

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS - UFSCAR
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E SAÚDE - CCBS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS - PPGERN

NANCY DE FÁTIMA CHAVES RÊGO

ONTOGENIA DE CINGULADOS JUVENIS DO QUATERNÁRIO DA
BAHIA, BRASIL: MORFOLOGIA E PALEOBIOLOGIA

SÃO CARLOS, SP

2024



Universidade Federal de São Carlos - UFSCar

Centro de Ciências Biológicas e Saúde - CCBS

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - PPGERN

Nancy de Fátima Chaves Rêgo

**Ontogenia de Cingulados Juvenis do Quaternário da Bahia, Brasil:
Morfologia e Paleobiologia**

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 Doutora em Ciências

Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

São Carlos, SP

2024



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

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

Folha de Aprovação

Defesa de Tese de Doutorado da candidata Nancy de Fatima Chaves Rêgo, realizada em 12/06/2024.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes (UFSCar)

Profa. Dra. Samira Chahad Ehlers (UFSCar)

Prof. Dr. Tito Aureliano Neto (URCA)

Profa. Dra. Fresia Soledad Ricardi Torres Branco (UNICAMP)

Profa. Dra. Aline Marcele Ghilardi (UFRN)

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Dedico esta tese a Marcelo Jorge Resegue e aos
meus pais, Lúcia e Jomar Rêgo.

Agradecimentos

O meu sincero agradecimento àqueles que acreditaram em mim de todas as formas possíveis, àqueles que me impulsionam e me fizeram ver que eu conseguiria realizar este trabalho e que eu poderia contribuir positivamente para uma ciência melhor e benéfica a todos.

Ao meu marido, **Marcelo Jorge Resegue**, aquele que sempre me incentivou, motivou e me mostrou o caminho certo para a vida e para o trabalho. Um ser excepcional que surgiu em minha vida e trouxe amor, confiança, amizade e cumplicidade.

Ao meu orientador, **Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes**, que confiou em mim e se tornou co-responsável por este trabalho, uma inspiração na minha trajetória como Paleontóloga.

Aos **amigos** e à equipe de **trabalho** - Thândara Jacob, Ludmilla Reis, Mauro Lacerda, Carolina Isabel, Bernardo Peixoto e àqueles que me auxiliaram a galgar os árduos degraus até aqui. **Jorge Moura de Jesus**, pelas conversas, dicas e ajuda no início desta empreitada, a **Luciana Bueno dos Reis Fernandes**, pelas incontáveis horas no MEV e ótimas fotos aqui impressas e, finalmente, a **Lidiane Asevedo**, pelas colaborações e ideias que tornaram esta jornada tão promissora.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (**PPGERN**) da Universidade Federal de São Carlos (**UFSCar**) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (**CAPES**) por todo o apoio recebido.

Um agradecimento especial ao **Prof. Dr. Hermínio de Araújo**, cujas aulas e conselhos me tornaram não só uma paleontóloga melhor, mas também uma pessoa melhor.

Este trabalho foi realizado no Laboratório de Paleocnologia e Paleoecologia (LPP) do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar). Foram utilizados recursos do Laboratório de Preparação de Macrofósseis e do Laboratório de Pesquisa em Macrofósseis da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) e do Laboratório de Paleontologia (LABPALEO) da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

“Os realistas não temem os resultados dos seus estudos.”

(Fyodor Dostoevsky)

Resumo

Ontogenia de Cingulados Juvenis do Quaternário da Bahia, Brasil: Morfologia e Paleobiologia

