

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

Cingulados do Quaternário da Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.
Morfologia, Paleoecologia e Paleopatologia.

Jorge Felipe Moura de Jesus

São Carlos, SP
2019



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

CINGULADOS DO QUATERNÁRIO DA GRUTA DA LAPINHA, IRAMAIA, BA.
MORFOLOGIA, PALEOECOLOGIA E PALEOPATOLOGIA.

Jorge Felipe Moura de Jesus

Tese de Doutorado 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 Doutor em Ciências

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

São Carlos, SP

Julho de 2019



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 Tese de Doutorado do candidato Jorge Felipe Moura de Jesus, realizada em 05/07/2019:

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes
UFSCar

Profa. Dra. Aline Marcelle Ghilardi
UFSCar

Profa. Dra. Luciana Bueno dos Reis Fernandes
UFSCar

Prof. Dr. Alexandre Kannebley de Oliveira
UNICEP

Prof. Dr. Flávio Góis Lima
CICyTTP

Certifico que a defesa realizou-se com a participação à distância do(s) membro(s) e, depois das arguições e deliberações realizadas, o(s) participante(s) à distância está(ão) de acordo com o conteúdo do parecer da banca examinadora redigido neste relatório de defesa.

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

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. Agradeço muito a Flávio Góis (CICYTTP–CONICET) pela colaboração, pelos ensinamentos que contribuíram muito com o crescimento do meu trabalho. À Carolina Santa Isabel do Nascimento, Beatriz Robbi, Fernando Galliari que também contribuíram grandemente para melhoria do meu trabalho. À Prof.^a Dr.^a Maria Elina Bichuette e equipe (Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES-UFSCar) pela parceria, suporte, sugestões e por ter nos contatado sobre os achados. Aos meus amigos do Laboratório de Paleocologia e Paleoicnologia – LPP-UFSCar: Alicia Alves, Dr. Aline M. Ghilardi, Ana Julia S. Correa, Andressa Valle, Beatriz Robbi, Bernardo C. P. M. Peixoto, Camila Dourado, Carolina Santa Isabel Nascimento, Esther Meirelles, Isadora Santieff, Dr. Luciana B. R. Fernandes, Nancy Rêgo, Pedro V. Buck, Pietra Mori, Thais Carvalho, Thândara Jacob, Tito Aureliano, Viviane Turman e Willian A.F. Dias por todo suporte, discussões produtivas e companheirismo. A Willian A.F. Dias, Beatriz Robbi, Pedro V. Buck pelas fotografias. A Carolina S. I. Nascimento e Thais Carvalho por ajudar numa dissecação e outras atividades do laboratório a Dr. Luciana B. R. Fernandes, pelas fotografias e micrografias. À Prof. Dr. Angélica Maria Penteado Martins Dias, coordenadora do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides da Região Sudeste Brasileira (INCT – Hympar Sudeste – Processo FAPESP 2008/57949-4 e CNPq 573802/2008-4) pela disponibilidade de uso do equipamento (Estereomicroscópio). Prof. Dr. Hussam E.D. Zaher and Alberto B. Carvalho (MZUSP) pela permissão e realização do CT scan dos crânios LPP-PV-001 e 002. Aos revisores de um dos trabalhos Kleberon Porpino, Daniel Perea, Darin Croft, Lionel Hautier que contribuíram com a melhora do trabalho. Agradeço também a Dr. Aline M. Ghilardi e aos Professores do Departamento de Morfologia e Patologia (UFSCar): Profa. Dra. Fernanda de Freitas Anibal e Dr. Clovis W. O. de Souza que pela grande contribuição no desenvolvimento

deste trabalho. A Richard Hulbert Jr.(FLMNH) que contribuiu com fotografias e informações dos espécimes norte americanos. Aos biólogos e paleontólogos consultados: Prof. Dr. Castor Cartelle (PUC-Minas); Prof. Dr. Hermínio Araújo Júnior, Prof. Dr. Leonardo Ávilla (UNIRIO); Thaís Rabito Pansini, Kaueh Marangon (UFSCar), Dr. Keila Rosa, Dr. Suzan Cunha (DEBE-UFSCar), Thais Matos Pereira Ferreira (UFRGS). Este trabalho foi desenvolvido com suporte recebido Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) e Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFSCar (PPGERN-UFSCar).

RESUMO

Cingulados do Quaternário da Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.

Morfologia, Paleopatologia e Paleoecologia.

Xenarthra é um dos grandes clados de mamíferos placentários; esta superordem subdivide-se em duas ordens, Cingulata e Pilosa. Apesar de os cingulados serem os mais antigos registrados e serem do grupo mais diverso, relações filogenéticas intraordinais permanecem em discussão, principalmente quando se consideram os fósseis. Recentemente, trabalhos relacionados à filogenia, morfologia, ontogenia, paleopatologia e paleoecologia têm colaborado para o entendimento desses animais que durante o Pleistoceno e início do Holoceno eram mais diversos taxonomicamente, bem como morfologicamente. Duas famílias de cingulados herbívoros se destacavam nesse período de tempo, Pamphathiidae e Glyptodontidae, tanto pelo tamanho grande, quanto pela peculiaridade do hábito alimentar pastador, o que não ocorre com as espécies sobreviventes. Na Gruta da Lapinha, Iramaia, BA, em expedições nos anos de 2012 e 2014, foram encontrados e coletados fósseis de gliptodontes e pampatérios que são material de estudo do presente trabalho que objetivou: 1) descrever e comparar os espécimes de cingulados da Gruta da Lapinha; 2) analisar os estágios de desenvolvimento dos espécimes; 3) analisar as marcas encontradas nos osteodermos dos espécimes; 4) realizar a datação do material; 5) inferir as implicações paleoecológicas. E são apresentados os resultados e considerações: 1) devido à integridade dos pampatérios da Gruta da Lapinha, foi possível descrever novos elementos do endoesqueleto desta família, como o aparelho hioide, o esqueleto axial completo e a pélvis. Um dos resultados obtidos foi o comprimento total axial dos espécimes (2,2 m), o que é menor do que havia sido estimado para outros pampatérios. Também, com este trabalho, uma nova espécie de Pamphathiidae foi descrita para o Quaternário, *Holmesina cryptae* sp. nov.; 1.1) *Holmesina cryptae* e outros pampatérios apresentam coossificações no esqueleto axial pós-craniano que também são observadas em outros cingulados. Também se observou que os pampatérios apresentam o menor número de vértebras lombares (apenas uma) dentre os cingulados, porém, apresentam um número de vértebras sacrais ilíacas maior que a maioria dos xenatros. 2) O número de vértebras dessas coossificações variam de acordo com o estágio de desenvolvimento desses pampatérios; 2.1) Quanto aos Glyptodontinae, ao analisar o material e comparando ao encontrado na literatura, foi possível identificá-los como juvenis de *Glyptotherium* e são descritos novos elementos esqueléticos. Indivíduos que apresentam dentes com a coroa piramidal é um indicativo de espécimes muito jovens que aparentemente ainda dependiam de

cuidado parental. 3) Neste trabalho também são discutidas as prováveis causas das marcas encontradas nos osteodermos de *Holmesina*. Concluiu-se que as principais causas das lesões presentes em diversos osteodermos dos três indivíduos encontrados ocorreu *ante mortem* e causadas por ectoparasitas como tungídeos e outras dermatites, mais um indicativo desse tipo de interação durante o Quaternário da Região Intertropical Brasileira. 4) Com o método de datação de radiocarbono da bioapatita, obteve-se a idade de cerca de 21 ka que coincide com a SALMA Lujanense (Pleistoceno Superior) e está de acordo com as datações relativas de *H. paulacoutoi* da Bahia e *Holmesina*, *Pamphaterium* e *Tonnictus* no sul do continente. 5) Os espécimes de *H. cryptae* viveram em um tempo com recorrência de clima mais seco no Nordeste, possivelmente representem populações em declínio. A busca por água pode ter sido o motivo que tenha levado os pamfaterios a entrarem na Gruta da Lapinha. 5.1) Iramaia, assim como a região da Chapada Diamantina apresenta uma diversidade de espécies de animais do Quaternário relacionados à Região Intertropical Brasileira. A presença de mais de um táxon de Pamphateriidae na mesma região, *H. paulacoutoi*, *H. cryptae* sp. nov. e *Pamphaterium humboldtii* não significa necessariamente que tenham ocorrido contemporaneamente em simpatria. Sua ocorrência local pode representar períodos de expansão e contração das espécies em tempos distintos devido a mudanças climáticas e ambientais que ocorriam com frequência durante o Pleistoceno tardio.

Palavras-chave: tatu, Osteologia, vértebra, sinsacro; *Tunga perforans*; Siphonaptera; megafauna; Ontogenia; depósitos cavernícolas.

ABSTRACT

Quaternary Cingulates from Lapinha Cave, Iramaia, Bahia.

Morphology, Paleoecology and Paleopathology.

Xenarthra is one of the major clades of placental mammals; this superorder is subdivided into two orders, Cingulata and Pilosa. Although the cingulates are the oldest recorded xenarthrans and the most diverse group, intraordinal phylogenetic relationships are matter of discussion, especially when fossil species are considered. Recently, studies related to the Phylogeny, Morphology, Ontogeny, Paleopathology and Paleoecology have contributed to the understanding of these animals that were more diverse taxonomically and morphologically during the Pleistocene and the early Holocene. Two families of herbivore cingulates differed during that time, Pamphathiidae and Glyptodontidae, due to the large size as well as the peculiar feeding habit that was herbivore grazer, in contrast to the living species. In Lapinha Cave, Iramaia, Bahia, Brazil, during an expedition in 2012 and 2014, remains of glyptodonts and pamphathes were found and collected. They are material of study in the present work that aimed: 1) to describe and compare the cingulate specimens from Lapinha Cave; 2) to analyze the developmental stages of the specimens; 3) to analyze the marks found on the osteoderms of the *Holmesina* specimens; 4) to perform the material dating; 5) to infer the paleoecological implications. Then the results and considerations were: 1) owing to the integrity of pamphathes from Lapinha Cave, new elements of the endoskeleton of this family are described, such as the hyoid apparatus, the complete axial skeleton and the pelvis. One of the results was the total axial length of the specimens (2.2 m), which is less than that that was estimated for other pamphathes. Also, with this work, a new species of Pamphathiidae is described for the Quaternary: *Holmesina cryptae* sp. nov.; 1.1) *Holmesina cryptae* and other pamphathes present co-ossifications in the post-cranial axial skeleton that are observed in other cingulates as well. It was also observed that the pamphathes possess the smallest number of lumbar vertebrae (only one) among the cingulates, however, show a number of iliac synsacral vertebrae greater than most xenarthrans. 2) the number of vertebrae in these co-ossifications vary according to the developmental stage of these pamphathes; 2.1) Regarding the Glyptodontinae juveniles, when analyzing the material and comparing to which is in the literature is possible to identify them as very young *Glyptotherium* specimens, and new endoskeletal elements are described. The individuals that present teeth with pyramidal crown are indication of very young specimens that apparently still depended on parental care. 3) The causes of the marks found in

Holmesina osteoderms are discussed in this work, and it is concluded that the main causes of the lesions present in various osteoderms of the three individuals analyzed occurred *ante mortem* and they were caused by ectoparasites as tungids and other dermatites, what is another evidence of this type of interaction during the Quaternary in the Brazilian Intertropical Region. 4) By the radiocarbon dating of bioapatite method, the age of circa 21 ka was obtained which coincides with the SALMA Lujanian (Upper Pleistocene) and agrees with relative dating of *H. paulacoutoi* in Bahia, Brazil and *Holmesina*, *Pampatherium* and *Tonniciunctus* in the South of the continent. 5) The *H. cryptae* specimens lived in a time with a recurrent dry climate in Northeastern Brazil, possibly they represent declining populations. The search for water may have been the reason why the pampatheres entered in Lapinha Cave. 5.1) Iramaia, as well as the Chapada Diamantina region has a diversity of the species of animals from the Quaternary related to Brazilian Intertropical Region (BIR). The presence of more than one pampatheriid taxon in the same region, *H. paulacoutoi*, *H. cryptae* sp. nov. and *Pampatherium humboldtii* does not necessarily mean that they co-occurred contemporaneously in sympatry; it could represent unctemporary expansion and contraction of species ranges due to climatic and environmental changes during the late Pleistocene.

Key words: armadillo, Osteology, vertebra, synsacrum; *Tunga perforans*; Siphonaptera; megafauna; ontogeny; cave deposits

Sumário

Agradecimentos	4
RESUMO.....	6
ABSTRACT	8
LISTA DE ABREVIATURAS	13
1. INTRODUÇÃO	14
1.1. Xenarthra	14
1.1.1 Pilosa.....	16
1.1.2. Cingulata.....	17
1.1.3. Osteodermos	33
1.1.4. Lesões de origem biológica em osteodermos	36
2. CONTEXTO GEOLÓGICO, MATERIAL E COLABORAÇÃO	41
2.1. Contexto Geográfico e Geológico	41
2.1.1. Achados e coleta	42
2.2. Material.....	44
2.2.1 Curadoria	44
2.2.2. Material do LPP utilizado no presente estudo.	45
3. OBJETIVOS	48
4. ESTUDOS	49
4.1. Um novo e mais completo pampatério (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do quaternário da Bahia	50
OBJETIVOS	51
MATERIAL E MÉTODOS	51
RESULTADOS	53
Paleontologia Sistemática.....	53
Descrição Comparativa.....	54
DISCUSSÃO	96

CONCLUSÃO	100
REFERÊNCIAS	100
4.2. Estudo morfológico do esqueleto axial pós-craniano de Pampatheriidae Paula Couto, 1954 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata)	101
MATERIAL E MÉTODOS	101
RESULTADOS E DISCUSSÃO	103
CONCLUSÃO	111
REFERÊNCIAS	112
4.3. Lesões em osteodermos de pampatérios (Mammalia, Xenarthra, Cingulata)	113
OBJETIVOS	113
MATERIAL E MÉTODOS	113
RESULTADOS	114
DISCUSSÃO	115
CONCLUSÃO	121
REFERÊNCIAS	121
4.4. Espécimes juvenis de gliptodontíneos do Quaternário da Bahia.....	122
OBJETIVO	122
MATERIAL E MÉTODOS	122
RESULTADOS	123
Paleontologia Sistemática.....	123
DISCUSSÃO	128
REFERÊNCIAS	130
5. DISCUSSÕES PALEOECOLÓGICAS	131
5.1. Métodos e Resultados da Datação	131
5.2. Tafonomia.....	133
5.3. Paleopatologia.....	138

5.4. Paleoecologia.....	139
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	141
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	143
8. APÊNDICES	168
8.1 - Espécimes examinadas para estudos comparativos.....	168
8.2 - Medidas dos osteodermos lesionados e das lesões.....	169
8.3. Colaboradores	172
9. ANEXOS	174
9.1. Estudos tafonômicos em cavernas do município de Iramaia, BA. 2015.	174
9.2. Mistura temporal em depósitos cársticos do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo: Implicações para o registro fossilífero. 2016	175
9.3. Estudo morfológico do esqueleto axial de Pampatheriidae Paula Couto, 1954 (Mammalia, Cingulata). 2016.....	176
9.3. Lesions in osteoderms of pampatheres: late Pleistocene, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. 2017	177

LISTA DE ABREVIATURAS

AP – antes do presente

C – vértebra cervical

Cd – vértebra caudal

DEBE – Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva - UFSCar

GPME – Grupo Pierre Martin de Espeleologia

L – vértebra lombar

LPP – Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia da UFSCar

m – molariforme inferior (mandibular) [em gliptodontes]

M – molariforme superior (maxilar) [em gliptodontes]

mf – molariforme inferior (mandibular) [em pampatérios]

Mf – molariforme superior (maxilar) [em pampatérios]

S – vértebra sinsacral

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

T – vértebra torácica

UFSCar – Universidade Federal de São Carlos

XA – faceta xenártrica anterior

XP – faceta xenártrica posterior

ZLA – faceta zigapofiseal lateral anterior

ZLP – faceta zigapofiseal lateral posterior

ZMA – faceta zigapofiseal medial anterior

ZMP – faceta zigapofiseal medial posterior

1. INTRODUÇÃO

1.1. Xenarthra

Xenarthra Cope, 1889 é um grupo de mamíferos placentários endêmico da região Neotropical que contém 31 espécies viventes e mais de 200 espécies fósseis descritas (McKENNA; BELL, 1997; GAUDIN; WIBLE, 2006; MÖLLER-KRULL *et al.*, 2007). A diversidade e a distribuição geográfica de Xenarthra na história do continente sul-americano estão relacionadas à sua radiação precoce durante o Cenozoico, ao isolamento do continente após a separação do Gondwana (PATTERSON; PASCUAL, 1968; DELSUC *et al.*, 2001) e às variações climáticas que ocorreram durante essa era (STEBBINS, 1981; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005). Uma grande variedade morfológica e ecológica é relatada, com diversas formas de locomoção (*e. g.*, GAUDIN, 1999; VIZCAÍNO; FARIÑA; MAZZETTA, 1999; SALAS; PUJOS; MUIZON, 2005; AMSON *et al.*, 2015) e especialização de forrageio (*e. g.*, VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998; VIZCAÍNO; DE IULIIS, 2003).

Estudos morfológicos e moleculares corroboram a monofilia do clado (VAN DIJK *et al.*, 1999; GAUDIN, 1999; DELSUC *et al.*, 2001) e a principal sinapomorfia de Xenarthra dentre os outros mamíferos é a presença de um ou mais pares de articulações intervertebrais adicionais presentes geralmente num número variável de vértebras torácicas e nas vértebras lombares (GAUDIN, 1999; GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010). Estas características são denominadas de articulações xenártricas ou xenartria, etimologicamente do grego antigo, “ξενον” (*xénon*), estranho + “αρθρον” (*árthron*), articulação (GAUDIN, 1999). Esta peculiar característica é observada já no esqueleto do cingulado do gênero *Utaetus* Ameghino, 1902 que é um dos xenartros com o endoesqueleto preservado mais antigo, datando do SALMA Casamayorensis (Eoceno inferior) (SIMPSON, 1948).

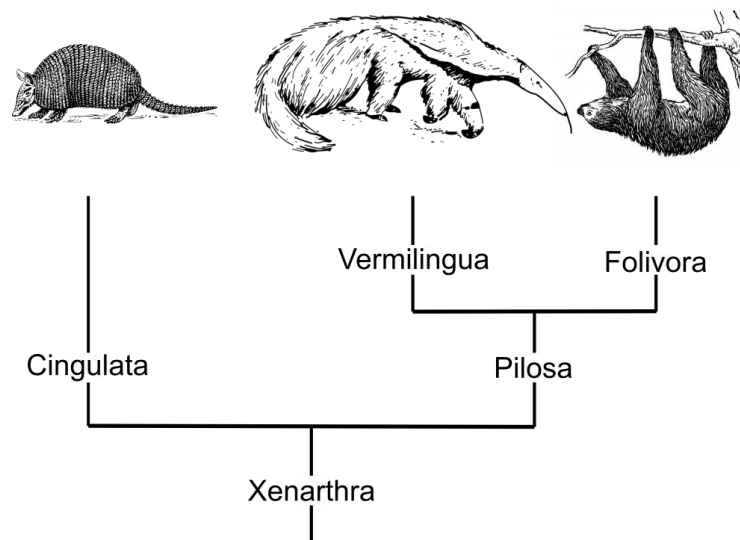
Embora a xenartria esteja relacionada a uma adaptação de fortalecimento da coluna contra a extensão e flexão lateral geralmente associada à escavação (ROSE, 2001), animais de diferentes hábitos e tipos de locomoção apresentam tal característica, como tatus fossoriais; tatus, preguiças e tamanduás escavadores; tamanduás e preguiças semiarborícolas; tamanduás e preguiças arborícolas; tatus cursoriais e preguiças terrícolas (GAUDIN, 1999), além de preguiças semiaquáticas (SALAS; PUJOS; MUIZON, 2005).

Outras sinapomorfias todavia também unem os xenartros, tais como: coossificação entre os ossos do quadril, o sacro e vértebras caudais proximais; sínfise púbica fraca ou

ausente; segunda espinha escapular; desenvolvimento das *retia mirabilia* (redes admiráveis) nos membros, que são redes de vasos sanguíneos complexos que proporcionam a conservação de calor; simplificação e redução ou perda dentária, além da redução ou, na maioria das espécies, ausência do esmalte; a presença de osteodermos nos cingulados e nas preguiças terrestres Mylodontidae indica uma característica plesiomórfica do grupo; contato entotimpânico/pterigoides, ausência da artéria estapedial nos adultos; ausência do contato ectotimpânico/alisfenoides, entre outras (ROSE, 2001; ROSE *et al.*, 2005).

Este grupo de mamíferos irradiou desde o Neopaleoceno e através de todo o Cenozoico, chegando aos dias de hoje (Quadros 1.1.1–3) (GAUDIN; WIBLE, 2006; MÖLLER-KRULL, *et al.*, 2007). Estas espécies se distribuem em duas ordens, Cingulata Illiger, 1811 e Pilosa Flower, 1883, e esta última está dividida em duas subordens Vermilingua Illiger, 1811 e Folivora Delsuc; Catzeflis; Stanhope; Douzery, 2001 (Figura 1.1.1) (DELSUC *et al.*, 2001; MÖLLER-KRULL *et al.*, 2007).

Figura 1.1.1 - Principais clados da superordem Xenarthra.



Fonte: elaborado pelo autor com imagens da internet¹.

O registro de xenartro mais antigo são osteodermos de um cingulado do Itaboraiense (Paleoceno Superior), *Riostegotherium yanei* Oliveira; Bergqvist, 1998 (SCILLATO-YANÉ, 1976; OLIVEIRA; BERGQVIST, 1998; BERGQVIST; ABRANTES, AVILLA, 2004). Por não haver registros fósseis desses animais em jazimentos sul-americanos mais antigos, Carvalho (2004) sugere que a origem desses animais pode ter ocorrido fora da América do

¹ Imagens da internet de livre utilização. **Tatu:** <https://pixabay.com/vectors/armadillo-animal-shell-thick-tail-37819/>; **tamanduá:** <https://pixabay.com/vectors/anteater-mammal-ant-eater-fauna-32475/>; **preguiça:** <https://pixabay.com/vectors/sloth-sloth-bear-slothbear-hanging-153779/>

Sul; assim como as outras ordens de mamíferos sul-americanos (PASCUAL; ORTIZ-JAUREGUIZAR; 2007; GELFO *et al.*; 2009).

1.1.1 Pilosa

Vermilingua

Esta subordem contém duas famílias, Myrmecophagidae Gray, 1825, com dois gêneros e três espécies atuais; e Cyclopedidae Pocock, 1924, com uma única espécie sobrevivente (Quadro 1.1.1). São popularmente chamados de tamanduás e se distribuem pelas Américas do Sul e Central (MÖLLER-KRULL *et al.*, 2007; MIRANDA; SUPERINA, 2010; HAYSEN; MIRANDA; PASCH, 2012; REZENDE *et al.*, 2013).

Quadro 1.1.1 – Lista de espécies de tamanduás viventes e extintas.

VERMILINGUA Illiger, 1811
SUPERFAMÍLIA MYRMECOPHAGOIDEA Simpson, 1931
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)
Gênero † <i>Promyrmecophagus</i> Ameghino, 1904
Gênero † <i>Protamandua</i> Ameghino, 1904
Gênero † <i>Neotamandua</i> Rovereto, 1914
Família Cyclopedidae Pocock, 1924
Gênero <i>Cyclopes</i> Gray, 1821
<i>Cyclopes didactylus</i> (Linnaeus, 1758)
Gênero † <i>Palaeomyrmidon</i> Rovereto, 1914

Fonte: elaborado pelo autor, baseado em Paula Couto (1979); Gaudin e Banham (1998) e Rezende *et al.* (2013).

Os tamanduás são os únicos xenartros edêntulos (DELSUC *et al.*, 2001) e possuem uma cabeça tubular e alongada; abertura oral reduzida; língua vermiforme (que dá origem ao nome subordinal); mandíbula reduzida a dois ramos horizontais delgados, sem ramos ascendentes; dedo médio das mãos muito desenvolvido, armado com forte garra falciforme, sendo os outros fracos; pés pentadáctilos, isodáctilos e plantígrados (PAULA COUTO, 1979). Gaudin e Branham (1998) listam as principais inequívocas sinapomorfias do grupo: ausência de dentes; pouca exposição do maxilar na órbita; sutura frontal/parietal muito anterior ao glenoide; palato estende-se posteriormente à cavidade timpânica, meato auditivo direcionado medialmente; tuba auditiva orientada posteromedialmente; eixo basicranial/basifacial

levemente curvado, região sinfisiária da mandíbula fortemente virada ventralmente; borda anterior do processo espinoso do eixo estende-se anteriormente ao nível do processo odontoide, presença de entalhe entepicondilar; presença de osso sesamoide tibial e quinto metatarso com tuberosidade lateral proximal bem desenvolvida.

Folivora

O grupo das preguiças tem sido denominado de “Phyllophaga” ou “Tardigrada” que são homônimos de outros grupos (invertebrados), portanto, Folivora (versão latina de Phyllophaga) é o mais correto (DELSUC *et al.*, 2001; DEFLER, 2019). Atualmente contém duas famílias Megalonychidae Gervais, 1855, com um gênero e duas espécies; e Bradypodidae Linnaeus, 1758, com um gênero e quatro espécies (Quadro 1.1.2) (WHITE, 1993; DELSUC *et al.*, 2001; MÖLLER-KRULL *et al.*, 2007; MEDRI; MOURÃO; RODRIGUES, 2011).

As preguiças viventes são espécies arborícolas, todavia, espécies pretéritas possuíam hábitos terrícolas e muitas atingiram o gigantismo. Algumas delas 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; HAYSEN, 2008). Uma característica dos folívoros é a presença de perfurações pareadas no corpo das vértebras lombares (DELSUC *et al.*, 2001).

1.1.2. Cingulata

Atualmente, Cingulata é a ordem mais diversa em espécies de xenartros e com a mais ampla distribuição geográfica, com ocorrência em todas as Américas (DESBIEZ; KLUYBER, 2013), restaram nove gêneros e 21 espécies viventes (VIZCAÍNO; MILNE, 2002; GARDNER, 2005; OLIVEIRA *et al.*, 2014), distribuídos em seis famílias (Quadro 1.1.3) (GAUDIN; LYON, 2017).

Diversas sinapomorfias sustentam a monofilia desta ordem, como a presença de uma armadura exoesquelética, a fusão de ossos cervicais, fusão da tíbia e fíbula, entre outras (GAUDIN; WIBLE, 2006).

A principal característica que une as espécies do grupo são seus osteodermos modificados em placas dérmicas articuladas (DELSUC *et al.*, 2001). Recobrendo sua região dorsal, os cingulados apresentam uma armadura tegumentar (Figura 1.1.2) que consiste de centenas de osteodermos que se articulam uns aos outros por meio de fibras de Sharpey (CHEN *et al.*, 2011; KRMPOTIC *et al.*, 2015). Externamente, a epiderme da armadura é

composta por placas queratinosas córneas. Os osteodermos formam o escudete cefálico que cobre a cabeça; a carapaça cobre dorsolateralmente as regiões toracolombar e pélvica do corpo; e o estojo caudal que envolve completamente a cauda, exceto nos cabaços (tatus-de-rabo-mole) *Cabassous* (HILL, 2006; CHEN *et al.*, 2011; KRMPOTIC *et al.*, 2015; FERNICOLA *et al.*, 2017). Adicionalmente, osteodermos isolados podem ser encontrados no tegumento da face, na região ventral do corpo e dos membros (RINDERKNECHT, 2000a; TAUBER; DI RONCO, 2000; SOIBELZON *et al.*, 2006; KRMPOTIC *et al.*, 2015).

Quadro 1.1.2 – Lista de principais táxons de preguiças, inclusive todas as espécies atuais.

FOLIVORA Delsuc; Catzeflis; Stanhope; Douzery, 2001
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
Família †Mylodontidae (Gill, 1872)
Superfamília Megatherioidea Gray, 1821
Família Megalonychidae Gervais, 1855
Gênero <i>Choloepus</i> Illiger, 1811
<i>Choloepus didactylus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Choloepus hoffmanni</i> Peters, 1858
Família †Nothrotheriidae (Ameghino, 1920)
Família †Megatheriidae (Gray, 1821)
Subfamília †Megatheriinae (Gray, 1821)
<i>Eremotherium</i> Spillmann, 1948
<i>Eremotherium laurillardi</i> (Lund, 1842)
Subfamília †Thalassocninae Muizon; McDonald; Salas; Urbina, 2004

Fonte: elaborado pelo autor, baseado em Medri; Mourão; Rodrigues (2011); Slater *et al.* (2016); Amson; Muizon; Gaudin (2017).

Diferentes linhagens de cingulados apresentam diversas configurações da carapaça, que podem ser compostas de apenas osteodermos fixos que formam uma carapaça rígida (*e. g.*, nos gliptodontes mais recentes), composta por apenas de cintas de osteodermos móveis (*e. g.*, em Stegotheriidae), apenas dois escudos de osteodermos fixos (*e. g.*, em Pachyarmatheriidae), ou um ou dois escudos mais uma ou mais bandas móveis (*e. g.*, em pampatérios e a maioria dos tatus) (FERNICOLA *et al.*, 2017).

Quadro 1.1.3 – Lista dos principais táxons de cingulados, inclusive todas as espécies viventes e táxons citados neste trabalho.

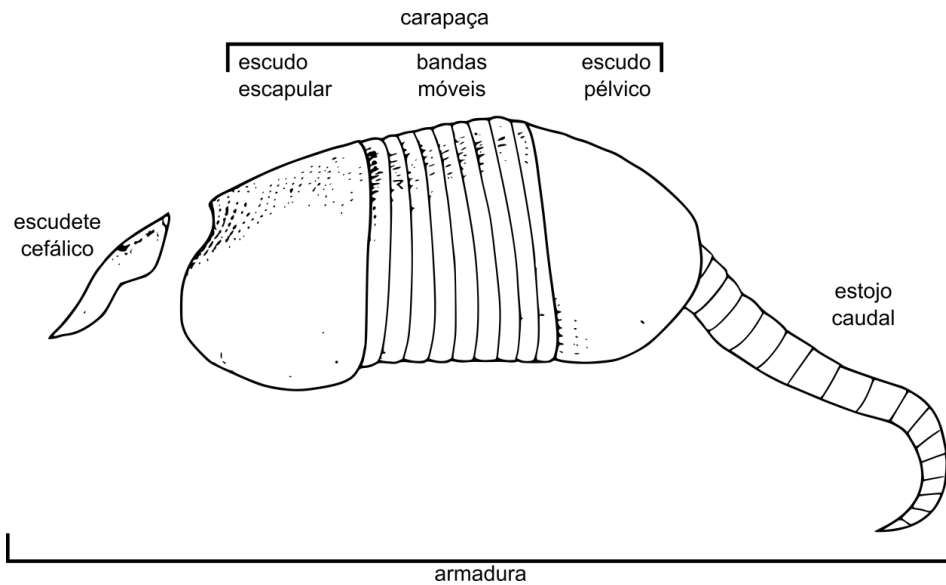
CINGULATA Illiger, 1811
Incertae Sedis
Gênero <i>Machlydotherium</i> Ameghino, 1902
Família †Peltephilidae Ameghino, 1894
SUPERFAMÍLIA DASYPODOIDEA Gray, 1821
Família Dasypodidae Gray, 1821
Subfamília Dasypodinae Gray, 1821
Gênero <i>Dasypus</i> Linnaeus, 1758
<i>Dasypus hybridus</i> (Desmarest, 1804)
<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 †Astegotheriinae (Ameghino, 1906)
Subfamília †Stegotheriinae Trouessant, 1898
Gênero † <i>Riostegotherium</i> Oliveira; Bergqvist, 1998
Gênero † <i>Stegotherium</i> Ameghino, 1887
SUPERFAMÍLIA CHLAMYPHOROIDEA (Bonaparte, 1850)
Família Chlamyphoridae (Winge, 1923)
Subfamília Chlamyphorinae Winge, 1923
Gênero <i>Calyptophractus</i> Fitzinger, 1871
<i>Calyptophractus retusus</i> (Burmeister, 1863)
Gênero <i>Chlamyphorus</i> Harlan, 1825
<i>Chlamyphorus truncatus</i> Harlan, 1825
Subfamília Eutatinae
Gênero † <i>Eutatus</i> Gervais, 1867
Gênero † <i>Proeutatus</i> Ameghino, 1891
Gênero † <i>Chasicotatus</i> Scillato-Yané, 1977
<i>Chasicotatus ameghinoi</i> Scillato-Yané, 1977
Família Euphractidae (Winge, 1923)
Subfamília Euphactinae Winge, 1923
Gênero <i>Euphractus</i> Wagler, 1830
<i>Euphractus sexcinctus</i> (Linnaeus, 1758)
Gênero <i>Chaetophractus</i> Fitzinger, 1871
<i>Chaetophractus nationi</i> (Thomas, 1894)
<i>Chaetophractus vellerosus</i> (Gray, 1865)

<p style="text-align: center;"><i>Chaetophractus villosus</i> (Desmarest, 1804)</p> <p>Gênero <i>Zaedyus</i> Ameghino, 1889</p> <p style="text-align: center;"><i>Zaedyus pichiy</i> (Desmarest, 1804)</p> <p>Gênero †<i>Prozaedyus</i> Ameghino, 1891</p> <p>Gênero †<i>Vetelia</i> Scillato-Yané, 1977</p> <p style="text-align: center;">†<i>Vetelia perforata</i> Scillato-Yané, 1977</p> <p>Família Tolypeutidae Gray, 1865</p> <p style="text-align: center;">Gênero <i>Cabassous</i> McMurtrie, 1831</p> <p style="text-align: center;"><i>Cabassous centralis</i> (Miller, 1899)</p> <p style="text-align: center;"><i>Cabassous chacoensis</i> Wetzel, 1980</p> <p style="text-align: center;"><i>Cabassous tatouay</i> (Desmarest, 1804)</p> <p style="text-align: center;"><i>Cabassous unicinctus</i> (Linnaeus, 1758)</p> <p>Gênero <i>Priodontes</i> F. Cuvier, 1825</p> <p style="text-align: center;"><i>Priodontes maximus</i> (Kerr, 1792)</p> <p>Gênero <i>Tolypeutes</i> Illiger, 1811</p> <p style="text-align: center;"><i>Tolypeutes matacus</i> (Desmarest, 1804)</p> <p style="text-align: center;"><i>Tolypeutes tricinctus</i> (Linnaeus, 1758)</p> <p>Família †Pachyarmatheriidae Fernicola; Rinderknecht; Jones; Vizcaíno; Porpino, 2018</p> <p>Família †Pampatheriidae Paula Couto, 1954</p> <p>CLADO †Glyptodontia Ameghino, 1889 (sensu FERNICOLA, 2008)</p> <p style="text-align: center;">Família †Propalaeohoplophoridae Ameghino, 1891 (= Propalaeohoplophoroidea in FERNICOLA, 2008)</p> <p style="text-align: center;">Família †Glyptodontidae Ameghino, 1891 (= Glyptodontoidea in Fernicola, 2008)</p>
--

Fonte: elaborado pelo autor baseado em Gardner (2005); Fernicola (2008); Góis *et al.* (2012; 2015); Góis (2013) Ciancio *et al.* (2017); Gaudin e Lyon (2017); Fernicola *et al.* (2017).

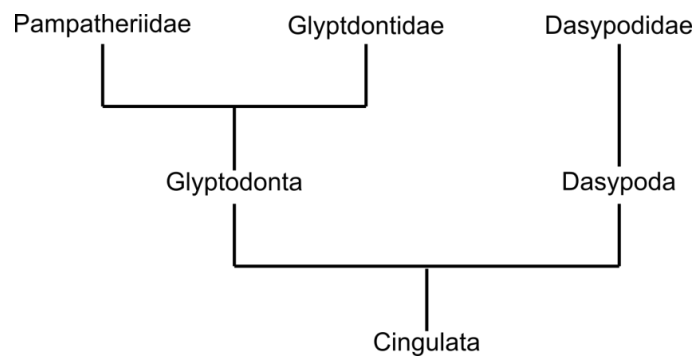
Tradicionalmente, Cingulata, formas viventes e extintas, agrupava-se em duas superfamílias: Dasypodoidea (Gray, 1821) [ou Dasypoda Engelmann, 1985] e Glyptodontoidea Gray, 1869 [ou Glyptodonta Engelmann, 1985] (Figura 1.1.3) (ENGELMANN, 1985; MCKENNA; BELL, 1997). O fato de os pampatérios apresentarem caracteres morfológicos similares a dasipodoides e gliptodontoides, a localização deles nestes grupos sempre foi pauta de discussão (Figuras 1.1.3 e 1.1.4) (*vide* SIMPSON, 1930; HOFFSTETTER, 1956; 1958; ROBERTSON, 1976; PAULA COUTO, 1979; CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984; ENGELMANN, 1985; CARLINI; SCILLATO-YANÉ, 1993; ABRANTES, BERGQVIST, 2006, GAUDIN; WIBLE, 2006; GÓIS *et al.*, 2012; 2013; GÓIS, 2013).

Figura 1.1.2 - Esquema ilustrando a armadura de um cingulado (*Dasypus novemcinctus*).



Fonte: elaborado pelo autor, modificado de imagem da internet².

Figura 1.1.3 - Cladograma de Cingulata proposto por Engelmann (1985).



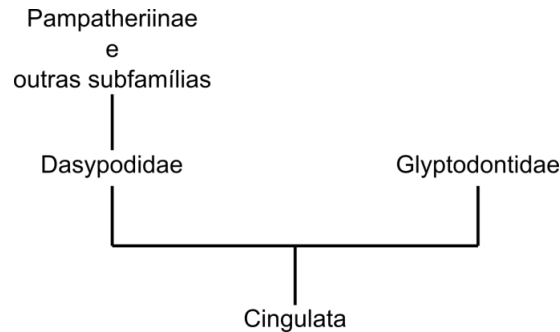
Fonte: Robbi (2017).

Trabalhos mais recentes têm hipotetizado a parafilia de “Dasypodidae” (quando incluem todos os tatus) e sugerem uma nova conformação de Cingulata dividido em dois clados: “Chlamyphoridae” Bonaparte, 1850, e “Dasypodidae” (que inclui apenas a anterior subfamília “Dasypodinae”) (GIBB *et al.*, 2015; DELSUC *et al.*, 2016; MITCHELL *et al.*, 2016). Estudos moleculares filogenéticos com espécimes de gliptodontes os alocou dentro de “Chlamyphoridae” (Figuras 1.1.5–6) (DELSUC *et al.*, 2016; MITCHELL *et al.*, 2016). Billet *et al.* (2011) também analisaram morfológicamente vários cingulados, inclusive o pampatério do gênero *Vassallia* e ligaram este grupo aos gliptodontes e clamiforídeos. De acordo com esses autores, “Chlamyphoridae” é dividido nas subfamílias “Glyptodontinae”,

² imagem de uso livre de autoria de: <http://www.birdphotos.com>, disponível em: https://en.wikipedia.org/wiki/Armadillo#/media/File:Nine-banded_Armadillo.jpg

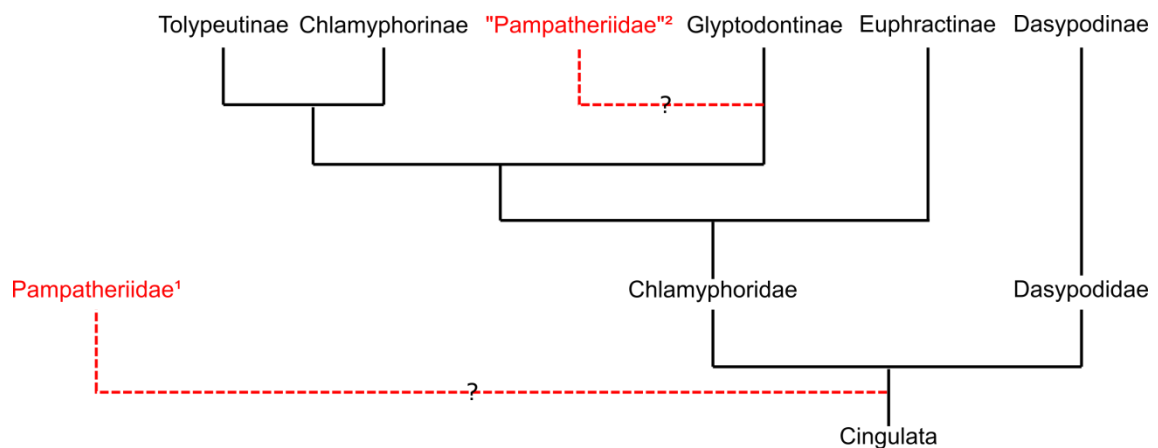
“Pamphathiinae”, “Euphractinae”, “Chlamyphorinae” e “Tolypeutinae” (GAUDIN; LYON, 2017).

Figura 1.1.4 - Filogenia de Cingulata dividida em Dasypodidae e Glyptodontidae.



Fonte: Robbi (2017).

Figura 1.1.5 - Filogenia de Cingulata com base molecular proposta por Delsuc *et al.* (2016) e Mitchell *et al.* (2016).



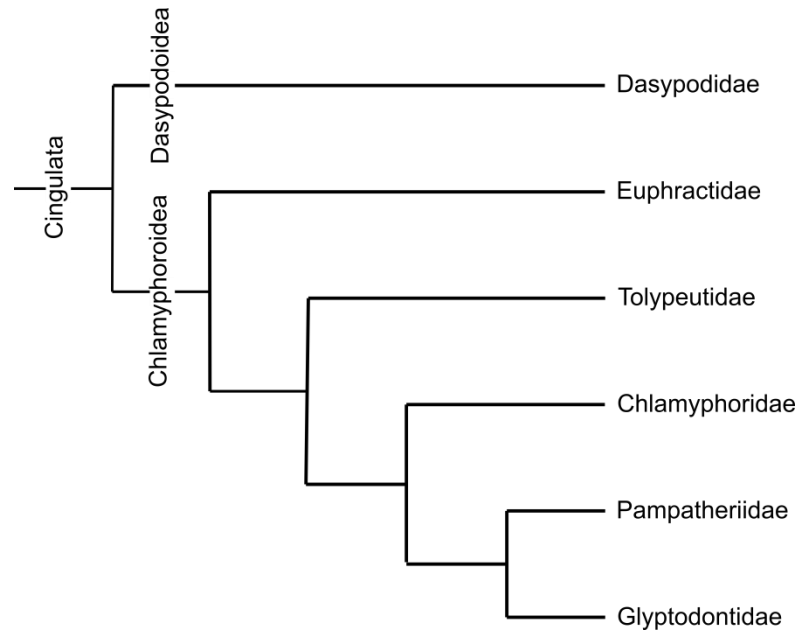
Em preto, resultado da análise molecular que divide os Cingulata em duas famílias, Dasypodidae e Chlamyphoridae, nesta última incluem-se também os gliptodontes (subfamília Glyptodontinae). Nesta análise ainda não se resolve a localização dos pamphatérios, em vermelho. Fonte: Robbi (2017).

Gaudin e Lyon (2017) propuseram a divisão de Cingulata em duas superfamílias, Dasypodoidea e Chlamyphoroidea. A primeira inclui os dasipodíneos e seus relativos extintos e a segunda superfamília inclui Glyptodontidae, Pamphathiidae, Euphractidae, Chlamyphoridae e Tolypeutidae (Figura 1.1.7). Estes autores arguem que abordagens filogenéticas anteriores (principalmente as tradicionais) refletem inadequadamente a diversidade de Cingulata, principalmente em comparação a Pilosa que apresenta radiações mais recentes e um maior número de famílias.

Quanto ao hábito alimentar, os tatus são classificados como onívoros (alimentam-se de vegetais, invertebrados e matéria vegetal e animal em decomposição) (VIZCAÍNO; DE

IULIIS; BARGO, 1998), há sugestões de onivoria com especialização em predação de pequenos vertebrados (VIZCAÍNO; DE IULIIS, 2003), entretanto, os pampaterídeos junto aos gliptodontes, os Eutatinae e Peltephilidae são as quatro linhagens de cingulados herbívoros (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998; CROFT, FLYNN, WYSS, 2007).

Figura 1.1.6 - Filogenia de Cingulata proposta por Billet *et al.* (2011) com os clados (famílias e superfamílias) como sugerido por Gaudin e Lyon (2017).



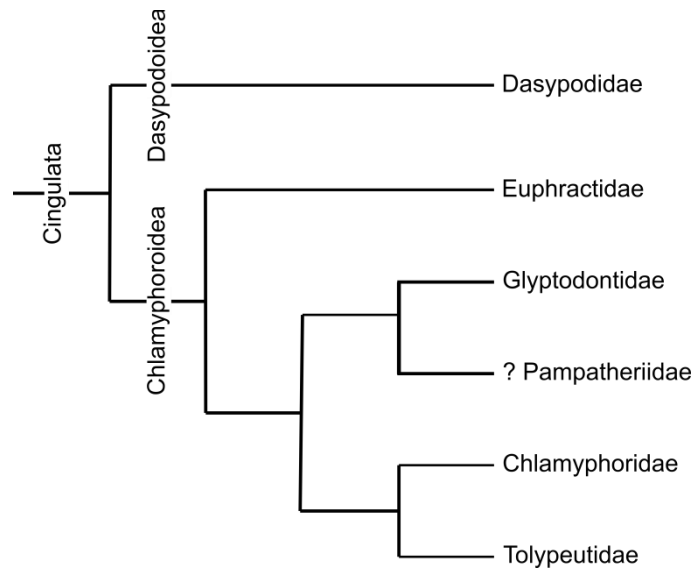
Fonte: elaborado pelo autor.

Tatus

“Tatu” (do tupi, ta'tu) é o nome comum dado a todos os cingulados sobreviventes (VILLAR; HOUAISS, 2009). Entretanto, não representa um grupo monofilético (Figuras 1.1.6–7), mas, um grupo de características morfológicas semelhantes (os “dasipodoídes”, ver Figura 1.1.4) que podem ser convergentes ou preservadas. O termo também pode atribuir-se aos pampatérios (*e.g.*, PAULA COUTO, 1979; 1980), mais genericamente a todos os cingulados, inclusive os gliptodontes.

A característica mais comum (dos cingulados atuais) é a carapaça dividida em dois escudos, um escapular e um pélvico, separados por uma ou mais cintas de osteodermos móveis (PAULA COUTO, 1979), o crânio, principalmente na região rostral, alongado os diferencia dos gliptodontes e a mandíbula mais baixa os diferencia dos “gliptodontoides” (*sensu* ENGELMANN, 1985).

Figura 1.1.7 - Filogenia de Cingulata com base molecular proposta por Delsuc *et al.* (2016) e Mitchell *et al.* (2016) e com os clados (famílias e superfamílias) como sugerido por Gaudin e Lyon (2017). O status do grupo dos pampatérios, por compartilharem sinapomorfias com os gliptodontes, provavelmente o situa como grupo irmão de Glyptodontidae.



Fonte: elaborado pelo autor

Pampatérios

A família Pampatheriidae foi proposta por Paula Couto (1954), segundo este autor, suas principais características são (PAULA COUTO, 1954; 1979; 1980):

- as falanges ungueais dos pés curtas e pesadas, à forma de cascos;
- fusão das primeiras vértebras torácicas, às vezes, incluindo a última cervical (osso pós-cervical);
- “heterodontia”, na qual os dentes anteriores são 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);
- mandíbulas fortes e altas;
- osteodermos organizados em um escudo cefálico, na carapaça e na cauda, dispostos em anéis e 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.

Gaudin e Lyon (2017) citam mais características:

- Comprimento do osso nasal > 45% do comprimento máximo do crânio;
- presença de processos anteroventrais médios no pré-maxilar;

- forames incisivos abertos ventralmente em uma fossa única;
- canal infraorbital alongado, estendido do Mf6 ao Mf8;
- molariformes posteriores com osteodentina central, linear, não ramificada;
- linhas dentárias superiores anteriormente convergentes
- desgaste dentário (coronal) reto;
- processo facial do lacrimal triangular;
- fossa glenoide triangular;
- sutura jugal/escamoso orientada obliquamente em vista lateral;
- processo ventral do arco zigomático rugoso, anteroposteriormente expandido formado pelo maxilar e pelo jugal anterior;
- processo zigomático do escamoso aumenta dorsoventralmente (altura) anteriormente;
- crista mediana reduzida na exposição endocraniana do orbitosfenoide;
- borda ventral do basisfenoide forma a porção da parede lateral da nasofaringe;
- sulco alongado no petroso para o nervo petroso maior;
- ampla crista interfenestral do petroso;
- processo paroccipital enormemente ampliado;
- processo timpânico caudal do petroso forma a parede posterior para a fossa estapedial;
- asa epitimpânica do petroso grande (como em *Euphractus*);
- sulco para o ramo auricular do nervo vago entre o processo timpânico caudal e pirâmide [= teto do seio pós-promontório];
- crista transversa estreita e aguda dentro do meato acústico;
- cristas baixas e arredondadas que subdividem a fossa subarquada;
- comissura prefacial grande e bulbosa;
- crista petrosa redonda, dividida por um sulco em partes medial e lateral;
- processo paracondilar do exoccipital curvado medialmente;
- superfície ventral do exoccipital transversalmente convexa;
- côndilo mandibular menos elevado acima da linha dentária do que nos gliptodontes, *Proeutatus* e *Euphractus*;
- ramo ascendente da mandíbula cobre mf9 e parte do mf8 em vista lateral.

Os pampatérios são registrados desde o Mioceno médio da Colômbia (EDMUND; THEODOR, 1997) até o início do Holoceno (CASTELLANOS, 1927; GÓIS *et al.*, 2012; 2013; GÓIS, 2013; RODRÍGUEZ-BUALÓ *et al.*, 2014). Até a atual data, sete gêneros têm sido reconhecidos (Quadro 1.1.4), enquanto que o gênero *Machlydotherium* ainda é incerto se pertence a esta família (GÓIS *et al.*, 2013). Apesar de serem muito semelhantes aos outros cingulados, não possuíram a mesma diversidade e abundância (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998). 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).

Dos gêneros citados no Quadro 1.1.4, quatro são do Neógeno (*Scirrotherium*; *Kraglievichia*; *Vassallia* e *Plaina*), e três do Quaternário: *Pampatherium*, *Holmesina* e *Tonnictus* (GERVAIS; AMEGHINO, 1880; CASTELLANOS, 1927; 1937; SIMPSON, 1930; SCILLATO-YANÉ, 1982; EDMUND, 1987; EDMUND; THEODOR, 1997; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012; GÓIS *et al.*, 2015).

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 anterior desses ossos é mais larga que a posterior, enquanto que em *Holmesina*, estes ossos são de mesma espessura por toda sua extensão, conseqüentemente a sutura internasal fica 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*;
- d) **crista nugal (lambdoide):** em *Pampatherium*, esta estrutura é mais robusta e mantém a mesma espessura por toda sua extensão e mais homogênea e mais rugosa, enquanto que em *Holmesina*, a crista é mais delgada, heterogênea e com poucas rugosidades, com exceção de *H. paulacoutoi*;

- e) **linhas dentárias:** em *Pamphotherium*, os molariformes (Mf) são mais distanciados e paralelos entre si, já em *Holmesina*, os molariformes anteriores convergem entre si e estão imbricados e somente os posteriores estão paralelos entre si;
- f) **palato:** é mais estreito em *Pamphotherium*, porém, é mais estreito até o quarto molariforme (Mf4), 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 Mf5, Mf6 Mf7, Mf8 e Mf9 de *Pamphotherium* são trilobulados, enquanto que em *Holmesina* podem ser trilobulados dois, um ou nenhum dente (Figura 1.1.8).

Quadro 1.1.4 – Espécies da Família Pamphotheridae.

