Ogihara, N., & Tanabe, H. C. (2018). Digital Endocasts. Cham: Springer.
- Burke, A., & Cinq-Mars, J. (1996). Dental characteristics of late Pleistocene Equus lambei from the Bluefish Caves, Yukon Territory, and their comparison with Eurasian horses. Géographie physique et Quaternaire, 50(1), 81-93.
- Burke, A., & Cinq-Mars, J. (1998). Paleoethological reconstruction and taphonomy of Equus lambei from the Bluefish Caves, Yukon Territory, Canada. Arctic, 105-115.
- Buzi, C., Profico, A., Di Vincenzo, F., Harvati, K., Melchionna, M., Raia, P., & Manzi, G. (2021).
   Retrodeformation of the Steinheim Cranium: Insights into the Evolution of Neanderthals.
   Symmetry 2021, 13, 1611.
- Capozza, M. (2001). Microwear analysis of Mammuthus meridionalis (Nesti, 1825) molar from Campo del Conte (Frosinone, Italy). In The World of Elephants-International Congress, Rome (Vol. 2001, pp. 529-533).
- Castiglione, A. New Method for Testing Evolutionary Rate Variation and Shifts in Phenotypic Evolution, Methods Ecol.
- Castiglione, S., Serio, C., Mondanaro, A., Di Febbraro, M., Profico, A., Girardi, G., & Raia, P. (2019). Simultaneous detection of macroevolutionary patterns in phenotypic means and rate of change with and within phylogenetic trees including extinct species. PloS one, 14(1), e0210101.
- Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., ... & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
- Castiglione, S., Serio, C., Tamagnini, D., Melchionna, M., Mondanaro, A., Di Febbraro, M., ...
   & Raia, P. (2019). A new, fast method to search for morphological convergence with shape data. PloS one, 14(12), e0226949.
- Castiglione, S., Serio, C., Tamagnini, D., Melchionna, M., Mondanaro, A., Di Febbraro, M., ...
   & Raia, P. (2019). A new, fast method to search for morphological convergence with shape data. PloS one, 14(12), e0226949.
- Castiglione, S., Tesone, G., Piccolo, M., Melchionna, M., Mondanaro, A., Serio, C., ... & Raia,
   P. (2018). A new method for testing evolutionary rate variation and shifts in phenotypic evolution. Methods in Ecology and Evolution, 9(4), 974-983.
- Caumul, R., & Polly, P. D. (2005). Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (Marmota, Rodentia). Evolution, 59(11), 2460-2472.
- Cirilli, O., Melchionna, M., Serio, C., Bernor, R. L., Bukhsianidze, M., Lordkipanidze, D., ... & Raia, P. (2020). Target deformation of the Equus stenonis holotype skull: A virtual reconstruction. Frontiers in Earth Science, 247.
- Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.
- Clementz, M. T., Fox-Dobbs, K., Wheatley, P. V., Koch, P. L., & Doak, D. F. (2009). Revisiting old bones: coupled carbon isotope analysis of bioapatite and collagen as an ecological and palaeoecological tool. Geological Journal, 44(5), 605-620.
- Cope, E. D. (1888). The Artiodactyla. The American Naturalist, 22(264), 1079-1095.
- Dembitzer, J., Castiglione, S., Raia, P., & Meiri, S. (2022). Small brains predisposed Late Quaternary mammals to extinction. Scientific reports, 12(1), 1-8.

- Dembitzer, J., Castiglione, S., Raia, P., & Meiri, S. (2022). Small brains predisposed Late Quaternary mammals to extinction. Scientific reports, 12(1), 1-8.
- DeSantis, L. R., & Wallace, S. C. (2008). Neogene forests from the Appalachians of Tennessee, USA: geochemical evidence from fossil mammal teeth. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 266(1-2), 59-68.
- Eisenberg, J. F., & Kleiman, D. G. (1972). Olfactory communication in mammals. Annual review of Ecology and Systematics, 1-32.
- Fossilworks.
- Frantz, L. A. (2015). Speciation and domestication in Suiformes: a genomic perspective (Doctoral dissertation, Wageningen University and Research).
- Gaetano, T. M. (2020). Ontogenetic and Adult Shape Variation in the Endocast of Tapirus: Implications for T. polkensis from the Gray Fossil Site (Doctoral dissertation, East Tennessee State University).
- Goddard, J. (1967). Home range, behaviour, and recruitment rates of two black rhinoceros populations. African Journal of Ecology, 5(1), 133-150.
- Graves, H. B. (1984). Behavior and ecology of wild and feral swine (Sus scrofa). Journal of animal science, 58(2), 482-492.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., & Bookstein, F. L. (2005). Semilandmarks in three dimensions. In Modern morphometrics in physical anthropology (pp. 73-98). Springer, Boston, MA.
- Hackmann, T. J., & Spain, J. N. (2010). Invited review: ruminant ecology and evolution: perspectives useful to ruminant livestock research and production. Journal of dairy science, 93(4), 1320-1334.
- Hallgrímsson, B., Dorval, C. J., Zelditch, M. L., & German, R. Z. (2004). Craniofacial variability and morphological integration in mice susceptible to cleft lip and palate. Journal of anatomy, 205(6), 501-517.
- Internationale, U. (1971). The Behaviour of Ungulates and its relation to management.
- IUCN REDLIST
- Iurino, D. A., Conti, J., Mecozzi, B., & Sardella, R. (2020). Braincase with natural endocast of a juvenile rhinocerotinae from the late Middle Pleistocene site of Melpignano (Apulia, Southern Italy). Frontiers in Earth Science, 94.
- Iurino, D. A., Danti, M., Della Sala, S. W., & Sardella, R. (2013). Modern techniques for ancient bones: vertebrate palaeontology and medical CT analysis. Boll. Soc. Paleontol. Ital, 52(3), 14.
- Janis, C. M., & Bernor, R. L. (2019). The evolution of equid monodactyly: a review including a new hypothesis. Frontiers in Ecology and Evolution, 7, 119.
- JANIS, C. M., & EHRHARDT, D. (1988). Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates. Zoological Journal of the Linnean Society, 92(3), 267-284.
- Joshua R. Ginsberg, Mammals, Biodiversity of, Editor(s): Simon A Levin, Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition), Academic Press, 2013, Pages 681-707, ISBN 9780123847201, <u>https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00089-7</u>.
- Kahlke, R. D., & Lacombat, F. (2008). The earliest immigration of woolly rhinoceros (Coelodonta tologoijensis, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaearctic cold stage mammal faunas. Quaternary Science Reviews, 27(21-22), 1951-1961.

- Kaszta, Ż., Marino, J., Ramoelo, A., & Wolff, E. (2016). Bulk feeder or selective grazer: African buffalo space use patterns based on fine-scale remotely sensed data on forage quality and quantity. Ecological modelling, 323, 115-122.
- Katz, S., Leifman, G., & Tal, A. (2005). Mesh segmentation using feature point and core extraction. The Visual Computer, 21(8), 649-658.
- Kay, R. N. B., Engelhardt, W. V., & White, R. G. (1980). The digestive physiology of wild ruminants. In Digestive physiology and metabolism in ruminants (pp. 743-761). Springer, Dordrecht.
- Kendall, D. G. (1984). Shape manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. Bulletin of the London mathematical society, 16(2), 81-121.
- Kendall, D. G. (1985). Exact distributions for shapes of random triangles in convex sets. Advances in Applied Probability, 17(2), 308-329.
- Kendall, D. G. (1985). Mathematical statistics in the humanities, and some related problems in astronomy. In A Celebration of Statistics (pp. 393-408). Springer, New York, NY.
- Kendall, D. G., & Young, G. A. (1984). Indirectional statistics and the significance of an asymmetry discovered by Birch. Monthly Notices of the Royal Astronomical Society, 207(3), 637-647.
- Kohn, M. J., McKay, M. P., & Knight, J. L. (2005). Dining in the Pleistocene—who's on the menu?. Geology, 33(8), 649-652.; Gaetano, T. M. (2020). Ontogenetic and Adult Shape Variation in the Endocast of Tapirus: Implications for T. polkensis from the Gray Fossil Site (Doctoral dissertation, East Tennessee State University).
- Krishna, Y. C., Clyne, P. J., Krishnaswamy, J., & Kumar, N. S. (2009). Distributional and ecological review of the four horned antelope, Tetracerus quadricornis.
- Kverková, K. (2014). Social Brain Hypothesis: A Survey of Evidence.
- Laurence, A. (2019). A discourse with deep time. Science Museum Group Journal, 11(11).
- Lillie, E. M., Urban, J. E., Lynch, S. K., Weaver, A. A., & Stitzel, J. D. (2016). Evaluation of skull cortical thickness changes with age and sex from computed tomography scans. Journal of bone and mineral research, 31(2), 299-307.
- Lipyanskiy, M. (2014). Geometric homology. arXiv preprint arXiv:1409.1121.
- Luckett, W. P., & Hong, N. (1998). Phylogenetic relationships between the orders Artiodactyla and Cetacea: a combined assessment of morphological and molecular evidence. Journal of Mammalian Evolution, 5(2), 127-182.
- MacLeod, N. (2013). Landmarks and semilandmarks: differences without meaning and meaning without difference. Palaeontological Association Newsletter, 82, 32-43.
- Magintan, D., Traeholt, C., & Karuppanannan, K. V. (2012). Displacement of the Malayan Tapir (Tapirus indicus) in Peninsular Malaysia from 2006 to 2010. Journal of Primatology, 27(3), 713-745.
- Matthew, W. D. (1926). The evolution of the horse: a record and its interpretation. The Quarterly Review of Biology, 1(2), 139-185.
- Mccurry, M. R., Marx, F. G., Evans, A. R., Park, T., Pyenson, N. D., Kohno, N., ... & Fitzgerald,
   E. M. (2021). Brain size evolution in whales and dolphins: new data from fossil mysticetes.
   Biological Journal of the Linnean Society, 133(4), 990-998.
- McHenry, C. R., Wroe, S., Clausen, P. D., Moreno, K., & Cunningham, E. (2007). Supermodeled sabercat, predatory behavior in Smilodon fatalis revealed by high-resolution

3D computer simulation. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(41), 16010-16015.

