

**Universidade Federal de São Carlos**  
**Centro de Ciências Biológicas e Saúde**  
**Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais**

Tafonomia e morfologia de cingulados quaternários  
da Gruta da Lapinha, Iramaia-BA

Jorge Felipe Moura de Jesus

São Carlos, SP

2015



**Universidade Federal de São Carlos**  
**Centro de Ciências Biológicas e Saúde**  
**Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais**

TAFONOMIA E MORFOLOGIA DE CINGULADOS  
QUATERNÁRIOS DA GRUTA DA LAPINHA, IRAMAIA-BA

Jorge Felipe Moura de Jesus

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade federal de São Carlos – UFSCar, como requisito necessário à obtenção do Grau de Mestre em Ciências

Orientador:

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

São Carlos, SP  
Março de 2015

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

J58tm Jesus, Jorge Felipe Moura de.  
Tafonomia e morfologia de cingulados quaternários da  
Gruta da Lapinha, Iramaia-BA / Jorge Felipe Moura de  
Jesus. -- São Carlos : UFSCar, 2015.  
114 f.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São  
Carlos, 2015.

1. Mamífero. 2. Megafauna. 3. Brasil, Nordeste. 4.  
Osteologia. I. Título.

CDD: 599 (20<sup>a</sup>)



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

---

Folha de Aprovação

---

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Jorge Felipe Moura de Jesus, realizada em 26/03/2015:

---

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes  
UFSCar

---

Profa. Dra. Maria Elina Bichuette  
UFSCar

---

Profa. Dra. Fresia Soledad Ricardi Torres Branco  
UNICAMP

## **Agradecimentos**

Sou muito grato ao meu orientador, Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes, por todo apoio e confiança; e ao amigo espeleólogo Ericson Cernawsky Igual (GPME) quem encontrou os fósseis, por todo seu suporte dado durante a expedição e por todas as informações que foram imprescindíveis para o meu trabalho. Também gostaria de agradecer a Luís A. Joaquim (DEBE- UFSCar) por seu apoio e ideias durante o trabalho de campo; a todos os espeleólogos do GPME, inclusive a Ana C. Hochreiter, Carlos E. Martins, Daisy Cirino de Oliveira, E. C. Igual, Fernanda T. Rocha Komuro, Gilson Tinen, Hannah A. Rocha Komuro, José G. Anjos Neto, Karen H. Rocha Komuro e Maria Alzair Rocha Anjos Komuro (in memoriam), por suas incansáveis pesquisas e expedições que resultaram nas novas descobertas em Iramaia e nos achados dos fósseis deste trabalho; ao Senhor Calixto Silva Pereira (Sócio Emérito do GPME) por sua permissão para trabalhar em sua propriedade, apoio e gentileza e a toda população do Município de Iramaia pela hospitalidade; à Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Maria Elina Bichuette e equipe (Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES-UFSCar) pela parceria, suporte, sugestões e por ter nos contatado sobre os achados; à equipe do (Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia – LPP-UFSCar): Aline M. Ghilardi, Ana Julia S. Correa, Bernardo C. P. M. Peixoto, Carolina S. I. Nascimento, Pedro V. Buck, Ravi Sampaio e Heitor Francischini, por todo suporte, discussões produtivas e companheirismo, inclusive Willian A.F. Dias, por toda sua assistência e pelas fotografias; a Luciana B. R. Fernandes, pelas fotografias; às estagiárias do LPP, Thais G. Caromano, Silvia H. Flamini -“Téiah” e Livia Tank S. Barros e aos amigos Naiara E. S. Souza, Jéssica Tagliatela, Tamar R. Alves Silva que contribuíram com o processo de curadoria; ao Prof. P. Auricchio (UFPI) por ajudar na identificação dos espécimes; ao Prof. Dr. Castor Cartelle (PUC-Minas) pela ajuda na identificação da espécie; aos organizadores do I Fórum de Paleontologia de Vertebrados do Quaternário do Nordeste – I QUATERNE:

IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados por nos encorajar a fazer uma parte deste trabalho; a Dalma Florentino pelas revisões. Agradeço aos Professores Dr. Alexandre Kannebley de Oliveira (UNICEP e UFSCar), Dr.<sup>a</sup> M. E. Bichuette (UFSCar) e Dr. Manoel M. Dias Filho (UFSCar) e também à Dr. Luciana B. dos Reis Fernandes (UFSCar) pela grande contribuição no desenvolvimento deste trabalho; a todos os alunos, pesquisadores, professores e funcionários do DEBE-UFSCar. Este trabalho foi desenvolvido com suporte recebido Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFSCar (PPGERN-UFSCar).

## RESUMO

### Tafonomia e morfologia de cingulados quaternários da Gruta da Lapinha, Iramaia-BA

Jorge Felipe Moura de Jesus

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

A Gruta da Lapinha, localizada no Município baiano de Iramaia, é uma das maiores cavernas calcárias do estado. No ano de 2012, espeleólogos do Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME) descobriram um esqueleto completo do *Holmesina major*. Em 2014, numa expedição conjunta de pesquisadores da UFSCar e GPME, mais três espécimes foram encontrados e remanescentes de gliptodonte. Numa análise tafonômica, concluiu-se que, devido à integralidade dos ossos, aos padrões de sedimentação e à ausência de marcas, estes animais entraram vivos na caverna provavelmente em busca de recurso e posteriormente morreram no local, entretanto, a deposição dos restos do gliptodontídeo ocorreu assincronamente à dos pampaterídeos. Apesar disso, todos os fósseis coletados eram de cingulados. Cingulata é a ordem de xenartros que possui maior número de espécies e maior distribuição geográfica na atualidade, entretanto, é resumida apenas à família Dasypodidae. No Pleistoceno, havia mais de uma família, dentre elas, Pampatheriidae. Dessa família, a espécie *H. major* distribuía-se do nordeste ao sul do Brasil nas regiões leste. Muito do que se sabe da distribuição geográfica desses animais é por seus osteodermos que são encontrados, porém, apenas poucos espécimes com o esqueleto quase completo haviam sido encontrados. Este trabalho faz uma revisão de literatura sobre as relações filogenéticas e a paleoecologia de pampaterídeos; descreve dois novos espécimes de *H. major* bem preservados encontrados na Bahia, detalhando novas estruturas para a família Pampatheriidae, como pélvis e vértebras xenártricas; compara os espécimes, analisando as variações inter- e intraespecíficas e conclui que *H. major* trata-se de um clado distinto de *H. paulacoutoi*.

**Palavras-chave:** mamíferos, megafauna, Nordeste do Brasil, osteologia.

## **ABSTRACT**

### **Tafonomy and morphology of Quaternary cingulates**

#### **from Gruta da Lapinha, Iramaia, Bahia**

Jorge Felipe Moura de Jesus

Professor: Dr. Marcelo Adorna Fernandes

*Gruta da Lapinha is one of the largest limestone caves in Bahia state, located in Municipality of Iramaia. In the year 2012 speleologists of Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME – Pierre Martin Speleology Group), discovered a complete skeleton of *Holmesina major*. In 2014, in a joint expedition between researchers of Federal University of São Carlos and GPME, three more specimens were found and glyptodonts remains. In a taphonomic analysis it was concluded that due to the integrality of the bones, the sedimentation patterns and the lack of some marks, those animals entered alive in the cave probably in search of resources and posteriorly dead locally, however, the deposition of the glyptodont material happened asynchronously to the pampathere ones. And all of the fossils collected in this cave were of cingulates. Cingulata is the order of xenarthrans that has the largest number of species and the widest geographical distribution in the present time; however, it is only reduced to the Family *Dasypodidae*. During the Pleistocene there were more than one Family; *Pampatheriidae* was one among them. In that Family, the species *H. major* was distributed from Northeast to South of Brazil through the eastern regions. Most of what is known about the geographical distribution of those animals is due to their osteoderms that has been found; nevertheless, few specimens with an almost complete skeleton had been found. This paper makes a literature review about phylogenetic relationships and paleoecology of pampatheres; describes two well-preserved new specimens of *H. major* found in Bahia state, detailing new structures of *Pampatheriidae*, such as pelvis and xenarthrous vertebrae; compares the specimens, analyzing inter- and intraspecific variations; and concludes that *H. major* treats being a clade distinct from *H. paulacoutoi*.*

**Key words:** *mammals, megafauna, northeastern Brazil, osteology.*

SUMÁRIO	
AGRADECIMENTOS	v
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
LISTA DE FIGURAS	x+i
LISTA DE TABELAS	x+ii
LISTA DE QUADROS	x+ii
LISTA DE ABREVIATURAS	x+iv
CAPÍTULO 1 – SOBRE AS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS E A PALEOECOLOGIA DE PAMPATERÍDEOS	1
1.1 O estabelecimento dos xenartros no continente americano	1
1.2 Diversidade de Xenarthra	5
1.2.1 Família Pamphathiidae	10
1.2.1.1 Diferenças entre <i>Holmesina</i> e <i>Pamphathium</i>	12
1.2.1.2 Distribuição paleobiogeográfica	14
1.2.1.3 Problemas de nomenclatura	17
Referências	20
Capítulo 2 – SOBRE A OCORRÊNCIA	27
2.1 Os achados em Iramaia	27
2.1.1 Introdução	27
2.1.1.1 “Expedição Bahia 2011/2012”	27
2.1.1.2 Expedição Iramaia 2014	29
2.1.1.3 Contexto geográfico e geológico	30
2.1.2 Materiais e Métodos	32
2.1.2.1 Coleta	32
2.1.2.2 Curadoria	35
2.1.3 Resultados	38
2.1.4 Discussão e Conclusão	41
2.2 Inferências tafonômicas preliminares	41
2.2.1 Introdução	41
2.2.2 Objetivos	44

2.2.3 Materiais e Métodos	44
2.2.3.1 Material examinado	45
2.2.4 Resultados	46
2.2.5 Discussão	50
2.2.5.1 Inferências bioestratinômicas e paleoecologia	55
2.2.6 Conclusões	57
Referências	59
Capítulo 3 – SOBRE A MORFOLOGIA	62
3.1 Morfologia de <i>Holmesina major</i> (LUND, 1842)	62
3.1.1 Introdução	62
3.1.2 Objetivos	64
3.1.3 Materiais e métodos	64
3.1.3.1 Material examinado	66
3.1.4 Resultados	68
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	68
3.1.5 Discussão	87
3.1.6 Conclusão	93
Referências	94
APÊNDICE A – LISTA DE TABELAS COM AS MEDIDAS MORFOLÓGICAS DE PAMPATÉRIOS	99
APÊNDICE B – VISTA DORSAL DA MANDÍBULA DIREITA DE <i>Holmesina major</i> (ESPÉCIME 2)	109
APÊNDICE C – DESENHO DAS VÉRTEBRAS XENÁRTRICAS T <sub>5</sub> , T <sub>6</sub> E T <sub>7</sub> DE <i>Holmesina major</i>	109
APÊNDICE D – OUTROS ELEMENTOS DO ESQUELETO DE <i>Holmesina major</i>	110
ANEXO I – MAPA DA GRUTA DA LAPINHA	111

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.1</b> – Linha dentária maxilar direita	13
<b>Figura 1.2</b> – Mapa de distribuição paleobiogeográfica das espécies de <i>Holmesina</i> e <i>Pampatherium</i> na América do Sul durante o fim do Pleistoceno	15
<b>Figura 1.3</b> – Mapa de distribuição de <i>Scirrotherium</i> (S) e <i>Kraglievichia</i> (K) durante o Mioceno	16
<b>Figura 2.1</b> – Fotografia da entrada da Gruta da Lapinha no Município de Iramaia-BA	28
<b>Figura 2.2</b> – Mapa da localização do Município de Iramaia no estado da Bahia	31
<b>Figura 2.3</b> – Alguns procedimentos de cura do material proveniente da Gruta da Lapinha	37
<b>Figura 2.4</b> – Tíbia de Glyptodontidae da Gruta do Calixto, Iramaia-BA	38
<b>Figura 2.5</b> – Subfósseis de Felidae encontrados nas cavernas de Iramaia-BA	39
<b>Figura 2.6</b> – Mapa do salão da caverna onde os cingulados foram encontrados	40
<b>Figura 2.7</b> – Espécimes de <i>Holmesina major</i> encontrados na Gruta da Lapinha	40
<b>Figura 2.8</b> – Diagrama das subdivisões da tafonomia	42
<b>Figura 2.9</b> – Osteodermos do espécime LLP-M-120 ainda dispostos em cintas na Gruta da Lapinha	48
<b>Figura 2.10</b> – Cristais de calcita na superfície ornamentada de osteodermos do escudo escapular da carapaça do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> vistos sob estereomicroscópio	48
<b>Figura 2.11</b> – Vista dorsal das vértebras caudais do espécime LPP-M-120	53
<b>Figura 2.12</b> – Disposição do LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> no sítio encontrado	54
<b>Figura 2.13</b> – Vértebras caudais do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> no sítio encontrado	55
<b>Figura 3.1</b> – Ossos da cabeça de <i>Holmesina major</i>	72
<b>Figura 3.2</b> – Vértebras anteriores do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i>	73
<b>Figura 3.3</b> – Costelas do lado direito do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i>	73
<b>Figura 3.4</b> – Vértebras xenártricas de <i>Holmesina major</i>	74
<b>Figura 3.5</b> – Vértebras torácicas T <sub>5</sub> , T <sub>6</sub> e T <sub>7</sub> do espécime LPP-M-121 de <i>Holmesina major</i> , evidenciando a tendência à xenartria da T <sub>6</sub>	76

<b>Figura 3.6</b> – Vértex caudais do espécime de <i>Holmesina major</i> LPP-M120	77
<b>Figura 3.7</b> – Alguns ossos da cintura escapular do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i>	78
<b>Figura 3.8</b> – Ossos do membro anterior direito de LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i>	79
<b>Figura 3.9</b> – Vista dorsal da coossificação da pélvis do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i>	80
<b>Figura 3.10</b> – Esquema das vistas dorsal (acima) e lateral (abaixo) da coossificação da cintura pélvica do LPP-M-120 de <i>H. major</i>	81
<b>Figura 3.11</b> – Ossos da perna direita da pélvis do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i>	83
<b>Figura 3.12</b> – Pé direito de LPP-M-120, <i>Holmesina major</i>	83
<b>Figure 3.13</b> – Osteodermos do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> em vista dorsal	85
<b>Figura 3.14</b> – Osteodermos de <i>Holmesina major</i> da coleção da UFSCar em comparação aos osteodermos de <i>H. paulacoutoi</i> (MCL 2305/01)	93
<b>Figura B1</b> – Mandíbula direita do espécime LPP-M-121 de <i>Holmesina major</i> . Vista dorsal	109
<b>Figura C1</b> – Vértex xenártricas T <sub>5</sub> , T <sub>6</sub> e T <sub>7</sub> de <i>Holmesina major</i>	109
<b>Figura D1</b> – Outros elementos do endoesqueleto de <i>Holmesina major</i>	110
<b>Figura I.1</b> – Mapa completo da Gruta da Lapinha	112

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.1</b> – Histórico de achados e da nomenclatura de pampaterídeos pleistocênicos durante os séculos XIX e XX	17
<b>Tabela 2.1</b> – Alterações visíveis externamente nos ossos dos fósseis da Gruta da Lapinha	50
<b>Tabela 3.1</b> – Outras medidas e alguns índices calculados para os dois espécimes de <i>Holmesina major</i> em comparação a outros espécimes e a <i>H. paulacoutoi</i> .	86
<b>Tabela A1</b> – Medidas de regiões dos ossos do lado direito da cabeça de espécimes de <i>Holmesina major</i>	99
<b>Tabela A2</b> – Medidas das coroas dos dentes do lado direito de espécimes de <i>Holmesina major</i>	100
<b>Tabela A3</b> – Medidas de regiões dos ossos das vértebras cervicais de espécimes de <i>Holmesina major</i>	101
<b>Tabela A4</b> – Medidas de regiões dos ossos das vértebras torácicas sem xenartria em espécimes de <i>Holmesina major</i>	102
<b>Tabela A5</b> – Medida de regiões ósseas das vértebras xenártricas em espécimes de <i>Holmesina major</i>	103
<b>Tabela A6</b> – Medidas de regiões ósseas das vértebras caudais do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> da Coleção da UFSCar	104
<b>Tabela A7</b> – Medidas de regiões dos ossos da cintura escapular em espécimes de <i>Holmesina major</i>	104
<b>Tabela A8</b> – Medidas de regiões dos ossos dos membros anteriores em espécimes de <i>Holmesina major</i>	105
<b>Tabela A9</b> – Medidas de regiões ósseas da cintura pélvica em espécimes de <i>Holmesina major</i>	105
<b>Tabela A10</b> – Medidas de regiões ósseas dos membros posteriores do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> da Coleção da UFSCar	106
<b>Tabela A11</b> – Medidas de regiões dos ossos do tarso do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> da Coleção da UFSCar	106
<b>Tabela A12</b> – Medidas de regiões dos ossos do metatarso do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> da Coleção da UFSCar	107
<b>Tabela A13</b> – Medidas de regiões das falanges posteriores do espécime LPP-M-120 de <i>Holmesina major</i> da Coleção da UFSCar	108

## LISTA DE QUADROS

<b>Quadro 1.1</b> – Lista de espécies atuais de tatus	8
<b>Quadro 1.2</b> – Lista de espécies atuais de tamanduás	9
<b>Quadro 1.3</b> – Lista de espécies atuais de preguiças	9
<b>Quadro 1.4</b> – Espécies da Família Pamphtheridae	11

## LISTA DE ABREVIATURAS

GPME – Grupo Pierre Martin de Espeleologia

UFSCar – Universidade Federal de São Carlos

DEBE – Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva - UFSCar

LPP – Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia da UFSCar

PUC – Pontifícia Universidade Católica

SBE – Sociedade Brasileira de Espeleologia

IHF – Índice de fossorialidade animal

C – vértebra cervical

T – vértebra torácica

L – vértebra lombar

S – vértebra sacral

Cd – vértebra caudal

ZLA – faceta zigapofiseal lateral anterior

XA – faceta xenártrica anterior

ZMA – faceta zigapofiseal medial anterior

ZLP – faceta zigapofiseal lateral posterior

XP – faceta xenártrica posterior

ZMP – faceta zigapofiseal medial posterior

SALMA – South American land mammal ages (Idades-mamífero-terrestre sul-americanas)

## **Capítulo 1 – SOBRE AS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS E A PALEOECOLOGIA DE PAMPATERÍDEOS**

### **1.1 O estabelecimento dos xenartros no continente americano**

Os mamíferos placentários, infraclasse Eutheria PARKER; HASWELL, 1897, são subdivididos em quatro grandes clados: Afrotheria STANHOPE, 1998, Laurasiatheria WADDELL; OKADA; HASEGAWA, 1999, Euarchontoglires MURPHY; EIZIRIK, O'BRIEN; MADSEN; SCALLY; DOUADY; TEELING; RYDER; STANHOPE; DE JONG; SPRINGER, 2001 e Xenarthra COPE, 1889; Laurasiatheria e Euarchontoglires são grupos irmãos e juntos formam o grupo monofilético dos Boreoeutheria SPRINGER; DE JONG, 2001 (MURPHY et al., 2001; NIKOLAEV et al., 2007). Muitos estudos têm se esforçado para relacionar os três clados acima, mas ainda há muito debate sobre o assunto e, ao menos, três árvores são possíveis (NIKOLAEV et al., 2007):

- Afrotheria basal e Exafroplacentalia WADDELL; KISHINO; OTA, 2001 (Boreoeutheria + Xenarthra);
- Xenarthra basal e Epitheria MCKENNA, 1975 sensu MCKENNA; BELL, 1997 (Boreoeutheria + Afrotheria); e
- Boreoeutheria basal e Atantlogenata WADDELL; OKADA; HASEGAWA, 1999 (Xenarthra + Afrotheria).

Com todas essas possibilidades, torna-se complicado reconstituir a origem desses grupos e, embora atualmente muitos estudos apontem a teoria Exafroplacentalia como a mais consistente, outros autores atentam que para resolver a raiz do grupo dos placentários são necessários mais dados e melhores amostras dos diversos táxons (SPRINGER et al., 2005 apud WIBLE, 2010).

Estudos moleculares recentes apontam a antiguidade dos placentários muito anteriormente ao evento de extinção que ocorreu entre o Cretáceo e o Paleógeno,

portanto, tornando possível inferir o evento da deriva dos continentes como um possível fator de divergência de alguns desses grupos (EIZIRIK; MURPHY; O'BRIEN, 2001).

Na última e na atual década, novas publicações de achados paleontológicos da China têm corroborado essa antiguidade dos eutérios, como o *Eomaia scansoria* JI; LUO; YUAN; WIBLE; ZHANG; GEORGI, 2002 do Cretáceo Inferior (JI et al., 2002; LUO et al., 2011) e o mais antigo eutério até hoje reportado, *Juramaia sinensis* LUO; YUAN; MENG; JI, 2011 da Formação Tiaojishan, cerca de 165 e 164 milhões de anos (LUO et al., 2011), o que reforça a hipótese de origem desses mamíferos no Hemisfério Norte, assim como os Metatheria HUXLEY, 1880 – Eutheria e Metatheria formam o clado de mamíferos Boreosphenida LUO; CIFELLI; KIELAN-JAWOROWSKA, 2001 (LUO; CIFELLI; KIELAN-JAWOROWSKA, 2001; LUO et al., 2011).

Os fósseis mais antigos de Xenarthra conhecidos são osteodermos do Dasypodidae *Riostegotherium yanei* OLIVEIRA; BERGQVIST, 1998 da Bacia de Itaboraí que datam da Idade-mamífero-terrestre sul-americana (SALMA – *South American land mammal ages*) Itaboraiense no Neopaleoceno (DELSUC et al., 2001; ROSE, 2001; BERGQVIST; ABRANTES; AVILLA, 2004).

Por não haver representações fósseis desses animais em jazimentos sul-americanos mais antigos, Carvalho (2004) sugere que a origem desses animais pode ter ocorrido fora da América do Sul, assim como as outras ordens de mamíferos sul-americanos.

O Gondwana manteve-se isolado da Laurásia até o início do Cretáceo, tornando-se palco para desenvolvimento de mamíferos Australosphenida LUO; CIFELLI; KIELAN-JAWOROWSKA, 2001 que se extinguíram na passagem do Cretáceo para o Paleógeno, salvo raras exceções (LUO; CIFELLI; KIELAN-JAWOROWSKA, 2001;

CARVALHO, 2004). Entre o fim do Cretáceo e o início Paleoceno, uma conexão por arquipélagos entre as Américas do Sul e do Norte possibilitou a entrada de imigrantes boreosfênicos no continente austral (VAUGHAN; RYAN; CZAPLEWSKI, 1999; CARVALHO, 2004). Portanto, muitos dos mamíferos que se desenvolveram durante o Cenozoico na América do Sul, inicialmente provieram da América do Norte (PAULA COUTO, 1952; VAUGHAN; RYAN; CZAPLEWSKI, 1999). Além disso, uma conexão via arquipélago entre a América do Sul e a Antártida foi mantida até o Eoceno tardio, o que possibilitou a troca faunística entre os continentes América do Sul, a Antártida e também a Austrália (VAUGHAN; RYAN; CZAPLEWSKI, 1999). Depois disso, o continente manteve-se isolado por grande parte do Cenozoico (CARVALHO, 2004).

Assim, um primeiro grupo de mamíferos se estabeleceu na América do Sul formado principalmente por eutérios e metatérios provenientes da América do Norte; e outros recorrentes são Ornitorrhynchidae GRAY, 1825 proveniente da Austrália via Antártida, representado pela espécie *Monotrematum sudamericanum* PASCUAL; ARCHER; JAUREGUIZAR; PRADO; GODTHELP; HAND, 1992 (VAUGHAN; RYAN; CZAPLEWSKI, 1999; PASCUAL et al., 2002) e outros australosfênicos sobreviventes, por exemplo, *Sudamerica ameghinoi* SCILLATO-YANÉ; PASCUAL, 1984 (KOENIGSWALD; GOIN; PASCUAL, 1999).

Dentre os imigrantes metaterianos, registram-se os marsupiais didelfimorfos e entre os euterianos, registram-se espécies de condilartros e os ancestrais das linhagens de ungulados sul-americanos (PAULA COUTO, 1952; COLBERT; MORALES, 1991). Os xenartros também fazem parte desse conjunto de mamíferos iniciais e provavelmente seus ancestrais podem ter vindo nesse evento de migração da América do Norte à América do Sul, como os outros eutérios (PAULA COUTO, 1979).

Outros eventos durante o Cenozoico trouxeram novos táxons mamalianos à América do Sul. No Eoceno tardio, chegam os primatas Platyrrhini GEOFFROY, 1812 e os roedores Caviomorpha WOOD, 1955 provenientes da África (CASTRO, 2004; BOND et al., 2015). No Mioceno tardio, existia um arco de ilhas entre as Américas do Norte e do Sul por onde imigraram primeiramente os carnívoros procionídeos e roedores muroides da subfamília Sigmodontinae WAGNER, 1843 (VAUGHAN; RYAN; CZAPLEWSKI, 1999; CIONE et al., 2007).

Após a formação do Istmo do Panamá, ocorreu um grande intercâmbio faunístico e então imigraram muitos dos mamíferos terrestres que compõem a fauna atual e outros que posteriormente se extinguíram ou se restringem a áreas restritas do continente, Tayassuidae PALMER, 1897; Camelidae GRAY, 1821; Mustelidae WALDHEIM, 1817; Equidae GRAY, 1821, Canidae WALDHEIM, 1817, Gomphotheriidae HAY, 1922, Ursidae WALDHEIM, 1817, Felidae WALDHEIM, 1817, Hominidae GRAY, 1825 (CIONE et al., 2007), Tapiridae LINNAEUS, 1758, Cervidae GOLDFUSS, 1820, Sciuridae WALDHEIM, 1817, entre outros.

Os xenartros também migraram para a América do Norte em tempos diferentes: durante o Mioceno, preguiças megaloquinídeas se dispersaram para as Grandes Antilhas; no Mioceno tardio, dois gêneros de megaloquinídeos grandes chegam à América do Norte; posteriormente, durante o Grande Intercâmbio Americano, preguiças terrestres, gliptodontes, pampatérios, dasipodídeos e tamanduás se dispersam pelas Américas Central e do Norte, junto com outros mamíferos, como as capivaras, porcos-espinhos do Novo Mundo, ungulados sul-americanos e gambás (VAUGHAN; RYAN; CZAPLEWSKI, 1999).

No fim do Pleistoceno e início do Holoceno, desaparecem do continente, todos os megamamíferos (com mais de uma tonelada) e a maioria dos mamíferos grandes (mais de 44 kg) que incluem os xenartros: gliptodontídeos, pampaterídeos, megaterídeos, milodontídeos e megaloquinídeos; e outros mamíferos, liptoternos, toxodontídeos, gonfoterídeos etc. (CIONE et al., 2007).

Os xenartros se estabeleceram, irradiaram e fizeram parte da história do continente sul-americano e entender as relações dessa superordem é de grande importância para o entendimento da filogenia dos mamíferos (DELSUC et al., 2001).

## 1.2 Diversidade de Xenarthra

Estudos morfológicos e moleculares corroboram a monofilia do clado dos Xenarthra (DELSUC et al., 2001) e a principal sinapomorfia do grupo dentre os outros mamíferos é a presença de um ou mais pares de articulações intervertebrais adicionais presentes geralmente nas vértebras lombares e em um número variável de vértebras torácicas, denominadas “xenarthrales” (GAUDIN, 1999), ou simplesmente, articulações xenártricas.

Essa importante característica já estava presente no esqueleto do dasipodídeo *Utaetus* AMEGHINO, 1902 que é o xenartro com um esqueleto bem-preservedo mais antigo, datando do Eoceno inferior – SALMA Casamayorensis (SIMPSON, 1948).

Embora pareça ser uma adaptação de fortalecimento da coluna contra a extensão e flexão lateral geralmente associada à escavação (ROSE, 2001), ela está presente em animais de diferentes hábitos, como tatus fossoriais; tatus e tamanduás escavadores; tamanduás e preguiças semiarborícolas; tamanduás e preguiças arborícolas; tatus

cursoriais e preguiças terrícolas (GAUDIN, 1999). Sendo uma característica plesiomórfica que se manteve em quase todas as linhagens do grupo, está presente em todas as espécies atuais e que dá nome à superordem desses mamíferos – Xenarthra, do grego antigo, “ξενον” (*xénon*), estranho + “αρθρον” (*árthron*), articulação.

Os gliptodontídeos são os únicos a não possuírem xenartria, característica secundária que se deve à fusão de suas vértebras lombares, mas várias características morfológicas os unem aos outros tatus dentro da subordem Cingulata ILLIGER, 1811 (ROSE, 2001) que serão detalhadas mais abaixo.

Outras características que unem esses animais, segundo ROSE (2001) são:

- a) uma conexão óssea entre o ísquio, o sacro e a vértebra caudal proximal;
- b) sínfise púbica fraca ou ausente;
- c) um espinha acessória na escápula;
- d) desenvolvimento de *retia mirabilia* (redes admiráveis) nos membros, que são redes de vasos sanguíneos complexos que proporcionam a conservação de calor, já que a maioria dos xenartros têm baixas taxas metabólicas e são muito sensíveis ao frio;
- e) simplificação e redução ou perda dentária. Os xenartros atuais perderam os dentes incisivos e os caninos e não possuem esmalte ou não possuem nenhum dente, como os tamanduás. *Utaetus* possuía esmalte em regiões dos dentes e outras espécies fósseis continham dentições mais complexas;
- f) a presença de osteodermos em dois clados distintos, nos cingulados e nos folívoros milodontídeos, indica uma característica plesiomórfica do grupo.

Esse grupo de mamíferos, que irradiou desde o Neopaleoceno e através de todo o Cenozoico, chegando aos dias de hoje; contém mais de 200 espécies de fósseis que são muito mais diversos do que as 31 espécies atuais (Quadros 1, 2 e 3) (GAUDIN; WIBLE, 2006; MÖLLER-KRULL, et al., 2007). Estas espécies se distribuem em duas ordens, Cingulata e Pilosa FLOWER, 1883, esta está dividida em duas subordens Vermilingua ILLIGER, 1811 e Folivora DELSUC; CATZEFLIS; STANHOPE; DOUZERY, 2001 (DELSUC et al., 2001; MÖLLER-KRULL et al., 2007).

A monofilia dentro de cada grupo de Xenarthra, é suportada por comparações moleculares e sinapomorfias morfológicas (DELSUC et al., 2001) que serão citadas nos itens a seguir:

- a) **Cingulata** atualmente é a ordem mais diversa em espécies de xenartros e com a mais ampla distribuição geográfica, em todas as Américas (DESBIEZ; KLUYBER, 2013), porém, todas pertencentes a uma única família, Dasypodidae GRAY, 1821 (GARDNER, 2005).