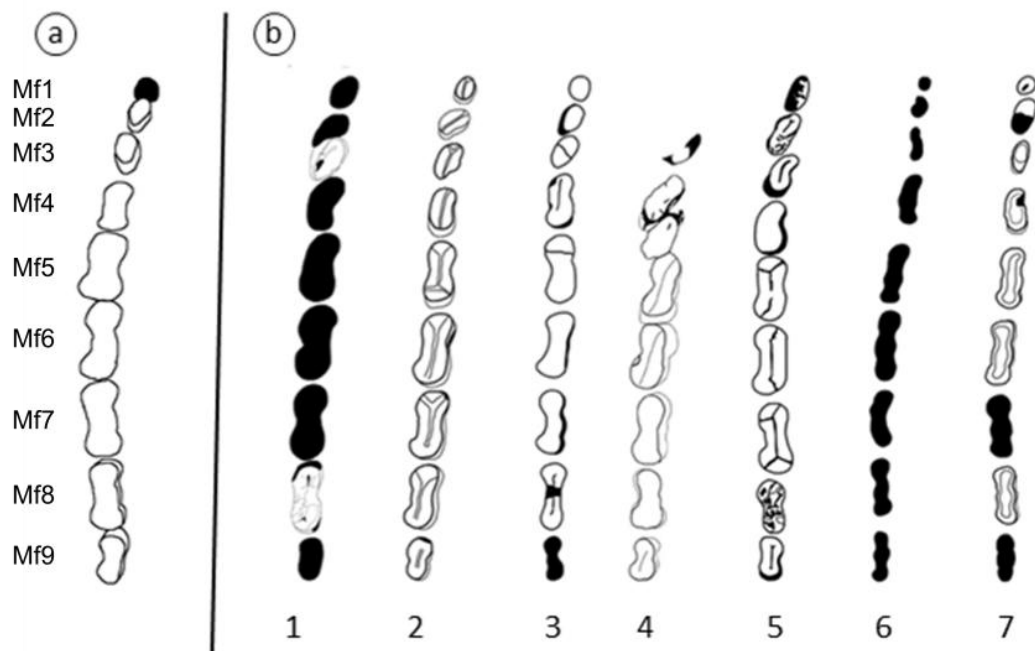
Família Pamphotheriidae Paula Couto, 1954
Gênero <i>Kraglievichia</i> Castellanos, 1927
<i>Kraglievichia paranense</i> (Ameghino, 1883)
Gênero <i>Plaina</i> Castellanos, 1937
<i>Plaina brocherensis</i> Castellanos, 1956
<i>Plaina intermedia</i> (Ameghino, 1888)
<i>Plaina subintermedia</i> (Rovereto, 1914)
Gênero <i>Scirrotherium</i> Edmund; Theodor, 1997
<i>Scirrotherium antelucanum</i> Laurito; Valério, 2013
<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>P. humboldtii</i> sensu FERREIRA <i>et al.</i> , 2018)
<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)
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov. Moura; Góis; Galliari; Fernandes, 2019
Gênero <i>Pamphotherium</i> Gervais; Ameghino, 1880
<i>Pamphotherium typum</i> Gervais; Ameghino, 1880
<i>Pamphotherium humboldti</i> (Lund, 1839)
<i>Pamphotherium mexicanum</i> Edmund, 1996

Gênero *Tonnocinctus* Góis; González-Ruiz; Scillato-Yané; Soibelzon, 2015

Tonnocinctus mirus Góis; González-Ruiz; Scillato-Yané; Soibelzon, 2015

Fonte: elaborado pelo autor. Baseado em Góis *et al.* (2012); Góis (2013) e Góis *et al.* (2015).

Figura 1.1.8 – Linha dentária maxilar direita. Região anterior (acima) e posterior (abaixo). O preenchimento indica que o alvéolo estava sem o dente fixado.



a) LPP-PV-001 *Holmesina cryptae* sp. nov. da coleção UFSCar. **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*. Fonte: a) elaborado pelo autor; b) retirado de Góis (2013) com permissão.

Histórico de achados e taxonomia de pampaterídeos do Quaternário

Vistas estas diferenças, a tendência tem sido considerar *Pampatherium* como um gênero diferente de *Holmesina*. Assim, a maioria dos autores, Simpson (1930); Hoffstetter (1953); Vizcaíno; De Iuliis; Bargo (1998); De Iuliis; Bargo; Vizcaíno (2000); Porpino; Santos; Bergqvist (2004); Góis 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 (2013); Góis *et al.* (2013); Rodriguez-Bualó *et al.* (2014); Góis *et al.* (2015); Pansani *et al.* (2016); Gaudin; Lyon (2017); Ferreira *et al.* (2018) entre outros, atualmente tem considerado dois gêneros, *Holmesina* e *Pampatherium*.

No Quadro 1.1.5 é apresentado um breve histórico sobre a nomenclatura dos pampaterídeos do Quaternário durante os séculos XIX, XX, e XXI:

Quadro 1.1.5 – Histórico da nomenclatura de pampatérios do Quaternário durante os séculos XIX, XX e XXI.

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, e denomina-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> , com 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 humboldtii</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> .
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)”], seguem as linhas de James (1957) e Paula Couto (1954, 1980) e consideram os pampaterídeos pleistocênicos como pertencentes ao mesmo gênero – <i>Pampatherium</i> – e descreve a nova espécie como “ <i>P. paulacoutoi</i> ”.
Góis <i>et al.</i>	2015	descrevem uma nova espécie dum novo gênero do Quaternário, <i>Tonniciunctus mirus</i> .
Ferreira <i>et al.</i>	2018	ao analisar melhor os espécimes de <i>H. major</i> , concluem que, na verdade, se tratam de espécimes de <i>Pampatherium humboldtii</i>

Fonte: adaptada de Moura de Jesus (2015), com atualizações. Baseada em Winge (1915); Simpson (1930); Paula Couto (1954); James (1957); Hoffstetter (1969); Paula Couto (1980); Cartelle; Bohórquez (1984); Góis *et al.* (2012); Góis *et al.* (2015) e Ferreira *et al.* (2018).

Na Quadro 1.1.6, são discorridas as ocorrências das espécies sul-americanas de pampatérios do Quaternário:

Quadro 1.1.6 - Ocorrências de espécies de Pampatheriidae no Quaternário da América do Sul.

Espécie	Localidade	Referências
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	Iramaia, Bahia, Brasil	Moura de Jesus; Fernandes (2014)*; Presente trabalho
<i>Holmesina rondoniense</i>	Rondônia, Brasil	Góis <i>et al.</i> (2012)
<i>Holmesina occidentalis</i>	Equador, Peru, Venezuela e Colômbia	Cartelle (1992); Edmund (1996); Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005); Góis <i>et al.</i> (2012)
	Província de Guaya (Península de Santa Helena), Equador	Hoffstetter (1952)
	Cuspinique e Deserto de Talara, Peru	Marshall <i>et al.</i> (1984)
	Estados de Falcón, Carabobo, Cojedes e Monagas, Venezuela	Royo y Gómez (1960); Marshall <i>et al.</i> (1984); Rincón e White (2007); Rincón <i>et al.</i> (2009)
	Departamento de Huila, Colômbia	Edmund (1996)
<i>Holmesina major</i> *	Ceará e Minas Gerais, Brasil	Lund (1842); Winge (1915); Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005); Oliveira e Pereira (2009); Góis <i>et al.</i> (2012)
	Venezuela and Trinidad and Tobago	Góis <i>et al.</i> (2012); Góis (2013)
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	Bahia, Brasil	Cartelle e Bohórquez (1984)
	Rio Grande do Sul, Brasil	Santos <i>et al.</i> (1990); Porpino; Santos e Bergqvist (2004); Keber e Oliveira (2008); Oliveira e Keber (2009); Oliveira e Pereira (2009)
	Rio Grande do Norte, Brasil	Santos <i>et al.</i> (1990); Porpino; Santos e Bergqvist (2004)
	Paraíba	Bergqvist <i>et al.</i> (1997)
	Mato Grosso do Sul	Pansani <i>et al.</i> (2016)**
	Corrientes, Argentina	Góis <i>et al.</i> (2012); Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005)
	Santa Fe, Argentina	Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005); Góis <i>et al.</i> (2012); Góis <i>et al.</i> (2015); Vezzosi (2015)
	Entre Ríos, Argentina	Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005); Ferrero (2009); Góis <i>et al.</i> (2012); Góis <i>et al.</i> (2015)
	Província de Buenos Aires, Argentina	Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005); Góis <i>et al.</i> (2012); Góis <i>et al.</i> (2015)
	Formosa, Argentina	Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005); Góis <i>et al.</i> (2012)
	Santiago del Estero province, Argentina	Chimento e Angolin (2011)
<i>Pamphaterium</i>	Assunção, Paraguai	Carlini e Tonni (2000)

<i>typum</i> ***	Ñuapúa, Bolívia	Hoffstetter (1968)	
	Santa Catarina e Rio Grande do Sul, Brasil	Paula Couto (1980); Kerber e Oliveira (2007; 2008); Oliveira e Kerber (2009); Oliveira e Pereira (2009)	
	Canelones, Uruguai	Ubilla <i>et al.</i> (2009)	
	Províncias de Buenos Aires, Santa Fe, Córdoba, Formosa e Corrientes, Argentina	Scillato-Yané <i>et al.</i> (2005); Góis <i>et al.</i> (2012); Góis (2013); Góis <i>et al.</i> (2015); Vezzosi (2015)	
<i>Pamphaterium humboldtii</i>	Mato Grosso, Minas Gerais, Ceará Piauí, Rio Grande do Sul, Brasil	Lund (1839);; Winge (1915); Cartelle (1992); Edmund (1996); Guérin; Faure (2006); Oliveira e Pereira (2009); Góis <i>et al.</i> (2012); Góis (2013); Rodriguez-Bualó <i>et al.</i> (2014); Ferreira <i>et al.</i> (2018)*	
	Zulia, Venezuela	Rincón, White e McDonald (2008)	
	Artigas, Uruguai	Lund (1839)	
	Argentina	Góis <i>et al.</i> (2012)	
	Bolívia	Góis <i>et al.</i> (2012)	
	<i>Tonnictus mirus</i>	Províncias de Buenos Aires e Santa Fe, Argentina	Góis <i>et al.</i> (2015)
		Rio Grande do Sul, Brasil	Ferreira <i>et al.</i> (2016)

* Os espécimes LPP-PV-001, LPP-PV-002 (*H. cryptae*) foram erroneamente considerados como *H. major* em Moura de Jesus e Fernandes (2014) e Moura de Jesus (2015). Oliveira e Pereira (2009) discordam da presença de “*Holmesina major*” no Rio Grande do Sul, anteriormente mencionado por Edmund (1996) e Scillato-Yané *et al.* (2005). Ferreira *et al.* (2018) analisam os crânios de *H. major* e concluem que na verdade estes são *Pamphaterium humboldtii*.** No trabalho de Pansani *et al.* (2016), os autores apenas identificam o gênero como *Holmesina*, mas numa análise posterior e conversa pessoal com Thais Pansani, concordamos que os osteodermos são de *H. paulacoutoi*.*** Rodriguez-Bualó *et al.* (2014) por análises posteriores, desconsideram o registro de *P. typum* no Vale de Tarija, anteriormente mencionado por Hoffstetter (1963).

Fonte: elaborado pelo autor e Flávio Góis com base nas referências citadas nesta tabela e na sua legenda.

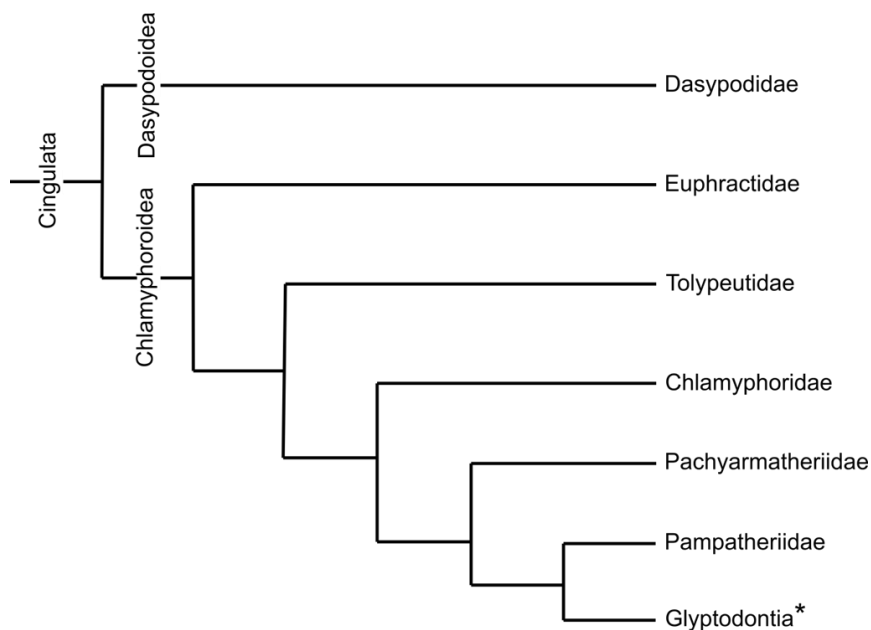
Glipodontes

Este grupo de cingulados, geralmente é agrupado dentro da família Glyptodontidae. Entretanto, após os estudos moleculares de Delsuc *et al.* (2016) e Mitchell *et al.* (2016), houve a sugestão de reclassificar o clado como uma subfamília, “Glyptodontinae” dentro da família Chlamyphoridae (DELSUC *et al.*, 2016). Gaudin e Lyon (2017) propõem a elevação das subfamílias propostas por Delsuc *et al.* (2016) o nível de família. Porém, especialistas neste grupo de cingulados têm proposto diferentes arranjos, como por exemplo, Fernicola (2008) que propõe duas Infraordens, Glyptodontinei e Propalaeohoplophorinei que formariam o clado Glyptodontia. Mais recentemente, Fernicola *et al.* (2017), descrevem uma nova família, Pachyarmatheriidae como grupo irmão do clado Pamphateriidae+Glyptodontia.

Para conciliar as diferentes propostas, neste trabalho são considerados os clados a nível familiar, Pachyarmatheriidae, Propalaeohoplophoridae e Glyptodontidae (Figura 1.1.9 e Quadro 1.1.7) e as subdivisões (subfamílias e tribos) desta última família estão tradicionalmente de acordo com Hoffstetter (1958) (Quadro 1.1.7).

Os gliptodontes e alguns Pachyarmatheriidae são os únicos cingulados a não possuírem xenartria (FERNICOLA *et al.*, 2017), característica secundária que se deve à fusão de suas vértebras toracolombares (ROSE, 2001).

Figura 1.1.9 - Filogenia dos cingulados baseada em Billet *et al.* (2011), com o clado Pachyarmatheriidae + Pamatheriidae + Glyptodontia* segundo Fericola *et al.* (2017) e as famílias anteriores e superfamília, de acordo com Gaudin e Lyon (2017).



* sensu Fericola (2008). Fonte: elaborado pelo autor baseado em Billet *et al.* (2011); Gaudin e Lyon (2017); Fericola *et al.* (2017).

Quadro 1.1.7 – Principais grupos de gliptodontes.

Família †Pachyarmatheriidae Fericola; Rinderknecht; Jones; Vizcaíno; Porpino, 2018
CLADO †Glyptodontia Ameghino, 1889 (sensu FERNICOLA, 2008)
Família †Propalaeohoplophoridae Ameghino, 1891 (= Propalaeohoplophorinei in FERNICOLA, 2008)
Gênero † <i>Propalaeohoplophorus</i> Ameghino 1887
Família †Glyptodontidae Ameghino, 1891 (= Glyptodontoiinei in FERNICOLA, 2008)*
Subfamília †Doedicurinae Ameghino, 1889
Subfamília †Glyptodontinae Gray, 1869
Tribo †Glyptodontini Gray, 1869
Gênero † <i>Glyptodon</i> Owen, 1839
Tribo †Glyptotheriini Castellanos, 1953
Gênero † <i>Glyptotherium</i> Osborn, 1903

Subfamília †Hoplophorinae Huxley, 1864

Tribo †Hoplophorini (Huxley, 1864)

Tribo †Lomaphorini Hoffstetter, 1958

Tribo †Neothoracophorini Castellanos, 1951

Tribo †Neuryurini Hoffstetter, 1958

Tribo †Palaeohoplophorini Hoffstetter, 1958

Tribo †Panochthini Castellanos, 1927

Tribo †Plohophorini Castellanos, 1932

* a classificação das subfamílias e tribos estão de acordo com Hoffstetter (1958), já as famílias Parchyamatheriidae e Propalaeohoplophoridae seguem a classificação de Fernicola (2008) e Fernicola *et al.* (2017). Fonte: Elaborado pelo autor, baseado em Hoffstetter (1958); Fernicola (2008) e Fernicola *et al.* (2017).

Pachyarmatheriidae

Os cingulados desta família descrita recentemente se diferenciam das outras por possuírem uma carapaça dividida em dois escudos (cefálico e pélvico) sem as bandas móveis típicas dos tatus atuais e pampatérios (DOWNING; WHITE, 1995; FERNICOLA *et al.*, 2017). Segundo as análises filogenéticas de Fernicola *et al.* (2017), este grupo é irmão do clado Pampatheriidae+Glyptodontia (ver Figura 1.1.9).

Propalaeohoplophoridae

Em comparação aos gliptodontídeos, os Propalaeohoplophoridae apresentam um crânio relativamente mais alongado, assim como o seu rosto; o occipital mais alto e vertical e o processo descendente do arco zigomático mais curto; sua mandíbula também é menos alta e os dentes são anteriormente simples (reniformes ou triangulares) e os posteriores trilobulados, típicos dos gliptodontes (PAULA COUTO, 1979; CROFT; FLYNN; WYSS, 2007).

Glyptodontidae

Os gliptodontídeos representam os maiores cingulados e apresentam uma grande diversidade de espécies. Diferenciam-se dos outros cingulados por possuírem uma carapaça rígida; o crânio globoso, alto, de rosto curto; o processo descendente do arco zigomático bem desenvolvido; e as vértebras toracolombares altamente fusionadas (HUXLEY, 1865; PAULA COUTO, 1979).

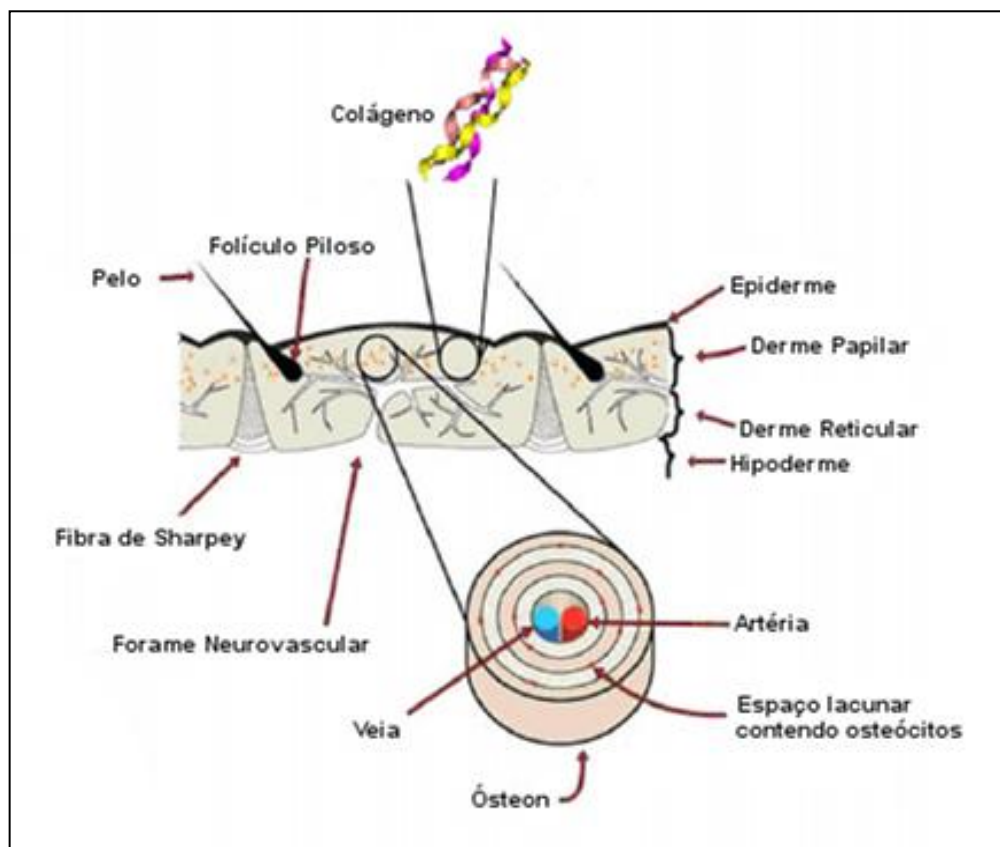
1.1.3. Osteoderms

Osteoderms são ossificações dérmicas presentes no tegumento de diversos vertebrados (HILL, 2006; VICKARYOUS; SIRE, 2009), inclusive nos tetrápodes, como alguns anfíbios, saurópsidos (lepidossauros, arcossauros, testudíneos, pararrépteis e placodontes) e sinápsidos (HILL, 2005; D'EMIC *et al.*, 2009; VICKARYOUS; SIRE, 2009).

Os xenartros são os únicos mamíferos a possuírem osteodermos (HILL, 2006; KRMPOTIC *et al.*, 2015). São articulados em todos os cingulados e também observados em preguiças terrestres da família Mylodontidae, porém isolados no tegumento; este fato sugere que a presença de osteodermos seja uma característica plesiomórfica de Xenarthra que se perdeu em Pilosa como visto atualmente (HILL, 2006).

Histologicamente, os osteodermos dos xenartros se formam nas camadas papilar e reticular da derme (HILL, 2006; CHEN *et al.*, 2011), são formados por tecido ósseo compacto que contém ósteons. Também há uma região trabecular preenchida principalmente por medula óssea adiposa (amarela), podendo haver medula óssea vermelha. Além disso, diversas estruturas tegumentares como folículos pilosos e glândulas compõem este elemento (Figura 1.1.10) (HILL, 2006; KRMPOTIC, 2015).

Figura 1.1.10 – Esquema da histologia de osteodermos de um tatu adulto.



Fonte: Robbi (2017), adaptado de Chen *et al.* (2011).

Acima dos osteodermos, a epiderme configura-se altamente queratinizada a formar placas córneas (scutes) ligando-se por fibras de Sharpey aos osteodermos. A forma geométrica de cada escama pode coincidir à do osteodermo abaixo, ou não, principalmente na região das bandas (HILL, 2006; KRMPOTIC, 2015).

Diferentes linhagens de Cingulata podem apresentar diversas configurações na carapaça que pode ser composta por osteodermos fixos, formando um escudo, osteodermos móveis que formam cintas (bandas), ou um ou dois escudos com uma ou mais cintas (FERNICOLA *et al.*, 2017).

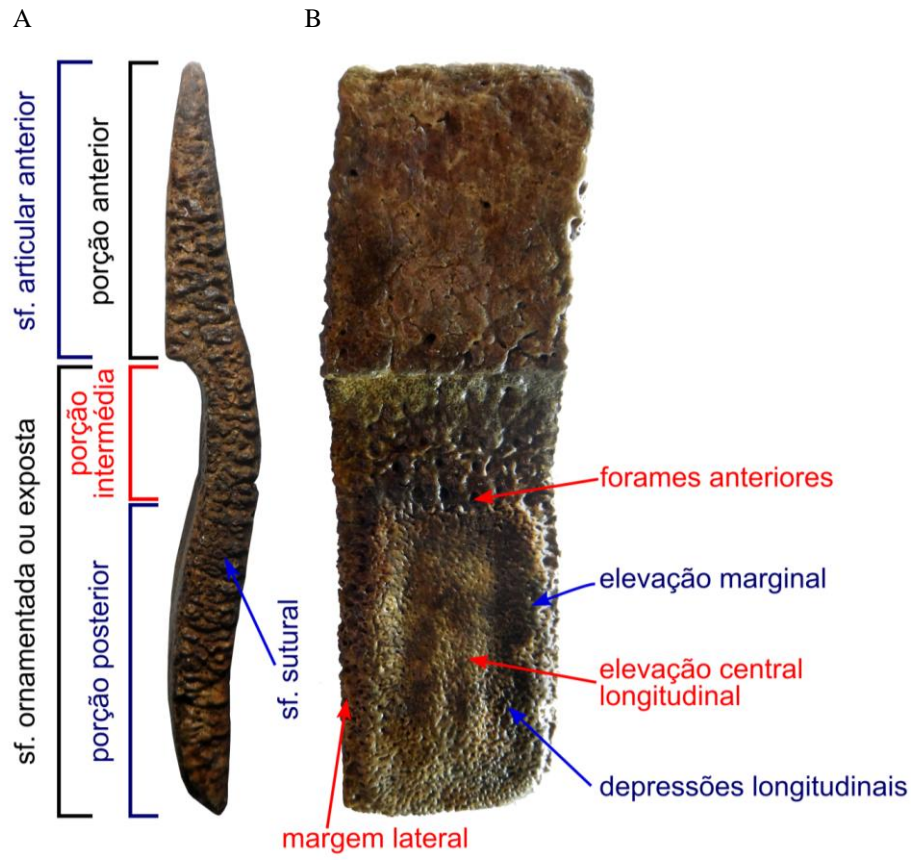
Os osteodermos móveis diferem-se dos fixos (dos escudos) por possuírem uma forma retangular, articularem-se apenas lateralmente e possuírem duas porções, anterior (também chamada de “base”) e posterior (também chamada de “língua”) (HILL, 2006). A superfície exposta dos osteodermos móveis de pampaterídeos é chamada de superfície ornamentada e subdivide-se em porção posterior e porção intermédia (GÓIS *et al.*, 2013).

Mesmo quando há osteodermos comparáveis de regiões homólogas em diferentes espécies, verifica-se que o padrão ornamental é um critério válido para o reconhecimento de uma espécie atual e fóssil (SCILLATO-YANÉ, 1982; EDMUND, 1996; GÓIS, 2013; GÓIS *et al.*, 2013; 2015).

Terminologia de osteodermos de pampatérios

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). Entretanto, os osteodermos de pampaterídeos possuem características distintivas dos outros cingulados. Para tanto, Góis *et al.* (2013) propuseram uma terminologia própria para o grupo a fim de evitar equívocos (Figura 1.1.11), visto que anteriormente se utilizavam terminologias de tatus ou de gliptodontídeos.

Figura 1.1.11 - Terminologia de osteodermos de pampatérios. Osteodermo móvel de *Holmesina cryptae* sp. nov.



A, vista medial (superfície sutural); e **B**, vista dorsal (superfície externa). **sf.**, superfície. Barra de escala = 3 mm.

Fonte: elaborado pelo autor baseado em Góis *et al.* (2013), para mais detalhes, consultar a referência. Fotografia pelo autor.

1.1.4. Lesões de origem biológica em osteodermos

Traços fósseis podem ser importantes ferramentas para reconstituições paleoecológicas e de ecossistemas (PAES NETO *et al.*, 2014). Eles são ecologicamente informativos e são, muitas vezes, os únicos sinais que nos permitem inferir sobre a presença de um organismo, ou sobre como ele alimentava-se, movia-se ou abrigava-se (VALLON *et al.*, 2016).

Analisando marcas em osteodermos fósseis, é possível inferir se estas foram produzidas *ante mortem*, tendo origem patológica, ectoparasítica ou sendo resultado de abrasão com a vegetação, solo ou outro objeto, bem como alguma interação intraespecífica ou interespecífica (AVILLA *et al.*, 2004; SUPERINA *et al.*, 2009; FIORELLI, 2010; SUPERINA; LOUGHRY, 2011). As marcas também podem ser produzidas durante a morte ou ser a *causa mortis*, como no caso de um ferimento devido a alguma perfuração, queda, predação, atropelamento; ou serem produzidas *post mortem*, como resultado de osteofagia por

carniceiro ou invertebrados detritívoros, ou ainda resultados de outros processos tafonômicos (*vide* ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2013).

Descrições de lesões em osteodermos de xenartros, bem como em outros vertebrados fósseis são pouco frequentes na literatura. Há um maior número de estudos em répteis, principalmente répteis vivos de estimação e cativeiro. As principais patologias que afetam a carapaça dos répteis podem ser de origem traumática, como fraturas ou abrasão; por deficiência nutricional (registrada apenas em animais de cativeiro/ de estimação); parasitária, como causadas por plelmintos, sanguessugas, algas (nos animais aquáticos) e fungos; origem bacteriana, como oriundas de dermatites, ulcerações, entre outras; viral, como fibropapilomatose, entre outras afecções e; origem tumoral não virótica (MAAS III, 2013; SCHOENMAKER, 2016; BIOT, 2017). Outras patologias, como fusão de osteodermos, também foram documentados nos escamados *Helodermoides tuberculatus* Douglass, 1903 (SULLIVAN, 1979). Em todo o caso, uma vez que haja um lesionamento do osteodermo, essa região expõe-se à entrada de patógenos oportunistas (ROSE *et al.*, 2001).

Diversos trabalhos descrevem evidências de lesões em osteodermos de crocodilianos, escamados, dinossauros e cingulados (SULLIVAN, 1979; WOLFF *et al.*, 2007; EZQUIAGA *et al.*, 2015; MATTHIAS; MACWHINNEY; CARPENTER, 2016). Alguns trabalhos apontam estas lesões como de origem patológica, causada por ectoparasitas como pulgas e carrapatos, e até mesmo por fungos e bactérias (WENKER *et al.*, 1998; MATTHIAS; MACWHINNEY; CARPENTER, 2016; TOMASSINI *et al.*, 2016).

No caso de lesões causadas por pulgas, há estudos em tatus vivos que demonstram que as fêmeas da espécie *Tunga perforans* Ezquiaga; Linardi; De Avelar; Lareschi, 2015 perfuram o osteodermo para se posicionarem com a região anterior do corpo para dentro do tegumento (EZQUIAGA *et al.*, 2017). Lesões deste tipo também foram encontradas em osteodermos fósseis de Euphractidae do Mioceno da Argentina (TOMASSINI *et al.*, 2016).

Contudo, descrições de lesões e alterações em osteodermos de cingulados são escassas e sem registros para pampatérios. Além disso, várias espécies de pulgas parasitam diferentes espécies de tatus e outros xenartros (Quadro 1.1.8) o que aumenta as chances de surgirem lesões por meio de infecção, porém, *T. perforans* é a única espécie observada, até o momento, como capaz de perfurar um osteodermo de cingulado (EZQUIAGA *et al.*, 2015; TOMASSINI *et al.*, 2016).

Quadro 1.1.8 - Sifonápteros parasitas de xenartros registrados na América do Sul.

Ordem	Hospedeiro xenartro	Parasita sifonáptero (referência)
Cingulata	<i>Cabassous sp.</i>	<i>Tunga penetrans</i> Linnaeus 1758(1)
	<i>Cabassous unicinctus</i>	<i>Tunga terasma</i> Jordan, 1937 (1)
	<i>Chaetophractus vellerosus</i>	<i>Malacopsylla grossiventris</i> (Weyenbergh, 1879) (2)
		<i>Phthiropsylla agenoris</i> (Rothschild, 1904) (2)
		<i>Polygenis (Polygenis) platensis</i> (Jordan; Rothschild, 1908) (2, 3)
		<i>Tunga penetrans</i> (2)
		<i>Tunga perforans</i> (2, 4)
		<i>Tunga terasma</i> (2)
		<i>Chaetophactus villosus</i>
		<i>Phthiropsylla agenoris</i> (3, 5)
		<i>Tunga penetrans</i> (3)
	<i>Chlamyphorus truncatus</i>	<i>Hectopsylla broscus</i> Jordan; Rothschild, 1906 (5)
	<i>Dasyopus hybridus</i>	<i>Rhopalopsyllus lutzi cleophontis</i> (Baker, 1904) (5)
		<i>Tunga penetrans</i> (3)
	<i>Dasyopus novemcinctus</i>	<i>Ctenocephalides felis felis</i> (Bouché, 1835) (1)
		<i>Gephyropsylla klagesi klagesi</i> Rothschild, 1904 (1)
		<i>Hechtiella nitidus</i> Johnson, 1957 (1)
		<i>Polygenis (Polygenis) occidentalis occidentalis</i> (Cunha, 1914) (1)
		<i>Polygenis (Polygenis) roberti roberti</i> (Rothschild, 1905) (1)
		<i>Polygenis (Polygenis) tripopsis tripopsis</i> Guimarães, 1948 (1)
		<i>Rhopalopsyllus australis tamoyus</i> (Jordan; Rothschild, 1923) (1)
		<i>Rhopalopsyllus lugubris lugubris</i> Jordan; Rothschild, 1908 (1)
		<i>Rhopalopsyllus lutzi lutzi</i> (1)
		<i>Rhopalopsyllus saevus</i> (Jordan; Rothschild, 1923) (1)
		<i>Tunga penetrans</i> (6)
		<i>Tunga terasma</i> (6)
		<i>Tunga travassosi</i> (Pinto; Dreyfus 1927) (1)
		<i>Xenopsylla cheopis</i> (Rothschild, 1903) (7)
	<i>Euphactus sexcinctus</i>	<i>Malacopsylla grossiventris</i> (5)
		<i>Tunga terasma</i> (1)
		<i>Tunga travassosi</i> (8)
	<i>Priodontes maximus</i>	<i>Tunga terasma</i> (1)

	<i>Tolypeutes matacus</i>	<i>Malacopsylla grossiventris</i> (4)
	<i>Zaedyus pichiy</i>	<i>Hectopsylla broscus</i> (9)
		<i>Malacopsylla grossiventris</i> (5)
		<i>Phthiropsylla agenoris</i> (5)
		<i>Tunga perforans</i> (4)
Pilosa	<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	<i>Tunga penetrans</i> (6)
	<i>Tamandua sp.</i>	<i>Tunga penetrans</i> (3)
		<i>Rhopalopsyllus australis tamoyus</i> (1)
	<i>Tamandua mexicana</i>	<i>Rhopalopsyllus australis australis</i> (10)
	<i>Tamandua tetradactyla</i>	<i>Ctenocephalides felis felis</i> (1)
		<i>Echidnophaga sp.</i> Olliff, 1886 (7)
		<i>Polygenis (Polygenis) roberti roberti</i> (1)
		<i>Pulex irritans</i> L., 1758(1)
		<i>Pulex simulans</i> Baker, 1895 (10)
		<i>Rhopalopsyllus lutzi lutzi</i> (1)
		<i>Tunga bondari</i> Wagner, 1932 (1)
		<i>Xenopsylla cheopis</i> (7)
	<i>Bradypus variegatus</i>	<i>Polygenis (Neopolygenis) atopus</i> (Jordan; Rothschild, 1922) (10)

Fonte: elaborada pelo autor informações retiradas de: 1) Linardi e Guimarães (2000); 2) Ezquiaga *et al.* (2017); 3) Ezquiaga *et al.* (2008); 4) Ezquiaga *et al.* (2015); 5) Mauri e Navone (1993); 6) Linardi e De Avelar (2014); 7) Torres-Mejía e de la Fuente (2006); 8) Hinz (1996); 9) Hastriter e Méndez (2000); 10) Tipton e Machado-Allison (1972).

Evolução dos sifonápteros

Das quase 3000 espécies de sifonápteros existentes na atualidade, um pouco mais de 250 foram registradas na América do Sul (LINARDI; GUIMARÃES, 2000) e estas parasitam diversas espécies de marsupiais e eutérios, bem como algumas aves (TIPTON; MACHADO-ALLISON, 1972; BEAUCORNU; REYNES; VIÉ, 1998; LINARDI; GUIMARÃES, 2000; TORRES-MEJÍA; DE LA FUENTE, 2006; LARESCHI *et al.*, 2010). Dentre as espécies que parasitam os eutérios, várias foram registradas como parasitas de xenartros, principalmente tatus e tamanduás (Quadro 1.1.8). Há poucos registros de pulgas em preguiças (*e.g.*, TIPTON; MACHADO-ALLISON, 1972) e são frequentemente infestadas por outros ectoparasitas, como moscas, mosquitos, triatomíneos, piolhos, ácaros e carrapatos (GILMORE *et al.*, 2001).

Entretanto, na literatura, preguiças terrícolas são citadas como possíveis hospedeiras de pulgas fósseis encontradas em âmbar do início do Mioceno da República Dominicana (PERRICHOT *et al.*, 2012). Estes fósseis e fósseis de âmbar bálticos (Eoceno tardio) e um

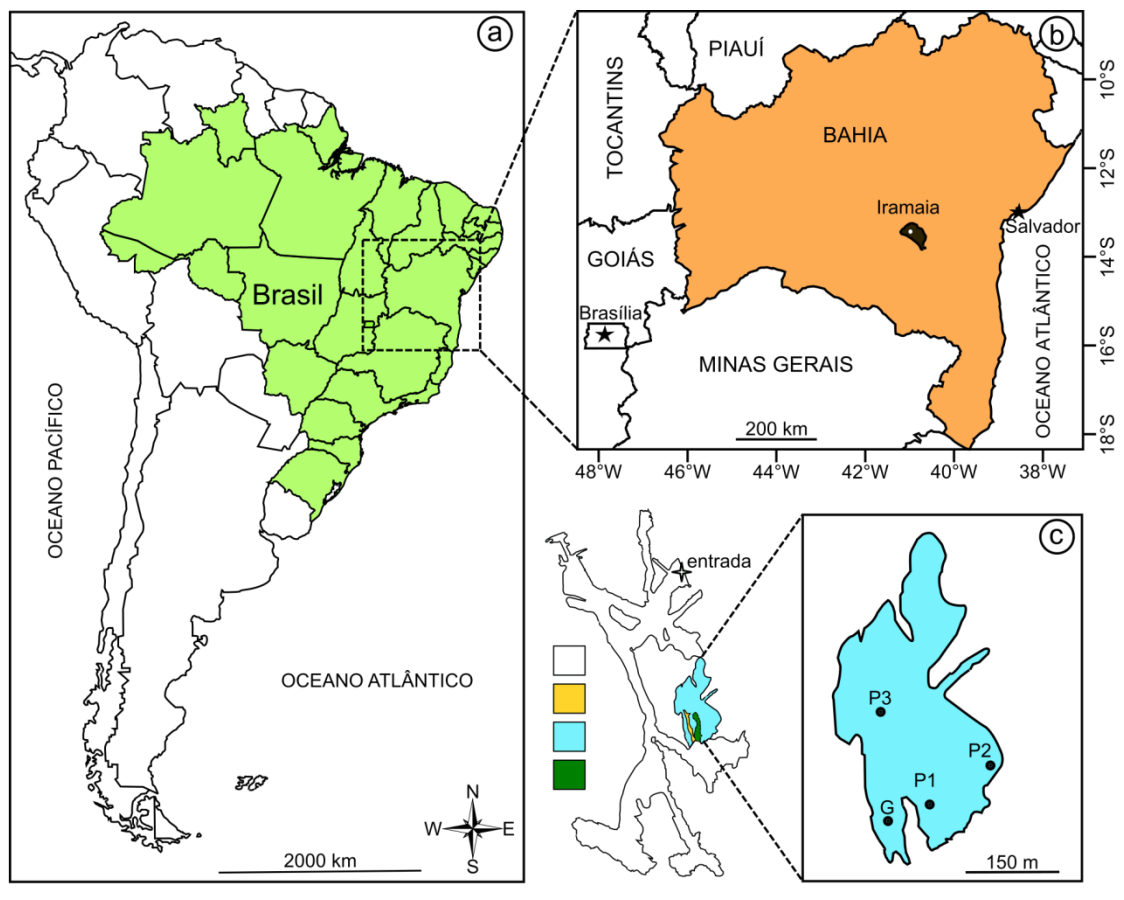
âmbar Bitterfeld (Oligoceno) são os registros mais antigos de sifonápteros e tais espécies assemelham-se morfológicamente aos sifonápteros atuais (PERRICHOT *et al.*, 2012; ZHU *et al.*, 2015). Porém, fósseis chineses de insetos que também compartilham características morfológicas com Siphonaptera, datados do Cretáceo (*vide* GAO *et al.*, 2012; HUANG *et al.*, 2013) são indicados muitas vezes como os ancestrais deste grupo, no entanto podem apenas apresentar uma convergência morfológica (ZHU *et al.*, 2015; DITTMAR *et al.*, 2016). De qualquer forma, análises moleculares sugerem a divergência dos sifonápteros a partir do Cretáceo no Gondwana, aparentemente mantinham uma relação com os mamíferos basais, posteriormente associando-se aos térios (ZHU *et al.*, 2015).

2. CONTEXTO GEOLÓGICO, MATERIAL E COLABORAÇÃO

2.1. Contexto Geográfico e Geológico

O Município de Iramaia localiza-se 409 km a sudoeste de Salvador no estado da Bahia (Figura 2.1.1), possui um clima semiárido, relevo carstificado com encostas das elevações da Chapada Diamantina; sua 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).

FIGURA 2.1.1 – Localização e mapa da Gruta da Lapinha.



A–B, localização do município de Iramaia, BA, Brasil. C, mapa da Gruta da Lapinha com destaque do seu segundo nível inferior com os pontos onde os fósseis foram encontrados (mapa adaptado e disponibilizado por GPME). Legendas: branco, nível térreo da caverna; amarelo, primeiro nível inferior; azul claro, segundo nível inferior; e verde escuro, terceiro nível inferior da caverna. Abreviações: G, local onde os gliptodontídeos foram encontrados; P1 e P2 (holótipo e parátipo respectivamente), os locais onde os pampatérios foram coletados.

Fonte: elaborado pelo autor. Mapa da Gruta da Lapinha modificado pelo disponibilizado por Grupo Pierre

Martin de Espeleologia (GPME)

O município apresenta dois domínios geológicos 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).

Em Iramaia, encontram-se duas das 50 maiores cavernas do estado da Bahia (num total de 623 cadastradas até 2019), a Gruta do Calixto (35^a — 2000 m) e a Gruta da Lapinha (41^a — 1777,47 m de comprimento e um desnível de 55,54 m) (MOURA DE JESUS, 2015). As coordenadas da Gruta da Lapinha são 13°19'15,54338"S / 40°58'45,76346"W à altitude de 641 m e corresponde à Formação Salitre, Grupo Una, Supergrupo São Francisco (VIEIRA *et al.*, 2005; MOURA DE JESUS, 2015).

A Formação Salitre compõe-se de calcilutitos e calcarenitos finos em que se observam esteiras microbianas e estromatólitos colunares proterozoicos afloram intercalações de rochas dolomíticas e de calcários escuros recristalizados, níveis de silixito, arenito e pelito (VIEIRA *et al.*, 2005; BRITO-NEVES; SANTOS; CAMPANHA, 2012). Tal Formação é a base do Grupo Uma, cuja sedimentação teve início no Neoproterozoico sobre o cráton do São Francisco e a deformação subsequente está ligada ao ciclo orogenético brasileiro (CHAVES *et al.*, 2013; 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).

No segundo nível inferior da Gruta da Lapinha, no ano de 2012 foi descoberto um esqueleto de cingulado e em 2014, foram encontrados mais dois pampatérios e diversos espécimes de gliptodontes, portanto, todos fósseis de cingulados (MOURA DE JESUS, 2015). Essas duas cavernas podem ser melhor exploradas pois apresentam um grande potencial para achados de fósseis de vertebrados do Quaternário (MOURA DE JESUS *et al.*, 2015), assim como apontam alguns autores sobre essa potencialidade das cavernas calcárias brasileiras, principalmente no nordeste do Brasil (NOBRE; CARVALHO, 2004; AULER *et al.*, 2006; DANTAS, 2009; ARAÚJO JÚNIOR; PORPINO, 2011; ARAÚJO JÚNIOR *et al.*, 2012).

2.1.1. Achados e coleta

Fósseis de mamíferos encontrados em cavernas contribuem para o entendimento da diversidade faunística do Quaternário de várias partes do Brasil e muitas espécies foram

descritas, dentre elas, as de xenartros (MOURA DE JESUS; FERNANDES, 2014). Entretanto, a coleta em ambientes cavernícolas tende a ser mais difícil e, muitas vezes, é necessário ser feita por profissionais especializados (NOBRE; CARVALHO, 2004). Além disso, a sedimentação e a fossilização ocorrem de modo particular nesses ambientes (ANDREWS, 1990).

Expedições do Grupo Pierre Martin de Espeleologia. Um breve histórico.

Desde 1987 que a região de Iramaia 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, 2012).

Nessas correções, a Gruta da Lapinha (Figura 2.1.2), anteriormente dada como pertencente ao Município de Barra da Estiva-BA, chamou a atenção do Grupo e levou a pesquisas bibliográficas (GPME, 2012). 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, 2012).

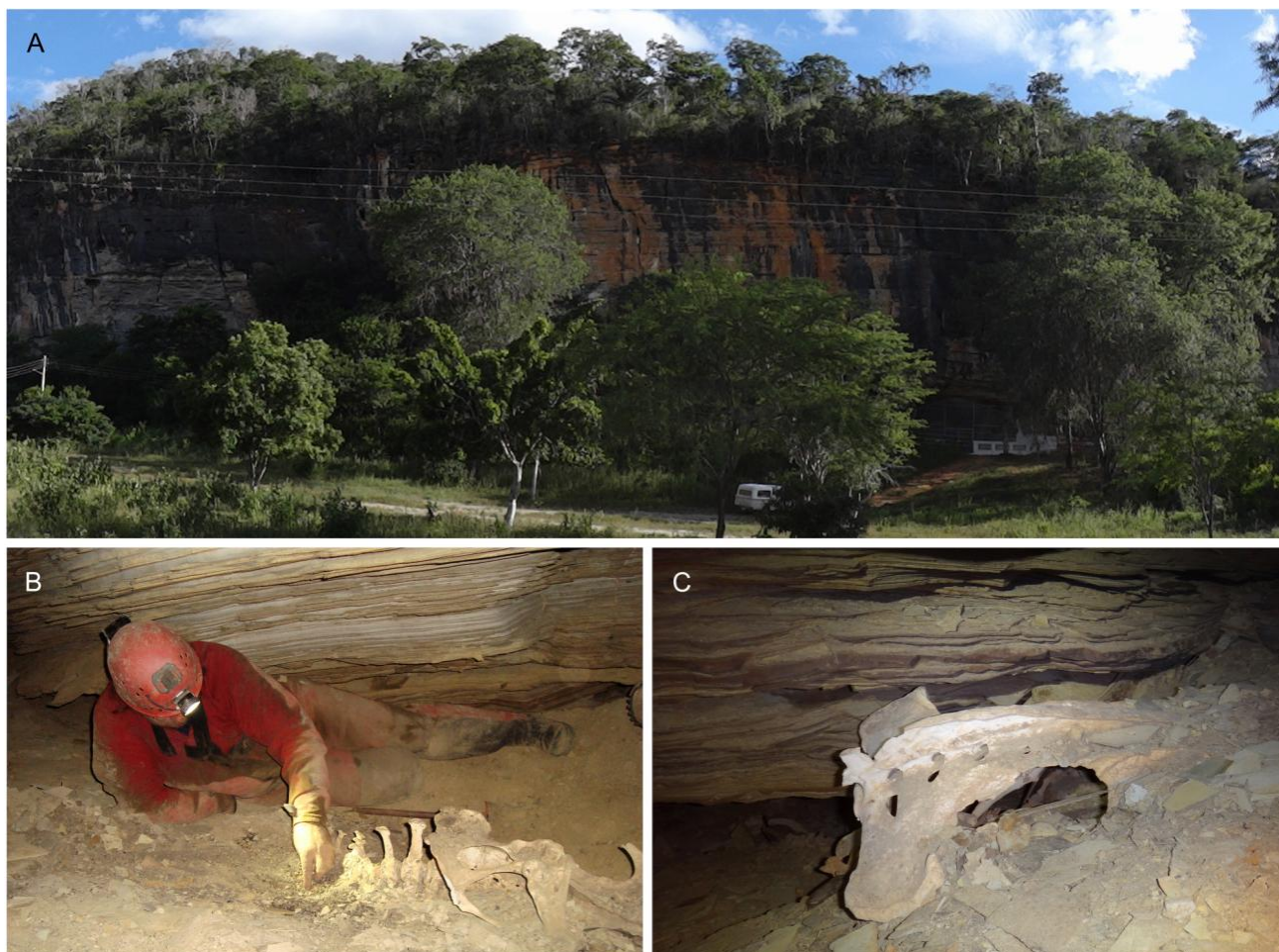
Na passagem do ano de 2011 para 2012, o Grupo retorna à região, para mais uma expedição, o que proporcionou excelentes resultados (GPME, 2012), dentre eles, a descoberta de remanescentes fósseis nas Grutas do Calixto e da Lapinha. No segundo nível inferior da Gruta da Lapinha, os espeleólogos encontraram um espécime de pampatério com o esqueleto articulado e osteodermos desarticulados (MOURA DE JESUS, 2015).

Os membros do GPME decidiram comunicar a descoberta a pesquisadores da área de Paleontologia e em uma conversa com a Professora Doutora Maria Elina Bichuette, do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar, chegaram ao paleontólogo e Professor Doutor Marcelo Adorna Fernandes do Laboratório de Paleoecologia e Paleicnologia (LPP) também do DEBE, UFSCar que decidiu pesquisar o material (MOURA DE JESUS, 2015).

Numa expedição conjunta de pesquisadores da UFSCar — o professor Dr. Marcelo Adorna Fernandes do DEBE, UFSCar; eu, ainda aluno de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN-UFSCar), 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 (MOURA DE JESUS, 2015).

Figura 2.1.2 - Exterior e interior da gruta da Lapinha.



A, vista externa, note à direita abaixo, a entrada da caverna próxima a um portão. B–C, Espécimes de *Holmesina cryptae* sp. nov.. enterrados na caverna, B, LPP-PV-001; e C, LPP-PV-002 durante o momento da escavação.

Fonte: elaborado pelo autor com fotos retiradas por: a) Ericsson Cernawsky Igual; b) Luiz. A. Miguel; c) o autor.

Os fósseis de cingulados da Gruta da Lapinha no município de Iramaia-BA foram coletados a partir do dia 22 ao dia 24 de fevereiro de 2014. Todo o material coletado foi armazenado em caixas ou bandejas plásticas para ser transportado no automóvel.

2.2. Material

2.2.1 Curadoria

O material coletado no município de Iramaia-BA em fevereiro de 2014 foi levado ao Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia do DEBE-UFSCar em São Carlos-SP. Onde

foi limpo e depositado na coleção do laboratório. Após análises, foi concluído que os pampatérios coletados na Gruta da Lapinha correspondem a três espécimes de *Holmesina*, o primeiro a ser encontrado é o mais completo, registrado como LPP-PV-001, o segundo a ser encontrado foi registrado como LPP-PV-002), e o terceiro, como LPP-PV-003. Os fósseis de Glyptodontidae foram registrado como LPP-PV-005 (o mais completo e mais jovem), LPP-PV-006 (juvenil) e LPP-PV-007(adulto/subadulto) (*vide* Tabela 2.1.1).

Tabela 2.1.1 – Preservação dos fósseis dos cingulados da Gruta da Lapinha.

Características	Espécime (tombo)					
	LPP-PV-001	LPP-PV-002	LPP-PV-003	LPP-PV-005	LPP-PV-006	LPP-PV-007
Espécie	<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	<i>H. cryptae</i>	<i>H. cryptae</i>	<i>Glyptotherium</i> sp.	<i>Glyptotherium</i> sp.	? <i>Glyptotherium</i> sp.*
Endoesqueleto	quase completo	razoavelmente completo	pouco completo	pouco completo	pouco completo	nulo
Exoesqueleto	quase completo	razoavelmente completo	pouco completo	pouco completo	pouquíssimo completo	unidades
Ontogenia	adulto	adulto	adulto	muito jovem	jovem	adulto/subadulto
Articulação do endoesqueleto	articulado	articulado	articulado	desarticulado	desarticulado	-
Fragmentação	razoável	muita	pouca	média	nula	nula
Marcas de invertebrados	em osteodermos	em osteodermos	em osteodermos	em osteodermo?	nulo	nulo

* gênero não identificado, porém, pertencente à subfamília Glyptodontidae. Fonte: elaborado pelo autor, adaptada de Tabela 5.2.1.

2.2.2. Material do LPP utilizado no presente estudo.

LPP-PV-001 (Holótipo) — *Holmesina cryptae* sp. nov.

Anteriormente: LPP-M-120; LPP-MAM-0001

Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.