- McHorse, B. K., Biewener, A. A., & Pierce, S. E. (2019). The evolution of a single toe in horses: causes, consequences, and the way forward. Integrative and Comparative Biology, 59(3), 638-655.
- Meester, J. (1960). The dibatag, Ammodorcas clarkei (Thos.) in Somalia. Annals of the Transvaal Museum, 24(1), 53-60.
- Melchionna, M., Mondanaro, A., Serio, C., Castiglione, S., Di Febbraro, M., Rook, L., ... & Raia,
   P. (2020). Macroevolutionary trends of brain mass in Primates. Biological Journal of the Linnean Society, 129(1), 14-25.
- Melchionna, M., Profico, A., Castiglione, S., Serio, C., Mondanaro, A., Modafferi, M., ... & Sansalone, G. (2021). A method for mapping morphological convergence on threedimensional digital models: the case of the mammalian sabre-tooth (Vol. 64, No. 4, pp. 573-584).
- Melchionna, M., Profico, A., Castiglione, S., Serio, C., Mondanaro, A., Modafferi, M., ... & Sansalone, G. (2021). A method for mapping morphological convergence on three-dimensional digital models: the case of the mammalian sabre-tooth (Vol. 64, No. 4, pp. 573-584).
- Mendoza, M. (2007). Decision trees: a machine learning methodology for characterizing morphological patterns resulting from ecological adaptations. Automated taxon identification in systematics: Theory, approaches and applications, 261-276.
- Mendoza, M., & Palmqvist, P. (2008). Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat?. Journal of Zoology, 274(2), 134-142.
- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., & Kaiser, T. M. (2007). Paleoenvironment of Dryopithecus brancoi at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso-and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. Journal of Human Evolution, 53(4), 331-349.
- Montgelard, C., Catzeflis, F. M., & Douzery, E. (1997). Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. Molecular Biology and Evolution, 14(5), 550-559.
- Mujal, E., Marchetti, L., Schoch, R. R., & Fortuny, J. (2020). Upper Paleozoic to lower Mesozoic tetrapod ichnology revisited: photogrammetry and relative depth pattern inferences on functional prevalence of autopodia. Frontiers in Earth Science, 8, 248.
- MUKHLISI, M., NINGSIH, T. S., SARI, U. K., KURNIAWAN, Y., SETIAWAN, R., & MUSLIM, A. (2018). Habitat utilization of the Sumatran rhinos (Dicerorhinus sumatrensis harrissoni) in Kutai Barat forest, East Kalimantan, Indonesia. Biodiversitas Journal of Biological Diversity, 19(5), 1842-1850.
- Niebert, M., & Tönjes, R. R. (2005). Evolutionary spread and recombination of porcine endogenous retroviruses in the suiformes. Journal of virology, 79(1), 649-654.
- Norman, J. E., & Ashley, M. V. (2000). Phylogenetics of Perissodactyla and tests of the molecular clock. Journal of Molecular Evolution, 50(1), 11-21.
- NOW DATABASE
- Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
- Oliver, W. L. R. (1995). Taxonomy and conservation status of the suiformes—an overview. IBEX Journal of Mountain Ecology, 3, 3-5.

- Orliac, M., Bouaziz, H., & Weppe, R. (2021). Brain damage: the endocranial cast of Mixtotherium cuspidatum (Mammalia, Artiodactyla) from the Victor Brun Museum (Montauban, France). MorphoMuseum, 7.
- Oyston, J. W., Hughes, M., Wagner, P. J., Gerber, S., & Wills, M. A. (2015). What limits the morphological disparity of clades?. Interface focus, 5(6), 20150042.
- Pandolfi, L., Raia, P., Fortuny, J., & Rook, L. (2020). Evolving virtual and computational paleontology. Frontiers in Earth Science, 479.
- Pérez-Barbería, F. J., & Gordon, I. J. (2005). Gregariousness increases brain size in ungulates.
   Oecologia, 145(1), 41-52.
- Pérez-Ramos, A., & Figueirido, B. (2020). Toward an "Ancient" Virtual World: Improvement Methods on X-ray CT Data Processing and Virtual Reconstruction of Fossil Skulls. Frontiers in Earth Science, 345.
- Pihlström, H., Fortelius, M., Hemilä, S., Forsman, R., & Reuter, T. (2005). Scaling of mammalian ethmoid bones can predict olfactory organ size and performance. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 272(1566), 957-962.
- Piras, P., Profico, A., Pandolfi, L., Raia, P., Di Vincenzo, F., Mondanaro, A., ... & Varano, V. (2020). Current options for visualization of local deformation in modern shape analysis applied to paleobiological case studies. Frontiers in Earth Science, 8, 66.
- Piras, P., Silvestro, D., Carotenuto, F., Castiglione, S., Kotsakis, A., Maiorino, L., ... & Raia, P. (2018). Evolution of the sabertooth mandible: A deadly ecomorphological specialization. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 496, 166-174.
- Profico, A., Buzi, C., Davis, C., Melchionna, M., Veneziano, A., Raia, P., & Manzi, G. (2019). A new tool for digital alignment in virtual anthropology. The Anatomical Record, 302(7), 1104-1115.
- Profico, A., Buzi, C., Melchionna, M., Veneziano, A., & Raia, P. (2020). Endomaker, a new algorithm for fully automatic extraction of cranial endocasts and the calculation of their volumes. American Journal of Physical Anthropology, 172(3), 511-515.
- Profico, A., Schlager, S., Valoriani, V., Buzi, C., Melchionna, M., Veneziano, A., ... & Manzi, G. (2018). Reproducing the internal and external anatomy of fossil bones: Two new automatic digital tools. American Journal of Physical Anthropology, 166(4), 979-986.
- Profico, A., Schlager, S., Valoriani, V., Buzi, C., Melchionna, M., Veneziano, A., ... & Manzi, G. (2018). Reproducing the internal and external anatomy of fossil bones: Two new automatic digital tools. American Journal of Physical Anthropology, 166(4), 979-986.
- Prothero, D. R., & Ludtke, J. A. (2007). Family protoceratidae. The evolution of artiodactyls (eds DR Prothero & SE Foss), 169-176.
- Pusch, L. C., Ponstein, J., Kammerer, C. F., & Fröbisch, J. (2020). Novel endocranial data on the early therocephalian Lycosuchus vanderrieti underpin high character variability in early theriodont evolution. Frontiers in Ecology and Evolution, *7*, 464.
- Puzachenko, A. Y., Levchenko, V. A., Bertuch, F., Zazovskaya, E. P., & Kirillova, I. V. (2021).
   Late Pleistocene chronology and environment of woolly rhinoceros (Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799)) in Beringia. Quaternary Science Reviews, 263, 106994.
- Radinsky, L. B. (1969). The early evolution of the Perissodactyla. Evolution, 23(2), 308-328.
- Ransom, J. I., & Cade, B. S. (2009). Quantifying equid behavior—a research ethogram for free-roaming feral horses.

- Rohlf FJ, Bookstein FL 2003. Computing the Uniform Component of Shape Variation. Systematic Biology 52:66-69.
- Rohlf, F. J. (1993). Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. Contributions to morphometrics, 8, 131-159.
- Rose, K. D. (1996). On the origin of the order Artiodactyla. Proceedings of the National Academy of Sciences, 93(4), 1705-1709.
- Ross, A. H., & Williams, S. (2008). Testing repeatability and error of coordinate landmark data acquired from crania. Journal of Forensic Sciences, 53(4), 782-785.
- RStudio Team. (2015). RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston, MA. Retrieved from http://www.rstudio.com/
- Sansalone, G., Castiglione, S., Raia, P., Archer, M., Dickson, B., Hand, S., ... & Wroe, S. (2020). Decoupling functional and morphological convergence, the study case of fossorial mammalia. Frontiers in Earth Science, 8, 112.
- Sauleau, P., Lapouble, E., Val-Laillet, D., & Malbert, C. H. (2009). The pig model in brain imaging and neurosurgery. animal, 3(8), 1138-1151.
- Schellhorn, R. (2018). A potential link between lateral semicircular canal orientation, head posture, and dietary habits in extant rhinos (Perissodactyla, Rhinocerotidae). Journal of Morphology, 279(1), 50-61.
- Schlager, S. (2017). Morpho and Rvcg–shape analysis in R: R-packages for geometric morphometrics, shape analysis and surface manipulations. In Statistical shape and deformation analysis (pp. 217-256). Academic Press.
- Schlager, S., Profico, A., Di Vincenzo, F., & Manzi, G. (2018). Retrodeformation of fossil specimens based on 3D bilateral semi-landmarks: Implementation in the R package "Morpho". PloS one, 13(3), e0194073.
- Silva, M. A. O. D., Kortegaard, H. E., Choong, S. S., Arnbjerg, J., & Bertelsen, M. F. (2011). Resorptive tooth root lesions in the Malayan tapir (Tapirus indicus). Journal of Zoo and Wildlife Medicine, 40-43.
- Stone, J. R. (1998). Landmark based thin plate spline relative warp analysis of gastropod shells. Systematic Biology, 47(2), 254-263.
- Subedi, N., Jnawali, S. R., Dhakal, M., Pradhan, N. M., Lamichhane, B. R., Malla, S., ... & Jhala,
   Y. V. (2013). Population status, structure and distribution of the greater one-horned rhinoceros Rhinoceros unicornis in Nepal. Oryx, 47(3), 352-360.
- Symonds, M. R., & Blomberg, S. P. (2014). A primer on phylogenetic generalised least squares. In Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology (pp. 105-130). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Tirira, D. G., Urgilés-Verdugo, C. A., Tapia, A., Cajas-Bermeo, C. A., Izurieta V, X., & Zapata-Ríos, G. (2019). Tropical Ungulates of Ecuador: An Update of the State of Knowledge. In Ecology and Conservation of Tropical Ungulates in Latin America (pp. 217-271). Springer, Cham.
- TO, A. T. A. G. P., SEASONALITY, I., & CAVE, A. T. CERVUS ELAPHUS & EQUUS FERUS. IIb, 10(1.9), 30.
- Tobias, Phillip V. "The child from Taung." Science'84 5 (1984): 99-101.
- van Asperen, E. N., & Kahlke, R. D. (2017). Dietary traits of the late Early Pleistocene Bison menneri (Bovidae, Mammalia) from its type site Untermassfeld (Central Germany) and the problem of Pleistocene 'wood bison'. Quaternary Science Reviews, 177, 299-313.