A principal característica que une as espécies do grupo são seus osteodermos modificados em placas dérmicas articuladas (DELSUC et al., 2001). Atualmente existem nove gêneros e 21 espécies (Quadro 1.1) (VIZCAÍNO; MILNE, 2002; GARDNER, 2005; OLIVEIRA et al., 2014)

Os representantes mais antigos de Xenarthra pertencem à ordem Cingulata e famílias de cingulados extintos foram propostas, dentre elas, famílias atualmente bem aceitas, Glyptodontidae GRAY, 1869 e Pampatheriidae PAULA COUTO, 1954 e ambas possuíam animais de tamanho maior que os atuais tatus (CARLINI; ZURITA, MIÑO-BOILINI, 2008, GÓIS et al., 2013).

- b) **Vermilingua** contém duas famílias, Myrmecophagidae GRAY, 1825, com dois gêneros e três espécies atuais; e Cyclopedidae POCOCK, 1924, com uma única espécie (Quadro 1.2). Os tamanduás se distribuem pelas Américas do Sul e Central (MÖLLER-KRULL et al., 2007; MIRANDA; SUPERINA, 2010; HAYSEN; MIRANDA; PASCH, 2012; REZENDE et al., 2013).

Uma característica deste grupo é a ausência de dentes (DELSUC et al., 2001).

Quadro 1.1 – Lista de espécies atuais de tatus. Baseado em Gardner (2005).

CINGULATA ILLIGER, 1811
Família Dasypodidae GRAY, 1821
Subfamília Dasypodinae GRAY, 1821
Gênero <i>Dasypus</i> LINNAEUS, 1758
<i>Dasypus hybridus</i> (DESMAREST, 1804)
<i>Dasypus kappleri</i> KRAUSS, 1862
<i>Dasypus novemcinctus</i> LINNAEUS, 1758
<i>Dasypus pilosus</i> (FITZINGER, 1856)
<i>Dasypus sabanicola</i> MONDOLFI, 1968
<i>Dasypus septemcinctus</i> LINNAEUS, 1758
<i>Dasypus yepesi</i> VIZCAÍNO, 1995
Subfamília Euphractinae WINGE, 1923
Gênero <i>Calyptophractus</i> FITZINGER, 1871
<i>Calyptophractus retusus</i> (BURMEISTER, 1863)
Gênero <i>Chaetophractus</i> FITZINGER, 1871
<i>Chaetophractus nationi</i> (THOMAS, 1894)
<i>Chaetophractus vellerosus</i> (GRAY, 1865)
<i>Chaetophractus villosus</i> (DESMAREST, 1804)
Gênero <i>Chlamyphorus</i> HARLAN, 1825
<i>Chlamyphorus truncatus</i> HARLAN, 1825
Gênero <i>Euphractus</i> WAGLER, 1830
<i>Euphractus sexcinctus</i> (LINNAEUS, 1758)
Gênero <i>Zaedyus</i> AMEGHINO, 1889
<i>Zaedyus pichiy</i> (DESMAREST, 1804)
Subfamília Tolypeutinae GRAY, 1865
Gênero <i>Cabassous</i> MCMURTRIE, 1831
<i>Cabassous centralis</i> (MILLER, 1899)
<i>Cabassous chacoensis</i> WETZEL, 1980
<i>Cabassous tatouay</i> (DESMAREST, 1804)
<i>Cabassous unicinctus</i> (LINNAEUS, 1758)
Gênero <i>Priodontes</i> F. CUVIER, 1825
<i>Priodontes maximus</i> (KERR, 1792)
Gênero <i>Tolypeutes</i> ILLIGER, 1811
<i>Tolypeutes matacus</i> (DESMAREST, 1804)
<i>Tolypeutes tricinctus</i> (LINNAEUS, 1758)

- c) **Folivora** atualmente contém duas famílias Megalonychidae GERVAIS, 1855, com um gênero e duas espécies; e Bradypodidae LINNAEUS, 1758, com um gênero e quatro espécies (Quadro 1.3) (WHITE, 1993; DELSUC et al., 2001; MÖLLER-KRULL et al., 2007; MEDRI; MOURÃO; RODRIGUES, 2011).

As preguiças existentes na atualidade são espécies arborícolas, mas, no passado, havia preguiças terrícolas, muitas das quais atingiram o gigantismo; algumas pertenciam à família Megalonychidae, mas também havia as famílias Megatheriidae GRAY 1821, Mylodontidae GILL, 1872 e Nothrotheriidae AMEGHINO, 1920 sensu MUIZON, 2004 (PUJOS et al., 2007; HAYSSSEN, 2008). Uma característica dos folívoros é a presença de perfurações pareadas no corpo das vértebras lombares (DELSUC et al., 2001).

**Quadro 1.2** – Lista de espécies atuais de tamanduás. Baseado em Rezende et al. (2013).

VERMILINGUA ILLIGER, 1811
Família Myrmecophagidae GRAY, 1825
Gênero <i>Myrmecophaga</i> LINNAEUS, 1758
<i>Myrmecophaga tridactyla</i> LINNAEUS, 1758
Gênero <i>Tamandua</i> RAFINESQUE, 1815
<i>Tamandua mexicana</i> (SAUSSURE, 1860)
<i>Tamandua tetradactyla</i> (LINNAEUS, 1758)
Família Cyclopedidae POCOCK, 1924
Gênero <i>Cyclopes</i> GRAY, 1821
<i>Cyclopes didactylus</i> (LINNAEUS, 1758)

**Quadro 1.3** – Lista de espécies atuais de preguiças. Baseado em Medri; Mourão; Rodrigues (2011).

FOLIVORA DELSUC; CATZEFLIS; STANHOPE; DOUZERY, 2001
Família Megalonychidae GERVAIS, 1855
Gênero <i>Choloepus</i> ILLIGER, 1811
<i>Choloepus didactylus</i> (LINNAEUS, 1758)
<i>Choloepus hoffmanni</i> PETERS, 1858
Família Bradypodidae LINNAEUS, 1758
Gênero <i>Bradypus</i> LINNAEUS, 1758
<i>Bradypus pygmaeus</i> , ANDERSON; HANDLEY, 2001
<i>Bradypus torquatus</i> ILLIGER, 1811
<i>Bradypus tridactylus</i> LINNAEUS, 1758
<i>Bradypus variegatus</i> SCHINZ, 1825

### **1.2.1 Família Pamphateriidae**

Os pamphaterídeos mais antigos datam do Mioceno médio da Colômbia e foram extintos no início do Holoceno (GÓIS et al., 2013; RODRÍGUEZ-BUALÓ et al., 2014). Apesar de serem muito semelhantes aos dasipodídeos, não possuíram a mesma diversidade e abundância (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998).

As principais características dos Pamphateriidae, segundo Paula Couto (1979; 1980), são:

- a) as falanges ungueais dos pés são curtas e pesadas à forma de cascos;
- b) fusão das primeiras vértebras torácicas, às vezes, incluindo a última cervical (osso pós-cervical);
- c) ocorre heterodontia, sendo os dentes anteriores, ovais ou elípticos e os posteriores, bi ou trilobulados; a fórmula dentária é 9/9, e o primeiro ou os dois primeiros dentes anteriores superiores estão implantados na pré-maxila;
- d) as mandíbulas são fortes e altas;
- e) os osteodermos estão em um escudo cefálico, na carapaça e na cauda, dispostos em anéis; sendo a carapaça dividida em dois escudos, um escapular e um pélvico, compostos por osteodermos fixos, hexa ou pentagonais e separados por três cintas de osteodermos móveis quadriláteros.

No limite de cada escudo com a região das cintas móveis, há os osteodermos semimóveis (GÓIS et al., 2013). Estudos das características dentárias, mandibulares e cranianas indicam que esses animais tinham um hábito alimentar principalmente herbívoro pastador (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998; DE IULIIS; BARGO; VIZCAÍNO, 2000).

Os pamphaterídeos junto aos gliptodontes e aos dasipodídeos das subfamílias Eutatinae BORDAS 1931 e Peltiphilinae AMEGHINO, 1894 são as quatro linhagens de cingulados herbívoros (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998).

Atualmente cinco gêneros são consistentemente pertencentes a esta família (Quadro 1.4) e outros dois estão em debate (*Plaina* CASTELLANOS, 1937 e *Machlydotherium* AMEGHINO, 1902) (GÓIS et al., 2013).

**Quadro 1.4** – Espécies da Família Pampatheridae. Baseado em Góis et al. (2012) e Góis et al. (2013).

Ordem CINGULATA ILLIGER, 1811
Família Pampatheriidae PAULA COUTO, 1954
Gênero <i>Kraglievichia</i> CASTELLANOS, 1927
<i>Kraglievichia paranense</i> (AMEGHINO, 1883)
Gênero <i>Scirrotherium</i> EDMUND; THEODOR, 1997
<i>Scirrotherium carinatum</i> GÓIS; SCILLATO-YANÉ; CARLINI; GUILHERME, 2013
<i>Scirrotherium hondaensis</i> EDMUND; THEODOR, 1997
Gênero <i>Vassallia</i> CASTELLANOS, 1927
<i>Vassallia minuta</i> (MORENO; MERCERAT, 1891)
<i>Vassallia maxima</i> CASTELLANOS, 1946
Gênero <i>Holmesina</i> SIMPSON, 1930
<i>Holmesina floridana</i> (ROBERTSON, 1976)
<i>Holmesina major</i> (LUND, 1842)
<i>Holmesina occidentalis</i> (HOFFSTETER, 1952)
<i>Holmesina paulacoutoi</i> (CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984)
<i>Holmesina rondoniensis</i> GÓIS; SCILLATO-YANÉ; CARLINI; UBILLA, 2012
<i>Holmesina septentrionalis</i> (LEIDY, 1889)
Gênero <i>Pampatherium</i> GERVAIS; AMEGHINO, 1880
<i>Pampatherium typum</i> GERVAIS; AMEGHINO, 1880
<i>Pampatherium humboldti</i> (LUND, 1839)
<i>Pampatherium mexicanum</i> EDMUND, 1996

Três gêneros datam do Neógeno da América do Sul, *Scirrotherium* EDMUND; THEODOR, 1997, com duas espécies descritas; *Kraglievichia* CASTELLANOS, 1927, com uma espécie; e *Vassallia* CASTELLANOS, 1927, com duas espécies (GÓIS et al., 2013).

Durante o fim do Pleistoceno e início do Holoceno, pelo menos, dois gêneros de pampaterídeos existiram, *Pampatherium* GERVAIS; AMEGHINO, 1880, com três espécies e *Holmesina* SIMPSON, 1930, com cinco espécies pleistocênicas atualmente descritas, distribuídas nas Américas do Sul, Central e do Norte (SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

Já *Holmesina floridana* (ROBERTSON, 1976), era uma espécie do Plioceno da América do Norte (GÓIS et al., 2012).

### 1.2.1.1 Diferenças entre *Holmesina* e *Pampatherium*

O gênero *Holmesina* diferencia-se de *Pampatherium* por características cranianas, da dentição e dos osteodermos (PAULA COUTO, 1979; GÓIS et al. 2012).

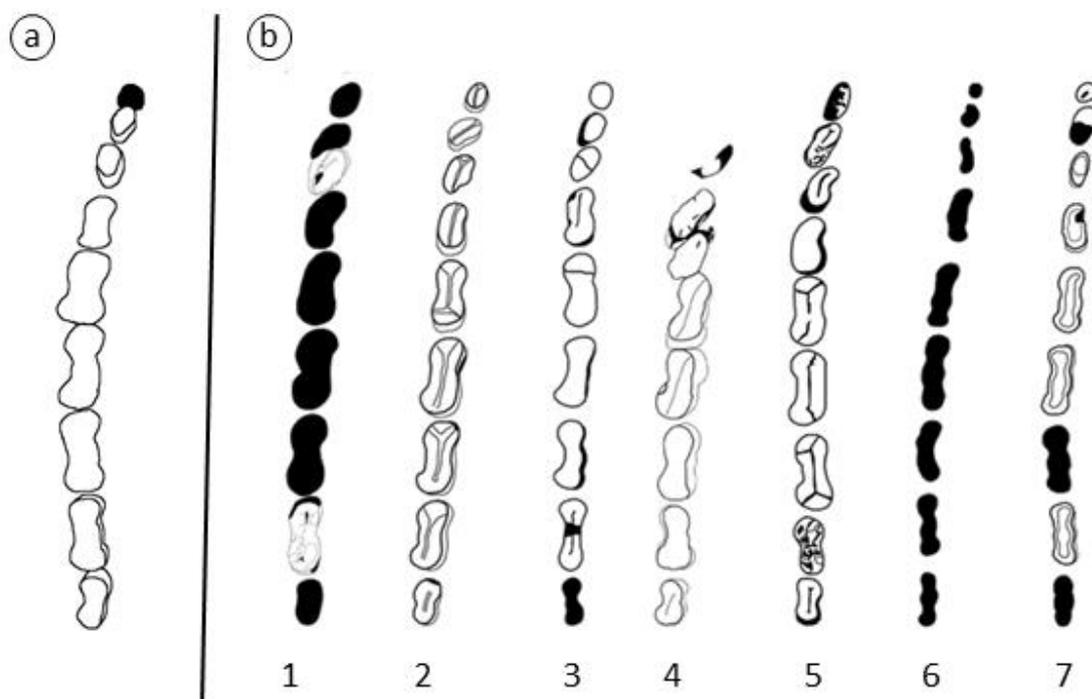
Góis et al. (2012) descrevem as principais diferenças cranianas e da dentição entre os dois gêneros:

- a) ossos nasais: em *Pampatherium*, a extremidade cranial desses ossos é mais larga que a caudal, dando a característica de um focinho mais largo a essas espécies, enquanto que em *Holmesina*, estes ossos são de mesma espessura por toda sua extensão, sendo a sutura internasal paralela às suturas nasomaxilares. Uma exceção ocorre em *H. rondonienses*, cuja porção anterior é um pouco mais larga que a posterior;
- b) ossos frontais: em *Pampatherium*, são menos convexos dorsal e lateralmente que em *Holmesina*;
- c) arcos zigomáticos: em *Pampatherium*, são mais robustos que na maioria das espécies de *Holmesina*, com exceção de *H. rondonienses*;
- d) crista lambdoide: em *Pampatherium*, a esta estrutura é mais grossa e mantém a mesma espessura por toda sua extensão, sendo mais homogênea, apresentando muita rugosidade, enquanto que em *Holmesina*, a crista é mais delgada, heterogênea e com poucas rugosidades, com exceção de *H. paulacoutoi*;
- e) linhas dentárias: em *Pampatherium*, os molariformes são mais distanciados e paralelos entre si, já em *Holmesina*, os molariformes (M) anteriores convergem entre si e estão imbricados e somente os posteriores estão paralelos entre si;
- f) palato: é mais estreito em *Pampatherium*, porém, é mais estreito até o quarto molariforme (M4), a partir daí, a linha dentária forma um arco, caracterizando um palato arqueado; em *Holmesina*, depois da parte imbricada da linha dentária, as linhas dentárias direita e esquerda mantêm-se paralelas;
- g) dentes trilobulados: os molariformes M5, M6 M7, M8 e M9 de *Pampatherium* são trilobulados, enquanto que em *Holmesina*, podem ser

trilobulados dois, um ou nenhum dente em *Holmesina* (Figura 1.1). *H. major* (M6 e M7).

Em *Holmesina*, os osteodermos mantêm características que são plesiomórficas dentro de Cingulata evidenciadas por uma figura central e dois sulcos laterais (PAULA COUTO, 1979; SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

Tais diferenças nas características parecem sutis, entretanto, o seu estudo tem colaborado para o entendimento das interações paleoecológicas destes animais e levado a inferências da distribuição biogeográfica destes gêneros, o que será discutido no item a seguir.



**Figura 1.1** – Linha dentária maxilar direita. Região anterior (acima) e posterior (abaixo). O preenchimento indica que o alvéolo estava sem o dente fixado. **a)** LPP-M-121 de *Holmesina major* da coleção UFSCar, os dentes sofreram dessecação e alguns estão bem expandidos, repare no quinto molariforme (M5). Desenho por Jorge F. Moura de Jesus; e **b)** séries dentárias de pampaterídeos pleistocênicos, reproduzido a partir de Góis et al. (2012). Legendas: **1**, *H. rondonienses*; **2**, *H. occidentalis*; **3**, *H. major*; **4**, *H. paulacoutoi*; **5**, *H. septentrionalis*; **6**, *Pampatherium typum*; e **7**, *P. humboldtii*.

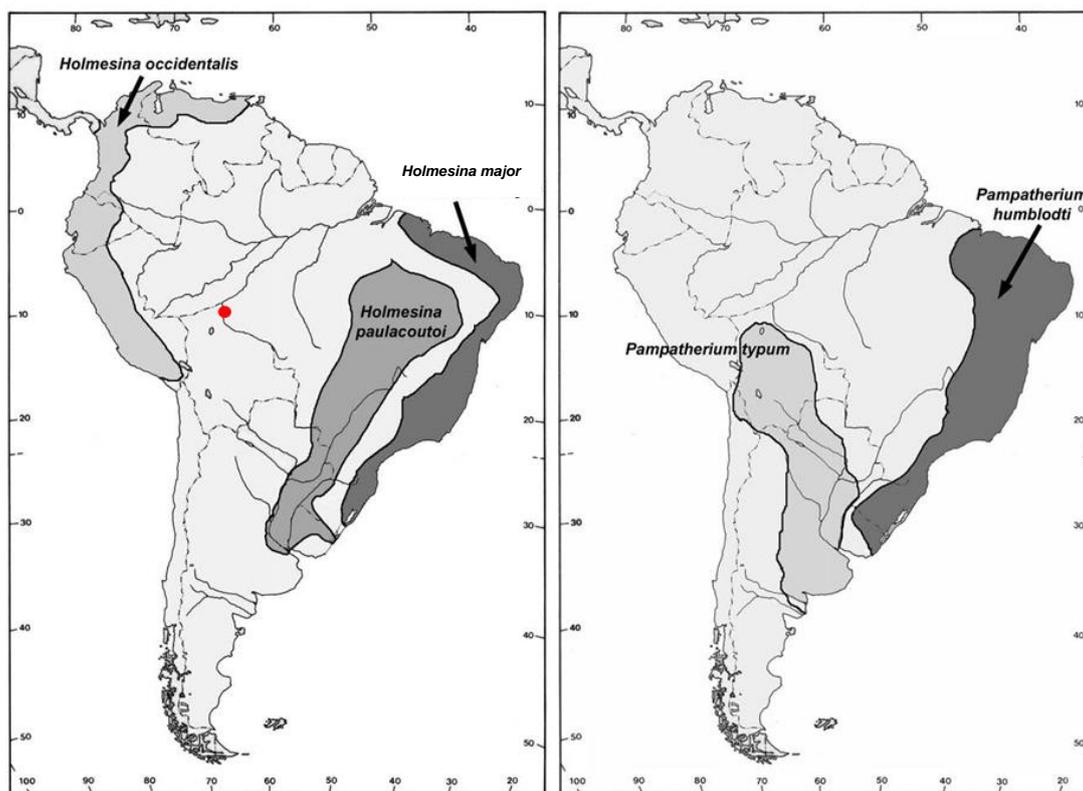
### 1.2.1.2 Distribuição paleobiogeográfica

Algumas características morfológicas vistas no item anterior têm sido estudadas por alguns autores e levado à compreensão das interações paleoecológicas de Pamphateriidae pleistocênicos.

Uma das principais análises é a respeito da mastigação destes animais e estão relacionadas às morfologias das cristas lambdoides – quanto mais rugosa, espessa e homogênea, maior é a inserção dos músculos da mandíbula (DE IULIIS; BARGO; VIZCAÍNO, 2000). Com base nesses estudos e com dados geográficos dos achados fósseis de Pamphateriidae pleistocênicos, De Iuliis; Bargo; Vizcaíno (2000) e Scillato-Yané et al. (2005) sugerem que as espécies de *Pamphaterium* estavam adaptadas a ambientes mais secos e vegetação mais fibrosa, enquanto que *Holmesina* distribuía-se por ambientes mais úmidos e no qual os vegetais eram mais macios.

Numa comparação intragenérica, *H. occidentalis* e *H. major* se alimentavam de vegetais menos abrasivos que *H. paulacoutoi*; da mesma forma que *P. humboldtii* preferia vegetais menos abrasivos que *P. typum*. Esses dados contribuem para o entendimento das distribuições espaciais e temporais dessas espécies (SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

Esses ambientes se alternavam durante as rápidas mudanças climáticas ocorridas no Pleistoceno, assim, mesmo com a distribuição geográfica coincidente entre os gêneros, essas espécies recuavam quando o clima era menos propício dando espaço à outra (Figura 1.2) (DE IULIIS; BARGO; VIZCAÍNO, 2000; SCILLATO-YANÉ et al., 2005).



**Figura 1.2** – Mapa de distribuição paleobiogeográfica das espécies de *Holmesina* e *Pampatherium* na América do Sul durante o fim do Pleistoceno. Retirado de Scillato-Yané (2005). O ponto vermelho indica a localização do achado de *H. rondoniensis*.

Um fato intrigante citado por Scillato-Yané et al. (2005) é sobre o local de origem desses pampaterídeos quaternários; sugerindo que, pelo fato de os *Holmesina* norte-americanos serem de depósitos mais antigos que os da América do Sul, em algum momento do Plioceno, os ancestrais pampaterídeos das espécies deste gênero migraram do continente austral ao boreal, por lá se diversificaram e se diferenciaram.

Posteriormente um grupo de *Holmesina* migra de volta para a América do Sul e se diversifica nas espécies encontradas neste continente. Enquanto que as espécies de *Pampatherium* se diferenciam no continente do sul, exceto uma população que migrou via Istmo do Panamá, dando origem à espécie conhecida da América Central e México (SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

Os dados de distribuição paleobiogeográfica dos pampaterídeos miocênicos baseiam-se nas ocorrências dos fósseis de cada espécie, Góis et al. (2013) citam que a distribuição de *Scirrotherium* era mais ampla que a de *Kraglievichia* e inferem que isso seja indício de este gênero ter uma maior flexibilidade ecológica.

A Figura 1.3 apresenta um mapa de distribuição destes pampaterídeos miocênicos.



**Figura 1.3** – Mapa de distribuição de *Scirrotherium* (S) e *Kraglievichia* (K) durante o Mioceno. Sítios em que os fósseis foram encontrados. Adaptado de Góis et al. (2013).

### 1.2.1.3 Problemas de nomenclatura

Winge (1915) descreveu os espécimes encontrados em cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, previamente descritos por Lund em 1842. A espécie foi originalmente

denominada por Lund, em 1842, como “*Chlamydotherium majus*”, por razões de regras de nomenclatura taxonômica, o gênero dos Pampatheriidae pleistocênicos deixou de ser “*Chlamydotherium*” e alguns autores consideram-no como apenas um gênero e outros (a maioria) consideram dois (CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984; GÓIS et al., 2012).

A maioria dos autores, Simpson (1930); Hoffstetter (1953); Vizcaíno; De Iuliis; Bargo (1998); De Iuliis; Bargo; Vizcaíno (2000); Porpino; Santos; Bergqvist (2004); Lima; Cozzuol (2005); Scillato-Yané et al. (2005); Hill (2006); Cione et al. (2007); Carlini; Zurita; Miño-Boilini (2008); Chávez-Aponte et al. (2008); Kerber; Oliveira (2008a, 2008b); Cione; Tonni; Soibelzon (2009); Oliveira; Barreto; Silva Alves (2009); Soibelzon et al. (2010); Chimento; Agnolin (2011); França et al. (2011); Góis et al. (2012); Góis et al. (2013); Rodriguez-Bualó et al. (2014) entre outros, atualmente tem considerado dois gêneros, *Holmesina* e *Pampatherium*.

Na Tabela 1.1 é discorrido um breve histórico dos achados e a nomenclatura dos pampaterídeos pleistocênicos durante os séculos XIX e XX, esse texto foi baseado com informações de Winge (1915); Simpson (1930); Paula Couto (1954); James (1957); Hoffstetter (1969); Paula Couto (1980); Cartelle; Bohórquez (1984); e Góis et al. (2012).

**Tabela 1.1** – Histórico de achados e da nomenclatura de pampaterídeos pleistocênicos durante os séculos XIX e XX. Texto baseado com informações de Winge (1915); Simpson (1930); Paula Couto (1954); James (1957); Hoffstetter (1969); Paula Couto (1980); Cartelle; Bohórquez (1984); e Góis et al. (2012).

Autor(es)	Ano	Histórico
Bronn	1838	descreve um novo gênero de gliptodonte: “ <i>Chlamydotherium</i> ”.
Lund	1838	descreve um tatu gigante em suas memórias dos achados de Lagoa Santa, denominando-o: “ <i>Chlamytherium</i> ”, com erro de tipográfico.
Lund	1839	descreve a espécie “ <i>Chlamydotherium humboldtii</i> ” e não mais “ <i>Chlamytherium</i> ” que, por regras zoológicas de nomenclatura prevaleceu o trabalho de Bronn de 1838, embora muitos trabalhos posteriores tenham utilizado a forma de Lund de 1838.

Ameghino	1875	descreve o gênero <i>Pampatherium</i> , sendo a espécie tipo, <i>P. typum</i> , mas não se encontra esse trabalho publicado.
Gervais e Ameghino	1880	pela primeira vez, formalmente apresentam o gênero <i>P. typum</i> e reconhecem ser sinônimo de “ <i>Chlamydotherium typum</i> ”.
Leidy	1889	encontra osteodermos na América do Norte e designa a pertencer a uma nova espécie de gliptodonte: “ <i>Glyptodon septentrionale</i> ”.
Sellards	1915	assimila as características de “ <i>G. septentrionale</i> ” a “ <i>Chlamydotherium humboldti</i> ” e coloca a espécie nesse gênero: “ <i>Chlamydotherium septentrionale</i> ”.
Simpson	1930	com novos achados na Flórida, distingue a espécie norte-americana dos pampaterídeos sul-americanos e descreve um novo gênero: <i>Holmesina</i> , ficando assim, <i>H. septentrionalis</i> .
Hoffstetter	1952	descreve uma nova espécie “ <i>Chlamydotherium occidentale</i> ”.
Hoffstetter	1953	verifica as similaridades com o gênero da América do Norte e denomina espécie equatoriana de <i>H. occidentalis</i> .
Paula Couto	1954	prefere a utilização do sinônimo <i>Pampatherium</i> em vez de <i>Chlamydotherium</i> .
James	1957	não vê diferença entre as espécies do norte e as do sul das Américas e prefere manter “ <i>Chlamydotherium septentrionale</i> ”.
Castellanos	1957	separa um novo gênero “ <i>Hoffstetteria</i> ”, mas, Hoffstetter (1969) conclui que este gênero é sinônimo de <i>Holmesina</i> .
Paula Couto	1980	cita “ <i>P. septentrionale</i> ” em vez de “ <i>Chlamydotherium septentrionale</i> ” ou “ <i>H. septentrionalis</i> ”.
Cartelle e Bohórquez	1984	[este artigo geralmente tem sido citado como “Cartelle; Bohórquez (1985)”], seguindo as linhas de James (1957) e Paula Couto (1954, 1980), consideram os pampaterídeos pleistocênicos como pertencentes ao mesmo gênero – <i>Pampatherium</i> – e descreve a nova espécie como “ <i>P. paulacoutoi</i> ”.

Como foi citado anteriormente, a tendência dos últimos anos tem sido considerar *Pampatherium* como um gênero diferente de *Holmesina*, visto as diferenças morfológicas citadas no item 1.2.1.1.

Por esse motivo, para o objeto de estudo deste trabalho que será descrito morfológicamente no capítulo 3 consideramos a sua espécie como pertencente ao gênero *Holmesina*, muitas vezes, é denominada de “*Holmesina majus*”, sendo *Holmesina major* a forma latina concordante.

*Holmesina* é um substantivo feminino latinizado no nominativo singular criado por Simpson (1930) em homenagem ao paleontólogo Mr. Walter W. Holmes, portanto, o nome específico correto é *major* (adjetivo nominativo singular de dois gêneros) que concorda com o nome genérico em gênero e caso e não *majus* (adjetivo nominativo singular de gênero neutro).

## Referências

- BERGQVIST, L. P.; ABRANTES, E. A. L.; AVILLA, L. D. S. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. **Geodiversitas**, v. 26, p. 323-337, 2004.
- BOND, M.; TEJEDOR, M. F.; CAMPBELL JR., K. E.; CHORNOGUBSKY, L.; NOVO, N.; GOIN, F. Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. **Nature**, 2015.
- CARLINI, A. A.; ZURITA, A. E.; MIÑO-BOILINI, A. R. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica (Argentina). **Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica, INSUGEO**, v. 17, p. 259-270, 2008.
- CARTELLE, C.; BOHÓRQUEZ, G. A. *Pamphotherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. n. 4, p. 229-254. 1984.
- CARVALHO, I.S. Paleontologia, v. 2. 2 ed. Rio de Janeiro: **Interciência**, 2004. 861 p.
- CHÁVEZ-APONTE, E. O.; HERNÁNDEZ, I. A.; FINOL, H. J.; BARRIOS, N.; CARLOS, E.; BOADA-SUCRE, A.; CARRILLO-BRICEÑO, J. D. Histología y ultraestructura de los osteodermos fósiles de *Glyptodon clavipes* y *Holmesina* sp.(Xenarthra: Cingulata). **Interciencia**, v. 33, n. 8, p. 616-619, 2008.
- CHIMENTO, N. R.; AGNOLIN, F. L. Mamíferos del Pleistoceno Superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. **Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)**, v. 51, n. 6, p. 83-100, 2011.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P.; BARGO, S.; BOND, M.; CANDELA, A. M.; A. CARLINI, A. A.; M. DESCHAMPS, C. M.; DOZO, M. T.; ESTEBAN, G.; GOIN, F. J.; MONTALVO, C. I.; NASIF, N.; NORIEGA, J. I.; ORTIZ JAUREGUIZAR, E.; PASCUAL, R.; PRADO, J. L.; REGUERO, M. A.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; SOIBELZON, L.; VERZI, D. H.; VIEYTES, E. C.; VIZCAÍNO, S. F.; VUCETICH, M. G. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. **Ameghiniana**, Publicación Especial n.11. p. 257-278. 2007.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P.; SOIBELZON, L. Did humans cause the late Pleistocene-early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas?. In: **American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene**. Springer Netherlands, 2009. p. 125-144.

COLBERT, H.E; MORALES, M. **Evolution of the Vertebrates**, 4th Ed. Willey-Liss Inc. 1991. 488 p.

DE IULIIS, G.; BARGO, M. S.; VIZCAÍNO, S. F. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae), with comments on their systematics and distribution. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 4. p. 743-754. 2000.

DELSUC, F.; CATZEFLIS, F. M.; STANHOPE, M.J.; DOUZERY, E. J.P. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua. **Proceedings of the Royal Society of London**. Series B: Biological Sciences, v. 268, n. 1476, p. 1605-1615, 2001.

DESBIEZ; A. L. J.; KLUYBER, D. The Role of Giant Armadillos (*Priodontes maximus*) as Physical Ecosystem Engineers. **Biotropica**, v. 45, n. 5, p. 537-540, 2013.