Crânio quase completo. Dentes maxilares (15 – direitos e esquerdos: Mf3, Mf4, Mf5, Mf6, Mf7, Mf8 and Mf9; e esquerdo: Mf2). Mandíbula (fragmentada). Ossos hioides (estilo-hióideo e epi-hióideo direitos). Vértex cervicais (C1–C7). Vértex torácicas (T1–T10). Vértex lombar (L1). Vértex caudais (Cd1–Cd22). Arcos hemais (5). Escápula (incompleta). Clavículas (direita e esquerda). Manúbrio. Costelas (10 – porção vertebral). Úmeros (direito e esquerdo). Rádio (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Osso trapezoide direito. Hamatos (direito e esquerdo), Ossos piramidais (direito e esquerdo). Semilunares (direito e esquerdo). Pisiformes (direito e esquerdo). Falanges distais anteriores (lados direito e esquerdo: I, II, III, IV, V). Falanges médias anteriores (lados direito e esquerdo: II, III e IV). Falanges proximais anteriores (direitas: I, II, III, IV e V; esquerdas: I, II, III, IV e V). Metacarpos (direito e esquerdo: I, II, III e IV). Ossos sesamoides da mão direita (3), e ossos palmares direito e esquerdo. Sinsacro. Fêmures (direito e esquerdo). Patelas (direita e esquerda). Tibiofíbulas (direita está completa; epífises distal e proximal da esquerda). Calcâneos (direito e

esquerdo). Astrágalos (direito e esquerdo). Naviculares (direito e esquerdo). Cuboides (direito e esquerdo). Metatarsos (lados direito e esquerdo: II, III, IV e V). Falanges distais posteriores (direitas: I, II, IV e V; esquerdas: II, III, IV e V). Falanges médias posteriores (direitas: II, IV e V; esquerdas: II, III, IV e V). Falanges proximais posteriores (direita: III; esquerdas: I, II, III, IV e V). Ossos plantares direito e esquerdo. Osteodermos (mais de 1000 e fragmentos).

LPP-PV-002 (parátipo) — *Holmesina cryptae* sp. nov.

Anteriormente: LPP-M-121; LPP-MAM-0002

Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.

Crânio quase completo. Dentes maxilares (M1–M9 direitos e esquerdos). Mandíbula (hemimandíbula direita complete com nove dentes; a esquerda está fragmentada). Osso hioide (basitiro-hióideo). Vértébras cervicais (C1–C7). Vértébras torácicas (T1–T10). Vértebra lombar (L1). Vértébras caudais (Cd1–Cd4). Arcos hemais (4). Manúbrio. Costelas (fragmentos). Úmeros incompletos. Rádios (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Sinsacro. Fêmures (epífises distais e proximais direitas e esquerdas). Patelas (direita e esquerda). Tibiofíbulas (fragmentos). Calcâneo (esquerdo). Astrágalo (esquerdo). Cuboides. Falanges distais anteriores (direitas e esquerdas: I, II, III, IV e V). Osteodermos (200 e fragmentos).

LPP-PV-003 — *Holmesina cryptae* sp. nov.

Anteriormente: LPP-M-122; LPP-MAM-0003

Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.

Ossos mesocervical, Osso pós-cervical. T4, T5. Osteodermos.

LPP-PV-005 — *Glyptotherium* sp. (juvenil)

Anteriormente: LPP-M-125

Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.

Fragmentos das mandíbulas direita e esquerda; fragmento do esfenoide (corpo complete e asas incompletas); a hemimandíbula esquerda quase completa (com os molariformes m2–m7); 50 osteodermos dorsais da carapaça; e a diáfise do fêmur direito

LPP-PV-006 — *Glyptotherium* sp. (juvenil)

Anteriormente: LPP-M-125

Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.

Diáfise do fêmur direito; vértebras caudais; alguns osteodermos dorsais da carapaça.

Material para comparação e consulta

LPP-PV-007 — *Glyptodontinae* (adulto)

Anteriormente: LPP-M-125

Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.

Alguns osteodermos dorsais da carapaça, pode se tratar de mais de um indivíduo.

LPP-PV-009 — Glyptodontidae (adulto)

Proveniência: Gruta do Calixto, Iramaia, BA.

Fêmur com epífises distal e proximal.

- *Dasypus novemcinctus*

Esqueleto e carapaça completos.

- *Tolypeutes tricinctus*

Escudo pélvico da carapaça.

- *Cabassous tatouay*

Animal completo

- *Mirmecophaga tridactyla*

Esqueleto completo.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo principal

Descrever e comparar os espécimes de cingulados da Gruta da Lapinha

- os pampatérios da Gruta da Lapinha, por conterem os esqueletos mais completos dentre outros espécime, possuem novos elementos a serem descritos;
- os pampatérios encontrados diferenciam-se de outras espécies quaternárias.

3.2. Objetivos específicos

a) analisar os estágios de desenvolvimento dos espécimes

- os espécimes de pampatérios apresentam elementos coossificados por sinostose com diferentes números em seu esqueleto axial;
- os gliptodontes da Gruta da Lapinha possuem características juvenis.

b) analisar as marcas encontradas nos osteodermos dos espécimes

- marcas encontradas nos osteodermos podem indicar possíveis patologias.

c) realizar a datação do material

- os pampaterídeos do gênero *Holmesina* e *Pampatherium* viveram durante o Quaternário no nordeste do Brasil.

d) Discutir as implicações paleoecológicas a partir dos resultados obtidos por meio dos estudos aqui executados.

4. ESTUDOS

- 4.1 Um novo e mais completo pampatério (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Quaternário da Bahia

Trabalho submetido e aceito em 24/05/2019 no periódico **Zootaxa**. Título em inglês: “*A new and most complete pampathere (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from Quaternary of Bahia, Brazil*”.

..... pág. 50

- 4.2 Estudo morfológico do esqueleto axial pós-craniano de Pamphathiidae Paula Couto, 1954 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata)

Trabalho parcialmente apresentado como Resumo do X Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados (2016) — **Anexo 9.3**.

..... pág. 101

- 4.3 Lesões em osteodermos de pampatérios (Mammalia, Xenarthra, Cingulata)

Trabalho apresentado para a Banca de Qualificação e parcialmente apresentado como Resumo do XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia de (2017) — **Anexo 9.4**.

..... pág. 113

- 4.4 Espécimes juvenis de gliptodontíneos do Quaternário da Bahia

..... pág. 122

4.1. Um novo e mais completo pampatério (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do quaternário da Bahia

Jorge Felipe MOURA DE JESUS, Flávio GÓIS, Fernando Carlos GALLIARI,
Marcelo Adorna FERNANDES

Resumo. A família Pamphathiidae é um grupo nativo de cingulados sul-americanos registrados desde o Mioceno ao início do Holoceno. Esses animais chegaram à América do Norte durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano. Durante o Quaternário, pelo menos três gêneros existiam: *Tonnictus*, *Pamphathium* e *Holmesina*. Diferenciam-se principalmente por características craniodentais e osteodérmicas. Neste trabalho, é descrita uma nova espécie de *Holmesina* proveniente do estado da Bahia. Dois espécimes bem-conservados com osteodermos associados aos seus esqueletos possibilitou a determinação do gênero e espécie mais confiavelmente. *Holmesina cryptae* sp. nov. difere dos outros pampatérios do Quaternário por possuir o padrão ornamental dos osteodermos mais simples, apresentando características intermediárias entre *Pamphathium* e *Holmesina* e o crânio mais robusto entre as espécies de *Holmesina*, contudo, preserva as principais sinapomorfias do gênero. Além disso, a integridade dos restos de *H. cryptae* sp. nov. permitiu a descrição de novos elementos da família, como o aparelho hioide, clavícula, a coluna vertebral completa e o sinsacro. Também foi possível descrever mais precisamente o comprimento total (2,2 m) que é menor do que havia sido anteriormente estimado para outros pampatérideos. *Holmesina cryptae* sp. nov. constitui a sexta espécie do gênero e é a quinta da América do Sul.

Abstract. Pamphathiidae is a group of South American native cingulates recorded from the Middle Miocene to the Early Holocene. These animals arrived in North America during the Great American Biotic Interchange. During the Quaternary, at least three genera existed: *Tonnictus* Góis, González Ruiz, Scillato-Yané and Soibelzon, *Pamphathium* Gervais and Ameghino, and *Holmesina* Simpson. They are differentiated mainly by craniodental and osteodermal characters. In this paper, we describe a new species of *Holmesina* from Bahia state, Brazil. Two well-conserved specimens possessing osteoderms associated with their skeletons enabled us to determine the genus and species more reliably. *Holmesina cryptae* sp. nov. differs from the other Quaternary pamphathes by having the most simple ornamental pattern of the osteoderms, showing intermediate characteristics between *Pamphathium* and *Holmesina* and the most robust skull among *Holmesina* species, however preserving the main synapomorphies of the genus. Moreover, the integrity of the remains of *H. cryptae* sp. nov. enabled us to describe elements of hyoid apparatus, clavicle, the entire vertebral column and synsacrum. It was also possible to measure more confidently its total length (2.2 m), which is smaller than previously estimated for other pamphathiids. *Holmesina cryptae* sp. nov. constitutes the sixth species of the genus, and being the fifth in South America.

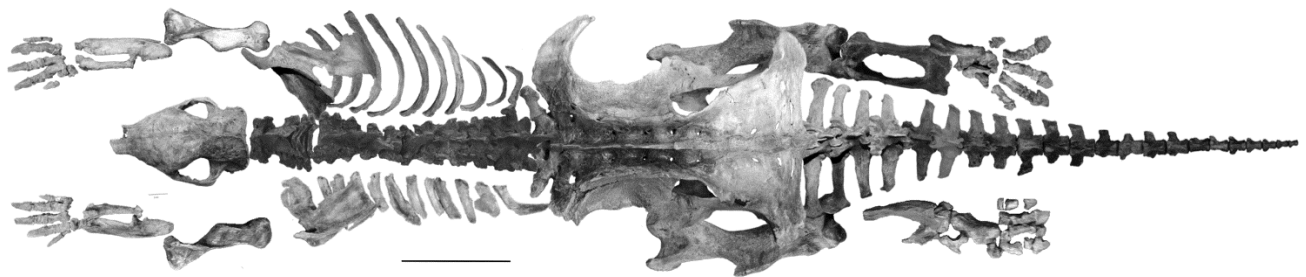
OBJETIVOS

Neste trabalho, dois espécimes são descritos. Eles possuem osteodermos e esqueletos bem-preservedos que permitiu descrever e determinar uma nova espécie de *Holmesina*. Adicionalmente, é feita uma descrição osteológica que engloba a maioria dos táxons da família, incluindo os primeiros registros de um aparelho hioide, a coluna vertebral completa, completo sinsacro e clavícula.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados dois espécimes de *Holmesina* sp. nov., LPP-PV-001 (Figura 4.1.1) e LPP-PV-002. Eles foram comparados com material homólogo, espécies do Plioceno e Quaternário: *Pampatherium* (*P. humboldtii*, *P. typum*, e *P. mexicanum*), *Holmesina* (*H. floridana*, *H. septentrionalis*, *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi*, *H. rondoniensis* e *Tonnictus mirus*). Em adição, outros gêneros relacionados — *Scirrotherium*, *Vassallia*, *Kraglievichia* e *Plaina* — foram usados para comparação (veja Apêndice 8.1).

Figura 4.1.1 - Esqueleto completo de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



Barra de escala = 300 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

A nomenclatura usada para descrever os osteodermos segue Góis *et al.* (2013) e, para descrever os caracteres cranianos e pós-cranianos, segue Winge (1915), Castellanos (1927, 1937), Simpson (1930), Bordas (1939), James (1957), Robertson (1976), Cartelle e Bohórquez (1984), Edmund e Theodor (1997), Gaudin (1999), Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra. (2010); Góis *et al.* (2012, 2015), Góis (2013), Casali e Perini (2017), Gaudin e Lyon (2017).

Para medir os osteodermos e ossos, um paquímetro mecânico com erro de 0,5 mm foi usado. As circunferências e o tamanho total (da porção anterior do nasal à porção posterior da cauda) de LPP-PV-001 foi medido com uma fita métrica. O método de Cartelle e Bohórquez

(1984) foi seguido para medir-se o espaço interdentário — o comprimento da linha dentária menos a soma do comprimento máximo da coroa de todos os molariformes.

Os crânios dos espécimes LPP-PV-001 e LPP-PV-002 foram escaneados por tomografia computadorizada (CT) em um scanner General Electric (GE) Phoenix v|tome|x M Computed Tomography (CT) no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), e as imagens foram visualizadas por meio do software MyVGL 3.1, previamente para analisar algumas características dos molariformes maxilares e palato duro.

Os espécimes analisados neste estudo encontram-se nas seguintes instituições:

AMNH	American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos da América
HMNS	Houston Museum of Natural Science, Houston, Texas, USA
INAH	Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México, Distrito Federal, México
LPP	Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina
MCL	Museu de Ciências Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil
MHD	Museo Histórico Departamental de Artigas, Artigas, Uruguai
MLP	División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina
MUFyC	Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Rosario, Santa Fe, Argentina
ROM	Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá
UF	Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, Estados Unidos da América
UZM	Universitets Zoologisk Museum, Copenhagen, Denmark

RESULTADOS

Paleontologia Sistemática

Xenarthra Cope, 1889

Cingulata Illiger, 1811

Chlamyphoroidea (Bonaparte, 1850)

Pampatheriidae Paula Couto, 1954

Holmesina Simpson, 1930

Holmesina cryptae Moura, Góis, Galliari, Fernandes sp. nov.

(Figuras 4.1.1–23)

Espécie tipo. *H. septentrionalis* (Leidy, 1889) Simpson, 1930

Etimologia. “Gruta” vem do latim, “*crypta*” (cripta). Na entrada da Gruta da Lapinha há um altar que é usado para cultos religiosos e os esqueletos dos pampatérios foram encontrados em uma câmara da caverna situada em um nível inferior o que é análogo à uma cripta, o que reforça a escolha deste nome.

Holótipo. LPP-PV-001 (Coleção do Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia): Crânio quase completo. Dentes maxilares (15 – direitos e esquerdos: Mf3, Mf4, Mf5, Mf6, Mf7, Mf8 and Mf9; e esquerdo: Mf2). Mandíbula (fragmentada). Ossos hioides (estilo-hióideo e epi-hióideo direitos). Vértebras cervicais (C1–C7). Vértebras torácicas (T1–T10). Vértebra lombar (L1). Vértebras caudais (Cd1–Cd22). Arcos hemais (5). Escápula (incompleta). Clavículas (direita e esquerda). Manúbrio. Costelas (10 – porção vertebral). Úmeros (direito e esquerdo). Rádio (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Osso trapezoide direito. Hamatos (direito e esquerdo), Ossos piramidais (direito e esquerdo). Semilunares (direito e esquerdo). Pisiformes (direito e esquerdo). Falanges distais anteriores (lados direito e esquerdo: I, II, III, IV, V). Falanges médias anteriores (lados direito e esquerdo: II, III e IV). Falanges proximais anteriores (direitas: I, II, III, IV e V; esquerdas: I, II, III, IV e V). Metacarpos (direito e esquerdo: I, II, III e IV). Ossos sesamoides da mão direita (3), e ossos palmares direito e esquerdo. Sinsacro. Fêmures (direito e esquerdo). Patelas (direita e esquerda). Tibiofíbulas (direita está completa; epífises distal e proximal da esquerda). Calcâneos (direito e esquerdo). Astrágalos (direito e esquerdo). Naviculares (direito e esquerdo). Cuboides (direito e esquerdo). Metatarsos (lados direito e esquerdo: II, III, IV e V). Falanges distais posteriores (direitas: I, II, IV e V; esquerdas: II, III, IV e V). Falanges médias posteriores (direitas: II, IV e V; esquerdas: II, III, IV e V). Falanges proximais posteriores (direita: III; esquerdas: I, II, III, IV e V). Ossos plantares direito e esquerdo. Osteodermos (mais de 1000 e fragmentos).

Parátipo. LPP-PV-002: Crânio quase completo. Dentes maxilares (M1–M9 direitos e esquerdos). Mandíbula (hemimandíbula direita completa com nove dentes; a esquerda está fragmentada). Osso hioide (basitiro-hióideo). Vértebras cervicais (C1–C7). Vértebras torácicas (T1–T10). Vértebra lombar (L1). Vértebras caudais (Cd1–Cd4). Arcos hemais (4). Manúbrio. Costelas (fragmentos). Úmeros

incompletos. Rádios (direito e esquerdo). Ulnas (direita e esquerda). Sinsacro. Fêmures (epífises distais e proximais direitas e esquerdas). Patelas (direita e esquerda). Tibiofíbulas (fragmentos). Calcâneo (esquerdo). Astrágalo (esquerdo). Cuboides. Falanges distais anteriores (direitas e esquerdas: I, II, III, IV e V). Osteodermos (200 e fragmentos).

Procedência Geográfica e estratigráfica. Dois espécimes (holótipo e parátipo) associados a dois indivíduos juvenis de Glyptodontidae encontrados no segundo nível inferior da Gruta da Lapinha no Município de Iramaia, Bahia.

Diagnose. *Holmesina cryptae*, em comparação a outras espécies de pampatérios, possui a crista frontal menos elevada nos ossos frontais. A crista sagital menos robusta, mais fina e mais baixa. A crista nugal mais estreita nas bordas laterais. O processo mastoide do petroso mais robusto e pontudo. Porção anterior do pré-maxilar em forma de “C” em vista lateral. O maior forame infraorbital no maxilar. A apófise pós-orbital (processo pós-orbital do jugal) mais robusta. A forma do crânio de *Holmesina cryptae* é mais triangular do que a das outras espécies e possui um arco zigomático robusto posteriormente ortogonal. A região parietal mais robusta. O rostro mais largo e mais robusto. Os molariformes são os mais distantes da linha sagital. *Holmesina cryptae* apresenta ornamentations nos osteodermos menos marcadas que em *Scirrotherium carinatum*, *Kraglievichia*, *H. paulacoutoi* e *H. occidentalis*, porém, mais definido e pontuado que em *Pampatherium*. Anteriormente ao primeiro molariforme inferior (mf1) há uma região edêntula e pontuda mais longa que em outras espécies de *Holmesina*, contudo, é menos desenvolvida do que em *P. typum* e *P. humboldtii*. Os três primeiros molariformes superiores (Mf1–Mf3) apresentam morfologia oval, assim como todas as outras espécies. Entretanto, a morfologia dos molariformes seguintes assemelha-se mais às de outras espécies de *Holmesina* (curtos e largos, em forma de “8”), com espaços interdentários reduzidos, em contraste à *Pampatherium*. A mandíbula é muito menos robusta do que a de *P. humboldtii*, e os ramos ascendente e horizontal também são mais estreitos do que em *P. humboldtii*. Na ulna, as fossas laterais e media são superficiais e a apófise estiloide é arredondada. O fêmur possui uma fossa trocântérica mais profunda e delimitada do que nas outras espécies de *Holmesina*. A patela contém um ápice maior e mais reto em comparação a *H. floridana*.

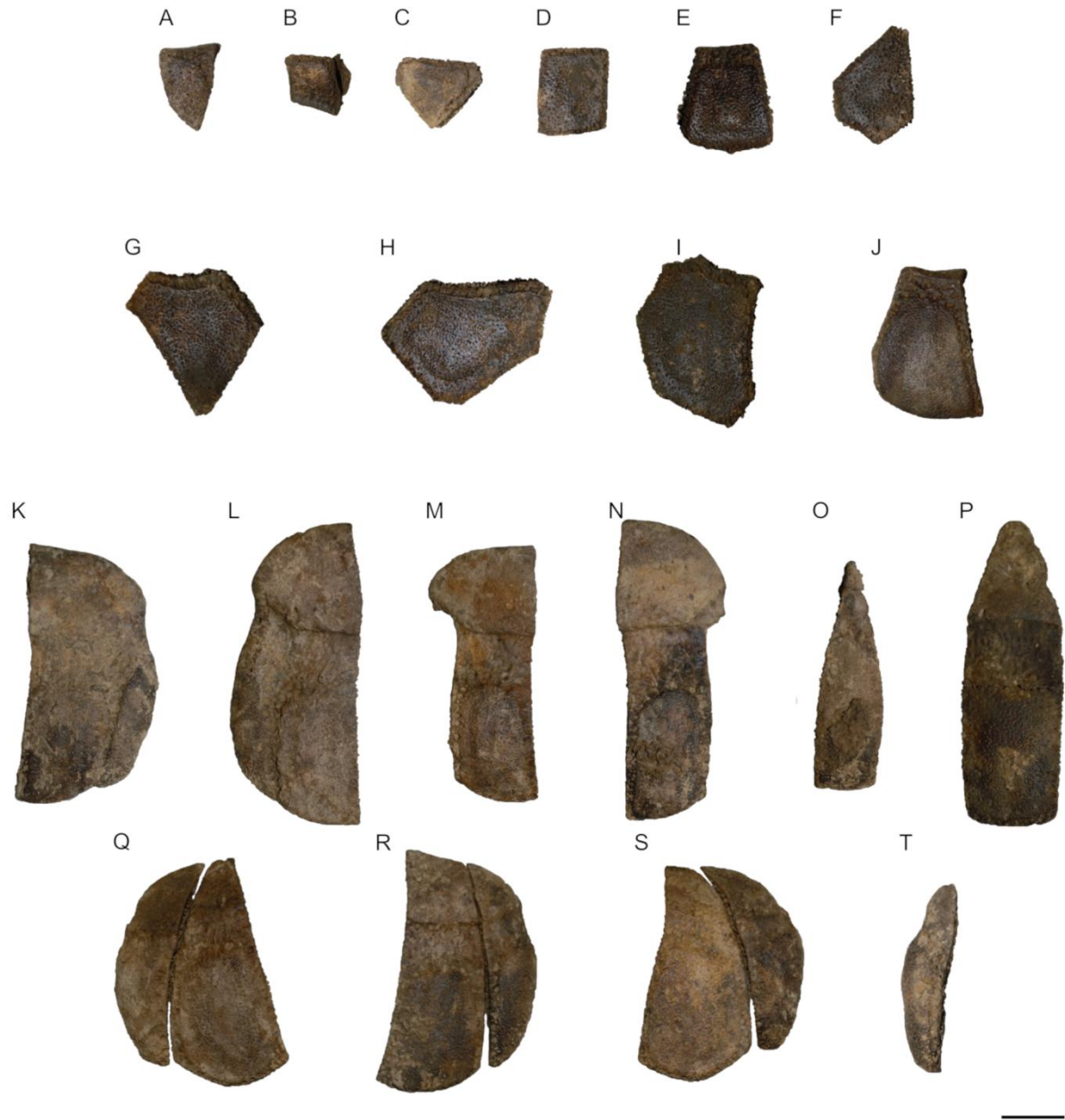
Descrição Comparativa

Armadura

A variação morfológica entre os osteodermos de *H. cryptae* sp. nov. estão disponíveis na Figura 4.1.2.

Osteodermos do escudete cefálico. Superfícies com diversos formatos. Dorsoventralmente são côncavo-convexos e mais finos que os osteodermos da carapaça e da cauda (Figura 4.1.3A).

Figura 4.1.2 - Diversidade morfológica de osteodermos de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



A–B, osteodermos apendiculares; C, osteodermos do escudete cefálico; D–F osteodermos do escudo escapular; G–I, osteodermos do escudo pélvico; J, osteodermos semimóveis escapulares; K–Q, osteodermos das bandas móveis; K–L, osteodermos da borda fusionados; M–N, osteodermos da borda; O–P, osteodermos medianos; Q, osteoderma da bordarder; R–S, osteodermos da borda da banda semimóvel pélvica; T, osteodermos da borda.

Barra de escala = 20 mm. Fonte: Robbi (2017).

Osteodermos fixos. As margens laterais são mais estreitas que em *S. carinatum* MLP 69-IX-8-13AC, *Kraglievichia*, *H. occidentalis* ROM 28392, *H. paulacoutoi* MCL 500/110-126, *H. floridana* UF 224397, *T. mirus* e algo similar a *P. humboldtii*, porém mais nítida que em *P. typum* (Figuras 4.1.3B e 4.1.3C). A elevação marginal é mais baixa e menos delimitada como observado em *Scirrotherium*, *Kraglievichia* ou qualquer outra espécie de *Holmesina*. Nessa

estrutura em particular, osteodermos de *H. cryptae* se assemelham mais aos osteodermos de *Pamphaterium*. As depressões longitudinais são menos profundas que em *S. carinatum*, *Kraglievichia*, *H. septentrionalis*, *H. paulacoutoi*, *H. occidentalis*, mais profundas que em *V. minuta*, *V. máxima* MUFyC 500 e *P. typum*. A elevação central longitudinal está menos esculpida e elevada que em *S. carinatum*, *Kraglievichia*, *H. septentrionalis*, *H. paulacoutoi* e *H. occidentalis*, porém mais definida que em *P. typum* e *P. humboldtii* e totalmente distinta de *T. mirus*. Medidas comparativas de osteodermos fixos de espécies de pampatérios estão disponíveis nas Tabelas 4.1.1 e 4.1.2.

Figura 4.1.3 - Osteodermos de *Holmesina cryptae* sp. nov. A–D, LPP-PV-001.



A, osteodermo do escudete cefálico. **B**, osteodermo fixo do escudo escapular em vistas dorsal e lateral. **C**, osteodermo fixo do escudo pélvico. **D**, osteodermo móvel em vistas dorsal e lateral. **E**, (LPP-PV-002) osteodermo semimóvel do escudo pélvico. **F**, (LPP-PV-001) osteodermo semimóvel do escudo escapular. **G**, (LPP-PV-002) osteodermo caudal (porção proximal da cauda). **H–I**, LPP-PV-001; **H**, osteodermo caudal (porção mediana); e **I**, osteodermo caudal (porção distal). Barra de escala = 20 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

Tabela 4.1.1 - Medidas dos mais longos osteodermos fixos escapulares de pampatérios.

Espécie	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Área (mm)
<i>Scirrotherium hondaense</i>	19,75	19,5	385,12
<i>Scirrotherium carinatum</i>	30	26,1	783
<i>Scirrotherium antelucanum</i>	26,9	20,8	559,52
<i>Vassallia minuta</i>	31	23,75	736,25
<i>Vassalia maxima</i>	44	34	1496
<i>Kraglievichia</i>	46	37	1702
<i>Tonnincinctus mirus</i>	39,8	30,7	1221,86
<i>Holmesina septentrionalis</i>	49,6	41	2033,6
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	38,8	37,6	1462,2
<i>Pampatherium mexicanum</i>	40	32	1280
<i>Pampatherium humboldtii</i>	45	31	1395

Fonte: elaborada pelos autores.

Tabela 4.1.2 - Medidas dos mais longos osteodermos fixos pélvicos de pampatérios.

Espécie	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Área (mm)
<i>Scirrotherium hondaense</i>	22,8	18,66	425,44
<i>Scirrotherium carinatum</i>	36,16	27,71	1001,99
<i>Vassallia minuta</i>	34,8	31,9	1110,12
<i>Tonnincinctus mirus</i>	48,5	34,2	1316,7
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	50,2	34,4	1734,1
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	63	51,5	3244,5
<i>Pampatherium typum</i>	33,4	30,3	1012,02

Fonte: elaborada pelos autores.

Osteodermos semimóveis do escudo escapular. Diferentemente dos osteodermos semimóveis do escudo pélvico, estes não possuem uma superfície articular anterior, possuem uma articulação fixa (Figura 4.1.3F). Alguns desses osteodermos mostram uma morfologia muito mais afim a *Holmesina* do que as de *Pampatherium* com estruturas como margens laterais, elevação marginal, depressões longitudinais e elevação central longitudinal bem delimitadas.

Osteodermos móveis e osteodermos semimóveis do escudo pélvico. A região das bandas móveis compreende a região mediana da carapaça e consiste-se de sucessivos osteodermos imbricados. Em cingulados atuais e extintos, o número de bandas móveis pode variar muito. Apesar disso, pampatérios em que esta região é preservada— *V. maxima*, *H. septentrionalis* AMNH 23435, *P. humboldtii*, e *H. cryptae* sp. nov. — exibem três bandas móveis, o que se sugere um caráter conservativo para a família (EDMUND, 1985; GÓIS *et al.*, 2013). Em *H.*

cryptae, estes osteodermos apresentam um formato retangular e os maiores têm mais de 110 mm de comprimento (muito menores que *H. paulacoutoi*) (Figura 4.1.3D e Tabelas 4.1.3 e 4.1.4). Alguns osteodermos móveis de *H. cryptae* demonstram estruturas mais nítidas do que os fixos escapulares e pélvicos. A porção intermédia dos osteodermos móveis é profunda, como ocorre em outras espécies de *Holmesina* em contraste a *Pampatherium*. Contudo, o comprimento da porção intermédia equivale a mais da metade do comprimento total da superfície articular anterior, como ocorre em *Pampatherium* e não em *Holmesina*.

Tabela 4.1.3 - Medidas dos mais longos osteodermos móveis de pampatérios.

Espécie	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Área (mm)
<i>Scirrotherium hondaense</i>	60	25	1500
<i>Scirrotherium carinatum</i>	54,5	25	1362
<i>Vassallia minuta</i>	66	28	1848
<i>Vassalia maxima</i>	53	32,5	1722
<i>Kraglievichia paranensis</i>	60,5	26,5	1603
<i>Plaina brocherensis</i>	58	39	2262
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	115	37	3108
<i>Holmesina occidentalis</i>	87	35	3045
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	127,37	52,19	9065
<i>Pampatherium typum</i>	73	34	2482

Fonte: elaborada pelos autores.

Tabela 4.1.4 - Medidas dos mais longos osteodermos semimóveis pélvicos de pampatérios.

Espécie	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Área (mm)
<i>Scirrotherium carinatum</i>	42,21	24,31	1026
<i>Vassallia minuta</i>	59,9	24,9	1491
<i>Kraglievichia paranensis</i>	58,25	31,5	1834
<i>Tonnictus mirus</i>	76,25	32,7	2493
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	68,3	23	1570
<i>Pampatherium typum</i>	44	27	1188

Fonte: elaborada pelos autores.

Os forames anteriores em geral, são pequenos e pouco profundos. As margens laterais são mais largas e definidas que *Scirrotherium*, *Kraglievichia*, *V. minuta* e *P. typum*, e muito menos que em *T. mirus* e as restantes espécies de *Holmesina*. A elevação marginal está mais definida que nos fixos (escapulares e pélvicos). Esta elevação é menos pronunciada que em *Scirrotherium*, *Kraglievichia*, *Tonnictus* ou qualquer outra espécie de *Holmesina* e mais definida que em *Vassallia* e *Pampatherium*. As depressões longitudinais são mais profundas que *Pampatherium* e menos que em *Kraglievichia*, *Scirrotherium* e as restantes de *Holmesina*.

A elevação central longitudinal geralmente como baixa, longa, estreita mais definida que nas espécies de *Pampatherium* e menos que em *Scirrotherium*, *Kraglievichia* e *Holmesina*. Os osteodermos semimóveis do escudo pélvicos são muito semelhantes aos móveis (Figura 4.1.3E).

Crânio

Em geral, os crânios dos Pampatheriidae são longos e proporcionalmente largos; esta conformação deve-se ao prolongamento do rostró. Comparativamente, os pampaterídeos assemelham-se mais com os eufractinos (*e.g.*, *Eupractus*) entre os tatus; e são mais similares aos Propalaeohoplophorinae Ameghino, 1891 entre os gliptodontes (WINGE, 1915; BORDAS, 1939; VIZCAÍNO *et al.*, 1998, GÓIS, 2013). Como um todo, o crânio de *H. cryptae* aparenta mais robusto quando comparado aos crânios de *H. rondonienseis*, *Kraglievichia*, *V. maxima*, porém, menos que os de *Pampatherium*.

Frontal. Em *H. cryptae* sp. nov., este é um osso convexo, morfologicamente similar a *H. occidentalis*, *H. floridana*, *V. maxima* e *H. occidentalis*, porém, mais convexo do que em *Kraglievichia*, *H. rondonienseis*, *P. typum* e *P. humboldtii*. Expande-se anteriormente em vista dorsal, arranjando os ossos lacrimais mais lateralmente (Figuras 4.1.4A, 4.1.5A) que em outras espécies de *Holmesina*. A sutura interfrontal está completamente fusionada em ambos os espécimes (LPP-PV-001 e LPP-PV-002).

Em sua porção posterior, os ossos frontais apresentam as linhas temporais que formam duas cristas sutilmente elevadas que convergem posteriormente à crista sagital no osso parietal (Figuras 4.1.4A, 4.1.5A). Estas cristas frontais são muito menos marcadas do que em *V. maxima*, *H. occidentalis*, *H. rondonienseis* e provavelmente em *H. paulacoutoi* que apresenta uma crista sagital robusta, porém está danificada ao longo de sua extensão. Em *H. floridana*, estas cristas são muito mais robustas.

Dorsalmente, LPP-PV-001 apresenta vários forames acerca da linha média do osso frontal, assim como observado em *H. floridana* (UF 191448) por Gaudin e Lyon (2017). Em vista lateral (Figuras 4.1.6A, 4.1.7A), a região posterolateral do osso frontal possui pequenos forames. Anteriormente também são observados alguns forames, inclusive o forame para as veias diploicas, que também se verifica em *H. floridana*, *H. septentrionalis* e *Vassallia*.

Parietal. Em *H. cryptae* sp. nov., a região parietal é robusta e rugosa com vários canais vasculares e forames para os *rami temporales* (Figuras 4.1.4A e 4.1.5A). Esta região é mais comprida em *H. floridana* e *Kraglievichia* do que nas espécies pleistocênicas.

Longitudinalmente a crista sagital é bem definida, estreita e baixa, semelhante à de *Kraglievichia*, mas muito menos robusta do que em *H. floridana*, *V. maxima*, *H. septentrionalis*, *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi*, *P. typum* e *P. humboldtii*. A crista nugal (lambdoide) apresenta-se espessa na região media e afila-se nas bordas laterais. Em *P. humboldtii* e *P. typum*, esta crista é mais espessa e mais rugosa, possui uma convexidade anterior mais marcada do que em *Holmesina*, o que implica uma inserção muscular mais forte. Este é um caráter distintivo entre os gêneros *Pampatherium* e *Holmesina* (VIZCAÍNO *et al.*, 1998; DE IULIIS; BARGO; VIZCAÍNO, 2000; DE IULIIS; EDMUND, 2002).

Figura 4.1.4. - Crânio de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001), vistas dorsal e ventral.



A, vista dorsal. **B**, ventral. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborada pelo autor com fotos retiradas por Willian A. F. Dias.

Figura 4.1.5 - Crânio de *Holmesina cryptae* sp. nov. (parátipo, LPP-PV-002), vistas dorsal e ventral.



A, vista dorsal. **B**, ventral. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborada pelo autor com fotos retiradas por Willian A. F. Dias.

Escamoso. A superfície posterodorsal exibe um número variável de forames para rami temporales, assim como em outros cingulados (Figuras 4.1.6A e 4.1.7A). O forame suprameático também está presente na base do processo zigomático do escamoso (Figuras 4.1.7A, e 4.1.8).

A extremidade mais posterior que se articula com o occipital forma as partes laterais da crista nugal. Além disso, a crista horizontal conecta a borda lateral do processo zigomático à crista nugal, como em outros pampatérios (GAUDIN; LYON, 2017). Abaixo do processo zigomático do escamoso, na fossa glenoide encontra-se os forames pós-glenoides (Figura 4.1.8). As cavidades timpânicas são pequenas e globulares com uma base semioval.

Figura 4.1.6 - Crânio de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001), vistas lateral e posterior.



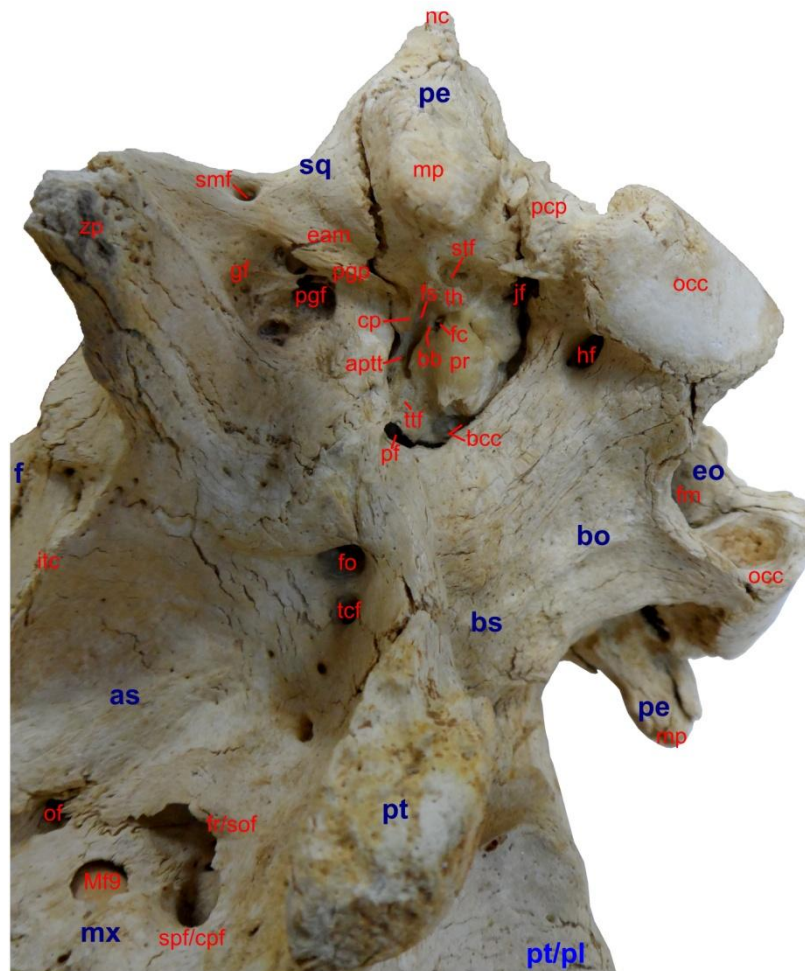
A, vista lateral. **B**, occipital. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborada pelo autor com fotos retiradas por a) Willian A. F. Dias e b) o autor.

Figura 4.1.7 - Crânio de *Holmesina cryptae* sp. nov. (parátipo, LPP-PV-002), vistas lateral e posterior.



A, vista lateral. **B**, occipital. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborada pelo autor com fotos retiradas por a) Willian A. F. Dias e b) o autor.

Figura 4.1.8 - Vista ventrolateral do crânio de *Holmesina cryptae* sp. nov. (parátipo, LPP-PV-002) com destaque na região auditiva esquerda.



aptt, processo anteroventral do tegme timpânico; **as**, alisfenóide; **bb**, ponte óssea entre o timpano-hióideo e a crista interfenestral; **bcc**, comissura basicoclear; **bo**, basioccipital; **bs**, basisfenóide; **cf**, forame carotídeo; **cp**, crista parótica; **eam**, meato auditivo externo; **eo**, exoccipital; **f**, frontal; **fo**, forame oval; **fr/sof**, forame redondo e fissura esfenorbital fusionados; **fm**, forame magno; **fs**, sulco facial; **gf**, fossa glenoide; **hf**, forame hipoglosso; **itc**, crista infratemporal; **Mf9**, nono molariforme maxilar; **mp**, processo mastoide [pop, processo paroccipital do petroso de Gaudin, Lyon (2017)]; **mx**, maxilar; **nc**, crista nugal; **occ**, forame occipital; **of**, forame óptico; **pcp**, processo paracondilar do exoccipital (= processo paroccipital); **pe**, petroso; **pf**, fenestra piriforme; **pgf**, forame pós-glenoide; **pgp**, processo pós-glenoide; **pr**, promontório do petroso; **pt**, pterigoide; **pt/pl**, pterigoide e palatino fusionados; **spf/cpf**, esfenopalatino e forames palatinos caudais fusionados; **smf**, forame suprameático; **stf**, forame estilomastoide; **sq**, escamoso; **th**, timpano-hióideo; **ttf**, fossa do tensor timpânico na ala epitimpânica do petroso; **zp**, processo zigomático do escamoso. Figura em perspectiva, as dimensões devem ser comparadas às das Figuras 4.1.5 e 4.1.7. Fonte: elaborado pelo autor. Baseado em Gaudin; Lyon (2017).

Petroso. Em vista lateral, o osso petroso abriga o ouvido interno e localiza-se posteroventralmente ao escamoso (Figuras 4.1.6A, 4.1.7A e 4.1.8). Em ambos os espécimes de *H. cryptae* sp. nov., ele não está fusionado aos ossos próximos. O processo mastoide é

mais robusto e pontudo em *H. cryptae* sp. nov. do que nas outras espécies de *Holmesina*. De acordo com Gaudin e Lyon (2017), este processo forma a parede posterior do poro acústico. Anteroventralmente ao petroso, o promontório é uma estrutura globosa, como em *H. floridana*.

Esfenoide. Em vista lateral, a região alisfenoide possui anteriormente uma abertura e uma fissura com alguns forames (Figuras 4.1.7A e 4.1.8). A abertura mais ventral abriga o forame esfenopalatino e o forame palatino caudal e continua com a fissura esfenorbital que se funde ao forame redondo; esta fusão é uma característica de *Holmesina* (GAUDIN; LYON, 2017). O forame óptico é observado acima da fissura esfenorbital. Posteriormente, atrás do processo entoglenoide, há uma fossa com um forame oval grande e um pequeno forame do canal transversal, tais forames foram descritos para *H. floridana*. O basisfenoide e o basioccipital estão fusionados em ambos os espécimes de *H. cryptae* sp. nov., além disso, LPP-PV-002 possui uma rachadura na região entre o basisfenoide e o pré-esfenoide.

Pterigoide. Posteriormente ao Mf9, as apófises pterigoides são observadas, em *H. cryptae* sp. nov., elas são ovais e muito rugosas, estendem-se ventrolateralmente da linha dentária (Figuras 4.1.4B, 4.1.5B) como ocorre em *H. occidentalis* e *H. paulacoutoi*; em outras espécies como *H. rondoniensis* e *H. floridana*, estas estruturas alinham-se com a linha longitudinal dos molariformes.

A distinção entre o pterigoide e o palatino é clara em LPP-PV-001, entretanto, em LPP-PV-002, a superfície do palatino forma um continuum com a superfície do processo pterigoide. Em *H. paulacoutoi*, o pterigoide forma uma “asa” triangular pontuda posteriormente, enquanto que em *H. cryptae* ela é mais arredondada.

Occipital. O basioccipital é mais longo que em *H. rondoniensis*, *H. occidentalis*, *P. typum*, *P. humboldtii*, similar a *H. paulacoutoi* e mais curto que em *V. maxima* e *Kraglievichia*. Nesta região (Figuras 4.1.4B, 4.1.5B), há duas fossas separadas por uma crista onde o músculo rectus capitis ventralis insere-se. Estas fossas são maiores e profundas e ocupam quase toda a região occipital, tal característica ausenta-se nas outras espécies.

Os côndilos occipitais são em forma de paralelogramo, mas com cantos arredondados (Figuras 4.1.4B, 4.1.5B, 4.1.6B, 4.1.7B e 4.1.8), assim como em todas as espécies de Pamphateriidae. A fossa glenoide (mandibular) situa-se dorsalmente aos côndilos e é mais profunda em *Kraglievichia*, *H. floridana* e *H. rondoniensis*, contudo menos profunda em *V. maxima*. Em *H. cryptae*, esta fossa é comprida e rasa, similar a *P. typum*, enquanto que em *H.*

rondoniensis e *H. occidentalis* ela é arqueada. O forame magno é suboval, igualmente a *H. floridana*, *V. maxima*, *H. rondoniensis*, *H. occidentalis* e *H. paulacoutoi*, porém, em *P. typum* e *P. humboldtii*, ele é subcircular.

Em vista occipital, o occipício é semicircular, mais largo do que alto, robusto, muito rugoso e profundo (côncavo) (Figuras 4.1.6B, 4.1.7B); estas características são semelhantes às de *P. humboldtii* e *P. typum*. As bordas laterais da região occipital são altamente robustas, grossas e rugosas, devido à projeção da crista nugal. Contrariamente, em *H. occidentalis*, *H. rondoniensis* e *H. paulacoutoi*, a região occipital region é mais alta do que larga e apresenta uma crista occipital mediana bem-definida separando duas depressões longitudinais. Em *H. paulacoutoi*, esta região é mais rugosa e mais robusta do que em *H. occidentalis* e *H. rondoniensis*.

Nasal. São ossos longos e medem cerca de 45% do comprimento máximo do crânio (Figuras 4.1.4A, 4.1.5A, Tabela 4.1.5) em ambos os espécimes de *H. cryptae* sp. nov. (LPP-PV-001 e LPP-PV-002). De acordo com Gaudin e Lyon (2017), esta proporção é uma característica da maioria dos pampatérios. Os ossos nasais ocupam centralmente o rosto de *H. cryptae* sp. nov. em vista dorsal; os ossos maxilares dorsalmente também são visíveis em proporção aproximada o que torna o focinho da nova espécie relativamente mais largo e mais robusto do que em outras espécies de pampatérios (Figuras 4.1.4A, 4.1.6A). A sutura nasofrontal tem forma de “V” como em outras espécies de *Holmesina*.

Anteriormente, o osso nasal estende-se ao pré-maxilar. *H. cryptae* (LPP-PV-001, nasal esquerdo) apresenta a porção distal do nasal levemente mais larga do que a proximal (na sutura nasofrontal), como em outras espécies de *Holmesina* (GAUDIN; LYON, 2017). Contudo, a diferença é menos marcada em *P. typum* MACN PV 11543 e *P. humboldtii* MHD-P-28.

Pré-maxilar. Os ossos pré-maxilares estão danificados em vistas ventral e lateral do espécime LPP-PV-001 (Figuras 4.1.4B, 4.1.6A), mas estão mais preservados em LPP-PV-002 (Figuras 4.1.5B, 4.1.7A). A sutura pré-maxilar-maxilar está completamente fusionada (Figuras 4.1.6A, 4.1.7A).

Anteriormente em vista lateral do pré-maxilar, os dois espécimes de *H. cryptae* sp. nov. apresentam uma chanfradura profunda e alta em forma de “C”. Esta chanfradura também se observa em *H. floridana*, *H. septentrionalis* e *Vassallia*, porém, com diferentes morfologias em cada espécie (*vide* GAUDIN; LYON, 2017).

Tabela 4.1.5. Medidas de crânios de pampatérios.

Espécies	Espécimes	Medidas (mm)						
		Comp. total	Nasal comp.	Frontal comp.	Parietal comp.	Palatal comp.	FMDM	LB
<i>Kraglievichia</i>	MACN Pv 2617	194	59	62	73	159	–	69
<i>Holmesina floridana</i>	UF 121742	223	75	73	78	121	26	58
<i>Vassallia maxima</i>	FMNH P14424	248	117	63	90	161	24	75
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-001 hol.	297,7	132,2	93,6	75,1	221,9	34,9	81
	LPP-PV-002 par.	296,9	–	86	82,9	221,6	35,7	86,7
<i>Holmesina rondoniensis</i>	MERO-P- 002 hol.	325	145	97	83	220	39	88
<i>Holmesina occidentalis</i>	ROM 3881	345	162	106	72	230	35	86
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	MCL-501/01 hol.	282	–	–	71	202	32	90
<i>Holmesina septentrionalis</i>	HMNS 173	290	–	–	–	220	65	70
<i>Pampatherium typum</i>	MACN Pv 11543	350	164	111	75	235	26	70
<i>Pampatherium humboldtii</i>	MHD-P-28 UZM 2314	360	174,6	113,7	72	237	34	83,5
		315	156	111	75	335	26	70

comp., comprimento; **hol.**, holótipo; **FMDM**, diâmetro máximo do forame magno; **par.**, parátipo; **LB**, largura bicondilar. Fonte: elaborada pelos autores.

Em vista dorsal, anteriormente ao Mf1, há um prolongamento edêntulo que é mais pronunciado em *P. typum*, *P. humboldtii* e *H. floridana*. Ele é mais curto em *H. cryptae* (Figura 4.1.5B) e *V. maxima*, e ausente em *H. rondoniensis* e *Kraglievichia*.

Maxilar. Em vista lateral, a região anterior do rostró apresenta uma crista mais ou menos marcada de acordo com a espécie (Figuras 4.1.6A, 4.1.7A). Em *H. cryptae*, esta crista é mais robusta do que em *Kraglievichia*, *V. maxima*, *H. floridana* e *H. rondoniensis*, mas é menos marcada do que em *H. paulacoutoi*, *P. typum* e *P. humboldtii*. Estas duas últimas espécies apresentam uma crista maxilar mais alta

A fossa antorbital fica acima da região mediana do Mf5 e o forame infraorbital abre-se 7,5 mm acima do segundo terço do Mf6 em LPP-PV-002, e o forame maxilar é posterior ao processo maxilar do arco zigomático. Em *H. cryptae*, este forame é maior do que em *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi*, *H. rondoniensis*, *P. typum* e *P. humboldtii*. Em espécies quaternárias de pampaterídeos, este forame é comumente oculto devido à robustez do crânio. Porém, em *H. paulacoutoi*, ele é completamente evidente porque a crista maxilar é mais alta; em *H. floridana*, *Kraglievichia* e *V. maxima*, o forame abre-se mais anteriormente do que nas espécies do Quaternário.

Em vista ventral, a porção anterior do palato é mais estreita em *Kraglievichia* e *Holmesina*; onde os molariformes anteriores encontram-se imbricados (GÓIS *et al.*, 2012; GÓIS, 2013). Em *V. maxima* e *Pampatherium*, apesar de o palato ser anteriormente estreito, os molariformes não se imbricam. A imbricação anterior de *H. cryptae* ocorre entre Mf1, Mf2 e Mf3 (Figuras 4.1.4B, 4.1.5B, 4.1.9); em *H. rondoniensis*, entre Mf2, Mf3 e Mf4; em *H. occidentalis*, entre Mf2 e Mf3; em *H. paulacoutoi*, entre Mf3, Mf4 e Mf5, e em *H. septentrionalis* HMNS 173 entre Mf2 e Mf3. Posteriormente ao Mf5, o palato de *H. cryptae* é mais largo do que em *Kraglievichia*, *H. floridana*, *H. occidentalis* e *H. rondoniensis*; similar a *H. paulacoutoi* e mais estreito do que em *Pampatherium*.

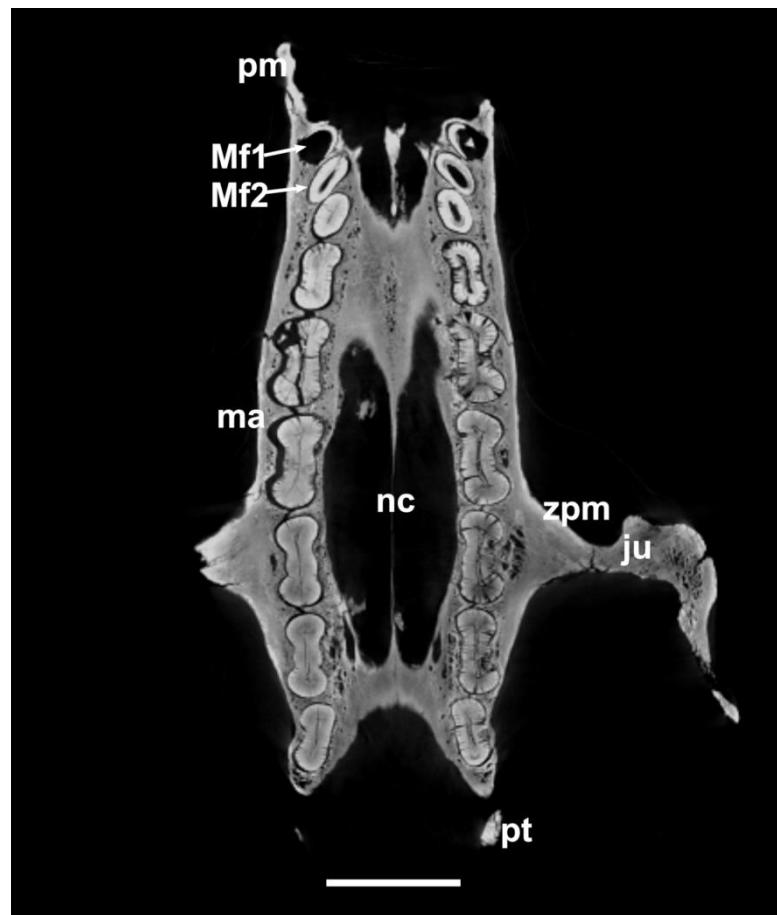
O palato apresenta vários forames como em outros xenartros (GAUDIN; LYON, 2017). Em *H. cryptae* sp. nov., o número de forames é maior no espécime LPP-PV-001 do que em LPP-PV-002. Os forames palatinos anteriores de *H. cryptae* sp. nov. situam-se acerca da região do Mf2, ao passo que em *H. septentrionalis* e *H. paulacoutoi* estão na região do Mf3, e em *H. occidentalis*, *H. floridana* e *Vassallia*, estes forames localizam-se mais posteriormente. Estes forames localizam-se nos sulcos palatinos os quais são descontínuos e estendem-se à porção média do Mf7 em LPP-PV-001, já em LPP-PV-002 eles permanecem contínuos até o Mf5, e depois ficam descontínuos até o Mf7.