- van der Made, J. (2014). The large mammals of the Plio-Pleistocene of Africa: Afrotheria, Perissodactyla and Artiodactyla I. The Cradle of Humankind/La Cuna de la Humanidad, M. Domínguez Rodrigo, E. Baquedano, Eds.(Museo Arquelógico Regional and Museo de la Evolución Humana, 2014), 324-336.
- Van Geel, B., Sevink, J., Mol, D., Langeveld, B. W., Van Der Ham, R. W. J. M., Van Der Kraan, C. J. M., ... & Lorenzen, E. D. (2018). Giant deer (Megaloceros giganteus) diet from Mid-Weichselian deposits under the present North Sea inferred from molar-embedded botanical remains. Journal of Quaternary Science, 33(8), 924-933.
- von Muggenthaler, E., Reinhart, P., Lympany, B., & Craft, R. B. (2003). Songlike vocalizations from the Sumatran Rhinoceros (Dicerorhinus sumatrensis). Acoustics Research Letters Online, 4(3), 83-88.
- Wang, G. G., Gao, X. Z., Zenger, K., & Coelho, L. D. S. (2018, December). A novel metaheuristic algorithm inspired by rhino herd behavior. In Proceedings of the 9th EUROSIM congress on modelling and simulation, EUROSIM 2016, the 57th SIMS conference on simulation and modelling SIMS 2016 (No. 142, pp. 1026-1033). Linköping University Electronic Press.
- Wärmländer, S. K., Garvin, H., Guyomarc'h, P., Petaros, A., & Sholts, S. B. (2019). Landmark typology in applied morphometrics studies: What's the point?. The Anatomical Record, 302(7), 1144-1153.
- Wärmländer, S. K., Garvin, H., Guyomarc'h, P., Petaros, A., & Sholts, S. B. (2019). Landmark typology in applied morphometrics studies: What's the point?. The Anatomical Record, 302(7), 1144-1153.
- Weber, M. (2005). Ecology and conservation of sympatric tropical deer populations in the Greater Calakmul Region, south-eastern Mexico (Doctoral dissertation, Durham University).
- Webster, M. A. R. K., & Sheets, H. D. (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. The paleontological society papers, 16, 163-188.
- Wedel, M. J. (2009). Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology, 311(8), 611-628.
- Winans, M. C. (1989). Quantitative study of North American fossil species of the genus Equus. In The evolution of perissodactyls (pp. 262-297).
- Woodward, S. L. (1979). The social system of feral asses (Equus asinus). Zeitschrift für Tierpsychologie, 49(3), 304-316.
- Zanolli, C., Schillinger, B., Kullmer, O., Schrenk, F., Kelley, J., Rössner, G. E., & Macchiarelli, R. (2020). When X-rays do not work. characterizing the internal structure of fossil hominid dentognathic remains using high-resolution neutron microtomographic imaging. Frontiers in Ecology and Evolution, 42.
- Zelditch, M. L., Lundrigan, B. L., & Garland Jr, T. (2004). Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution & development*, *6*(3), 194-206.

## MATERIALE SUPPLEMENTARE

Ordine	Famiglia	Specie	Campioni
Artiodactyla	Bovidae	Aepyceros_melampus	Aepyceros_melampus_M_KNM-ER-1657
Artiodactyla	Alcelaphinae	Alcelaphus_buselaphus	Alcelaphus_buselaphus_F_ZMH-S7487
Artiodactyla	Cervidae	Alces_alces	Alces_alces_F_170765
Artiodactyla	Cervidae	Alces_alces	Alces_alces_M_170834
Artiodactyla	Bovidae	Ammodorcas_clarkei	Ammodorcas_clarkei_M_KUKUM7055
Artiodactyla	Anoplotherioidea	Anoplotherium_commune	Anoplotherium_commune_U_MNHN_QU399_sym
Artiodactyla	Bovidae	Antidorcas_marsupialis	Antidorcas_marsupialis_M_RK02
Artiodactyla	Antilocapridae	Antilocapra_americana	Antilocapra_americana_M_IMNH-R-143
Artiodactyla	Antilocapridae	Antilocapra_americana	Antilocapra_americana_M_USNM282308
Artiodactyla	Antilocapridae	Antilocapra_americana	Antilocapra_americana_U_FW605
Artiodactyla	Bovidae	Antilope_cervicapra	Antilope_cervicapra_F_Z1598
Artiodactyla	Bovidae	Antilope_cervicapra	Antilope_cervicapra_M_UF32346
Artiodactyla	Artiodactyla	Archaeotherium_mortoni	Archaeotherium_mortoni_U_UW6856_retro
Artiodactyla	Suidae	Babyrousa_babyrussa	Babyrousa_babyrussa_U_UE
Artiodactyla	Bovidae	Bison_bison	Bison_bison_U_IMNH-R-163
Artiodactyla	Bovidae	Bison_bison	Bison_bison_U_IMNH-R-534
Artiodactyla	Bovidae	Bison_bonasus	Bison_bonasus_F_171429
Artiodactyla	Bovidae	Bison_bonasus	Bison_bonasus_M_171430
Artiodactyla	Bovidae	Bison_latifrons	Bison_latifrons_U_IMNH-48001-1770
Artiodactyla	Bovidae	Bos_primigenius	Bos_primigenius_U_NHMUK-ARC-1972-5062
Artiodactyla	Bovidae	Bos_primigenius	Bos_primigenius_U_NHMUK-ARC-1977-5012
Artiodactyla	Bovidae	Bos_taurus	Bos_taurus_M_146091
Artiodactyla	Bovidae	Bos_taurus	Bos_taurus_U_NHMUK_1981_984
Artiodactyla	Bovidae	Boselaphus_tragocamelus	Boselaphus_tragocamelus_F_5973
Artiodactyla	Cainotheriidae	Cainotherium_laticurvatum	Cainotherium_laticurvatum_U_MNHNSG-13456_adj
Perissodactyla	Equidae	Calippus_regulus	Calippus_regulus_U_VCU_3D_3758
Artiodactyla	Camelidae	Camelus_bactrianus	Camelus_bactrianus_U_IMNH-R-1007
Artiodactyla	Camelidae	Camelus_dromedarius	Camelus_dromedarius_M_UCMZ1975-496
Artiodactyla	Camelidae	Camelus_dromedarius	Camelus_dromedarius_U_MLP-1622
Artiodactyla	Bovidae	Capra_ibex	Capra_ibex_U_NHMUK_35_12_12_3
Artiodactyla	Cervidae	Capreolus_capreolus	Capreolus_capreolus_M_806
Artiodactyla	Bovidae	Capricornis_crispus	Capricornis_crispus_U_Z1042
Artiodactyla	Bovidae	Cephalophus_nigrifrons	Cephalophus_nigrifrons_F_NHMUK34-14-1-205_adj
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Ceratotherium_simum	Ceratotherium_simum_M_OUVC9754
Artiodactyla	Cervidae	Cervus_canadensis	Cervus_canadensis_F_IMNH-R-599