Os membros da Ordem Cingulata são mamíferos placentários com carapaça óssea articulada que cobre o corpo. Eles representam o conjunto mais diversificado dentro da superordem Xenarthra, dentro da qual os gliptodontídeos (Glyptodontinae) formam um grupo que compreende os mais peculiares herbívoros blindados. Este é um clado cujos espécimes mais antigos originam-se de áreas tropicais da América do Sul durante o Mioceno Médio-Tardio. Seu registro fóssil é principalmente representado por osteodermos desarticulados e fragmentos de crânios. Espécimes juvenis de cingulados são relativamente frequentes nas coleções fósseis, no entanto o conhecimento a respeito de suas fases juvenis ainda é incipiente. As variações morfológicas vistas nas diferentes fases de desenvolvimento dos taxa são importantes para entendermos a sua história de vida, especialmente tratando-se de material fóssil por causa dos vieses apresentados pelo registro. Nesta pesquisa, descrevemos dois espécimes juvenis de Cingulata Glyptodontinae, atribuídos ao gênero *Glyptotherium* Osborn, 1903 coletados na Gruta da Lapinha, Iramaia, BA. Destes foram descritas evidências morfológicas detalhadas de indivíduos juvenis que vão desde uma hemimandíbula quase completa, incluindo a morfologia dentária, ossos pós-cranianos e o padrão de ornamentação dos osteodermos, bem como informações referentes a sua dieta e hábitos alimentares provindos dos estudos de mesodesgaste e microdesgaste (análise de textura) dentário. Ademais, é proposto o desenvolvimento de metodologias que usem ferramentas que seriam aplicadas a dentes ainda presos à mandíbula e extremamente frágeis. Finalmente, a aplicabilidade do protocolo desenvolvido para a finalidade acima foi demonstrada em amostras relatadas no final dessa pesquisa.

Palavras-chave: juvenis, Cingulata, morfologia, mesodesgaste, microdesgaste, osteodermos, ferramentas.

Abstract

Ontogeny of Quaternary Juvenile Cingulates from Bahia, Brazil: Morphology and Paleobiology

Members of the Order Cingulata are placental mammals with articulated bony armor covering their bodies. They represent the most diverse group within the superorder Xenarthra, among which the glyptodonts (Glyptodontinae) comprise the most peculiar armored herbivores. This is a clade whose oldest specimens originate from tropical areas of South America during the Middle to Late Miocene. Their fossil record is mainly represented by disarticulated osteoderms and skull fragments. Juvenile specimens of cingulates are relatively frequent in fossil collections; however, knowledge about their juvenile stages is still incipient. The morphological variations seen in different developmental stages of taxa are important for understanding their life history, especially concerning fossil material due to biases presented by the record. In this research, we describe two juvenile specimens of Cingulata Glyptodontinae, attributed to the genus *Glyptotherium* Osborn, 1903, collected at Gruta da Lapinha, Iramaia, BA. Detailed morphological evidence of juvenile individuals is described, including an almost complete hemimandible, dental morphology, postcranial bones, and the ornamentation pattern of osteoderms, as well as information regarding their diet and feeding habits derived from mesowear and microwear (texture analysis) dental studies. Additionally, the development of methodologies using tools that would be applied to teeth still attached to the mandible and extremely fragile is proposed. Finally, the protocol's applicability developed for the above purpose is demonstrated in samples reported at the end of this research.

Keywords: juvenile, Cingulata, morphology, mesowear, microwear, osteoderms, histology, tools.

Lista de Figuras

INTRODUÇÃO

Figura 1.1.1 - Filogenia da Superordem Xenarthra. 17

Figura 1.3.1 - A filogenia e escala de tempo molecular de tatus extintos incluindo o gliptodonte *Doedicurus* sp. (em vermelho). Essa árvore mostra a hipótese dos gliptodontes terem divergido de outros cingulados em um ponto muito inicial de sua história filogenética não sólida. Os gliptodontes, a partir dessa análise, estão mais próximos dos tatus atuais. 25

Figura 1.3.2 - Desenho esquemático de *Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1759 adulto exibindo as diferentes partes da carapaça. 26

Figura 1.3.3 - Pampaterídeo do gênero *Pampatherium* ao lado de tatus atuais. 28

Figura 1.3.4 - Foto de um tatu fada-rosa *Chlamyphorus truncatus* Harlan, 1825. 29

Figura 1.6.1 - Caracterização de um osteodermo da carapaça dorsal de um Gliptodontinae adulto. 35

Figura 1.6.2 - Vista externa dos osteodermos da carapaça de um juvenil Gliptodontinae. 36

Figura 1.6.3 - Esquematização de um osteodermo padrão de Cingulata exibindo a divisão de seções e as estruturas encontradas em cada seção. 37

CENÁRIO GEOLÓGICO E MATERIAL

Figura 2.1.1 - Mapa do segundo nível inferior da Gruta da Lapinha mostrando os pontos onde os fósseis foram encontrados (mapa adaptado e disponibilizado pelo GPME) 39

RESULTADOS - Anatomia Dentária Xenarthra

Figura 4.1.1 - Fileira dentária inferior e fileira dentária superior, respectivamente, de gliptodontes 45