Palatino. O palato de *H. cryptae* sp. nov. possui anteriormente uma concavidade do Mf4 até à metade do Mf6. Da porção distal do Mf6 à primeira porção do Mf8, ele torna-se convexo e termina côncavo novamente pela extensão do palatino (Figuras 4.1.4B e 4.1.5B).

O palatino é plano na região central no espécime LPP-PV-002 e, em LPP-PV-001, é levemente côncavo. Ambos apresentam uma elevação mediana onde a sutura mediana fusiona-se, como observado em outras espécies de *Holmesina*. A superfície contém um número variado de forames palatinos maiores e menores, da mesma forma que ocorre em outras espécies de xenartros (GAUDIN; LYON, 2017). A extremidade posterior do palatino é

em forma de “U”, como em outros pampatérios. Em LPP-PV-001, a crista mediana do palatino forma um pequeno “bico” além da extremidade posterior. Os dois espécimes de *H. cryptae* sp. nov. apresentam uma rachadura transversa na superfície do palatino, da mesma forma foram observadas em alguns espécimes de *H. floridana* por Gaudin e Lyon (2017) que assumiram que não se tratam de suturas.

Figura 4.1.9 – Tomografia do plano frontal em vista ventral do crânio de *Holmesina cryptae* sp. nov. (parátipo, LPP-PV-002), 15 mm acima da superfície do palato.



ju, osso jugal; **ma**, maxilar; **Mf1**, primeiro molariforme; **Mf2**, segundo molariforme; **nc**, cavidade nasal; **pm**, pré-maxilar; **pt**, pterigoide; **zpm**, processo zigomático do maxilar. Barra de escala = 35 mm. Fonte: elaborado pelo autor com CT escaneada por Alberto B. Carvalho.

Arco zigomático. Anteriormente, o arco zigomático de *H. cryptae* sp. nov. é formado pelo processo infraorbital (processo zigomático do maxilar) (Figuras 4.1.4, 4.1.5 e 4.1.6A), que é uma apófise mais longa, robusta e rugosa do que em *H. occidentalis*, *P. typum* e *P. humboldtii* UZM 2314. Esta estrutura ausenta-se em *H. rondoniensis* (GÓIS *et al.*, 2012). Outras espécies, *V. maxima*, *H. floridana* e *H. paulacoutoi* também possuem um processo infraorbital longo, rugoso e robusto.

Holmesina cryptae sp. nov. apresenta uma apófise pós-orbital (= processo pós-orbital do jugal em GAUDIN; LYON, 2017) muito robusta, mais robusta do que qualquer outra espécie. Semelhantemente, *H. occidentalis* também possui esta estrutura bem-desenvolvida. Os Pamphathiidae exibem um arco zigomático robusto. A junta entre o jugal e o processo zigomático do escamoso em *H. cryptae* sp. nov. quase alcança a apófise orbital (= processo pós-orbital do frontal em GAUDIN; LYON, 2017). *Holmesina floridana* e *P. typum* também apresentam um arco zigomático robusto, porém, menos destacado que em *H. cryptae* sp. nov.

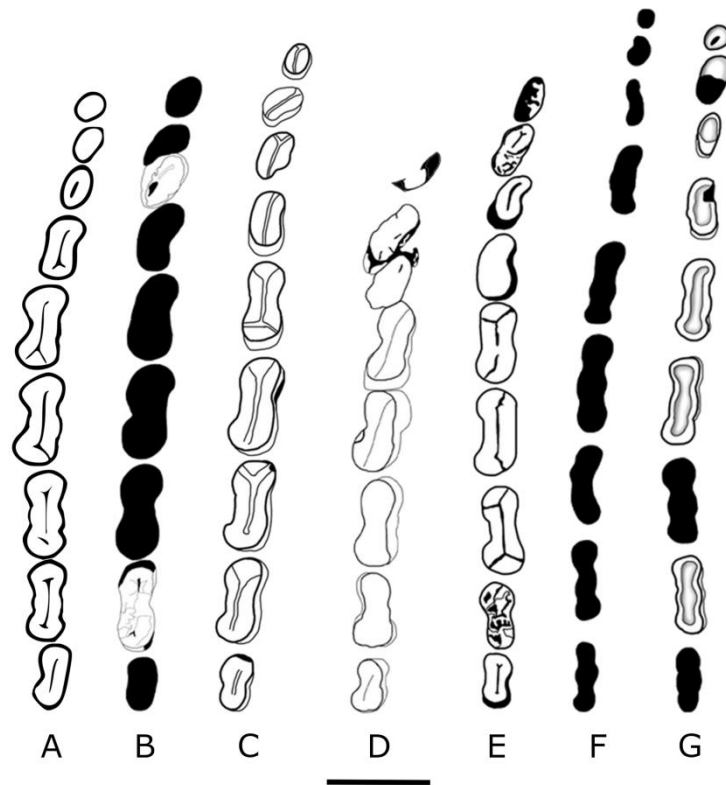
Em vista ventral, o processo zigomático do escamoso expande lateralmente em um ângulo mais aberto em comparação a outros pampatérios (Fig. 4B), quase perpendicular ao eixo anteroposterior, o que faz do crânio de *H. cryptae* sp. nov. aparentemente mais triangular que o das outras espécies de pampaterídeos.

Lacrimal. Apresenta-se em forma de paralelogramo (Figuras 4.1.6A e 4.1.7A) como em outros pampatérios. O forame lacrimal abre-se na crista antorbital, como em *H. floridana*, *H. paulacoutoi*, mas diferentemente de *H. septentrionalis* (UF 889, 243224) e *Vassallia* (P 14424), que possuem o forame lacrimal anterior à crista antorbital (GAUDIN; LYON, 2017). Ambos os espécimes de *H. cryptae* sp. nov. possuem uma fenestra lacrimal maior em diâmetro do que o forame lacrimal e localiza-se onde os ossos lacrimal, frontal e maxilar se convergem. Próximo à fenestra, um forame menor, o forame lacrimosinusal é observado, bem como em *H. paulacoutoi* (CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984).

Molariformes superiores. A região anterior da linha dentária está danificada no holótipo (LPP-PV-001), mas no parátipo (LPP-PV-002), os três primeiros molariformes são bem preservados, externamente eles são menos imbricados do que em outras espécies de *Holmesina*, mas a imbricação é mais evidente quando se analisam as imagens das tomografias (Figura 4.1.9).

Externamente, muitos molariformes (Mf – molariforme superior) dos espécimes estão fragmentados ou foram perdidos; são dentes eu-hipsodontes, a morfologia e medidas da coroa são inferidas de acordo com a forma do respectivo alvéolo (Figuras 4.1.4B, 4.1.5B, 4.1.10 e Tabela 4.1.6). Além disso, imagens escaneadas em CT foram obtidas para uma melhor visualização e descrição qualitativa dos molariformes de *H. cryptae* sp. nov.

Figura 4.1.10 - Representação esquemática das séries dentárias maxilares direitas de pampatérios sul-americanos quaternários.



A, *Holmesina cryptae* sp. nov. (parátipo, LPP-PV-002). **B**, *Holmesina rondoniensis* (holótipo, MERO-P-002). **C**, *H. occidentalis* (ROM 3881). **D**, *H. paulacoutoi* (holótipo, MCL-501/01). **E**, *H. septentrionalis* (HMNS 173). **F**, *Pampatherium typum* (MACN Pv 11543). **G**, *P. humboldtii* (MHD-P-28). Em preto, molariformes ausentes (forma inferida a partir do alvéolo); em alguns casos, a superfície oclusal está parcial ou totalmente destruída, assim, algumas ilustrações foram completadas a partir da série dentária esquerda do mesmo exemplar. Barra de escala = 30 mm. Fonte: a) elaborado pelo autor; b–g) adaptado de Góis et al. (2012).

Nos Pampatheriidae, a morfologia dos molariformes (superiores e inferiores) apresentam dois padrões bem demarcados: em *S. hondaensis*, *Kraglievichia* e espécies de *Holmesina*, os molariformes são curtos, robustos e bilobulados (às vezes, há um terceiro pseudolóbulo mediano), enquanto que em *V. maxima* e *Pampatherium* eles são estreitos e trilobulados (GÓIS *et al.*, 2012; GÓIS, 2013). Outra diferença notável é o espaço interdentário, ou seja, em *S. hondaensis*, *Kraglievichia* e *Holmesina*, os molariformes são mais próximos uns dos outros, enquanto que em *V. maxima* e *Pampatherium*, são mais separados (Figura 4.1.10).

Outra característica que diferencia os pampatérios entre si é o arranjo da osteodentina. Em *S. hondaensis* e *Holmesina*, a osteodentina é escassa ou ausente em alguns molariformes. Em *V. maxima* e *Pampatherium* os molariformes possuem duas capas de osteodentina bem

diferenciadas (central e externa) e apresenta relevo (VIZCAÍNO *et al.*, 1998; DE IULIIS; EDMUND, 2002; GÓIS *et al.*, 2012; GÓIS, 2013).

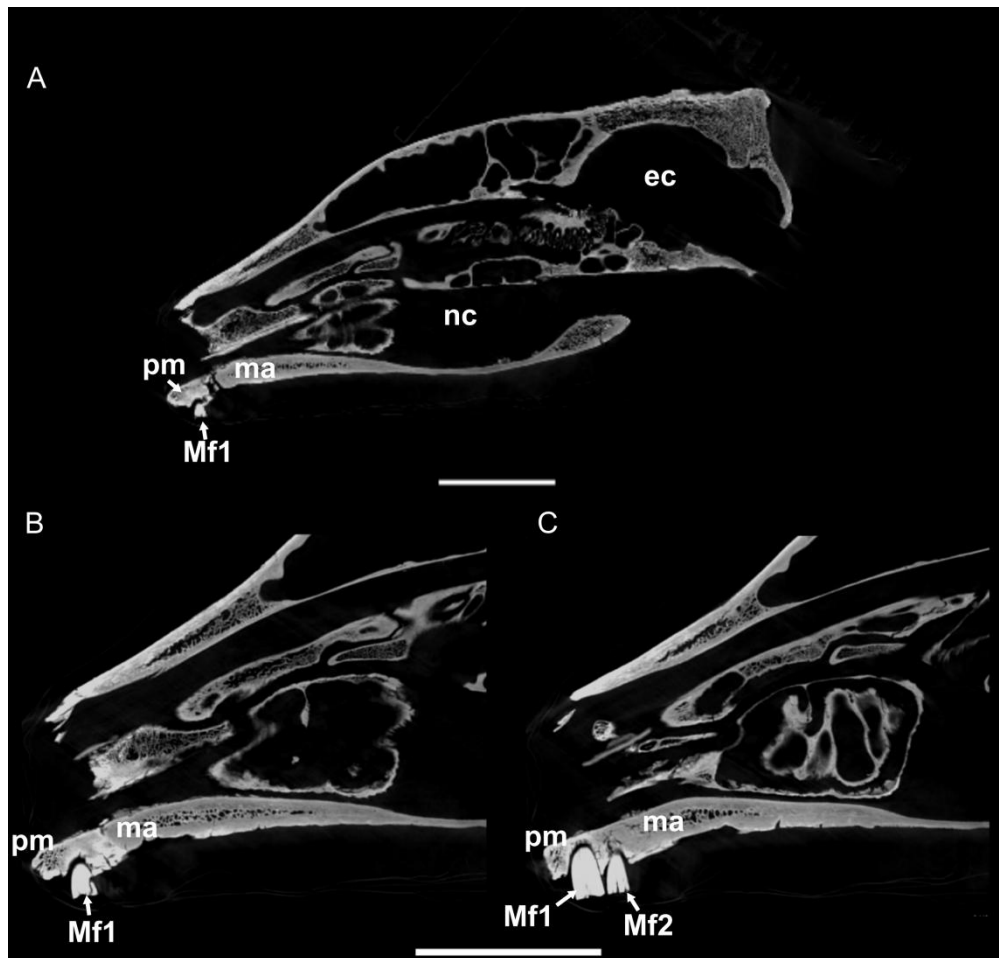
Tabela 4.1.6 - Medidas (comprimento máximo/anteroposterior) da coroa dos molariformes maxilares de pampatérios.

Espécies	Espécime	LDC	Molariformes								
			Mf1	Mf2	Mf3	Mf4	Mf5	Mf6	Mf7	Mf8	Mf9
<i>Kraglievichia</i>	MACN Pv 2617	–	6,5	6,0	6,2	12,6	12,7	14,5	15,5	12	8,5
<i>Holmesina</i>	UF 121742	116	6,8	7,1	7,2	12,3	15,4	17,5	16,4	13,1	10,3
<i>floridana</i>	UF 248500	-	7,0	7,5	9,0	10,7	15,9	16,8	15,3	13,3	9,8
<i>Vassallia maxima</i>	FMNH P 14424	144	6,8	8,0	8,5	14,5	18,5	19,0	17,5	16,7	13,7
<i>Holmesina</i>	LPP-PV-001	177,8	–	9,15	9,55	18,1	22,2	23,9	24,4	25,4	17,9
<i>cryptae</i> sp. nov.	hol. LPP-PV-002	178,6	8,4	9,9	12,4	17,7	24,4	26,6	25,1	22,4	17
	par.										
<i>Holmesina</i>	MERO-P-002	180	8,1	12	17,5	19	24	27,0	26,5	21,0	17,1
<i>rondoniensis</i>	hol.										
<i>Holmesina</i>	ROM 3881	190	10	13	16	17,1	25	27,9	26	23,5	14,5
<i>occidentalis</i>											
<i>Holmesina</i>	MCL-501/01	180	–	12	19	20,4	26,4	26,0	26,2	22,8	15
<i>paulacoutoi</i>	hol.										
<i>Holmesina</i>	HMNS 173	165	10	12	14,2	17,2	21,2	23,2	23,5	21,2	13,2
<i>septentrionalis</i>	UF 234224	-	10	13	15	16	18	22	23	21	20
<i>Pampatherium</i>	MACN Pv 11543	200	7,8	8,2	9,6	15,8	16,9	19,4	17,5	15,4	17,9
<i>typum</i>											
<i>Pampatherium</i>	MHD-P-28	195	9,2	8	10	14,4	21	23,7	24,2	21,7	20
<i>humboldtii</i>	UZM 2314	200	8,1	11	13	19,1	24,1	26	24,1	22	18

hol., holótipo; **LDC**, comprimento da linha dentária; **Mf**, molariforme maxilar; **par.**, parátipo. Fonte: elaborada pelos autores.

Mf1. Subcircular ou circular (Figura 4.1.10). É o menor de todos os molariformes da série dentária e está inserido no pré-maxilar (Figura 4.1.11), característica comum a todos os pampaterídeos. (CATELLANOS, 1927; 1937; DE IULIIS; EDMUND, 2002; VIZCAÍNO, 2009; GÓIS *et al.*, 2012; GÓIS, 2013; GAUDIN; LYON, 2017). Em *H. cryptae* sp. nov., o Mf1 é subcircular com uma ligeira inclinação lingual.

Figura 4.1.11 - Tomografias dos planos sagitais do crânio de *Holmesina cryptae* sp. nov. (parátipo, LPP-PV-002).



A, 1 mm; B, 2 mm; e C, 4 mm a partir do plano sagital mediano. **Abreviações:** **ec**, cavidade endocraniana; **ma**, maxilar; **Mf1**, primeiro molariforme; **Mf2**, segundo molariforme; **nc**, cavidade nasal; **pm**, pré-maxilar. Barras de escala = 35 mm. Fonte: elaborado pelo autor com CT escaneado por Alberto B. Carvalho.

Castellanos (1927, 1937) menciona que os dois primeiros molariformes de *Pampatherium* inserem-se no maxilar, contudo, esta observação deve estar equivocada. Como previamente mencionado, as imagens de CT permitiu a verificação de que em ambos os espécimes analisados, apenas o Mf1 insere-se no pré-maxilar. O mesmo foi verificado por Gaudin e Lyon (2017), que analisaram espécimes em que a sutura pré-maxilar-maxilar é evidente.

Mf2. Geralmente maior que o Mf1 com um pequeno prolongamento distal em todas as espécies com exceção em *P. typum* e *P. humboldtii*. Em *H. cryptae* sp. nov., possui uma moderada prolongação distal com direção perpendicular à série dentária e um pequeno sulco (lingual) dando uma característica reniforme (Figura 4.1.10). É subcircular em *S. hondaensis*, *Kraglievichia*, *V. maxima* e *H. floridana*.

Mf3. Em *H. cryptae*, este molariforme não possui sulco mediano e está em uma posição oblíqua à série dentária, em outras espécies, porém, este molariforme inclina-se lingualmente (Figura 4.1.10) como em *Kraglievichia*, *H. rondoniensis*, *H. occidentalis* e *H. floridana*.

Mf4. Apresenta lóbulos pouco definidos com uma forma de “S”, com a porção anterior direcionada lingualmente e posterior (Figura 4.1.10), labialmente com o sulco mais marcado do que em *H. rondoniensis*, *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi* e *H. septentrionalis*, estas espécies possuem molariformes mais simples do que *H. cryptae*. Em *P. typum* e *P. humboldtii* são trilobulados. Entre Mf5-Mf9 geralmente assumem morfologias mais bilobuladas ou trilobuladas.

Mf5. Bilobulado, com lóbulos e sulcos mais definidos (sulco labial mais marcado); o lóbulo anterior está dirigido lingualmente e posterior labialmente (Figura 4.1.10), é mais bilobulado que em *H. occidentalis*, e algo similar a *H. major* e menos bilobulado do que em *H. septentrionalis*. Em *H. occidentalis*, o sulco mediano é pouco marcado. Em *H. rondoniensis* e *H. floridana*, apresenta uma forma mais reniforme que bilobulado. Em *H. paulacoutoi*, é bem robusto como em *H. cryptae* com um pequeno terceiro lóbulo (mediano). Em *Kraglievichia* a morfologia é mais simples que qualquer pampatério. Em *P. typum* e *P. humboldtii*, é perfeitamente trilobulado, tal que a última espécie mostra os três lóbulos mais definidos.

Mf6. Mais robusto e mostra-se praticamente trilobulado em *H. cryptae*. Porém, o molariforme dessa espécie é estreito (Figura 4.1.10) e totalmente distinto de *Kraglievichia* e qualquer outra espécie de *Holmesina*. Diferencia-se das espécies *P. typum* e *P. humboldtii* devido a que nestas últimas o lóbulo mediano está mais marcado e são mais estreitos.

Mf7. Apresenta três lobules bem-definidos. É mais robusto em *H. cryptae* do que em *P. typum* e *P. humboldtii*. *Holmesina floridana* e *Kraglievichia* possuem um terceiro lóbulo mediano rudimentar, já em *H. occidentalis*, *H. rondoniensis* e *H. septentrionalis*, o Mf7 é bilobulado.

Mf8. Semelhante ao Mf7 com os lóbulos anterior e posterior mais arredondados (Figura 4.1.10). Em *Kraglievichia* é bilobulado, mais longo e estreito que o sétimo. Em *H. floridana* é pseudotrilobulado. Em *H. rondoniensis* e *H. occidentalis* e *H. paulacoutoi* são bilobulados. Em *P. typum* e *P. humboldtii* é trilobulado e muito mais estreito que em *H. cryptae*.

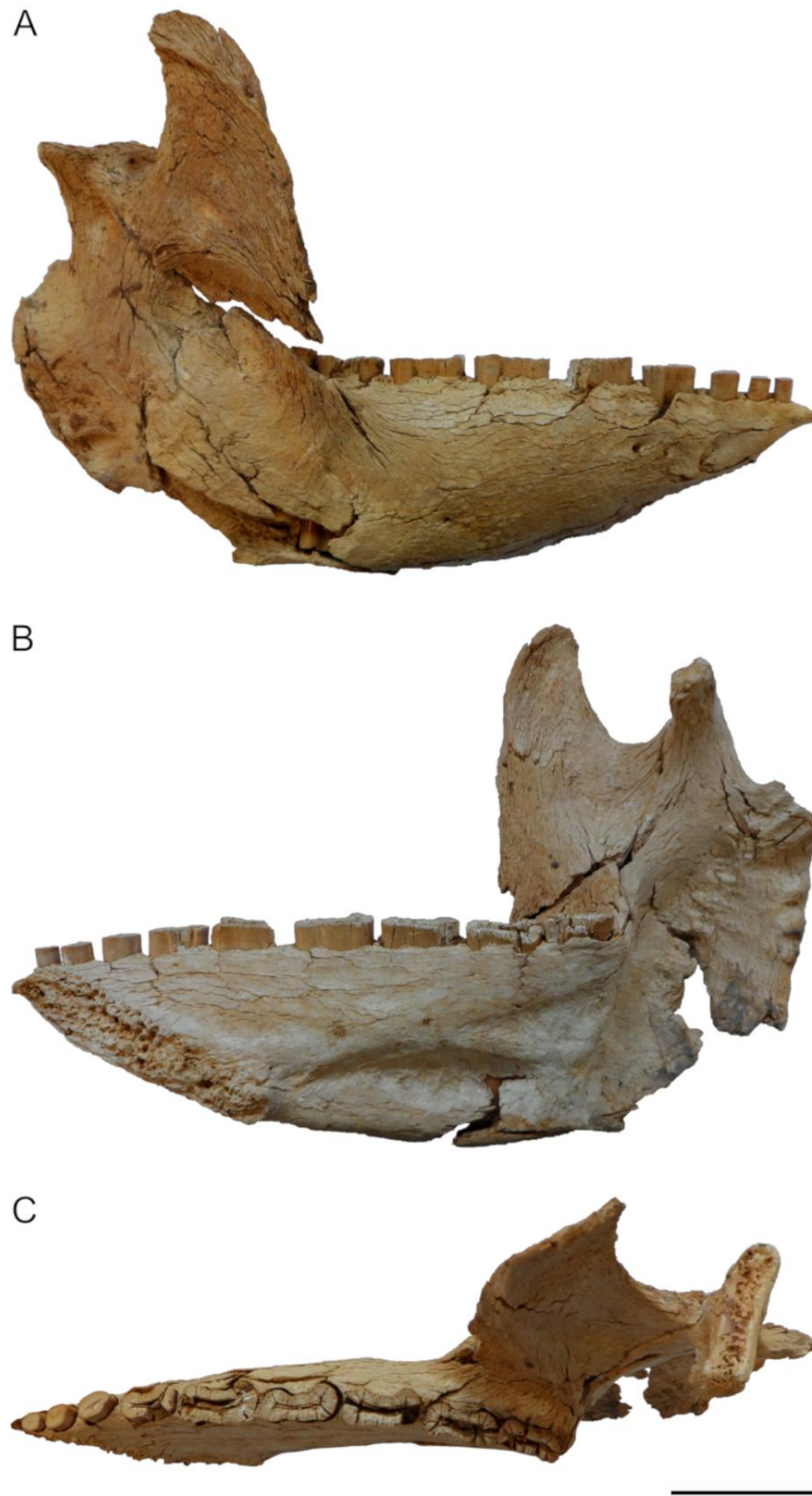
Mf9. Diferentemente de molariformes anteriores (Mf6-Mf8), é reniforme em *H. cryptae*. É maior em comparação às demais espécies, com um sulco mediano (labial) bem marcado e os lóbulos superior e inferior direcionados labialmente.

Mandíbula. Em vista lateral, o ramo horizontal é longo e sua altura varia de acordo com a espécie (Figura 4.1.12 e Tabela 4.1.7). A altura máxima dá-se por volta do sétimo e nono molariforme inferior (mf7–mf9). Em *H. cryptae*, o ramo horizontal é mais robusto e proporcionalmente mais alto que em *S. hondaensis*, *V. minuta*, *V. maxima*, *Kraglievichia*, *H. floridana* e *H. occidentalis*. Porém, é menos robusto que o de *H. septentrionalis*, e muito menos robusto do que *P. typum* e *P. humboldtii*. Além do mais, o ramo horizontal de *H. cryptae* sp. nov. diminui consideravelmente a altura do mf4 em direção à porção anterior. Uma diminuição anterior também se observa em *H. floridana* (UF 224450) e *H. occidentalis*.

Ainda em vista lateral, anteriormente ao mf1, a hemimandíbula de *H. cryptae* (Figura 4.1.12) apresenta um prolongamento mais pronunciado e arqueado, característica também observada em *H. floridana*. Em um espécime de *P. typum* (MACN Pv 11544), este prolongamento é mais longo, mas não arqueado. Algumas espécies apresentam este prolongamento mais curto, *H. septentrionalis* e *H. occidentalis*, ou virtualmente ausente, como em *V. maxima*. Os ramos horizontais de *P. typum* e *P. humboldtii* são mais altos por todo o seu comprimento e sutilmente mais curto anteriormente. Os forames mentuais situam-se anteriormente no ramo horizontal, ventralmente aos mf3, mf4, mf5. Em *H. cryptae* sp. nov., eles são pequenos, muito próximos. Em *H. floridana*, estes forames são dois e estão associados a sulcos. Em *H. occidentalis*, *H. septentrionalis*, *P. typum* e *P. humboldtii*, eles alinham-se, mas distantes uns dos outros e são maiores e mais profundos do que os de *H. cryptae* sp. nov.

O ramo ascendente, em vista lateral, junto ao ramo horizontal, forma um ângulo obtuso em *H. cryptae*. Dependendo da espécie, este ângulo pode ser mais fechado ou mais aberto, podendo ocultar mais ou menos os últimos molariformes em vista lateral. Em vista lateral, esta angulação do ramo ascendente oculta o mf9 em *S. hondaensis* e *Kraglievichia*. Em *V. minuta* e *H. floridana*, a porção distal do mf8 e o mf9 são ocultados. Em *V. maxima*, *H. septentrionalis*, *P. typum* e *P. humboldtii*, o mf8 é quase completamente ocultado. Já em *H. cryptae* sp. nov., o mf8 é mais exposto do que nas espécies anteriormente citadas.

Figura 4.1.12 - Hemimandíbula direita de *Holmesina cryptae* sp. nov. (parátipo, LPP-PV-002).



A, vista lateral; **B**, medial; e **C**, oclusal. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborada pelo autor com fotos retiradas por Willian A. F. Dias.

Tabela 4.1.7 - Medidas de mandíbulas de pampatérios.

Espécies	Espécime	Medidas (mm)			
		RAA	RHmf7A	RHCT	Comp. linha dentária
<i>Vassallia minuta</i>	MLP 29-IV-15-4 hol.	–	–	24,5	75
<i>Vassallia maxima</i>	FMNH P14424	12	18,5	41	11,6
<i>Kraglievichia</i>	MLP 52-IX-30-67	–	–	32,5	–
<i>Holmesina floridana</i>	UF 224450	100	19,3	38,5	120
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-002 par.	160	224	64	177
<i>Holmesina septentrionalis</i>	HMNS 173	160	–	60	165
<i>Pampatherium typum</i>	MACN Pv 11474	170	270	71	183
<i>Pampatherium humboldtii</i>	MLP 81-X-30-1	187	290	73	212

comp., comprimento; **hol.**, holótipo; **par.**, parátipo; **RAA**, altura do ramo ascendente; **RHCT.**, comprimento total do ramo horizontal; **RHmf7A**, altura do ramo horizontal no sétimo molariforme. Fonte: elaborada pelos autores.

O ramo ascendente apresenta a crista do processo coronoide que é mais curta e mais rugosa em *V. maxima*, maior e mais largo em *H. cryptae* sp. nov. e *P. humboldtii*, e pouco marcada em *H. floridana*. A fossa massetérica é mais superficial em *V. minuta* e *S. hondaensis*, mais profunda e larga em *V. maxima* e *H. floridana*. Em espécies quaternárias de pampaterídeos, a fossa massetérica é notavelmente larga e profunda em *P. typum* e *P. humboldtii*, seguido por *H. septentrionalis* e, por último, em termos de robustez e profundidade, *H. cryptae* sp. nov.

Em *H. cryptae* sp. nov., o côndilo mandibular é longo, estreito e um pouco reto, similar a *P. humboldtii*. Em *H. septentrionalis*, ele é mais curto, mais largo e apresenta uma curvatura posterior. Em *H. floridana*, ele é mais retilíneo do que nas espécies anteriormente citadas. A região angular localiza-se posteriormente ao côndilo mandibular e é lateralmente e medianamente mais rugosa e mais robusta em *P. humboldtii*, seguidamente por *P. typum* e *V. maxima*. Em *H. septentrionalis*, é também profunda e estriada (menos do que em *Pampatherium*), porém, é mais robusta e rugosa do que em *H. cryptae* sp. nov.

Em vista medial, a sínfise mandibular de *H. cryptae* sp. nov. é mais curta do que em *V. maxima* e *H. floridana*, estende-se às adjacências do mf4. Em *S. hondaensis* e *V. minuta*, ela estende-se até metade do mf5. Esta sínfise é mais longa em *H. floridana* bem como em outras espécies pleistocênicas.

Posteriormente a sínfise, encontra-se o sulco mandibular médio que em *V. minuta* é curto e profundo; em *V. maxima* é mais curto e superficial, esta estrutura é menos pronunciada

em *H. floridana*. Em *H. septentrionalis* tal estrutura está ausente. Em *H. cryptae*, *P. humboldtii* e *P. typum* este sulco é bem profundo.

Outra estrutura presente e que varia em longitude e profundidade é o sulco milo-hióideo que é bem curto, estreito e profundo em *V. maxima*, *H. floridana*, e igualmente estreito e profundo, porém mais longo em *S. hondaensis* e *Kraglievichia*. Em *H. cryptae* é curto, estreito e pouco profundo como nas restantes espécies do Quaternário. Em vista oclusal, os molariformes inferiores mantêm a mesma morfologia dos respectivos molariformes superiores (veja acima), mas diferem um pouco no tamanho (Fig. 4.1.12 e Tabela 4.1.8).

Table 4.1.8 - Medidas (comprimento máximo anteroposterior) das coroas dos molariformes dos pampatérios.

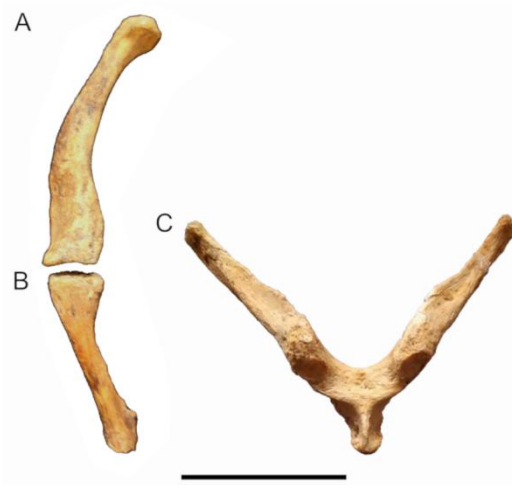
Espécies	Espécime	LDC	Molariformes								
			mf1	mf2	mf3	mf4	mf5	mf6	mf7	mf8	mf9
<i>Vassallia minuta</i>	MLP 29-IV-15-4 hol.	75	–	5,1	7,0	7,5	11,0	11,0	12,0	10,5	8,0
<i>Vassallia maxima</i>	FMNH P14424	11,6	–	7,2	7,4	11,5	18,5	19,5	17,0	15,7	12,8
<i>Kraglievichia</i>	MLP 52-IX-30-67	–	–	–	–	–	–	14,5	15,5	12	8,5
<i>Holmesina floridana</i>	UF 223813	~120	–	–	8,2	–	–	16,0	14,0	–	10,3
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-002 par.	177	7,2	9,7	11,7	17,6	23,2	25,4	25,1	24,1	20,4
<i>Holmesina septentrionalis</i>	AMNH 26856 neo.	165	–	10,2	12,2	13,5	19,6	22,3	22,4	19,1	13,0
<i>Pampatherium typum</i>	MACN Pv 11474	183	6,8	8,9	9,2	13,2	23,3	25,1	24,9	23,8	19,5
<i>Pampatherium humboldtii</i>	MLP 81-X-30-1	212	7,1	8,1	10,5	14,1	24,9	27	25,8	24,6	21,2

~ medida alveolar; **hol.**, holótipo; **LDC**, comprimento da linha dentária; **mf.**, molariforme mandibular; **neo.**, neótipo; **par.**, parátipo. Fonte: elaborada pelos autores.

Aparelho hióide. Apenas os ossos estilo-hióideo e epi-hióideo direitos de LPP-PV-001 (Figuras 4.1.13A, 4.1.13B) e o basitiro-hióideo (= osso “V”) de LPP-PV-002 (Figura 4.1.13C) preservaram-se. O estilo-hióideo é mais longo do que o epi-hióideo, diferentemente da maioria dos cingulados, mas esta característica também se observa em *Priodontes* and *Prozaedyus* Ameghino bem como na maioria dos pilosos. Entretanto, a extremidade distal do estilo-hióideo é cônico, também é um osso curvado e côncavo-convexo em vista lateral, assim como na maioria dos cingulados (CASALI; PERINI, 2017). Nos gliptodontes e em *Proeutatus* Ameghino, 1891, o estilo-hióideo e o epi-hióideo são fusionados, mas em *H.*

cryptae sp. nov. e nos outros cingulados, estes são ossos independentes (CASALI; PERINI, 2017). O cerato-hióideo de *H. cryptae* sp. nov. não se preservou.

Figura 4.1.13 - Aparelho hioide de *Holmesina cryptae* sp. nov.



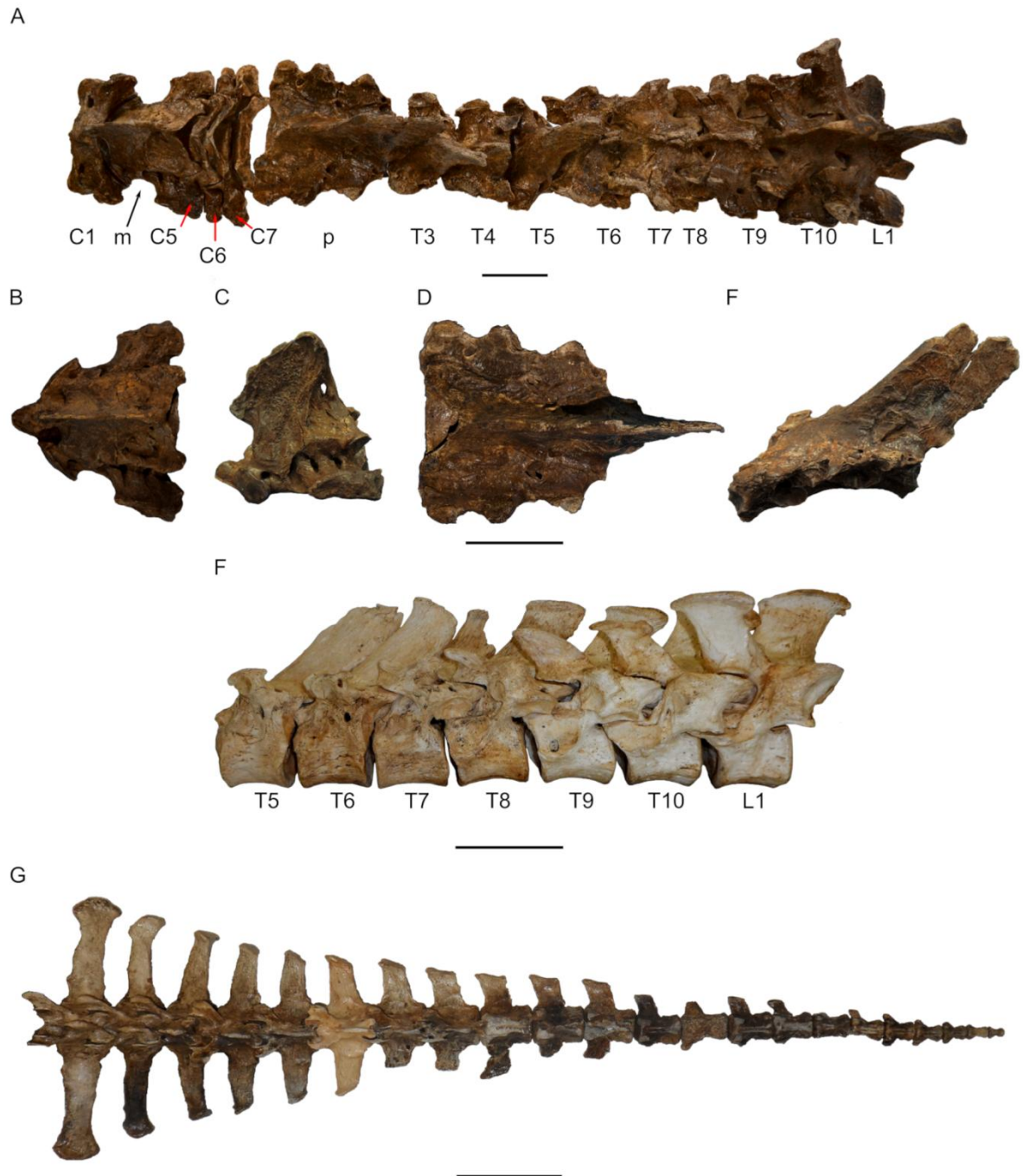
A–B, vista lateral (holótipo, LPP-PV-001); **A**, estilo-hióideo; **B**, epi-hióideo. **C**, (parátipo, LPP-PV-002) vista ventral do basitiro-hióideo (= osso “V”). Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborada pelo autor.

Assim como em todos os Xenarthra, *H. cryptae* sp. nov. possui o basi-hióideo fusionado aos tiro-hióideos, formando o osso “V” (FLOWER, 1885; CASALI; PERINI, 2017). Em *H. cryptae* sp. nov., este osso apresenta uma apófise basi-hióidea, uma característica comum a todos os cingulados, exceto em *Priodontes* e *Prozaedys* (CASALI; PERINI, 2017). Nenhum processo no basi-hióideo foi encontrado em *H. cryptae* sp. nov., tal estrutura apenas foi observada nos gliptodontes (CASALI; PERINI, 2017).

Esqueleto pós-craniano

Coluna vertebral. *H. cryptae* sp. nov. apresenta sete vértebras cervicais (C), dez torácicas (T), uma lombar (L), 11 sinsacrais (S) e 22 caudais (Cd) (fórmula vertebral: C7T10L1S11Cd22). Detalhadamente, o sinsacro é formado pela fusão de seis vértebras sacrais e cinco vértebras caudais (Figura 4.1.14).

Figura 4.1.14 - Coluna vertebral de *Holmesina cryptae* sp. nov.



A-E, vértebras pré-sacrais do holótipo (LPP-PV-001), **A**, vista dorsal das vértebras pré-sacrais articuladas; **B-C**, osso mesocervical: **B**, vista dorsal, **C**, vista lateral; **D-E**, osso pós-cervical: **D**, vista dorsal, **E**, vista lateral. **F**, vértebras xenártricas do parátipo (LPP-PV-002); Barras de escala = 50 mm. **G**, vértebras caudais do holótipo (LPP-PV-001); Escala = 100 mm. Abreviações: **C1-C7**, vértebras cervicais; **L1**, primeira vértebra lombar; **m**, osso mesocervical (C2+C3+C4+C5); **p**, osso pós-cervical (T1+T2+T3); **T4-T10**, vértebras torácicas. Fonte: elaborado pelo autor com fotos retiradas por Willian A. F. Dias; Beatriz Robbi e o autor.

Outras coossificações foram observadas na coluna vertebral. A primeira coossificação anterior é o osso mesocervical (SCILLATO-YANÉ, 1982) (Fig. 4.1.14B, 4.1.14C e Tabela 4.1.9) o qual é composto pelo áxis, pela terceira, quarta e quinta vértebras cervicais (C2+C3+C4+C5). As três primeiras vértebras torácicas (T1+T2+T3) também estão fusionadas (Fig. 15D, 15E) e formam a segunda coossificação vertebral. Estas duas coossificações também foram observadas em *P. humboldtii* (MCL 900) e *H. paulacoutoi*, e também em *P. humboldtii* (WINGE, 1915); já em *H. floridana* (UF 240947), o osso mesocervical é formado pela sinostose das C2+C3+C4. Esta coossificação pós-cervical observada nas vértebras de *H. cryptae* são características de Pamphateriidae (PAULA COUTO, 1980). As coossificações pré-sacrais também são observadas em outros cingulados e o número de vértebras fusionadas varia nas diferentes espécies e também intraespecificamente (SCILLATO-YANÉ, 1982; CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984; GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010). Em *H. cryptae* sp. nov., o número de vértebras lombares é menor que a maioria das espécies de tatus atuais (*vide* GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010).

Tabela 4.1.9 - Medidas de vértebras pré-caudais inclusive das vértebras sinsacrais de *Holmesina cryptae* sp. nov. (LPP-PV-001 e LPP-PV-002) e *Pamphaterium humboldtii* (MCL 900).

Região espinal	Osso	Medida (mm)	LPP-PV-001	LPP-PV-002	MCL 900
Cervical	C1	Alt. máxima	51,67	54,23	55,15
		Corpo (comp.)	23,19	21,61	20,85
		Corpo (alt. post.)	9,75	9,11	8,25
		Corpo (larg. post.)	73,8875	78,31	78,53
	Osso mesocervical (C2 +C3 +C4 +C5)	Alt. máxima	81,49	71,89	73,5
		Corpo (comp.)	85	85,5	84,18
		Corpo (alt. post.)	9,29	8,35	11,15
		Corpo (larg. post.)	29,3	28	30,4
	C6	Alt. máxima	–	–	–
		Corpo (comp.)	15,79	17,2	–
		Corpo (alt. post.)	10,31	9,13	–
		Corpo (larg. post.)	65,26	70,11	–
	C7	Alt. máxima	52,6	–	–
		Corpo (comp.)	17,04	~13	–
Corpo (alt. post.)		9,03	6,55	–	
Corpo (larg. post.)		29,09	–	–	
Torácica	Pós-cervical (T1 +T2 +T3)	Alt. máxima	96,09	103,6	99
		Corpo (comp.)	85,35	78,03	86,2
		Corpo (alt. post.)	17,26	15,95	19,98
		Corpo (larg. ant.)	64,78	–	70,5

		Corpo (larg. post.)	47,54	50,06	50,5
	T4	Alt. máxima	75,14	93,29	
		Proc. transv. diâm.	70,93	79,06	
		Corpo (comp.)	33,4	29,08	
		Corpo (alt. ant.)	17,5	17,16	
		Corpo (larg. ant.)	39,73	38,7	
	T5	Alt. máxima	78,36	88,76	
		Proc. transv. diâm.	–	75,7	
		Corpo (comp.)	32,55	30,65	
		Corpo (alt. ant.)	20,8	19,43	
		Corpo (larg. ant.)	38,18	36,99	
Xenártrica	T6	Alt. máxima	–	89,6	
		Proc. transv. diâm.	–	76,06	
		Corpo (comp.)	31,23	31,76	
		Corpo (alt. ant.)	20,89	18,73	
		Corpo (larg. ant.)	35,3	36,14	
	T7	Alt. máxima	–	84,9	
		Proc. transv. diâm.	–	82,98	
		Corpo (comp.)	32,44	33,05	
		Corpo (alt. ant.)	22,09	24,15	
		Corpo (larg. ant.)	38,93	34,43	
	T8	Alt. máxima	–	85,16	
		Proc. transv. diâm.	–	90,79	
		Corpo (comp.)	31,01	34,54	
		Corpo (alt. ant.)	–	25,75	
		Corpo (larg. ant.)	38,44	43	
	T9	Alt. máxima	–	85,73	
		Proc. transv. diâm.	–	94,49	
		Corpo (comp.)	31,55	33,48	
		Corpo (alt. ant.)	–	26,95	
		Corpo (larg. ant.)	37,4	41,6	
	T10	Alt. máxima	–	86,94	
		Proc. transv. diâm.	–	91,58	
		Corpo (comp.)	33,39	33,71	
		Corpo (alt. ant.)	–	27,41	
		Corpo (larg. ant.)	38,96	40,24	
	L1	Alt. máxima	92,41	94,76	
		Proc. transv. diâm.	97,39	126,35	
		Corpo (comp.)	34,46	33,69	
		Corpo (alt. post.)	27,59	27,25	

		Corpo (larg. post.)	37,49	21,94
Sinsacro	S1	Corpo (alt. ant.)	27,86	27,74
		Corpo (larg. ant.)	42,51	42,83
	Crista mediana sinsacral	Comp. máximo	471,2	450,08
	S11	Corpo (alt. post.)	30,65	25,05
		Corpo (larg. post.)	53,7	57,93

alt., altura; **ant.**, anterior; **C**, vértebra cervical; **comp.**, comprimento; **L**, vértebra lombar; **larg.**, largura; **post.**, posterior; **proc. transv. diâm.**, diâmetro do processo transversos; **S**, vértebra sinsacral; **T**, vértebra torácica.

Fonte: elaborada pelos autores.

As vértebras xenártricas de *H. cryptae* sp. nov. precisamente são a sexta, a sétima, a oitava, a nona e a décima torácica e a primeira lombar (T6–T10 e L1) (Figura 4.1.14F). Góis *et al.* (2015) descreveram as vértebras xenártricas de *T. mirus* (holótipo, MLP 54-III-16-1), contudo apenas duas foram preservadas.

Anteriormente, a cada lado do corpo (centro) vertebral de T8–S1 encontra-se a faceta zigapofiseal lateral anterior (ZLA) e a faceta xenártrica anterior (XA), formam uma concavidade onde anapófise da vértebra anterior encaixa-se. O forame vertebral que se localiza acima do corpo vertebral e em sua borda anterossuperior estão as facetas zigapofiseais mediais anteriores (ZMA). Posteriormente, a cada lado do forame vertebral de T7–L1 há a anapófise cuja superfície é a faceta zigapofiseal lateral posterior (ZLP) e sua superfície dorsal é a faceta xenártrica posterior (XP). Nas zigapófises, localizam-se as facetas zigapofiseais médias posteriores (ZMP). ZMP articula-se com ZMA da próxima vértebra xenártrica e XP/ZLP articulam-se com XA/ZLA da próxima vértebra e é esta a articulação adicional dos xenartros.

T6 exhibe uma morfologia intermediária; ela possui xenartria apenas posteriormente, mas assemelha-se às outras vértebras torácicas anteriores. Sua anapófise apenas contém PX que tem uma área muito pequena e seu plano de articulação é anormalmente acima do plano de PMZ. Consequentemente, a metapófise de T7 possui apenas AX anteriormente, mas já sua porção posterior assemelha-se às vértebras toracolombares posteriores a si. S1 apresenta um processo xenártrico apenas na sua porção anterior já que sua região anterior encontra-se fusionada às outras vértebras sacrais e formam o sinsacro.

Todas as vértebras torácicas (T1–T10) apresentam facetas costais para as costelas. As vértebras caudais que não estão anquilosadas ao sinsacro têm um diâmetro do processo transversos relativamente largo (Figura 4.1.14G e Tabela 4.1.10).

Tabela 4.1.10 - Tabela de medidas das vértebras caudais de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-01).

Vértebra	Medidas (mm)	LPP-PV-01	Vértebra	Medidas (mm)	LPP-PV-01
Cd1	Alt. máxima	77,47	Cd12	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,81		Corpo (alt. post.)	21,6
	Corpo (comp.)	40,76		Corpo (comp.)	41,78
	Proc. transv. diâm.	234,88		Proc. transv. diâm.	–
Cd2	Alt. máxima	75,27	Cd13	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	33,36		Corpo (alt. post.)	20,23
	Corpo (comp.)	39,63		Corpo (comp.)	40,56
	Proc. transv. diâm.	202,2		Proc. transv. diâm.	–
Cd3	Alt. máxima	73,07	Cd14	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,57		Corpo (alt. post.)	~18
	Corpo (comp.)	41,81		Corpo (comp.)	44,78
	Proc. transv. diâm.	165,56		Proc. transv. diâm.	–
Cd4	Alt. máxima	–	Cd15	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,35		Corpo (alt. post.)	17,96
	Corpo (comp.)	45,9		Corpo (comp.)	37,91
	Proc. transv. diâm.	155,79		Proc. transv. diâm.	–
Cd5	Alt. máxima	–	Cd16	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,35		Corpo (alt. post.)	~14,5
	Corpo (comp.)	45,9		Corpo (comp.)	34,86
	Proc. transv. diâm.	143,16		Proc. transv. diâm.	–
Cd6	Alt. máxima	–	Cd17	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	31,47		Corpo (alt. post.)	13,51
	Corpo (comp.)	46,96		Corpo (comp.)	32,7
	Proc. transv. diâm.	130,4		Proc. transv. diâm.	–
Cd7	Alt. máxima	–	Cd 18	Alt. máxima	13,4
	Corpo (alt. post.)	31,2		Corpo (alt. post.)	12,48
	Corpo (comp.)	48,27		Corpo (comp.)	28,9
	Proc. transv. diâm.	–		Proc. transv. diâm.	30,54
Cd8	Alt. máxima	52,2	Cd19	Corpo (alt. post.)	10,66
	Corpo (alt. post.)	30,66		Corpo (comp.)	26,13
	Corpo (comp.)	48,27		Proc. transv. diâm.	~25
	Proc. transv. diâm.	–			
Cd9	Alt. máxima	–	Cd20	Corpo (alt. post.)	9,23
	Corpo (alt. post.)	29,2		Corpo (comp.)	23,12
	Corpo (comp.)	48,41		Proc. transv. diâm.	20,5
	Proc. transv. diâm.	99,41			
Cd10	Alt. máxima	–	Cd 21	Corpo (alt. post.)	7,62
	Corpo (alt. post.)	28,5		Corpo (comp.)	19,53

	Corpo (comp.)	47,9		Proc. transv. diâm.	14,5
	Proc. transv. diâm.	–			
Cd11	Alt. máxima	–	Cd22	Corpo (alt. post.)	5,78
	Corpo (alt. post.)	~27		Corpo (comp.)	16,06
	Corpo (comp.)	48,03		Proc. transv. diâm.	11,5
	Proc. transv. diâm.	–			

alt., altura; **ant.**, anterior; **Cd**, vértebra caudal; **comp.**, comprimento; **larg.**, largura; **post.**, posterior; **proc. transv. diâm.**, diâmetro do processo transversal. Fonte: elaborada pelos autores.

Arcos hemais. Apenas cinco arcos hemais de LPP-PV-001 foram preservados (Figura 4.1.15). Os ossos anteriores são maiores e possuem dois processos laterais divergentes como em *Priondotes* no qual estas estruturas divergem-se amplamente (FLOWER, 1885). Os arcos hemais posteriores são em forma de “V” com apenas uma espinha média, como observado em *P. humboldtii* (WINGE, 1915).

Figura 4.1.15 - Arcos hemais de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborado pelo autor, foto por: Willian A. F. Dias.

Costelas e esterno. Cingulados apresentam uma porção vertebral e esternal das costelas, ambas ossificadas. LPP-PV-001 possui 10 costelas no lado direito, mas apenas as porções vertebrais estão inteiras, do lado esquerdo, somente a primeira costela anterior se preservou (Figura 4.1.16).

A primeira costela anterior é mais curta em comparação à porção vertebral das outras vértebras posteriores, entretanto, são mais amplos e mais achatados (Figura 4.1.17A). A porção esternal desta vértebra é curta e fusionada à porção vertebral como em outros tatus (FLOWER, 1885).

O manúbrio é um osso pentagonal, exceto na sua borda anterior em que há a incisura jugular (suprasternal). Como um todo é um osso achatado, robusto e côncavo-convexo; articula-se com a clavícula e com o primeiro par anterior de costelas (Figura 4.1.17B).

Figura 4.1.16 - Porção vertebral das costelas de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001). Segunda à décima costela.

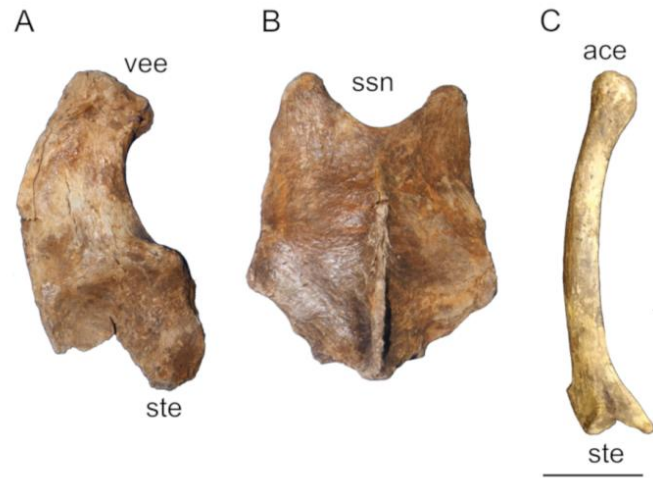


Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborado pelo autor; foto por: Willian A. F. Dias.