Artiodactyla	Cervidae	Cervus canadensis	Cervus canadensis F IMNH-R-749
Artiodactyla	Cervidae	– Cervus elaphus	Cervus elaphus F 501
Artiodactyla	Cervidae	Cervus elaphus	Cervus elaphus M TW03
Artiodactyla	Cervidae	Cervus_elaphus	Cervus_elaphus_U_000S29697
Artiodactyla	Cervidae	Cervus_elaphus	Cervus_elaphus_U_NHMUK_2005_16
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Coelodonta_antiquitatis	Coelodonta_antiquitatis_U_NO_CODE
Artiodactyla	Bovidae	Connochaetes_taurinus	Connochaetes_taurinus_F_UF14322
Artiodactyla	Bovidae	Connochaetes_taurinus	Connochaetes_taurinus_U_AF-modern
Artiodactyla	Cervidae	Dama_dama	Dama_dama_F_UVL-specimen01
Artiodactyla	Bovidae	Damaliscus_pygargus_phillipsi	Damaliscus_pygargus_phillipsi_F_UF14361
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Dicerorhinus_sumatrensis	Dicerorhinus_sumatrensis_F_MVZ-208920
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Diceros_bicornis	Diceros_bicornis_U_ZMH-S-9379
Artiodactyla	Merycoidontidae	Eporeodon_meagherensis	Eporeodon_meagherensis_U_YPM-VP-013948
Perissodactyla	Equidae	Equus_asinus	Equus_asinus_U_IMNH-R-191
Perissodactyla	Equidae	Equus_ferus	Equus_ferus_F_VCU-3D-4982
Perissodactyla	Equidae	Equus_ferus	Equus_ferus_M_VCU-3D-4989
Perissodactyla	Equidae	Equus_lambei	Equus_lambei_U_USNM_V_8426
Perissodactyla	Equidae	Equus_quagga	Equus_quagga_F_MVZ-16643
Perissodactyla	Equidae	Equus_quagga	Equus_quagga_U_USNM182004
Perissodactyla	Equidae	Equus_quagga	Equus_quagga_U_ZMB-70335
Artiodactyla	Bovidae	Eudorcas_thomsonii	Eudorcas_thomsonii_M_LUND
Artiodactyla	Bovidae	Gazella_spekei	Gazella_spekei_M_UF31102
Artiodactyla	Giraffidae	Giraffa_camelopardalis	Giraffa_camelopardalis_M_TMM_M6815
Artiodactyla	Giraffidae	Giraffa_camelopardalis	Giraffa_camelopardalis_U_IMNH-R-2283
Artiodactyla	Hippopotamidae	Hexaprotodon_liberiensis	Hexaprotodon_liberiensis_U_NHMUK_1967_3_20_1
Artiodactyla	Hippopotamidae	Hippopotamus_amphibius	Hippopotamus_amphibius_U_DUNUC_1990
Artiodactyla	Bovidae	Hippotragus_equinus	Hippotragus_equinus_U_NHMUK_1962-12_4_2
Artiodactyla	Cervidae	Hydropotes_inermis	Hydropotes_inermis_M_LUND
Artiodactyla	Cervidae	Hydropotes_inermis	Hydropotes_inermis_M_NHMUK-1551c
Artiodactyla	Suidae	Hylochoerus_meinertzhageni	Hylochoerus_meinertzhageni_UF26084
Artiodactyla	Bovidae	Kobus_ellipsiprymnus	Kobus_ellipsiprymnus_F_NHMUK_66_817
Artiodactyla	Bovidae	Kobus_ellipsiprymnus	Kobus_ellipsiprymnus_F_UF14065
Artiodactyla	Camelidae	Lama_glama	Lama_glama_F_TMM_M-2052
Artiodactyla	Camelidae	Lama_glama	Lama_glama_M_USNM278681
Artiodactyla	Camelidae	Lama_guanicoe	Lama_guanicoe_U_MLP-1-III-93-35
Artiodactyla	Camelidae	Lama_guanicoe	Lama_guanicoe_U_MLP
Artiodactyla	Camelidae	Lama_pacos	Lama_pacos_U_MLP-31
Artiodactyla	Bovidae	Litocranius_walleri	Litocranius_walleri_M_UF31015
Artiodactyla	Bovidae	Madoqua_guentheri	Madoqua_guentheri_M_USNM182154
Artiodactyla	Cervidae	Mazama_americana	Mazama_americana_M_USNM374880
Artiodactyla	Cervidae	Mazama_pandora	Mazama_pandora_M_UF30979
Artiodactyla	Cervidae	Mazama_rufina	Mazama_rufina_M_LUND
Artiodactyla	Cervidae	Megaloceros_giganteus	Megaloceros_giganteus_U_VCU_3D_4311
Artiodactyla	Merycoidontidae	Merycochoerus_proprius	Merycochoerus_proprius_U_YPM14100A
Artiodactyla	Camelidae	Miolabis_fricki	Miolabis_fricki_U_LACM131796_sym
Artiodactyla	Moschidae	Moschus_moschiferus	Moschus_moschiferus_F_NHMUK_26_4_2_1

Artiodactyla	Moschidae	Moschus moschiferus	Moschus moschiferus M LUND
Artiodactyla	Cervidae	Muntiacus muntiack	Muntiacus muntiack F NHMUK 15 3 2 1
Artiodactyla	Cervidae	Muntiacus muntiak	Muntiacus muntiak M LUND
Artiodactyla	Cervidae	Muntiacus reevesi	Muntiacus reevesi M MSB53051
Artiodactyla	Bovidae	– Naemorhedus sumatraensis	Naemorhedus sumatraensis U NHMUK 24 5 29 1
Artiodactyla	Cervidae	Odocoileus hemionus	Odocoileus hemionus M USNM246649
Artiodactyla	Cervidae	Odocoileus hemionus sitkensis	Odocoileus hemionus sitkensis F UVL-specimen01
Artiodactyla	Cervidae	Odocoileus virainianus	Odocoileus virginianus M TMM M-2683
Artiodactyla	Bovidae	Oreamnos americanus	Oreamnos americanus U IMNH-R-2352
Artiodactyla	Bovidae	Oreotraaus oreotraaus	Oreotragus oreotragus M KU62287
Artiodactyla	Bovidae	Ourebia ourebi	Ourebia ourebi M 502-14
Artiodactyla	Bovidae	Ourebia ourebi	Ourebia ourebi F LUND
Artiodactyla	Bovidae	Ovibos moschatus	Ovibos moschatus M DUNUC-2934 svm
Artiodactyla	Bovidae	Ovis aries	Ovis aries F zmh-s109xx
Artiodactyla	Bovidae	Ovis aries	Ovis aries M PC
Artiodactyla	Bovidae	Ovis canadensis	Ovis canadensis II IMNH-R-862
Artiodactyla	Tavassuidae	Pecari taiacu	Pecari taiacu U UND
Artiodactyla	Bovidae	Pelea capreolus	Pelea capreolus M LUND
Artiodactyla	Suidae	Phacochoerus africanus	Phacochoerus africanus II USNMa36000
Artiodactyla	Tavassuidae	Platyaonus compressus	Platygonus compressus II VCII 3D 3628
Artiodactyla	Bovidae	Procapra autturosa	Procapra gutturosa M IUND
Artiodactyla	Cervidae	Ranaifer tarandus	Rangifer tarandus E IMNH-R-126
Artiodactyla	Cervidae	Ranaifer tarandus	Rangifer tarandus M USNM205754
Artiodactyla	Bovidae	Redunca arundinum	Redunca arundinum M USNM367429
Artiodactyla	Bovidae	Redunca redunca	Bedunca redunca M LUND
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Rhinoceros unicornis	Rhinoceros unicornis II DUNUC-2111
Artiodactyla	Bovidae	Rupicapra rupicapra	Rupicapra rupicapra M USNM291836
Artiodactyla	Bovidae	Sajaa tatarica	Saiga tatarica M USNM336264
Artiodactyla	Bovidae	Sajaa tatarica	Saiga tatarica U NHMUK 1961 5 30 1
Artiodactyla	Suidae	Sus barbatus	Sus barbatus M USNM145297
Artiodactyla	Suidae	Sus scrofa	Sus scrofa U gwucashpPT001
Artiodactyla	Suidae	Sus verrucosus	Sus verrucosus U LUND
Artiodactyla	Bovidae	Synthetoceras sp	Synthetoceras sp U VCU 3815
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirella bairdii	Tapirella bairdii M USNM271093
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirella_bairdii	Tapirella_bairdii_U_AMNH_80076
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirus_indicus	Tapirus_indicus_U_AMNH_35661
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirus_polkensis	Tapirus_polkensis_U_ETMNH3519
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirus_terrestris	Tapirus_terrestris_U_TMM-M-16
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirus_veroensis	Tapirus_veroensis_U_ChM-PV4257
Artiodactyla	Tayassuidae	Tayassu_pecari	Tayassu_pecari_M_USNM406851
Artiodactyla	Tayassuidae	Tayassu_pecari	Tayassu_pecari_U_IMNH-R-228
Artiodactyla	Tayassuidae	Tayassu_pecari	Tayassu_pecari_U_NHMUK_47_4_6_8
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Teleoceras_aepysoma	Teleoceras_aepysoma_U_ETMNH-609
Artiodactyla	Bovidae	Tetracerus_quadricornis	Tetracerus_quadricornis_U_NHMUK_43_1_12_86
Artiodactyla	Bovidae	Tragelaphus_scriptus	Tragelaphus_scriptus_U_NHMUK_8_1_1_128
Artiodactyla	Tragulidae	Tragulus_javanicus	Tragulus_javanicus_F_LUND

Tabella 1. Lista delle specie prese in analisi nello studio della morfologia esocranica.