EIZIRIK, E.; MURPHY, W. J.; O'BRIEN, S. J. Molecular dating and biogeography of the early placental mammal radiation. **Journal of Heredity**, v. 92, n. 2, p. 212-219, 2001.

FRANÇA, L. M.; DANTAS, M. A. T.; ZUCON, M. H.; COZZUOL, M. A. Megafauna do Pleistoceno Final da Fazenda São José, Poço Redondo, Sergipe, Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 21, p. 1, 2011.

- GARDNER, A.L. Order Cingulata. In: WILSON, D.E.; REEDER, D.A.M. (Eds.) **Mammal species of the world**. A Taxonomic and Geographic reference. 3 ed. Johns Hopkins University Press. 2005. 2142 p.
- GAUDIN, T. J. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). **Fieldiana**. Geology. New Series, n. 41, p. 1- 38. 1999.
- GAUDIN, J. G.; WIBLE, J. R. The Phylogeny of Living and Extinct Armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): A Craniodental Analysis. In: CARRANO M. T.; GAUDIN, T. G.; BLOB, R. W.; WIBLE, J. R. **Amniote Paleobiology**. Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles: University of Chicago Press, Chicago, IL, 153-198.
- GÓIS, F.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; CARLINI, A. A.; UBILLA, M. Una nueva especie de *Holmesina* Simpson (Xenarthra, Cingulata, Pamphathiidae) del Pleistoceno de Rondônia, Sudoeste de La Amazonia, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 15, n. 2, p. 211-227, 2012.
- GÓIS, F.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; CARLINI, A. A.; GUILHERME, E. A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pamphathiidae) from the late Miocene of South America. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 37, n. 2, p. 177-188, 2013.
- HAYSEN, V. *Bradypus pygmaeus* (Pilosa: Bradypodidae). **Mammalian Species**, p. 1-4, 2008.
- HAYSEN, V.; MIRANDA, F.; PASCH, B. *Cyclopes didactylus* (Pilosa: Cyclopedidae). **Mammalian Species**, v. 44, n. 1, p. 51-58, 2012.
- HILL, R. V. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. **Journal of Morphology**, v. 267, n. 12, p. 1441-1460, 2006.
- HOFFSTETTER, R. Remarques sur la phylogénie et la classification des édentés xénarthres (mammifères) actuels et fossils. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, 2<sup>a</sup>. série, tome 41, n. 1, p. 91-103, 1969.
- JAMES, G.T. An Edentate from the Pleistocene of Texas. **Journal of Paleontology**, v. 31, n. 4, p. 796-808, 1957.

- JI, Q.; LUO, Z. X.; YUAN, C. X.; WIBLE, J. R.; ZHANG, J. P.; GEORGI, J. A. The earliest known eutherian mammal. **Nature**, v. 416, n. 6883, p. 816-822, 2002.
- KERBER, L.; OLIVEIRA, É. V. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. **Gaea-Journal of Geoscience**, v. 4, n. 2, p. 49-64, 2008.
- KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. Novos fósseis de vertebrados para a Sanga da Cruz (Pleistoceno superior), Alegrete, RS, Brasil. **Revista Pesquisas em Geociências**, v. 35, n. 2, p. 39-45, 2008.
- KOENIGSWALD, W. V.; GOIN, F.; PASCUAL, R. Hypsodonty and enamel microstructure in the Paleocene gondwanatherian mammal *Sudamerica ameghinoi*. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 44, n. 3, p. 263-300, 1999.
- LIMA, F. GÓIS; COZZUOL, M. A. Estudo dos Cingulata do Neógeno e Quaternário da Amazônia Sul-Occidental. **Seminário Integrado de Pesquisa**. Pós-graduação e Extensão, v. 2, p. 282-7, 2005.
- LUO, Z. X.; CIFELLI, R. L.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z. Dual origin of tribosphenic mammals. **Nature**, v. 409, n. 6816, p. 53-57, 2001.
- LUO, Z. X.; YUAN, C. X.; MENG, Q. J.; JI, Q. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. **Nature**, v. 476, n. 7361, p. 442-445, 2011.
- MEDRI, I. M.; MOURAO, G. M.; RODRIGUES, F. H. G. Ordem Pilosa. In: REIS, N. R. dos.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. de. **Mamíferos do Brasil**. 2 ed. Londrina: Nelio R. dos Reis, 2011. p. 91-106. Cap. 4.
- MIRANDA, F.; SUPERINA, Ma. New distribution records of the silky anteater *Cyclopes didactylus* (Pilosa, Cyclopedidae) in coastal northeastern Brazil. **Mastozoología Neotropical**, v. 17, n. 2, p. 381-384, 2010.
- MÖLLER-KRULL, M.; DELSUC, F.; CHURAKOV, G.; MARKER, C.; SUPERINA, M.; BROSIUS, J.; DOUZERY, E. J. P.; SCHMITZ, J. Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, and sloths). **Molecular Biology and Evolution**, v. 24, n. 11, p. 2573-2582, 2007.

MURPHY, W. J.; EIZIRIK, E.; JOHNSON, W. E.; ZHANG, Y. P.; RYDER, O. A.; O'BRIEN, S. J. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. **Nature**, v. 409, n. 6820, p. 614-618, 2001.

NIKOLAEV, S.; MONTOYA-BURGOS, J. I.; MARGULIES, E. H.; NISC COMPARATIVE SEQUENCING PROGRAM; ROUGEMONT, J.; NYFFELER, B.; ANTONARAKIS, S. E. Early history of mammals is elucidated with the ENCODE multiple species sequencing data. **PLoS Genetics**, v. 3, n. 1, p. e2, 2007.

OLIVEIRA, É. V.; BARRETO, A. M. F.; SILVA ALVES, R. Aspectos sistemáticos, paleobiogeográficos e paleoclimáticos dos mamíferos quaternários de Fazenda Nova, PE, nordeste do Brasil. **Gaea-Journal of Geoscience**, v. 5, n. 2, p. 75-85, 2009.

OLIVEIRA, P. V.; RIBEIRO, A. M.; OLIVEIRA, É. V.; VIANA, M. S. S. The Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) from the Urso Fóssil Cave (Quaternary), Parque Nacional de Ubajara, State of Ceará, Brazil: paleoecological and taxonomic aspects. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 1, p. 147-158, 2014.

PASCUAL, R.; GOIN, F. J.; BALARINO, L.; SAUTHIER, D. U. New data on the Paleocene monotreme *Monotrematum sudamericanum*, and the convergent evolution of triangulate molars. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 47, n. 3, p. 487-492, 2002.

PAULA COUTO, C. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 99. 1952.

PAULA COUTO, C. Sobre um gliptodonte do Uruguai e um tatu fóssil do Brasil. **Notas preliminares e Estudos**. Departamento Nacional Produção Mineral, n. 80. p. 801-10, 1954.

PAULA COUTO, C. **Tratado de Paleomastozoologia**. Rio de Janeiro: Anais da Academia Brasileira de Ciências. 1979. 590 p.

PAULA COUTO, C. 1980. Um tatu gigante do pleistoceno de Santa Catarina. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 52, n. 3, p. 527-531, 1980.

PORPINO, K. O.; SANTOS, M. F. C. F.; BERGQVIST, L. P. Registros de mamíferos fósseis no lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 3, p. 349-358, 2004.

PUJOS, F.; DE IULIIS, G.; ARGOT, C.; WERDELIN, L. A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, n. 2, p. 179-235, 2007.

REZENDE, L. C.; GALDOS-RIVEROS; A.C.; MIGLINO, M. A.; FERREIRA, J. R. Aspectos da biologia reprodutiva em preguiça e tamanduá: uma revisão. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.37, n.4, p. 354-359, 2013.

RODRÍGUEZ-BUALÓ, S.; ZURITA, A. E.; GÓIS, F.; MIÑO-BOILINI, A. R.; SOIBELZON, E.; PAREDES-RÍOS, F. Pampatheriidae (Xenarthra, Cingulata) from Tarija Valley, Bolivia. A taxonomic update. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, v. 120, n. 2, p. 253-259, 2014.

ROSE, K. D. Edentata and Pholidota (Armadillos, Anteaters and Tree Sloths). **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1-7, 2001.

SCILLATO-YANÉ, G. J.; CARLINI, A. A.; TONNI, E. P.; NORIEGA, J.I. 2005. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 20, n. 1, p. 131-138, 2005.

SIMPSON, G. G. 1930. *Holmesina septentrionalis*, extinct giant armadillo of Florida. **American Museum Novitates**, n. 442, p. 1-10, 1930.

SIMPSON, G. G. **The beginning of the age of mammals in South America**. American Museum of Natural History, 1948.

SOIBELZON, L. H.; ZURITA, A. E.; MORGAN, C. C.; RODRÍGUEZ, S.; GASPARINI, G. M., SOIBELZON, E.; SCHUBERT, B. W.; MIÑO-BOILIN, Á. R. Primer registro fósil de *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798)(Carnivora, Procyonidae) en la Argentina. **Revista mexicana de ciencias geológicas**, v. 27, n. 2, p. 313-319, 2010.

VAUGHAN, T. A.; RYAN, J. M.; CZAPLEWSKI, N. J. **Mammalogy**. Jones & Bartlett Publishers, 1999.

VIZCAÍNO, S. F.; DE IULIIS, G.; BARGO, M. S. 1998. Skull Shape, Masticatory Apparatus, and Diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): When Anatomy Constrains Destiny. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 5, n. 4, p. 291-322, 1998.

VIZCAÍNO, S. F.; MILNE, N. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). **Journal of Zoology**, v. 257, n. 1, p. 117-127, 2002.

WHITE JL. 1993. Indicators of locomotor habits in xenarthrans: evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, n. 2, p. 230-242, 1993.

WIBLE, J.R. Petrosal Anatomy of the Nine-Banded Armadillo, *Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). **Annals of Carnegie Museum**, v. 79, n. 1 1-28. 2010.

WINGE, H. **Jordfundne og nulevende gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien**. Med udsigt over gumlernes indbyrdes slægtskab. Copenhagen: E. Mus. Lundii. 1915.

## **Capítulo 2 – SOBRE A OCORRÊNCIA**

### **2.1 Os Achados em Iramaia**

#### **2.1.1 Introdução**

Fósseis de mamíferos encontrados em cavernas têm contribuído para o entendimento da diversidade faunística do Quaternário de várias partes do Brasil e muitas espécies foram descritas, dentre elas, as de pampaterídeos (JESUS; FERNANDES, 2014).

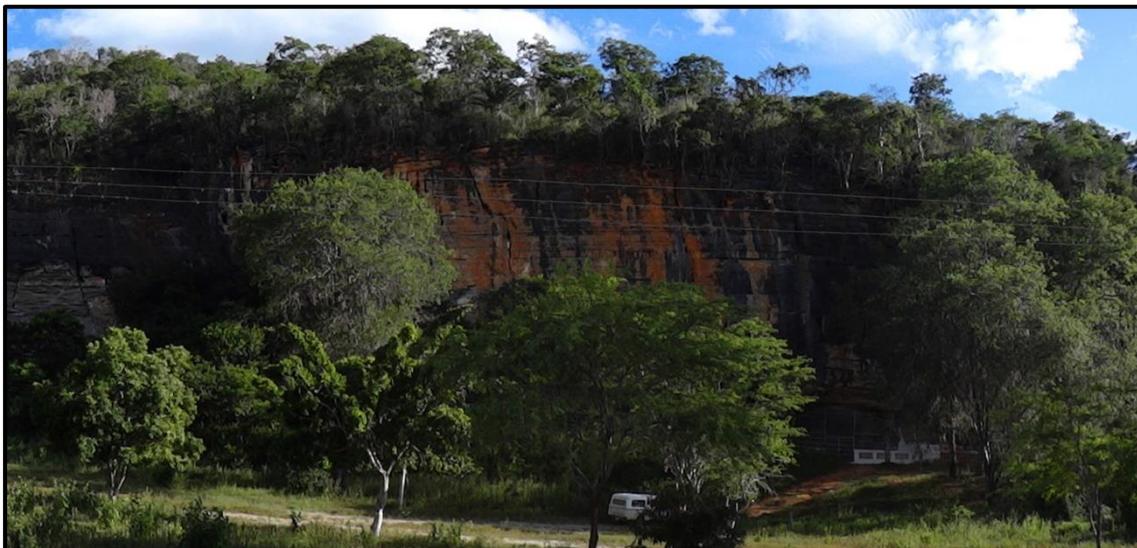
Porém, a coleta em ambientes cavernícolas pode ser mais difícil e, muitas vezes, é necessário ser feita por profissionais especializados (NOBRE; CARVALHO, 2004). Além do mais, a sedimentação e a fossilização ocorrem de modo particular nesses ambientes (ANDREWS, 1990) o que exige uma maior atenção na observação e catalogação dos dados no momento da coleta para as análises tafonômicas posteriores.

Os achados descritos aqui são resultantes de um trabalho incansável de anos de pesquisas bibliográficas e expedições dos membros do Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME) e um breve histórico é apresentado a seguir.

##### **2.1.1.1 “Expedição Bahia 2011/2012”**

Desde 1987 que a região de Iramaia já despertava interesse para o Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), quando membros do grupo trabalharam na correção da primeira versão digital do cadastro de cavernas do Brasil que foi publicada na Sociedade Brasileira de Espeleologia (SBE) do Índice de Dados das Cavernas do Brasil em 1989, reeditado em 1991 (GPME, 2012b).

Nessas correções, a Gruta da Lapinha (Figura 2.2), com tamanho estimado de 2000 m e anteriormente citada como pertencente ao Município de Barra da Estiva-BA, foi o que chamou a atenção do Grupo e levou a pesquisas bibliográficas, concluindo que a região possuía grande potencial (GPME, 2012b).



**Figura 2.1** – Fotografia da entrada da Gruta da Lapinha no Município de Iramaia-BA. Entrada da caverna, à direita contém um portão por também ser um templo religioso.

Em 2008, o Grupo iniciou uma expedição à Iramaia que rendeu a descoberta da Gruta do Calixto e, alguns meses depois, o grupo retornou a uma rápida atividade de acompanhamento científico (GPME, 2012b).

Na passagem do ano de 2011 para 2012, o Grupo retorna à região, para mais uma expedição, o que proporcionou excelentes resultados (GPME, 2012b), dentre eles, a descoberta de remanescentes fósseis nas Grutas do Calixto e da Lapinha.

Participaram da Expedição GPME Iramaia 2011/2012, os espeleólogos: Ana Cristina Hochreiter, Carlos Eduardo Martins, Daisy Cirino de Oliveira, Ericson Cernawsky Igual, Fernanda Tiemi Rocha Komuro, Gilson Tinen, Hannah Akemi Rocha

Komuro, José Gil Anjos Neto, Karen Harumi Rocha Komuro e Maria Alzair Rocha Anjos Komuro (in memoriam).

No segundo nível inferior da Gruta da Lapinha, os espeleólogos encontraram um espécime de *Holmesina major* com o esqueleto articulado e osteodermos desarticulados.

Ericson Cernawsky Igual ressalta:

*“Se consideramos que os resultados são decorrentes do trabalho coletivo e se chegamos ao fóssil apenas no último dia, foi porque, nos dias anteriores, todas as pessoas trabalharam pelo mapeamento da caverna como um todo e a descoberta é uma conquista de todos”.*

#### **2.1.1.2 Expedição Iramaia 2014**

Cientes da importância do material fóssil presente nas cavernas, os membros do GPME decidiram indicar a descoberta a pesquisadores da área de Paleontologia.

Comunicaram sobre o achado à Professora Doutora Maria Elina Bichuette, do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar, que muitas vezes trabalha em conjunto com eles. Ela indicou o trabalho ao Professor Doutor Marcelo Adorna Fernandes do Laboratório de Paleoecologia e Paleicnologia também do DEBE-UFSCar que decidiu pesquisar o material.

Numa expedição científica conjunta de pesquisadores da UFSCar, o professor Dr. Marcelo Adorna Fernandes do DEBE – UFSCar, o aluno de mestrado do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - PPGERN-UFSCar, Jorge Moura de Jesus e o técnico de pesquisa do DEBE-UFSCar, Luís Aparecido Joaquim e o espeleólogo Ericson Cernawsky Igual do GPME partiram dia 19 de fevereiro de 2014 de São Carlos-SP a Iramaia-BA.

Foram inspecionadas duas grandes cavernas do município baiano, Gruta do Calixto e Gruta da Lapinha, donde um bom material foi recolhido e parte dele serviu de objeto para o presente trabalho.

### **2.1.1.3 Contexto geográfico e geológico**

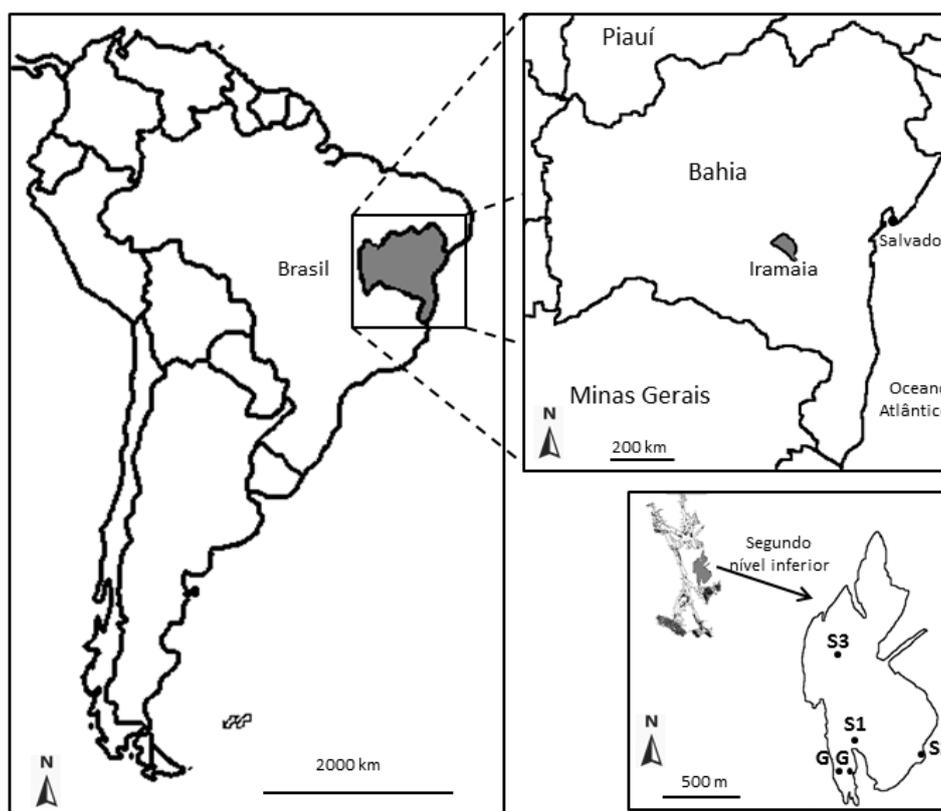
O Município de Iramaia está 409 km a oeste de Salvador na Bahia (Figura 2.2), seu clima é semiárido, o relevo é carstificado com encostas das elevações da Chapada Diamantina, a vegetação é composta por várias fitofisionomias, como cerrado arbóreo aberto, remanescente de Mata Atlântica, floresta estacional semidecidual e caatinga arbórea densa com palmeiras (VIEIRA et al., 2005).

Sua geologia apresenta dois domínios distintos: a região oeste é caracterizada por litótipos das bacias sedimentares proterozoicas [Grupo Paraguaçu, Grupo Chapada Diamantina e Formação Bebedouro e Unidades Gabriel e Nova América indivisas (Formação Salitre)] e a região central e leste, por litótipos do grupo Contendas Mirante, complexo Mairi e corpos granitoides (VIEIRA et al., 2005).

Iramaia possui duas das 50 maiores cavernas da Bahia (num total de 623 cadastradas), a Gruta do Calixto (35ª) com 2000 m e a Gruta da Lapinha com 1777,47 m (41ª) e um desnível de 55,54 m (SBE, 2014; GPME, 2012a). As coordenadas da Gruta da Lapinha são 13°19'15,54338"S / 40°58'45,76346"W à altitude de 641 m (GPME, 2012a) escavada na Formação Salitre, Grupo Una, Supergrupo São Francisco (GPME, 2012a; VIEIRA et al., 2005).

A Formação Salitre é composta de calcilitos e calcarenitos finos e é observada a presença de esteiras microbianas e estromatólitos colunares, também afloram intercalações de rochas dolomíticas e de calcários escuros recristalizados, níveis de sillexito, arenito e pelito (VIEIRA et al., 2005; BRITO NEVES; SANTOS;

CAMPANHA, 2012). Esta formação é a base do Grupo Una cuja sedimentação teve início no Neoproterozoico sobre o cráton do São Francisco e a deformação subsequente está ligada ao ciclo orogénico brasileiro (CHAVES et al., 2007; SANCHES et al., 2007). A disposição das camadas calcárias e suas várias fraturas facilitaram a infiltração de água, caracterizando o relevo cárstico, com depressões e cavernas calcárias (JESUS et al., 1985).



**Figura 2.2** – Mapa da localização do Município de Iramaia no estado da Bahia (acima). Mapa do segundo nível inferior da Gruta da Lapinha (abaixo) onde os espécimes LPP-M-120, 121 e 122 foram encontrados, respectivamente, nos pontos S1, S2 e S3. G são os pontos onde ossos de jovens gliptodontídeos foram encontrados. Desenho por Jorge F. Moura de Jesus. Mapa da caverna foi modificado (vide Anexo I) (GPME, 2012a).

No Brasil, as cavernas carbonáticas (calcárias ou dolomíticas) são as que mais apresentam fósseis do Quaternário e são muito mais recentes do que as rochas pré-cambrianas em que se formam; assim, considerando a espessura das rochas carbonáticas brasileiras, a taxa de denudação de  $30 \pm 10$  m/Ma no terreno de baixo relevo cratônico

onde a maior parte do carste se encontra, as cavernas dessa região poderiam sobreviver alguns milhões de anos antes de serem removidas pela erosão (AULER et al., 2006).

## **2.1.2 Materiais e Métodos**

### **2.1.2.1 Coleta**

Remanescentes fósseis da Gruta do Calixto e fósseis de cingulados da Gruta da Lapinha no município de Iramaia-BA foram coletados a partir do dia 21 de fevereiro de 2014.

Para o trabalho em cavernas foram utilizados equipamentos adequados como: capacetes; lanternas de cabeça; lanternas de mão; máscaras; mochilas e roupas adequadas.

Para os procedimentos de coleta, foram seguidas as sugestões de Nobre e Carvalho (2004), com adaptações.

Todo o processo foi anotado em caderneta de campo e fotografado.

#### ***a) Gruta do Calixto***

A Gruta do Calixto é localizada no Povoado da Toca da Onça, na propriedade do Senhor Calixto Silva Pereira (sócio emérito do GPME), e o nome da caverna foi dado em sua homenagem. É uma caverna de rocha dolomítica, onde diversos remanescentes fósseis estavam incrustados nas paredes de galerias da caverna.

Para a retirada dos fósseis incrustados foram utilizados:

- marros e martelos; e
- cinzéis: talhadeiras e ponteiras.

Para transportar o material, foram utilizados:

- embalagens:
  - jornais, algodão, panos, gaze e plásticos-bolha, e
  - sacos plásticos; e
  - canetas;
- mochilas; e
- caixas e bandejas plásticas

Batia-se no cinzel com o marro e assim que o fóssil destacava-se da parede, embalava-o em material em jornais, panos ou gaze e o colocava em saco plástico identificando com caneta a posição que fora retirado.

Amostras de sedimentos e subfósseis também foram coletadas.

Os sacos plásticos eram colocados em mochilas para serem transportados para fora da caverna e armazenados em caixas ou bandejas plásticas para ser transportado no carro.

#### ***b) Gruta da Lapinha***

A gruta da Lapinha é uma caverna de calcário laminado que sofreu processos de inundações no passado. Em seu segundo nível inferior, foram encontrados esqueletos de cingulados.

Os espécimes de pampaterídeos foram encontrados parcialmente cobertos por sedimentos e em bom estado de preservação.

Para escavar os pampaterídeos, foram utilizados:

- pás;
- enxada pequena; e
- pincéis.

Para transportar o material, foram utilizados:

- embalagens:
  - jornais, papel higiênico, algodão, panos, gaze e plásticos-bolha,
  - sacos plásticos, e
  - sacos pretos;

- canetas;
- mochilas;
- caixas e bandejas plásticas;
- dois cestos grandes de plástico;
- fio de náilon;
- 40 m de corda; e
- escada.

A escada foi utilizada para ser feito o deslocamento do primeiro nível inferior ao segundo.

Apesar de o material ter sido encontrado parcialmente coberto por sedimento fino e assim a escavação não ter sido tão pesada, foram processos lentos e delicados, devido à fragilidade dos fósseis.

O sedimento era removido ora com as mãos, ora com as pás e, às proximidades dos ossos, com os pincéis.

Todo o material foi recolhido cuidadosamente, desarticulando-se o esqueleto e postos sobre plásticos pretos abertos sobre o chão, um pouco distantemente do ponto da coleta.

Depois, os ossos foram um a um embalados com papel higiênico, jornais e outras embalagens e acomodados em sacos plásticos quando possível e identificados. Os sacos eram acomodados nas mochilas para serem transportados à entrada da caverna.

Os restos de gliptodontídeos foram coletados à mão entre escombros e também foram embalados e acomodados em sacos plásticos e identificados.

Para embalar e transportar os ossos pélvicos, outro procedimento foi feito:

A cavidade pélvica foi preenchida com jornal e papel higiênico, também foi preenchida a cavidade dorsal entre as cristas sacrais laterais do sacro com papel

higiênico e jornal e foram protegidas com papéis, as asas dos sacros e as facetas da segunda vértebra lombar fundida ao osso pélvico.

Um saco preto foi colocado num cesto plástico (cestão de roupas) improvisado como se faz com sacos pretos em cestos de lixo. O fundo do saco preto foi forrado com plástico-bolha e sobre este, colocou-se o osso pélvico em pé, com a saída pélvica para baixo e a asa do sacro para cima. Por toda lateral do osso, o saco foi preenchido com jornal amassado, ficando o osso no meio do saco preto. A boca do saco foi fechada e amarrada com fio de náilon. O cesto foi fechado e a tampa lacrada, costurando-a no cesto também com fio de náilon.

Os cestos e as mochilas foram arrastados por uma corda através de um túnel que liga o primeiro nível inferior ao segundo e os materiais e outras mochilas arrastados na mão.

Amostras de sedimentos, estalagmites, estromatólitos proterozoicos da sedimentação onde se formou a caverna, subfósseis e um escorpião também foram coletados.

Todo o material coletado foi armazenado em caixas ou bandejas plásticas para ser transportado no veículo automobilístico.

#### **2.1.2.2 Curadoria**

O material coletado no município de Iramaia-BA em fevereiro de 2014 foi transportado ao Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia do DEBE-UFSCar em São Carlos-SP.

Ao chegar, os materiais foram deixados para secar dentro de uma sala. Dias depois, foi limpo e preparado o esqueleto do primeiro pampaterídeo encontrado, depois o segundo e depois os ossos dos gliptodontídeos.

O material proveniente da Gruta do Calixto corresponde a fósseis de mamíferos e subfósseis de mamíferos e gastrópodes. Esse material ainda está em processo de cura e alguns táxons já foram pré-identificados.

Do material proveniente da Gruta da Lapinha, o processo de cura de alguns fósseis cenozoicos já foi tomado.

Primeiramente a limpeza dos osteodermos do primeiro pampaterídeo encontrado foi iniciada com o uso de:

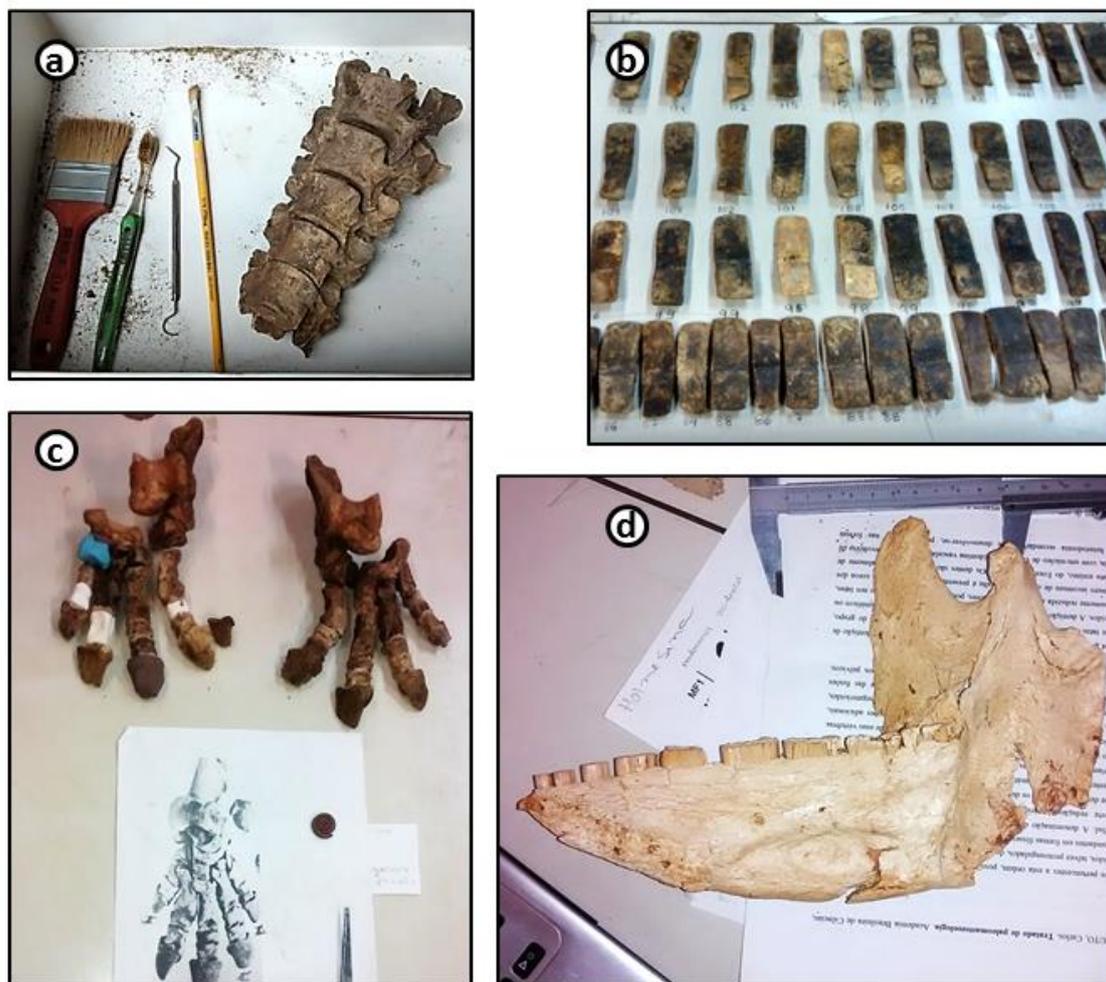
- escovas de dente;
- pincéis;
- sonda exploradora de dentista (Figura 2.3 a); e
- máscara com filtro para resíduo sólido.