Cintura escapular. As escápulas estão fragmentadas em ambos os espécimes de *H. cryptae* sp. nov., contudo, a escápula direita de LPP-PV-001 está mais completa com a região central das fossas, borda medial e espinha fragmentadas (Figura 4.1.18). Apesar disso, é possível notar um acrômio bem desenvolvido, assim como o processo coracoide. Também há uma segunda espinha escapular, uma característica dos xenartros (mais desenvolvida em tatus e tamanduás) compartilhada com alguns mamíferos. *Propalaeohoplophorus* Ameghino também possui esta característica, mas em gliptodontes que se divergiram mais recentemente, esta estrutura é pouco desenvolvida (SCOTT, 1903–1905).

A clavícula de *H. cryptae* é mais robusta quando comparada à dos tatus. Sua extremidade acromial é côncava e possui um processo agudo, já a extremidade esternal é arredondada (Figura 4.1.17C).

Figura 4.1.17 - Ossos torácicos e clavícula de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



A, primeira costela anterior direita. **B**, manúbrio. **C**, clavícula direita. Abreviações: **ace**, extremidade acromial; **ssn**, incisura jugular; **ste**, borda esternal; **vee**, borda vertebral. Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborado pelo autor, fotos: Willian A. F. Dias.

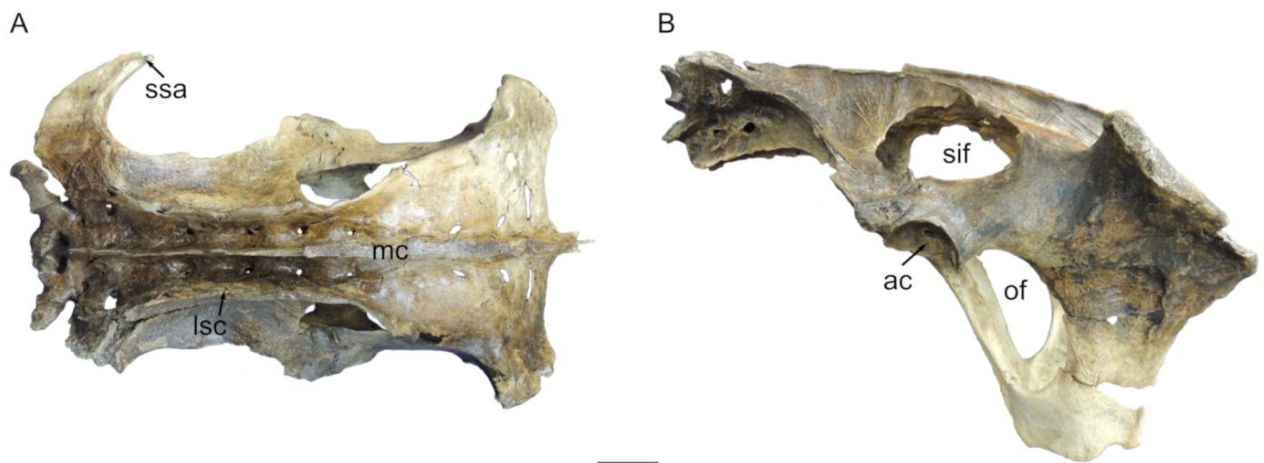
Figura 4.1.18 - Escápula direita de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborado pelo autor; foto por Willian A. F. Dias.

Cintura pélvica. Os ossos pélvicos formam uma única coossificação (Figuras 4.1.19–20), como resultado da fusão dos ossos do quadril (ísqüio, ílio e púbis) com o sinsacro. Anteriormente em vista dorsal, a ala sinsacral é observada, as cristas sinsacrais laterais também são observadas (na região das vértebras sacrais); a crista mediana bem como 10 fossas sinsacrais são observadas na superfície dorsal da pélvis, sendo assim, o plano dorsal é formado pelo sinsacro. As vértebras sinsacrais de *H. cryptae* sp. nov. é composta por 11 vértebras fusionadas, as cinco mais posteriores são, de origem, vértebras caudais. De acordo com Galliari e Carlini (2014; 2018), o número de vértebras sinsacrais varia entre as espécies, mesmo em espécies intragenéricas de vários Xenarthra, da mesma forma, isso pode ocorrer dentro da mesma espécie, mas nenhuma diferença foi observada entre os dois espécimes de *H. cryptae* sp. nov. analisados.

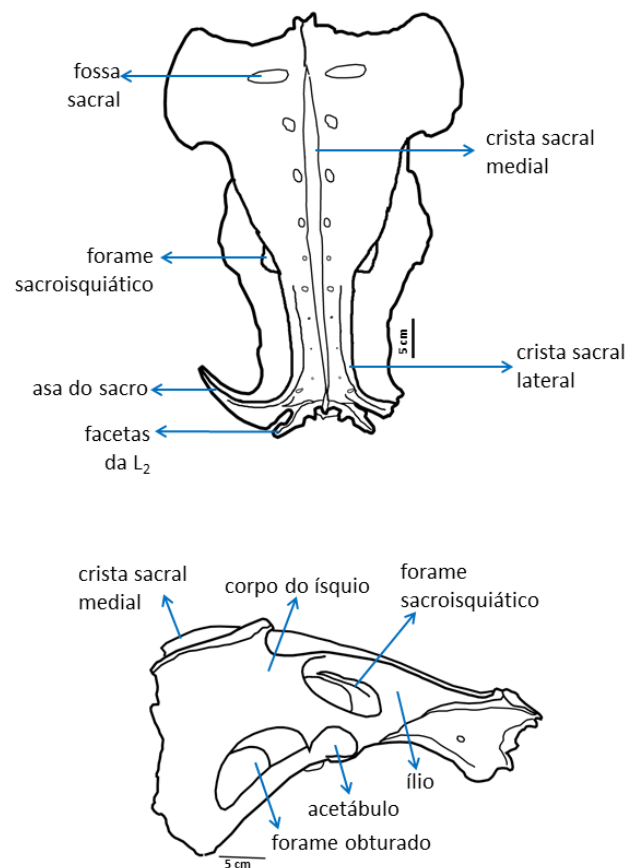
Figura 4.1.19 - Pélvis de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



A, vista dorsal; e **B**, vista lateral. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborado pelo autor, foto por Marcelo Adorna Fernandes.

As bordas laterais do sinsacro fusionam-se aos ossos do quadril, anterolateralmente ao ílio (pelas vértebras sacrais) e posterolateralmente ao ísqüio (pelas vértebras caudais sinsacrais). Adicionalmente ao forame obturador, anteriormente acima do acetábulo, há o forame sinsacroisquial, sua borda ventral é a região onde o ílio fusiona-se ao ísqüio, sua borda dorsal é formada pelas bordas dos processos transversos das primeiras vértebras caudais sinsacrais (Tabela 4.1.11).

Figura 4.1.20 - Esquema das vistas dorsal (acima) e lateral (abaixo) da coossificação da cintura pélvica de *H. cryptae* sp. nov.



Fonte: Moura de Jesus (2015).

Tabela 4.1.11 - Medidas da pélvis de *Holmesina cryptae* sp. nov.

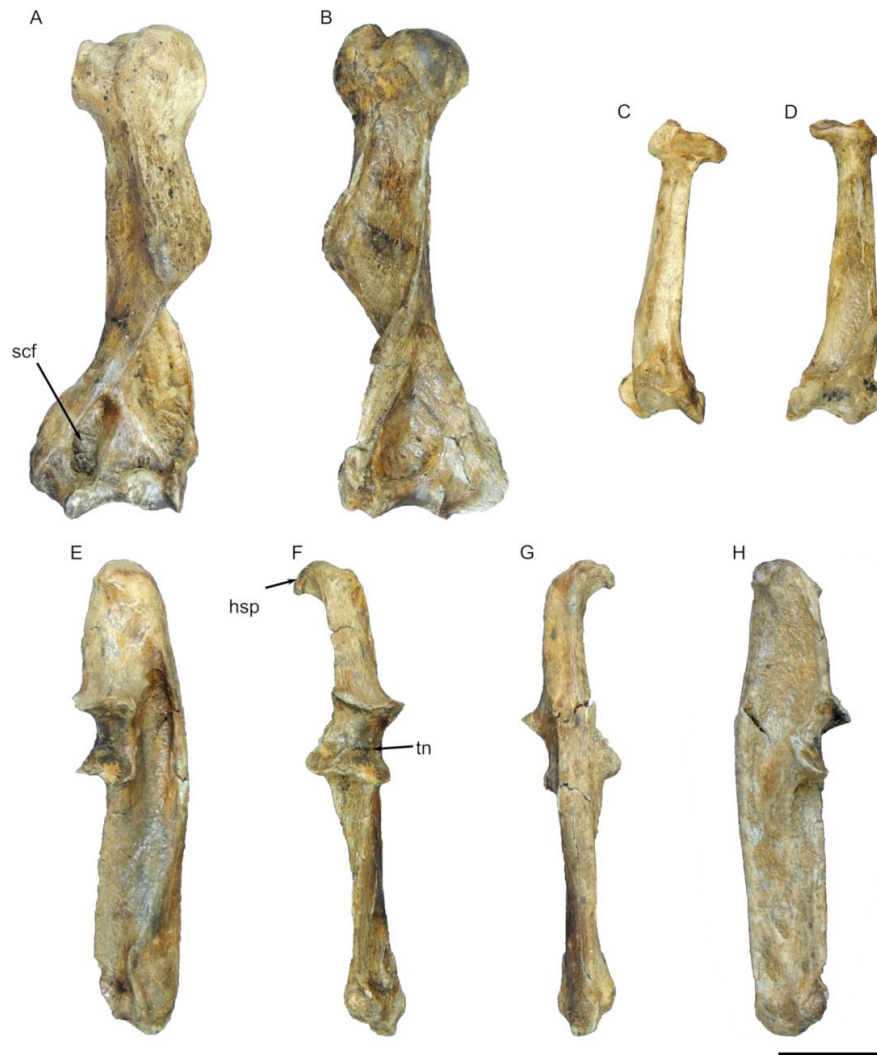
Espécime	Medidas (mm)					
	Crista sinsacral mediana		Borda posterodorsal do sinsacro	Forame obturador	Saída pélvica	Acetábulo
	CM	AM	LM	DM	AM	DM
LPP-PV-001 hol.	471,2	54,76	302,48	129,75	217,83	52,9
LPP-PV-002 par.	450,07	49,02	308,93	142,41	212,8	52,2

AM, altura máxima; CM, comprimento máximo; DM, diâmetro máximo; **hol.**, holótipo; LM, largura máxima; **par.**, parátipo. Fonte: elaborada pelos autores.

Membros anteriores

Úmero. Na epífise proximal, *H. cryptae* sp. nov. apresenta uma cabeça umeral redonda (Figuras 4.1.21A, 4.1.21B) similar a *H. paulacoutoi*, *P. humboldtii* e *H. floridana*.

Figura 4.1.21 - Ossos do membro anterior direito de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



A–B, úmero, **A**, vista anterior; e **B**, vista posterior. **C–D**, rádio, **C**, vista anterior; e **D**, vista posterior. **E–H**, ulna, **E**, vista lateral; **F**, vista anterior; **G**, vista posterior; e **H**, vista medial. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborado pelo autor; fotos por Willian A. F. Dias.

O sulco intertubercular é bem marcado em todas as espécies; a tuberosidade maior (lateralmente à cabeça e à tuberosidade menor) é menos proeminente em *H. cryptae* do que em *P. humboldtii* que é mais alta e pontuda; em *H. floridana* é relativamente mais baixa, *i.e.*, a cabeça humeral é mais alta, enquanto que em *H. paulacoutoi* esta característica se assemelha a *H. cryptae*. A tuberosidade menor é medialmente projetada abaixo do colo; em *H. cryptae* sp. nov. esta tuberosidade é pequena como em *H. floridana* e *P. humboldtii*; já em *H. paulacoutoi* esta estrutura define-se mais. O colo é bem marcado em todas as espécies.

Seguindo o colo, a morfologia da tuberosidade deltoide e da crista epicondilar é típica da maioria dos xenartros (ROSE; EMRY, 1993). Estas estruturas são mais robustas nos tatus

do que em Pampatheriidae. Em *H. cryptae* sp. nov., a tuberosidade deltoide e a crista epicondilar são bem marcantes, contudo menos marcada do que em *H. paulacoutoi* e *P. humboldtii* (Tabela 4.1.12).

Tabela 4.1.12 - Medidas dos úmeros de pampatérios.

Espécies	Espécime	Medidas (mm)			
		Comp. máximo	Tuberosidade deltoide (comp.)	Epífise proximal (larg.)	Epífise distal (larg.)
<i>Holmesina floridana</i>	UF 24932	–	61,5	36,8	–
<i>H. cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-001 hol.	228	112,3	60	77
<i>Holmesina septentrionalis</i>	HMNS 173	216	118	57	81
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	MCL-501/02-03	227	124	68,8	92,6
<i>Pampatherium humboldtii</i>	MCL-900/01-02	225	122	61,0	83

comp., comprimento; **hol.**, holótipo; **larg.**, largura. Fonte: elaborada pelos autores.

As estruturas na parte distal do úmero são diferentes entre as espécies comparadas. O forame supracondilar em *H. cryptae* sp. nov. (ambos, holótipo e parátipo) é obliterado e seu tamanho é similar ao de *H. paulacoutoi* e *P. humboldtii*. Este forame nos pampatério é mais comprido do que largo, em contraste ao que ocorre nos tatus em que este forame é mais largo do que comprido. Em *H. cryptae*, a crista supraepicondilar lateral é mais robusta do que em *P. humboldtii*, contudo, esta característica é mais robusta e larga em *H. paulacoutoi*.

O epicôndilo medial em *H. cryptae* é reto como em *H. paulacoutoi*, entretanto, é redondo em *P. humboldtii*. O epicôndilo lateral é uma tuberosidade pequena lateralmente ao capítulo. Em *H. cryptae*, este epicôndilo é Redondo como em *P. humboldtii*. Em *H. paulacoutoi*, ele é mais arredondado e apresenta uma projeção lateral.

Nos pampatérios, a fossa coronoide é bem desenvolvida. Em *H. cryptae*, esta fossa é larga e profunda, possui uma forma piramidal com uma base profunda; o mesmo observa-se em *P. humboldtii* e *H. paulacoutoi*, mas a profundidade é maior nestas últimas espécies. A tróclea umeral (vista anterior) tem a forma de carretel. O capítulo (vista anterior) é arredondado assim como nas outras espécies.

Ulna. Este elemento apresenta uma leve curvatura (Figuras 4.1.21E–21H). Em *H. cryptae*, a superfície do olecrano é irregular com uma notável projeção lateral em forma de gancho, característica similar é observada em *H. paulacoutoi* e *H. floridana*, porém, esta projeção é menor e menos marcada nestas últimas espécies. Em *P. humboldtii* esta projeção é ausente. Posteriormente à região proximal, há uma concavidade em *H. floridana*, *P. typum* e *H.*

paulacoutoi. Em contraste, a mesma região em *H. cryptae* e *P. humboldtii* apresenta uma convexidade, mais pronunciada em *P. humboldtii*. A apófise olecraniana (vista lateral) em *H. cryptae* é bem pronunciada e em forma de bico com sua curvatura voltada medialmente como em *P. humboldtii* e *H. paulacoutoi*; em *H. floridana* é menos marcado.

A cavidade sigmoide maior (incisura troclear), onde a tróclea umeral articula-se, é profunda e apresenta uma disposição transversal em relação ao eixo longitudinal do osso. Na extremidade distal, também está a incisura radial, a qual se articula com o rádio. Em *H. cryptae*, esta incisura é bem definida como nos outros pampatérios. A apófise coronoide é muito desenvolvida em *P. typum*. Em vistas lateral e medial (Figuras 4.1.21E, 4.1.21H), fossas muito profundas são observadas em *P. typum* e *H. cryptae*, estas são mais rasas em *H. floridana* e *P. humboldtii*. Distalmente há a cabeça ulnar que é mais arredondada em *H. cryptae* do que nas outras espécies. Medidas comparativas das ulnas de espécies de pampatérios são dadas na Tabela 4.1.13.

Tabela 4.1.13 - Medidas de ulnas de pampatérios.

Espécies	Espécime	Medidas (mm)	
		Comp. máximo	Olécrano (comp.)
<i>Holmesina floridana</i>	UF 24932	129	-
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-001	219	73,9
<i>Holmesina septentrionalis</i>	HMNS 173	209	-
<i>Pampatherium humboldtii</i>	MCL-900/01-02	227	82,4

comp., comprimento. Fonte: elaborada pelos autores.

Rádio. A cabeça separa-se do corpo por um colo bem marcado lateral e medialmente como em *H. cryptae* (Figuras 4.1.21C, 4.1.21D) e *H. paulacoutoi*. Esta característica é menos definida em *P. humboldtii*. Na região proximal, a tuberosidade bicipital localiza-se na superfície abaixo do colo. Em *H. cryptae*, esta tuberosidade é ovoide e bem definida, contudo, menos do que em *H. paulacoutoi*, mas em *P. humboldtii* é mais superficial; esta tuberosidade completa a articulação rádio-ulna com a tróclea umeral.

A crista interóssea localiza-se na porção mais distal. Em *H. cryptae* é menos proeminente que em *H. paulacoutoi*. Sua borda distal é mais robusta, esta superfície é relativamente plana e uma pequena cavidade sigmoide voltada para a cabeça ulnar é observada. A apófise estiloide dispõe-se na parte posteromediana da cavidade sigmoide e na parte anterolateral há uma apófise pronunciada cuja superfície articula-se com o escafoide e o lunar.

Manus. *Holmesina cryptae* sp. nov. possui cinco dígitos em cada manus, assim como em outros pampatérios. As falanges distais (ungueais) são mais curtas e menos robustas que em *H. paulacoutoi* e *P. humboldtii* e é semelhante às de *H. septentrionalis*. Entretanto, as principais características norfológicas da estrutura são preservadas, os dígitos II, III e IV são muito mais longos e mais robustos que os dígitos I e V, e os dígitos II e III são os mais longos do que o IV. *H. cryptae* sp. nov. apresenta o osso palmar, também observado em *P. humboldtii* (WINGE, 1915) e nos outros cingulados.

Membros posteriores

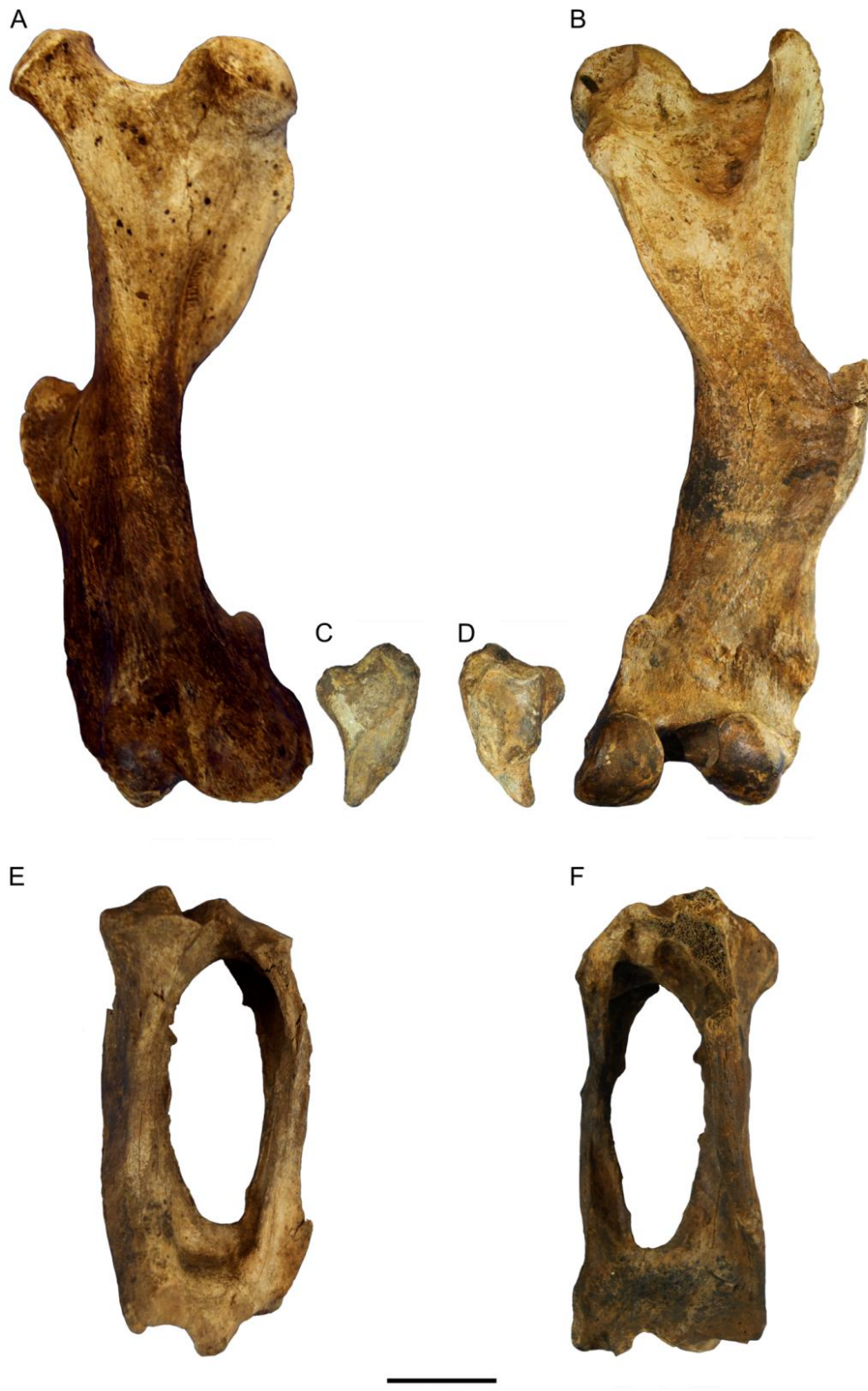
Fêmur. Em *H. cryptae* sp. nov. o trocânter maior é um pouco mais alto que a cabeça femoral (Figuras 4.1.22A, 4.1.22B), já em *Kraglievichia*, *P. humboldtii* e *T. mirus* o trocânter maior é muito mais alto do que a cabeça femoral. *Holmesina floridana* apresenta uma morfologia intermediária e em *H. paulacoutoi* estas estruturas estão à mesma altura como ocorre nos gliptodontes (GÓIS, 2013; GÓIS *et al.*, 2015).

O trocânter maior é robusto, lateralmente achatado e seu diâmetro máximo é anteroposteriormente orientado e a cabeça femoral é circular. Em *H. cryptae*, o colo femoral é mais definido que em *P. humboldtii* e *H. paulacoutoi*, que por sua vez apresentam um colo femoral mais definido que *Kraglievichia*. *H. cryptae* apresenta o trocânter menor com a forma suboval e está distalmente posicionado. Em *P. humboldtii* é semelhante a *H. cryptae*, mas está medialmente orientado.

Seguindo-se o colo, está a fossa trocântérica que é profunda em *H. cryptae* as da mesma forma em *Kraglievichia*, *H. floridana* e *H. paulacoutoi*, nesta última, a fossa é mais profunda e larga. O terceiro trocânter do fêmur de *Kraglievichia* localiza-se mais próximo à metade do comprimento do osso do que distalmente, condição diferente à das outras espécies que o possuem mais distalmente. Em *H. cryptae* sp. nov., este trocânter é mais grácil do que em *T. mirus* e *H. paulacoutoi*, porém, mais robusto do que em *H. floridana* e *Kraglievichia* (Tabela 4.1.14).

O epicôndilo lateral é maior que o medial. Em *H. cryptae*, estes epicôndilos são mais definidos do que em *S. antelucanum*, *H. floridana*, *P. humboldtii* e *H. paulacoutoi*, mas menos que em *T. mirus*. Distalmente, opostamente aos côndilos, as facetas patelares são assimétricas em *H. cryptae* sp. nov., e também em todas as espécies examinadas. Os côndilos (medial elateral) possuem tamanhos similares, exceto em *T. mirus*, em que o medial é menor que o lateral.

Figura 4.1.22 - Ossos do membro posterior direito de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



A–B, fêmur, **A**, vista anterior; e **B**, vista posterior. **C–D**, patela, **C**, vista anterior; e **D**, vista posterior. **E–F**, tibiofíbula, **E**, vista anterior; e **F**, vista posterior. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborado pelo autor; fotos por Willian A. F. Dias.

Tabela 4.1.14 - Medidas de fêmures de pampatérios.

Espécies	Espécimes	Medidas (mm)		
		Comp. máximo	Larg. ao 3º trocânter	Epífise distal (larg.)
<i>Kraglievichia</i>	MLP 69-IX-8-13A	164	33,5	38
<i>Holmesina floridana</i>	UF 24918	193,5	41,3	51,5
<i>Tonniciunctus mirus</i>	MLP 54-III-16-1 hol.	280	62	85
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-001 hol.	323	71	70
<i>Holmesina septentrionalis</i>	HMNS 173	290	70	86
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	MCL-501/08	359	83	91
<i>Pampatherium humboldtii</i>	MCL-900/05	347	72	92

comp., comprimento; **hol.**, holótipo; **larg.**, largura.

Tibiofíbula. Apesar de diferirem em tamanho e robustez, não há diferenças significantes, *H. cryptae*, possui uma tibiofíbula mais robusta do que em *H. floridana* (Tabela 4.1.15). Assim como em alguns cingulados, nos pampatérios também ocorre a fusão da tíbia e a fíbula. Na região proximal, as facetas para os côndilos do fêmur são assimétricas, a lateral é convexa e a medial, côncava e continua em uma apófise (Figuras 4.1.22E, 4.1.22F).

Tabela 4.1.15 - Medidas das tibiofíbulas de *Holmesina cryptae* sp. nov. e *H. floridana*,

Espécies	Espécime	Medidas (mm)		
		Comp. máximo	Epífise proximal (larg.)	Epífise distal (larg.)
<i>Holmesina floridana</i>	UF 294765	121	-	46
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-001 hol.	198	85	82

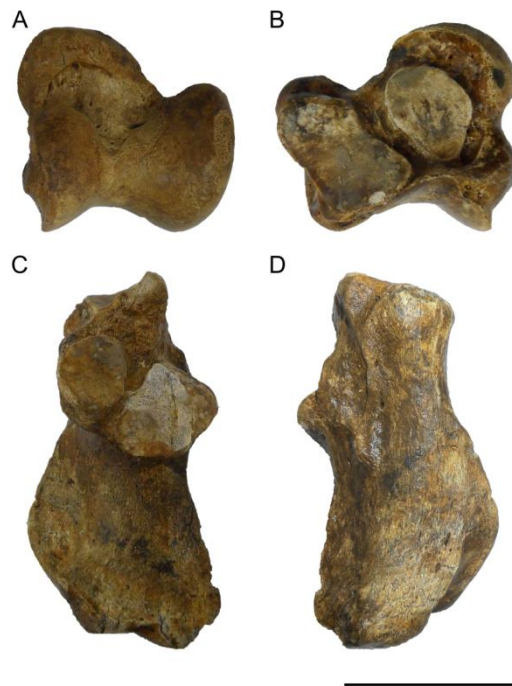
comp., comprimento; **hol.**, holótipo; **larg.**, largura. Fonte: elaborada pelos autores.

O corpo da região tibial é mais robusto do que da região fibular, principalmente a metade proximal que apresenta uma crista tibial proeminente que termina distalmente no maléolo, esta característica é comum em ambas as espécies, *H. cryptae* sp. nov. e *H. floridana*. Já a região fibular apresenta uma crista anterior que termina em uma apófise aguda. A extremidade distal possui uma pequena torção em relação à extremidade proximal. Na epífise distal da tíbia, a faceta articular com o astrágalo subdivide-se em duas, a porção medial é maior e a lateral termina em uma apófise triangular voltada para baixo. A extremidade distal da fíbula apresenta uma faceta articular elipsoide para o calcâneo e o seu maléolo é lateral.

Patela. Este é um osso triangular com os ângulos arredondados (Figuras 4.1.22C, 4.1.22D). Em vista anterior, *H. cryptae* sp. nov. apresenta na base uma projeção posterior bem definida, característica ausente em *H. floridana* e *T. mirus*. Já em *P. humboldtii*, é similar, porém, menos pronunciada. As bordas laterais são mais definidas em *H. cryptae*, seguido por *P. humboldtii*, *T. mirus* e *H. floridana*, nesta última, o contorno é quase imperceptível. Um ápice longo e estreito é outra característica notável na patela de *H. cryptae*, nas outras espécies, o ápice é curto e largo. A superfície articular com o fêmur é semelhante em todas as espécies.

Pes. Em *H. cryptae*, o colo do astrágalo é menos definido e menos profundo do que em *H. floridana* e *P. humboldtii*, mas semelhante a *H. paulacoutoi*. A cabeça do astrágalo é esférica em todas as espécies (Fig. 4.1.23A, 4.1.23B). A tróclea do corpo do astrágalo que se articula com a tibiofíbula é assimétrica e a parte externa é mais robusta que a interna. Em vista ventral do corpo do astrágalo, as facetas articulares para o calcâneo, a faceta sustentacular é maior que a ectal em *H. cryptae* e *P. humboldtii*. Por outro lado, em *H. floridana* e *H. paulacoutoi*; estas facetas são de tamanhos semelhantes. Em *H. cryptae* e *P. humboldtii*, ambas as facetas estão separadas por uma fenda profunda, porém mais estreita que em *H. paulacoutoi*. Em *H. floridana*, ambas as facetas se encostam.

Figura 4.1.23 - Astrágalo e calcâneo direitos de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001).



A–B, astrágalo, **A**, vista dorsal; e **B**, vista ventral. **C–D**, calcâneo, **C**, vista dorsal; e **D**, vista ventral. Barra de escala = 50 mm. Fonte: elaborado pelo autor; fotos por Willian A. F. Dias.

O calcâneo possui um prolongamento posterior, a tuberosidade calcânea (tuber calcis) para inserção do tendão gastrocnêmio (Figuras 4.1.23C, 4.1.23D). Anterodorsalmente, o calcâneo apresenta duas facetas para o astrágalo, as facetas ectal e sustentacular, ambas separadas por um sulco. A sustentacula é larga e profunda em *H. paulacoutoi*, menos desenvolvida em *H. cryptae* e *P. humboldtii*, and é quase ausente em *H. floridana*, em que essas facetas estão em. A tuberosidade calcânea de *H. cryptae* é menor e menos robusta em *H. paulacoutoi* e *P. humboldtii*, esta estrutura é menos arredondada em *H. paulacoutoi*. Em *H. cryptae* está presente uma crista na sua porção proximal (superior) que é mais marcada do que em *P. humboldtii*, e está virtualmente ausente em *H. paulacoutoi* (Tabela 4.1.16). O tamanho e a forma das facetas diferem de acordo com os táxons (Tabela 4.1.16). Alternativamente, em *H. floridana*, as facetas estão em contato entre si, os tamanhos e formas são sutilmente diferentes entre si, sendo a faceta ectal subcircular e maior que a sustentacular que é suboval.

Tabela 4.1.16 - Medidas de calcâneos e astrágalos de pampatérios.

Espécies	Espécime	Medidas (mm)		
		Calcâneo		Astrágalo
		Comp. máximo	Larg. Superfície articular	Comp. máximo
<i>Holmesina floridana</i>	UF 294765	64,1	24,5	–
<i>Holmesina cryptae</i> sp. nov.	LPP-PV-001 hol.	102,2	45,5	49,93
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	MCL 501/11 and 13 hol.	110	45	–
<i>Pampatherium humboldtii</i>	MCL 900/07 and 08	104,45	43,6	51,08

comp., comprimento; **hol.**, holótipo; **larg.**, largura. Fonte: elaborada pelos autores.

Os outros elementos tarsais (cuboide e navicular), os metatarso e as falanges (cinco dígitos em cada pé) são similares a *P. humboldtii*. *Holmesina cryptae* sp. nov. possui um osso plantar em cada pé, estruturas também observadas em *P. humboldtii* (WINGE, 1915) e outros cingulados. Esses ossos são arredondados e dorsalmente apresentam duas facetas que se articulam com elementos tarsais e talaes.

DISCUSSÃO

No presente estudo, novas características de *Holmesina cryptae* sp. nov. diferentes de outras espécies de pampatérios foram identificadas. A maioria destas são características

cranianas, faciais e dentárias. Superficialmente, isto é evidenciado pelo formato do crânio que é mais triangular do que o das outras espécies com um arco zigomático posteriormente ortogonal (processo zigomático do escamoso), a região parietal e o focinho mais robusto dentre todas as espécies. A respeito do padrão ornamental, os osteodermos de *H. cryptae* sp. nov. compartilha algumas características com *Holmesina* ou *Pampatherium*, enquanto que algumas características são intermediárias entre os dois gêneros (Tabela 4.1.17). Consequentemente seria difícil identificar a espécie de *H. cryptae* sp. nov. baseando-se apenas nos caracteres dos osteodermos, mesmo porque alguns padrões ornamentais nos osteodermos de *H. cryptae* sp. nov. variam de acordo com a região da carapaça. Algumas espécies de pampatérios apresentam ornamentações distintivas em seus osteodermos como *T. mirus* e *H. paulacoutoi*, contudo, algumas dessas características são menos evidentes em algumas regiões da armadura, como observado em *H. cryptae* sp. nov. Portanto, reconhecer uma espécie ou gênero de um cingulado baseando-se em padrões ornamentais de diferentes localidades pode não ser confiável, principalmente quando são osteodermos isolados e desassociados dos dos elementos endosqueléticos (SIMPSON, 1948; HOFFSTETTER, 1958; DE IULIIS *et al.*, 2000; PEREA, 2005).

Contudo, a maioria das sinapomorfias de *H. cryptae* sp. nov. são compartilhadas com outras espécies de *Holmesina* (Tabela 4.1.17). Gaudin e Lyon (2017) identificaram 13 caracteres cranianos diagnósticos para o gênero *Holmesina*. Em *H. cryptae* sp. nov., pelo menos 10 desses 13 caracteres morfológicos foram observados (Table 4.1.17): a) o nasal torna-se mais estreito posteriormente; b) a sutura pré-maxilar-maxilar é em forma de “M” em vista ventral; c) sutura maxilar-palatino é em forma de “U” em vista ventral; d) presença de uma crista maxilar lateral proeminente e uma fossa antorbital profunda; e) Mf4 reniforme e mf5 bilobado; f) ausência de uma exposição orbital do palatino; g) forame etmoidal inteiramente no frontal, sem a participação do orbitosfenoide na formação das bordas; h) ausência da participação do orbitosfenoidal na formação da borda do forame esfenopalatino; i) fossa estilo-hióidea triangular com o tímpano-hióideo distalmente expandido; j) região medial do petroso marcada por forames e cristas; e k) meato acústico interno ventralmente orientado. Em nosso ponto de vista, o caráter “a” não é exclusivo de *Holmesina*, porque também está presente em *Pampatherium* (veja GÓIS *et al.* 2012).

Tabela 4.1.17. - Caracteres de *Holmesina cryptae* sp. nov. em comparação a *Pampatherium* e outras espécies de *Holmesina*.

	Caracteres	<i>Pampatherium</i>	<i>Holmesina</i>	<i>H. cryptae</i>
CARAPAÇA				
Osteodermos fixos	Margem lateral larga	0	2	0
	Elevação marginal alta	0	2	0
Osteodermos móveis e OSMEP	Porção intermédia profunda	0	2	2
	Comp. > metade da superfície anterior articular	2	0	2
	Margem lateral larga	0	2	1
	Elevação marginal alta	0	2	1
	Elevação longitudinal central alta	0	2	1
CRÂNIO				
	Sutura pré-maxilar-maxilar em forma de “M” na vista ventral	0	2	2
	Sutura maxilar-palatina em forma de “U” na vista ventral	0	2	2
	Presença de uma crista maxilar lateral proeminente e uma fossa antorbital profunda	0	2	2
	Mf4 reniforme e mf5 bilobulado	0	2	2
	Ausência de exposição orbital do palatino	0	2	2
	Forame etmoide completamente no frontal sem participação do orbitosfenoide na formação da sua borda	0	2	2
	Sem a participação do orbitosfenoide na formação da borda do forame esfenopalatino	0	2	2
	Fossa estilo-hióidea triangular com o timpano-hióideo distalmente expandido	0	2	2
	Meato acústico interno deslocado ventralmente	0	2	2
PÓS-CRÂNIO				
Úmero	Epicôndilo medial reto	0	2	2
Ulna	Projeção lateral do olécrano em forma de gancho	0	2	2

Fêmur	Trocânter maior mais alto que a cabeça femoral	2	0-1	1
-------	--	---	-----	---

OSMEP, osteodermo semimóvel do escudo pélvico. Características: **0**, ausente/oposta; **1**, intermediária; **2**, presente. Fonte: elaborada pelos autores.

Quando gêneros contemporâneos do Quaternário (DE IULIIS; BARGO; VIZCAÍNO, 2000; GÓIS *et al.*, 2015) são comparados é possível confirmar algumas diferenças morfológicas entre *Holmesina*, *Pampatherium* e *Tonnictus*, por exemplo: os osteodermos de *Holmesina* apresentam um padrão ornamental mais marcado e delimitado do que *Pampatherium*, porém, *Tonnictus* possui a ornamentação mais complexa (GÓIS *et al.*, 2015). Os molariformes anteriores de *Holmesina* são imbricados, já os molariformes mais posteriores de *Pampatherium* apresentam trilobulação enquanto que eles são menos complexos em *Holmesina* (Figura 4.1.10) (SCILLATO-YANÉ, 1982; EDMUND, 1996; DE IULIIS; EDMUND, 2002; GÓIS *et al.*, 2013; GÓIS *et al.*, 2015).

Sete gêneros desde o Mioceno médio até o início do Holoceno pertencem à família Pampatheriidae com ocorrência pelas Américas com uma ampla distribuição latitudinal: *Scirrotherium*, *Vassallia*, *Kraglievichia*, *Plaina*, *Tonnictus*, *Pampatherium* e *Holmesina* (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS, 2013; GÓIS *et al.*, 2013; FERREIRA *et al.*, 2018). Durante esse intervalo de tempo, eles modificaram sutilmente, preservando muitos caracteres morfológicos básicos, contudo, os táxons terminais apresentam um tamanho maior e uma maior robustez (EDMUND, 1987; DE IULIIS, *et al.*, 2000), relacionados ao um aumento na capacidade de processar alimentos mais abrasivos e fibrosos (DE IULIIS; BARGO; VIZCAÍNO, 2000). Edmund (1987) sugere que os pampatérios maiores pudessem alcançar 3 m de comprimento. Provavelmente, esta estimativa foram inferidas a partir de dimensões de ossos longos (fêmur, úmero) das espécies maiores. Por exemplo, as espécies do quaternário apresentam medidas femorais similares, como *H. cryptae* sp. nov. (323 mm), *P. humboldtii* (347 mm) and *H. paulacoutoi* (359 mm), exceto *H. septentrionalis* (290 mm) (Table 9). Com o estudo integral dos remanescentes de *H. cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-001 e parátipo LPP-PV-002), foi possível calcular o comprimento axial total (2,2 m). Pampatérios poderiam atingir por volta de 2,5 m de comprimento, o que é muito maior que o tamanho do maior cingulado vivo, *Priodontes maximus*, que pode chegar a 1,5 m de comprimento (DESBIEZ; KLUYBER, 2013).

CONCLUSÃO

Com este trabalho, uma nova espécie de Pamphateriidae é descrita para o Quaternário da América do Sul. *Holmesina cryptae* sp. nov. apresenta características diferentes das outras espécies de pamphaterídeos, porém, *H. cryptae* sp. nov. possui as principais sinapomorfias entre as espécies de *Holmesina*.

Os osteodermos de *H. cryptae* sp. nov. compartilha algumas características com *Holmesina* ou *Pamphaterium*, enquanto que algumas outras características são intermediárias entre os dois gêneros. Apesar de *H. cryptae* sp. nov. apresentar algumas características na coluna vertebral comuns a outros cingulados (exceto nos gliptodontes), como os ossos coossificados meso- e pós-cervicais, esta espécie demonstrou possuir o menor número de vértebras toracolombares.

H. cryptae sp. nov., *H. paulacoutoi* e *P. humboldtii* estão descritos para localidades próximas na Região Intertropical Brasileira.

REFERÊNCIAS

Ver seção: (7) Referências Bibliográficas

4.2. Estudo morfológico do esqueleto axial pós-craniano de Pampatheriidae Paula Couto, 1954 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata)

Jorge Felipe MOURA DE JESUS, Flávio GÓIS, Fernando Carlos GALLIARI,
Marcelo Adorna FERNANDES

Resumo. Os Cingulata apresentam osteodermos que recobrem grande parte do corpo. Devido à sua grande quantidade e resistência são os elementos que mais se encontram no registro fóssil em relação aos demais restos esqueléticos. A família Pampatheriidae é representada por espécies datadas desde o Mioceno até o início do Holoceno, porém, os espécimes descritos não continham a coluna vertebral completa. Neste trabalho são descritos os elementos axiais de três espécimes de *Holmesina cryptae* (LPP-PV-001 e LPP-PV-002) provenientes da Bahia e comparados com outros cingulados. A coluna vertebral de *Holmesina* apresenta sete vértebras cervicais, 10 torácicas, uma lombar, 11 sinsacrais. Quanto às vértebras caudais, o espécime LPP-PV-001 contém todas, num total de 22. Neste estudo foi observado que o número de vértebras lombares em *Holmesina* é o menor dentre todos os cingulados e o número de ossos da coluna vertebral pré-sacral diminui em consequência das coossificações como ocorre em diversas espécies de cingulados. Conclui-se que a redução de vértebras nos pampaterídeos se deve ao tamanho e robustez de sua carapaça.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisadas as vértebras de três espécimes de *Holmesina cryptae*:

LPP-PV-001(holótipo)

Vértebras cervicais (C1, C6 e C7),
Osso mesocervical (C2–C6);
Osso pós-cervical (T1–T3)
Vértebras torácicas (T4–T10)
Vértebra lombar (L1)
Vértebras sinsacrais (S1–S11)
Vértebras caudais (Cd1–Cd22)

LPP-PV-002 (parátipo)

Vértebras cervicais (C1 e C6)
Osso mesocervical (C2–C6);
Osso pós-cervical (C7, T1–T3)
Vértebras torácicas (T4–T10)
Vértebra lombar (L1)
Vértebras sinsacrais (S1–S11)
Vértebras caudais (Cd1–Cd4)

LPP-PV-003

Osso mesocervical (C2–C6);
 Osso pós-cervical (C7,T1–T3)
 Vértebras torácicas (T4–T5)

Elas foram comparadas às vértebras de outros pampaterídeos: *Pampatherium humboldtii* (MCL 900; UZM), *H. floridana* (UF 240947), *H. paulacoutoi* (MCL-501) e *Tonnictus mirus* (MLP 54-III-16-1) (*vide* Apêndice 8.1).

Para a descrição das vértebras e as coossificações, utilizaram-se os trabalhos de Scillato-Yané (1982), Gaudin (1999), Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010) e Galliari; Carlini (2014; 2018).

As medidas das vértebras estão baseadas no trabalho de Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010).

Seguiu-se a sugestão de Galliari; Carlini; Sánchez-Villagra (2010) para contar o número de vértebras fusionadas 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. E para contar o número de vértebras sinsacrais pré-ilíacas, ilíacas e pós-ilíacas, seguiu-se Galliari; Carlini (2014; 2018).

Os espécimes analisados neste estudo encontram-se nas seguintes instituições:

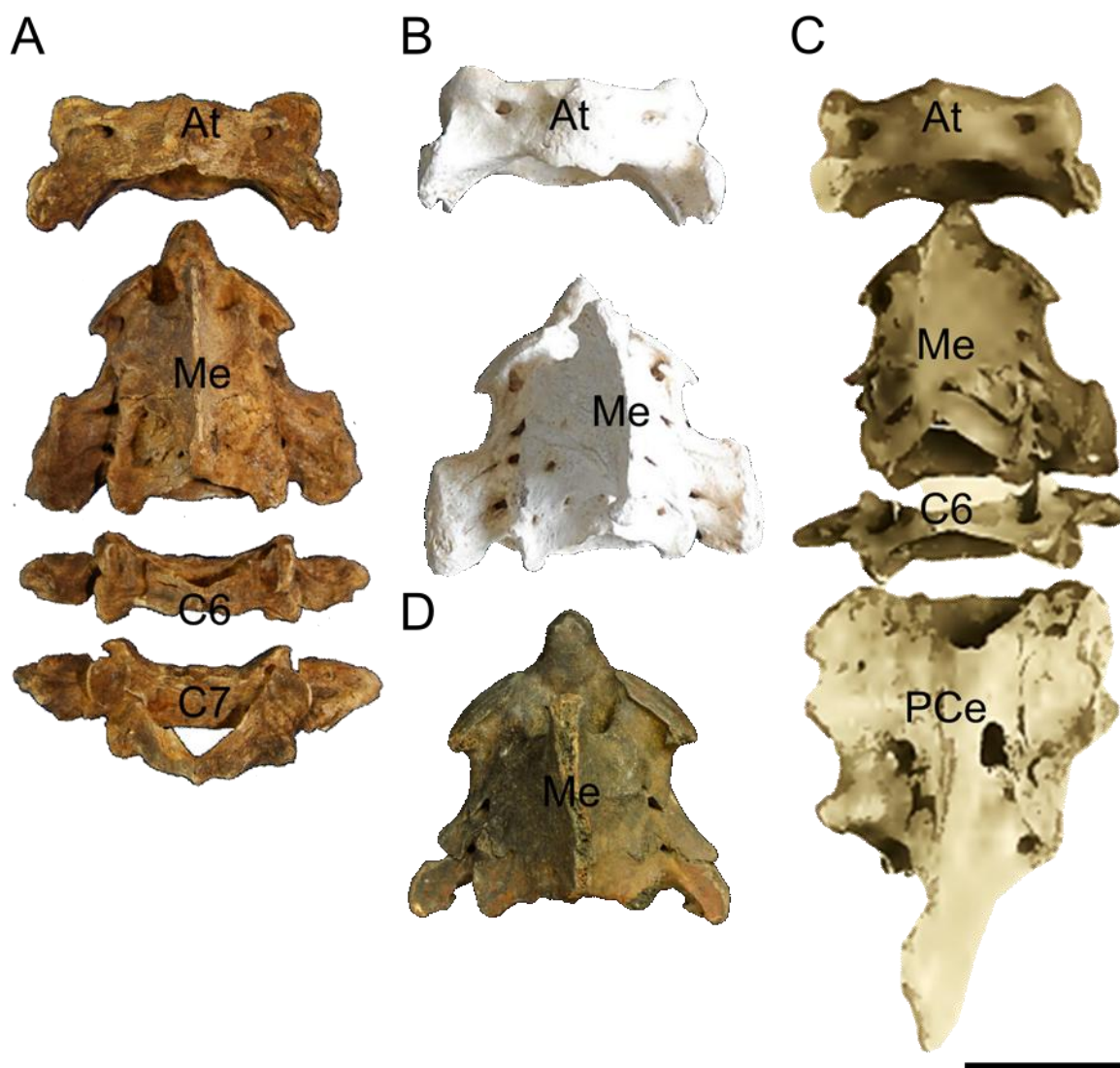
LPP	Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil
MCL	Museu de Ciências Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil
MLP	División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina
UF	Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida, Estados Unidos da América
UZM	Universitets Zoologisk Museum, Copenhagen, Denmark

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Holmesina cryptae apresenta sete vértebras cervicais (C), 10 torácicas (T), uma lombar (L), 11 sinsacrais (S) e 22 caudais (fórmula vertebral: C7T10L1S11Cd22). Anteriormente, na coluna vertebral de LPP-PV-001, 002 e 003, foram observadas duas conspícuas coossificações: o áxis, a terceira, a quarta e a quinta vértebra cervical (C2+C3+C4+C5) estão coossificadas e formam o osso mesocervical. As três primeiras vértebras torácicas (T1+T2+T3) de LPP-PV-001 também estão fusionadas. As coossificações dessas vértebras também são observadas em *P. humboldtii* (MCL 900) e *H. paulacoutoi*, bem como foram observadas em *P. humboldtii* (“*H. major*”), já em *H. floridana* (UF 240947), o osso mesocervical é formado pela sinostose de C2+C3+C4 (*vide* Figura 4.2.1). As medidas das vértebras pré-caudais de *H. cryptae* sp. nov. estão disponíveis na Tabela 4.2.1 e 4.2.2.

No espécime LPP-PV-002, a sétima vértebra cervical funde-se às três torácicas anteriores (C7+T1+T2+T3), além disso, neste espécime é possível ver as linhas onde as vértebras se fundem, por conta da sinostose incompleta, já LPP-PV-003 apresenta uma sinostose completa entre C7+T1+T2+T3. Embora não haja uma sinostose completa, os ossos mantêm-se unidos por sincondrose entre esses ossos, fato observado em *Dasypus novemcinctus* e outros cingulados atuais. Estas coossificações pré-sacrais observadas em *H. cryptae* e nos outros pampaterídeos também são observadas em outros cingulados. A primeira coossificação vertebral, denominada de osso mesocervical por Scillato-Yané (1982), é observada em alguns cingulados e com o número de vértebras fusionadas 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). Essa coossificação também é denominada de sincervical em diversos grupos de mamíferos e sauropsídeos, sendo registrado independentemente em 20 clados (VanBUREN, EVANS, 2016). A fusão das três primeiras vértebras torácicas no espécime LPP-PV-001 são características de Pampatheriidae (PAULA COUTO, 1980; CARTELLE; BOHÓRQUEZ, 1984). A coossificação pela fusão da última cervical com a primeira torácica pode ser denominada de osso pós-cervical (SCILLATO-YANÉ, 1982). O osso pós-cervical também se observa nos gliptodontídeos Propalaeohoplophoridae Ameghino, 1891 bem como nos gliptodontídeos (HUXLEY, 1865; PAULA COUTO, 1979).

Figura 4.2.1 – Vértex anteriores de pampatérios.



- a) *Holmesina cryptae* LPP-PV-001; b) *Pampatherium humboldtii* MCL; c) *P. humboldtii* (“*H. major*”) UZM; d) *H. floridana* UF 240947. At, atlas; C6–C7, sexta e sétima vértebras cervicais; Me, osso mesocervical; PCe, osso pós-cervical. Barra de escala = 30 mm. Fonte: Elaborado pelo autor. Fotos por: a) Willian A. F. Dias; b) o autor; c) retirado de Winge (1915); d) Sean Moran³.

³ Disponível em: <http://www.flmnh.ufl.edu/vertpaleo-search/> Acesso em: 2 nov. 2016

Tabela 4.2.1 - Medidas de vértebras pré-caudais inclusive das vértebras sinsacrais de *Holmesina cryptae* sp. nov. (LPP-PV-001 e LPP-PV-002) e *Pampatherium humboldtii* (MCL 900).