Amira landmark	Number of landmark	Description
0	1	Punto della linea mediana più anteriore dei nasali
1	2	Punto della linea mediana dorsale più anteriore delle premascelle (dx)
2	3	Punto più anteriore, dorsale della linea mediana delle premaxille (sx)
3	4	Incavo naso-premaxilla (dx)
4	5	Incavo nasale-premaxilla (sx)
5	6	Punto più anteriore della fila di molari (dx)
6	7	Punto più anteriore della fila di molari (sx)
7	8	Punto più posteriore del forame infraorbitale (dx)
8	9	Punto più posteriore del forame infraorbitale (sx)
9	10	Contatto quarto premolare-primo molare(dx)
10	11	Contatto quarto premolare-primo molare(sx)
11	12	Giunzione zigomatico-maxillo-lacrimale (dx)
12	13	Giunzione zigomatico-maxillo-lacrimale (sx)
13	14	Punto più ventrale della sutura zigomatico-mascellare (dx)
14	15	Punto più ventrale della sutura zigomatico-mascellare (sx)
15	16	Punto laterale più anteriore dell'orbita (dx)
16	17	Punto laterale più anteriore dell'orbita (sx)
17	18	Giunzione frontolacrimale (dx)
18	19	Giunzione frontolacrimale (sx)
19	20	Sutura frontonasale (dx)
20	21	Sutura frontonasale (sx)
21	22	Sutura frontonasale
22	23	Punto più dorsale dell'orbita (dx)
23	24	Punto più dorsale dell'orbita (sx)
24	25	Estremità dell'arco zigomatico (dx)
25	26	Estremità dell'arco zigomatico (sx)
26	27	Punto più ventrale del processo sopraorbitale dell'osso frontale (dx)
27	28	Punto più ventrale del processo sopraorbitale dell'osso frontale (sx)
28	29	Inizio della sutura zigomatica (dx)
29	30	Inizio della sutura zigomatica (sx)
30	31	Fine della sutura zigomatica (dx)
31	32	Fine sutura zigomatica (sx)
32	33	Punto più anteriore e laterale della cresta nucale (dx)
33	34	Punto più anteriore e laterale della cresta nucale (sx)
34	35	Cresta nucale

35	36	Lambda
36	37	Bregma
37	38	Processo mastoideo (dx)
38	39	Processo mastoideo (sx)
39	40	Punto più posteriore della fila dei molari (dx)
40	41	Punto più posteriore della fila dei molari (sx)
41	42	Punto più posteriore del forame magnum
42	43	Punto più anteriore del forame magno
43	44	Punto più laterale del condilo occipitale (dx)
44	45	unto più laterale del condilo occipitale (sx)
45	46	Vomere
46	47	Fossa palatina (dx)
47	48	Fossa palatina (sx)
48	49	Punto più anteriore della fossa coanae (dx)
49	50	Punto più anteriore della fossa coanae (sx)

Tabella 2. Posizioni anatomiche dei landmark esocranici.

specie	diet	
Aepyceros_melampus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Alcelaphus_buselaphus	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Alces_alces	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Alces_alces	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ammodorcas_clarkei	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Meester, J. (1960). The dibatag, Ammodorcas clarkei (Thos.) in Somalia. Annals of the Transvaal Museum, 24(1), 53-60.
Anoplotherium_commune	browser	Fossilworks; Laurence, A. (2019). A discourse with deep time. Science Museum Group Journal, 11(11).
Antidorcas_marsupialis	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antilocapra_americana	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antilocapra_americana	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antilocapra_americana	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antilope_cervicapra	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antilope_cervicapra	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Archaeotherium_mortoni	omni	Boardman, G. S., & Secord, R. (2013). Stable isotope paleoecology of White River ungulates during the Eocene–Oligocene climate transition in northwestern Nebraska. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 375, 38-49.
Babyrousa_babyrussa	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.
Bison_bison	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.
Bison_bison	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.
Bison_bonasus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.
Bison_bonasus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.

Bison_latifrons	grazer	IUCN REDLIST; van Asperen, E. N., & Kahlke, R. D. (2017). Dietary traits of the late Early Pleistocene Bison menneri (Bovidae, Mammalia) from its type site Untermassfeld (Central Germany) and the problem of Pleistocene 'wood bison'. Quaternary Science Reviews, 177, 299-313.
Bos_primigenius	grazer	Fossilworks; van Asperen, E. N., & Kahlke, R. D. (2017). Dietary traits of the late Early Pleistocene Bison menneri (Bovidae, Mammalia) from its type site Untermassfeld (Central Germany) and the problem of Pleistocene 'wood bison'. Quaternary Science Reviews, 177, 299-313.
Bos_primigenius	grazer	Fossilworks; van Asperen, E. N., & Kahlke, R. D. (2017). Dietary traits of the late Early Pleistocene Bison menneri (Bovidae, Mammalia) from its type site Untermassfeld (Central Germany) and the problem of Pleistocene 'wood bison'. Quaternary Science Reviews, 177, 299-313.
Bos_taurus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.
Bos_taurus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Clauss, Marcus, Ellen S. Dierenfeld, M. E. Fowler, and R. E. Miller. "The nutrition of" browsers"." (2008): 444-454.
Boselaphus_tragocamelus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Cainotherium_laticurvatum	browser	Fossilworks
Calippus_regulus	grazer	Fossilworks
Camelus_bactrianus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Camelus_dromedarius	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Camelus_dromedarius	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Capra_ibex	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Capreolus_capreolus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Capricornis_crispus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Capricornis_sumatraensis	mix	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Cephalophus_nigrifrons	mix	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; IUCN REDLIST
Ceratotherium_simum	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Cervus_canadensis	mix	<ul> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.;</li> <li>Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., &amp; Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Renecker, L. A., &amp; Hudson, R. J. (1990). Digestive kinetics of moose (Alces alces), wapiti (Cervus elaphus) and cattle. Animal Science, 50(1), 51-61.</li> </ul>
Cervus_canadensis	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and

		mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Renecker, L. A., & Hudson, R. J. (1990). Digestive kinetics of moose (Alces alces), wapiti (Cervus elaphus) and cattle. Animal Science, 50(1), 51-61.
Cervus_elaphus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Cervus_elaphus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Cervus_elaphus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Cervus_elaphus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Coelodonta_antiquitatis	grazer	<ul> <li>NOW DATABASE; Kahlke, R. D., &amp; Lacombat, F. (2008). The earliest immigration of woolly rhinoceros (Coelodonta tologoijensis, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaearctic cold stage mammal faunas. Quaternary Science Reviews, 27(21-22), 1951-1961.; Puzachenko, A. Y., Levchenko, V. A., Bertuch, F., Zazovskaya, E. P., &amp; Kirillova, I. V. (2021). Late Pleistocene chronology and environment of woolly rhinoceros (Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799)) in Beringia. Quaternary Science Reviews, 263, 106994.</li> </ul>
Connochaetes_taurinus	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Connochaetes_taurinus	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Dama_dama	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Damaliscus_pygargus	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Dicerorhinus_sumatrensis	browser	<ul> <li>Awaliah, A. T. S., Dewi, B. S., &amp; Winarno, G. D. (2018). Palatabilitas Badak Sumatera</li> <li>(Dicerorhinus sumatrensis) di Suaka Rhino Sumatera. Sylva Lestari, 6(3), 64-72.; MUKHLISI,</li> <li>M., NINGSIH, T. S., SARI, U. K., KURNIAWAN, Y., SETIAWAN, R., &amp; MUSLIM, A. (2018). Habitat utilization of the Sumatran rhinos (Dicerorhinus sumatrensis harrissoni) in Kutai Barat</li> <li>forest, East Kalimantan, Indonesia. Biodiversitas Journal of Biological Diversity, 19(5), 1842-1850. von Muggenthaler, E., Reinhart, P., Lympany, B., &amp; Craft, R. B. (2003). Songlike</li> <li>vocalizations from the Sumatran Rhinoceros (Dicerorhinus sumatrensis). Acoustics Research Letters Online, 4(3), 83-88.</li> </ul>
Diceros_bicornis	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Eporeodon_meagherensis	browser	NOW DATABASE
Equus_asinus	grazer	<ul> <li>Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., &amp; Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., &amp; Kaiser, T. M. (2007). Paleoenvironment of Dryopithecus brancoi at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso-and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. Journal of Human Evolution, 53(4), 331-349.;</li> </ul>

		Woodward, S. L. (1979). The social system of feral asses (Equus asinus). Zeitschrift für Tierpsychologie, 49(3), 304-316.
Equus_ferus	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; IUCN REDLIST; TO, A. T. A. G. P., SEASONALITY, I., & CAVE, A. T. CERVUS ELAPHUS & EQUUS FERUS. IIb, 10(1.9), 30.
Equus_ferus	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; IUCN REDLIST; TO, A. T. A. G. P., SEASONALITY, I., & CAVE, A. T. CERVUS ELAPHUS & EQUUS FERUS. IIb, 10(1.9), 30.
Equus_lambei	grazer	<ul> <li>Burke, A., &amp; Cinq-Mars, J. (1996). Dental characteristics of late Pleistocene Equus lambei from the Bluefish Caves, Yukon Territory, and their comparison with Eurasian horses. Géographie physique et Quaternaire, 50(1), 81-93.; Clementz, M. T., Fox-Dobbs, K., Wheatley, P. V., Koch, P. L., &amp; Doak, D. F. (2009). Revisiting old bones: coupled carbon isotope analysis of bioapatite and collagen as an ecological and palaeoecological tool. Geological Journal, 44(5), 605-620.; Burke, A., &amp; Cinq-Mars, J. (1998). Paleoethological reconstruction and taphonomy of Equus lambei from the Bluefish Caves, Yukon Territory, Canada. Arctic, 105-115.; Winans, M. C. (1989). Quantitative study of North American fossil species of the genus Equus. In The evolution of perissodactyls (pp. 262-297).</li> </ul>
Equus_quagga	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Equus_quagga	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Equus_quagga	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Eudorcas_thomsonii	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Gazella_spekei	mix	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Giraffa_camelopardalis	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Giraffa_camelopardalis	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Hexaprotodon_liberiensis	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Hippopotamus_amphibius	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Hippotragus_equinus	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; NOW DATABASE; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Hydropotes_inermis	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Hydropotes_inermis	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.