Para retirar sedimentos mais duros e incrustados, foi utilizada a sonda exploratória e a poeira, com pincéis e escovas de dente. A escolha da rigidez das cerdas da escova ou de diferentes tipos de pincéis dependeu da agregação da poeira ao fóssil ou da fragilidade deste, que às vezes não podia ser muito bem escovado/pincelado.

O processo de limpeza foi muito laborioso e demorado e foi necessária a utilização de máscaras com filtro para resíduo sólido para evitar a inalação da poeira da caverna.

O mesmo processo foi feito para limpar os ossos do endoesqueleto e foram utilizados os mesmos materiais. Entretanto, ossos muito fragilizados, principalmente os

do segundo pampaterídeo encontrado, quase não foram limpos perfeitamente para não destruir mais tais ossos.



**Figura 2.3** – Alguns procedimentos de cura do material proveniente da Gruta da Lapinha, Iramaia-BA. **a)** limpeza das vértebras xenártricas do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major*; **b)** contagem, categorização e medição dos osteodermos do espécime 1; **c)** montagem dos pés do espécime 1 para comparação e identificação dos ossos; **d)** medição da mandíbula direita do espécime LPP-M-121 de *H. major*.

Para conservar o material, eles foram preparados com Paraloid B-72 a 7-10% diluído no álcool etílico 95%. Pipetando ou pincelando Paraloid B-72 nos ossos.

Os osteodermos não foram preparados com o Paraloid porque se encontram bem resistentes.

Após análises, foi concluído que os pampatérios coletados na Gruta da Lapinha correspondem a três espécimes de *Holmesina major*, o primeiro a ser encontrado é o mais completo, registrado como LPP-M-120 (espécime 1) e segundo a ser encontrado foi registrado como LPP-M-121 (espécime 2), e terceiro a ser encontrado foi registrado como LPP-M-122 (espécime 3) e se encontram depositados na Coleção Paleontológica do LPP-DEBE-UFSCar, São Carlos-SP, Brasil.

O material de Glyptodontidae foi registrado como LPP-M-125.

### **2.1.3 Resultados**

Na Gruta do Calixto, fragmentos de ossos, ossos (Figura 2.4) e dentes de mamíferos de diferentes grupos taxonômicos foram coletados e estavam incrustados nas paredes de galerias da caverna, também foram coletados subfósseis (Figura 2.5) e outras amostras.



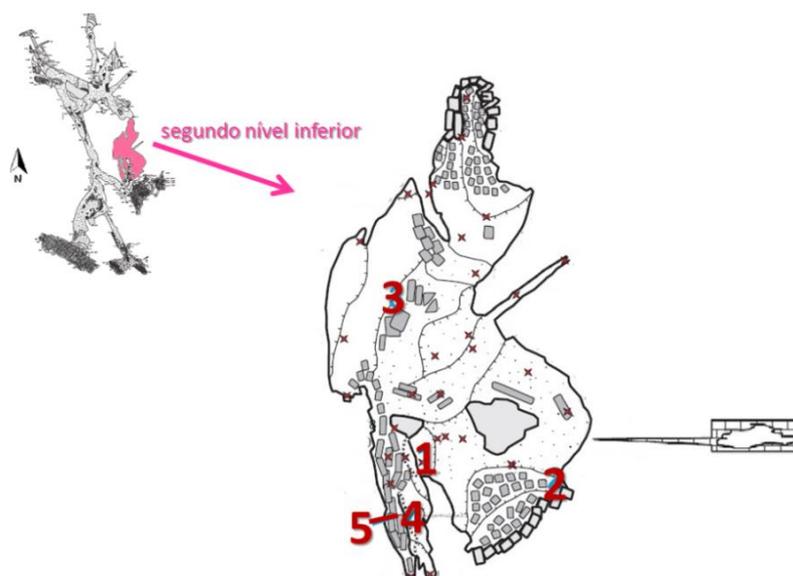
**Figura 2.4** – Tíbia de Glyptodontidae da Gruta do Calixto, Iramaia-BA.



**Figura 2.5** – Subfósseis de Felidae encontrados nas cavernas de Iramaia-BA. À esquerda: múmia e jaguatirica encontrada no primeiro nível da Gruta da Lapinha; à direita: Crânio de onça encontrado na Gruta do Calixto.

No segundo nível inferior da Gruta da Lapinha, no ano de 2012 foi encontrado um esqueleto articulado e com osteodermos desarticulados de um indivíduo de *H. major* (LPP-M-120). Na expedição de 2014, foram encontrados, em diferentes pontos (Figura 2.6), pelo menos, mais quatro cingulados, sendo dois esqueletos articulados e com osteodermos desarticulados de espécimes de *H. major* (LPP-M-121 e LPP-M-122) (Figura 2.7) e ossos desarticulados e osteodermos de indivíduos jovens de gliptodontídeos. Além de um osteodermo de gliptodontídeo jovem isolado no meio dos restos do espécime LPP-M-120 e outro osteodermo de gliptodontídeo jovem isolado no primeiro nível inferior da caverna; subfósseis: ossos ainda não identificados, uma jaguatirica mumificada (Figura 2.5) e um coprólito; um estromatólito.

O espécime LPP-M-120 é o mais completo, mas, algumas partes estavam mais íntegras no espécime LPP-M-121, portanto, analisamos os dois espécimes para estudar a espécie e para compará-los e analisar algumas variações intraespecíficas. O espécime LPP-M-122 ainda está em processo de cura.



**Figura 2.6** – Mapa do salão da caverna onde os cingulados foram encontrados. Os números 1, 2 e 3 correspondem respectivamente aos locais onde o primeiro (LPP-M-120), o segundo (LPP-M-121) e o terceiro espécime de pampaterídeos encontrados (LPP-M-122). Os números 4 e 5 correspondem aos locais onde foram encontrados os restos do gliptodontídeo (LPP-M-125) (mapa cedido pelo Grupo Pierre Martin de Espeleologia e adaptado – vide Anexo I) (GPME, 2012a).



**Figura 2.7** – Espécimes de *Holmesina major* encontrados na Gruta da Lapinha. **a**) primeiro espécime (LPP-M-120) encontrado pelos pesquisadores do Grupo Pierre Martin de Espeleologia (fotografia cedida); **b**) LPP-M-120 primeiro espécime encontrado; **c**) pélvis e osteodermos do segundo espécime (LPP-M-121) encontrado; e **d**) pélvis do terceiro espécime (LPP-M-122).

#### **2.1.4 Discussão e Conclusão**

As cavernas de Iramaia apresentam um grande potencial para achados de fósseis de vertebrados do Quaternário, assim como apontam alguns autores sobre essa potencialidade das cavernas calcárias brasileiras (NOBRE; CARVALHO, 2004; ARAÚJO JÚNIOR et al., 2012), principalmente quando se trata do nordeste do Brasil (AULER et al., 2006; DANTAS, 2009; ARAÚJO JÚNIOR; PORPINO, 2011; ARAÚJO JÚNIOR et al., 2012).

Contudo, a coleta de fósseis em cavernas é dificultada pela configuração do ambiente em respeito ao acesso e locomoção no interior das cavidades (NOBRE; CARVALHO, 2004). Muito provavelmente que por esse motivo que o material fóssil ficou distante do conhecimento público, ao mesmo tempo em que ficou protegido de vandalismo e intempéries.

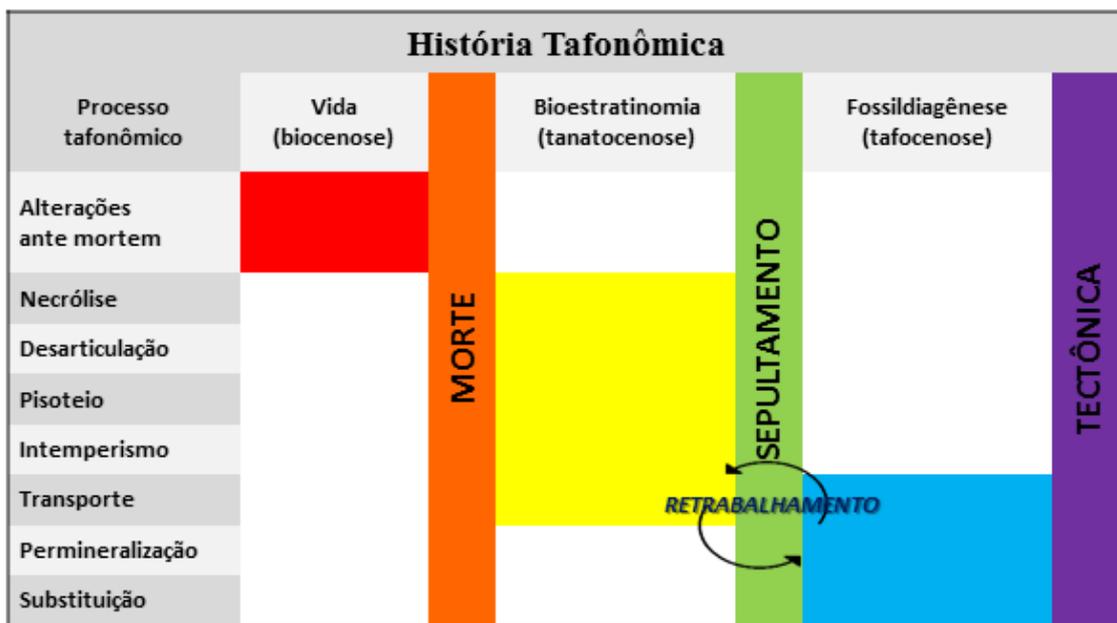
Um trabalho em conjunto de vários grupos de estudos resultou num acervo de materiais fósseis de uma localização até então inexplorada que propiciou este presente trabalho e ainda poderá gerar muitos outros.

## **2.2 Análises tafonômicas preliminares**

### **2.2.1 Introdução**

A tafonomia busca reconstituir os fenômenos que ocorreram com os fósseis, desde a morte do organismo até o momento de sua descoberta, assim, podem ser obtidos dados da causa da morte, da decomposição, do transporte, do soterramento, da fossilização, dos processos físicos e químicos associados à diagênese, até sua coleta no afloramento (SIMÕES; HOLZ, 2000).

Os processos tafonômicos ocorrem durante três partes da história do fóssil durante a sua passagem da biosfera à litosfera: enquanto o animal está vivo (biocenose); durante a bioestratinomia (tanatocenose), ou seja, eventos *post mortem* até o sepultamento; e durante a fossildiagênese (tafocenose), ou seja, após o seu acúmulo e sedimentação (BEHRENSMEYER, 1975; CARVALHO, 2004; ARAÚJO JÚNIOR et al., 2013). Um resumo das subdivisões da tafonomia está disposto na Figura 2.8.



**Figura 2.8** – Diagrama das subdivisões da tafonomia. Os preenchimentos indicam o(s) processo(s) que ocorrem em cada fase da história tafonômica de um fóssil. Adaptado de Araújo Júnior et al. (2013) e Simões; Holz (2002).

Algumas particularidades de sedimentação e fossilização são dadas em ambientes de cavernas (ANDREWS, 1990). Os ossos e fósseis de animais encontrados em cavernas podem ter cinco diferentes origens (LUND, 1845 apud AULER et al., 2003; ANDREWS, 1990):

- 1) animais que vivem no ambiente cavernícola ou utilizam-na como abrigo temporário (por exemplo, morcegos ou ursos em hibernação);

- 2) animais que acidentalmente caem na caverna e morrem (por exemplo, quando há um colapso de dolina);
- 3) animais trazidos por predadores ou carniceiros;
- 4) animais transportados após a morte (por exemplo, enxurradas); e
- 5) animais que entraram em busca de recursos (água ou salitre), se perdem e morrem.

A condição 5 não foi citada por Andrews (1990), mas já havia sido idealizada por Lund (1845 apud AULER et al., 2003).

Segundo Andrews (1990), o acúmulo pode ocorrer em três estágios:

- a) deposição das carcaças de uma das formas anteriormente citadas;
- b) necrólise e desarticulação da carcaça, expondo os ossos agora à decomposição, às intempéries e a transportes secundários (no caso 4, podem ter sido carreados ossos já desarticulados no ambiente externo); e
- c) o transporte desses ossos e sua sedimentação (neste momento, ocorrem partições e abrasões).

Andrews (1990) atenta a alguns problemas recorrentes com fósseis cavernícolas: se a caverna foi preenchida, é mais difícil de encontrar afloramentos por toda extensão da caverna; também não se pode concluir que fósseis presentes em diferentes partes da caverna aparentemente fazendo parte do mesmo horizonte estratigráfico sejam contemporâneos, devendo utilizar de outros métodos de datação.

O sedimento é acumulado lentamente enquanto a caverna não tem contato com a superfície devido à estabilidade desse sistema, mas quando há uma abertura, as variações na umidade e de gases no seu interior são acelerados, conseqüentemente pode ocorrer erosão neste ambiente, além de material trazido pelo ar e por água do ambiente externo (ANDREWS, 1990).

Informações importantes sobre a paleoecologia de vertebrados podem ser obtidas através do estudo de depósitos de caverna. No Brasil, encontram-se inúmeros depósitos de fósseis de vertebrados do Pleistoceno em quase todos os estados e muitos deles já descritos; nos estados do nordeste, esses se encontram principalmente em

cavernas (BERGQVIST; ALMEIDA, 2004; DANTAS, 2009; ARAÚJO JÚNIOR et al., 2012; CASTRO; LANGER, 2011).

Nos últimos anos, estudos de caráter tafonômico em acumulações fossilíferas brasileiras de mamíferos quaternários já têm sido realizados, porém, ainda são poucos, o que dificulta a identificação de padrões biogeográficos, ecológicos e tafonômicos regionais (ARAÚJO JÚNIOR; PORPINO, 2011).

Esses tipos de estudos que fazem a ligação entre a assembleia fóssil e o ecossistema original em que esses organismos fizeram parte, tornando a tafonomia, uma importante ferramenta de interpretações paleoecológicas (BEHRENSMEYER, 1975).

### **2.2.2 Objetivos**

Os objetivos deste estudo foram analisar os fósseis de cingulados encontrados na Gruta da Lapinha, Iramaia-Bahia e inferir os processos tafonômicos ocorridos, tentando compreender como se deram os depósitos fossilíferos nesta caverna.

### **2.2.3 Materiais e Métodos**

Dados da sedimentação e conformação do ambiente cavernícola anotados e fotografados durante a coleta foram analisados. Também foram estudado os sedimentos coletados.

Para análises macroscópicas recorrentes nos fósseis, foram feitas observações em determinadas características nos ossos adaptadas de Araújo Júnior et al. (2013):

- a) estágios ontogenéticos;
- b) articulação;
- c) fragmentação;
- d) ruptura;
- e) sinais de dessecação;
- f) abrasão;

- g) marcas de dentes;
- h) marcas de invertebrados;
- i) marcas de enraizamento;
- j) marcas de pisoteio (trampling); e
- k) padrões de cores.

Além disso, analisamos em estereomicroscópio para verificar se houve formações de cristais e incrustações nos ossos entre outras características.

Essas análises ajudam a compreender tanto processos biostratinômicos como diagenéticos presente nos fósseis.

### 2.2.3.1 Material examinado

#### ***Holmesina major* LPP-M-120**

Crânio. Dentes da maxila (15). Mandíbula (direita e esquerda fragmentadas). Úmeros (direito e esquerdo). Rádios (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Escápulas (direita e esquerda incompletas). Clavículas (direita e esquerda). Bacia completa. Fêmures (direito e esquerdo). Tíbias-fíbulas (direita completa; epífises distais e proximais da esquerda). Calcâneos (direito e esquerdo). Astrágalos (direito e esquerdo). Naviculares (direito e esquerdo). Falanges distais posteriores (I, II, IV e V direitas e II, III, IV e V esquerdas). Falanges proximais posteriores (III direito e II, III, IV e V esquerdas). Metatarsos (II, III, IV e V direitos e esquerdos). Cuboides (direitos e esquerdos). Falanges proximais anteriores. Falanges médias anteriores (3). Falanges distais anteriores (direitas e esquerdas - todas). Metacarpos. Carpais. Vértébras cervicais (7) - C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e C<sub>5</sub> estão fundidas. Vértébras torácicas (10)- T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> e T<sub>3</sub> estão fundidas. Vértébras lombares (2) – segunda (S<sub>2</sub>) fundida à coossificação da pélvis. Vértébras sacrais (fundidas à coossificação pélvis completa). Vértébras caudais (22). Arcos hemais (6). Esterno (manúbrio completo). Costelas (10 completas do lado direito e 10 fragmentadas no lado esquerdo). Fragmentos de ossos hioides. Patelas (direita e esquerda). Também foram computados mais de mil osteodermos e alguns fragmentos.

#### ***Holmesina major* LPP-M-121**

Crânio. Dentes da maxila (18). Mandíbula (direita completa com os nove dentes e esquerda fragmentada). Úmeros (incompletos). Rádios (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Bacia completa. Fêmures (epífises distais e proximais). Tíbias-fíbulas (fragmentos). Calcâneos (esquerdo). Astrágalos (esquerdo). Falanges distais posteriores. Falanges proximais posteriores. Metatarsos. Cuboides. Falanges proximais anteriores. Falanges médias anteriores. Falanges distais anteriores (direitas e esquerdas - todas). Metacarpos. Carpais. Vértébras cervicais (7) - C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e C<sub>5</sub> estão fundidas e a C<sub>7</sub> fundida às três primeiras torácicas. Vértébras torácicas (10) - T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> e C<sub>7</sub> estão fundidas. Vértébras lombares (2) - segunda (S<sub>2</sub>) fundida à coossificação da pélvis.

Vértebras sacrais (fundidas à coossificação pélvis completa). Vértebras caudais (9). Arcos hemais (6). Esterno (manúbrio quase completo). Costelas (fragmentos – uma inteira). Ossos hioides. Patelas (direita e esquerda). Também foram computados mais de 200 osteodermos e alguns fragmentos.

#### ***Holmesina major* LPP-M-122**

Vértebras e osteodermos.

#### **Glyptodontidae LPP-M-125**

Mandíbula esquerda (1), tíbia (1), vértebra caudal (1), diversos fragmentos de ossos não-identificados (7), osteodermos (72).

### **2.2.4 Resultados**

Uma das primeiras observações a serem feitas, até mesmo durante o momento da coleta, estão relacionadas à integridade dos fósseis. O mais notável da Gruta da Lapinha são os três indivíduos adultos de mesma espécie, no mesmo nível da caverna, e com o esqueleto completo articulado, com poucos fragmentos. Em contrapartida, os ossos e fragmentos do gliptodontídeo estavam espalhados, porém, não distantes entre si.

Os espécimes de pampatérios contêm as epífises distais e proximais dos centros das vértebras e as epífises dos fêmures totalmente fundidas ao resto do osso, assim, são considerados adultos de acordo com a classificação de Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010). Além disso, as suturas craniais são pouco visíveis, outro indicativo de que se trata de indivíduos adultos (CARTELLE; DE IULIIS; PUJOS, 2008). Grande parte dos ossos demonstram sinais de dessecação, mas não são visíveis marcas de abrasão, enraizamento, dentes de predadores e de carniceiros e nem marcas deixadas por insetos necrófagos.

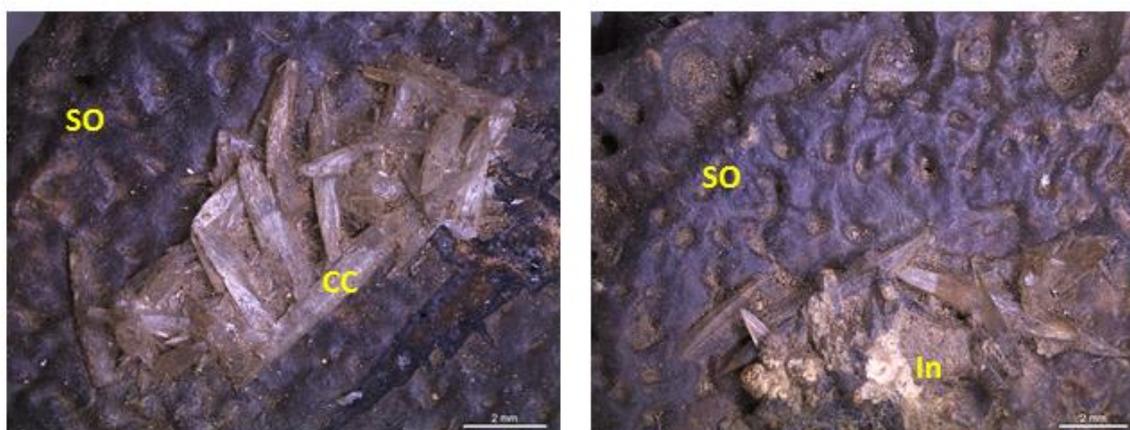
O espécime LPP-M-120 estava no centro de uma pequena depressão do chão da caverna e jazia sobre seu lado direito, estando parcialmente coberto pelo sedimento fino argiloso, algumas placas pequenas e delgadas destacadas do teto da caverna e camadas

com vestígios de guano em pequena quantidade (Figura 2.7 a e b). É o material mais bem preservado e mais rígido de todos e foi encontrado num plano mais baixo que os outros fósseis da caverna. Seu esqueleto estava completo, articulado, com exceção da sexta vértebra caudal que estava um pouco afastada e possuía grande parte dos osteodermos, alguns do lado direito estavam dispostos em cintas (Figura 2.9). Seu lado direito está mais preservado e mais claro, já o lado esquerdo com alguns ossos fragmentados (costelas, tibia-fíbula e escápula) e possui uma coloração de um castanho escuro avermelhado (cor de tabaco), assim como a maioria dos osteodermos, ossos dos membros e o crânio inteiro.

Observando ossos do LPP-M-120 no estereomicroscópio, o que resulta macroscopicamente na cor tabaco são pontuações negras ou negras esverdeadas e pontuações marrons avermelhadas. Possui cristalização de calcita em fissuras e algumas superfícies dos ossos e em forames na superfície sutural dos osteodermos. Observando-se internamente nos fragmentos também são vistos os cristais em meio às trabéculas dos ossos e dos osteodermos. Ao analisar os dentes fragmentados na lupa, foram observadas algumas linhas coloridas verticais de cima abaixo no meio da brancura do dente, são das cores vermelha e azul esverdeada, como da cor do azinhavre. Também são visíveis incrustações, melhor perceptíveis nas vértebras xenártricas e placas osteodérmicas. Quando observadas em lupa, percebe-se que as incrustações são cristais de calcita maiores aglomerados com sedimentos cimentados ou somente aderidos à superfície do cristal (Figura 2.10).



**Figura 2.9** – Osteoderms do espécime LLP-M-120 ainda dispostos em cintas na Gruta da Lapinha, Iramaia-BA. À esquerda: no assoalho da caverna; à direita: após retirados do chão e limpos, mantiveram unidos devido aos cristais de calcita e incrustações.



**a**

**b**

**Figura 2.10** – Cristais de calcita na superfície ornamentada de osteoderms do escudo escapular da carapaça do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major* vistos sob estereomicroscópio. a) superfície do osteodermo (SO), evidenciando os cristais de calcita (CC); e b) superfície do osteodermo (SO) evidenciando uma incrustação (In) formada por cristais de calcita e outros minerais agregados. Observe os forames na superfície dos osteoderms. Barras de escala = 2 mm. Fotografias por Luciana Bueno dos Reis Fernandes.

O espécime LPP-M-121 estava à beira de um sumidouro com sua parte anterior coberta por sedimento mais grosso e havia um desmoronamento anteriormente a ele (Figura 2.7 c). É o material menos preservado e mais frágil de todos os *Holmesina*. Seu esqueleto estava completo, articulado, mas muito fragilizado e fragmentado. Muitas vértebras caudais e osteoderms se perderam. Poucos osteoderms estavam dispostos

em cintas sobre o sedimento. Seu esqueleto axial e o osso pélvico estão mais preservados, inclusive os dentes e mandíbulas (as mais preservadas), estando a maioria dos fragmentos nos membros. Quase não há alteração de cor visível macroscopicamente, mas sob a lupa, puderam ser observadas pontuações negras distantes. O material não contém cristais e incrustação visíveis.

O espécime LPP-M-122 foi encontrado no salão principal, anterolateralmente rodeado por material rolado de um desmoronamento, coberto por sedimento fino siltoso e placas de diversas espessuras do calcário laminado que se despenderam do teto da caverna (Figura 2.7 d). É um material bem preservado e não tão frágil quanto o espécime LPP-M-121. Seu esqueleto estava completo e articulado. Não foi possível coletar boa parte de seus osteodermos e observar se estavam dispostos em cintas. Possui alteração de cor e não sofreu recristalização e incrustação visíveis.

Quanto ao material de Glyptodontidae, os dentes apresentam formatos diferentes, trilobulados e pontiagudos, além do mais, os osteodermos eram pouco espessos e pequenos, tudo indicando tratar-se de indivíduo(s) jovem(ns). Os ossos demonstram poucos sinais de dessecação, mas não são visíveis marcas enraizamento, dentes de predadores e carniceiros e nem marcas de insetos necrófagos. Mas são observadas marcas de abrasão e de rupturas.

Esses remanescentes estavam espalhados em meio a material rolado de desmoronamento em duas galerias ladeadas, mas em planos diferentes. Há poucos elementos de um esqueleto e pode se tratar de mais de um indivíduo. Há alteração de cor, de um marrom a um negro, principalmente os dentes que são de um negror intenso. Não possuem cristais e incrustações visíveis.

Um resumo das alterações visíveis externamente nos ossos dos fósseis da Gruta da Lapinha está na Tabela 2.1.

**Tabela 2.1** – Alterações visíveis externamente nos ossos dos cingulados da Gruta da Lapinha. Abreviações: LPP-M-120, LPP-M-121, e LPP-M-122, respectivamente, primeiro, segundo e terceiro espécime de *Holmesina major* encontrados na gruta; e LPP-M-125 espécimes de gliptodontídeos encontrados na caverna.

Características visuais	Espécime			
	LPP-M-120	LPP-M-121	LPP-M-122	LPP-M-125
<b>Endoesqueleto</b>	completo	quase completo	quase completo	pouco completo
<b>Exoesqueleto</b>	completo	quase completo	médio	pouco completo
<b>Ontogenia</b>	adulto	adulto	adulto	jovem
<b>Articulação do endoesqueleto</b>	articulado	articulado	articulado	desarticulado
<b>Fragmentação</b>	pouca	média	-	muita
<b>Sinal de transporte secundário</b>	mínimo	mínimo	mínimo	grande
<b>Sinais de dessecação</b>	muitos	muitos	muitos	poucos
<b>Abrasão</b>	ausente	ausente	ausente	ausente
<b>Marcas de dentes</b>	nulo	nulo	nulo	nulo
<b>Marcas de invertebrados</b>	nulo	nulo	nulo	nulo
<b>Enraizamento</b>	nulo	nulo	nulo	nulo
<b>Alteração de cor</b>	sim	não	pouca	sim
<b>Cristalização de calcita</b>	sim	não	não	não
<b>Incrustação</b>	pouca	nula	nula	nula

### 2.2.5 Discussão

Embora os três espécimes de *Holmesina* analisados tenham sido encontrados no mesmo nível da caverna, é denotado que sofreram processos diagenéticos diferentes, o que levou cada um a ser preservado diferentemente do outro. Isso é devido ao microambiente em que cada esqueleto foi depositado (LYMAN; FOX, 1989).

A integridade dos pampaterídeos indica que a decomposição dos tecidos moles ocorreu no local onde os esqueletos foram encontrados e que o ambiente em que se encontravam os tornava menos expostos às intempéries e à decomposição (LYMAN; FOX, 1989). Isto porque durante um evento de transporte de esqueleto, muito material se desarticula e se espalha (ANDREWS, 1980; ARAÚJO JÚNIOR et al., 2012), mas isso não descarta a possibilidade de o animal ter morrido em outro local e depois

carreado para este ainda com os tecidos moles unindo o esqueleto. Contudo, supondo esta hipótese, deve-se pensar que este mesmo evento (ou mais um ou dois muito similares) trouxe também mais dois indivíduos da mesma espécie mortos e ainda com os tecidos moles unindo os ossos e boa parte dos osteodermos.

A fragmentação pode ser resultante de diversos processos abióticos: transporte, retrabalhamento, intemperismo e pressão litostática; e bióticos: pisoteio, decomposição/necrofagia e enraizamento (HOLZ; SIMÕES, 2002; ARAÚJO JÚNIOR et al. 2013).

Por eliminação, a fragmentação dos ossos dos espécimes de *H. major* está provavelmente relacionada ao intemperismo e decomposição dos ossos, porque não foram visualizadas marcas de pisoteio, enraizamento, transporte secundário intenso ou retrabalhamento. Quanto aos espécimes LPP-M-121 e LPP-M-122, a sedimentação ao redor do animal também pode ter colaborado com processo.

Em relação aos restos de gliptodonte, é muito provável que o evento que transportou os seus restos àquela galeria da caverna tenha sido responsável pela fragmentação dos ossos, já que o material foi encontrado em meio aos desmoronamentos cedidos de outro nível superior àquele.

O padrão de ruptura indica tafonomicamente quando esta ocorreu, se ela é mais suave e delineada, ocorreu após a fossilização do osso, se é irregular, perpendicular ao eixo do osso ou colunar, ocorreu durante os processos bioestratinômicos quando os ossos ainda contêm elasticidade (BERQVIST; ALMEIDA; ARAÚJO JÚNIOR, 2011; SHIPMAN et al., 1981 apud ARAÚJO JÚNIOR et al., 2013). Todas as rupturas dos ossos da Gruta da Lapinha são irregulares, isso porque a maioria desses ossos ainda estavam num processo diagenético inicial.

O sinal de intemperismo mais frequente nos fósseis desta caverna são as rachaduras e fendas resultantes da dessecação. Isso ocorre porque os componentes orgânicos do osso desidratam em ambientes mais secos (BEHRENSMEYER, 1975), já que há um tempo até a atualidade, a caverna é seca.

Não se notam sinais de abrasão nos pampaterídeos e nos gliptodontes, o que indica que este material sofreu pouco atrito com o sedimento à sua volta (ARAÚJO JÚNIOR et al. 2013).

O fato de marcas biológicas como pisoteio, enraizamento, de necrofagia nos ossos por invertebrados, ou marcas feitas por carniceiros ou carnívoros não estarem presentes nestes esqueletos contribui para a hipótese de que esses animais morreram no interior da caverna (JESUS; FERNANDES, 2014), mas também pode indicar uma baixa exposição dos ossos a essas atividades biológicas durante a bioestratigrafia recorrente de um sepultamento rápido (ARAÚJO JÚNIOR et al., 2013).

Por estarem em um ambiente seco, os fósseis da Gruta da Lapinha ainda sofreram pouca permineralização. O espécime que mais visivelmente sofreu permineralização foi o espécime LPP-M-120 que apresenta uma cor negra avermelhada e cristalização de calcita. Isso o torna o material mais rígido deste sítio.