ARTIGO - Contributions to the ontogenetic study and feeding habits of two juvenile specimens of *Glyptotherium* sp. (Cingulata, Glyptodontidae) from the Late Pleistocene of Bahia, Brazil

Figura 1 - Location and map of Gruta da Lapinha. a-b. Location of the municipality of Iramaia, Bahia, Brazil; c, Map of Gruta da Lapinha with emphasis on its second lower level showing the points where the fossils were found (GPME). 51

Figura 2 - Left maxillary bone of a *Glyptotherium* sp. (LPP-PV-005). 55

Figura 3 - Sphenoid bone of LPP-PV-005. a, dorsal view; b, ventral view. Abbreviations: bo = body; ds = dorsum sellae; hf = hypophyseal fossa. Scale bar equals 30 mm. 57

Figura 4 - Left hemimandible of LPP-PV-005.	59
Figura 5 - Lower molar 2 of LPP-PV-005.	60
Figura 6 - Shapes of the lower left molars of LPP-PV-005 showing the wear aspect of each tooth.	61
Figura 7 - Comparison of the right femur of the LPP-PV-006 and the right femur of the LPP-PV-005 respectively.	62
Figura 8 - External view of the osteoderms of the LPP-PV-005 carapace.	63
Figura 9 - Scanning electron micrograph of the occlusal region of molariform 2 in labial view and in lingual view of LPP-PV-005.	67
RESULTADOS - Protocolo	
Figura 4.2.1 - Mesa de trabalho mostrando o material utilizado na preparação das dentições e para o exame de microdesgaste dentário	79
Figura 4.2.2 - Moldes dentários retirados do lado labial (particularmente o mais difícil devido a alguns dentes estarem ao lado do ramo ascendente, o que dificulta a sua retirada).	80
Figura 4.2.3 - Suportes confeccionados em massa de modelar Art Kids Soft 500g. Os números na foto referem-se ao molde do molar usado.	81
Figura 4.2.4 - Os moldes colocados no lado lingual da hemimandíbula de LPP-PV-005.	82
APÊNDICE B	
Figura B.1 - Micrografia eletrônica de varredura da região oclusal do molariforme 3 lado lingual de LPP-PV-005.	107
Figura B.2 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 3 lado labial de LPP-PV-005.	107
Figura B.3 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 4 lado lingual de LPP-PV-005.	108
Figura B.4 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 4 lado labial de LPP-PV-005.	108
Figura B.5 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 5 lado lingual de LPP-PV-005.	109
Figura B.6 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 5 lado labial de LPP-PV-005.	109
Figura B.7 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 6 lado lingual de LPP-PV-005.	110
Figura B.8 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 7 lado lingual de LPP-PV-005.	110

Lista de Quadros e Tabelas

Quadro 1.1.1 - Sistemática da superordem Xenarthra	18
Quadro 1.2.1 - Sistemática da subordem Vermilingua	19
Quadro 1.2.2 - Listagem dos principais táxons de preguiças, incluindo todas as espécies atuais	20
Quadro 1.3.1 - Listagem dos táxons de tatus, incluindo todas as espécies atuais e extintas.	27
Quadro 1.3.2 - Principais grupos de gliptodontes baseado nas classificações de Hoffstetter (1958), Fernicola (2008), Mitchell (2016) e Fernicola et al., (2017).	31
Tabela 2.2.1 - Aspectos de preservação dos gliptodontíneos da Gruta da Lapinha.	41

Lista de Abreviaturas e Siglas

aDNA	ácido desoxirribonucleico antigo
DEBE	Departamento de Ecologia e BIologia Evolutiva – UFSCar
GABI	Great American Biotic Interchange
GPME	Grupo Pierre Martin de Espeleologia
LMH	Laboratório de Macrofósseis, Rio de Janeiro
LPP	Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia da UFSCar
M	Molariforme Superior (maxilar)
M	Molariforme Inferior (mandibular)
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia
MEV	Microscópio Eletrônico de Varredura
MNAP	Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico, Tarija, Bolivia
NALMA	North American Land Mammal Age
SALMA	South American Land Mammal Age
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UERN	Universidade do Estado do Rio Grande do Norte
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeiro
UFSCar	Universidade Federal de São Carlos
UFSE	Universidade Federal de Sergipe
UNIRIO-PM	Coleção de Mamíferos Fósseis, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro

Sumário

1	INTRODUÇÃO	16
1.1	Superordem Xenarthra	16
1.2	Ordem Pilosa	19
1.2.1	Vermilingua	19
1.2.2	Folivora	21
1.3	Ordem Cingulata	22
1.3.1	Taxonomia e relações filogenéticas de Cingulata	23
1.3.2	Dasypodidae	24
1.3.3	Pampatheridae	26
1.3.4	Chlamyphoridae	28
1.3.5	Glyptodontinae	29
1.4	Estudo de Espécimes Juvenis: Contexto Geral	32
1.5	Glyptotherium sp.	33
1.6	Osteodermos	35
2	CENÁRIO GEOLÓGICO E MATERIAL	38
2.1	Contexto Geográfico e Geológico	38
2.2	Material	40
2.2.1	Material Coletado	40
2.2.2	Material Estudado no Presente Trabalho	41
2.2.3	Material Comparativo e de Consulta	42
3	OBJETIVOS	43
3.1	Objetivo Geral	43
3.2	Objetivos Específicos	43

4	RESULTADOS	44
4.1	Anatomia dentária Xenarthra	45
	ARTIGO - Contributions to the ontogenetic study and feeding habits of two juvenile specimens of Glyptotherium sp. (Cingulata, Glyptodontidae) from the Late Pleistocene of Bahia, Brazil	47
	Abstract	48
	Introduction	49
	Materials and Methods	52
	Description	55
	Discussion	65
	Conclusions	69
	References	71
4.2	Protocolo Dentário não-Destrutivo para Obtenção de Cicatrizes	78
4.2.1	Material e Metodologia	78
4.2.2	Coleta de dados e preparação das dentições	79
4.2.3	Documentação fotográfica	80
4.2.4	Exame visível	80
4.2.5	Exame do microdesgaste no microscópio eletrônico de varredura (MEV).	82
4.2.6	Registro e análise de dados	83
4.2.7	Testes feitos com os suportes e moldes de resina epóxi	83
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	84
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	86
	MATERIAL SUPLEMENTAR	105
	APÊNDICE A - Medidas e avaliações dos osteodermos de LPP-PV--005	105
	APÊNDICE B - Imagens Adicionais	107
	APÊNDICE C - Apresentações em Congressos	111
	Glyptodontídeos Juvenis do Pleistoceno Tardio da Bahia	111
	Um exemplar juvenil de <i>Glyptotherium</i> sp. do pleistoceno tardio da bahia: observações da mandíbula e características dentais	112

1 INTRODUÇÃO

1.1 Superordem Xenarthra

Xenarthra é o nome atual da ordem antigamente designada como Edentata (Cope, 1889). É uma superordem de mamíferos placentários, originária do continente Sulamericano na época do Paleoceno, caracterizada por sua morfologia própria (com características anatômicas peculiares não vistas em nenhum outro placentário), geralmente associada a adaptações para hábitos fossoriais, arbóreos ou suspensores (Casali; Perini, 2017) e seus caracteres apomórficos incluem caudas preênseis, garras grandes e armadura óssea (Nowak, 1999; Vaughan; Ryan; Czaplewski, 2013). Além disso, exibem um grande conjunto de caracteres plesiomórficos, que incluem uma baixa temperatura corporal, baixa taxa metabólica e testículos intra-abdominais (Gaudin, 2003; Rose, 1993; Rose et al., 2005; Gaudin; Croft, 2015).

Este grupo de mamíferos irradiou-se desde o Paleoceno e através de todo o Cenozoico, chegando aos dias atuais (Wible JR, 2006). A irradiação precoce de Xenarthra durante o Cenozoico, o isolamento do continente sul-americano após a separação do supercontinente Gondwana (Patterson; Pascual, 1968; Delsuc et al., 2001) e as variações climáticas ocorridas durante essa era (Stebbins, 1981; Scillato-Yané et al., 2005) foram em grande parte responsáveis pela diversidade e distribuição geográfica deste clado.

O clado contém 31 espécies viventes e pelo menos 200 espécies extintas (Mckenna; Bell, 1997; Wible JR, 2006; Möller-Krull et al., 2007). As espécies se distribuem em duas ordens: Cingulata e Pilosa; esta última dividida em duas subordens: Vermilingua e Folivora (Delsuc et al., 2001) (Figura 1.1.1) (Quadro 1.1.1).