Hylochoerus_meinertzhageni	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Kobus_ellipsiprymnus	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Kobus_ellipsiprymnus	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Lama_glama	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Lama_glama	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Lama_guanicoe	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Lama_guanicoe	grazer	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Lama_pacos	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Litocranius_walleri	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Madoqua_guentheri	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Mazama_americana	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Mazama_pandora	browser	Weber, M. (2005). Ecology and conservation of sympatric tropical deer populations in the Greater Calakmul Region, south-eastern Mexico (Doctoral dissertation, Durham University).; IUCN REDLIST
Mazama_rufina	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Megaloceros_giganteus	browser	Barnosky, A. D. (1985). Taphonomy and herd structure of the extinct Irish elk, Megaloceros giganteus. Science, 228(4697), 340-344.; Van Geel, B., Sevink, J., Mol, D., Langeveld, B. W., Van Der Ham, R. W. J. M., Van Der Kraan, C. J. M., & Lorenzen, E. D. (2018). Giant deer (Megaloceros giganteus) diet from Mid-Weichselian deposits under the present North Sea inferred from molar-embedded botanical remains. Journal of Quaternary Science, 33(8), 924-933.
Merycochoerus_proprius	browser	NOW DATABASE
Miolabis_fricki	browser	NOW DATABASE
Moschus_moschiferus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Moschus_moschiferus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Muntiacus_muntjak	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Muntiacus_muntjak	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Muntiacus_reevesi	mix	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Odocoileus_hemionus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Odocoileus_hemionus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Odocoileus_virginianus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Oreamnos_americanus	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and

		mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Oreotragus_oreotragus	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Ourebia_ourebi	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ourebia_ourebi	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ovibos_moschatus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ovis_aries	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ovis_aries	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ovis_canadensis	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Pecari_tajacu	omni	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Pelea_capreolus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Phacochoerus_africanus	omni	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Platygonus_compressus	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Procapra_gutturosa	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Rangifer_tarandus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Rangifer_tarandus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Redunca_arundinum	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Redunca_redunca	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
kninoceros_unicornis	browser	<ul> <li>Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., &amp; Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; NOW DATABASE; Subedi, N., Jnawali, S. R., Dhakal, M., Pradhan, N. M., Lamichhane, B. R., Malla, S., &amp; Jhala, Y. V. (2013). Population status, structure and distribution of the greater one-horned rhinoceros Rhinoceros unicornis in Nepal. Oryx, 47(3), 352-360.</li> </ul>
Rupicapra_rupicapra	mix	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Saiga_tatarica	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Saiga_tatarica	grazer	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Sus_barbatus	omni	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Sus_scrofa	omni	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Sus_verrucosus	omni	Neverly D. N. C. McHurg, E. D. (1000) Michaels Managements of the Michaeld (Mat. 4). Ultimore a
Synthetoceras sp		Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
,	grazer	Prothero, D. R., & Ludtke, J. A. (2007). Family protoceratidae. The evolution of artiodactyls (eds DR Prothero & SE Foss). 169-176.: Fossilworks
Tapirella_bairdii	grazer browser	<ul> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Prothero, D. R., &amp; Ludtke, J. A. (2007). Family protoceratidae. The evolution of artiodactyls (eds DR Prothero &amp; SE Foss), 169-176.; Fossilworks</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> </ul>
Tapirella_bairdii Tapirella_bairdii	grazer browser browser	<ul> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Prothero, D. R., &amp; Ludtke, J. A. (2007). Family protoceratidae. The evolution of artiodactyls (eds DR Prothero &amp; SE Foss), 169-176.; Fossilworks</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> </ul>
Tapirella_bairdii Tapirella_bairdii Tapirus_indicus	grazer browser browser	<ul> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Prothero, D. R., &amp; Ludtke, J. A. (2007). Family protoceratidae. The evolution of artiodactyls (eds DR Prothero &amp; SE Foss), 169-176.; Fossilworks</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., &amp; Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Silva, M. A. O. D., Kortegaard, H. E., Choong, S. S., Arnbjerg, J., &amp; Bertelsen, M. F. (2011). Resorptive tooth root lesions in the Malayan tapir (Tapirus indicus). Journal of Zoo and Wildlife Medicine, 40-43.; Magintan, D., Traeholt, C., &amp; Karuppanannan, K. V. (2012). Displacement of the Malayan Tapir (Tapirus indicus) in Peninsular Malaysia from 2006 to 2010. Journal of Primatology, 27(3), 713-745.</li> </ul>
Tapirella_bairdii Tapirella_bairdii Tapirus_indicus	grazer browser browser browser	<ul> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Prothero, D. R., &amp; Ludtke, J. A. (2007). Family protoceratidae. The evolution of artiodactyls (eds DR Prothero &amp; SE Foss), 169-176.; Fossilworks</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., &amp; Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Silva, M. A. O. D., Kortegaard, H. E., Choong, S. S., Arnbjerg, J., &amp; Bertelsen, M. F. (2011). Resorptive tooth root lesions in the Malayan tapir (Tapirus indicus). Journal of Zoo and Wildlife Medicine, 40-43.; Magintan, D., Traeholt, C., &amp; Karuppanannan, K. V. (2012). Displacement of the Malayan Tapir (Tapirus indicus) in Peninsular Malaysia from 2006 to 2010. Journal of Primatology, 27(3), 713-745.</li> <li>Gaetano, T. M. (2020). Ontogenetic and Adult Shape Variation in the Endocast of Tapirus: Implications for T. polkensis from the Gray Fossil Site (Doctoral dissertation, East Tennessee State University).; DeSantis, L. R., &amp; Wallace, S. C. (2008). Neogene forests from the Appalachians of Tennessee, USA: geochemical evidence from fossil mammal teeth. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 266(1-2), 59-68.</li> </ul>
Tapirella_bairdii Tapirella_bairdii Tapirus_indicus Tapirus_polkensis	grazer browser browser browser	<ul> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Prothero, D. R., &amp; Ludtke, J. A. (2007). Family protoceratidae. The evolution of artiodactyls (eds DR Prothero &amp; SE Foss), 169-176.; Fossilworks</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> <li>Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., &amp; Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.; Silva, M. A. O. D., Kortegaard, H. E., Choong, S. S., Arnbjerg, J., &amp; Bertelsen, M. F. (2011). Resorptive tooth root lesions in the Malayan tapir (Tapirus indicus). Journal of Zoo and Wildlife Medicine, 40-43.; Magintan, D., Traeholt, C., &amp; Karuppanannan, K. V. (2012). Displacement of the Malayan Tapir (Tapirus indicus) in Peninsular Malaysia from 2006 to 2010. Journal of Primatology, 27(3), 713-745.</li> <li>Gaetano, T. M. (2020). Ontogenetic and Adult Shape Variation in the Endocast of Tapirus: Implications for T. polkensis from the Gray Fossil Site (Doctoral dissertation, East Tennessee State University).; DeSantis, L. R., &amp; Wallace, S. C. (2008). Neogene forests from the Appalachians of Tennessee, USA: geochemical evidence from fossil mammal teeth. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 266(1-2), 59-68.</li> <li>Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.</li> </ul>

		(2020). Ontogenetic and Adult Shape Variation in the Endocast of Tapirus: Implications for T. polkensis from the Gray Fossil Site (Doctoral dissertation, East Tennessee State University).; DeSantis, L. R., & Wallace, S. C. (2008). Neogene forests from the Appalachians of Tennessee, USA: geochemical evidence from fossil mammal teeth. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 266(1-2), 59-68.
Tayassu_pecari	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Tayassu_pecari	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Tayassu_pecari	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Teleoceras_aepysoma	grazer	Fossilworks
Tetracerus_quadricornis	browser	<ul> <li>Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., &amp; Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231; Nowak, R. M., &amp; Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.; Krishna, Y. C., Clyne, P. J., Krishnaswamy, J., &amp; Kumar, N. S. (2009). Distributional and ecological review of the four horned antelope, Tetracerus quadricornis.</li> </ul>
Tragelaphus_scriptus	browser	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and
		221-231; Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Tragulus_javanicus	browser	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.

Tabella 3. Categorie ecologiche relative ai crani: browse = browser; grass = grazer; mix = mixed; omni = omnivore.

Ordine	Famiglia	Specie	Campioni
Artiodactyla	Bovidae	Alcelaphus_buselaphus	Alcelaphus_buselaphus_F_ZMH-S7487
Artiodactyla	Cervidae	Alces_alces	Alces_alces_F_OUVC_9742
Artiodactyla	Bovidae	Antidorcas_marsupialis	Antidorcas_marsupialis_U_91p64mu
Artiodactyla	Antilocapridae	Antilocapra_americana	Antilocapra_americana_M_USNM282308
Artiodactyla	Bovidae	Antilope_cervicapra	Antilope_cervicapra_F_Z1598
Artiodactyla	Cervidae	Axis_axis	Axis_axis_M_LUND
Artiodactyla	Bovidae	Capricornis_crispus	Capricornis_crispus_U_Z1042
Artiodactyla	Bovidae	Cephalophus_sp	Cephalophus_sp_U_Z928
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Ceratotherium_simum	Ceratotherium_simum_M_OUVC9754
Perissodactyla	Rhinocerontidae	Diceros_bicornis	Diceros_bicornis_U_ZMH-S-9379
Perissodactyla	Equidae	Equus_grevyi	Equus_grevyi_M_USNM241009
Perissodactyla	Equidae	Equus_quagga	Equus_quagga_M_PRICT-502-Shingo
Perissodactyla	Equidae	Equus_quagga	Equus_quagga_U_USNM182004
Perissodactyla	Equidae	Equus_quagga	Equus_quagga_U_ZMB-70335
Artiodactyla	Bovidae	Eudorcas_thomsonii	Eudorcas_thomsonii_M_LUND
Artiodactyla	Bovidae	Gazella_dorcas	Gazella_dorcas_U_LUND
Artiodactyla	Cervidae	Hydropotes_inermis	Hydropotes_inermis_M_LUND
Artiodactyla	Camelidae	Lama_glama	Lama_glama_F_TMM_M-2052
Artiodactyla	Camelidae	Lama_glama	Lama_glama_M_USNM278681
Artiodactyla	Bovidae	Madoqua_guentheri	Madoqua_guentheri_M_USNM182154
Artiodactyla	Cervidae	Mazama_americana	Mazama_americana_M_USNM374880
Artiodactyla	Cervidae	Mazama_rufina	Mazama_rufina_M_LUND
Artiodactyla	Mixtotheriidae	Mixtotherium_cuspidatum	Mixtotherium_cuspidatum_U_MA-PHQ-716_sym
Artiodactyla	Moschidae	Moschus_moschiferus	Moschus_moschiferus_M_LUND