Região espinal	Osso	Medida (mm)	LPP-PV-001	LPP-PV-002	MCL 900	
Cervical	C1	Alt. máxima	51,67	54,23	55,15	
		Corpo (comp.)	23,19	21,61	20,85	
		Corpo (alt. post.)	9,75	9,11	8,25	
		Corpo (larg. post.)	73,89	78,31	78,53	
	mesocervical (C2 +C3 +C4 +C5)	Osso	Alt. máxima	81,49	71,89	73,5
		Corpo (comp.)	85	85,5	84,18	
		Corpo (alt. post.)	9,29	8,35	11,15	
	C6	Corpo (larg. post.)	29,3	28	30,4	
		Alt. máxima	–	–		
		Corpo (comp.)	15,79	17,2		
		Corpo (alt. post.)	10,31	9,13		
	C7	Corpo (larg. post.)	65,26	70,11		
		Alt. máxima	52,6	–		
		Corpo (comp.)	17,04	~13		
Corpo (alt. post.)		9,03	6,55			
Torácica	Pós-cervical (T1 +T2 +T3)	Corpo (larg. post.)	29,09	–		
		Alt. máxima	96,09	103,6	99	
		Corpo (comp.)	85,35	78,03	86,2	
		Corpo (alt. post.)	17,26	15,95	19,98	
		Corpo (larg. ant.)	64,78	–	70,5	
	T4	Corpo (larg. post.)	47,54	50,06	50,5	
		Alt. máxima	75,14	93,29		
		Proc. transv. diâm.	70,93	79,06		
		Corpo (comp.)	33,4	29,08		
		Corpo (alt. ant.)	17,5	17,16		
	T5	Corpo (larg. ant.)	39,73	38,7		
		Alt. máxima	78,36	88,76		
		Proc. transv. diâm.	–	75,7		
		Corpo (comp.)	32,55	30,65		
Xenártrica	T6	Corpo (alt. ant.)	20,8	19,43		
		Corpo (larg. ant.)	38,18	36,99		
		Alt. máxima	–	89,6		
		Proc. transv. diâm.	–	76,06		
		Corpo (comp.)	31,23	31,76		
T7	Corpo (alt. ant.)	20,89	18,73			
	Corpo (larg. ant.)	35,3	36,14			
	Alt. máxima	–	84,9			

		Proc. transv. diâm.	–	82,98
		Corpo (comp.)	32,44	33,05
		Corpo (alt. ant.)	22,09	24,15
		Corpo (larg. ant.)	38,93	34,43
	T8	Alt. máxima	–	85,16
		Proc. transv. diâm.	–	90,79
		Corpo (comp.)	31,01	34,54
		Corpo (alt. ant.)	–	25,75
		Corpo (larg. ant.)	38,44	43
	T9	Alt. máxima	–	85,73
		Proc. transv. diâm.	–	94,49
		Corpo (comp.)	31,55	33,48
		Corpo (alt. ant.)	–	26,95
		Corpo (larg. ant.)	37,4	41,6
	T10	Alt. máxima	–	86,94
		Proc. transv. diâm.	–	91,58
		Corpo (comp.)	33,39	33,71
		Corpo (alt. ant.)	–	27,41
		Corpo (larg. ant.)	38,96	40,24
	L1	Alt. máxima	92,41	94,76
		Proc. transv. diâm.	97,39	126,35
		Corpo (comp.)	34,46	33,69
		Corpo (alt. post.)	27,59	27,25
		Corpo (larg. post.)	37,49	21,94
Sinsacro	S1	Corpo (alt. ant.)	27,86	27,74
		Corpo (larg. ant.)	42,51	42,83
	Crista mediana sinsacral	Comp. máximo	471,2	450,08
	S11	Corpo (alt. post.)	30,65	25,05
		Corpo (larg. post.)	53,7	57,93

alt., altura; **ant.**, anterior; **C**, vértebra cervical; **comp.**, comprimento; **L**, vértebra lombar; **larg.**, largura; **post.**, posterior; **proc. transv. diâm.**, diâmetro do processo transversos; **S**, vértebra sinsacral; **T**, vértebra torácica.

Fonte: Tabela 4.1.9.

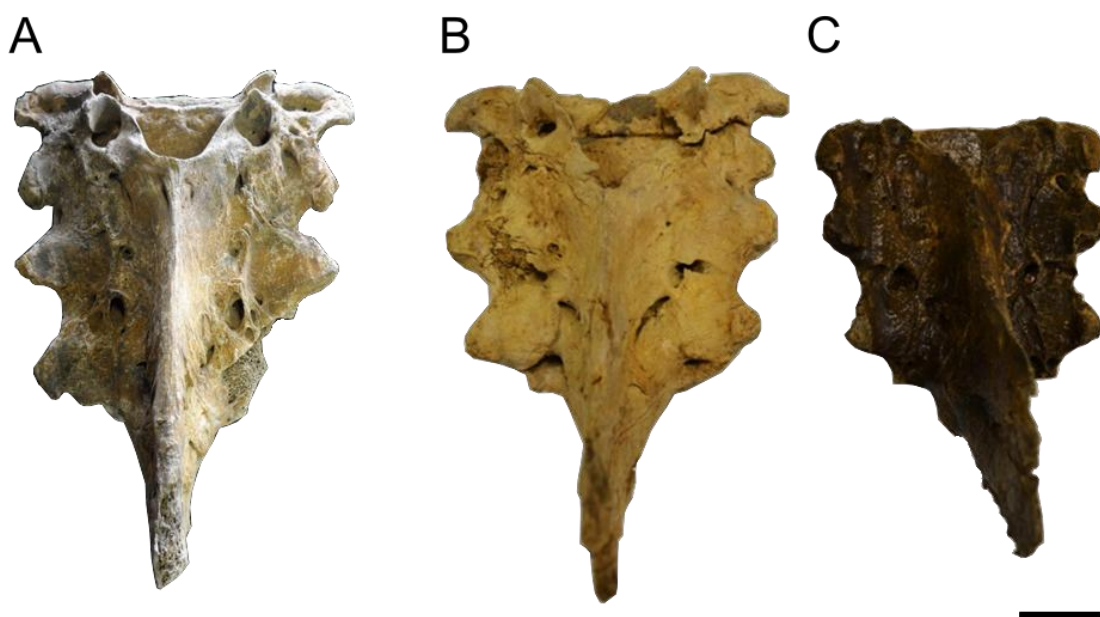
Tabela 4.1.10 - Tabela de medidas das vértebras caudais de *Holmesina cryptae* sp. nov. (holótipo, LPP-PV-01).

Vértebra	Medidas (mm)	LPP-PV-01	Vértebra	Medidas (mm)	LPP-PV-01
Cd1	Alt. máxima	77,47	Cd12	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,81		Corpo (alt. post.)	21,6
	Corpo (comp.)	40,76		Corpo (comp.)	41,78
	Proc. transv. diâm.	234,88		Proc. transv. diâm.	–
Cd2	Alt. máxima	75,27	Cd13	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	33,36		Corpo (alt. post.)	20,23
	Corpo (comp.)	39,63		Corpo (comp.)	40,56
	Proc. transv. diâm.	202,2		Proc. transv. diâm.	–
Cd3	Alt. máxima	73,07	Cd14	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,57		Corpo (alt. post.)	~18
	Corpo (comp.)	41,81		Corpo (comp.)	44,78
	Proc. transv. diâm.	165,56		Proc. transv. diâm.	–
Cd4	Alt. máxima	–	Cd15	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,35		Corpo (alt. post.)	17,96
	Corpo (comp.)	45,9		Corpo (comp.)	37,91
	Proc. transv. diâm.	155,79		Proc. transv. diâm.	–
Cd5	Alt. máxima	–	Cd16	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	32,35		Corpo (alt. post.)	~14,5
	Corpo (comp.)	45,9		Corpo (comp.)	34,86
	Proc. transv. diâm.	143,16		Proc. transv. diâm.	–
Cd6	Alt. máxima	–	Cd17	Alt. máxima	–
	Corpo (alt. post.)	31,47		Corpo (alt. post.)	13,51
	Corpo (comp.)	46,96		Corpo (comp.)	32,7
	Proc. transv. diâm.	130,4		Proc. transv. diâm.	–
Cd7	Alt. máxima	–	Cd 18	Alt. máxima	13,4
	Corpo (alt. post.)	31,2		Corpo (alt. post.)	12,48
	Corpo (comp.)	48,27		Corpo (comp.)	28,9
	Proc. transv. diâm.	–		Proc. transv. diâm.	30,54
Cd8	Alt. máxima	52,2	Cd19	Corpo (alt. post.)	10,66
	Corpo (alt. post.)	30,66		Corpo (comp.)	26,13
	Corpo (comp.)	48,27		Proc. transv. diâm.	~25
	Proc. transv. diâm.	–			
Cd9	Alt. máxima	–	Cd20	Corpo (alt. post.)	9,23
	Corpo (alt. post.)	29,2		Corpo (comp.)	23,12
	Corpo (comp.)	48,41		Proc. transv. diâm.	20,5
	Proc. transv. diâm.	99,41			
Cd10	Alt. máxima	–	Cd 21	Corpo (alt. post.)	7,62
	Corpo (alt. post.)	28,5		Corpo (comp.)	19,53

	Corpo (comp.)	47,9		Proc. transv. diâm.	14,5
	Proc. transv. diâm.	–			
Cd11	Alt. máxima	–	Cd22	Corpo (alt. post.)	5,78
	Corpo (alt. post.)	~27		Corpo (comp.)	16,06
	Corpo (comp.)	48,03		Proc. transv. diâm.	11,5
	Proc. transv. diâm.	–			

alt., altura; **ant.**, anterior; **Cd**, vértebra caudal; **comp.**, comprimento; **larg.**, largura; **post.**, posterior; **proc. transv. diâm.**, diâmetro do processo transversal. Fonte: Tabela 4.1.10.

Figura 4.2.2 – Ossos pós-cervicais de *Holmesina cryptae*; a) LPP-PV-001; b) LPP-PV-002; c) LPP-PV-003.



Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborada pelo autor.

Durante o desenvolvimento dos cingulados, ocorre a coossificação de vértebras por sincondrose e depois por sinostose (GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010; GALLIARI; CARLINI, 2014), as observações em *H. cryptae* e outros pampaterídeos indica que o fenômeno também ocorria com as espécies desta família e possivelmente com gliptodontídeos. Entretanto, isso não significa que o indivíduo LPP-PV-003 (que contém o osso pós-cervical completamente ossificado) fosse mais velho que o indivíduo LPP-PV-002 e estes, que LPP-PV-001 (que não possui coossificação entre o osso trivertebral com a sétima vértebra cervical, mas poderia haver sinostose entre estes), porque é uma característica que pode variar individualmente.

Todas as vértebras torácicas (T1–T10) apresentam facetas costais para as costelas. Em geral, há três articulações: 1ª) a demifaceta costal posterior para a cabeça da costela, situada anterolateralmente no corpo vertebral; 2ª) a faceta costal para o tubérculo da costela, situada

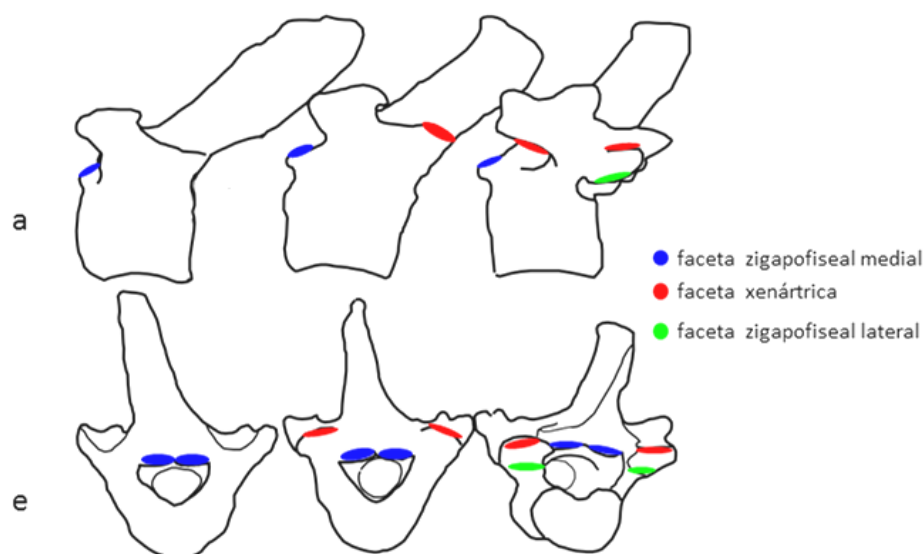
na metapófise; e 3ª) a demifaceta costal anterior para a cabeça da costela seguinte, situada lateralmente à anapófise, continuando-se com ZLP (Figura 4.1.14F). No osso pós-cervical, as demifacetos estão fusionadas e T1 não apresenta a faceta costal para o tubérculo da costela (Figura 4.1.14E).

O número de vértebras lombares em *H. cryptae* é inferior à maioria das espécies de cingulados (com exceção dos gliptodontes) 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, nos cingulados, 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 analisarem os clados de Cingulata, observaram que há uma tendência na redução das vértebras toracolombares (dorsais) de acordo com uma maior dimensão da carapaça em Euphractidae Winge, 1923 em comparação às espécies dos outros clados (GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010). Portanto, a redução de vértebras nos pampaterídeos se deve também à dimensão de sua carapaça.

As vértebras xenártricas de *H. cryptae* são a sexta, a sétima, a oitava, a nona e a décima vértebra torácica, a primeira e a segunda lombar (T6, T7, T8, T9, T10, L1 e L2). T6 articula-se em dois pontos somente na sua porção posterior e L2 possui um processo xenártrico somente na sua porção anterior. Góis *et al.* (2015) descreveram as vértebras xenártricas de *Tonnictus mirus* Góis, Ruiz, Scillato-Yané, Soibelzon, 2015 (Holótipo, MLP 54-III-16-1), contudo, somente duas foram preservadas.

Anteriormente, a cada lado do corpo (centro) vertebral de T8–S1 encontra-se a faceta zigapofiseal lateral anterior (ZLA) e a faceta xenártrica anterior (XA), formando uma concavidade onde anapófise da vértebra anterior encaixa-se (Figura 4.2.3). O forame vertebral que se localiza acima do corpo vertebral e, em sua borda anterossuperior, estão as facetos zigapofiseais mediais anteriores (ZMA). Posteriormente, a cada lado do forame vertebral de T7–L1 há a anapófise cuja superfície é a faceta zigapofiseal lateral posterior (ZLP) e sua superfície dorsal é a faceta xenártrica posterior (XP). Nas zigapófises, localizam-se as facetos zigapofiseais médias posteriores (ZMP). ZMP articula-se com ZMA da próxima vértebra xenártrica e XP/ZLP articulam-se com XA/ZLA da próxima vértebra, esta é a articulação adicional dos xenartros.

Figura 4.2.3 - Vértices torácicas T5, T6 e T7 de *Holmesina cryptae* sp. nov. (LPP-PV-001, holótipo) evidenciando a tendência à xenartria da T6 entre uma não xenártrica anterior e a xenártrica posterior.



a, região anterior; e, lado esquerdo. Fonte: modificado de Moura de Jesus (2015).

Da T7 à L2, a metapófise aumenta de tamanho gradativamente assim como os diâmetros dos forames vertebrais. E há articulação para costelas nas anapófises das vértebras torácicas (T6, T7, T8, T9 e T10). T6 exibe aspectos intermediários; possui xenartria apenas posteriormente, contudo, assemelha-se às outras vértebras torácicas anteriores e difere-se das outras vértebras xenártricas porque se articula mais fracamente. Sua anapófise apenas contém XP que tem uma área muito pequena e seu plano de articulação é anormalmente acima do plano de ZMP. Conseqüentemente, a metapófise de T7 possui apenas XA anteriormente, mas já sua porção posterior assemelha-se às vértebras toracolombares posteriores a si. S1 apresenta um processo xenártrico apenas na sua porção anterior já que sua região anterior encontra-se fusionada às outras vértebras sacrais e formam o sinsacro.

Outra característica dos xenartros é a fusão do sacro e os outros ossos pélvicos (EMRY, 2004). O sinsacro de *Holmesina cryptae* é formado por seis vértebras sacrais (ou ilíacas) e cinco vértebras pós-sacrais (ou pós-ilíacas ou pseudossacrais) que totalizam 11 sinsacrais. A maioria dos tatus possuem três vértebras ilíacas [exceto *Priodontes* que possui quatro ilíacas e o único tatu a possuir uma vértebra pré-ilíaca, esta é verificada nas preguiças *Paramylodon* (2 vértebras pré-ilíacas), *Lestodon* (3) e *Hapalops* (1)], já o número de pós-ilíacas varia de 5 a 9 [Euphractidae, *Chlamyphorus* e *Dasyurus hybridus* (5); *Cabassous* e outros Dasypodidae (6); *Priodontes* (7) e *Tolypeutes* (9)] (GALLIARI; CARLINI, 2018). Galliari e Carlini (2018) propõem que o número de vértebras ilíacas = 3 é uma característica

plesiomórfica entre todos os xenartros, já que é frequente na maioria dos táxons de Pilosa e Cingulata; também propõem que o número de vértebras pós-ilíacas = 5 é uma característica plesiomórfica entre todos os Cingulata, porque é o mais frequente em diferentes famílias e também é o número observado em *H. cryptae*. Hildebrand (1985) cita que um maior número de vértebras na região posterior relaciona-se a hábitos fossorias, porém, Galliari e Carlini (2018) relacionam também à presença de uma carapaça pesada como uma explicação adicional a um maior número de vértebras sinsacrais, já que *Tolypeutes* é um dos tatus com pouco hábito fossorial, mas possui 12 vértebras sinsacrais.

As vértebras caudais anteriores que não se fusionam ao sinsacro possuem um diâmetro do processo transversal relativamente grande. Anteriormente próximo às extremidades do processo transversal da Cd1, em ambos os lados, há um ponto de articulação desta vértebra com a extremidade dorsal posterior da pélvis. Winge (1915) descreveu pelo menos 29 vértebras caudais para “*H. major*”, porém, o espécime LPP-PV-001 possui todas, mas elas são apenas 22.

Rose e Emry (1993) apontam a relação das coossificações vertebrais dos cingulados ao seu hábito escavador, assim como é observado principalmente em outros grupos de animais fossoriais (VanBUREN, EVANS, 2016). Mas também está presente em cingulados que não possuem este comportamento, como *Tolypeutes*, *Glytodon* e pampatérideos (HUXLEY, 1865; BUCHMANN; LOPES; CARON, 2010; GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010) e em vários grupos de vertebrados com comportamentos distintos (VanBUREN, EVANS, 2016). A fossorialidade é uma característica ancestral dos xenartros (VIZCAÍNO *et al.*, 2011) e as coossificações axiais permaneceram nos cingulados e podem estar relacionadas ao suporte de sua carapaça (GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010; GALLIARI; CARLINI, 2014; 2018).

CONCLUSÃO

Holmesina cryptae e outros pampatérios apresentam coossificações no esqueleto axial pós-craniano que também é observado em outros cingulados: o osso mesocervical, o osso pós-cervical e o sinsacro. O número de vértebras dessas coossificações variam de acordo com o estágio de desenvolvimento desses animais.

Neste trabalho também se observou que os pampatérios apresentam o menor número de vértebras lombares (apenas uma) quando comparados aos tatus, porém, apresenta um

número de vértebras sinsacrais ilíacas maior que a maioria dos xenatros e mantém o número de vértebras sinsacrais pós-ilíacas igual aos ancestrais de todos os cingulados.

REFERÊNCIAS

Ver seção: (7) Referências Bibliográficas

4.3. Lesões em osteodermos de pampatérios (Mammalia, Xenarthra, Cingulata)

Jorge Felipe MOURA DE JESUS; Carolina Santa Isabel NASCIMENTO; Beatriz ROBBI; Marcelo Adorna FERNANDES

Resumo. Osteodermos são ossificações dérmicas presentes no tegumento de diversos vertebrados, inclusive em Cingulata. Contudo, descrições de lesões e alterações em osteodermos de cingulados são escassos e sem registros para pampatérios. Neste trabalho são descritos os primeiros registros de lesões em osteodermos de pampatérios *Holmesina cryptae*. provenientes da Gruta da Lapinha, Iramaia, Bahia, Brasil. Foram encontradas marcas em 81 osteodermos do total de 1300 da coleção. Foram observados três diferentes padrões de marcas, que são altamente consistentes com a condição de serem de origem biológica. A marca do tipo 1 foi interpretada como uma lesão feita por tungídeos, as outras lesões podem ter sido causadas por infecções fúngicas ou bacteriana. Neste trabalho também são discutidas outras prováveis causas das marcas em osteodermos e conclui-se que as principais causas das lesões presentes em diversos osteodermos dos três indivíduos encontrados ocorreu *ante mortem* e causadas por ectoparasitas.

OBJETIVOS

Descrições de lesões e alterações em osteodermos de cingulados são escassos e sem registros para pampatérios. Neste trabalho serão descritos os primeiros registros de lesões em osteodermos de pampatérios *Holmesina cryptae*.

MATERIAL E MÉTODOS

O material deste trabalho são osteodermos de espécimes de *Holmesina cryptae* provenientes da Gruta da Lapinha e registrados como LPP-PV-001, LPP-PV-002 e LPP-PV-003, o primeiro contém o esqueleto e a armadura com o maior número de elementos, em seguida, o segundo. Estes materiais encontram-se depositados na coleção paleontológica do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP) do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos, São Paulo, Brasil.

Foi feita uma inspeção macroscópica para identificação de alterações nas superfícies dos osteodermos. As placas com essas alterações foram separadas, medidas com paquímetro mecânico (calibração 0,5 mm) e fotografadas. As fotos foram tomadas com uma câmera Leica DFC 295 acoplada a um estereomicroscópio Leica M205C com objetiva Planapo 1.0x e produzidas por meio de montagem de múltiplas fotos com o uso do software LAS (Leica

Application Suite) v3.7. E alguns osteodermos foram também observados no MEV. As imagens foram utilizadas para análise morfológica das marcas e para a medição da área dos osteodermos e da área das lesões por meio do software ImageJ 1.51n Fiji.

As marcas observadas foram comparadas com lesões já descritas em osteodermos de outros cingulados e tetrápodes presentes na literatura. Para descrição das marcas tentamos classificar de acordo com Britt, Scheetz; Dangerfield (2008) e Matthias; MacWhinney; Carpenter (2016). A classificação filogenética dos cingulados segue Gaudin e Lyon (2017).

RESULTADOS

Foram encontradas 86 marcas em 81 osteodermos dentre os mais de 1000 da coleção, o que equivale aproximadamente 6,2% do total. As marcas ocupam, em média, $15,74 \pm 1,8\%$ da região exposta dos osteodermos.

Foram observados três diferentes padrões de marcas:

Tipo 1: caracterizada por ser uma perfuração circular que atinge a zona óssea trabecular do osteodermo (Figura 4.3.1A);

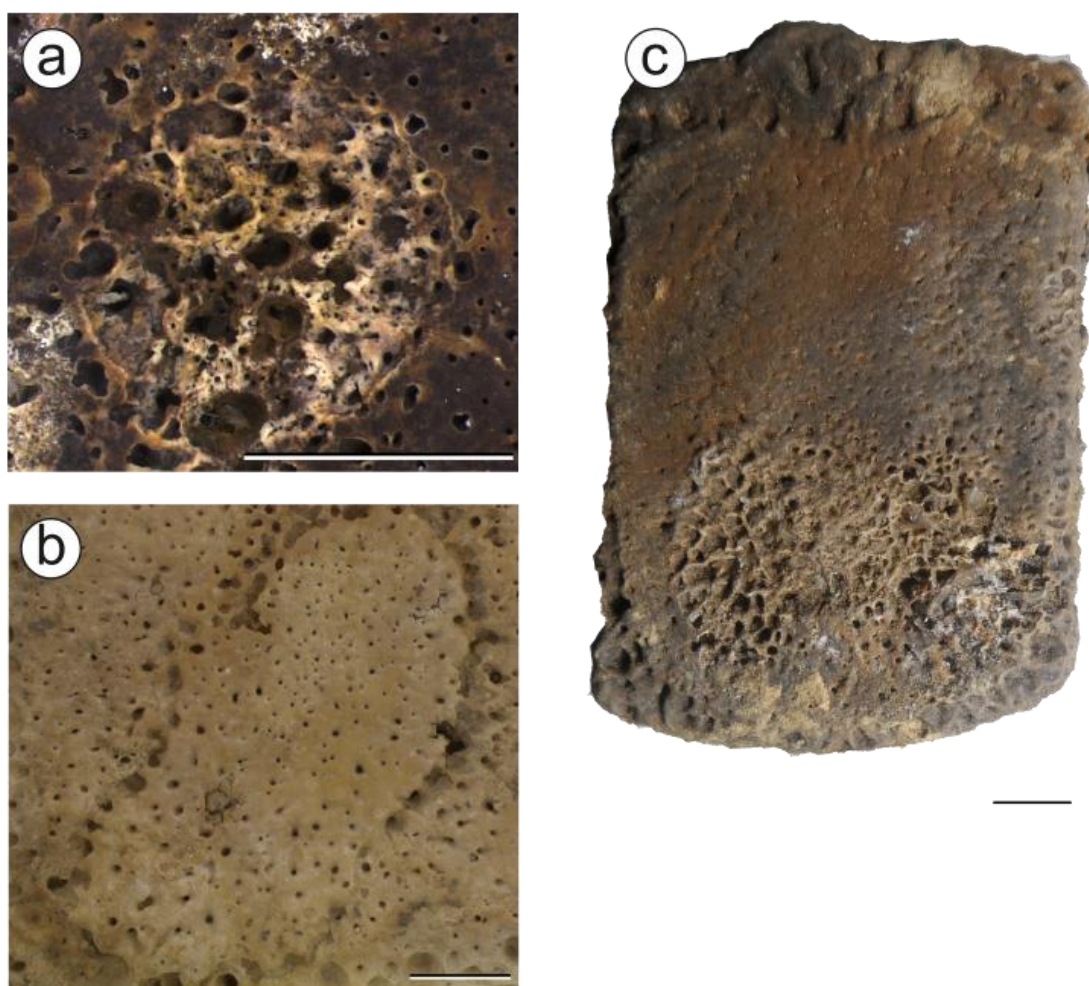
Tipo 1*: caracterizada por ser uma perfuração circular que atinge a zona óssea compacta do osteodermo (Figura 4.3.2);

Tipo 2: pontuações superficiais adjacentes formando um perímetro em forma de elipse (Figura 4.3.1B).

Tipo 3: erosão superficial disforme, que atinge a região cortical e trabecular do osteodermo (Figura 4.3.1C).

Osteodermos de diferentes regiões da armadura dos espécimes de *Holmesina cryptae* foram observados com lesões e o tipo mais frequentemente encontrado é o tipo 1 (Tabela 4.3.1).

Figura 4.3.1 - Três tipos de marcas encontradas nos osteodermos de *Holmesina* sp. visualizados sob estereomicroscópio. **A.** tipo 1, LPP-PV-001; **B.** tipo 2, LPP-PV-002; **C.** tipo 3, LPP-PV-001. Escala = 5 mm.



Barra de escala = 10 mm. Fonte: elaborado pelos autores, fotos por Luciana dos Reis Fernandes.

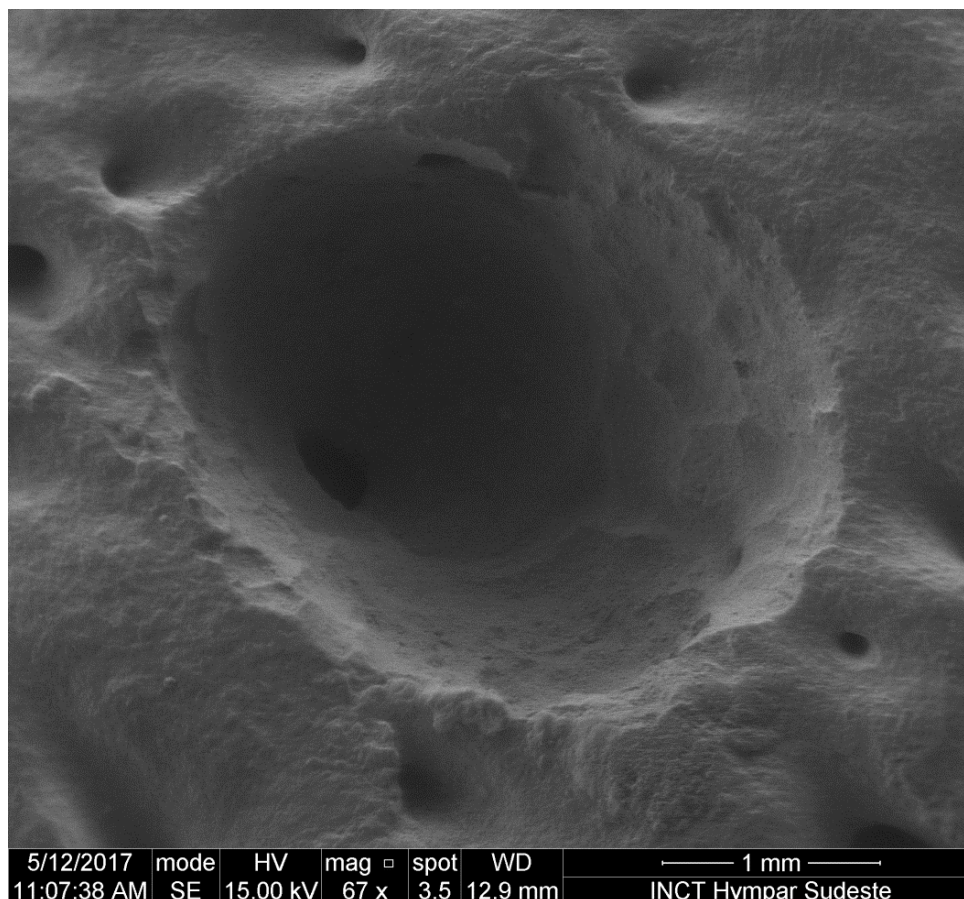
DISCUSSÃO

Naturalmente, os osteodermos de Pampatheriidae e de todos os cingulados apresentam forames pilíferos e glandulares e também ornamentações (elevações e depressões) característicos de cada espécie (HILL, 2006; GÓIS *et al.*, 2013; TOMASSINI *et al.*, 2017). O fato de as marcas dos tipos 1 e 2 apresentarem um padrão bem definido que se repete em mais de uma região da armadura de um mesmo indivíduo, e em mais de um indivíduo, apresenta consistência com a condição de serem de origem biológica.

Outras características que ajudam a reforçar a ideia de os possíveis produtores das marcas serem de origem ectoparasítica é que só foram encontradas marcas na superfície externa dos osteodermos, mas os endoesqueletos que jaziam no mesmo sítio não possuem essas marcas e isso ocorre nos três espécimes, o que nos leva a inferir que essas lesões foram

feitas *ante mortem*. Também, em osteodermos móveis e semimóveis posteriores que apresentam a superfície articular não exposta, esta não apresenta marcas.

Figura 4.3.2 - Osteodermo de *Holmesina* sp. com lesão do tipo 1*, LPP-PV-001, visualizado no MEV.



Fonte: elaborado pelos autores. Micrografia por Luciana B. dos Reis Fernandes.

Primeiramente, as marcas do tipo 1 assemelham-se a lesões causadas por sifonápteros da espécie *Tunga perforans* Ezquiaga; Linardi; De Avelar; Lareschi, 2015 observadas por Ezquiaga *et al.* (2015) que perfuram osteodermos de *Chaetophractus vellerosus* (Gray, 1865), *Zaedyus pichiy* Ameghino 1889. Marcas semelhantes foram observadas por Tomassini *et al.* (2016) em fósseis de *Chasicotatus ameghinoi* Scillato-Yané, 1977 e *Vetelia perforata* Scillato-Yané, 1977 datados do Mioceno e Hammond *et al.* (2014) observaram em carapaças de *Z. pichiy* num contexto arqueológico, todos esses cingulados pertencentes à família Euphractidae. Lima e Porpino (2018) também descreveram marcas para fósseis de cingulados da Região Intertropical Brasileira. Em todos esses trabalhos são descritas como perfurações — erosões verticalizadas (LIMA; PORPINO, 2018) — circulares na superfície externa dos osteodermos, às vezes atingem a sua região trabecular (TOMASSINI *et al.*, 2016) ou mesmo atravessa o osteodermo (EZQUIAGA *et al.*, 2015; HAMMOND *et al.*, 2014).

Tabela 4.3.1 - Medidas médias dos osteodermos lesionados e das lesões.

Espécime	Tipo de lesão	Tipo do ost.	Qtd. de ost.	Comp. (cm)	Largura (cm)	Área (cm ²)	Lesão (cm ²)	Lesão/ área ost. (%)	SOP comp. (cm)	SOP área (cm ²)	Lesão/ área SOP (%)
LPP-PV-001	1	cefál.	4	3,06 ± 0,39	2,87 ± 0,26	6,82 ± 1,01	0,56 ± 0,12	8,217 ± 0,11			
		escap.	18	3,74 ± 0,92	2,96 ± 0,49	9,59 ± 3,62	0,69 ± 0,27	7,2 ± 0,82			
		SMA	8	4,68 ± 0,31	3,23 ± 0,21	13,86 ± 1,21	0,89 ± 0,35	6,42 ± 0,43			
		móv.	9	9,67 ± 1,52	3,00 ± 0,39	26,40 ± 7,13	1,10 ± 0,17	4,20 ± 0,46	4,16 ± 0,36	11,49 ± 2,15	9,57 ± 0,35
		SMP	1	8,80	3,55	27,27	0,88	3,23	3,90	13,77	6,39
		pélv.	5	5,56 ± 0,55	3,41 ± 0,41	16,37 ± 3,33	0,66 ± 0,30	4,03 ± 0,37			
		caud.	8	3,18 ± 1,31	2,28 ± 0,39	6,46 ± 3,46	0,49 ± 0,17	11,06 ± 0,46			
	1*	cefál.	1	3,93	3,02	9,17	0,21	2,25			
		escap.	3	3,02 ± 0,40	2,64 ± 0,53	6,15 ± 1,19	0,10 ± 0,03	1,67 ± 0,03			
		SMP	1	6,70	2,99	18,57	0,24	1,29	3,77	11,27	1,56
	2	SMA	1	4,74	2,87	12,45	4,14	33,28			
		pélv.	3	4,56 ± 0,53	3,32 ± 1,62	12,52 ± 3,08	1,94 ± 1,45	15,40 ± 1,17			
	3	escap.	1	1,89	2,4	3,68	2,26	61,56			
		SMA	1	5,06	2,68	12,38	0,39	3,81			
		caud.	1	3,97	2,71	9,61	2,56	26,65			
LPP-PV-002	1	SMP	1	6,70	2,76	17,01	0,83	4,91	4,01	10,49	5,95
		pélv.	1	5,40	2,93	13,70	1,10	8,03			
	2	escap.	2	4,34 ± 0,13	3,42 ± 0,22	13,60 ± 1,51	4,12 ± 0,93	30,10 ± 3,12			
móv.		1	10,21	2,64	26,75	0,58	2,17	4,76	12,22	3,42	
pélv.		1	4,30	3,47	12,78	1,59	12,47				
LPP-PV-003	3	SMA	1	4,70	2,62	11,60	0,14	1,20			
		caud.	1	5,03	3,04	13,82	0,66	4,75			
	1	SMA	1	4,57	2,93	12,39	0,45	3,59			
pélv.		1	1,85	1,41	2,42	0,10	4,13				
3	pélv.	2	4,99 ± 0,02	2,52 ± 0,00	11,11 ± 0,26	2,95 ± 0,92	26,36				

caud., caudal; comp., comprimento; escap., escapular; móv., móvel; ost., osteodermo; pélv., pélvica; qtd., quantidade; SMA, semimóvel anterior; SMP, semimóvel posterior; SOP, superfície ornamentada posterior.

Tabela completa vide Apêndice 8.2. Fonte: elaborada pelos autores.

Diversos estudos listam o gênero *Tunga* Jarocki, 1838 como um dos principais ectoparasitas em cingulados atuais e é considerado um dos mais especializados em Siphonaptera, pelo fato de as fêmeas adultas serem ectoparasitas do tipo penetrantes, com formação de um neossoma após o cruzamento e fertilização (EZQUIAGA *et al.*, 2008; EZQUIAGA *et al.*, 2015; TOMASSINI *et al.*, 2016).

Neossoma é um indivíduo que passa por alterações morfológicas durante um dos seus estágios de desenvolvimento, com espessamento de cutícula, o que resulta em hipertrofia (AUDY *et al.*, 1972; LINARDI; AVELAR, 2014). Esse comportamento (neossomia) é observado em alguns invertebrados e inclusive Tungidae Fox, 1825 (DITTMAR *et al.*, 2006).

Além disso, várias espécies de pulgas parasitam diferentes espécies de tatus e outros xenartros, assim aumentam-se as chances de surgirem lesões por meio de infecção, porém, *T.*

perforans é a única espécie observada como capaz de perfurar um osteodermo de cingulado (EZQUIAGA *et al.*, 2015; TOMASSINI *et al.*, 2016).

Já as marcas do tipo 1* foram assim assinaladas porque embora sejam aparentemente circulares, elas são de menor diâmetro em comparação às de tipo 1 (Tabela 1) e não alcançam a região trabecular do osteodermo, porém, também se assemelham às lesões descritas por Tomassini *et al.* (2016) como aquelas feitas por *T. perforans*. Em observação sob o MEV, são visualizadas marcas de perfuração (cavidades com caráter verticalizado, com bordas circulares bem delimitadas) o que diferencia dos forames normais do osteodermo (Figura 4.3.2) e também de crateamento ou *pitting* (estruturas de erosão horizontal superficial) (MATTHIAS; MACWHINNEY; CARPENTER, 2016).

A lesão do tipo 2, por não apresentar semelhança a alguma marca descrita na literatura, será melhor descrita em comunicação futura, entretanto, sua padronização e a presença em três espécimes que sofreram processos tafonômicos distintos devido aos diferentes microambientes da caverna (MOURA DE JESUS *et al.*, 2015), sugerem de forma altamente consistente que a sua origem seja biológica e que ocorreu *ante mortem*, já que não se assemelha a nenhum traço de osteofagia ou de decomposição já descrito na literatura.

Observando marcas de insetos osteófagos em ossos do saurópode *Moabosaurus utahensis* Britt; Scheetz; Whiting; Wilhite, 2017 do Cretáceo, Britt *et al.* (2017) verificaram que geralmente as superfícies articulares, côndilos e processos são preferencialmente consumidos por esses insetos, eles também observaram a ausência de partes dos ossos e atribuíram a ação de osteófagos e pisoteio por vertebrados como causadores desta falta. Britt *et al.* (2009) também apontam o impacto negativo desses invertebrados em um registro fóssil porque leva à perda de informações.

Apenas cinco grupos de insetos osteófagos são conhecidos: efêmeras (Ephemeroptera Hyatt; Arms, 1891, Polymitarciidae Banks, 1900), cupins (Blattodea Wattenwyl, 1882, Isoptera Linnaeus, 1758 várias famílias), mariposas (Lepidoptera Linnaeus, 1758, Tineidae Latreille, 1810), besouros (Coleoptera Linnaeus, 1758, Dermestidae Latreille, 1804) (BRITT, SCHEETZ; DANGERFIELD, 2008) e recentemente, Go (2018) observou modificações em ossos humanos feitos por formigas do gênero *Nylanderia* Emery, 1906 nas Filipinas, nós também observamos modificações em ossos de aves feito por formigas.

Dermestídeos em pupação geralmente produzem cavidades (pits) ovoides (HUCHET *et al.*, 2011), esses coleópteros que geralmente consomem as superfícies e subsuperfície dos

ossos, muitas vezes dá uma característica de superfície aplainada (BRITT *et al.*, 2017). Estes animais necessitam de um ambiente subaéreo para realizarem osteofagia (BRITT, SCHEETZ; DANGERFIELD, 2008), enquanto os isópteros podem atacar ossos expostos e enterrados, e chegam a produzir túneis nos ossos bem como no sedimento (lama do entorno) (HUCHET *et al.*, 2011). Larvas de efêmeras necessitam de um ambiente subaquático (BRITT *et al.*, 2017) e tineídeos não bastantes destrutivos (HUCHET *et al.*, 2011).

Entretanto, as lesões aqui observadas não se assemelham às feitas por esses insetos. Da mesma forma, o ambiente exposto e seco cavernícola em que o esqueleto jazia excluem a presença de efêmeras e dermestídeos e o grau de preservação dos ossos excluem a presença de tineídeos, isópteros e formigas.

No caso da marca do tipo 3, uma possível causa das lesões seriam feridas originadas por meio da contaminação de picadas de insetos hematófagos, como as pulgas, e aracnídeos, como ácaros e carrapatos, por fungos e bactérias, os quais causariam uma destruição do tecido ósseo presente em osteodermos (MATTHIAS; MacWHINNEY; CARPENTER, 2016). Assemelham-se a lesões em osteodermos de gliptodontes observadas por Barbosa e Luna (2014) e Lima e Porpino (2018) e também por Wolff *et al.* (2007) em osteodermos de crocódiloformes.

Os carrapatos são conhecidos por serem parasitas de diversos animais selvagens, inclusive cingulados (LABRUNA *et al.*, 2005). O gênero mais comum encontrado como parasitas de tatus atuais é *Amblyomma* sp. Koch, 1844 (BECHARA *et al.*, 2002; LIMA; SILVA *et al.*, 2004).

Alguns fungos pertencentes à família Onygenales são capazes de degradar queratina, um exemplo é o *Paracoccidioides brasiliensis* Almeida, 1930 (BAGAGLI *et al.*, 2006), o qual já foi relatado como causador de doenças, juntamente com *Par. lutzii* Teixeira; Theodoro; Oliveira; Machado; Hahn; Bagagli; San-Blas; Felipe, 2009 em diversos animais selvagens, inclusive os tatus (SEYEDMOUSAVI *et al.*, 2015).

Tatus possuem baixa temperatura corpórea, resposta imune baixa e habitam tocas subterrâneas, onde ocorre contato direto com matéria orgânica e exposição à umidade. Isso proporciona contato com diferentes organismos que podem causar doenças e produzir as lesões encontradas (RICHINI-PEREIRA *et al.*, 2009).

Um exemplo de fungo que causa lesões dérmicas é *Sporothrix schenckii* Hektoen; Perkins, 1900, responsável pela esporotricose em diversos grupos animais, inclusive nos tatus.

Estas lesões se caracterizam por serem um processo inflamatório e superficial, que causa a degradação óssea (WENKER *et al.*, 1998).

Segundo Matthias; MacWhinney; Carpenter (2016), a origem de lesões semelhantes em osteodermos de anquilossauros é desconhecida, porém, dada a alta vascularização dos osteodermos, estas poderiam se originar da picada de insetos hematófagos ou carrapatos, posteriormente contaminadas por bactérias e fungos. A infecção danificaria a estrutura dos osteodermos.

Fiorelli (2010) observou marcas de predação em osteodermos de crocodiliformes do Cretáceo Superior da Argentina. Enquanto que Avilla *et al.* (2004) descreveram marcas de mordidas em osteodermos de crocodilomorfos do Cretáceo Superior e interpretaram como uma interação interespecífica. Porém, as marcas presentes nos osteodermos analisados não se assemelham a marcas de dentes ou unhas e garras. Superina *et al.* (2009) observaram diversas injúrias em osteodermos de *Z. pichiy* causadas durante lutas interespecíficas, bem como podem ser causadas por tentativas de ataques de predadores e por abrasão do ambiente, principalmente durante o momento de escavação.

Superina *et al.* (2009) também observaram a raridade de infecção nessas lesões. Entretanto, quando havia infecção geralmente ocorria em osteodermos lesionados que mantinham constante contato com o solo, principalmente da região dorsal do animal.

Outra causa de infecção observada no tegumento de *Z. pichiy* está relacionada à umidade do ambiente. A alta umidade pode favorecer a infecção por microrganismos oportunistas, por exemplo, a dermatite úmida, que ocasiona descamação epidérmica. Essas lesões podem ser colonizadas por bactérias geralmente encontradas no solo, como *Pseudomonas* Migula 1894, *Citrobacter* Werkman; Gillen, 1932, e *Escherichia coli* Castellani; Chalmers 1919 (SUPERINA *et al.*, 2009).

O que torna difícil o estudo de lesões em fósseis é distingui-las de modificações *post mortem* (CABRAL *et al.*, 2011). A marca do tipo 3 pode ter ocorrido durante o processo tafonômico. Por exemplo, por fungos que participaram do processo de decomposição do tecido ósseo (PIEPENBRINK, 1986). Entretanto, tais marcas não foram observadas em ossos do esqueleto dos espécimes (MOURA DE JESUS, 2015).

Dada à integridade do material encontrado, é provável que os três indivíduos de *Holmesina* entraram e morreram na Gruta da Lapinha, não havendo sinais bioestratinômicos de transporte e abrasão do material ósseo e o espalhamento dos osteodermos no sítio se deu

provavelmente pela decomposição do material orgânico que mantém os osteodermos articulados, o que levou ao rompimento da carapaça (MOURA DE JESUS, 2015).

CONCLUSÃO

Neste trabalho foram descritos três diferentes tipos de lesões em osteodermos de pampatérios. O padrão das marcas e a sua distribuição nos diferentes indivíduos analisados sugere uma origem biológica e *ante mortem*. Atribuímos os causadores das lesões do tipo 1 e 1* a tungídeos, mais um indicativo desse tipo de interação durante o Quaternário da Região Intertropical Brasileira.

Por haver poucos registros desse tipo de lesão, e poucos trabalhos na literatura é algo que deve ser estudado de forma mais aprofundada neste grupo de animais fósseis e seus representantes atuais.

REFERÊNCIAS

Ver seção (7): Referências Bibliográficas.

4.4. Espécimes juvenis de gliptodontíneos do Quaternário da Bahia

Jorge F. MOURA DE JESUS; Nancy F. C. RÊGO; Marcelo Adorna FERNANDES

Resumo. Espécimes juvenis de *Xenarthra* do Pleistoceno são relativamente frequentes nos registros e coleções de fósseis, porém, estudos relacionados à sua ontogenia, ecologia e morfologia ainda são escassos. Em alguns casos, são incorretamente descritos como espécies diferentes ou mesmo uma nova espécie. Neste trabalho, dois espécimes juvenis de Glyptodontinae provenientes de uma caverna na Bahia são descritos. Esta é a primeira descrição de ocorrência de osteodermos associados a elementos esqueléticos de indivíduos juvenis de Glyptodontinae.

Abstract. Juvenile specimens of *Xenarthra* from the Pleistocene are relatively frequent in fossil records and collections, however studies related to their ontogeny, ecology and morphology are still scarce. In some cases they were incorrectly described as a different or new species. In this paper, two juvenile specimens of Glyptodontinae found in a cave in Bahia, Brazil are described. This is the first description of the occurrence of osteoderms associated to endoskeletal bones of juvenile specimens of Glyptodontinae.

OBJETIVO

Descrever os espécimes juvenis de Glyptodontinae (Gray, 1869) provenientes da Gruta da Lapinha, Bahia, sua morfologia, estágio ontogenético e comparar com outros juvenis da mesma subfamília.

MATERIAL E MÉTODOS

Dois espécimes de Glyptodontidae Gary, 1869 LPP-PV-005 e LPP-PV-006, eles estão depositados na coleção do Laboratório de paleoecologia e Paleocnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva na Universidade Federal de São Carlos, foram analisados.

LPP-PV-005 — fragmentos das mandíbulas direita e esquerda; fragmento do esfenoide (corpo completo e asas incompletas); a hemimandíbula esquerda quase completa (contendo os molariformes m2–m7); 50 osteodermos dorsais da carapaça; e a diáfise do fêmur direito — e LPP-PV-006 — a diáfise do fêmur direito. Esles foram comparados com espécimes juvenis de *Glyptodon* sp. Owen, 1838 e *Glyptotherium* sp. descrito na literatura por Zurita *et al.* (2009b); Luna e Krapovickas (2010); Zurita *et al.* (2011); e Luna *et al.* (2018).

Para medir os ossos e osteodermos, utilizou-se um paquímetro com erro de 0,5 mm.

RESULTADOS

Paleontologia Sistemática

Superordem Xenarthra Cope, 1889

Ordem Cingulata Illiger, 1811

Superfamília Chlamyphoroidea (Bonaparte, 1850)

Família Glyptodontidae Gray, 1869

Subfamília Glyptodontinae Gray, 1869

Crânio

Apenas as maxilas direita e esquerda e o osso esfenoide no crânio de LPP-PV-005 foram preservados.

Maxila

Ambas as maxilas estavam incompletamente preservadas; contudo, a região do processo descendente está mais intacto (Fig 4.4.1A). Os processos descendentes do arco zigomático é menos robusto do que em espécimes adultos, entretanto, ele é dimensionalmente similar àqueles do juvenil de *Glyptodon* (MNAP-V 6146) (vide Tabela 4.4.1). O forame infraorbital é oval como em *Glyptodontinae juvenis* e adultos.

Em vista oclusal, dois alvéolos trilobados estão preservados na maxila esquerda, enquanto que na maxila direita, são observados três alvéolos.

Esfenoide

A região do corpo do esfenoide está completa (Figura 4.4.1B). Em vista ventral, a região basisfenoide é plana com sulcos posterolaterais na base dos processos pterigoides.

Em vista dorsal, há uma fossa hipofisária rasa no centro do corpo. Posteriormente, encontra-se um *dorsum sellae* redondo. Lateralmente, as grandes asas estão fragmentadas, mas o forame oval esquerdo tem um grande diâmetro e é o único forame preservado.

Mandíbula

Apenas a hemimandíbula esquerda de LPP-PV-005 foi encontrada (Figura 4.4.2). Entretanto, o ramo ascendente não está completamente íntegro, o que remanesce é apenas a região angular inclusive o processo angular. Em vista medial, o ramo ascendente emerge opostamente ao m6. O forame mandibular não foi observado, porém, o ramo horizontal apresenta seis molariformes (m2–m7) e o alvéolo do m8. A sínfise mandibular estende-se até

a extremidade mesial do m4, mas a porção mais anterior do ramo horizontal está quebrada. A margem ventral do ramo horizontal é quase reta, similar ao espécime inato de *Glyptodon* MNAP-V 6146, porém uma pequena apófise é observada no fim da sínfese mandibular.

Figura 4.4.1 - Ossos cranianos de um indivíduo juvenil de *Glyptotherium* sp. (LPP-PV-005).



A, osso maxilar esquerdo, A1, vista frontal; A2 lateral; e A3, oclusal. B) Osso esfenóide, B1 vista dorsal; e B2 ventral. Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

Em vista lateral, dois forames mentais localizam-se anteriormente no ramo horizontal e ventralmente ao m1. O ramo horizontal é mais estreito em comparação proporcional ao de indivíduos adultos, porém, é mais alto que o de *Glyptodon* MNAP-V 6146.

Todos os molariformes são piramidais (m2–m7), uma característica de gliptodontes juvenis (MNAP-V 6146, vide ZURITA *et al.*, 2009b) e preguiças muito jovens, como, *Eremotherium* Spillman, 1948 (CARTELLE; DE IULIIS, 2006), mas algum desgaste foi observado na região oclusal — m2 e m3 não estão desgastados, m7 e m4 estão pouco desgastados, m6 e m5 são os mais desgastados. As coroas desses molariformes já emergiram e todos os molariformes apresentam dois sulcos longitudinais tanto nos seus lados labial e facial, o que evidencia a singular trilobulação típica dos molariformes dos gliptodontes. Um

molde de trilobulação é observado no alvéolo do m8, que implica na trilobulação do respectivo molariforme.

Tabela 4.4.1 - Medidas comparativas de espécimes juvenis de Glyptodontinae.