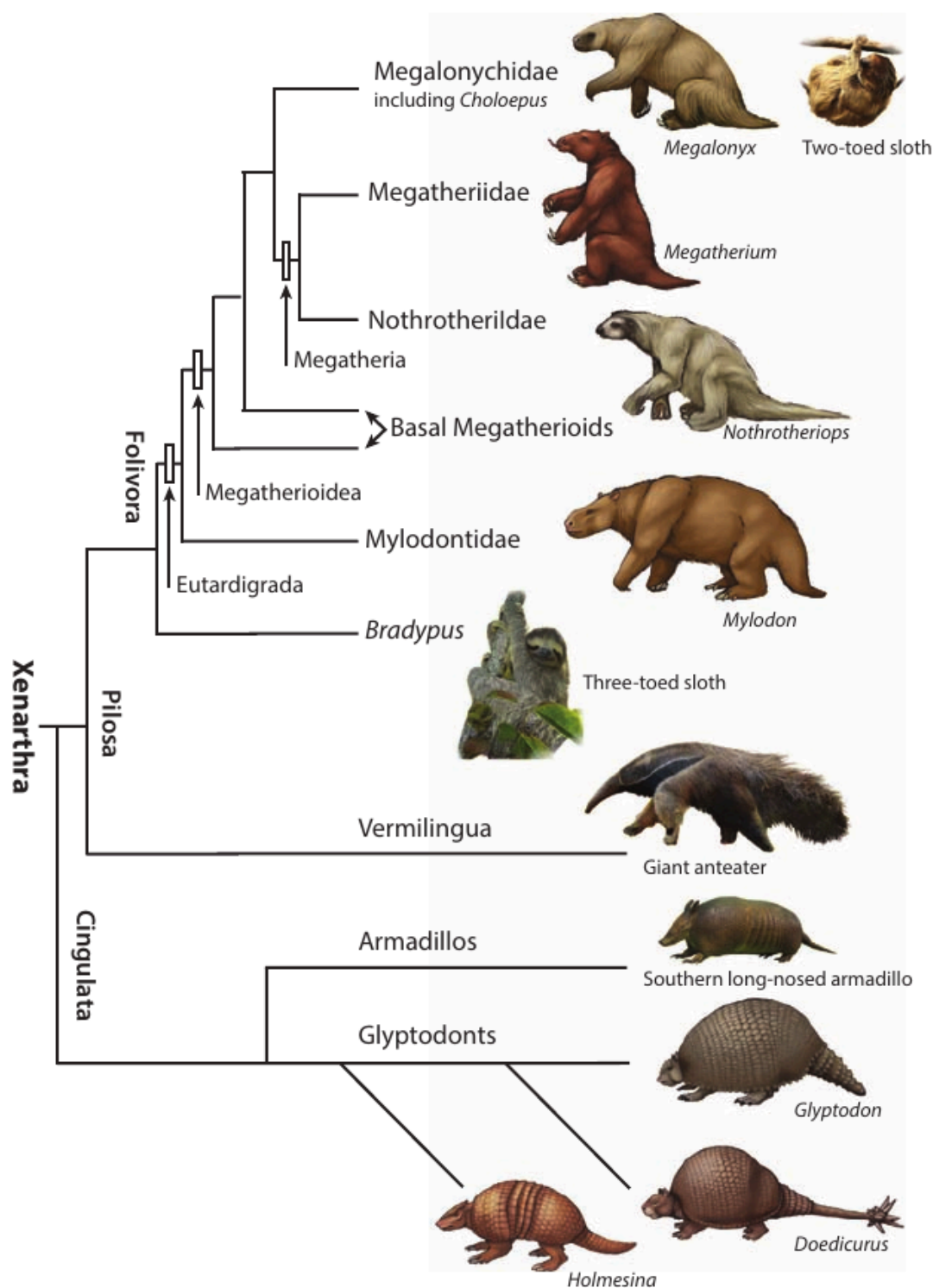


Figura 1.1.1 - Filogenia da Superordem Xenarthra. Em português: Two-toed sloth = preguiça de dois dedos; Three-toed sloth = preguiça de três dedos; Giant anteater = tamanduá gigante; Southern long-nosed armadillo = tatu de nariz comprido do sul. Retirado de Prothero, 2017, p. 52.