Artiodactyla	Cervidae	Muntiacus_muntjak	Muntiacus_muntjak_M_LUND
Artiodactyla	Cervidae	Odocoileus_hemionus	Odocoileus_hemionus_M_USNM246649
Artiodactyla	Cervidae	Odocoileus_virginianus	Odocoileus_virginianus_M_TMM_M-2683
Artiodactyla	Bovidae	Ourebia_ourebi	Ourebia_ourebi_F_LUND
Artiodactyla	Bovidae	Ovis_aries	Ovis_aries_F_zmh-s109xx
Artiodactyla	Tayassuidae	Pecari_tajacu	Pecari_tajacu_U_LUND
Artiodactyla	Bovidae	Pelea_capreolus	Pelea_capreolus_M_LUND
Artiodactyla	Suidae	Phacochoerus_africanus	Phacochoerus_africanus_U_USNMa36000
Artiodactyla	Bovidae	Procapra_gutturosa	Procapra_gutturosa_M_LUND
Artiodactyla	Cervidae	Rangifer_tarandus	Rangifer_tarandus_M_USNM205754
Artiodactyla	Bovidae	Redunca_arundinum	Redunca_arundinum_M_USNM367429
Artiodactyla	Bovidae	Redunca_redunca	Redunca_redunca_M_LUND
Artiodactyla	Bovidae	Rupicapra_rupicapra	Rupicapra_rupicapra_M_USNM291836
Artiodactyla	Bovidae	Saiga_tatarica	Saiga_tatarica_M_USNM336264
Artiodactyla	Suidae	Sus_barbatus	Sus_barbatus_M_USNM145297
Artiodactyla	Suidae	Sus_scrofa	Sus_scrofa_U_Z1324
Artiodactyla	Suidae	Sus_verrucosus	Sus_verrucosus_U_LUND
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirella_bairdii	Tapirella_bairdii_M_USNM271093
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirus_terrestris	Tapirus_terrestris_U_TMM-M-16
Artiodactyla	Tayassuidae	Tayassu_pecari	Tayassu_pecari_M_USNM406851
Artiodactyla	Tragulidae	Tragulus_javanicus	Tragulus_javanicus_F_LUND

Tabella 4. Lista delle specie prese in analisi nello studio della morfologia endocranica.

N° Amira	N° di landmark	Descrizione
0	1	Estremità anteriore del lamina cribrosa nel piano sagittale
1	2	Estremità ventrale della lamina cribrosa nel piano sagittale
2	3	Punto più alto del bulbo olfattivo (dx)
3	4	Punto più alto del bulbo olfattivo (sx)
4	5	Polo frontale (dx)
5	6	Polo frontale (sx)
6	7	Polo temporale (dx)
7	8	Polo temporale (sx)
8	9	Termine della linea mediana caudale tra i lobi occipitali destro e sinistro
9	10	Polo occipitale (dx)
10	11	Polo occipitale (sx)
11	12	Endobregma
12	13	Polo cerebellare (dx)
13	14	Polo cerebellare (sx)
14	15	Intersezione tra lobi cerebellari, temporali e occipitali (dx)
15	16	Intersezione tra lobi cerebellari, temporali e occipitali (sx)
16	17	Punto più basso del bulbo olfattivo (dx)
17	18	Punto più basso del bulbo olfattivo (sx)
18	19	Larghezza massima del bulbo olfattivo (dx)
19	20	Larghezza massima del bulbo olfattivo (sx)

20

21

## Vermis

Tabella 5. Posizioni anatomiche dei landmark endocranici.

specie	sociality	
Alcelaphus_buselaphus	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Alces_alces	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antidorcas_marsupialis	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antilocapra_americana	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Antilope_cervicapra	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Axis_axis	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Capricornis_crispus	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Cephalophus_sp	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ceratotherium_simum	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Diceros_bicornis	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Equus_grevyi	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Equus_quagga	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Equus_quagga	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Equus_quagga	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Eudorcas_thomsonii	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Gazella_dorcas	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Hydropotes_inermis	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Lama_glama	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Lama_glama	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Madoqua_guentheri	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Mazama_americana	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Mazama_rufina	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Mixtotherium_cuspidatum	S	Blondel, C. (2001). The Eocene–Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 168(1-2), 125-139.
Moschus_moschiferus	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Muntiacus_muntjak	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.

Odocoileus_hemionus	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Odocoileus_virginianus	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ourebia_ourebi	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Ovis_aries	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Pecari_tajacu	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Pelea_capreolus	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Phacochoerus_africanus	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Procapra_gutturosa	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Rangifer_tarandus	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Redunca_arundinum	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Redunca_redunca	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Rupicapra_rupicapra	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Saiga_tatarica	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Sus_barbatus	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Sus_scrofa	G	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Sus_verrucosus	F	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Tapirella_bairdii	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Tapirus_terrestris	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Tayassu_pecari	Н	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.
Tragulus_javanicus	S	Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). Walker's Mammals of the World (Vol. 1). JHU press.

Tabella 6. Categorie di socialità: S = solitary; F = family group (specie che vivono in gruppi fino a dieci individui per la maggior parte della loro vita); G = group (specie i cui individui vivono in gruppi di 11-30 individui); H = herd (branco, specie i cui individui vivono in gruppi di > 30 individui.

Species	Extincti on age	Source age	Source phylogeny
Ammodorcas_clark ei	0	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221- 231.	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Equus_ferus	0	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.

		the Linnean Society, 132(1), 221-	
Equus_quagga	0	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221- 231.	Castiglione, S., Serio, C., Piccolo, M., Mondanaro, A., Melchionna, M., Di Febbraro, M., & Raia, P. (2021). The influence of domestication, insularity and sociality on the tempo and mode of brain size evolution in mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 132(1), 221-231.
Megaloceros_gigan teus	0.00683 1008	Dembitzer, J., Castiglione, S., Raia, P., & Meiri, S. (2022). Small brains predisposed Late Quaternary mammals to extinction. Scientific reports, 12(1), 1-8.	Dembitzer, J., Castiglione, S., Raia, P., & Meiri, S. (2022). Small brains predisposed Late Quaternary mammals to extinction. Scientific reports, 12(1), 1-8.
Archaeotherium_m ortoni	33.9	NOW database	Gatesy, J., Geisler, J. H., Chang, J., Buell, C., Berta, A., Meredith, R. W., & McGowen, M. R. (2013). A phylogenetic blueprint for a modern whale. Molecular phylogenetics and evolution, 66(2), 479-506.
Miolabis_fricki	14.78	NOW database	Janis, C. M., Theodor, J. M., & Boisvert, B. (2002). Locomotor evolution in camels revisited: a quantitative analysis of pedal anatomy and the acquisition of the pacing gait. Journal of vertebrate paleontology, 22(1), 110-121.
Teleoceras_aepyso ma	4.9	Short, R. A., Wallace, S. C., & Emmert, L. G. (2019). A new species of Teleoceras (Mammalia, Rhinocerotidae) from the late Hemphillian of Tennessee. Florida Museum of Natural History Bulletin, 56(5), 183-260.	Lu, X., Deng, T., & Pandolfi, L. (2022). Reconstructing phylogeny of the hornless rhinoceros Aceratheriinae. bioRxiv.
Platygonus_compre ssus	0.01075	Wilson, K. M., & Hill, M. G. (2020). Synthesis and assessment of the flat-headed peccary record in North America. Quaternary Science Reviews, 248, 106601.	Parisi Dutra, R., Casali, D. D. M., Missagia, R. V., Gasparini, G. M., Perini, F. A., & Cozzuol, M. A. (2017). Phylogenetic systematics of peccaries (Tayassuidae: Artiodactyla) and a classification of South American tayassuids. Journal of Mammalian Evolution, 24(3), 345- 358.
Eporeodon_meagh erensis	20.43	PBDB	<ul> <li>Raia, P., Carotenuto, F., Passaro, F.,</li> <li>Piras, P., Fulgione, D., Werdelin, L.,</li> <li>&amp; Fortelius, M. (2013). Rapid action in the Palaeogene, the relationship between phenotypic and taxonomic diversification in Coenozoic</li> <li>mammals. Proceedings of the Royal Society B: Biological</li> <li>Sciences, 280(1750), 20122244.</li> </ul>
Merycochoerus_pr oprius	17.34	NOW database	<ul> <li>Raia, P., Carotenuto, F., Passaro, F., Piras, P., Fulgione,</li> <li>D., Werdelin, L., &amp; Fortelius, M. (2013). Rapid action</li> <li>in the Palaeogene, the relationship between phenotypic and taxonomic diversification in Coenozoic</li> <li>mammals. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280(1750), 20122244.</li> </ul>
Calippus_regulus	9.07	NOW database	Sister to genus Equus
Synthetoceras_sp	6.88	NOW database	Sister to Tragulus javanicus
Equus_lambei	0.01195	BERINGIA, E. (2017). François B. Lanoë1, Joshua D. Reuther2, 3, Charles E. Holmes3, Gregory WL Hodgins1, 4. HUMAN ECOLOGICAL INTEGRATION IN SUBARCTIC EASTERN BERINGIA, 180.	Spasskaya, N. N., Pavlinov, I. Y., Sharko, F. S., Boulygina, E. S., Tsygankova, S. V., Nedoluzhko, A. V., & Mashchenko, E. N. (2021). Morphometric and genetic analyses of diversity of the Lena horse (Equus lenensis Russanov, 1968; Mammalia: Equidae). Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал, 20(1), 82-95.