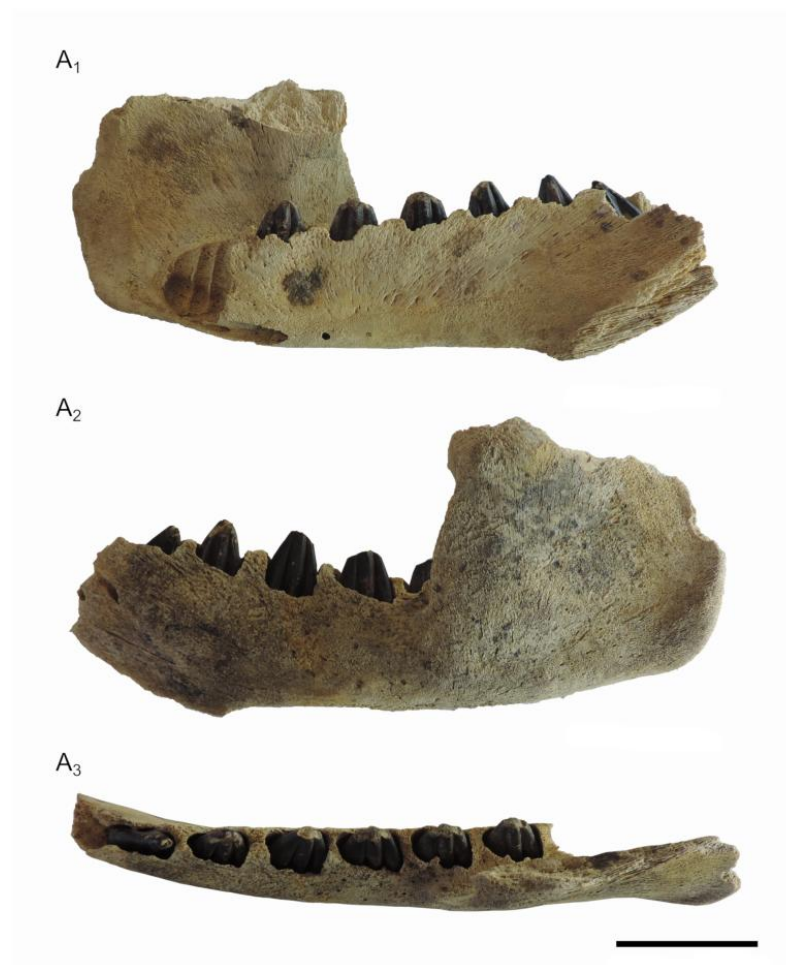
Osso	Estrutura	Região	Medida (cm)	Espécimes			
				LPP-PV-005	MNAP-V 6146 (<i>Glyptodon</i>)*	LPP-PV-006	
mandíbula	ramo horizontal		comp. máx.	13,04	8,6		
			alt. máx.	3,39	2,1		
	Distância entre m2—m7		comp. máx.	7,69			
	Processo angular		alt.	2,87			
	Ramo ascendente		larg. máx.	5,79	3,5		
	dentes	m2	alt.	1,87			
			prof. alvéolo	1,67			
			comp.	0,74			
			m3	comp.	1,04		
			m4	comp.	1,19		
			m5	comp.	1,22		
			m6	comp.	1,15		
			m7	comp.	1,14		
	dentes	m8	comp.	1,55			
prof. alvéolo			2,04				
Abertura nasal			dir.	comp.	1,75	1,5	
			esq.	comp.	1,82	1,5	
Processo descendente			dir.	comp.	-	3,7	
			esq.	comp.	3,42	3,7	
Forame infraorbital			dir.	prof.	1,7	-	
				alt.	1,29	0,75	
	larg.	0,67		0,45			

		esq.	alt.	1,11	0,75	
			larg.	0,65	0,45	
	Forame maxilar	dir.	alt.	0,64		
			comp.	0,49		
		esq.	alt.	0,56		
			comp.	0,72		
	alvéolo	dir.	comp.	1,41		
		esq.	comp.	1,45		
esfenoide	basisfenoide		comp.	1,62		
	forame oval		diâm.	0,65		
fêmur	diáfise		comp. máx.	11,17	6,0	20,3
			larg. mín.	3,45	2,5	4,8
			larg. máx.	7,2	-	12,8
osteodermoss	total		espess.	1,3		
	superfície exposta		área média (cm ²)	4,0		

*, dados retirados de Zurita *et al.* (2009b); alt., altura; comp., comprimento; diâm., diâmetro; dir., direito; espess., espessura; esq., esquerdo; larg., largura; m2–m8, molariformes mandibulares; máx., máximo; mín., mínimo; prof., profundidade. Fonte: elaborada pelos autores.

Em vista oclusal, é possível visualizar o padrão dos lóbulos, em que m4–m8 são similares e seus lóbulos distais são bucalmente inclinados, aproximadamente 80° em relação ao plano sagital, semelhantemente às espécies de *Glyptotherium* (OLIVEIRA *et al.*, 2010).

Figura 4.4.2 - Hemimandíbula esquerda do *Glyptotherium* sp. (LPP-PV-005) juvenil.



A1, vista medial; A2, lateral; e A3, oclusal. Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

Fêmur

LPP-PV-005 e LPP-PV-006 possuem uma diáfise do fêmur direito cada um as quais não se fusionam a epífises nem na extremidade proximal ou distal (Figura 4.4.3A). Mesmo o fêmur de LPP-PV-006 que é proporcionalmente maior que o de LPP-PV-005 (veja Tabela 4.4.1), ele é muito curto do que os fêmures de espécimes adutos. Ambos os espécimes apresentam o terceiro trocânter que fica próximo à extremidade distal da diáfise femoral.

Osteoderms

LPP-PV-005 possui 50 osteoderms preservados, os quais são da região dorsal da carapaça, a maioria é hexagonal. Oito deles não possuem ornamentação em suas superfícies expostas, enquanto o restante apresenta uma figura central convexa rodeada por um sulco e de 0 a 5 forames pilíferos (Figurass 4B–D). As figuras periféricas e os sulcos são sutilmente evidentes apenas em alguns elementos. A superfície basal é côncava com forames vasculares.

Figura 4.4.3 - Fêmur e osteodermos do *Glyptotherium* sp. juvenil (LPP-PV-005).



A, fêmur direito, A1, vista anterior; e A2, posterior. B–D. Vista externa dos osteodermos da carapaça. Barra de escala = 30 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

DISCUSSÃO

Apesar de a maioria das medições de LPP-P5-005 serem maiores que as do indivíduo inato de Glyptodontinae MNAP-V 6146 (exceto o comprimento do processo descendente do arco zigomático: confira a Tabela 1), o espécime LPP-P5-005 ainda possui dimensões que são muito menores que as de um espécime adulto gliptodontíneo. Além do mais, muitas outras características indicam que LPP-PV-005 é um indivíduo muito jovem, veja a seguir.

A dentição mandibular de LPP-P5-005 já se irrompeu do dentário, contudo, a inserção dos molariformes não são ainda profundas. Cartelle e De Iuliis (2006) notaram que um espécime inato de *Nothrotherium* Lydekker, 1889 já possui molariformes já irrompidos enquanto que em outras espécies de preguiças terrícolas isso não ocorre in utero, também, Zurita et al. 2009b observaram que o *Glyptodon* sp. inato MNAP-V 6146 apresentam seus molariformes sem emergir, porém eles não concluirão se a erupção dentária ocorre antes ou depois do nascimento.

A região oclusal é piramidal, mas as coroas apresentam algum grau de desgaste. A morfologia piramidal relaciona-se a indivíduos muito jovens e a região oclusal já começa a se

desgastar nos primeiros estágios juvenis (CARTELLE; DE IULIIS, 2006) e o mesmo deveria acontecer com gliptodontes. O desgaste dentário observado em LPP-PV-005 pode ter sido, em soma, um resultado de abrasão sofrida durante o processo tafonômico, visto que os restos estavam rolados juntos a clastos provenientes de um deslize a partir do nível superior da Gruta da Lapinha.

Outro indicativo de juvenilidade é que determinados ossos não estejam fusionados. No crânio, os ossos maxilares não estão completos, mas o corpo do esfenoide está completo e é evidente que ele não esteve fusionado ao basioccipital posteroventralmente ou ao etmoide anteroventralmente.

O fêmur de LPP-PV-005 e mesmo o de LPP-PV-006 apresentam apenas as diáfises que não estavam fusionadas às suas respectivas epífises (distal e proximal), provavelmente elas ainda não haviam se ossificado enquanto os animais estavam vivos. LPP-PV-006 também possui algumas vértebras caudais. O corpo destas também não estão completamente ossificados nas suas extremidades anterior nem posterior, o que são características de espécimes juvenis (GALLIARI; CARLINI; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010).

O padrão ornamental dos osteodermos também se diferenciam daqueles dos espécimes adultos. Zurita *et al.*, (2011) descreveram as diferenças desses padrões em espécimes de Glyptodontinae de acordo com o estágio ontogenético: nos primeiros estágios juvenis, os osteodermos não possuem figuras centrais e periféricas; suas superfícies expostas são pontuadas; e suas superfícies laterais são lisas. Já em estágios juvenis posteriores, os osteodermos apresentam figuras centrais e periféricas convexas; geralmente seus sulcos são bem desenvolvidos; e pode haver de três a seis forames grandes; eles são pobremente suturados; a superfície basal é sempre côncava, com alguns (de um a cinco) forames largos localizados na sua área central (ZURITA *et al.*, 2009a; ZURITA *et al.*, 2011). LPP-PV-005 comparativamente apresenta características intermediárias o que significa que não está em um estágio tão inicial de seu desenvolvimento (inato ou neonato), mas ainda é um juvenil. Em contraste, osteodermos de espécimes subadultos e adultos não apresentam convexidade (ZURITA, 2007).

Todas estas características (dimensionais, cranianas, mandibulares, pós-cranianas e osteodérmicas) indicatm que LPP-PV-005 era um indivíduo ainda muito jovem e o pouco desgaste nos seus dentes sugere que ele ainda dependia de cuidados parentais, especialmente para alimentação.

Luna *et al.* (2018) analisaram osteodermos de Glyptodontinae juvenis da Gruta do Urso, Tocantins, em comparação a outros gliptodontíneos sul-americanos e concluíram que os espécimes estudados eram do gênero *Glyptotherium*, principalmente devido à sua morfologia externa e espessura, nos quais as figuras periféricas e sulcos são menos desenvolvidos e a razão espessura/ diâmetro superficial é menor em osteodermos de *Glyptotherium* juvenis quando comparados a espécimes de *Glyptodon* também juvenis. A morfologia osteodérmica de LPP-PV-005 é mais similar à de *Glyptotherium* bem como a morfologia mandibular e dentária (vide OLIVEIRA *et al.*, 2010), além disso, também observamos diferenças entre os processos descendentes do arco zigomático que é proporcionalmente maior em *Glyptodon*.

Oliveira et al. (2010) propuseram que *Glyptotherium* são os gliptodontíneos que estavam presentes no norte e nordeste da América do Sul, enquanto que *Glyptodon* era o gênero que se distribuía mais a sul do continente durante o Pleistoceno e início do Holoceno.

REFERÊNCIAS

Ver seção (G) Referências Bibliográficas.

5. DISCUSSÕES PALEOECOLÓGICAS

5.1. Métodos e Resultados da Datação

Uma alternativa às técnicas convencionais pela contagem do decaimento dos radioisótopos que são demoradas ou até mesmo inviáveis em casos de pequenas quantidades de amostra ou para radioisótopos de meias-vidas muito longas é a técnica de utilização de espectrometria de massa com acelerador de partículas (AMS — Accelerator Mass Spectrometry), tal técnica é altamente confiável, menos destrutiva, por utilizar quantidades de amostras muito menores e com a metade da margem de erro (SANTOS *et al.*, 1999; CURRIE, 2004).

Geralmente as datações de radiocarbono analisam o ^{14}C da parte orgânica do osso (CURRIE, 2004). Fósseis da paleofauna do nordeste brasileiro raramente preservam o colágeno devido às condições climáticas tropicais (CHERKINSKY; DANTAS; COZZUOL, 2013) e porque se decompõe mais rapidamente em ambientes secos (BEHRENSMEYER, 1975), por este motivo, a alternativa é a datação da bioapatita, entretanto, deve-se sujeitar a amostra a um pré-tratamento de remoção de carbonatos diagenéticos para uma datação mais confiável da bioapatita intacta (CHERKINSKY, 2009).

Métodos

Uma amostra, fragmento com cerca de 20 g de osso da asa do sinsacro de LPP-PV-003, foi enviada ao Laboratório do Centro de Estudos Aplicados de Isótopos (CAIS — Center for Applied Isotope Studies), na Universidade da Georgia, EUA.

No laboratório, uma subamostra de aproximadamente 1 g foi coletada para pré-tratamento com ácido acético de acordo com Cherkinsky (2009) para a remoção de carbonatos secundários ou diagenéticos. Esta amostra foi delicadamente partida em fragmentos de ~1 mm e deixada em solução de ácido acético 1 N durante a noite. O frasco com a amostra foi submetida a vácuo e repressurizada periodicamente e quando a reação finalizou, a amostra foi lavada em água ultrapura e seca a 60°C. À amostra pré-tratada foi adicionado ácido fosfórico 100% em uma reação a vácuo em um recipiente para produzir CO_2 para datação por AMS. A amostra de CO_2 foi criogenicamente purificada de outros produtos de outras reações e uma alíquota de gás de amostra foi mensurado para isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$), usando um espectrômetro de massa de razões isotópicas (IRMS — *isotope ratio mass spectrometer*). A

amostra de gás restante foi cataliticamente convertida a grafite pelo método de Vogel *et al.* (1984). A razão de $^{14}\text{C}/^{13}\text{C}$ do grafite foi medido por meio do CAIS 0.5 MeV AMS. As razões das amostras foram comparadas à razão medidas para o padrão de Ácido Oxálico I (NBS SRM 4990).

O mármore de Carrara (IAEA C1) foi usado como plano de fundo e o travertino (IAEA C2) foi usado como um padrão secundário. A data não calibrada citada é dada em anos de radiocarbono antes do presente (AP), este presente é definido o ano de 1950 DC, e a porcentagem de carbono moderno (pMC) baseado em uma meia-vida de ^{14}C de 5.568 anos. O erro é citado como um desvio padrão e reflete erros estatísticos e também experimentais. A data foi corrigida por fracionamento de isótopo usando o valor $\delta^{13}\text{C}$ IRMS-medido.

Resultado

Devido à poquíssima quantidade de colágeno na amostra, apenas foi possível fazer datação a partir do carbono da bioapatita. O resultado encontra-se na Tabela 5.1.1

Tabela 5.1.1 – Resultados da datação.

material	idade ^{14}C (anos AP)	pMC
bioapatita	20.970±40	7,35±0,03

pMC, porcentagem de carbon moderno. Fonte: Resultados do Center for Applied Isotope Studies (CAIS), University of Georgia

Discussão

A data de 20.970±40 anos AP coincide com a SALMA Lujanense (Pleistoceno Superior). Cartelle e Bohórquez (1984) propuseram esta idade para *H. paulacoutoi* e está de acordo com as datações relativas de *Holmesina*, *Pampatherium*, e *Tonnictus* mais a sul do continente (GÓIS *et al.*, 2012; 2015). Cherkinsky; Dantas e Cozzuol (2013) descrevem algumas datações similares para animais da megafauna da Região Intertropical Brasileira (RIB) do Nordeste, por exemplo, *Eremotherium laurillardi* (22.440 ± 50 e 15.490 ± 40 anos AP); *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888) (entre 11,710 ± 30 e 20,490 ± 50) e *Toxodon platensis* Owen, 1837 (entre 10,050 ± 30 e 11,310 ± 30 anos AP).

Barreto (2011) que estudou o paleoclima da região da Chapada Diamantina por meio de análises isotópicas de O e C em espeleotemas das cavernas dessa região, considera um

período de pluviosidade frequente durante o Pleistoceno tardio e início do Holoceno da Bahia, exceto durante o período entre 40 e 20 mil anos AP que se caracteriza muito seco. De Oliveira; Barreto e Suguio (1999), por meio de estudos palinológicos (polens de *Mauritia flexuosa* L.f. — buriti) descrevem o paleoclima da região Nordeste com um período mais úmido anteriormente a 8.910 anos AP; a umidade começa a diminuir no período entre 8.910 e 6.790 anos AP, com transição de uma vegetação de cerrado/veredas para a atual caatinga, o que indica um clima semiárido, como é verificado na atualidade.

Em ambientes mais secos, os componentes orgânicos dos ossos, como o colágeno, decompõem-se mais rapidamente (BEHRENSMEYER, 1975), o que é observado nos ossos de *H. cryptae* sp. nov. e fez com que só fosse possível a datação a partir de carbono contido na bioapatita. Cherkinsky; Dantas e Cozzuol (2013) apontam das dificuldades e possíveis erros relacionados aos métodos de datações de fósseis do nordeste brasileiro. Entretanto, nossa escolha pelo espécime LPP-PV-003 é que a amostra enviada não estava, na caverna, coberta por sedimento e também não apresenta permineralização de calcita evidente (*vide* Tabela 5.2.1 mais abaixo).

5.2. Tafonomia

Durante o meu mestrado, foram analisados os espécimes provenientes da Gruta da Lapinha LPP-PV-001, 002, 003, 005, 006 e 007, além dos espécimes provenientes da Gruta do Calixto por meio de exames tafonômicos macroscópicos em determinadas características nos ossos (MOURA DE JESUS, 2015):

Estágios ontogenéticos; articulação; fragmentação; ruptura; sinais de dessecação; abrasão; marcas de dentes; marcas de invertebrados; marcas de enraizamento; marcas de pisoteio (*trampling*); padrões de cores; e formações de cristais e incrustações (adaptado de ARAÚJO JÚNIOR. *et al.*, 2013). Os resultados obtidos foram apresentados na dissertação (*vide* MOURA DE JESUS, 2015), entretanto, exames posteriores permitiram resultados mais detalhados e correções que estão dispostos na Tabela 5.2.1.

Resultados

Tabela 5.2.1 – Alterações visíveis externamente nos ossos dos cingulados da Gruta da Lapinha.

Características	Espécime					
	LPP-PV-001	LPP-PV-002	LPP-PV-003	LPP-PV-005	LPP-PV-006	LPP-PV-007
Espécie	<i>Holmesina cryptae</i>	<i>H. cryptae</i>	<i>H. cryptae</i>	? <i>Glyptotherium</i> sp.	? <i>Glyptotherium</i> sp.	? <i>Glyptotherium</i> sp.
Endoesqueleto	quase completo	razoavelmente completo	pouco completo	pouco completo	pouco completo	nulo
Exoesqueleto	quase completo	razoavelmente completo	pouco completo	pouco completo	pouquíssimo completo	unidades
Ontogenia	adulto	adulto	adulto	muito jovem	jovem	adulto/ subadulto
Articulação do endoesqueleto	articulado	articulado	articulado	desarticulado	desarticulado	–
Fragmentação	1	2	0	1	0	0
Sinal de transporte secundário	0	1	0	2	2	2
Sinais de dessecação	2	1	1	1	0	0
Abrasão	0	0	0	2	2	2
Marcas de dentes	0	0	0	0	0	0
Marcas de invertebrados	1	1	1	1?	0	0
Enraizamento	0	0	0	0	0	0
Alteração de cor	2	0	2	2	1	0
Cristalização de calcita	2*	0	0	0	0	0
Incrustação	1*	0	0	0	0	0

0, ausente; 1, presente em poucos elementos; 2 presente em muitos elementos; * ver detalhes na Figura 5.2.1.

Fonte: elaborado pelo autor, modificado de Moura de Jesus (2015).

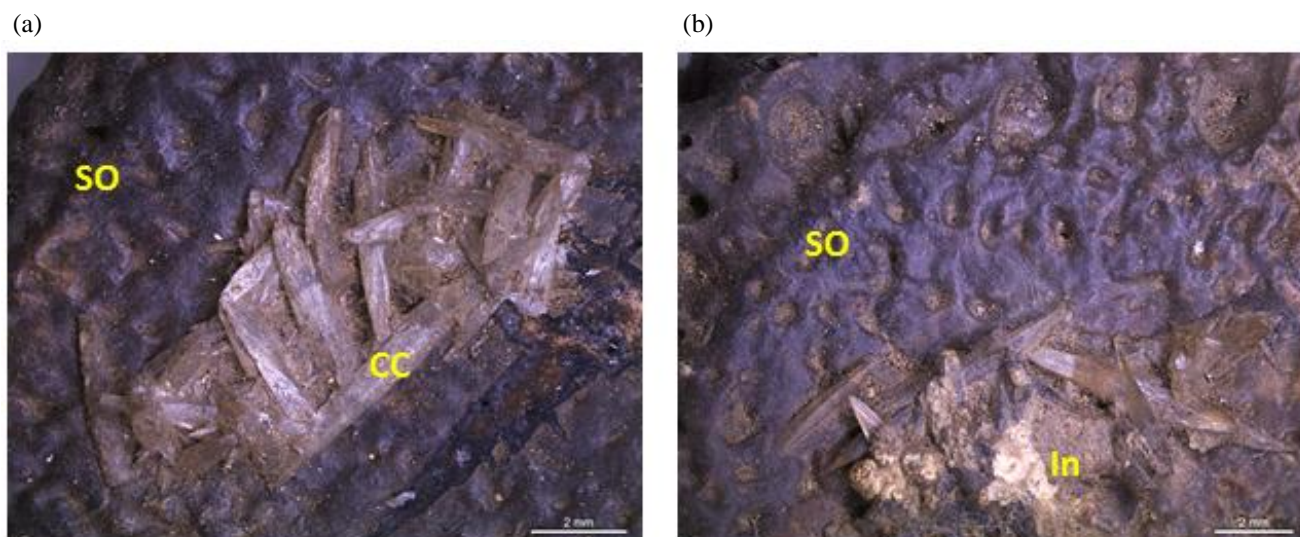
Discussão

Observou-se que apesar de os três espécimes de *Holmesina cryptae* analisados terem sido encontrados no mesmo nível da caverna, eles sofreram processos diagenéticos diferentes, já que se encontravam em pontos diferentes da caverna (Figuras 5.2.2–3). Lyman e Fox (1989) citam que isto pode ocorrer devido aos diferentes microambientes em uma caverna.

Devido ao fato de os pampaterídeos terem sido encontrados completamente articulados, é possível que a decomposição dos tecidos moles tenha ocorrido no local onde os esqueletos foram encontrados e que o ambiente cavernícola em que se encontravam tornava-os menos expostos às intempéries (LYMAN; FOX, 1989), já que durante um evento de transporte de esqueleto, grande parte material se desarticula e se espalha devido às diferentes

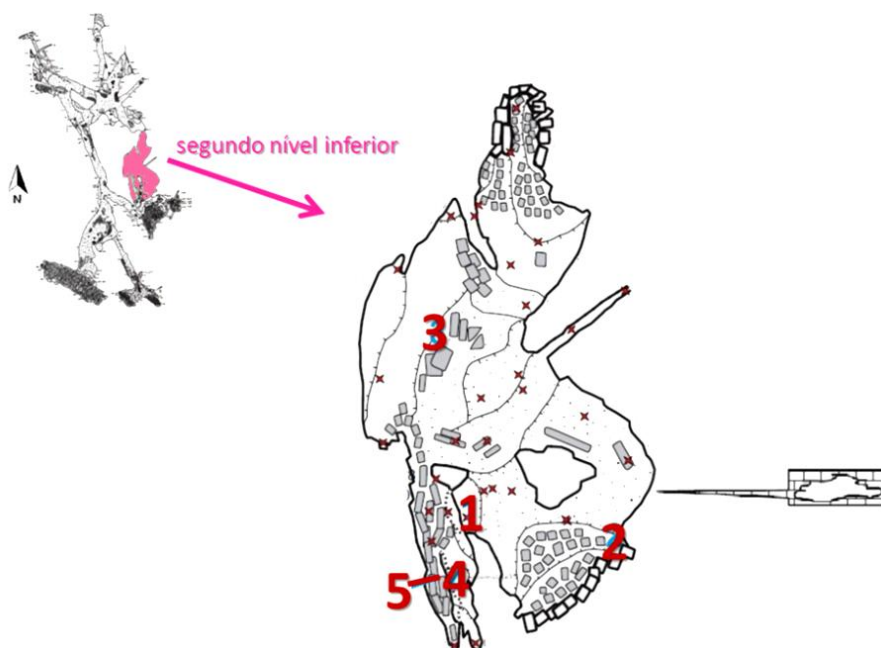
densidades e formas dos diferentes elementos (ANDREWS, 1980; ARAÚJO JÚNIOR *et al.*, 2012).

Figura 5.2.1 – Cristais de calcita na superfície ornamentada de osteodermos do escudo escapular da carapaça do espécime LPP-PV-001 (*Holmesina cryptae*) vistos sob estereomicroscópio.



SO, superfície do osteodermo. CC, cristais de calcita. In, formada por cristais de calcita e outros minerais agregados. Observe os forames na superfície dos osteodermos. Barras de escala = 2 mm. Fotografias por Luciana Bueno dos Reis Fernandes. Fonte: Moura de Jesus (2015)

Figura 5.2.2 – Mapa do salão da caverna onde os cingulados foram encontrados.



1, 2 e 3 correspondem respectivamente aos locais onde foram encontrados os espécimes LPP-PV-001, 002 e 003. E 4 e 5 correspondem aos locais onde foram encontrados os restos do gliptodontídeo LPP-PV-005, 006 e 007.

Fonte: mapa cedido pelo Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPM) e adaptado.

Figura 5.2.3 – Espécimes de *Holmesina cryptae* *in situ* na Gruta da Lapinha.



a) primeiro espécime (LPP-PV-001) encontrado pelos pesquisadores do Grupo Pierre Martin de Espeleologia (fotografia cedida); **b)** LPP-PV-001; **c)** pélvis e osteodermos do espécime LPP-PV-002; e **d)** pélvis do LPP-PV-003. Fonte: Moura de Jesus (2015).

A fragmentação dos ossos dos espécimes de *H. cryptae* sp. nov. está provavelmente relacionada ao intemperismo e à decomposição dos ossos, porque parte do esqueleto não estava enterrada e estava exposta. O sinal de intemperismo mais frequente nos fósseis desta caverna são as rachaduras e fendas resultantes da dessecação, sendo o espécime LPP-PV-002 o que possui essa característica mais intensificada e encontrava-se muito exposto. Tal dessecação também ocasionou a desarticulação dos osteodermos, por isso encontravam-se espalhados ao redor do animal. De acordo com Behrensmeyer (1975), os sinais dessecação ocorrem porque os componentes orgânicos do osso se desidratam em ambientes mais secos, já que há um tempo até a atualidade, a caverna é seca, fato observado no fino sedimento que envolvia os esqueletos que indica baixa energia no transporte sedimentar. Os clastos observados no entorno dos fósseis são resultantes de deslizamentos e também de desabamentos do teto.

Por estarem em um ambiente seco, os fósseis da Gruta da Lapinha ainda sofreram pouca permineralização. O espécime que mais se verifica a permineralização foi o espécime LPP-M-120 que apresenta uma cor negra avermelhada e cristalização de calcita. Isso torna o material mais rígido deste sítio. Alteração de cor também se verifica nos espécimes LPP-PV-003 e 005. Um fato que se nota na alteração da cor, são pontos de guano de morcegos que atingem os ossos (*vide* Figura 5.2.3D). Este guano pode ser responsável pela destruição do material (*vide* SHAHACK-GROSS *et al.*, 2004), principalmente elementos de LPP-PV-001.

Não se notam sinais de abrasão nos pampaterídeos o que indica que este material sofreu pouco atrito com o sedimento à sua volta e pouco (ou nenhum) transporte (ARAÚJO JÚNIOR *et al.*, 2013), entretanto, nos gliptodontes a abrasão é visível. Em relação aos ossos e osteodermos dos juvenis de gliptodontes, 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 a clastos provenientes de deslizamentos de outro nível superior. Os indivíduos juvenis podem ter-se perdido dentro da caverna, caído nela ou sido transportado pela água. Depois de ser depositado e talvez sepultado, houve um deslizamento da camada de sedimento em que se encontrava e o esqueleto rolou junto às rochas e sedimentos. Isso porque os restos de seus ossos e osteodermos estavam em meio a clastos provenientes de algum nível superior. Também foram encontrados dois osteodermos de gliptodontídeo no primeiro nível inferior que pode ter sido dele.

A ausência de ossos fraturados e a disposição dos animais na caverna (Figura 5.2.1) sugerem uma hipótese alternativa à queda desses animais em alguma dolina (como sugerido por MOURA DE JESUS; FERNANDES, 2014). Lund (1845); Andrews (1990); Auler *et al.* (2003) citam as diferentes origens dos ossos e acumulados em cavernas: i) animais que vivem no ambiente cavernícola ou utilizam-na como abrigo temporário (por exemplo, morcegos ou ursos em hibernação); ii) animais que acidentalmente caem na caverna e morrem (por exemplo, quando há um colapso de dolina); iii) animais trazidos por predadores ou carniceiros; iv) animais transportados após a morte (por exemplo, enxurradas); e v) animais que entraram em busca de recursos minerais (água ou salitre), se perdem e morrem.

Herbívoros que entram em cavernas em busca de minerais, por exemplo, elefantes africanos, *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797), são observados na região do Monte Elgon no Quênia (BOWELL; WARREN; REDMOND, 1996), o que indica que animais de hábitos não cavernícolas podem adentrar nesses ambientes em busca de recursos e abrigo, principalmente recursos tão vitais quanto minerais e água..

A respeito das marcas de invertebrados nos indivíduos LPP-PV-001, 002 e 003, verificou-se que tratam de ectoparasitoses (*vide* o estudo 4.2 e o item a seguir 5.3).

5.3. Paleopatologia

Jorge MOURA DE JESUS; Carolina Santa Isabel do NASCIMENTO

Os ectoparasitos podem atuar como agentes infestantes que causam enfermidades ou mal-estar no hospedeiro por meio de ações irritativas (LINARDI, 2011). O próprio parasito pode causar dermatites e lesões cutâneas, que conseqüentemente geram coceiras, prurido e desconforto; podem também causar ações inflamatórias (LINARDI, 2011) Quando as estruturas deixadas pelos indivíduos penetrantes ou semipenetrantes ou causadas pela sua perfuração durante a alimentação facilitam a infecção posterior por patógenos oportunistas, tais como fungos, bactérias e vírus ou até mesmo por outros ectoparasitos. Outra possibilidade é que atuem como vetores de patógenos e transmitem doenças bacterianas, viroses, helmintoses e protozooses (LINARDI, 2011). Podem ainda causar ações espoliadoras, já que a ingestão diária de sangue, e várias vezes por dia, pode levar o hospedeiro a quadros de anemia e prostração, seja por estar acometido por altas infestações, coinfeção ou coinfeção, em conjunto com endoparasitoses ou outras moléstias. Nesses casos, a ação de um ectoparasito poderia debilitar ainda mais um animal que já apresentasse outras doenças (LINARDI, 2011).

As mudanças climáticas do Quaternário afetaram as populações dos grandes herbívoros e provocou uma redução em seus números (CIONE *et al.*, 2015). A perda de diversidade genética em populações reduzidas diminui a sua habilidade para responder à mudanças ambientais o que aumenta o risco de extinção (FRANKHAM; BALLOU; BRISCOE, 2008). Em trabalho experimental com *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830), Spielman *et al.* (2004) demonstraram que a perda de diversidade genética pode acarretar em diminuição de resistência mesmo a patógenos que já circulavam anteriormente na população. A ação de parasitos em hospedeiros já debilitados poderia acentuar a fragilidade dessas populações, e diminuir a capacidade dos indivíduos de forragear, de absorver nutrientes dos alimentos ingeridos ou de evitar predação, por exemplo, contribuir para a aceleração dos processos de extinção.

Quanto às espécies que parasitavam essas populações, ao terem o número de hospedeiros reduzidos e, por fim, extintos, algumas podem ter se extinguido também, naqueles casos em que havia relações bastante específicas entre os organismos. Para aquelas

que apresentavam uma maior flexibilidade no ambiente em que podiam habitar, a busca por novos habitats pode ter ocasionado substituição de hospedeiros, ainda que havendo a seleção de apenas algumas linhagens específicas do parasito.

Esses resultados indicam que as populações de cingulados, inclusive de pampatérios, do Quaternário da Região Intertropical Brasileira já eram acometidas por ectoparasitoses (*vide* LIMA; PORPINO, 2018). Em casos de populações animais afetadas pelo efeito das mudanças climáticas ocorridas durante o Quaternário, que levaram a declínios populacionais, o efeito dessas parasitoses pode ter sido agravado por meio de processos infecciosos que seriam capazes de influenciar a habilidade do hospedeiro de responder às pressões do ambiente.

5.4. Paleoecologia

Neste trabalho foi descrita uma nova espécie de Pamphateriidae para o Quaternário da Bahia, *Holmesina cryptae*, as outras espécies já descritas anteriormente são *H. paulacoutoi* e *Pamphaterium humboldtii* (FERREIRA *et al.*, 2018). Da mesma forma, no Rio Grande do Sul, ocorrem quatro espécies durante o Quaternário: *H. paulacoutoi*, *P. typum*, *P. humboldtii* e *Tonniciustus mirus* (FERREIRA *et al.*, 2018). Tal diversidade no estado gaúcho ocorria porque essa região era de transição entre a região pampeana e a RIB (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005).

Scillato-Yané *et al.* (2005) inferiram a paleobiogeografia dos pampatérios, principalmente na América do Sul, baseando-se nas adaptações dietéticas e suas ocorrências. De Iuliis; Bargo; Vizcaíno (2000) e Scillato-Yané *et al.* (2005) sugeriram que, mesmo que algumas espécies tenham sido encontradas na mesma região, não significa necessariamente que tenham coocorrido contemporaneamente em simpatria; isso pode representar uma expansão e contração das populações em tempos distintos devido a mudanças climáticas e ambientais que ocorriam com frequência durante o Pleistoceno tardio (*vide* CIONE *et al.*, 2015).

Por meio de análises morfofuncionais do aparelho mastigador de *V. maxima* e *H. occidentalis*, Vizcaíno; De Iuliis; Bargo (1998) verificaram que aquele aplicava uma maior força relativa do que este; conseqüentemente *Vassallia* estava mais adaptado a alimentar-se de vegetais mais abrasivos do que *H. occidentalis*; mas, em geral, pampatérios eram herbívoros e também pastadores. Na mesma linha, De Iuliis; Bargo; Vizcaíno (2000) analisaram adicionalmente o aparelho mastigador de *Pamphaterium* em comparação a *Holmesina* e outros pampatérios, e eles sugeriram que *P. typum* e *P. humboldtii* consumiam plantas mais

fibrosas, típicas de ambientes mais áridos, do que *H. occidentalis* e *H. paulacoutoi*. *H. cryptae* sp. nov. também apresenta caracteres gráteis no aparelho mastigador tanto quanto em outras espécies de *Holmesina*, com exceção de seu arco zigomático que é mais robusto. Há também trabalhos que sugerem a alimentação de raízes pelos pampatérios (GOLAY, 2012), e o pastejo seria um hábito secundário desses animais (VIZCAÍNO; DE IULIIS; BARGO, 1998) A partir das informações de Vizcaíno; De Iuliis; Bargo (1998) e De Iuliis; Bargo; Vizcaíno (2000), Scillato-Yané *et al.* (2005) sugeriram a ocorrência de *Holmesina* em momentos de ambientes mais úmidos em que a vegetação é menos rígida e *Pampatherium*, num momento mais seco.

Entretanto, o resultado da datação de nosso material e das informações paleoclimáticas de Barreto (2011), os espécimes de *H. cryptae* viveram em um tempo com recorrência de clima mais seco no Nordeste brasileiro. A busca por água pode ter sido o motivo que tenha levado os pampatérios a entrarem na Gruta da Lapinha e pode representar remanescentes de pequenas populações que tentavam sobreviver naquele ambiente adverso.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

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, principalmente quando se trata do nordeste do Brasil. 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.

Devido à integridade dos pampatérios da Gruta da Lapinha, foi possível descrever novos elementos do endoesqueleto desta família, como o aparelho hioide, o esqueleto axial completo e a pélvis.

Com este trabalho, uma nova espécie de Pampatheriidae é descrita para o Quaternário da América do Sul. *Holmesina cryptae* sp. nov. apresenta características diferentes das outras espécies de pampatérios, porém, *H. cryptae* sp. nov. possui as principais sinapomorfias entre as espécies de *Holmesina*. *H. cryptae* sp. nov., *H. paulacoutoi* e *P. humboldtii* estão descritos para localidades próximas na Região Intertropical Brasileira.

Holmesina cryptae e outros pampatérios apresentam coossificações no esqueleto axial pós-craniano que também são observadas em outros cingulados: o osso mesocervical, o osso pós-cervical e o sinsacro. Também se observou que os pampatérios apresentam o menor número de vértebras lombares (apenas uma) quando comparados aos outros cingulados, porém, apresenta um número de vértebras sinsacrais ilíacas maior que a maioria dos xenatros e mantém o número de vértebras sinsacrais pós-ilíacas igual aos ancestrais de todos os cingulados.

O número de vértebras dessas coossificações variam de acordo com o estágio de desenvolvimento desses animais.

Quanto aos juvenis de *Glyptotherium*, indivíduos que apresentam dentes com a coroa piramidal é um indicativo de espécimes muito jovens que aparentemente ainda dependiam de cuidado parental.

Atribuímos aos tungídeos e outras ectoparasitoses como os causadores de lesões encontradas em osteodermos de *Holmesina*, mais um indicativo desse tipo de interação durante o Quaternário da Região Intertropical Brasileira. Por haver poucos registros desse tipo de lesão, e poucos trabalhos na literatura é algo que deve ser estudado de forma mais aprofundada neste grupo de animais fósseis e seus representantes atuais.

A datação de cerca de 21 mil anos AP coincide com a SALMA Lujanense (Pleistoceno Superior) e está de acordo com as datações relativas de *H. paulacoutoi* na Bahia e *Holmesina*, *Pampatherium* e *Tonniciunctus* no sul do continente.

Os espécimes de *H. cryptae* viveram em um tempo com recorrência de clima mais seco no Nordeste, possivelmente representem populações em declínio. A busca por água pode ter sido o motivo que tenha levado os pampatérios a entrarem na Gruta da Lapinha.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRANTES, E. A. L.; BERGQVIST, L. P. Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). In GALLO, V.; BRITO, P.M.; SILVA, H. M. A; FIGUEIREDO, F. J., Eds. **Paleontologia de vertebrados: grandes temas e contribuições científicas**. Interciência Ltda., Rio de Janeiro, Brasil, p. 261-274, 2006.
- AMEGHINO, F. Notas sobre algunos fósiles nuevos de la Formación Pampeana. **Obras completas y Correspondencia científica**, v. 2, p. 11-17, 1875.
- AMEGHINO, F. Sobre una colección de mamíferos fósiles del Piso Mesopotámico de la formación patagónica: recogidos en las barrancas del Paraná por el Profesor Pedro Scalabrini/por Florentino Ameghino. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, 5: 101-116. 1883a.
- AMEGHINO, F. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Schalabrini en las barrancas del Paraná. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, 5: 257-306. 1883b.
- AMSON, E.; ARGOT, C.; MCDONALD, H. G.; MUIZON, C. Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with paleobiological implications. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 22, n. 4, p. 473-518, 2015.
- AMSON, Eli; MUIZON, Christian; GAUDIN, Timothy J. A reappraisal of the phylogeny of the Megatheria (Mammalia: Tardigrada), with an emphasis on the relationships of the Thalassocninae, the marine sloths. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 179, n. 1, p. 217-236, 2016.
- 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.
- AUDY, J. R.; RADOVSKY, F. J.; VERCAMMEN-GRANDJEAN, P. H. Neosomy: radical intrastadial metamorphosis associated with arthropod symbioses. **Journal of Medical Entomology**, v. 9, n. 6, p. 487-494, 1972.
- 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.
- AVILLA, L. S.; FERNANDES, R.; RAMOS, D. F. B. Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: evidence of social behavior?. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 4, p. 971-973, 2004.
- BAGAGLI, E.; BOSCO, S. M.; THEODORO, R. C.; FRANCO, M.. Phylogenetic and evolutionary aspects of *Paracoccidioides brasiliensis* reveal a long coexistence with animal hosts that explain several biological features of the pathogen. **Infection, genetics and evolution**, v. 6, n. 5, p. 344-351, 2006.
- BARBOSA, F. H. S.; LUNA, C. A. Lesiones en la coraza y endoesqueleto de un ejemplar de *Panochthus Burmeister*, 1866 (Mammalia, Glyptodontia) de la provincia de Córdoba, Argentina. **Revista del Museo Provincial de Ciencias Naturales**. 2014.
- BARRETO, E. A. S.. **Reconstituição da pluviosidade da chapada diamantina (BA) durante o Quaternário tardio através de registros isotópicos (O e C) em estalagmites**. 2010. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo.
- BEAUCOURNU, J. C.; REYNES, J. M.; VIÉ, J. C. Fleas in French Guiana (Insecta: Siphonaptera). **Journal of medical entomology**, v. 35, n. 1, p. 3-10, 1998.
- BECHARA, G. H.; SZABÓ, M. P. J.; ALMEIDA FILHO, W. V.; BECHARA, J. N.; PEREIRA, R. J. G.; GARCIA, J. E.; PEREIRA, M. C. Ticks associated with armadillo

(*Euphractus sexcinctus*) and anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) of Emas National Park, State of Goiás, Brazil. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 969, n. 1, p. 290-293, 2002.

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.

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.

BERGQVIST, L. P.; GOMIDE, M.; CARTELLE, C.; CAPILLA, R. Faunas-locais de mamíferos pleistocênicos de Itapipoca/Ceará, Taperoá/Paraíba e Campina Grande/Paraíba. Estudo comparativo, bioestratinômico e paleoambiental. **Geociências**, v. 2, n. 6, p. 23-32, 1997.

BILLET, G.; HAUTIER, L.; MUIZON, C.; VALENTIN, X. Oldest cingulate skulls provide congruence between morphological and molecular scenarios of armadillo evolution. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1719, p. 2791-2797, 2011.

BIOT, Lilian. **Synthèse des connaissances actuelles sur la cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) et étude d'une pathologie de sa carapace**. 2017. Tese de Doutorado.

BORDAS, A. F. Craneometría y región auditiva de "*Chlamytherium typum*" Ameghino. **Physis**, v. 14, n. 46, p. 447-460, 1939.

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.

BRITT, B. B., SCHEETS, R. D., WHITING, M. F.; WILHITE, D. *Moabosaurus utahensis*, n. gen., n. sp., a new sauropod from the Early Cretaceous (Aptian) of North America. **Contributions from the Museum of Paleontology**, v. 32, n 11, 189–243. 2017.

BRITT, B.B.; EBERTH, D.A.; SCHEETZ, R.D.; GREENHALGH, B.W.; STADTMAN, K.L., Taphonomy of debris-flow hosted dinosaur bonebeds at Dalton Wells, Utah (Lower Cretaceous, Cedar Mountain Formation, USA). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 280, n. 1-2, p. 1-22, 2009.

- BRITT, B.B.; SCHEETZ, R.D.; DANGERFIELD, A. A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. **Ichnos**, v. 15, n. 2, p. 59-71, 2008. doi:10.1080/10420940701193284.
- BRONN, H. G. Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen: Stuttgart. **Lethaea. Geognostica**, v. 2, p. 545-1356, 1838.
- 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.
- CABRAL, U. G.; RIFF, D.; KELLNER, A. W.; HENRIQUES, D. D. Pathological features and insect boring marks in a crocodyliform from the Bauru Basin, Cretaceous of Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, n. suppl_1, p. S140-S151, 2011.
- CARLINI, A. A.; CIANCIO, M. R.; SCILLATO-YANÉ, G. J. Middle Eocene–early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America: faunal succession at Gran Barranca—biostratigraphy and paleoecology. **The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia**, p. 106-129, 2010.
- CARLINI, A. A.; SCILLATO-YANÉ, G. J. Origin and evolution of “glyptodontoids.”. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, n. 3, 1993.
- CARLINI, A. A.; SCILLATO-YANÉ, G. J. Origin and evolution of “glyptodontoids.”. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, n. 3, 1993.
- CARLINI, A. A.; TONNI, E. P. Mamíferos Fósiles del Paraguay. Cooperación Técnica Paraguay-Alemana. Proyecto Sistema Ambiental del Chaco-Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental. **Artes Gráficas, San Miguel, La Plata, Argentina**, 2000.
- CARLINI, A. A.; ZURITA, A. E. An introduction to Cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: biogeographical clues from Venezuela. **Urumaco and Venezuelan Paleontology**, p. 233-255, 2010.
- CARLINI, A. A.; ZURITA, A. E.; MIÑO-BOILINI, A. R. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica (Argentina). **INSUGEO (Miscelánea)**, v. 17, n. 2, p. 259-270, 2008.

- CARTELLE, C. Edentata e megamíferos herbívoros da Toca dos ossos, Ourolândia, Bahia, Brasil. Ph.D. dissertation, Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil; 1992. 600p.
- 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.
- CARTELLE, C.; DE IULIIS, G.. *Eremotherium laurillardi* (Lund)(Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 4, n. 2, p. 199-209, 2006.
- CARVALHO, I.S. **Paleontologia**, v. 2. 2 ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004. 861 p.
- CASALI, D. M.; PERINI, F. A. The evolution of hyoid apparatus in Xenarthra (Mammalia: Eutheria). **Historical Biology**, v. 29, n. 6, p. 777-788, 2017.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1241248>
- CASTELLANOS, A. Anotaciones sobre la línea filogenética de los Clamiterios. **Publicaciones del Instituto Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional Litoral**, 26, 1-47. 1937
- CASTELLANOS, A. Breves notas sobre los clamidoterios. **Publicación del Centro Estudiantes de Ingeniería de Rosario**, 1-8. 1927.
- CASTELLANOS, Alfredo. Nuevos géneros de clamiterio y de ciervo y una nueva especie de Plohophorus. **Ameghiniana**, v. 1, n. 3, p. 5-14, 1957.
- 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.
- 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.
- CHEN, I.H., KIANG, J.H., CORREA, V., LOPEZ, M.I., CHEN, P.Y., MCKITTRICK, J.; MEYERS, M.A. Armadillo armor: mechanical testing and micro-structural evaluation. **Journal of the mechanical behavior of biomedical materials**, v. 4, n. 5, p. 713-722, 2011.
<https://doi.org/10.1016/j.jmbbm.2010.12.013>

- CHERKINSKY, A. Can we get a good radiocarbon age from “bad bone”? Determining the reliability of radiocarbon age from bioapatite. **Radiocarbon**, v. 51, n. 2, p. 647-655, 2009.
- CHERKINSKY, A.; DANTAS, M. A. T.; COZZUOL, M. A. Bioapatite ^{14}C age of giant mammals from Brazil. **Radiocarbon**, v. 55, n. 2, p. 464–471, 2013.
- CHIMENTO, N. R.; AGNOLIN, F. L. Mamíferos del pleistoceno superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 51, n. 6, p. 83-100, 2011. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0031-10492011000600001>
- CIANCIO, M. R.; KRMPOTIC, C. M.; SCARANO, A. C.; EPELE, M. B. Internal morphology of osteoderms of extinct armadillos and its relationship with environmental conditions. **Journal of Mammalian Evolution**, p. 1-13, 2017.
- CIONE, A. L.; GASPARINI, G. M.; SOIBELZON, E.; SOIBELZON, L. H.; TONNI, E. P. **The great American biotic interchange: a South American perspective**. Dordrecht: Springer, 2015.
- 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, Dordrecht, 2009. p. 125-144.
- CROFT, Darin A.; FLYNN, John J.; WYSS, André R. A new basal glyptodontid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, n. 4, p. 781-797, 2007.
- CURRIE, L. A. The remarkable metrological history of radiocarbon dating [II]. **Journal of Research of the National Institute of Standards and Technology**, v. 109, n. 2, p. 185, 2004.

D'EMIC, M. D.; WILSON, Jeffrey A.; CHATTERJEE, Sankar. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 1, p. 165-177, 2009.

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.

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. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0743:VISMAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0743:VISMAM]2.0.CO;2)

DE IULIIS, G.; EDMUND, A. G. *Vassallia maxima* Castellanos, 1946 (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), from Puerta del Corral Quemado (late Miocene to early Pliocene), Catamarca Province, Argentina. **Smithsonian contributions to paleobiology**, v. 93, p. 49-64, 2002.

DE OLIVEIRA, P. E.; BARRETO, A. M. F.; SUGUIO, K.. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology**, v. 152, n. 3-4, p. 319-337, 1999.

DEFLER, Thomas. The Xenarthrans: Armadillos, Glyptodonts, Anteaters, and Sloths. In: **History of Terrestrial Mammals in South America**. Springer, Cham, p. 117-138. 2019.

DELSUC, F., GIBB, G.C., KUCH, M., BILLET, G., HAUTIER, L., SOUTON, J., ROUILLARD, J.M., FERNICOLA, J.C., VIZCAÍNO, S.F., MACPHEE, R.D. & POINAR, H.N. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. **Current Biology**, v. 26, n. 4, p. R155-R156, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.039>

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.

DITTMAR, K.; PORTER, M. L.; MURRAY, S.; WHITING, M. F. Molecular phylogenetic analysis of nycteribiid and streblid bat flies (Diptera: Brachycera, Calyptratae): implications for host associations and phylogeographic origins. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 38, n. 1, p. 155-170, 2006.

DITTMAR, K.; ZHU, Q.; HASTRITER, M. W.; WHITING, M. F. On the probability of dinosaur fleas. **BMC evolutionary biology**, v. 16, n. 1, p. 9, 2016.

DOWNING, K. F.; WHITE, R. S. The cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit local fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida. **Bulletin of the Florida Museum of Natural History**, v. 37, n. 12, p. 375-396, 1995.

EDMUND, A. G. A review of Pleistocene giant armadillos (Mammalia, Xenarthra, Pamphathiidae). In: STEWART, K M. & SEYMOUR, K.L. (Eds.), **Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals**. University of Toronto Press, Toronto, 1996. pp. 300–321.

EDMUND, A. G. Evolution of the genus *Holmesina* (Pamphathiidae, Mammalia) in Florida, with remarks on taxonomy and distribution. **Pearce-Sellards Series**, Texas Memorial Museum, University of Texas at Austin, 45, 1–20. 1987.

EDMUND, A. G. The armor of fossil giant armadillos (Pamphathiidae, Xenarthra, Mammalia). **Pearce-Sellards Series**, Texas Memorial Museum, University of Texas at Austin, 40, 1–20. 1985.

EDMUND, A. G.; THEODOR, J. A new giant pamphathiid armadillo. In: KAY, RF; CIFELLI, RL; FLYNN, JJ; MADDEN, R (Eds.) **Vertebrate paleontology in the Neotropics**, the Miocene fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, p. 227-232, 1997.

ENGELMANN, G. F. The phylogeny of the Xenarthra. In: Montgomery, G.G. (Ed.), **The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas**. Smithsonian Institution Press, pp. 51–64. 1985.

EZQUIAGA, M. C., LINARDI, P.M., DE AVELAR, D.M.; LARESCHI, M. A new species of *Tunga* perforating the osteoderms of its armadillo host in Argentina and redescription of the male of *Tunga terasma*. **Medical and veterinary entomology**, v. 29, n. 2, p. 196-204, 2015.

- EZQUIAGA, M. C.; ABBA, A. M.; CASSINI, G. H.; LARESCHI, M. Prevalence and intensity of fleas parasitizing an isolated population of screaming hairy armadillo in Buenos Aires province, Argentina: host-related factors and temporal dynamics. **Parasitology research**, v. 116, n. 11, p. 2895-2900, 2017.
- EZQUIAGA, M. C.; LARESCHI, M.; ABBA, A. M.; NAVONE, G. T.. Nuevos registros de pulgas (Siphonaptera) parásitas de dasipódidos (Mammalia: Xenarthra) en el noreste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. **Mastozoología neotropical**, v. 15, n. 2, 2008.
- FERNICOLA, J. C. Nuevos aportes para la Sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). **Ameghiniana**. v. 45: 553–575. 2008.
- FERNICOLA, J. C.; RINDERKNECHT, A.; JONES, W.; VIZCAÍNO, S. F.; PORPINO, K.. A new species of *Neoglyptatelus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Late Miocene of Uruguay provides new insights on the evolution of the dorsal armor in cingulates. **Ameghiniana**, v. 55, n. 3, p. 233-253, 2017. <https://doi.org/10.5710/AMGH.02.12.2017.3150>
- FERREIRA, T. M. P; RIBEIRO, A.M.; PEREIRA, J; FERIGOLO, J. Pamphateriidae (Xenarthra, Cingulata) do Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. **Resumos. X Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Paleovertebrados**, Oct 3-7; Rio de Janeiro, Brazil. pp. 81. 2016
- FERREIRA, T.M.P.; MAYER, E.L.; FERIGOLO, J.; PEREIRA, J; RIBEIRO, A.M. *Pamphaterium humboldtii* (Lund, 1839)(Xenarthra, Cingulata) of the Southern Brazilian Quaternary: cranial anatomy and taxonomic remarks. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 21 (2), 158–174. 2018. <https://doi.org/10.4072/rbp.2018.2.06>
- FERRERO, B.S. Mamíferos del Cuaternario de la provincia de Entre Ríos, Argentina: Diversidad y Evolución. Aspectos bioestratigráficos y paleozoogeográficos de una fauna particular. Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina; 2009. 424 p.
- FIORELLI, L. E. Predation bite-marks on a peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous of Neuquén Province, Argentina. **Ameghiniana**, v. 47, n. 3, p. 387-401, 2010.
- FLOWER, W.H. **An Introduction to the Osteology of the Mammalia**. Macmillan and CO, London, 408 pp. 1885. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.101537>
- 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.

FRANKHAM, R. J.; BALLOU, D.; BRISCOE, D. A. **Fundamentos de Genética da Conservação Ribeirão Preto**. SP: Editora SBG, 2008. 280 p.