Segundo Araújo Júnior et al. (2013), ossos negros são parcialmente permineralizados por carbonato de ferro e mineral opaco, já ossos avermelhados são completamente mineralizados por carbonato de ferro e mineral opaco e apresenta sinais de substituição de calcita.

Este processo pode ter ocorrido porque o plano em que o animal se encontrava era o mais baixo entre os dos outros fósseis, assim, em um momento que a caverna pode

ter tido alguma inundação ou entrada maior de umidade, a água demorou mais tempo para ser drenada deste local, possibilitando a permineralização nos ossos.

Uma incógnita que entra em desacordo com esta hipótese, é a sexta vértebra caudal (Cd<sub>6</sub> – vide Figuras 2.11, 2.12 e 2.13) do animal que estava um pouco afastada do esqueleto e não contém sinais de permineralização. Se todos os ossos daquele sítio estavam permineralizados, por que este não sofreu tal processo? Outra questão a ser feita é: por que era o único osso afastado do esqueleto?



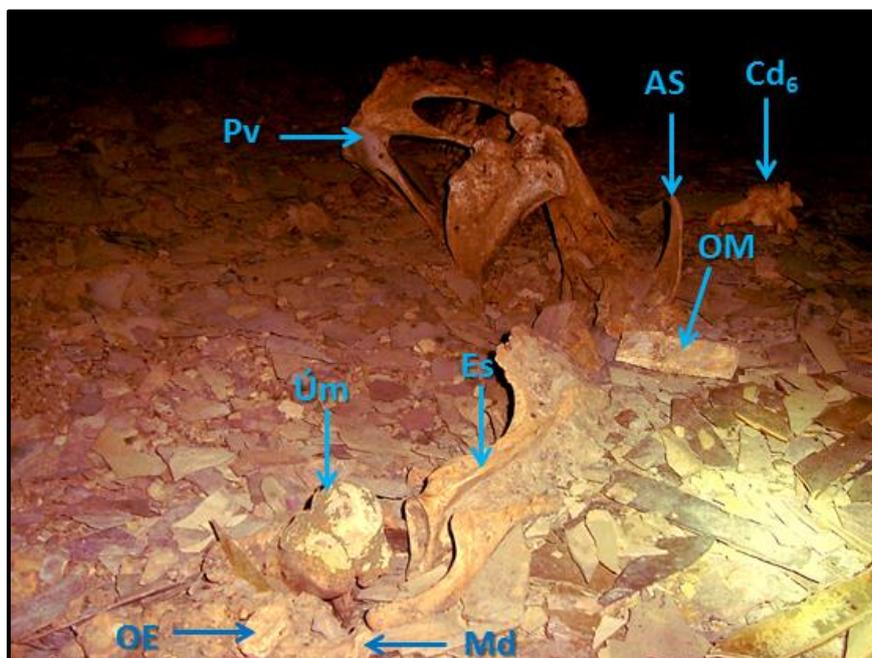
**Figura 2.11** – Vista dorsal das vértebras caudais do espécime LPP-M-120. Região anterior (lado esquerdo), região posterior (lado direito). Observe a diferença de coloração da sexta vértebra caudal (Cd<sub>6</sub>) em relação às outras. Barra de escala = 5 cm. Fotografia por Willian A. F. Dias.

Uma resposta pode ser dada, ao analisar a maneira em que o animal se jazia quando fora encontrado (Figura 2.12). Ele estava deitado sobre seu lado direito e as vértebras caudais enterradas com o eixo do processo transversal na vertical, assim como o ilustrado na Figura 2.13.

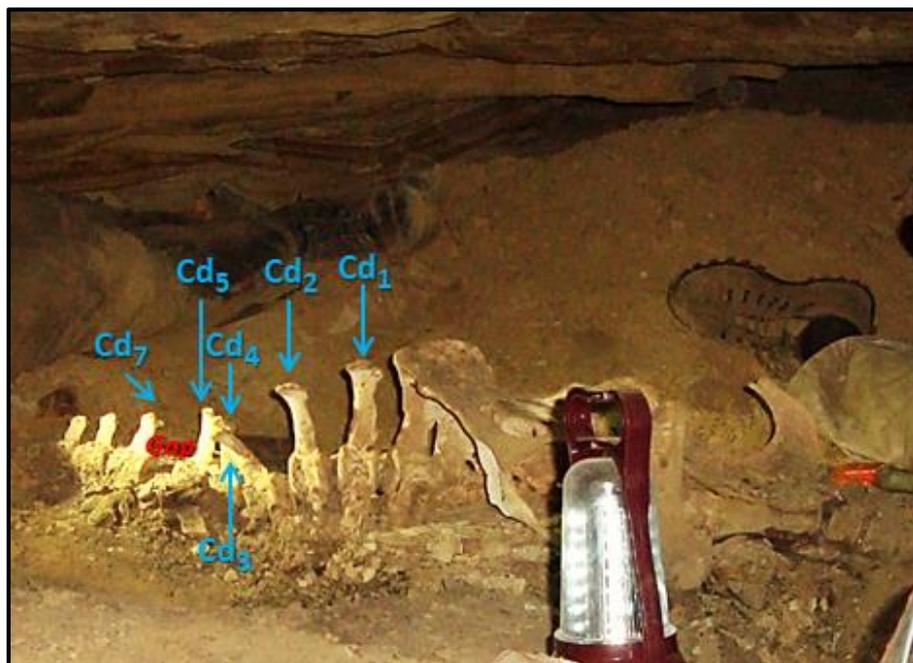
Quando ocorreu a necrólise, esta vértebra pode ter sido desarticulada e, em seguida, ter rolado do resto da cauda por ação da gravidade, ou por ação de uma enxurrada que pode tê-la desenterrado e removido do local, contudo não havia evidências de enxurrada no local. Por estar desenterrada não foi permineralizada.

Durante a escavação do espécime LPP-M-120, havia estratos com indícios de que, em determinado momento, morcegos se instalaram acima e guano foi depositado por um tempo, mas em pequena quantidade. A acidez e umidade do guano podem ter contribuído para a dissolução de minerais do sedimento, mas também ocasiona dissolução dos minerais de ossos (SHAHACK-GROSS et al., 2004).

O lado direito do espécime LPP-M120 está mais preservado, pois se manteve soterrado por mais tempo e menos exposto às intempéries. Este mesmo lado também esteve protegido diretamente do guano, mas o suficiente para permitir que a umidade e minerais provenientes do guano e de sua ação no sedimento se recristalizassem ali. Muito do que se fragmentou do lado esquerdo é do material que estava exposto diretamente à acidez do guano e intempéries do ar.



**Figura 2.12** – Disposição do LPP-M-120 no sítio encontrado. Observar a localização da sexta vértebra da cauda (Cd<sub>6</sub>). Os ossos expostos pertencem ao lado esquerdo do animal. Legenda: Pv, osso pélvico; AS, asa do sacro; Cd<sub>6</sub>, sexta vértebra caudal; OM, osteodermo da cinta móvel; Es, escápula; Úm, epífise proximal do úmero; OE, osteodermo do escudo escapular; e Md, processo condilar da mandíbula.



**Figura 2.13** – Vértex caudais do espécime LPP-M-120 no sítio encontrado. Repare o *gap* entre Cd<sub>5</sub> e Cd<sub>7</sub>, donde a Cd<sub>6</sub> foi removida. Legenda: Cd, vértebra caudal.

Os outros espécimes não sofreram permineralização tão visível, por isso, esses materiais são mais frágeis, mas o fato de estarem enterrados, os protegeu de intemperismo, somado ao ambiente especial dessa caverna, visto que ossos expostos se mantiveram intactos.

### 2.2.5.1 Inferências bioestratinômicas e paleoecologia

Unindo as informações anteriores, verifica-se que os eventos de deposição dos pampatérios e do gliptodonte naquele salão da caverna foram diferentes e assíncronos.

Supondo que os pampaterídeos entraram na caverna ainda vivos e depois se desorientaram, dizer que eles chegaram pelo mesmo trajeto que os pesquisadores fizeram, seria inviável, porque no fim do túnel que liga o primeiro nível inferior ao segundo há um desnível abrupto, de cerca de 3 m, o que seria um obstáculo e causaria quebras nos ossos *ante mortem* e poderia ser a *causa mortis*. No entanto, não são

verificadas quebras dos ossos causadas durante a vida do animal e o sítio em que a maioria se encontrava distava-se desse desnível.

E supor que os três foram trazidos pela água num mesmo evento àquele nível, todos ainda com tecidos moles unindo todo o endo- e o exoesqueleto, também se torna pouco provável.

Provavelmente existia outra via de acesso diferente da atual, que atualmente se encontra obstruída, provavelmente por algum desabamento. Este meio era mais fácil para que estes animais ali pudessem entrar em vida ou trazidos *post mortem*. Há também a possibilidade de terem sido vítimas de quedas por colapso de dolina (JESUS; FERNANDES, 2014), contudo, não foi observado sinal de dolinamento.

Sobre a ocorrência de gliptodonte, ele pode ter-se perdido dentro da caverna ou sido transportado pela água, mas isto é menos provável porque não se veem muitos sinais de abrasão, ao passo que ossos de densidades diferentes que se depositariam distantemente durante o transporte hidrostático (ARAÚJO JÚNIOR; PORPINO, 2011) estavam proporcionalmente próximos.

O exemplar de gliptodonte morreu em algum nível superior, ou até mesmo, pela sua juventude, pode ter sido trazido por algum predador grande; no entanto, não há marcas de dentes de predadores nos ossos encontrados. Depois de ser depositado e talvez sepultado, houve um desabamento da camada de sedimento em que se encontrava e o esqueleto rolou junto com rochas e sedimentos. Isso porque os restos de seus ossos e osteodermos estavam em meio a um desabamento proveniente de algum nível superior. Também foram encontrados dois osteodermos de gliptodontídeo jovem no primeiro nível inferior que pode ter sido dele.

A ocorrência de *H. major* aos arredores da Gruta da Lapinha, indica que no momento em que esses animais viveram, no fim do Pleistoceno e início do Holoceno, a região era de clima mais úmido, segundo Scillato-Yané et al. (2005), esta espécie se distribuía em regiões úmidas do leste do Brasil, do Rio Grande do Sul ao Nordeste, em que a vegetação era menos abrasiva. Quanto à ocorrência do gliptodonte, seria necessária a identificação da espécie para inferir como seria o clima no tempo de vida do animal.

Numa análise prévia do material da Gruta do Calixto, alguns táxons estão sendo identificados, entre eles, Equidae (*Hippidion?*), Glyptodontidae, Tayassuidae e Toxodontidae OWEN, 1845 que se encontravam bastante fragmentados (ossos, pedaços de ossos, dentes), com sinais de abrasão e encrustados nas paredes, teto e chão de diversos pontos da caverna. Com base nessa evidência, foi suposto que esses esqueletos jaziam no lado externo da caverna e que durante eventos de enchentes e enxurradas esse material fora carregado e depositado no interior da caverna.

A presença de alguns táxons (por exemplo, Equidae e Tayassuidae) indica que esse evento ocorreu após o Plioceno (ver Item 1.1) e que transcorreu um tempo para que cavidades fossem desobstruídas para o afloramento desses fósseis nas paredes da caverna, podendo todo esse evento ter ocorrido antes da deposição dos pampatérios na Gruta da Lapinha, contudo, os eventos indicam também um momento mais úmido na região.

### **2.2.6 Conclusões**

Embora os espécimes de pampaterídeos tenham sido encontrados no mesmo nível da caverna, eles sofreram processos diagenéticos diferentes, o que levou cada um

a se preservar diferentemente do outro devido aos diferentes microambientes proporcionados pela caverna.

Em relação aos pampatérios, devido ao seu estado de conservação, aos padrões de sedimentação e à ausência de marcas de enraizamento, de animais necrófagos ou de predadores nos ossos, sugere-se que esses animais não foram trazidos (por carniceiros ou predadores) ou carregados (pela água) para dentro da caverna, provavelmente entraram em busca de recurso (abrigo e/ou água) e posteriormente morreram no local (JESUS; FERNANDES, 2014), ou podem ter morrido em outro local da caverna e posteriormente sido transportados até o sepulcro ainda com os tecidos moles presentes.

A presença de *H. major* indica que o ambiente de Iramaia durante o fim do Pleistoceno e início do Holoceno era mais úmido com vegetação menos abrasiva da qual esses animais alimentavam-se.

Quanto aos restos de Glyptodontidae encontrados, a sua deposição não foi síncrona com a dos pampatérios e por um processo de transporte diferente e com retrabalhamento, mais relacionado ao desmoronamento de um nível superior.

## **Referências**

- ANDREWS, P. **Owls, caves and fossils**. The University of Chicago Press, Chicago, 1990.
- ARAÚJO JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K.O.; XIMENES, C. L.; BERGQVIST, L. P. A study case in the Pleistocene of northeastern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 378, p. 52-74, 2013.
- ARAÚJO-JÚNIOR, H. I. D.; BISSARRO-JÚNIOR, M. C. B.; SANTOS, T. T., ALVES, R. D. S.; BERGQVIST, L. P. Tafonomia da megafauna pleistocênica brasileira: Fluvial transport index (FTI) em análises de representatividade óssea. **Revista brasileira de paleontologia**, v. 15, n. 1, p. 95-104, 2012.
- ARAÚJO-JÚNIOR, H.; PORPINO, K. Assembleias fossilíferas de mamíferos do Quaternário do Estado do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil: diversidade e aspectos tafonômicos e paleoecológicos. **Pesquisas em Geociências**, v. 38, n. 1, p. 67-83, 2011.
- AULER, A. S.; PILÓ, L. B.; SMART, P.; WANG, X.; HOFFMANN, D.; RICHARDS, D. A.; EDWARDS, R. L.; NEVES, W. W.; CHENG, H. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.240, p. 508-522, 2006.
- AULER, A. S.; PILÓ, L. B.; SMART, P.; WANG, X.; NEVES, W. A.; CHENG, H. & EDWARDS, L. E. Cronologia e processos de deposição da megafauna quaternária em cavernas brasileiras. Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário – ABEQUA, 9, Recife. **Resumos**, Recife, 2003.
- BEHRENSMEYER, A.K., 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblage east of Lake Rudolf, Kenya. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 146, p. 473–578, 1975. Disponível em <<http://www.biodiversitylibrary.org/page/4279538#page/527/mode/1up>> Acesso em 23 fev. 2015.
- BERGQVIST, L. P.; ALMEIDA, E. B. Biodiversidade de mamíferos fósseis brasileiros. **Revista Geociências-UnG**, v. 9, n. 6, p. 54-68, 2004.

- BERGQVIST, L. P.; ALMEIDA, E. B.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I. Tafonomia da assembleia fossilífera de mamíferos da “Fenda 1968”, Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 14, p.,75–86, 2011..
- BRITO-NEVES, B. B.; SANTOS, R. A.; CAMPANHA, G.A.C. A discordância angular e erosiva entre os grupos Chapada Diamantina e Bambuí (Una) na folha Mirangaba-Bahia. **Geologia USP. Série Científica**, v. 12, n. 2, p. 99-114, 2012.
- CARTELLE, C.; DE IULIIS, G.; PUJOS F. A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). **Comptes Rendus Palevol**, v. 7, n. 6, p. 335-346, 2008.
- CARVALHO, I.S. **Paleontologia**, v. 2. 2 ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004. 861 p.
- CASTRO, M.C.; LANGER, M.C. The mammalian fauna of Abismo Iguatemi, southeastern Brazil. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 73, n. 2, p. 83-92, 2011.
- CHAVES, M. L. S. C.; BENITEZ, L.; ANDRADE, K.W.; QUEIROGA, G. N. Estratigrafia e Evolução Geomorfológica do Grupo Bambuí na Região de Morro da Garça (MG). **Revista Geonomos**, v. 15, n. 2, 2013.
- DANTAS, M. A. T. Primeiro registro de fósseis de mamíferos pleistocênicos em caverna de Sergipe, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 12, n. 2, p. 161-164, 2009.
- GALLIARI, F. C.; CARLINI, A. A.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**, v. 75, n. 4, p. 326-333, 2010.
- GPME. Grupo Pierre Martin de Espeleologia a. **Gruta da Lapinha**. 2012a. Disponível no Anexo A.
- GPME. Grupo Pierre Martin de Espeleologia. **Expedição Bahia 2011/2012**. 2012b. Disponível em: <<http://www.blog.gpme.org.br/?p=2193>> Acesso em: 16/10/2014.
- HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. **Elementos fundamentais de tafonomia**. Ed. Universidade, 2002.
- JESUS, E. F. R.; FALK, F.H.; RIBEIRO, L.P.; MARQUES, T. M. Caracterização geográfica e aspectos geológicos da Chapada Diamantina – Bahia. **Geonordeste**, v. 2, n. 1, p. 46-58, 1985.

JESUS, J. F. M.; FERNANDES, M.A. 2014. Nova ocorrência de *Holmesina paulacoutoi* Cartelle e Bohórquez, 1985 (Xenarthra, Cingulata, Pamphathiidae) em caverna da Chapada Diamantina, Bahia. In: Boletim de Resumos Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados IX, Vitória, **Resumos...** Vitória, 2014. p. 68.

LYMAN, R. L.; FOX, G. L. A critical evaluation of bone weathering as an indication of bone assemblage formation. **Journal of Archaeological Science**, v. 16, n. 3, p. 293-317, 1989.

NOBRE, P.H.; CARVALHO, I.S. Fósseis: coleta e métodos de estudo. In: CARVALHO, I.S. **Paleontologia**, v. 2. 2 ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004. 861 p.

SANCHES, A.L.; MISI, A.; KAUFMAN, A. J.; AZMY, K. As sucessões carbonáticas neoproterozóicas do Cráton do São Francisco e os depósitos de fosfato: correlações e fosfogênese. **Brazilian Journal of Geology**, v. 37, n. 4, p. 182-194, 2007

SBE. Sociedade Brasileira de espeleologia. **As Maiores Cavernas do Brasil**.

Disponível em: <[http://www.sbe.com.br/cavernas\\_maiores.asp?txtestado=BA](http://www.sbe.com.br/cavernas_maiores.asp?txtestado=BA)> acesso em: 16/10/2014

SHAHACK-GROSS, R.; BERNA, F.; KARKANAS, P.; WEINER, S. Bat guano and preservation of archaeological remains in cave sites. **Journal of Archaeological Science**, v. 31, n. 9, p. 1259-1272, 2004.

SIMÕES, M. G. & HOLZ, M. Tafonomia: Processos e Ambientes de Fossilização. In: Carvalho, I. S. (Ed.). **Paleontologia**. Editora Interciência, Rio de Janeiro, 2000. 630 p.

VIEIRA, A.T.; MELO, F.; LOPES, H. B. V.; CAMPOS, J. C. V; BOMFIM, L. F. C.; COUTO, P. A. A.; BENVENUTI, S. M. P. Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea estado – Bahia. **Diagnóstico do município de Iramaia**. 2005.

### Capítulo 3 – SOBRE A MORFOLOGIA

#### 3.1 Morfologia de *Holmesina major* (LUND, 1842)

##### 3.1.1 Introdução

A grande diversidade e distribuição espacial de Xenarthra na história do continente sul-americano estão diretamente relacionadas à precocidade de sua irradiação no Cenozoico e ao isolamento do continente (VAUGHAN; RYAN; CZAPLEWSKI, 1999; DELSUC et al., 2001; MÖLLER-KRULL et al., 2007).

Há uma grande variedade morfológica e ecológica. Diversas formas de locomoção são relatadas: animais cursoriais, fossoriais, escavadores, semiarborícolas e arborícolas (GAUDIN, 1999), assim como diversos hábitos alimentares: herbívoros generalistas, herbívoros de tubérculos, pastadores, insetívoros generalistas, insetívoros de insetos eussociais, onívoros (vegetais, invertebrados e matéria vegetal e animal em decomposição) (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998) e até onívoros com especialização em predação de pequenos vertebrados (VIZCAÍNO; DE IULIIS, 2003).

Os xenartros pastadores e outros animais com este hábito adaptaram-se e diversificaram-se com o surgimento e expansão de vegetações abertas no continente, como os campos e as savanas; assim, o recuo e a ampliação desses ambientes ocorridos em eventos de mudanças climáticas durante o Cenozoico afetavam a distribuição geográfica desses animais (STEBBINS, 1981; SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

Caracteres cranianos presentes nos pampaterídeos evidenciam seus hábitos pastadores e sua ocorrência indica vegetações abertas, mas algumas espécies preferiam vegetação mais abrasiva de ambientes mais secos e outras, de ambientes mais úmidos (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998; SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

Os espécimes mais antigos são do Mioceno médio da Colômbia e, no final do Mioceno, já se distribuía da Colômbia à Argentina (GÓIS et al., 2013). Em relação às espécies pleistocênicas, sua distribuição era mais ampla, atingindo o sul da América do Norte (SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

Recentemente, espécimes de *Scirrotherium* foram reportadas aos municípios de Brasileia e Assis no Acre (GÓIS et al., 2013), enquanto que as espécies pleistocênicas já são atribuídas ao Brasil desde o século XIX de Lund (CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984).

Destas, cinco distribuía-se pelo Brasil (GÓIS et al., 2012) e quatro delas ocorreram no estado do Rio Grande do Sul que estava na zona de transição entre as regiões paleobiogeográficas Pampeana e Intertropical.

Analisando-se a bibliografia disponível sobre o tema, o gênero *Holmesina* continha três espécies distribuía pelo Brasil, mas, por causa dos desacordos sobre a singularidade ou dicotomia genérica dessa família do Quaternário Tardio, esse gênero tem sido pouco associado ao país e só mais recentemente, com a concordância da existência de dois gêneros, o gênero voltou a ser discutido e estudado.

Outro motivo pelo qual pouco se tem estudado sobre o gênero é a escassez de esqueletos nas coleções do país. Desde a descoberta de *H. major* por Lund na metade do século XIX e seu material ter sido levado para a Dinamarca, somente na década de 1980 do século passado, ou seja, mais de 100 anos depois, Cartelle e Bohórquez descobriram novos espécimes e descreveram uma espécie, o que tornava o Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, o único acervo brasileiro com um esqueleto bem conservado com osteodermos associados de *Holmesina*.

Recentemente, uma nova espécie (*H. rondoniense*) foi depositada no Museu do Estado de Rondônia (GÓIS et al., 2012).

Dentre as espécies de *Holmesina*, *H. major* tem sido citada como a maior, e distribuía-se pelas regiões intertropicais na faixa leste do Brasil, do Nordeste ao Rio Grande do Sul (SCILLATO-YANÉ et al., 2005; CIONE et al., 2007).

Desde Winge (1915) que descreveu os espécimes encontrados em cavernas de Lagoa Santa-MG, previamente descritos por Lund em 1842, poucos trabalhos relataram a espécie.

Este trabalho descreve novos espécimes completos de *H. major* encontrados na Gruta da Lapinha no Município de Iramaia na Região Central da Bahia.

### **3.1.2 Objetivos**

Os objetivos deste estudo foram acrescentar dados morfológicos ao material já descrito de *H. major*, inclusive descrever novas estruturas antes não relatadas à família e comparar os dados dos espécimes encontrados na Gruta da Lapinha com dados de outros pampaterídeos.

### **3.1.3 Materiais e métodos**

O material estudado foi coletado na Gruta da Lapinha, no município de Iramaia, Bahia, em fevereiro de 2014 e corresponde a dois espécimes de *H. major*, um mais completo, registrado como LPP-M-120 e outro menos completo LPP-M-121, que se encontram depositados na Coleção Paleontológica do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva da Universidade Federal de São Carlos – DEBE-UFSCar, Estado de São Paulo.

Foram comparados os espécimes LPP-M-120 e LPP-M-121 com os Pamphathiidae da coleção do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais em Belo Horizonte-MG. Os materiais comparados são o esqueleto MCL 900/01 e osteodermos MCL 2305/01 (*Holmesina major*), e o esqueleto e osteodermos de *Holmesina paulacoutoi*, MCL 501/01.

Para analisar os espécimes e orientar a descrição, foram utilizadas as obras de: Winge (1915) que descreve detalhadamente o endosqueleto e o exosqueleto de *H. major*; Góis (2013) que descreve detalhadamente o esqueleto e osteodermos de todos os pamphathiídeos, inclusive, *H. major*; Góis et al. (2013) que propuseram uma nova nomenclatura descritiva para osteodermos de Pamphathiidae; e Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010) e Gaudin (1999) que descreveram respectivamente as vértebras pré-sacrais de Dasypodidae e as xenártricas de Xenarthra em geral. Também foram utilizados os trabalhos de Simpson (1930), James (1957), Cartelle e Bohórquez (1984), Vizcaíno; De Iuliis; Bargo (1998), De Iuliis; Bargo; Vizcaíno (2000) e Góis et al. (2012) que contêm descrições e imagens de outras espécies de Pamphathiidae.

Para mensurar os ossos, foram utilizados alguns parâmetros baseados em: Winge (1915), Cartelle; Bohórquez (1984); Góis et al. (2012) e Góis (2013) para comparar os espécimes; Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010) para medir as vértebras; Červený (1985) para medir as falanges; Sidorkewicz; Casanave (2013) para medir as mandíbulas; Porpino; Fernicola; Bergqvist (2009) e De Iuliis et al. (2009) para medir diversos ossos. Nesses trabalhos, os termos variam, então os termos foram generalizados e as partes dos ossos que foram medidas foram padronizadas, com paquímetro (precisão 0,05 mm) e fita métrica.

Calculou-se o tamanho axial total do espécime LPP-M-120, somando-se o comprimento dorsal do crânio, o comprimento dos corpos das vértebras dorsais, o comprimento dorsal do osso do quadril mais o comprimento das vértebras caudais. Foi feito o mesmo com o espécime LPP-M-121, mas calculou-se proporcionalmente ao espécime LPP-M-122 qual seria o comprimento da cauda dele.

Foram calculados alguns índices para discussão sobre o grau de fossorialidade do animal, baseando-nos em Coombs (1983):

$$\text{índice braquial} = \frac{\text{comprimento do rádio}}{\text{comprimento do úmero}} \times 100$$

$$\text{razão olécrano} = \frac{\text{comprimento do olécrano}}{\text{comprimento da ulna}}$$

E o índice de habilidade fossorial (IHF) (VIZCAÍNO et al., 1999):

$$IHF = \frac{\text{comprimento do olécrano}}{\text{comprimento da ulna} - \text{comprimento do olécrano}}$$

Para medir o espaço interdentário, inferiu-se a distância compreendida entre a face cranial do M1 à caudal do M9 (linha dentária) e, depois, subtraiu-se a soma do comprimento dos dentes respectivos como fizeram Cartelle; Bohórquez (1984) e Góis et al. (2012).

### 3.1.3.1 Material examinado

#### *Holmesina major* LPP-M-120

Crânio. Dentes da maxila (15). Mandíbula (direita e esquerda fragmentadas). Úmeros (direito e esquerdo). Rádios (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Escápulas (direita e esquerda incompletas). Clavículas (direita e esquerda). Bacia completa. Fêmures (direito e esquerdo). Tíbias-fíbulas (direita completa; epífises distais e proximais da esquerda). Calcâneos (direito e esquerdo). Astrágalos (direito e esquerdo). Naviculares (direito e esquerdo). Falanges distais posteriores (I, II, IV e V direitas e II,

III, IV e V esquerdas). Falanges proximais posteriores (III direito e II, III, IV e V esquerdas). Metatarsos (II, III, IV e V direitos e esquerdos). Cuboides (direitos e esquerdos). Falanges proximais anteriores. Falanges médias anteriores (3). Falanges distais anteriores (direitas e esquerdas - todas). Metacarpos. Carpais. Vértebras cervicais (7) - C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e C<sub>5</sub> estão fundidas. Vértebras torácicas (10)- T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> e T<sub>3</sub> estão fundidas. Vértebras lombares (2) – segunda (S<sub>2</sub>) fundida à coossificação da pélvis. Vértebras sacrais (fundidas à coossificação da pélvis completa). Vértebras caudais (22). Arcos hemais (6). Esterno (manúbrio completo). Costelas (10 completas do lado direito e 10 fragmentadas no lado esquerdo). Fragmentos de ossos hioides. Patelas (direita e esquerda). Também foram computados mais de mil osteodermos e alguns fragmentos.

### ***Holmesina major* LPP-M-121**

Crânio. Dentes da maxila (18). Mandíbula (direita completa com os nove dentes e esquerda fragmentada). Úmeros (incompletos). Rádios (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Bacia completa. Fêmures (epífises distais e proximais). Tíbias-fíbulas (fragmentos). Calcâneos (esquerdo). Astrágalos (esquerdo). Falanges distais posteriores. Falanges proximais posteriores. Metatarsos. Cuboides. Falanges proximais anteriores. Falanges médias anteriores. Falanges distais anteriores (direitas e esquerdas - todas). Metacarpos. Carpais. Vértebras cervicais (7) - C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e C<sub>5</sub> estão fundidas e a C<sub>7</sub> fundida às três primeiras torácicas. Vértebras torácicas (10) - T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> e C<sub>7</sub> estão fundidas. Vértebras lombares (2) - segunda (S<sub>2</sub>) fundida à coossificação da pélvis. Vértebras sacrais (fundidas à coossificação da pélvis completa). Vértebras caudais (9). Arcos hemais (6). Esterno (manúbrio quase completo). Costelas (fragmentos – 1 inteira). Ossos hioides. Patelas (direita e esquerda). Também foram computados mais de 200 osteodermos e alguns fragmentos.

### **MCL 2305/01 e MCL 900/01**

Osteodermos dos escudos cefálico, escapular e pélvico, das cintas móveis e da cauda (MCL 2305/01); e ossos do esqueleto (MCL 900/01), principalmente o atlas (MCL 900/87); mesocervical (MCL 900/88); trivertebral (MCL 900/93); escápula (MCL 900/10); clavícula (MCL 900/44); úmero (MCL 900/02); ulna (MCL 900/03); rádio (MCL 900/04); fêmur (MCL 900/05); calcâneo (MCL 900/07); astrágalo (MCL 900/08).

### ***Holmesina paulacoutoi* MCL 501/01**

Crânio, vértebras, úmero, ulna, rádio, fêmur, astrágalo, calcâneo, falanges e osteodermos.