Coelodonta_antiqui tatis Tapirus_polkensis	0.01215 5 3.6	Stuart, A. J., & Lister, A. M. (2012). Extinction chronology of the woolly rhinoceros Coelodonta antiquitatis in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. Quaternary Science Reviews, 51, 1-17. PBDB	Uzunidis, A., Antoine, P. O., & Brugal, J. P. (2022). A Middle Pleistocene Coelodonta antiquitatis praecursor (Mammalia, Perissodactyla) from Les Rameaux, SW France, and a revised phylogeny of Coelodonta. Quaternary Science Reviews, 288, 107594. Van Linden, L., Stoops, K., Dumbá, L. C., Cozzuol, M. A., & MacLaren, J. A. (2022). Sagittal crest morphology
			decoupled from relative bite performance in Pleistocene tapirs (Perissodactyla: Tapiridae). Integrative Zoology.
Tapirus_veroensis	0.0117	PBDB	Van Linden, L., Stoops, K., Dumbá, L. C., Cozzuol, M. A., & MacLaren, J. A. (2022). Sagittal crest morphology decoupled from relative bite performance in Pleistocene tapirs (Perissodactyla: Tapiridae). Integrative Zoology.
Cainotherium_latic urvatum	18.35	NOW database	<ul> <li>Weppe, R., Blondel, C., Vianey-Liaud, M., Pélissié, T., &amp; Orliac, M. (2020). A new Cainotherioidea (Mammalia, Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France):</li> <li>Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of Cainotheriidae. Palaeontologia Electronica.</li> </ul>
Anoplotherium_co mmune	33.77	NOW database	<ul> <li>Weppe, R., Blondel, C., Vianey-Liaud, M., Pélissié, T., &amp;</li> <li>Orliac, M. (2020). A new Cainotherioidea (Mammalia,</li> <li>Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France):</li> <li>Phylogenetic relationships and evolutionary history of</li> <li>the dental pattern of Cainotheriidae. Palaeontologia</li> <li>Electronica.</li> </ul>
Bison_latifrons	0.02	Zver, L., Toškan, B., & Bužan, E. (2021). Phylogeny of Late Pleistocene and Holocene Bison species in Europe and North America. Quaternary International, 595, 30-38.	Zver, L., Toškan, B., & Bužan, E. (2021). Phylogeny of Late Pleistocene and Holocene Bison species in Europe and North America. Quaternary International, 595, 30- 38.
Aepyceros_melamp us	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Alcelaphus_buselap hus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Alces_alces	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Antidorcas_marsup ialis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.

		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Antilocapra_americ ana	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature. 602(7896). 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Antilope_cervicapr a	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Babyrousa_babyrus sa	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Bison_bison	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Bison_bonasus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Bos_taurus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Boselaphus_tragoc amelus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Camelus_bactrianu s	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Camelus_dromedar ius	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.

		intograting phylogonomic	
		data Nature 602(7896) 263-267	
Capra_ibex	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Capreolus_capreolu s	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Capricornis_crispus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Cephalophus_nigrif rons	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Ceratotherium_sim um	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Cervus_canadensis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Cervus_elaphus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Connochaetes_taur inus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Dama_dama	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.

		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Damaliscus_pygarg us_phillipsi	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature. 602(7896). 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Dicerorhinus_suma trensis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Diceros_bicornis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Equus_asinus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Eudorcas_thomsoni i	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Gazella_spekei	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Giraffa_camelopard alis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Hexaprotodon_libe riensis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Hippopotamus_am phibius	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.

		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Hippotragus_equin	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
us		U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Hydropotes_inermi s	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
		data, Nature, 602(7896), 263-267.	
Hylochoerus meine	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
rtzhageni		U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Kobus_ellipsiprymn	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
us		U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Lama_glama	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Lama_guanicoe	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Lama_pacos	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Litocranius_walleri	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Naturo. 600(7896). 262-267	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Madogua guenther	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero. S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
i	Ū	U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.

		integrating phylogenomic	
		data. Nature. 602(7896). 263-267.	
Mazama american	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
a		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
Mazama nandara	0	data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvaroz Carrotoro S. Tamuri A. I. Battini M.
wazama_panuora	0	U Battini M Nascimento F F	Nascimento E E Carlisle E Asher R I & Dos Reis
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Mazama_rufina	0	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		Carlisle E Asher R L & Dos	M (2022) A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	, , , , , , , , , , , , , , , , , , ,
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Moschus_moschife	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
rus		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		timeline of mammal evolution	data Nature 602(7896) 263-267
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Muntiacus_muntja	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
k		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		timeline of mammal evolution	evolution integrating phylogenomic
		integrating phylogenomic	uala. Nature, 002(7890), 203-207.
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Muntiacus_reevesi	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		integrating phylogenomic	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		data, Nature, 602(7896), 263-267.	
Capricornis_sumatr	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
aensis		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		Integrating phylogenomic	
Odocoileus hemio	0	Álvarez-Carretero S. Tamuri A	Álvarez-Carretero S. Tamuri A. I. Battini M.
nus	-	U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		Integrating phylogenomic	
Odocoilous virginia	0	divarez-Carrotoro S. Tamuri A	Álvaroz-Carretoro S. Tamuri A. H. Battini M.
nus	U	U., Battini, M. Nascimento, F.F.	Aivarez-Carrelero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, F. Asher, R. L. & Dos Reis
1103		Carlisle, E., Asher, R. J & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
---------------------------	---	---	--
		data. Nature. 602(7896). 263-267.	
Oreamnos america	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
nus		U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Oreotragus_oreotr agus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Ourebia ourebi	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Ovibos_moschatus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asner, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level	NI. (2022). A species-level timeline of mammai evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
O is size	0	data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Ovis_aries	0	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U. Battini M. Nascimento F. F.	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento E E Carlisle E Asher R L & Dos Reis
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		data Nature 602(7896) 263-267	
Ovis canadensis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
-		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		timeline of mammal evolution	evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Pecari_tajacu	0	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		Integrating phylogenomic data Nature 602(7896) 263-267	
Pelea_capreolus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Phacochoerus_afric	0	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, E. E., Carlisle, E. Acher, P. L., & Dos Pois
ailus		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.

		data Nature 602(7896) 263-267	
Procapra gutturosa	0	Álvarez-Carretero S. Tamuri A	Álvarez-Carretero S. Tamuri A. II. Battini M.
Trocapia_Butturosa	U	U Battini M Nascimento F F	Nascimento E E Carlisle E Asher R I & Dos Reis
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature. 602(7896). 263-267.
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Rangifer tarandus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
<u> </u>		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Redunca_arundinu	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
m		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
	-	data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Redunca_redunca	0	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asner, R. J., & Dos Reis,
		Carlisie, E., Asner, R. J., & Dos	IVI. (2022). A species-level timeline of mammal
		timeline of mammal evolution	data Natura 602(7806) 262 267
		integrating phylogenomic	uata. Nature, 002(7850), 205-207.
		data Nature 602(7896) 263-267	
Rhinoceros unicorn	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
is	Ū.	U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis.
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Rupicapra_rupicapr	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
а		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
Caigo totorios	0	data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvaraz Carratara C. Tamuri A. H. Battini M.
Salga_tatarica	U	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Alvarez-Carrelero, S., Tamuri, A. O., Ballini, M.,
		Carlisla E Ashar P L & Dos	M (2022) A species lovel timeline of mammal
		Reis M (2022) A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data Nature 602(7896) 263-267
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Sus_barbatus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Reis, M. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.
		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Sus_scrofa	0	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A.	Alvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M.,
		U., Battini, M., Nascimento, F. F.,	Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis,
		Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos	M. (2022). A species-level timeline of mammal
		Keis, IVI. (2022). A species-level	evolution integrating phylogenomic
		timeline of mammal evolution	data. Nature, 602(7896), 263-267.

		integrating phylogenomic	
		data. Nature, 602(7896), 263-267.	
Sus_verrucosus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Tapirella_bairdii	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Tapirus_indicus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Tapirus_terrestris	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Tayassu_pecari	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Tetracerus_quadric ornis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Tragelaphus_script us	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Tragulus_javanicus	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Bos_primigenius	0.0004	The IUCN Red List of Threatened Species 2021.3	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.

Mixtotherium_cusp idatum	36.65	NOW database	<ul> <li>Weppe, R., Blondel, C., Vianey-Liaud, M., Pélissié, T., &amp;</li> <li>Orliac, M. (2020). A new Cainotherioidea (Mammalia, Artiodactyla) from Palembert (Quercy, SW France):</li> <li>Phylogenetic relationships and evolutionary history of the dental pattern of Cainotheriidae. Palaeontologia Electronica.</li> </ul>
Equus_grevyi	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Axis_axis	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Cephalophus_sp	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.
Gazella_dorcas	0	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.	Álvarez-Carretero, S., Tamuri, A. U., Battini, M., Nascimento, F. F., Carlisle, E., Asher, R. J., & Dos Reis, M. (2022). A species-level timeline of mammal evolution integrating phylogenomic data. Nature, 602(7896), 263-267.

Tabella 7. Referenze delle età di estinzione e posizione filogenetica.