GALLIARI, F. C.; CARLINI, A. A. Ontogenetic criteria to distinguish vertebral types on the debated xenarthran synsacrum. **Journal of morphology**, v. 276, n. 5, p. 494-502, 2014.
<https://doi.org/10.1002/jmor.20356>

GALLIARI, F. C.; CARLINI, A. A. Xenarthran synsacrum morphology and evolution. **Journal of Mammalian Evolution**, p. 1-12, 2018. <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9442-0>

GALLIARI, F. C.; CARLINI, A. A.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, Marcelo R. Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). **Mammalian Biology**, v. 75, n. 4, p. 326-333, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.03.014>

GAO, T.P., SHIH, C.K., XU, X., WANG, S., REN, D. Mid-Mesozoic flea-like ectoparasites of feathered or haired vertebrates. **Current Biology**, v. 22, n. 8, p. 732-735, 2012.

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, 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. 2006.

GAUDIN, T. J. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). **Fieldiana**. Geology. New Series, n. 41, p. 1- 38. 1999.

GAUDIN, T. J.; BRANHAM, D. G. The phylogeny of the Myrmecophagidae (Mammalia, Xenarthra, Vermilingua) and the relationship of Eurotamandua to the Vermilingua. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 5, n. 3, p. 237-265, 1998.

GAUDIN, T. J.; LYON, L. M. Cranial osteology of the pampathere *Holmesina floridanus* (Xenarthra: Cingulata; Blancan NALMA), including a description of an isolated petrosal bone. **PeerJ**, v. 5, p. e4022, 2017. doi: 10.7717/peerj.4022.

GELFO, J. N. *et al.* Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. **Palaeontology**, v. 52, n. 1, p. 251-269, 2009.

GERVAIS, H.; AMEGHINO, F. **Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud**. F. Savy, 1880.. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.61646>

GIBB, G.C., CONDAMINE, F.L., KUCH, M., ENK, J., MORAES-BARROS, N., SUPERINA, M., POINAR, H.N.; DELSUC, F. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans. **Molecular Biology and Evolution**, v. 33, n. 3, p. 621-642, 2015.

GILMORE, D. P.; DA COSTA, C. Peres; DUARTE, D. P. F. Sloth biology: an update on their physiological ecology, behavior and role as vectors of arthropods and arboviruses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 34, n. 1, p. 9-25, 2001.

GO, M. C. A case of human bone modification by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Philippines. **Forensic Anthropology**, v. 1, n. 2, p. 117-123, 2018.

GÓIS F, GONZÁLEZ RUIZ LR, SCILLATO-YANÉ, GJ, SOIBELZON E. A peculiar new Pampatheriidae (Mammalia: Xenarthra: Cingulata) from the Pleistocene of Argentina and comments on Pampatheriidae diversity. **PLoS One**. 2015; 10: 1–25. doi: 10.1371/journal.pone.0128296

GÓIS F. Análisis morfológico y afinidades de los Pampatheriidae (Mammalia, Xenarthra). Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina; 2013. 312 p.

GÓIS LIMA, F.; 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.

GÓIS LIMA, F.; 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.

GÓIS, F.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; CARLINI, A. A.; UBILLA, M. Una nueva especie de *Holmesina* Simpson (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) del Pleistoceno de Rondônia, Sudoeste de La Amazonia, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 15, n. 2, p. 211-227, 2012. <https://doi.org/10.4072/rbp.2012.2.09>

GÓIS, F.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; CARLINI, A. A.; GUILHERME, E. A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) from the late Miocene of South America. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 37, n. 2, p. 177-188, 2013.

- GOLAY, Van K. Cassava cyanocarbohydrate metabolism and proposed prehistoric symbionts. **International Journal of Plant Physiology and Biochemistry**, v. 4, n. 4, p. 71-82, 2012.
- GPME. Grupo Pierre Martin de Espeleologia. **Expedição Bahia 2011/2012**. 2012. Disponível em: <<http://www.blog.gpme.org.br/?p=2193>> Acesso em: 16 de out. de 2014.
- GUÉRIN, C; FAURE, M. La biodiversité mammalienne au Pléistocène supérieur – Holocène ancien dans la Région du Parc National Serra da Capivara (SE du Piauí, Brésil). **FUMDHAMentos**, 7:79–93, 2006.
- HAMMOND, H., LARESCHI, M., ZILIO, L., EZQUIAGA, M. C.; CASTRO, A. Placas óseas perforadas de *Zaedyus pichiy* en un contexto arqueológico: ¿ elementos confeccionados antrópicamente o generados por agentes biológicos? Un abordaje interdisciplinario. **Atek Na [En la tierra]**, v.4, 9–36. 2014.
- HASTRITER, M. W.; MÉNDEZ, E.. A review of the flea genera *Hectopsylla* Frauenfeld and *Rhynchopsyllus* Haller (Siphonaptera: Pulicidae). **Proceedings of the entomological Society of Washington**, v. 102, n. 3, p. 613-624, 2000.
- 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.
- HILDEBRAND, M. Digging of quadrupeds. **Functional vertebrate morphology**, v. 6, p. 89-109, 1985.
- HILL, R. V. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. **Systematic Biology**, v. 54, n. 4, p. 530-547, 2005. HILL, R. V. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. **Journal of Morphology**, v. 267, n. 12, p. 1441-1460, 2006.
- HINZ, E. Zur Verbreitung und Ausbreitung der Gattung *Tunga* (Siphonaptera: Pulicidae) unter besonderer Berücksichtigung von *T. penetrans*. **Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Tropenmedizin und Parasitologie**, 18, 173–182. 1996.
- HOFFSTETTER R. Les mammifères pleistocenes de la République de l'Equateur. **Mémoires Société Géologique de France**. 1952; 66: 1–391.

- HOFFSTETTER R. Ñuapúa, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. **Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle**. 1968; 40: 823-836.
- HOFFSTETTER, R. Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. **Annales de Paléontologie**, 42, 535–636. 1956.
- HOFFSTETTER, R. Note préliminaire sur la faune pléistocène de Tarija (Bolivie). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, v. 35, p. 194-203, 1963.
- HOFFSTETTER, R. Remarques sur la phylogénie et la classification des édentés xénarthres (mammifères) actuels et fossils. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, 2^a série, tome 41, n. 1, p. 91-103, 1969. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm201>
- HOFFSTETTER, R. Sur la présence d'un tatou géant Du genre *Holmesina* dans Le Pléistocène de l'Équateur (Amérique Du Sud). **Compte Rendu dès Séances de La Société Géologique de France**, 6:101–102. 1953
- HOFFSTETTER, R.. *Xenarthra*. In: PIVETEAU, J. (Ed.), **Traité de Paléontologie**. Masson et Cie, Paris, pp. 535–636. 1958.
- HUANG, D., ENGEL, M. S., CAI, C., NEL, A. Mesozoic giant fleas from northeastern China (Siphonaptera): taxonomy and implications for palaeodiversity. **Chinese Science Bulletin**, v. 58, n. 14, p. 1682-1690, 2013.
- HUCHET, J. B., DEVERLY, D., GUTIÉRREZ, B., CHAUCHAT, C. Taphonomic evidence of a human skeleton gnawed by termites in a Moche-civilisation grave at Huaca de la Luna, Peru. **International Journal of Osteoarchaeology**, v. 21, n. 1, p. 92-102, 2011.
- 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.
- 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.
- 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. 2007. Tafonomia de vertebrados fósseis na localidade Ponte Velha, na Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul. In: SIMPÓSIO DE BIODIVERSIDADE, 1, 2007. **Resumos**, Santa Maria, UFSM, p. 42.
- 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, 2008a.
- 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, 2008b.
- 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.
- KRMPOTIC, C.M., CIANCIO, M.R., CARLINI, A.A., CASTRO, M.C., SCARANO, A.C.; BARBEITO, C.G. (2015) Comparative histology and ontogenetic change in the carapace of armadillos (Mammalia: Dasypodidae). **Zoomorphology**, 134 (4), 601–616. 2015.
<https://doi.org/10.1007/s00435-015-0281-8>
- LABRUNA, M. B. *et al.* Ticks (Acari: Ixodida) on wild carnivores in Brazil. **Experimental & applied acarology**, v. 36, n. 1-2, p. 149-163, 2005.
- LARESCHI, M., SANCHEZ, J.P., EZQUIAGA, M.C., AUTINO, A.G., DÍAZ, M.M.; BARQUEZ, R.M. Fleas associated with mammals from northwestern Argentina, with new distributional reports. **Comparative Parasitology**, v. 77, n. 2, p. 207-214, 2010.
- LEIDY, Dr. Fossil vertebrates from Florida. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 96-97, 1889.
- LIMA E SILVA, M. F., SZABÓ, M. P. J., AND BECHARA, G. H. Microscopic features of tick-bite lesions in anteaters and armadillos: Emas National Park and the Pantanal region of Brazil. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1026, n. 1, p. 235-241, 2004.
- LIMA, F. C. G. D. Alterações *ante mortem* e pseudopatologias em exoesqueleto de cingulados pleistocênicos de grande porte da região intertropical brasileira. 2017.. Masters Dissertation. Unpublished].
- LIMA, F. C. G. D; PORPINO, K. O. Ectoparasitism and infections in the exoskeletons of large fossil cingulates. **PloS One**, v. 13, n. 10, p. e0205656, 2018.

LINARDI, P. M. Checklist of Siphonaptera (Insecta) from São Paulo State, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 11, p. 607-617, 2011.

LINARDI, P. M.; DE AVELAR, D. M. Neosomes of tungid fleas on wild and domestic animals. **Parasitology research**, v. 113, n. 10, p. 3517-3533, 2014.

LINARDI, Pedro Marcos; GUIMARÃES, Lindolpho Rocha. Sifonápteros do Brasil. In: **Sifonápteros do Brasil**. 2000.

LUNA, C. A., CERDA, I. A., ZURITA, A. E., GONZALEZ, R., PRIETO, M. C., MOTHÉ, D., AND AVILLA, L. S. Distinguishing Quaternary glyptodontine cingulates in South America: How informative are juvenile specimens?. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 63, n. 1, p. 159-170, 2018.

LUNA, C. A.; KRAPOVICKAS, J. M. Primer registro de un ejemplar juvenil de Glyptodon sp.(Cingulata, Glyptodontidae) del Cuaternario de la provincia de Córdoba, Argentina. **Mastozoología neotropical**, v. 18, n. 1, 2011.

LUND P. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrene. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskbas Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger. 8: 61–144. 1839.

Lund P. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Tredie Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskbas Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger. 1842; 8: 217–272.

LUND, P. W. Blik paa Brasiliens Dyreverden før sidste Jordomvaeltning. Første Afhandling: Indledning (Lagoa Santa, d. 14de Febr. 1837). Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger, v. 8, p. 27-60, 1838.

LUND, Peter Wilhelm. Meddelelse af det Udbytte de i 1844 undersøgte Knoglehuler have afgivet til Kundskaben om Brasiliens Dyreverden før sidste Jordomvaeltning. B. Lunos bogtrykkeri, 1845.

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.

Maas III, A. K Vesicular, ulcerative, and necrotic dermatitis of reptiles. **Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice**, v. 16, n. 3, p. 737-755, 2013.

- MARSHALL LG, BERTA A, HOFFSTETTER R, PASCUAL R, REIG OA, BOMBIN A, MONES A. Mammals and stratigraphy: Geocronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South América. **Paleovertebrata, Mémoire extraordinaire, Montpellier**, 1984.
- MATTHIAS, Angela E.; MCWHINNEY, Lorrie A.; CARPENTER, Kenneth. Pathological pitting in ankylosaur (Dinosauria) osteoderms. **International journal of paleopathology**, v. 13, p. 82-90, 2016.
- MAURI, R.; NAVONE, G.T. 1993. Ectoparásitos (Siphonaptera y Acari) más comunes en Dasypodidae (Mammalia: Xenarthra) de la República Argentina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, 52(1-4), 121-122. 1993.
- MCKENNA, Malcolm C.; BELL, Susan K. **Classification of mammals: above the species level**. Columbia University Press, 1997.
- 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.
- MITCHELL, K.J., SCANFERLA, A., SOIBELZON, E., BONINI, R., OCHOA, J. & COOPER, A. Ancient DNA from the extinct South American giant glyptodont *Doedicurus* sp.(Xenarthra: Glyptodontidae) reveals that glyptodonts evolved from Eocene armadillos. **Molecular ecology**, v. 25, n. 14, p. 3499-3508, 2016. <https://doi.org/10.1111/mec.13695>
- 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.
- MOURA DE Jesus J. F.; Igual EC, Fernandes MA, Dias WAF, Buck PV, and Correa AJS. 2015. Estudos tafonômicos em cavernas do Município de Iramaia, Bahia. 67a. Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência; 2015 Jul 12-18; São Carlos, São Paulo, Brazil. *Resumos*

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

MOURA DE JESUS, J.F. Tafonomia e morfologia de cingulados quaternários da Gruta da Lapinha, Iramaia-BA. M. Sc. thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil; 2015. 126 p. Available from: <https://repositorio.ufscar.br/handle/ufscar/2132>

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.

O'LEARY, Maureen A. et al. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. **Science**, v. 339, n. 6120, p. 662-667, 2013.

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, É.V.; BERGQVIST, L.P. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. In: Casadío S. (Ed.), *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*, **Asociación Paleontológica Argentina**, Publicación Especial, 5, 35–40. 1998.

OLIVEIRA, É. V.; KERBER, L. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. **Gaea-Journal of Geoscience**, v. 5, n. 1, p. 21-34, 2009.

OLIVEIRA, É. V.; PEREIRA, J. C. Intertropical cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Southern Brazil: Systematics and paleobiogeographical aspects. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 12, n. 3, p. 167-178, 2009.

OLIVEIRA, É. V.; PORPINO, K. O.; BARRETO, A. F. On the presence of Glyptotherium in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, and the status of. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen**, v. 258, n. 3, p. 353-363, 2010.

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.

- PAES NETO, V. D., FRANCISCHINI, H., MARTINELLI, A. G., MARINHO, T. D. S., RIBEIRO, L. C. B., SOARES, M. B., AND SCHULTZ, C. L. Bioerosion traces on titanosaurian sauropod bones from the Upper Cretaceous Marília Formation of Brazil. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 42, n. 3, p. 415-426, 2018.
- PANSANI, T. R.; DE OLIVEIRA, A. M.; PACHECO, M. L. A. F.. Nova ocorrência de megafauna pleistocênica em Mato Grosso do Sul. **Revista do Instituto Geológico**, v. 37, n. 2, p. 73-85, 2016.
- 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.
- PASCUAL, R.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, Edgardo. The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 14, n. 2, p. 75-137, 2007.
- PATTERSON B, SEGALL W, TURNBULL WD. The ear region in Xenarthrans (=Edentata: Mammalia) Part I. Cingulates. **Geology**. 1989; 18: 1–46.
- 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. **Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia**, v. 80, p. 1-10, 1954.
- PAULA COUTO, C. **Tratado de Paleomastozoologia**. Rio de Janeiro: Anais da Academia Brasileira de Ciências. 1979. 590 p.
- PAULA COUTO, C. Um tatu gigante do pleistoceno de Santa Catarina. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 52, n. 3, p. 527-531, 1980.
- PEREA, D. *Pseudoplohophorus absolutus n. sp.* (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. **Ameghiniana**, v. 42, n. 1, p. 175-190, 2005.
- PERRICHOT, Vincent; BEAUCOURNU, Jean-Claude; VELTEN, Jürgen. First extinct genus of a flea (Siphonaptera: Pulicidae) in Miocene amber from the Dominican Republic. **Zootaxa**, v. 3438, n. 54, p. e61, 2012.

- PIEPENBRINK, H. Two examples of biogenous dead bone decomposition and their consequences for taphonomic interpretation. **Journal of Archaeological Science**, v. 13, n. 5, p. 417-430, 1986.
- 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.
- RICHINI-PEREIRA, V. B., BOSCO, S. M., THEODORO, R. C., BARROZO, L., PEDRINI, S. C., ROSA, P. S., BAGAGLI, E. Importance of xenarthrans in the eco-epidemiology of *Paracoccidioides brasiliensis*. **BMC research notes**, v. 2, n. 1, p. 228, 2009.
- RINCÓN AD, PARRA, GE, PREVOSTI FJ, ALBERDI MT, BELL CJ. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene-Pleistocene El Breal de Orocuál locality, Monagas State, Venezuela. **Museum of Northern Arizona Bulletin**, v. 64, p. 593-620, 2009.
- RINCÓN AD, WHITE R. Los Xenarthra Cingulata del Pleistoceno tardío (Lujanense) de Cerro Misión, Estado Falcón, Venezuela. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología**. 2007; 41: 2–12.
- RINCÓN, Ascanio D.; WHITE, Richard S.; MCDONALD, H. Gregory. Late Pleistocene cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de inciarte tar pits, Sierra de Perija, western Venezuela. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 1, p. 197-207, 2008.
- RINDERKNECHT, A. 2000a. Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869. I. Nuevos registros para el Uruguay y consideraciones sistemáticas (Mammalia: Cingulata). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 31(2), 145-156.

ROBBI, B. Descrição morfológica de osteodermos de *Holmesina* sp. Simpson, 1930 da Gruta da Lapinha, Iramaia, Bahia. 2017. Trabalho de Conclusão de Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas.

ROBERTSON, Jesse S. Latest Pliocene mammals from Haile XV A, Alachua County, Florida: Bulletin of the Florida State Museum. 1976.

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, F. L., KOKE, J., KOEHN, R., SMITH, D. Identification of the etiological agent for necrotizing scute disease in the Texas tortoise. **Journal of Wildlife Diseases**, v. 37, n. 2, p. 223-228, 2001.

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

ROSE, K. D.; EMRY, R. J.; GAUDIN, T. J.; STORCH, G. Xenarthra and Pholidota. In ROSE, K. D.; ARCHIBALD, J. D. (eds.). **The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades**. Johns Hopkins University Press, Baltimore 106-126, 2005.

ROSE, K.D. & EMRY, R.J. (1993) Relationship of Xenarthra, Pholidota, and fossil "Edentates": the morphological evidence. In: Szalay, F.S., Novacek, M.J., McKenna, M.C. (Eds.), **Mammal phylogeny: placentals**. Springer-Verlag, New York. 81–102 pp. 1993.
https://doi.org/10.1007/978-1-4613-9246-0_7

ROYO Y GÓMEZ, V. El yacimiento de vertebrados pleistocenos de Muaco, Estado Falcón, Venezuela, con industria lítica humana. Proceedings of the 21st International Geological Congress; 1960; Copenhagen, Denmark. 154–157.

RUSCONI, C. Nueva subespecie de *Glossotherium* (Edentata). **Revista Argentina de Paleontología y Antropología**, v. 1, n. 5-6, p. 162-171, 1935.

SALAS, Rodolfo; PUJOS, François; DE MUIZON, Christian. Ossified meniscus and cyamofabella in some fossil sloths: A morpho-functional interpretation. **Geobios**, v. 38, n. 3, p. 389-394, 2005.

- 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
- SANTOS, G. M. et al. Datação ao por ¹⁴C Utilizando Espectrometria de Massa com Acelerador de Partículas. **Revista de Física Aplicada e Instrumentação**, v. 14, n. 1, 1999.
- SANTOS, M. E. C. M.; OLIVEIRA, L. D. D.; SANTOS, C. L. A. Considerações sobre a primeira ocorrência de *Pampatherium paulacoutai* Cartelle Bohórquez, 1985, no Rio Grande do Norte. In: **36 Congresso Brasileiro de Geologia, Anais**. 1990. p. 503-506.
- SCHOEMAKER, N. J. 2016. Of scutes and scales: Dermatologic conditions in reptiles with emphasis on chelonians. 8 th world congress of veterinary dermatology (p. 426). Sponsors.
- SCILLATO-YANÉ GJ. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Ph. D. dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina; 1982. 244 p.
- 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.
- 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.
- SCILLATO-YANÉ, G.J. (1986) Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). In: Proceedings of Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 4. Mendoza, Argentina, pp. 151–155.
- SCILLATO-YANÉ, G.J. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí (Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 48, 527–530. 1976.
- SCOTT, W.B. (1903–1905) Mammalia of the Santa Cruz beds. Paleontology I. Part I Edentata, Part II Insectivora, Part III Glires, 489 pp. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896–1899, Princeton University Press, Princeton.
- SELLARDS, Elias Howard. *Chlamytherium septentrionalis*, an edentate from the Pleistocene of Florida. **American Journal of Science**, n. 236, p. 139-145, 1915.

SEYEDMOUSAVI, S. et al. Neglected fungal zoonoses: hidden threats to man and animals. **Clinical Microbiology and Infection**, v. 21, n. 5, p. 416-425, 2015.

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.

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.

SLATER, Graham J. et al. Evolutionary relationships among extinct and extant sloths: the evidence of mitogenomes and retroviruses. **Genome biology and evolution**, v. 8, n. 3, p. 607-621, 2016.

SOIBELZON, Esteban; ZURITA, Alfredo Eduardo; CARLINI, Alfredo A. Glyptodon munizi Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescrición y anatomía. **Ameghiniana**, v. 43, n. 2, p. 377-384, 2006.

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.

SPIELMAN, D., BROOK, B. W., BRISCOE, D. A; FRANKHAM, R. Does inbreeding and loss of genetic diversity decrease disease resistance?. **Conservation Genetics**, v. 5, n. 4, p. 439-448, 2004.

STEBBINS, G. L. Coevolution of grasses and herbivores. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 75-86, 1981.

SULLIVAN, Robert M. Dermal armor pathology in the tail of a specimen of the fossil lizard *Helodermoides tuberculatus*. **Herpetologica**, p. 278-282, 1979.

SUPERINA, Mariella; GARNER, Michael M.; AGUILAR, Roberto F. Health evaluation of free-ranging and captive pichis (*Zaedyus pichiy*; Mammalia, Dasypodidae), in Mendoza Province, Argentina. **Journal of Wildlife Diseases**, v. 45, n. 1, p. 174-183, 2009.

SUPERINA, Mariella; LOUGHRY, W. J. Life on the half-shell: consequences of a carapace in the evolution of armadillos (Xenarthra: Cingulata). **Journal of Mammalian evolution**, v. 19, n. 3, p. 217-224, 2012.

TAUBER, A. A.; DI RONCO, J. Nuevo hallazgo de placas ventrales de Glyptodon Owen, 1839 (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae) en la provincia de Córdoba, República Argentina. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias**, v. 64, p. 336-347, 2000.

TIPTON, Vernon J.; MACHADO-ALLISON, Carlos E. Fleas of Venezuela. **Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series**, v. 17, n. 6, p. 1, 1972.

TOMASSINI, Rodrigo L.; MONTALVO, Claudia I.; EZQUIAGA, María C. The oldest record of flea/armadillos interaction as example of bioerosion on osteoderms from the late Miocene of the Argentine Pampas. **International journal of paleopathology**, v. 15, p. 65-68, 2016.

TONNI, E. P., CARLINI, A. A., TANE, G. J. S., FIGINI, A. J. 2003. Radiocarbonic chronology and climatic conditions in the "Cueva del Milodon" (southern Chile) during the Late Pleistocene. **AMEGHINIANA**, v. 40, n. 4, p. 609-615, 2003.

TORRES-MEJÍA, Ana María; DE LA FUENTE, J. Risks associated with ectoparasites of wild mammals in the department of Quindío, Colombia. **International Journal of Applied Research in Veterinary Medicine**, v. 4, n. 3, p. 187, 2006.

UBILLA M, PEREA D, RINDERKNECHT A, CORONA A. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In: Ribeiro AM, Bauermann SG, Scherer CS, editors. Quaternário do Rio Grande do Sul, integrando conhecimentos. **Monografías da Sociedade Brasileira de Paleontologia**; 2009; 217–230.

UBILLA M, PEREA D. Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, v. 12, n. 1996–1997, p. 75-90, 1999.

VALLON, L. H.; RINDSBERG, A. K.; BROMLEY, R. G. An updated classification of animal behaviour preserved in substrates. **Geodinamica Acta**, v. 28, n. 1-2, p. 5-20, 2016.

Van DIJK, M. AM *et al.* The virtues of gaps: Xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in α A-crystallin. **Systematic biology**, v. 48, n. 1, p. 94-106, 1999.

VanBUREN, C. S.; EVANS, D. C. Evolution and function of anterior cervical vertebral fusion in tetrapods. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 608-626, 2016.

- VEZZOSI, R.I. Diversidad y evolución de los mamíferos del Pleistoceno de la provincia de Santa Fe, Argentina. Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina; 2015. 870 p.
- VICKARYOUS, Matthew K.; SIRE, Jean-Yves. The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. **Journal of Anatomy**, v. 214, n. 4, p. 441-464, 2009.
- 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.
- VILLAR, M. S.; HOUAISS, A. **Dicionário Houaiss da Língua Portuguesa**. Eletrônico. FL Gama Design LTDA, 2009.
- VIZCAÍNO, S. F.; DE IULIIS, G. Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). **Journal Information**, v. 29, n. 1, 2003.
- 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, Sergio F. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). **Paleobiology**, v. 35, n. 3, p. 343-366, 2009.
- VOGEL, John S. et al. Performance of catalytically condensed carbon for use in accelerator mass spectrometry. **Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms**, v. 5, n. 2, p. 289-293, 1984.
- WENKER, C. J. et al. 1998. Sporotrichosis in a nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*). **Journal of Zoo and Wildlife Medicine**, p. 474-478, 1998..
- 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.
- WOLFF, E. D. S.; FOWLER, D. W.; BONDE, J. W. A possible case of necrotizing dermatitis in the crocodylian *Diplocynodon*, from the Oligocene of the Isle of Wight, United Kingdom. **Historical Biology**, v. 19, n. 2, p. 203-207, 2007.
- ZHU, Q., HASTRITER, M.W., WHITING, M.F., AND DITTMAR, K. 2015. Fleas (Siphonaptera) are Cretaceous, and evolved with Theria. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 90, p. 129-139, 2015.
- ZURITA, A. E. Los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae) del “Araucanense”(Mioceno tardío-Plioceno) del noroeste de la Argentina: sistemática, paleobiogeografía y paleoambientes. **Ameghiniana**, v. 44, n. 2, p. 257-269, 2007.
- ZURITA, A. E., MIÑO-BOILINI, Á. R., SOIBELZON, E., CARLINI, A. A., AND RÍOS, F. P. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen**, v. 251, n. 2, p. 225-237, 2009a.
- ZURITA, A. E., MIÑO-BOILINI, Á. R., SOIBELZON, E., SCILLATO-YANÉ, G. J., GASPARINI, G. M., AND PAREDES-RÍOS, F. 2009B. First record and description of an exceptional unborn specimen of Cingulata Glyptodontidae: *Glyptodon* Owen (Xenarthra). **Comptes Rendus Palevol**, v. 8, n. 6, p. 573-578, 2009b.
- ZURITA, A. E., OLIVEIRA, E. V., TORINO, P., RODRIGUEZ-BUALÓ, S. M., SCILLATO-YANÉ, G. J., LUNA, C., AND KRAPOVICKAS, J. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. In: **Annales de Paléontologie**. Elsevier Masson, 2011. p. 63-83.
- ZURITA, A. E., ZAMORANO, M., SCILLATO-YANÉ, G. J., FIDEL, S., IRIONDO, M., & GILLETTE, D. D. A new species of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of the Eastern Cordillera, Bolivia. **Historical Biology**, v. 29, n. 8, p. 1076-1088, 2017.

8. APÊNDICES

8.1 - Espécimes examinadas para estudos comparativos.

PAMPATHERIIDAE:

Scirrotherium hondaense: UCMP 40056 (parátipo), 37979, 38066, 38883.

S. carinatum: MLP 69-IX-8-13AB (holótipo), 69-IX-8-13AC (parátipo), 69-IX-8-13AD, (parátipo), 52-X-1-35 (parátipo), 69-IX-8-13AE (parátipo), 70-XII-29-1 (parátipo).

S. antelucanum: CFM-2867 (holótipo) 355, 1639.

Kraglievichia paranensis: MLP 41-XII-13-903, 41-XII-13-911, 41-XII-13-912, 60-VI-18-68, 69-VIII-22-3, 76-VI-12-1.

Kraglievichia cf. *paranensis*: MLP 69-IX-8-13A.

Vassallia minuta: MLP 29-IV-15-6, 29-X-10-12, 29-X-8-39, 69-IX-5-21, 69-XII-26-17, 95-VIII-1-1.

V. maxima: MLP 29-X-10-65, 52-X-2- 94, FMNH P14424.

Pampatherium humboldtii: MCL 900, 900/05, 900/06, 2308/01–798, MLP 81-X-30-1, MACN Pv 8490, 11905.

P. typum: MLP 34-IV- 12-6, 52-IX-28-20, 69-VIII-22-4, 69-VIII-25-11.

P. mexicanum: INAH 6201 (holótipo).

Plaina brocherensis: MUFyCA 769 (holótipo).

Holmesina septentrionalis: AMNH 23435, 26856 (neótipo), ROM 19787, 19790, UF 16372, HMNS 173.

H. floridana: UF 17476, 24918, 184326.

H. occidentalis: EPN, V, 1068 (parátipo), 1176 (parátipo), 1086 (parátipo), 1103 (parátipo), ROM 26121–26170.

H. paulacoutoi: MCL-501/01 (holótipo), 501/08 (holótipo), 501/86–103 (holótipo), MLP 69-VIII-25-13, MACN Pv14400, CTES-PZ 7495.

H. rondoniensis: MERO-P-002 (holótipo).

Tonnictus mirus: MLP 54-III-16-1 (holótipo).

8.2 - Medidas dos osteodermos lesionados e das lesões.

Osteodermo					Lesão			SFOP	
Amostra	tipo	comp. (cm)	larg. (cm)	área (cm ²)	tipo de lesão	lesão (cm ²)	% área lesionada	área SFOP (cm ²)	%lesão/SFOP
LPP-PV-00...									
1AA	móvel	8,836	3,109	26,019	1	1,383	5,315346478	12,044	8,422142379
1AC	móvel	10,31	3,156	31,371	1	0,805	2,566064199	13,025	4,118700435
1AD	móvel	11,299	3,3340	34,484	1	2,501	7,252638905	12,767	12,41437506
1AE	móvel	11,705	3,185	29,544	1	5,778	19,55727051	13,924	27,87130384
1AG	móvel	9,148	3,136	27,629	1	1,791	6,482319302	11,3015	10,75966477
1AH	móvel	10,268	3,284	30,666	1	0,923	3,00984804	12,149	5,016576988
1AI	móvel	7,415	2,066	11,322	1	0,681	6,014838368	6,623	6,936946114
1AJ	móvel	10,464	2,756	27,764	1	8,205	29,55265812	11,764	45,95866241
1AK	móvel	7,628	2,93	18,798	1	0,841	4,4738802	9,863	5,915869443
1AL	SM posterior	6,695	2,994	18,566	1*	0,239	1,287299364	11,27	1,55690183
1AF	SM posterior	8,797	3,555	27,273	1	1,756	6,438602281	13,773	8,9692512
1AM	escapular	4,433	3,128	11,001	1	0,506	4,599581856		
1AN	escapular	3,503	3,223	9,232	1	1,249	13,52902946		
1AO	escapular	3,888	3,761	11,841	1	1,139	9,619120007		
1AP	escapular	3,495	3,319	8,622	1	0,971	11,26188819		
1AQa	escapular	3,167	2,483	6,459	1	0,57	8,824895495		
1AQb	escapular	3,167	2,483	6,459	1*	0,084	1,300510915		
1ARa	escapular	3,325	3,23	7,159	1	0,38	5,308003911		
1ARb	escapular	3,325	3,23	7,159	1*	0,135	1,885738232		
1AS	escapular	2,565	2,215	4,846	1*	0,088	1,815930664		
1AW	escapular	5,176	3,488	15,635	1	1,16	7,419251679		
1AX	escapular	3,272	2,337	7,038	1	2,074	29,46859903		
1AY	escapular	2,741	1,939	4,697	1	0,873	18,5863317		
1AZ	escapular	4,113	2,735	10,366	1	1,442	13,91086243		
1BB	escapular	3,011	2,451	6,105	1	0,094	1,53972154		
1BC	escapular	3,203	3,182	9,439	1	0,902	9,556097044		
1BD	escapular	3,141	2,937	7,843	1	3,278	41,79523142		
1BE	escapular	5,009	2,901	12,379	1	0,687	5,549721302		
1BZ	escapular	3,717	2,984	9,946	1	1,124	11,30102554		
1BS	escapular	4,504	2,941	12,107	1	0,803	6,632526637		

1BTa	escapular	4,517	3,218	13,574	1	2,335	17,20200383
1BTb	escapular	4,517	3,218	13,574	1	1,382	10,18122882
1BV	escapular	4,787	3,242	13,86	1	3,522	25,41125541
1BW	escapular	3,494	3,488	10,521	1	2,326	22,10816462
1BO	escapular	5,028	3,449	14,605	1	1,422	9,736391647
1CC	escapular	2,148	2,442	5,162	1	2,183	42,28981015
1CS	escapular	1,836	1,614	1,775	1	0,557	31,38028169
1CP	escapular	1,93	2,303	3,651	1	2,495	68,3374418
1CM	escapular	1,886	2,4	3,679	3	2,265	61,56564284
1BG	SM anterior	4,201	3,454	13,98	1	0,39	2,789699571
1BH	SM anterior	4,914	3,249	14,125	1	1,586	11,22831858
1BI	SM anterior	4,479	3,277	13,684	1	2,895	21,15609471
1BJa	SM anterior	4,743	2,873	12,455	2	4,145	33,27980731
1BJb	SM anterior	4,743	2,873	12,455	1	0,848	6,808510638
1BK	SM anterior	5,062	2,684	12,385	3	0,394	3,181267662
1BL	SM anterior	4,833	2,965	13,006	1	2,382	18,31462402
1CA	SM anterior	4,415	3,43	13,544	1	0,666	4,917306556
1BP	SM anterior	5,17	3,39	16,552	1	4,482	27,0782987
1BU	SM anterior	4,709	3,248	13,563	1	1,085	7,99970508
1AT2	pélvico	5,753	3,473	15,652	1	1,016	6,491183235
1AU	pélvico	5,704	3,587	16,873	3	2,35	13,9275766
1AVa	pélvico	6,043	3,804	19,857	1	3,866	19,46920481
1AVb	pélvico	6,043	3,804	19,857	1	0,078	0,392808581
1BM	pélvico	4,887	2,565	11,257	2	0,278	2,469574487
1BN	pélvico	4,857	2,221	10,28	2	2,61	25,38910506
1BQ	pélvico	5,111	2,992	13,537	1	0,481	3,553224496
1BR	pélvico	4,844	2,97	12,971	1	1,352	10,42325187
1BX	pélvico	3,953	5,178	16,037	2	2,944	18,35754817
1BY	caudal	2,501	2,657	5,471	1	1,708	31,21915555
1CD	caudal	4,217	2,307	8,796	1	0,378	4,297407913
1CE	caudal	2,179	2,637	4,064	1	0,092	2,263779528
1CF	caudal	2,451	2,177	5,037	1	1,829	36,31129641
1CG	caudal	4,573	2,681	11,411	1	0,255	2,234685829
1CH	caudal	1,386	1,774	1,89	1	1,118	59,15343915
1CI	caudal	1,537	1,683	1,949	1	0,457	23,44792201

1CJ	caudal	4,335	2,615	9,097	1	1,676	18,42365615		
1CK	caudal	3,968	2,711	9,609	3	2,561	26,65209699		
1CL	caudal	4,099	2,357	8,064	1	0,434	5,381944444		
1CNa	cefálico	2,925	2,962	6,841	1	1,057	15,45095746		
1CNb	cefálico	2,925	2,962	6,841	1	0,937	13,69682795		
1CO	cefálico	3,633	3,066	8,048	1	1,83	22,73856859		
1CQ	cefálico	2,773	2,481	5,565	1	0,706	12,68643306		
1CR	cefálico	3,932	3,019	9,169	1*	0,206	2,24670084		
2AA	escapular	4,432	3,577	14,668	2	4,739	32,30842651		
2AB	escapular	4,247	3,261	12,527	2	3,495	27,89973657		
2AC	pélvico	5,4	2,927	13,697	1	3,357	24,50901657		
2AD	caudal	2,011	2,547	3,909	1	0,094	2,404707086		
2AE	SM anterior	4,7	2,626	11,605	3	0,14	1,206376562		
2AF	móvel	10,214	2,643	26,757	2	0,58	2,167657062	12,225	3,421828909
2AG	SM posterior	6,704	2,761	17,012	1	1,669	9,810721843	10,492	11,97789579
2AH	pélvico	4,301	3,471	12,779	2	1,594	12,47358948		
3AB	SM anterior	4,567	2,933	12,393	1	0,445	3,590736706		
3AC	escapular	5,031	3,044	13,823	1	0,657	4,752947985		
3AD	pélvico	4,98	2,525	10,597	3	2,304	21,74200245		
3AE	pélvico	5,004	2,525	11,622	3	3,6	30,97573567		
3AF	pélvico	1,85	1,414	2,42	1	0,089	3,67768595		

SFOP, superfície ornamentada posterior; **SM**, semimóvel. Fonte: elaborada pelo autor.

8.3. Colaboradores

Listas por ordem alfabética

Coautores

Beatriz Robbi

Programa de Pós-Graduação em Conservação da Fauna, Universidade Federal de São Carlos, Rod. Washington Luís, km 235, São Carlos, SP, Brasil.

bia_robbi_93@hotmail.com

Carolina Santa Isabel Nascimento

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, Rod. Washington Luís, km 235, São Carlos, SP, Brasil.

carolina.staisabel@gmail.com

Fernando Carlos Galliari^{a,b}

^a Laboratorio de Morfología Evolutiva y Desarrollo (MORPHOS), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

^b División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/Nº, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

fgalliari@fcnym.unlp.edu.ar

Flávio Góis

Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Materi y España, 3105 Diamante, Entre Ríos, Argentina.

flaviogois@gmail.com

Marcelo Adorna Fernandes

Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE), Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Rodovia Washington Luís, KM 235, São Carlos, 13565-905, SP.

mafernandes@ufscar.br

Nancy F. C. Rêgo

Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE), Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Rodovia Washington Luís, KM 235, São Carlos, 13565-905, SP.

nancyfcr@gmail.com

Colaboradores em Campo

Ericson Cernawsky Igual

Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME)

Luís A. Joaquim; Marcelo Adorna Fernandes

Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE), Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Rodovia Washington Luís, KM 235, São Carlos, 13565-905, SP, Brazil.

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).

Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME)

Fotografias

Beatriz Robbi; Luciana Bueno Dos Reis Fernandes; Marcelo Adorna Fernandes; Pedro Victor Buck; William A. F. Dias.

Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE), Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Rodovia Washington Luís, KM 235, São Carlos, 13565-905, SP.

Micrografias

Luciana Bueno dos Reis Fernandes, Prof.^a Angélica Maria Penteadó Martins Dias

Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides da Região Sudeste Brasileira (INCT – Hympar Sudeste – Processo FAPESP 2008/57949-4 e CNPq 573802/2008-4)

Tomografias

Prof. Hussam E. D. Zaher and Alberto B. Carvalho

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP)

9. ANEXOS

9.1. Estudos tafonômicos em cavernas do município de Iramaia, BA. 2015.

A.6.1 - Geociências.

Estudos tafonômicos em cavernas do Município de Iramaia, Bahia

Jorge F. Moura de Jesus¹, Ericson Cernawsky Igual², Marcelo Adorna Fernandes³, Willian A. F. Dias¹, Pedro V. Buck¹, Ana Julia S. Correa⁴

1. Estudantes do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais-UFSCar; *mouradejesus@gmail.com

2. Espeleólogo do Grupo Pierre Martin de Espeleologia - GPME

3. Professor do Depto.de Ecologia e Biologia Evolutiva, UFSCar, São Carlos/SP

4. Estudante de Ciências Biológicas da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos/SP

Palavras Chave: *megafauna, paleoecologia, Quaternário.*

Introdução

O município de Iramaia-BA possui duas grandes cavernas, a Gruta do Calixto, com 2000 m e a Gruta da Lapinha, com 1777,47 m. Ambas as cavernas se formaram em rochas carbonáticas de deposições neoproterozoicas, entretanto, a primeira é formada por rochas dolomíticas e a segunda, por calcário laminado. As duas apresentam deposições de fósseis de vertebrados quaternários em seus interiores, porém, são observados padrões bioestratigráficos diferentes em cada uma.

Estudos tafonômicos fazem a ligação entre a assembleia fóssil e o ecossistema original em que esses organismos fizeram parte, sendo importantes para a identificação de padrões biogeográficos e ecológicos do paleoambiente (BEHENSMEYER, 1975).

Os objetivos deste estudo foram analisar os fósseis de mamíferos encontrados nas duas grutas de Iramaia-BA e inferir os processos tafonômicos ocorridos, buscando compreender como foram constituídos os depósitos fossilíferos nessas cavernas.

Resultados e Discussão

Para a interpretação dos processos tafonômicos ocorridos com os fósseis de cada local, foram analisadas informações dos padrões de sedimentação, do ambiente cavemícola e a disposição dos fósseis. Também foram feitas análises macroscópicas em determinadas características na superfície dos ossos adaptadas de Araújo Júnior et al. (2013) (Tabela 1).

Na Gruta da Lapinha, o mais notável é que foram encontrados três indivíduos adultos de *Holmesina major* com os esqueletos completos e articulados, com poucos fragmentos num mesmo nível da caverna cobertos pelo sedimento fino. Também foram encontrados, no mesmo nível da caverna, ossos desarticulados e osteodermos de um gliptodontídeo jovem, espalhados em meio a um material rolado de um nível superior. Os fósseis desta caverna não possuem marcas de carnívoros ou necrófagos, além disso, não apresentam sinais de transporte, devido à articulação do esqueleto, exceto o gliptodonte cujo transporte está relacionado a um retrabalhamento causado por desabamento.

Na Gruta do Calixto, fragmentos de ossos, ossos e dentes, todos com marcas de abrasão, atribuídos a diferentes grupos taxonômicos de mamíferos, foram coletados e estavam incrustados nas paredes de galerias da caverna, indicando que um evento de intenso transporte carregou esses remanescentes para o seu interior. Alguns táxons já foram identificados a partir de ossos e dentes mais íntegros, como Equidae, Glyptodontidae, Tayassuidae e Toxodontidae.

Tabela 1. Características visíveis externamente nos fósseis das grutas de Iramaia. LH, três espécimes de *Holmesina major* da Gruta da Lapinha; LG, remanescentes de um jovem gliptodontídeo da Gruta da Lapinha; CR, remanescentes de vertebrados da Gruta do Calixto; *, apenas um espécime apresenta tal característica.

Características	Material		
	LH	LG	CR
Esqueleto	completo	parcial	incompleto
Ontogenia	adulto	jovem	ambos
Articulação	sim	não	não
Fragmentação	pouca	sim	sim
Dessecação	sim	sim	não
Abrasão	não	não	sim
Marcas de dentes	não	não	não
Marcas de insetos	não	não	não
Enraizamento	não	não	não
Alteração de cor	sim*	sim	sim
Cristais	sim*	não	não
Incrustação	sim*	não	sim

Conclusões

Embora os Pamphathiidae tenham sido encontrados no mesmo nível da Gruta da Lapinha, sofreram processos diagenéticos diferentes, devido aos microambientes proporcionados pela caverna. Já o material de gliptodonte depositou-se em outro tempo.

A presença de *H. major* indica que o ambiente de Iramaia entre o fim do Pleistoceno e início do Holoceno era mais úmido com vegetação menos abrasiva de que se alimentavam.

A deposição da Gruta do Calixto indica um processo de transporte intenso a partir do ambiente externo, porém, são necessários mais estudos que relacionem as deposições das duas cavernas para identificar os padrões paleobiogeográficos da Região de Iramaia ao longo do Quaternário.

Agradecimentos

Os autores agradecem o GPME pelos achados e por colaborarem com informações e trabalho em campo. Também agradecem o apoio financeiro da Capes e o PPGERN-UFSCar.

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.

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.

9.2. Mistura temporal em depósitos cársticos do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo: Implicações para o registro fóssilífero. 2016⁴

Jorge F. M. JESUS¹; Willian A. F. DIAS¹; Bernardo C. P. M. PEIXOTO¹; Pedro V. BUCK¹; Carolina S. I. NASCIMENTO¹; Ericson C. IGUAL²; Bruno D. LENHARE²; Mauricio A. MARINHO²; Marcelo A. FERNANDES³

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos. CNPq e CAPES. mouradejesus@gmail.com. ²Grupo Pierre Martin de Espeleologia. gpme@gpme.org.br. ³Laboratório de Paleoeologia e Paleoicnologia, Universidade Federal de São Carlos. mafernandes@ufscar.br.

Ossos depositados associados em cavernas podem não ser contemporâneos. A mistura temporal de elementos esqueléticos em depósitos fóssilíferos é um processo que pode afetar a interpretação tafonômica e a caracterização de paleocomunidades. Análises de dados estratigráficos, ecológicos, tafonômicos e sedimentológicos podem colaborar para a identificação das alterações estrato-temporais que ocorrem em depósitos fóssilíferos, além disso, estudos atuais podem auxiliar no entendimento desse processo. Este trabalho apresenta um estudo preliminar do depósito da Gruta dos Rodrigues, na Zona de Amortecimento do Parque Estadual Intervales, Iporanga, SP, no qual o intuito foi analisar processos deposicionais recentes. Nesta caverna, foram coletados ossos de mamíferos, ossos de anfíbios, fragmentos ósseos de táxons não identificados e conchas de gastrópodes íntegras e fragmentadas. Desse material, havia bioclastos incrustados e outros que não estavam mineralizados, porém, foram encontrados associados no sedimento. A mistura temporal observada neste local é evidenciada por fatores sedimentológicos. Os depósitos ocorrem em uma parte da caverna próxima a uma abertura ao meio externo, por onde água pluvial flui, depositando novos elementos biogênicos e sedimento, mas também ocasiona erosão do sedimento antigo, retrabalhando esse material que pode se acumular em depósitos subsequentes. Isso é observado atualmente, contudo, pode ter ocorrido a partir da formação da abertura, uma vez que a mistura de sedimentos exógenos e endógenos ocorre também em estratos inferiores. Os indícios de transporte também foram verificados nos elementos esqueléticos que se apresentam fragmentados, desarticulados e com abrasão, mesmo em elementos incrustados. Os estudos dos processos tafonômicos recentes na região podem contribuir para o entendimento de como são formados os depósitos fóssilíferos em grutas e cavernas.

⁴ Resumo apresentado no X Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados em outubro de 2016

9.3. Estudo morfológico do esqueleto axial de Pampatheriidae Paula Couto, 1954 (Mammalia, Cingulata). 2016⁵

Jorge F. M. JESUS¹; Flávio GÓIS²; Ericson C. IGUAL³; Beatriz ROBBI⁴; Bernardo C. P. M. PEIXOTO¹; Carolina S. I. NASCIMENTO¹; Pedro V. BUCK¹; Thândara JACOB⁴; Marcelo A. FERNANDES⁴

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos. CAPES e CNPq.

²Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET). Matteri y España, 3105, Argentina. flaviogois@gmail.com. ³Grupo Pierre Martin de Espeleología. gpme@gpme.org.br. ⁴Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia, Universidade Federal de São Carlos. mafernandes@ufscar.com.

Os Cingulata apresentam osteodermos que recobrem grande parte do corpo. Devido a sua grande quantidade e resistência são os elementos que mais se encontram no registro fóssil em relação aos demais restos esqueléticos, estes que contribuíram para a descrição das espécies conhecidas. A família Pampatheriidae é representada por sete gêneros e 19 espécies, datadas desde o Mioceno até o início do Holoceno, porém, os espécimes descritos não continham a coluna vertebral completa. Neste trabalho são descritos os elementos axiais de dois espécimes do gênero *Holmesina* (LPP-MAM-0001 e LPP-MAM-0002), provenientes da Gruta da Lapinha, Iramaia, Bahia e comparados com outros cingulados. A coluna vertebral de *Holmesina* apresenta sete vértebras cervicais, 10 torácicas, uma lombar, 11 sinsacrais. Quanto às vértebras caudais livres, o espécime LPP-MAM-0001 contém todas, num total de 22. O eixo, a terceira, a quarta e a quinta vértebra cervical ($C_2+C_3+C_4+C_5$) estão coossificadas, formando o osso mesocervical que também é observado nos dasipodídeos, embora, entre estes últimos, o número de vértebras que o compõe varia nas diferentes espécies. As três primeiras vértebras torácicas ($T_1+T_2+T_3$) de ambos os espécimes estão fusionadas, e, no LPP-MAM-0002, adicionalmente estão fusionadas à sétima cervical ($C_7+T_1+T_2+T_3$). As coossificações dessas vértebras também são observadas em *Pampatherium humboldtii* (MCL 900) e outros espécimes de *Holmesina*. Os exemplares LPP-MAM-0001 e LPP-MAM-0002 possuem sete vértebras xenártricas: a sexta, a sétima, a oitava, a nona e a décima vértebra torácica, a primeira e a segunda lombar ($T_6, T_7, T_8, T_9, T_{10}, L_1$ e L_2). T_6 articula-se em dois pontos somente na sua porção posterior e L_2 possui um processo xenártrico somente na sua porção anterior. *Tonnicinctus mirus* (Holótipo, MLP 54-III-16-1) também possui vértebras xenártricas, contudo, somente duas foram preservadas. O sinsacro, que faz parte da coossificação da cintura pélvica, é formado pela segunda vértebra lombar (L_2), cinco vértebras sacrais (S) e as cinco primeiras vértebras caudais anteriores. Neste estudo foi observado que o número de vértebras lombares em *Holmesina* é inferior ao da maioria das espécies de dasipodídeos e o número de ossos da coluna vertebral pré-sacral diminui em consequência das coossificações como ocorre em diversas espécies de cingulados. Conclui-se que a redução de vértebras nos pampaterídeos se deve ao tamanho e à rigidez de sua carapaça, assim como observado nos gliptodontes.

⁵ Resumo apresentado no X Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados em outubro de 2016

9.3. Lesions in osteoderms of pampatheres: late Pleistocene, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. 2017⁶

Jorge Moura de Jesus¹, Carolina Santa Isabel Nascimento¹, Beatriz Robbi² & Marcelo Adorna Fernandes²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP; ² Laboratório de Paleocologia e Paleoicnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP.

Palaeopathology is the study of diseases registered in remains of human and non-human animals that allows interpretations of evolutionary processes, phylogenetic relationships and history of pathologies, including the origin and evolution of infections. However, descriptions of pathologies and alteration in osteoderms of Pampatheriidae are scarce. In this study, osteoderms of three specimens of *Holmesina*, LPP-MAM-001, LPP-MAM-002 and LPP-MAM-003 (Laboratório de Paleocologia e Paleoicnologia–UFSCar Collection), were analysed in stereomicroscope. The lesions found in the surfaces were measured and compared to those of other cingulates and armoured tetrapods described in literature as being of pathologic origin. As a result, it was observed three different morphologic types of lesions in osteoderms of cephalic shield, tail and carapace. Type 1, characterised by circular erosion, reaching the trabecular bone tissue; Type 2, superficial spots arranged adjacently in an elliptic perimeter; and Type 3, superficial misshapen erosion, reaching the trabecular bone. In average, each lesion occupies about 16.4% of the posterior ornamented surface. The specimen LPP-MAM-001, which had the greatest number of osteoderms, presented 7% of them with lesions. Type 1 lesions are the most frequent in LPP-MAM-001, but also occur in the other individuals. It resembles (by shape and size) to lesions found in Euphractinae fossils and in living cingulates that are assigned to siphonapterans of the genus *Tunga*. Moreover, activities related to other groups of parasites also may have caused the lesions. For example, *Mycobacterium leprae* is currently found parasitising *Dasypus*; nevertheless, the registered lesions usually affect the internal organs of these animals. However, the pathogenic fungi of the genus *Sporothrix* and of the Family Ajellomycetaceae (including *Emmonsia* and *Paracoccidioides*), that also parasitise living cingulates, present the ability to degrade keratin, causing cutaneous lesions in their hosts. In conclusion, preliminary analyses showed that lesions in osteoderms of *Holmesina* specimens present distinct morphologies that are apparently pathologic. Nevertheless, analyses on these osteoderms by additional techniques may provide more information about the causes of the lesions, and it can help to identify the etiological agents involved in case of pathogenesis, contributing to understanding of evolutionary relationships between cingulate hosts and their parasites. [CNPq, CAPES].

⁶ Resumo apresentado no XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia em julho de 2017