### 3.1.4 RESULTADOS

#### SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Classe Mammalia LINNAEUS, 1758

Subclasse Theria PARKER; HASWELL, 1897

Infraclasse Eutheria HUXLEY, 1880

Superordem Xenathra COPE, 1889

Ordem Cingulata ILLIGER, 1811

Família Pamphathiidae PAULA COUTO, 1954

Gênero *Holmesina* SIMPSON, 1930

*Holmesina major* (LUND, 1842)

*Holmesina major* (LUND, 1842)

#### Sinônimos:

*Chlamydotherium majus* LUND, 1842

*Holmesina majus* (Lund, 1842) EDMUND, 1996

*Chlamydotherium giganteum* LYDEKKER, 1887

*Chlamytherium majus* SIMPSON, 1930

**Diagnose:** tamanho grande, muito maior que *Kraglievichia paranensis* e *H. floridana*, maior que *H. rondoniense* e semelhante ao de *H. paulacoutoi*. Osteodermos fixos muito rugosos e ornamentados. Superfície sutural bem dentada. Osteodermos fixos do escudo escapular com margens laterais muito mais largos que em *K. paranensis* e *Pamphathium*, mais que em *Scirrotherium*, *H. floridana*, *H. septentrionalis* e *H. occidentalis*, e menos que em *H. paulacoutoi*. Elevação marginal elevada e larga, como em *H. paulacoutoi*, porém, menos que em *K. paranensis*. Depressões longitudinais mais profundas do que em *H. paulacoutoi*, mas, menos do que em *K. paranensis*. Elevação central longitudinal muito larga e elevada, passando a borda posterior. Osteodermos móveis e semimóveis do escudo pélvico com a porção intermédia mais comprida do que em *H. septentrionalis*, *H. occidentalis* e *H. paulacoutoi*, entretanto, menos do que em *Pamphathium*. Margens laterais menos largas que em *H. paulacoutoi*, porém, mais do que em *H. occidentalis*. Elevação marginal mais larga e menos elevada que em *H. paulacoutoi*. Depressões longitudinais mais profundas do que em *H. paulacoutoi*, e menos que em *K. paranensis*, *H. occidentalis* e *H. septentrionalis*. Elevação central longitudinal mais larga e menos elevada do que em *H. paulacoutoi*, mas, mais elevada que em *H. occidentalis*. Osteodermos fixos do escudo pélvico menos ornamentados e com margens laterais mais largas que os fixos do escudo escapular. Elevação marginal mais larga e elevada que em *H. occidentalis*, mas, menos do que em *H. paulacoutoi*. Depressões longitudinais mais profundas que as dos fixos do escudo escapular. Elevação central longitudinal mais

comprida e menos elevada que nos fixos do escudo escapular. Crânio mais robusto do que em *H. rondoniense* e *H. occidentalis*, mas, menos do que em *P. typum* e *P. humboldtii*. Nasais mais largos e curtos que em qualquer outra espécie de *Holmesina*. Frontais mais convexos que em *H. rondoniense*, contudo, menos que em *H. floridana* e *H. occidentalis*. Parietais mais estreitos que em *H. occidentalis* e *H. paulacoutoi*, mas, menos que em *H. floridana*. Arcada zigomática mais robusta do que em *H. floridana*, *P. typum* e *P. humboldtii*. Molariformes com os dois lóbulos menos marcados do que em qualquer outra espécie de *Holmesina*; superfície oclusal mais comprida e menos larga do que em *Kraglievichia*, *H. rondoniense* e *H. occidentalis*, porém, mais curta e larga que em *P. typum* e *P. humboldtii*. Osteodontina fraca. Mandíbula mais robusta que em qualquer outra espécie de *Holmesina* (GÓIS, 2013).

**Síntipo:** UZM 2314, crânio com a mandíbula e osteodermos de vários indivíduos.  
**Procedência geográfica e estratigráfica:** Cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Idade SALMA Lujanense Pleistoceno tardio - Holoceno recente (LUND, 1842 apud GÓIS, 2013).

**Lectótipo:** UZM 1807, osteodermos da carapaça (EDMUND, 1996 apud GÓIS, 2013).  
**Procedência geográfica e estratigráfica:** Lapa do Sumidouro, Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Idade SALMA Lujanense fim do Pleistoceno e início do Holoceno (GÓIS, 2013).

**Distribuição Geográfica:** leste do Brasil, do Rio Grande do Sul ao nordeste (SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

#### **Descrição:**

LPP-M-120, esqueleto completo e osteodermos do escudo cefálico, da carapaça e da cauda; LPP-M-121 esqueleto quase completo e osteodermos do escudo cefálico, da carapaça e da cauda e LPP-M-121. **Procedência geográfica e estratigráfica:** Gruta da Lapinha, Iramaia, Bahia.

#### ***Esqueleto axial – ossos da cabeça (neurocrânio, ossos da face e dentes)***

Os crânios resistiram quase intactos ao tempo e é difícil visualizar as suturas e separar os ossos à primeira vista, principalmente no espécime LPP-M-121 (Figura 3.1).

Ambos os espécimes contêm a caixa craniana quase completa. Na face ventral do crânio, os côndilos occipitais embora apresentem uma forma que lembre um paralelogramo arredondado como em *H. paulacoutoi*, na verdade, mais são à forma de duas elipses inclinadas uma para cima e outra para baixo que se intersectam, ficando a extremidade proximal (voltada para o forame magno) uma curva única contínua e a extremidade distal, duas curvas. O forame magno é mais arredondado no LPP-M-120 e

estes espécimes não contêm a crista dupla da borda ventral do forame bem visível no crânio de *H. paulacoutoi*.

A abertura nasal caudal é trapezoidal no espécime LPP-M-120 e mais triangular no espécime LPP-M-121, sendo a base do trapézio (ou a “ponta ventral do triângulo”), a borda caudal da porção horizontal do palatino. *H. paulacoutoi* também tem a abertura nasal caudal trapezoidal, mas a base inferior é mais larga que na outra espécie. O palato inicia-se estreito no M1 e vai alargando-se até o M5, com acentuados sulcos laterais, a partir daí, mantém-se com mesma espessura média até o M9.

O espécime LPP-M-121 possui o palatino plano na região mediana, mas o espécime LPP-M-120, tem essa região suavemente côncava. Cada processo pterigoide forma uma protuberância espessa expandida lateroventralmente, sendo a região mais ventral do crânio. No indivíduo LPP-M-120, é mais fácil distingui-lo do palatino, enquanto que no indivíduo LPP-M-121 a superfície de um, continua com a do outro. Em *H. paulacoutoi*, a extremidade anterior do palatino com o processo pterigoide forma uma “asa” pontiaguda posteriormente enquanto que em *H. major* é mais arredondada.

Em vista dorsal, ambos os espécimes possuem o osso frontal que é suavemente convexo, até mesmo um pouco plano na região média anterior à crista sagital. Os ossos nasais estão fragmentados na sua porção anterior no espécime LPP-M-121 e só o esquerdo do espécime LPP-M-120 está fragmentado. Estes ossos são de mesma espessura por toda sua extensão, sendo a sutura internasal paralela às suturas nasomaxilares, diferentemente do que ocorre com as espécies de *Pampatherium* e *H. rondoniensis*. O occipital é mais côncavo no espécime LPP-M-121. Os arcos zigomáticos não estavam completos no espécime LPP-M-121. Ambos os espécimes

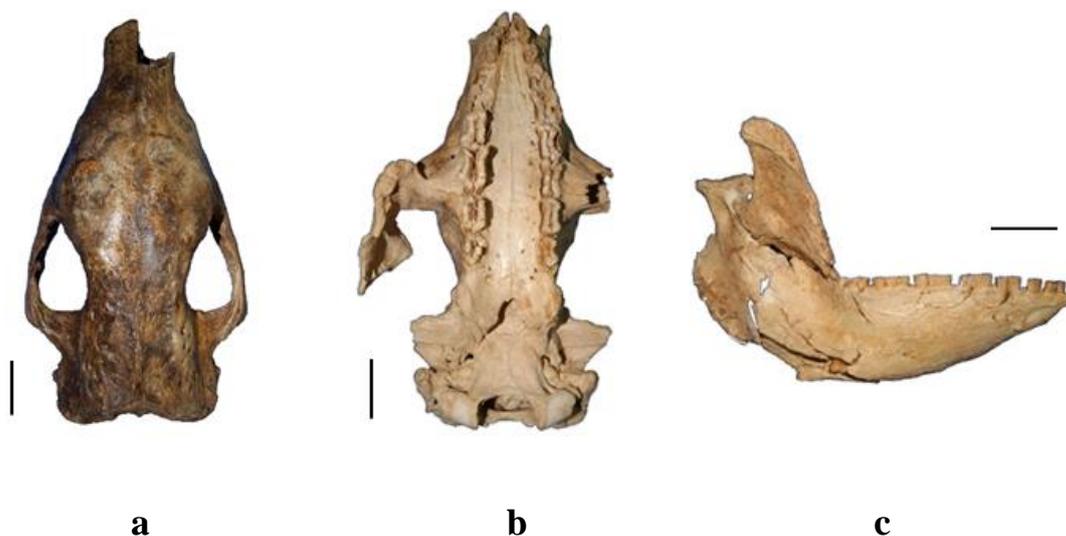
estão com a porção rostrolateral dos maxilares danificada. A porção lateral do pré-maxilar esquerdo do espécime LPP-M-120 estava faltando.

Foi observado que LPP-M-121 contém os dois primeiros dentes molariformes (M1 e M2) direito e esquerdo e pôde ser observado que o alvéolo do primeiro está melhor implantado na pré-maxila.

A mandíbula (Figura 3.1) é forte e robusta, com o corpo alto e o ramo largo, a linha dentária é perpendicular ao eixo do processo coronoide do ramo. Os dentes estão dispostos sobre quase toda a extensão da superfície superior do corpo com uma pequeníssima superfície anterior edêntula e pontiaguda. O processo coronoide é mais alto que o processo condilar e estão separados por uma incisura não tão larga. O espaço interdentário é menor na mandíbula em comparação à maxila. Os corpos mandibulares dos pampaterídeos são mais altos que os dos dasipodídeos; no espécime LPP-M-121, o corpo da mandíbula apresenta uma altura máxima de aproximadamente 64 mm à altura da porção caudal do M8. Da metade do M5 ao M9, a extremidade ventral da mandíbula tem uma curva suave que continua para trás para o ângulo da mandíbula, mas a curva se fecha mais acentuadamente do M5 até a extremidade anterior ao M1. O processo angular é bem desenvolvido caudalmente e alto próximo ao côndilo, mas não é agudo como em alguns Dasypodidae, como, por exemplo, em *Chaetophractus vellerosus* (vide SIDORKEWICJ; CASANAVE, 2013). O ramo da mandíbula possui uma largura máxima de aproximadamente 103 mm.

No espécime LPP-M-120, os corpos direito e esquerdo das mandíbulas encontram-se muito fragmentados, entretanto, o ramo esquerdo da mandíbula mantém-se parcialmente preservado; no espécime LPP-M-121, o corpo direito da mandíbula está preservado com todos os dentes, já os ramos estão fragmentados, porém, foi possível

restaurar o ramo direito. As medidas dos ossos da cabeça estão dispostas na Tabela A1 do Apêndice A e as medida das coroas dos dentes estão, na Tabela A2 do Apêndice A.



**Figura 3.1** – Ossos da cabeça de *Holmesina major*. **a** e **b**) Região anterior (acima) e região posterior (abaixo); **a**) vista dorsal do crânio do espécime LPP-M-120; **b**) vista ventral do crânio do espécime LPP-M-121; **c**) vista lateral externa da mandíbula direita do espécime LPP-M-121. Barras de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

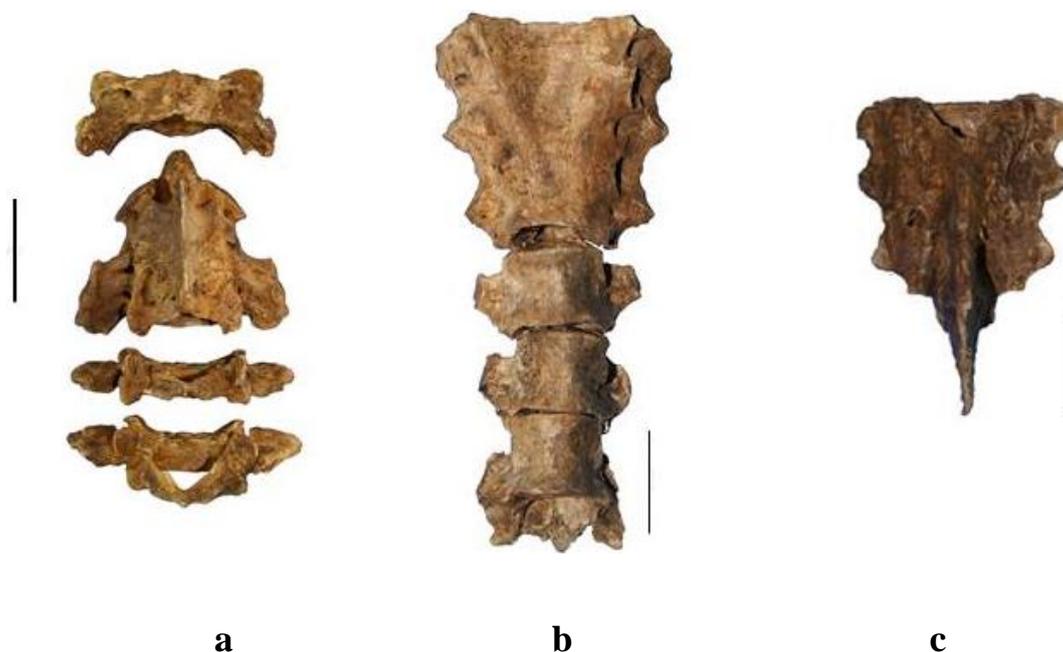
### *Esqueleto axial – coluna vertebral e costelas*

Os espécimes LPP-M-120 e LPP-M-121 apresentaram sete vértebras cervicais (C), 10 torácicas (T), duas lombares (L), 10 sacrais (S) (fórmula vertebral pré-caudal:  $C_7T_{10}L_2S_{10}$ ). Quanto às caudais, o espécime LPP-M-120 contém todas, num total de 22 ( $Cd_{22}$ ) (Figura 3.2).

Assim como os Dasypodidae, *H. major* possui sete vértebras cervicais, porém, o áxis, a terceira, a quarta e a quinta vértebra cervical ( $C_2+C_3+C_4+C_5$ ) estão fundidas numa coossificação.

As três primeiras vértebras torácicas ( $T_1+T_2+T_3$ ) dos dois espécimes estão fundidas no espécime LPP-M-120 e elas também estão fundidas à sétima cervical ( $C_7+T_1+T_2+T_3$ ) no espécime LPP-M-121, mas, neste espécime, é possível ver as linhas

onde essas vértebras se fundem, porque a fusão não ocorreu totalmente. As costelas articulam-se com as 10 vértebras torácicas, estando todas completas apenas do lado direito do espécime LPP-M-120 (Figura 3.3).

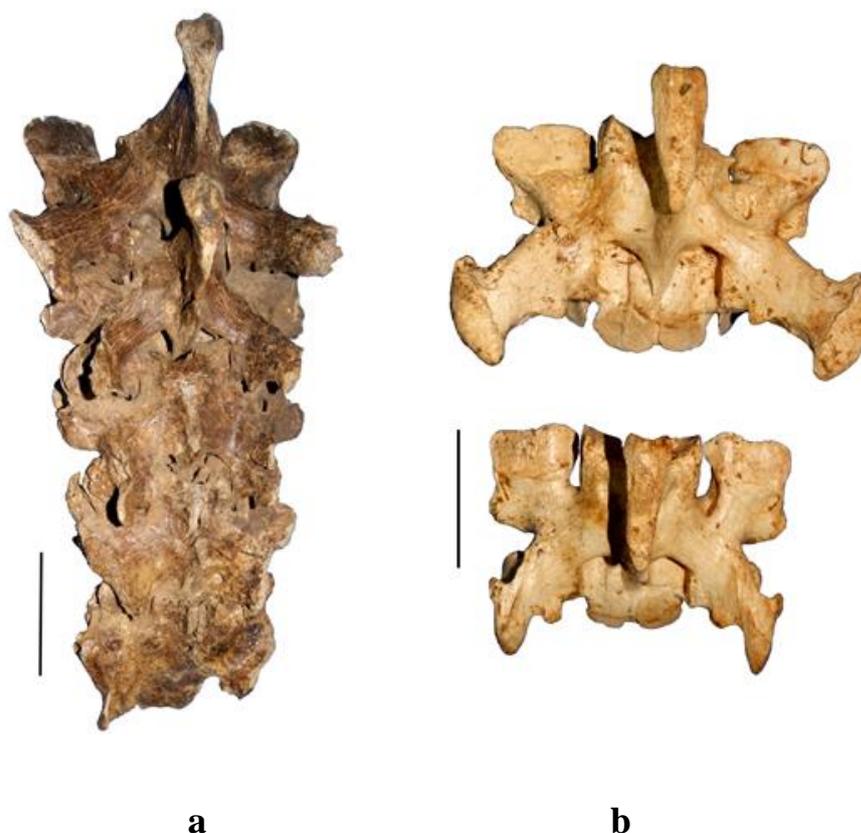


**Figura 3.2** – Vértebras anteriores do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major*. De cima (região anterior) para baixo (região posterior) **a**) vista dorsal das vértebras cervicais, repare no segundo osso: osso mesocervical; **b**) vista ventral das vértebras dorsais anteriores, o primeiro osso é o osso trivertebral; e **c**) vista ventral do osso trivertebral. Barras de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A.F. Dias.



**Figura 3.3** – Costelas do lado direito do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major*. Região proximal (acima) e região distal (abaixo). Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

Os dois indivíduos possuem sete vértebras xenártricas que são a sexta, a sétima, a oitava, a nona e a décima vértebra torácica, a primeira e a segunda lombar (T<sub>6</sub>, T<sub>7</sub>, T<sub>8</sub>, T<sub>9</sub>, T<sub>10</sub>, L<sub>1</sub> e L<sub>2</sub>) (Figura 3.4). A T<sub>6</sub> articula-se em dois pontos somente na sua porção posterior e L<sub>2</sub> também possui um processo xenártrico, porém, somente na sua porção anterior. No espécime LPP-M-120, essas vértebras se fundiram diageneticamente umas às outras com incrustações e cristais de calcita e as melhores observações foram feitas no espécime LPP-M-121.



**Figura 3.4** – Vértebras xenártricas de *Holmesina major*. Região posterior (acima), anterior (abaixo). a) vértebras torácicas (T) – T<sub>7</sub>, T<sub>8</sub>, T<sub>9</sub>, T<sub>10</sub> e primeira vértebra lombar (L<sub>1</sub>) do espécime LPP-M-120; e b) T<sub>10</sub> (abaixo) e L<sub>1</sub> (acima) do espécime LPP-M-121. Barras de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

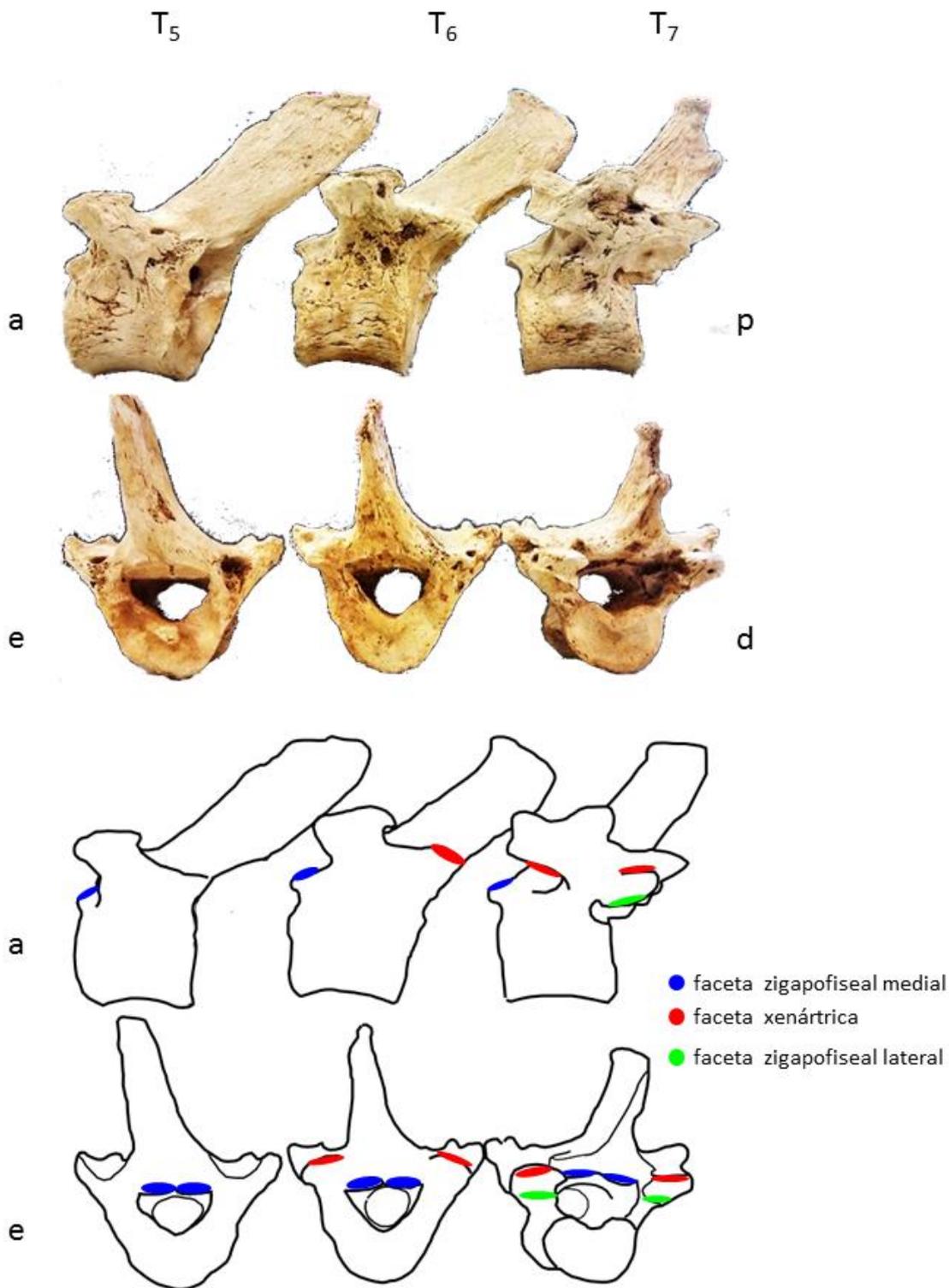
Cranialmente, de cada lado do corpo, encontra-se a faceta zigapofiseal lateral anterior (ZLA) que é declinada, entre ela e a faceta xenártrica anterior (XA), fica uma cavidade de encaixe para a anapófise da vértebra anterior. Acima do corpo, fica o

forame vertebral e, em sua borda anterossuperior, estão as facetas zigapofiseais mediais anteriores (ZMA) e as metapófises formam uma saliência das XA, inclinando-se para cima cerca de 45°. Caudalmente, de cada lado do forame vertebral, está a anapófise cuja superfície inferior é a faceta zigapofiseal lateral posterior (ZLP) e a superfície superior é a faceta xenártrica posterior (XP). Na borda posterossuperior do forame vertebral estão as facetas zigapofiseais mediais posteriores (ZMP) que continuam numa protuberância acima que forma o espinho neural. ZMP articula-se com a ZMA da próxima vértebra xenártrica e XP/ZLP articulam-se com XA/ZLA da próxima vértebra, sendo esta articulação extra dos xenartros.

Da T<sub>7</sub> à L<sub>2</sub>, a metapófise aumenta de tamanho gradativamente assim como os diâmetros dos forames vertebrais. E há articulação para costelas nas anapófises das vértebras torácicas (T<sub>6</sub>, T<sub>7</sub>, T<sub>8</sub>, T<sub>9</sub> e T<sub>10</sub>). A T<sub>6</sub> difere-se das outras vértebras xenártricas (Figura 3.5), suas ZMP estão embaixo do espinho neural e não em saliências, entretanto, difere-se das outras vértebras xenártricas, porque se articula mais fracamente. A anapófise somente possui a XP que tem uma área bem pequena e anormalmente este plano de articulação está acima do plano das ZMP.

Assim, verifica-se que a vértebra T<sub>6</sub> exhibe aspectos intermediários, possui uma tendência à xenartria, contudo, assemelha-se muito às vértebras torácicas anteriores não-fusionadas.

A segunda vértebra lombar (L<sub>2</sub>) funde-se ao sacro que faz parte da coossificação da cintura pélvica.



**Figura 3.5** – Vértèbras torácicas T<sub>5</sub>, T<sub>6</sub> e T<sub>7</sub> do espécime LPP-M121 de *Holmesina major* evidenciando a tendência à xenartria da T<sub>6</sub> entre uma não-xenártrica anterior e a xenártrica posterior. Legenda: **a**, região anterior; **p**, região posterior; **e**, lado esquerdo; **d**, lado direito; **NC**, mostra o lado que não contém a faceta xenártrica na vértebra T<sub>6</sub>. Imagem por Jorge F. Moura de Jesus.

O espécime LPP-M-120 possui todas as vértebras caudais que são 22. As primeiras vértebras caudais apresentam diâmetro do processo transverso relativamente grande e corpos largos e vai diminuindo gradativamente da primeira à vigésima segunda vértebra (Figura 3.6).

As medidas das vértebras estão no Apêndice A, as medidas das vértebras cervicais estão dispostas na Tabela A3; as das torácicas sem xenartria, na Tabela A4; e as das vértebras xenártricas (exceto a L<sub>2</sub>), na Tabela A5 e as das vértebras caudais, na Tabela A6.



**Figura 3.6** – Vértebras caudais do espécime de *Holmesina major* LPP-M-120. Região anterior (acima), região posterior (abaixo). Vértebras mais anteriores (esquerda), vértebras mais posteriores (direita). Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

### ***Esqueleto apendicular – membros anteriores***

#### Cintura escapular

As escápulas dos dois espécimes não estavam íntegras, entretanto, a direita do espécime LPP-M-120 está mais completa, com a região central das fossas, da margem medial e espinha quebrada. Porém, o acrômio, o ângulo superior e o ângulo lateral

(cavidade glenoide e os tubérculos infra e supraglenoidal), a borda lateral e a superior (incisura escapular e processo coracoide) estavam inteiros.

Ambos os espécimes apresentam as clavículas que são fortes e achatadas. Do esterno, apenas os manúbrios dos dois espécimes se preservaram, mas só o do espécime um está completo. Este osso apresenta uma forma pentagonal, exceto pelo fato de que sua borda da incisura jugular é côncava. Sua superfície ventral é convexa.

A Figura 3.7 apresenta alguns elementos da cintura escapular e as medidas da cintura escapular estão na Tabela A7 do Apêndice A.



**Figura 3.7** – Alguns ossos da cintura escapular do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major*. Direita: vista externa da clavícula; Esquerda: vista ventral (externa) do manúbrio. Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

### Braços e mãos

O espécime LPP-M-120 contém os dois úmeros, enquanto que LPP-M-121 contém apenas fragmentos. Os dois espécimes contém os rádios e as ulnas estão inteiras no indivíduo LPP-M-120, enquanto que o espécime LPP-M-121 possui somente uma completa. Os elementos carpais estão incompletos, mas, ambos os espécimes contém alguns ossos do carpo, metacarpo e o espécime LPP-M-120 possui todas as falanges

distais das mãos. As medidas dos membros anteriores encontram-se na Tabela A8 do Apêndice A e algumas imagens estão na Figura 3.8.



**Figura 3.8** – Ossos do membro anterior direito de LPP-M-120 de *Holmesina major*. a) úmero; b) lado direito da ulna e do rádio; c) algumas falanges das mãos direita e esquerda (aos pares). Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

### ***Esqueleto apendicular – membros posteriores***

#### Cintura pélvica

Os dois espécimes apresentam, cada um, uma única coossificação dos ossos pélvicos (Figura 3.9), resultante da fusão de ossos do quadril (ísqüio, ílio e púbis), mais o sacro (composto por 10 vértebras sacrais – S<sub>1</sub>-S<sub>10</sub>). Funde-se também a esses ossos, a segunda lombar (L<sub>2</sub>). As medidas dos ossos da cintura pélvica estão dispostas na Tabela A9 do Apêndice A.

Em vista dorsal, são observadas as cristas sacrais laterais e medial, dez fossas sacrais e a asa do sacro, portanto, o plano dorsal é formado pelo sacro. As extremidades

laterais do sacro fundem-se aos ossos da cintura pélvica, anterolateralmente ao ílio e posterolateralmente ao ísquio.

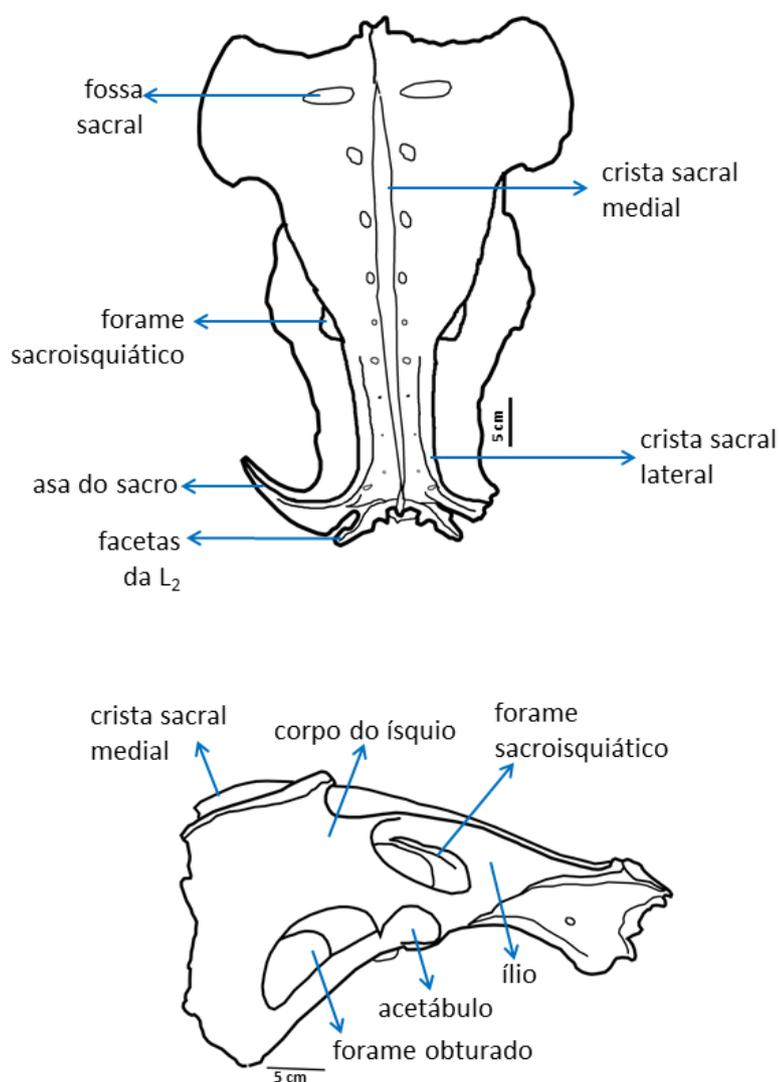


**Figura 3.9** – Vista dorsal da coossificação da pélvis do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major*. Região posterior (acima), região anterior (abaixo). Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

A região posterior do sacro é bem larga e plana, mais de 300 mm nos dois espécimes e suas extremidades laterais são curvas convexas lobadas. A partir da oitava vértebra sacral, o “lobo” tem sua reentrância, sendo esta região menos larga e continua convexa adelgçando-se anteriormente até a quinta sacral, nessa região, a superfície dorsal torna-se suavemente côncava lateralmente com as extremidades laterais altas em razão das cristas laterais. Da quinta à segunda vértebra sacral, a superfície dorsal é mais côncava e as extremidades laterais delineiam-se concavamente e afinam-se mais à maneira de um gargalo. E a asa do sacro se abre na “ponta do gargalo”, à altura da primeira sacral e segunda lombar, com uma largura maior que 300 mm.

Cada parte da asa, direita e esquerda, tem a extremidade anterior convexa e a posterior côncava com a ponta voltada anteriormente. Essa estrutura saliente da asa do

sacro também está fundida ao ílio que faz parte dos planos laterais que descem da crista sacral. Além dos forames obturados, anteriormente, de cada lado acima do acetábulo, há os forames sacroisquiáticos e sua borda inferior é a região de fusão do ílio ao ísquio, a borda superior anteriormente é a região de fusão do ílio com a crista lateral do sacro e posteriormente, a região de fusão do ísquio à crista lateral. A saída pélvica é trapezoidal com o púbis fechando-se suavemente num ângulo obtuso quase raso e curvilíneo. Não são perceptíveis diferenças nas saídas pélvicas dos dois espécimes. A coossificação da cintura pélvica de *H. major* está esquematizada na Figura 3.10.



**Figura 3.10** – Esquema das vistas dorsal (acima) e lateral (abaixo) da coossificação da cintura pélvica do LPP-M-120 de *H. major*. Legenda: L<sub>2</sub>, segunda vértebra lombar. Imagem por Jorge F. Moura de Jesus.

### Pernas e pés

Os ossos dos membros do espécime LPP-M-121 foram encontrados muito frágeis e fragmentados. Por isso seus fêmures e as tíbias-fíbulas do espécime LPP-M-121 estão fragmentadas, resistindo apenas algumas epífises distais. Já o espécime LPP-M-120 contém os dois fêmures inteiros e a tíbia-fíbula (fusão da tíbia e da fíbula) direita completa, estando a esquerda com os corpos partidos. As medidas dos ossos das pernas estão na Tabela A10 do Apêndice A.

O membro posterior possui um fêmur grande e robusto, em vista lateral, sua região proximal é larga, se afunila em direção ao terceiro trocânter, que está direcionado distalmente e depois se reorienta suave e proximalmente em direção das epífises distais. A tíbia-fíbula é uma estrutura única, elas fundem-se na região proximal, separam se por um forame denominado de espaço interósseo e se juntam novamente na epífise distal, onde se forma processo estiloide da tíbia. A região da tíbia tem proximalmente uma superfície bem larga, direcionando-se posteriormente até a metade do comprimento e depois anteriormente, da metade à epífise distal, adelgaçando-se. A fíbula é mais delgada, mas também fica mais fina na sua porção mediana (Figura 3.11). Os pés e as mãos são iguais aos apresentados por Winge (1915), estando os dele mais completos.

O espécime LPP-M-120 contém quase todos os ossos do pé direito e esquerdo (Figura 3.12), exceto a falange proximal V do pé direito e falanges médias I e II, proximal IV e distal III cuboide I e todo o dígito I do pé esquerdo. As medidas dos ossos dos pés estão no Apêndice A nas Tabelas A11, A12 e A13.



**Figura 3.11** – Ossos da perna direita da pélvis do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major*. Da esquerda para a direita, fêmur e tíbia-fíbula. Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.



**Figura 3.12** – Pé direito do espécime LPP-M-120, *Holmesina major*. Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

### ***Osteodermos***

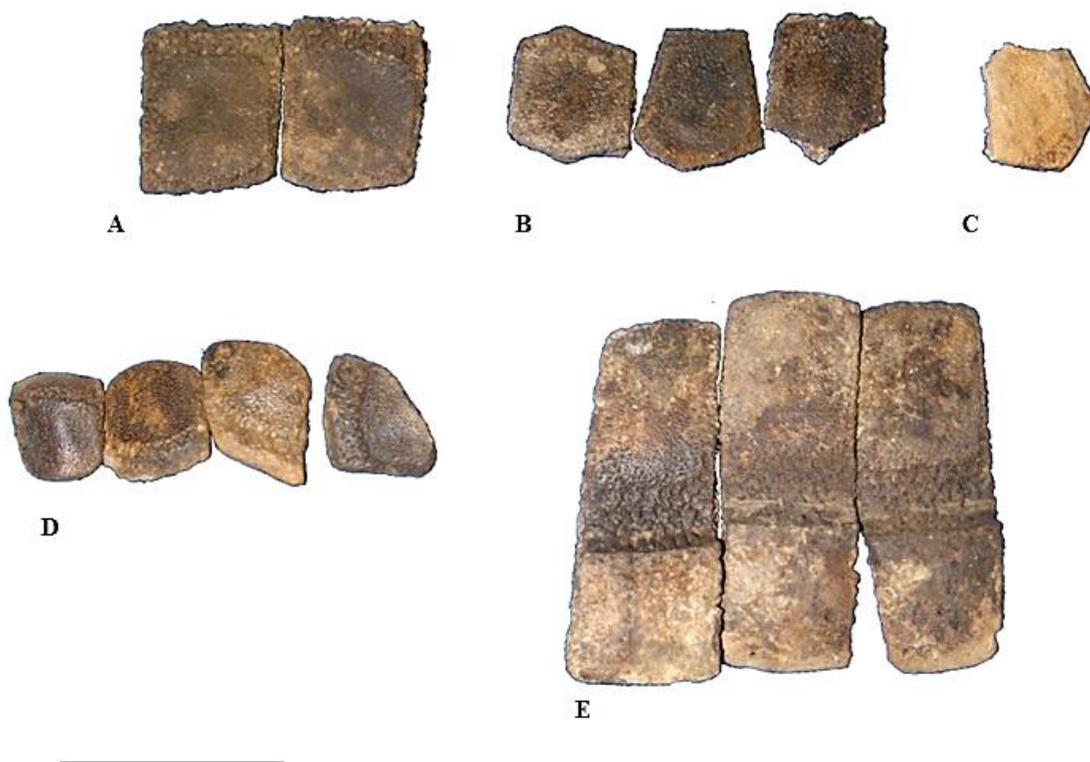
Os dois espécimes apresentam osteodermos dos escudos escapular e pélvico e das cintas móveis e semimóveis da carapaça, além dos osteodermos do escudo cefálico e da cauda (Figura 3.13). Os do escudo escapular têm formas hexagonais curtas e os que se limitam com a banda semimóvel anterior são pentagonais e sua margem posterior retilínea. Também possuem forames laterais e a superfície ventral posterior possui um declive onde se encaixa a superfície articular anterior da placa da primeira banda móvel; os das bandas móveis são retangulares e os maiores têm mais de 110 mm de comprimento e possuem uma porção anterior, a superfície articular anterior separada da porção posterior por uma porção intermédia.

A soma da porção posterior com a intermédia, denomina-se superfície exposta ou ornamentada (GÓIS et al., 2013) e é a partir das ornamentações que podemos diferir as espécies. *H. major* possui forames anteriores na porção intermédia das placas das bandas semimóveis ornamentados diferentemente de *H. occidentalis*; já em *H. paulacoutoi*, essa porção intermédia não é bem ornamentada. A porção posterior dos espécimes de *H. major* analisadas, possuem elevações e depressões na superfície não tão perceptíveis como ocorre em *H. paulacoutoi*, porém, são observadas regiões mais pontuadas nas regiões das depressões. O limite da porção posterior com a porção intermédia é reto.

Os osteodermos da banda semimóvel posterior se parecem com os das bandas móveis, possuem uma superfície articular e uma exposta, entretanto, se colocados sobre uma mesa e pressionados na porção anterior, não se balançam (em gangorra) como ocorrem com os móveis, porque sua superfície ventral não possui angulações sendo a superfície articular declinada dorsalmente. A maioria das placas do escudo pélvico é

hexagonal e menos curtas que a maioria das placas escapulares, mas as que se fundem à da banda semimóvel são anteriormente retilíneas e quadranguloides. A ornamentação dos osteodermos de ambos os escudos se parece com a superfície ornamentada dos osteodermos móveis.

Os osteodermos da região da cabeça têm formas mais variadas, semelhantes aos hexagonais dos escudos e os da cauda assemelham-se aos osteodermos semimóveis, entretanto são curvados e são menos espessos.



**Figura 3.13** – Osteodermos do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major* em vista dorsal. **A)** placas anteriores da cauda; **B)** placas dos escudos da carapaça; **C)** placa do escudo cefálico; **D)** placas da cauda; e **E)** Osteodermos das cintas móveis. Barra de escala = 5 cm. Fotografias por Willian A. F. Dias.

### Índices e outras medidas

O comprimento axial total do animal, da extremidade anterior do crânio à extremidade posterior da vigésima segunda vértebra caudal, é de cerca de 2 m e o espécime 2, embora não possua a cauda completa, estima-se que possua o mesmo tamanho, sendo alguns centímetros menor nas medidas pré-caudais, porém, é mais robusto.

Na Tabela 1 apresentam-se outras medidas retiradas e alguns índices calculados para os dois espécimes depositados na UFSCar, de *H. major* em comparação a outros espécimes e a *H. paulacoutoi*.

**Tabela 3.1** - Outras medidas e alguns índices calculados para os dois espécimes de *Holmesina major* em comparação a outros espécimes e a *H. paulacoutoi*. **Legendas:** \*material da coleção do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais em Belo Horizonte-MG; \*\* média das medidas dos espécimes de *H. major* feitas por Winge (1915) – proveniente da Lapa do Baú e Lapa da Escrivânia nº 11, Lagoa Santa-MG; (?), tamanho estimado por Cartelle (1994). **Abreviações:** LPP-M-120 e LPP-M-121, espécimes de *H. major* da Coleção da UFSCar; UZM2314, medidas do espécime de *H. major* do Universitets Zoologisk Museum, Copenhague, Dinamarca retiradas de Góis et al. (2012); MCL 900/01, espécime de *H. major* da coleção da PUC Minas. IHF, índice de habilidade fossorial.

Índices e outras medidas	LPP-M-120	LPP-M-121	MCL 900/01*	UZM2314	Baú**	Escrivânia**	<i>H. paulacoutoi</i> *
Comprimento axial dorsal (m)	~ 2	~ 2	-	-	-	-	3(?)
Tamanho do fêmur (mm)	334	-	331	-	302	308	320
Espaço interdentário (mm)	13,64	18,61	-	22,5	32,91	-	7,44
Índice braquial	60,22%	-	61,60%	-	-	-	-
Razão do olécrano	33,33%	-	36,60%	-	-	-	-
IHF	0,51	-	0,57	-	-	-	-

### 3.1.5 Discussão

Tem sido citado na literatura que *H. major* era o maior dos pampaterídeos, mas essa estimativa tem sido inferida a partir das dimensões de ossos grandes dos espécimes de Lagoa Santa-Minas Gerais (SCILLATO-YANÉ et al., 2005). Cartelle (1994) e Chávez-Aponte et al. (2008) estimaram que os maiores pampaterídeos atingissem os 3 m de comprimento, assim, *H. major* deveria ser maior, porém, as medidas que tiramos no fêmur direito do espécime LPP-M-120 é um pouco maior que as retiradas do fêmur MCL 900/05 e essas medidas são maiores que as medidas dos espécimes de Winge (1915): da Lapa do Baú (Bahu) e da Lapa da Escrivânia 11 (Escrivanía 11) que, então, proporcionalmente deveriam ter um tamanho total próximo aos dos nossos espécimes.

A medida do comprimento máximo do fêmur de *H. paulacoutoi* está entre o tamanho dos fêmures dos espécimes de *H. major* coleções do Brasil (maiores) e dos de Copenhague (menores). Apesar de não serem do tamanho total estimado, os animais são considerados adultos segundo a classificação de Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010), as epífises dos corpos (centros) das vértebras e as epífises dos fêmures estavam completamente fundidas ao resto do osso.

As suturas pouco visíveis são outro indicativo de que se trata de indivíduos adultos (CARTELLE; DE IULIIS; PUJOS, 2008). As características dos processos pterigoides, de serem tuberculares e expandidos são comuns em Pampatheriidae em contraste a Dasypodidae (CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984).

A inserção do alvéolo do primeiro molariforme na pré-maxila também foi observado por Winge (1915), mas não foi possível observar nos dois espécimes as suturas premaxilomaxilar nas faces laterais e assim torna-se difícil dizer se o alvéolo do

segundo também penetra na pré-maxila como havia descrito Winge (1915) ou se a sutura entre esses dois ossos coincide com o meio do alvéolo como Edmund (1985) propôs. Cartelle; Bohórquez (1984) supuseram que somente o M1 de *H. paulacoutoi* implanta-se na pré-maxila, porque em seu espécime faltam esses dentes e o osso, mas também não é conclusivo.

O valor do espaço interdentário que obtivemos é diferente em cada um dos nossos espécimes, assim como estes se diferem do espécime UZM 2314 obtido por Góis et al. (2012). Esta variação da proximidade dos dentes indica uma variação morfológica intraespecífica. Observadas essas variações, o espaço interdentário de apenas um espécime não é um bom caráter diagnóstico de uma espécie. Possivelmente a média de vários espécimes o seja, dado que os espécimes de *Pampatherium* têm seus dentes mais espaçados que a maioria dos espécimes de *Holmesina*. Outros espécimes de pampaterídeos contêm esses valores aproximados a cada um de nossos espécimes, como e *H. occidentalis* que é de 14 mm; *H. septentrionalis*, 17 mm; e *P. typum*, 22,5 mm (CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984; GÓIS et al., 2012).

Estudos da morfologia do crânio e paleobiogeográficos sugerem que *Holmesina* eram herbívoros pastadores e consumiam vegetais menos abrasivos que *P. typum* e *P. humboldtii* (DE IULIIS; BARGO; VIZCAÍNO, 2000; SCILLATO-YANÉ et al., 2005).

As coossificações pré-sacrais observadas em *H. major* também podem ser observadas em outros cingulados. A primeira coossificação vertebral, denominada de osso mesocervical por Scillato-Yané (1982 apud GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010), é observada em alguns Dasypodidae e com o número de vértebras fundidas variável em diferentes espécies ou intraespecificamente; a presença dos

forames transversos nas laterais indicam a origem segmentar e o total de vértebras fundidas (GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010). A fusão das três primeiras vértebras torácicas no espécime LPP-M-120 e esse mesmo tipo de fusão com adição da sétima cervical no espécime LPP-M-121 são características de Pamphathiidae (PAULA COUTO, 1980). Huxley (1865) denominou de osso trivertebral, a anquilose de três primeiras vértebras torácicas em *Glyptodon* OWEN, 1839 e Scillato-Yané (1982 apud GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010) denominou de osso pós-cervical, a fusão da última cervical com a primeira torácica e estes autores observaram-na em *Tolypeutes*.

Seguiu-se a sugestão de Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010) para contar o número de vértebras fundidas nos ossos mesocervicais e nos trivertebrais/pós-cervicais pelo número de forames transversos, ademais, no espécime LPP-M-121 é possível ver as linhas onde essas vértebras se fundem, porque a fusão não ocorreu totalmente.

Winge (1915) observou essas coossificações vertebrais nos espécimes da Lapa do Baú e Lapa da Escrivânia nº 11 e também verificou que houve variação na composição no número de ossos em seus espécimes, mas não sabia o número exato de vértebras dorsais e de costelas que *H. major* possuía.

Observou-se também que a primeira vértebra anterior fundida ao quadril é uma segunda lombar, por suas características assemelharem-se às outras vértebras dorsais xenártricas. Gaudin (1999) cita que provavelmente *Priodontes* tenha uma terceira vértebra lombar que é a primeira a fundir-se ao sacro.

O número de vértebras lombares em *H. major* é inferior à maioria das espécies de Dasypodidae e o número de ossos da coluna vertebral pré-caudal diminui em consequência das coossificações. O número de vértebras pré-sacrais é menor em

tetrápodes encouraçados do que aqueles filogeneticamente mais próximos não-encouraçados, mas, em Dasypodidae, observa-se uma mudança no número de segmentos acompanhada com mudanças de tamanho e morfofuncionais de espécies dentro do mesmo gênero (GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010). Esses autores, ao analisar os clados (subfamílias) dentro de Dasypodidae, observaram que há uma tendência na redução das vértebras toracolombares (dorsais) de acordo com uma maior rigidez na carapaça em Euphractinae WINGE, 1923 em comparação às espécies dos outros clados (GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010). Assim sendo, a redução de vértebras nos pampaterídeos se deve também à rigidez de sua carapaça.

Winge (1915) descreveu pelo menos 29 vértebras caudais para *H. major*, porém, o espécime LPP-M-120 possui todas, mas elas são apenas 22. A variação intraespecífica no número de vértebras caudais ocorre em outros grupos de mamíferos (FETTUCCIA; SIMÕES-LOPES, 2004), mas uma melhor análise nos espécimes de Lagoa Santa deve ser feita para melhores conclusões.

As primeiras vértebras caudais apresentam diâmetro do processo transversal relativamente grande e corpos largos e vai diminuindo gradativamente da primeira à vigésima segunda vértebra, isso reflete uma cauda grossa e longa do animal em vida que provavelmente a utilizava como apoio (“um tripé”) durante momentos em que se posicionava bipedalmente olhando o entorno, ou durante a realização de atividades em que os membros anteriores eram escalados e também servia de equilíbrio para o corpo quando caso se deslocasse bipedalmente, fato que é observado nos pangolins e tatus atuais e provavelmente em preguiças terrícolas (COOMBS, 1983; ROSE, 2001). Segundo Medri; Mourão; Rodrigues (2011), esta postura nos xenatros também é possibilitada devido às vértebras xenártricas.

Outra característica dos xenartros é a fusão do sacro e os outros ossos pélvicos (EMRY, 2004) e *H. major* apresenta uma cintura pélvica com os ossos bem anquilosados em uma estrutura proporcionalmente grande, sendo a maior ossificação de seu endosqueleto. É uma estrutura tão bem fusionada que não é fácil distinguir cada osso.

Nas cavidades pélvicas dos dasipodídeos, alojam-se as vísceras do sistema reprodutor, urinário e intestino e também se fixam os corpos eréteis da genitália externa (ALBERTO et al., 2010) o mesmo deveria ocorrer com os pampatérios. Uma função da cintura pélvica entre os animais é distribuir equilibradamente o peso do corpo durante o deslocamento sem perder a transferência de força do corpo (LIEBICH; KÖNIG, 2002 apud ALBERTO et al., 2010).

O membro anterior apresenta um antebraço mais curto, o índice braquial do animal é pequeno. A ulna apresenta um olécrano que mede exatamente um terço do seu total. As razões do olécrano dos Pampatheriidae são menores que as de tatus escavadores atuais (MILNE; VIZCAÍNO; FERNICOLA, 2009, FARIÑA; VIZCAÍNO; DE IULIIS, 2012). Podemos assemelhar o IHF do espécime LPP-M-120 (0,51) ao de *Tolypeutes matacus* (IHF = 0,54 e razão olécrano = 34%) que é considerado um tatu cursorial não-escavador e diferenciá-los de *Chlamyphorus truncatus* (IHF = 1,15 e razão olécrano = 54%) que são considerados animais fossoriais (VIZCAÍNO; FARIÑA; MAZZETTA, 1999). Um olécrano proporcionalmente grande melhora a distância perpendicular do tríceps que são músculos extensores dos antebraços, condição que melhora no momento da escavação (FARIÑA; VIZCAÍNO; DE IULIIS, 2012).

Buchman; Lopes; Caron (2009; 2010), com base em dados paleoicnológicos, excluíram a possibilidade de os pampaterídeos serem os escavadores de algumas

paleotocas do Rio Grande do Sul. Mesmo que não fossem fossoriais e construtores das paleotocas, possuem algumas características de animais escavadores como, baixo índice braquial, mãos menores que o rádio (se descontar o tamanho das falanges ungueais), metacarpos curtos, falanges proximais curtas, acrômio largo na escápula, entre outros caracteres (COOMBS, 1983) e evoluíram dentro de uma linhagem em que os ancestrais eram escavadores (GAUDIN, 1999; DESBIEZ; KLUYBER, 2013).

As clavículas de ambos os espécimes são fortes e achatadas, assim como os tatus que apresentam clavículas bem desenvolvidas ligando o esterno à escápula em comparação a outros quadrúpedes que utilizam os membros anteriores somente para locomoção (ALBERTO et al., 2010).

Tanto a superfície ornamentada dos osteodermos móveis e semimóveis posteriores como a superfície total dos outros osteodermos da carapaça sempre contêm uma figura central elevada e com margens laterais sulcadas e foraminadas, uma condição plesiomórfica dentro de Cingulata presente em *Holmesina* e em outros pampaterídeos como *Scirrotherium* e *Kraglievichia* (SCILATO-YANÉ et al., 2005). Em média, as placas de *H. paulacoutoi* são dimensionalmente maiores que as de *H. major* e possuem mais pontuações, entretanto, as placas de *H. major* são mais rugosas que as de *H. occidentalis* (Figura 3.14) (SCILLATO-YANÉ et al., 2005).



**Figura 3.14** - Osteodermos de *Holmesina major* da coleção da UFSCar (LPP-M-120 e LPP-M-121) em comparação aos osteodermos de *H. paulacoutoi* (MCL 2305/01). Legenda: P, Osteodermos de *H. paulacoutoi*; M, osteodermos de *H. major*. Barra de escala = 3 cm.

### 3.1.6 Conclusão

Algumas estruturas de Pampatheriidae que não haviam sido completamente descritas em outros trabalhos, foram descritas neste devido à integridade dos espécimes da Gruta da Lapinha, principalmente as vértebras xenártricas e ossos da pélvis.

Comparações entre os espécimes LPP-M-120 e LPP-M-121 resultaram na constatação de algumas variações morfológicas intraespecíficas sutis no esqueleto axial, entretanto, a variação do tamanho do espaço interdentário mostrou que esta não é uma boa característica diagnóstica de uma espécie.

As análises morfológicas e comparações mostram claramente que *H. paulacoutoi* era uma clado distinto de *H. major*, embora tenham tido uma distribuição geográfica muito próxima no nordeste (vide CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984) e no sul do Brasil.

## Referências

- ALBERTO, M. L. V.; OLIVEIRA, C. M.; RODRIGUES, M. N.; OLIVEIRA, A. B.; MIGLINO, M. A.; AMBRÓSIO, C. E. Funções Ósseas do Esqueleto de Tatu (*Euphractus Sexinctus*). **Acta Veterinaria Brasilica**, v. 4, n. 2, p. 86-91, 2010.
- BUCHMANN, F. S.; LOPES, R. P., CARON, F. Icnofósseis (Paleotocas e Crotovinas) Atribuídos a Mamíferos Extintos no Sudeste e Sul do Brasil. **Revista Brasileira De Paleontologia**, v. 12, n. 3, p. 247-256, 2009.
- BUCHMANN, F. S.; LOPES, R. P.; CARON, F. Paleotoca do Município de Cristal, RS - Registro da atividade fossorial de mamíferos gigantes extintos no sul do Brasil. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A. C. S, BERBERT-BORN, M.; SALLUN FILHO, W.; QUEIROZ, E.T. (Eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. 2010.
- CARTELLE, C. **Tempo passado**. Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais. Belo Horizonte, Editora Palco. 1994. 131 p.
- CARTELLE, C.; BOHÓRQUEZ, G. A. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. n. 4, p. 229-254. 1984.
- CARTELLE, C.; DE IULIIS, G.; PUJOS F. 2008. A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). **Comptes Rendus Palevol**, v. 7, n. 6, p. 335-346, 2008.
- ČERVENÝ, Č. Distinguishing characteristics on ossa sesamoidea phalangis distalis in cattle (*Bos primigenius* f. *Taurus* Linné 1758): **Acta Veterinaria Brno**, v. 54, p. 119-128, 1985.
- CHÁVEZ-APONTE, E. O.; HERNÁNDEZ, I. A.; FINOL, H. J.; BARRIOS, N.; CARLOS, E.; BOADA-SUCRE, A.; CARRILLO-BRICEÑO, J. D. Histología y ultraestructura de los osteodermos fósiles de *Glyptodon clavipes* y *Holmesina* sp.(Xenarthra: Cingulata). **Interciencia**, v. 33, n. 8, p. 616-619, 2008.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P.; BARGO, S.; BOND, M.; CANDELA, A. M.; CARLINI, A. A.; DESCHAMPS, C. M.; DOZO, M. T.; ESTEBAN, G.; GOIN, F. J.; MONTALVO, C. I.; NASIF, N.; NORIEGA, J. I.; ORTIZ JAUREGUIZAR, E.; PASCUAL, R.; PRADO, J. L.; REGUERO, M. A.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; SOIBELZON, L.; VERZI, D. H.; VIEYTES, E. C.; VIZCAÍNO, S. F.; VUCETICH, M. G. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. **Ameghiniana**, Publicación Especial n.11. p. 257-278. 2007.

COOMBS, M. C. Large Mammalian Clawed Herbivores: A Comparative Study. **Transactions of the American Philosophical Society**, New Series, v. 73, n.7, p. 1-96, 1983.

DE IULIIS, G.; BARGO, M. S.; VIZCAÍNO, S. F. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 4. p. 743-754. 2000.

DE IULIIS, G.; PUJOS, F.; CARTELLE, C. A new ground sloth (Mammalia: Xenarthra) from the Quaternary of Brazil. **Comptes Rendus Palevol**, v. 8, p. 705–715, 2009.

DELSUC, F.; CATZEFLIS, F. M.; STANHOPE, M. J.; DOUZERY, E. J. P. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1476, p. 1605-1615, 2001.

DESBIEZ; A. L. J.; KLUYBER, D. The Role of Giant Armadillos (*Priodontes maximus*) as Physical Ecosystem Engineers. **Biotropica**, v. 45, n. 5, p. 537-540, 2013.

EDMUND, A. G. The fossil giant armadillos of North America (Pampatheriinae, Xenarthra=Edentata). In: MONTGOMERY, G. G. (ed.). **The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas**. Smithsonian Institution Press. 1985, p. 83-94.

- EMRY, R. J. Chapter 10: The Edentulous Skull of the North American Pangolin, *Patriomanis americanus*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, p. 130-138, 2004.
- FARIÑA, R. A.; VIZCAÍNO, S. F.; DE IULIIS, G. **Megafauna**. Giant Beasts of Pleistocene South America. Indiana University Press. 2012.
- FETTUCCIA, D. C.; SIMÕES-LOPES, P. C. 2004. Morfologia da coluna vertebral do boto cinza, *Sotalia guianensis* (Cetacea, Delphinidae). **Biotemas**, v. 17, n.2, p. 125-148, 2004.
- GALLIARI, F. C.; CARLINI, A. A.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**, v. 75, n. 4, p. 326-333, 2010.
- GAUDIN, T. J. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). **Fieldiana**. Geology. New Series, n. 41, p. 1- 38. 1999.
- GÓIS, F. **Análisis morfológico y afinidades de los Pamphathiidae (Mammalia, Xenarthra)**. 2013. Tese (Doutorado em Ciências Naturais). Facultad de Ciencias Naturales y Museo. La Plata. 2013.
- GÓIS, F.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; CARLINI, A. A.; UBILLA, M. Una nueva especie de *Holmesina* Simpson (Xenarthra, Cingulata, Pamphathiidae) del Pleistoceno de Rondônia, Sudoeste de La Amazonia, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 15, n. 2, p. 211-227, 2012.
- GÓIS, F.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; CARLINI, A. A.; GUILHERME, E. A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pamphathiidae) from the late Miocene of South America. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 37, n. 2, p. 177-188, 2013.
- HUXLEY, T. H. On the osteology of the genus *Glyptodon*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, p 31-70, 1865.
- JAMES, G. T. An Edentate from the Pleistocene of Texas. **Journal of Paleontology**, v. 31, n. 4, p. 796-808, 1957.

MEDRI, I. M.; MOURAO, G. M.; RODRIGUES, F. H. G. Ordem Pilosa. In: REIS, N. R. dos.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. de. **Mamíferos do Brasil**. 2 ed. Londrina: Nelio R. dos Reis, 2011. p. 91-106. Cap. 4.

MILNE, N.; VIZCAÍNO, S. F.; FERNICOLA, J. C. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. **Journal of Zoology**, v. 278, p. 48-56, 2009

MÖLLER-KRULL, M.; DELSUC, F.; CHURAKOV, G.; MARKER, C.; SUPERINA, M.; BROSIUS, J.; DOUZERY, E. J. P.; SCHMITZ, J. Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, and sloths). **Molecular Biology and Evolution**, v. 24, n. 11, p. 2573-2582, 2007.

PAULA COUTO, C. 1980. Um tatu gigante do pleistoceno de Santa Catarina. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 52, n. 3, p. 527-531, 1980.

PORPINO, K. O.; FERNICOLA, J. C.; BERGQVIST, L. P. A new cingulate (Mammalia: Xenarthra), *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the Late Pleistocene of Northeastern Brazil. **Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 3, p. 881-893, 2009.

ROSE, K. D. Edentata and Pholidota (Armadillos, Anteaters and Tree Sloths). **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1-7, 2001.

SCILLATO-YANÉ, G. J.; CARLINI, A. A.; TONNI, E. P.; NORIEGA, J. I. Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 20, n. 1, p. 131-138, 2005.

SIDORKEWICJ, N. S.; CASANAVE, E. B. Morphological characterization and sex-related differences of the mandible of the armadillos *Chaetophractus vellerosus* and *Zaedyus pichiy* (Xenarthra, Dasypodidae), with consideration of dietary aspects. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 103, n. 2, p. 153-162, 2013.

SIMPSON, G.G. 1930. *Holmesina septentrionalis*, extinct giant armadillo of Florida. **American Museum Novitates**, n. 442, p. 1-10, 1930.

- STEBBINS, G. Ledyard. Coevolution of grasses and herbivores. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 75-86, 1981.
- VAUGHAN, T. A.; RYAN, J. M.; CZAPLEWSKI, N. J. **Mammalogy**. Jones & Bartlett Publishers, 1999.
- VIZCAÍNO, S. F.; DE IULIIS, G.; BARGO, M. S. 1998. Skull Shape, Masticatory Apparatus, and Diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): When Anatomy Constrains Destiny. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 5, n. 4, p. 291-322, 1998.
- VIZCAÍNO, S. F.; FARIÑA, R. A.; MAZZETTA, G. V. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. **Acta Theriologica**, v. 44, n. 3, p. 309-320, 1999.
- VIZCAÍNO, S. F.; MILNE, N. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). **Journal of Zoology**, v. 257, n. 1, p. 117-127, 2002.
- VIZCAÍNO, S. F.; DE IULIIS, G. Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). **Journal Information**, v. 29, n. 1, 2003.
- WINGE, H. **Jordfundne og nulevende gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien**. Med udsigt over gumlernes indbyrdes slægtskab. Copenhagen: E. Mus. Lundii. 1915.

## APÊNDICE A – LISTA DE TABELAS COM AS MEDIDAS MORFOLÓGICAS DE PAMPATÉRIOS

**Tabela A1** – Medidas de regiões dos ossos do lado direito da cabeça de espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120 e LPP-M-121, espécimes de *H. major* da Coleção da UFSCar; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo/osso	Osso/parte do osso	Medida (mm)	
		LPP-M-120	LPP-M-121
Crânio	Comprimento máximo dorsal	297,69	296,99
	Altura máxima	104,89	119,65
	Nasal (comprimento máximo)	132,24	x
	Largura máxima arcos zigomáticos	176,79	x
	Largura palato entre os dentes posteriores	30,69	36,58
	Largura craniana nas cavidades temporais	66,30	71,82
	Diâmetro máximo do forame magno	34,88	35,72
	Comprimento entre as bordas dos côndilos occipitais	34,88	35,72
	Maxila (comprimento máximo)	203,36	200,89
	Pré-maxila (comprimento máximo)	18,24	21,04
Mandíbula	Occipital (largura máxima)	125,10	122,84
	Comprimento máximo	x	~224
	Comprimento do corpo	x	191,11
	Altura máxima	157,17	~160
	Altura condilar	~139,5	~152,5
	Largura máxima do ramo	~98	103,14
	Altura do corpo no primeiro dente	x	16,37
	Altura do corpo no último dente	63,50	65,06

**Tabela A2** – Medidas das coroas dos dentes do lado direito de espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120; LPP-M-121, espécimes de *H. major* da Coleção da UFSCar; UZM2314, medidas do espécime de *H. major* do Universitets Zoologisk Museum, Copenhague, Dinamarca retiradas de Góis et al. (2012). Legendas: \* média das medidas de espécimes de *H. major* feitas por Winge (1915) – proveniente da Lapa do Baú, Lagoa Santa-MG; M, molariforme; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Dentição	Dente	Medida da coroa (mm)			
		LPP-M-120	LPP-M-121	UZM2314	Baú*
Dentes maxilares	Fileira direita (comprimento Máximo)	177,85	178,60	x	197,00
	M1	x	8,46	8,10	8,33
	M2	9,15	9,90	11,00	11,00
	M3	9,55	12,40	13,00	12,25
	M4	18,10	17,70	19,10	18,00
	M5	22,25	24,45	24,10	24,00
	M6	23,90	26,60	26,00	26,00
	M7	24,45	25,10	24,10	24,50
	M8	25,45	22,45	22,00	22,00
	M9	17,92	17,00	18,00	18,00
Dentes mandibulares	Fileira direita (comprimento Máximo)	x	176,69	x	176,00
	M1	x	7,27	x	8,00
	M2	x	9,70	x	10,00
	M3	x	11,72	x	12,62
	M4	x	17,65	x	17,00
	M5	x	23,22	x	23,25
	M6	x	25,42	x	24,42
	M7	x	25,17	x	23,25
	M8	x	24,12	x	21,84
	M9	x	20,40	x	16,84

**Tabela A3** – Medidas de regiões dos ossos das vértebras cervicais de espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120,; LPP-M-121, espécimes de *H. major* da Coleção da UFSCar; MCL 900, espécime de *H. major* da coleção do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais em Belo Horizonte-MG; C: vértebra cervical; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo/osso	Osso/ região óssea	Parte do osso	Medida (mm)		
			LPP-M-120	LPP-M-121	MCL 900/87 e 88
Vértebras cervicais	C <sub>1</sub> : atlas	Altura máxima	51,67	54,22	55,15
		Comprimento máximo	29,40	40,28	37,37
		Comprimento corpo	23,19	21,61	20,85
		Altura cranial corpo	9,75	9,11	8,25
		Largura corpo	73,89	78,31	78,52
	C <sub>2</sub> :áxis +C <sub>3</sub> +C <sub>4</sub> +C <sub>5</sub> (osso mesocervical)	Altura máxima	81,49	71,89	73,50
		Comprimento máximo	86,90	92,02	86,32
		Diâmetro máximo processo transverso	102,15	110,77	103,35
		Comprimento corpo	85,00	85,50	84,17
		Altura caudal corpo	9,29	8,35	11,15
	C <sub>6</sub>	Altura máximo	44,75	42,37	x
		Comprimento máximo	24,06	23,26	x
		Comprimento do corpo	15,79	17,20	x
		Altura caudal corpo	10,31	9,12	x
		Largura corpo	65,26	70,11	x
		Diâmetro processo transverso	106,15	114,72	x
	C <sub>7</sub>	Altura máximo	52,60	x	x
		Comprimento máximo	x	x	x
		Comprimento corpo	17,04	x	x
		Altura caudal corpo	9,02	6,55	x
		Diâmetro processo transverso	111,75	111,80	x

**Tabela A4** – Medidas de regiões dos ossos das vértebras torácicas sem xenartria em espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120; LPP-M-121, espécimes de *H. major* da Coleção da UFSCar; MCL 900/93, espécime de *H. major* da coleção do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais em Belo Horizonte-MG; T, vértebra torácica; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)		
			LPP-M-120	LPP-M-121	MCL 900/93
Vértebras torácicas	T <sub>1</sub> + T <sub>2</sub> + T <sub>3</sub> (osso trivertebral)	Altura máxima	96,09	103,62	99,00
		Comprimento do corpo	85,35	78,02	86,20
		Altura caudal do corpo	17,26	15,95	19,97
		Largura cranial do corpo	64,77	x	70,50
		Largura caudal do corpo	47,54	50,06	50,50
		Ângulo cranial do processo espinoso	~30°	~45°	~45°
		Ângulo caudal do processo espinoso	~45°	~40°	~45°
		Altura máxima	75,14	93,29	x
		Diâmetro do processo transversal	70,92	79,06	x
	T <sub>4</sub>	Altura cranial do corpo	17,50	17,16	x
		Comprimento do corpo	33,40	29,07	x
		Largura cranial do corpo	39,72	38,70	x
		Ângulo do processo espinoso	~30°	~45°	x
		Altura máxima	78,36	88,76	x
		Diâmetro processo transversal	x	75,70	x
	T <sub>5</sub>	Altura cranial do corpo	20,80	19,42	x
		Comprimento do corpo	32,55	30,65	x
		Largura cranial do corpo	38,17	36,99	x
Ângulo do processo espinoso		~30°	~45°	x	
Ângulo do processo espinoso		~60°	~45°	x	

**Tabela A5** – Medida de regiões ósseas das vértebras xenártricas em espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120; LPP-M-121, espécimes de *H. major* da Coleção da UFSCar; T: vértebra torácica; L, vértebra lombar; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)	
			LPP-M-120	LPP-M-121
Vértebras xenártricas	T <sub>6</sub>	Altura máxima	x	89,60
		Diâmetro do processo transversos	x	76,06
		Altura cranial do corpo	20,89	18,72
		Comprimento do corpo	31,22	31,76
		Largura cranial do corpo	35,30	36,14
		Ângulo do processo espinoso	~45°	~45°
	T <sub>7</sub>	Altura máxima	x	84,90
		Diâmetro do processo transversos	x	82,97
		Altura cranial do corpo	22,09	24,15
		Comprimento do corpo	32,44	33,05
		Largura cranial do corpo	38,92	34,42
		Ângulo do processo espinoso	~60°	~45°
	T <sub>8</sub>	Altura máxima	x	85,16
		Diâmetro processo transversos	x	90,79
		Altura cranial do corpo	x	25,75
		Comprimento do corpo	31,01	34,54
		Largura do corpo	38,44	43,00
	T <sub>9</sub>	Altura máxima	x	85,72
		Diâmetro processo transversos	x	94,49
		Altura do corpo	x	26,95
Comprimento do corpo		31,55	33,47	
Largura do corpo		37,40	41,60	
T <sub>10</sub>	Altura máxima	x	86,94	
	Diâmetro processo transversos	x	91,57	
	Altura cranial do corpo	x	27,41	
	Comprimento do corpo	33,39	33,71	
	Largura do corpo	38,96	40,24	
L <sub>1</sub>	Altura máxima	92,41	94,76	
	Diâmetro do processo transversos	97,39	126,35	
	Altura caudal do corpo	27,59	27,25	
	Comprimento do corpo	34,46	33,69	
		Largura caudal do corpo	37,49	21,94

**Tabela A6** – Medidas de regiões ósseas das vértebras caudais do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major* da Coleção da UFSCar. Abreviações: Cd, vértebras caudais, x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)
		Altura máxima	77,47
	Cd <sub>1</sub>	Diâmetro processo transversos	234,87
		Altura caudal do corpo	32,81
		Comprimento do corpo	40,76
		Largura caudal do corpo	49,12
	Cd <sub>6</sub>	Altura máxima	x
		Diâmetro do processo transversos	130,40
		Altura caudal do corpo	31,47
		Comprimento do corpo	46,96
	Cd <sub>12</sub>	Largura caudal do corpo	40,64
Vértebras caudais		Altura máxima	x
		Diâmetro processo transversos	x
		Altura caudal do corpo	~21,6
	Comprimento do corpo	41,79	
	Cd <sub>17</sub>	Largura caudal do corpo	28,41
		Diâmetro processo transversos	x
		Altura caudal do corpo	13,51
	Cd <sub>22</sub>	Comprimento do corpo	32,7
		Largura caudal do corpo	19,89
		Diâmetro processo transversos	~11,5
		Altura caudal do corpo	5,79
		Comprimento do corpo	16,06
		Largura caudal do corpo	8,51

**Tabela A7** – Medidas de regiões dos ossos da cintura escapular em espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120, “espécime 1” de *H. major* da Coleção da UFSCar; MCL 900, espécime de *H. major* da coleção do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais em Belo Horizonte-MG; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)	
			LPP-M-120	MCL 900/100 e 44
Cintura escapular	Escápula	Comprimento rostrocaudal da cavidade glenoide	46,91	47,00
		Comprimento dorsoventral da cavidade glenoide	28,06	29,75
		Comprimento do glenoide à margem medial	~21,8	x
		Comprimento acrômio	30,50	30,00
		Comprimento do processo coracoide	75,35	77,52
	Clavícula	Comprimento máximo	~122	129,02
		Largura máxima superfície articular com a escápula	31,46	~30
		Altura máxima superfície articular com a escápula	15,70	14,72
	Manúbrio	Largura transversa máxima região da superfície articular com o esterno	~57	42,52
		Comprimento máximo	87,99	x
		Largura máxima	74,82	x

**Tabela A8** – Medidas de regiões dos ossos dos membros anteriores em espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120, espécime de *H. major* da Coleção da UFSCar; MCL 900/01, espécime de *H. major* da coleção do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais em Belo Horizonte-MG; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)	
			LPP-M-120	MCL 900/02, 03 e 04
Membros anteriores	Úmero	Comprimento máximo	228,97	233,70
		Largura epífise proximal	60,08	66,27
		Altura epífise proximal	56,99	62,00
		Largura epífise distal	77,64	79,32
		Altura epífise distal	x	30,55
	Ulna	Comprimento máximo	219,68	227,07
		Olécrano	73,93	82,40
	Rádio	Comprimento máximo	137,88	143,95
		Largura epífise distal	41,99	40,20
		Largura epífise proximal	38,30	37,15

**Tabela A9** – Medidas de regiões ósseas da cintura pélvica em espécimes de *Holmesina major*. Abreviações: LPP-M-120, LPP-M-121 espécimes de *H. major* da Coleção da UFSCar; L<sub>2</sub>, segunda vértebra lombar; S<sub>10</sub>, décima vértebra sacral; x, medidas não retiradas porque a região óssea estava incompleta.

Conjunto ósseo/osso	Osso/ região óssea	Parte do osso	Medida (mm)	
			LPP-M-120	LPP-M-121
Cintura pélvica (todos os ossos fundidos: pélvis +L2 +sacro)	L <sub>2</sub>	Altura cranial do corpo	27,86	27,74
		Largura cranial do corpo	42,51	42,82
	S <sub>10</sub>	Altura caudal do corpo	30,65	25,05
		Largura caudal do corpo	53,70	57,92
	Crista sacral medial	Comprimento máximo	471,20	450,07
		Altura máxima	54,76	49,20
	Posterior do sacro	Diâmetro máximo	302,49	308,94
	Forame obturado	Diâmetro máximo	129,75	142,41
	Asa do sacro	Raio da asa à crista medial	160,44	x
	Saída pélvica	Altura máxima	217,84	212,80

**Tabela A10** – Medidas de regiões ósseas dos membros posteriores do espécime LPP-M-120, de *Holmesina major* da Coleção da UFSCar.

Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)
Membros posteriores	Fêmur	Comprimento máximo	323,99
		Largura máxima 3° trocânter	71,03
		Largura (diâmetro transversal) da epífise proximal	113,84
		Altura máxima epífise proximal	68,82
		Largura (diâmetro transversal) da epífise distal	85,78
		Altura máxima epífise distal	86,57
	Tíbia-fíbula	Comprimento máximo	198,54
		Largura (diâmetro transversal) da epífise prox.	85,04
		Altura epífise proximal	68,82
		Largura da epífise distal	82,18
		Altura epífise distal	48,26
		Largura máximo tíbia (altura máximo)	72,81
Abertura - diâmetro máximo (espaço interósseo)	114,15		
Outros ossos	Patela	Comprimento máximo	32,95

**Tabela A11** – Medidas de regiões dos ossos do tarso do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major*.

Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)
Tarso	Astrágalo	Comprimento máximo	49,92
		Largura máxima	59,70
		Altura máxima	29,55
	Calcâneo	Comprimento máximo	102,20
		Altura máximo tuber calcis	63,30
		Largura máxima tuber calcis	19,70
	Cuboide	Largura máxima na superfície articular talar	45,50
		Altura máximo	32,91
	Navicular	Largura na superfície articular com o calcâneo	30,51
		Altura máxima	31,60
	Cuneiforme I	Largura máxima (superfícies articulares)	54,80
		Comprimento máximo	45,84
		Comprimento máximo	29,54
	Cuneiforme II	Largura máxima	25,72
		Altura máxima	16,79
		Comprimento máximo	12,34
	Cuneiforme III	Largura máxima	13,97
		Altura máxima	23,49
		Comprimento máximo	21,61
		Largura máxima	24,77
		Altura máxima	23,30

**Tabela A12** – Medidas de regiões dos ossos do metatarso do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major* da Coleção da UFSCar.

Conjunto ósseo	Ossos	Parte do osso	Medida (mm)
Metatarso	Metatarso I	Comprimento máximo	25,31
		Altura máxima	20,35
		Largura proximal máxima (máxima)	17,34
		Largura distal máxima	18,36
	Metatarso II	Comprimento máximo	50,80
		Altura proximal máxima (máxima)	24,81
		Altura distal máxima	18,75
		Largura máxima	22,14
	Metatarso III	Largura proximal máxima	21,15
		Largura distal máxima	20,62
		Comprimento máximo	54,87
		Altura proximal máxima (máxima)	24,46
	Metatarso IV	Altura distal máxima	20,72
		Largura proximal máximo (máxima)	26,32
		Largura distal máxima	21,89
		Comprimento máximo	45,86
Metatarso V	Altura proximal máxima (máxima)	22,74	
	Altura distal máxima	17,71	
	Largura proximal máxima	21,03	
	Largura distal máxima (máxima)	25,09	

**Tabela A13** – Medidas de regiões das falanges posteriores do espécime LPP-M-120 de *Holmesina major* da Coleção da UFSCar.

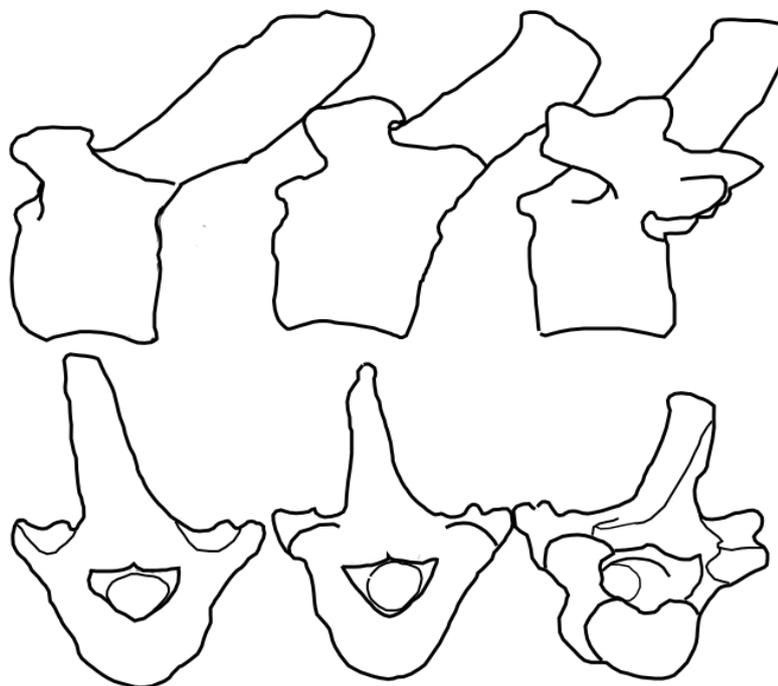
Conjunto ósseo	Osso	Parte do osso	Medida (mm)		
Falanges posteriores	Falange proximal I	Comprimento máximo	22,34		
		Altura máxima	14,60		
		Largura proximal máxima (máxima)	19,06		
	Falange proximal II	Falange proximal II	Largura distal máxima	16,89	
			Comprimento máximo	17,41	
		Altura proximal máxima (máxima)	18,61		
		Altura distal máximo	11,67		
		Largura proximal máxima (máxima)	22,02		
	Falange proximal III	Falange proximal III	Largura distal máxima	18,69	
			Comprimento máximo	13,70	
			Altura máxima	21,55	
	Falange proximal IV	Falange proximal IV	Largura máxima	23,05	
			Comprimento máximo	13,19	
			Altura máxima	19,21	
	Falange medial II	Falange medial II	Largura máxima	24,39	
			Comprimento máximo	21,20	
			Altura máxima	14,93	
	Falange medial III	Falange medial III	Largura máxima	21,43	
			Comprimento máximo	19,31	
			Altura máxima	14,00	
	Falange medial IV	Falange medial IV	Largura máxima	22,95	
			Comprimento máximo	20,14	
			Altura máxima	15,15	
	Falange medial V	Falange medial V	Largura máxima	23,28	
			Comprimento máximo	10,20	
			Altura máxima	13,60	
	Falange distal I	Falange distal I	Largura máxima	17,26	
			Comprimento máximo (dígito do pé esquerdo)	29,95	
			Altura máxima	14,81	
			Largura proximal (máximo)	25,27	
Largura distal			~15		
Falange distal II			Falange distal II	Comprimento máximo	38,38
				Altura máxima	16,30
				Largura proximal (máximo)	31,97
Falange distal III			Falange distal III	Largura distal	~22
				Comprimento máximo	38,17
				Altura máxima	18,57
Falange distal IV			Falange distal III	Largura proximal (máximo)	31,90
				Largura distal	~22,3
				Comprimento máximo (dígito do pé esquerdo)	~41
Falange distal V			Falange distal IV	Altura máxima	17,00
	Largura proximal máximo (máximo)	32,69			
	Comprimento máximo	26,49			
Falange distal V	Falange distal V	Altura máximo	16,92		
		Largura proximal máximo (máximo)	24,97		
		Largura distal	~14		

## APÊNDICE B – VISTA DORSAL DA MANDÍBULA DE *Holmesina major*



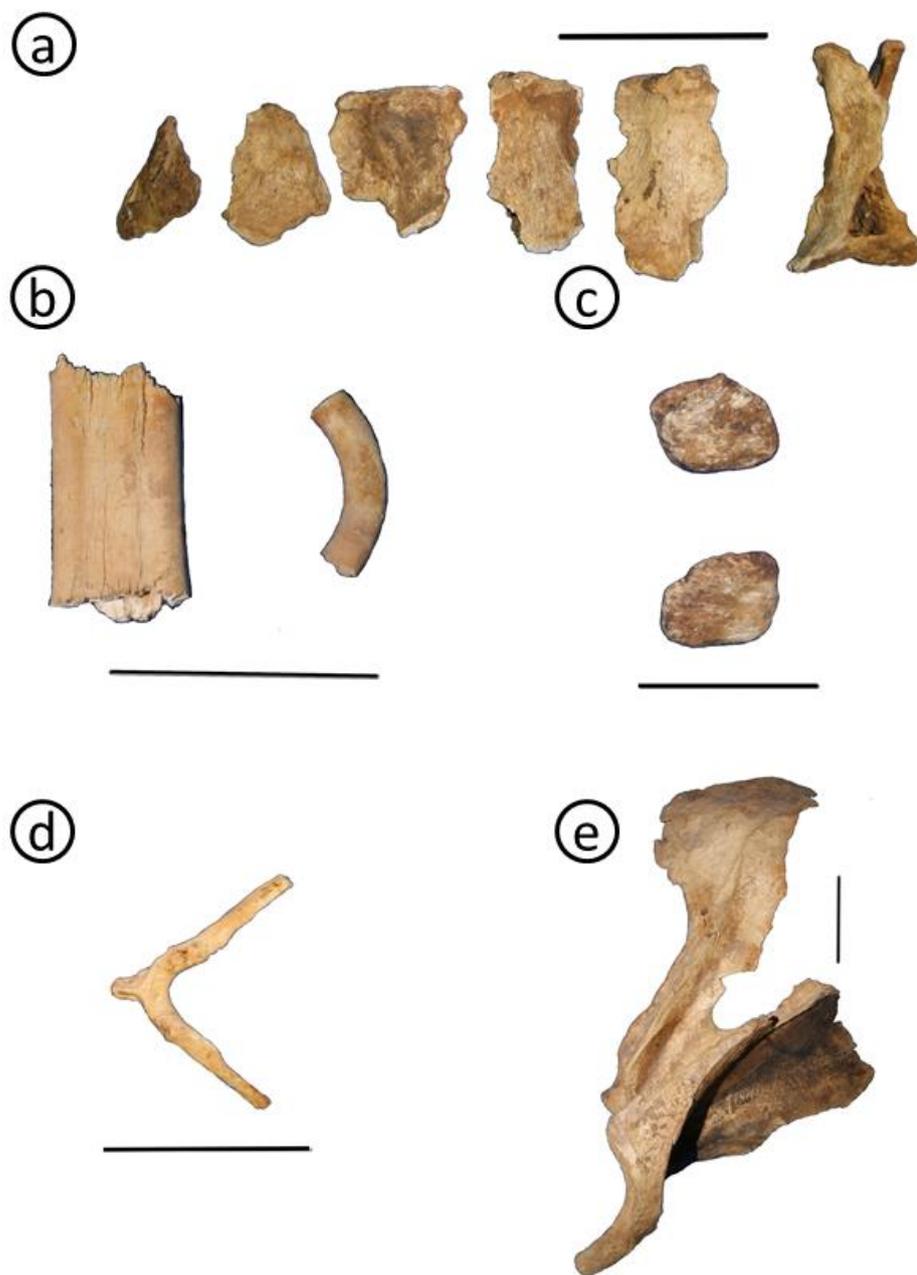
**Figura B1** – Mandíbula direita do espécime LPP-M-121 de *Holmesina major*. Vista dorsal. Fotografia por Willian A. F. Dias.

## APÊNDICE C – DESENHO DAS VÉRTEBRAS XENÁRTRICAS DE *Holmesina major*



**Figura C1** – Vértebras xenártricas T<sub>5</sub>, T<sub>6</sub> e T<sub>7</sub> de *Holmesina major*. Vista lateral esquerda (acima). Vista posterior (abaixo). Imagem por Jorge F. Moura de Jesus.

## APÊNDICE D – OUTROS ELEMENTOS DO ESQUELETO DE *Holmesina major*



**Figura D1** – Outros elementos do endoesqueleto de *Holmesina major*. **a)** arcos hemais do espécime LPP-M-120; **b)** vista lateral de dentes do espécime LPP-M-121, molariforme posterior da mandíbula esquerda (à esquerda) e primeiro molariforme da mandíbula direita (à direita); **c)** vista ventral das patelas do espécime LPP-M-120; **d)** osso hioide do espécime LPP-M-121; e **e)** escápula do espécime LPP-M-120. Barras de escala = 5 cm. Fotografias de Willian A. F. Dias.

**ANEXO I – MAPA DA GRUTA DA LAPINHA**  
**(páginas seguintes)**

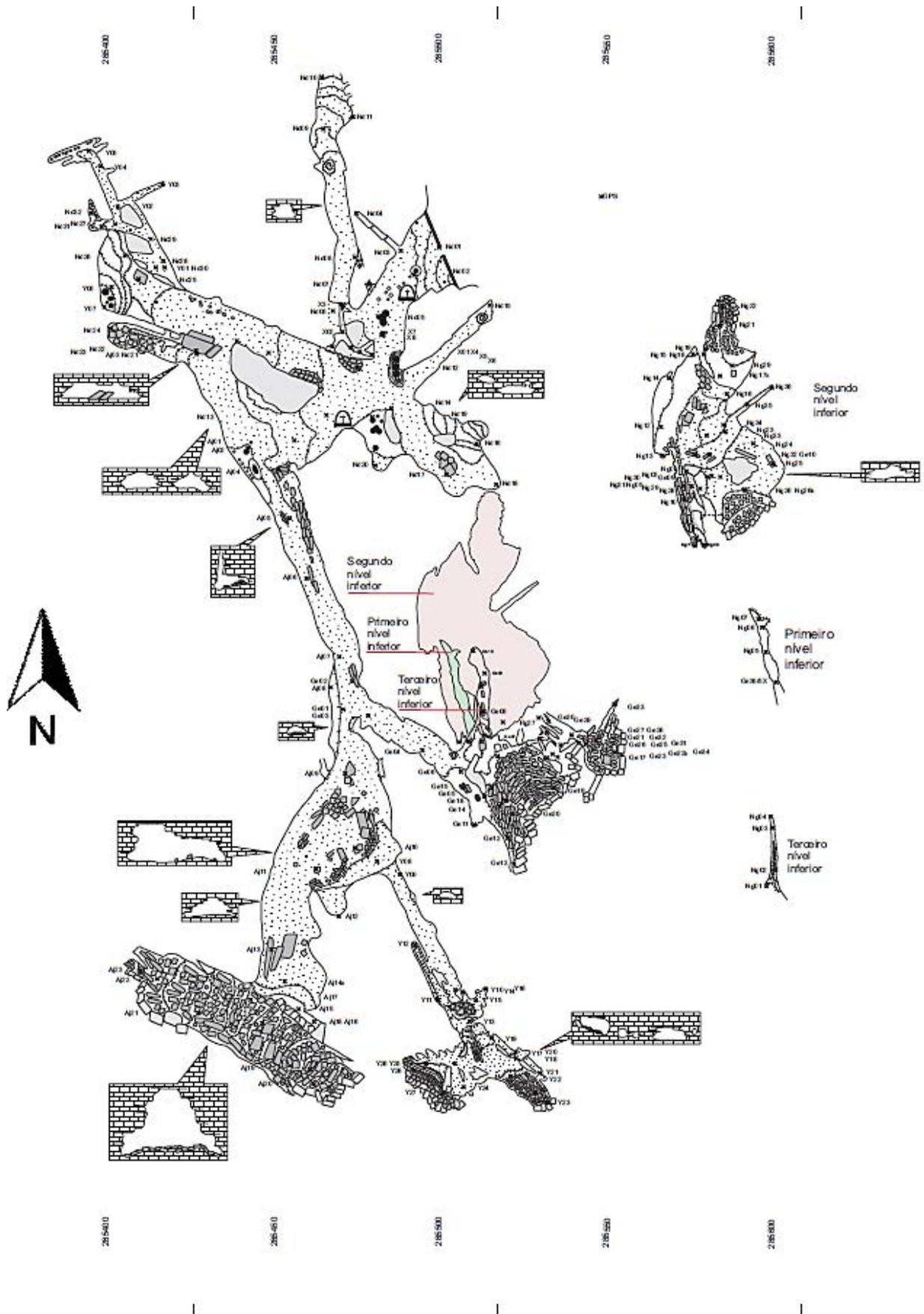


Figura I.1 – Mapa completo da Gruta da Lapinha. Cedido gentilmente pelo Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME).

## GRUTA DA LAPINHA

### Sinonímia

Gruta de Iramaia

### Posicionamento da entrada

Coordenadas - 13°19'15,54338"S / 40°58'45,76346"W

UTM - (24L) 285593,522 / 8526508,756

Altitude - 641 metros

Elipsóide: SAD/69

Erro do GPS: 2,5 metros

### UF

Bahia

### Município

Iramaia

### Localidade

Zona rural do Município de Iramaia

### Litologia

Calcilutitos e Calcarenito das formações Gabriel e Nova América (Grupo Bambuí, Supergrupo São Francisco). Fonte: <http://geobank.sa.cprm.gov.br>

### Situação cadastral

SBE BA - 35

### Ano da descoberta

Desconhecido

### Referência anterior

Desconhecido

### Topografia

Grupo Pierre Martin de Espeleologia

### Dados espeleométricos

Data da topografia: 28/12/11 a 03/01/12

Desenvolvimento Linear: 1.794,81 metros

Projeção Horizontal: 1.777,47 metros

Desnível: 55,54 metros

Grau BCRA: 5C

### Método

Princípio: Descontinuidade

### Equipamentos

Bússola e clinômetro Suunto (Tandem 360PC), trena laser Leica Geosystems

DISTO D2, cadernetas Rite in The Rain

### Equipe de campo GPME

Ana Cristina Hochreiter, Carlos Eduardo Martins, Daisy C. de Oliveira, Ericson C.

Igual, Gilson Tinen, Jose Gil A. Neto.

Participação: M<sup>a</sup> Alzair R. A. Komuro, Fernanda Tiemi R. Komuro, Hannah Akemi

R. Komuro, Karen Harumi R. Komuro.

### Declinação magnética:

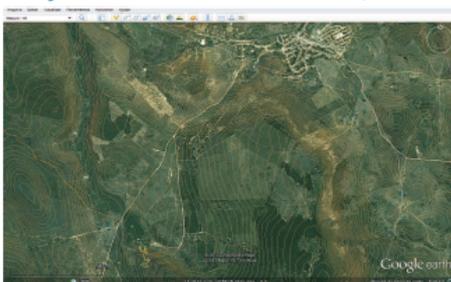
22° 47' W (0° 3' W/ano)

Fonte: <http://www.ngdc.noaa.gov/geomagmodels/struts/calcDeclination>

### LEGENDA

 Contorno	 Espeleotemas
 Sedimento clástico	 Estalactites
 Areias, lama ou cascalho	 Estalagmites
 Blocos	 Coluna
 Intervenções antrópicas	 Travertinos
 Altar	 Estação ou base topográfica
 Parede de concreto e grade de ferro	 Desnível
	 Leve
	 Abrupto

Situação geográfica da Gruta da Lapinha em relação ao sítio urbano de Iramaia, Bahia.



**Figura II.** (continuação) – Mapa completo da Gruta da Lapinha. Cedido gentilmente pelo Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME).