XENARTHRA Cope, 1889

Ordem Cingulata Illiger, 1811

Ordem Pilosa Flower, 1883

Subordem Vermilingua Illiger, 1811

Subordem Folivora Delsuc; Catzeflis; Stanhope; Douzery, 2001

Quadro 1.1.1 - Sistemática da superordem Xenarthra. Elaborado pela autora.

A dentição de Xenarthra está totalmente ausente ou drasticamente reduzida e altamente modificada em comparação com a maioria dos placentários (Vizcaíno, 2009). Não há até o momento uma fórmula padrão dentária em mamíferos que possa ser utilizada nos Xenarthra com determinada e total segurança (Gaudin; Croft, 2015). Os únicos membros desse clado conhecidos por formarem esmalte dentário são os extintos tatus do Eoceno *Utaetus* e *Astegotherium* (Simpson, 1930; Kalthoff, 2011; Ciancio et al., 2014) e fetos e neonatos do moderno tatu de nove bandas *Dasypus novemcinctus* (Martin, 1916).

De acordo com Prothero (2017), estudos morfológicos e moleculares põem o grupo Xenarthra como o ramo mais primitivo entre os placentários ou um dos seus primeiros ramos e às vezes emparelhado com o Afrotheria. Os restos de Xenarthra mais antigos consistem em osteodermos isolados de um cingulado do Itaboraí (Paleoceno Superior), conhecido como *Riostegotherium yanei* (Scillato-Yané, 1976; Oliveira; Bergqvist, 1998; Bergqvist et al., 2004). Outros ossos de membros, um pouco maiores, indicam a presença de uma segunda espécie de Xenarthra em Itaboraí, mas não permitem uma identificação mais pontual (Bergqvist et al., 2004). O pobre registro fóssil do início do Cenozóico deste grupo acaba levando a um isolamento sistemático de Xenarthra de outros mamíferos placentários (Gaudin; Croft, 2015).

1.2 Ordem Pilosa

1.2.1 Vermilingua

A subordem contém duas famílias, Myrmecophagidae Gray, 1825, com dois gêneros atuais *Cyclopes* (tamanduás-pigmeus), *Tamandua* (tamanduás-de-colar) e três espécies; e Cyclopedidae Pocock, 1924 *Myrmecophaga* (tamanduás-bandeira), com uma única espécie vivente (Quadro 1.2.1). Os atuais tamanduás, cuja massa corporal média varia de 0,4 a 30 kg (Gaudin et al., 2018), são mamíferos altamente especializados morfologicamente devido ao seu notável esqueleto e modificações na anatomia, que estão intimamente ligadas às suas dietas mirmecófagas, isto é, dietas compostas por pelo menos 90% de formigas/cupins (Redford, 1987; MacDonald; Vizcaíno; Bargo, 2007).

VERMILINGUA Illiger, 1811

SUPERFAMÍLIA MYRMECOPHAGOIDEA Simpson, 1931

Família Myrmecophagidae Gray, 1825

Gênero *Myrmecophaga* Linnaeus, 1758

Myrmecophaga tridactyla Linnaeus, 1758

Gênero *Tamandua* Rafinesque, 1815

Tamandua mexicana (Saussure, 1860)

Tamandua tetradactyla (Linnaeus, 1758)

Gênero †*Promyrmecophagus* Ameghino, 1904

Gênero †*Protamandua* Ameghino, 1904

Gênero †*Neotamandua* Rovereto, 1914

Família Cyclopedidae Pocock, 1924

Gênero *Cyclopes* Gray, 1821

Cyclopes didactylus (Linnaeus, 1758)

Gênero †*Palaeomyrmidon* Rovereto, 1914

Quadro 1.2.1 - Sistemática da subordem Vermilingua. Retirado de Moura de Jesus (2019).

Muitas dessas adaptações, localizadas principalmente no crânio e na mandíbula, estão associadas entre si de diversas maneiras, fazendo parte da configuração de um sistema

funcional integrado de apreensão e ingestão de alimentos. Dentre essas características, destacam-se: alongamento e estreitamento rostral, curvatura básica do eixo crânio-basifacial, perda completa dos dentes, mandíbula grácil, redução dos músculos adutores da mandíbula, sínfise da mandíbula não fundida e língua longa extensível (Reiss, 2001; Naples; McAfee, 2014; McDonald et al., 2008). Várias dessas especializações morfológicas são convergentes com aquelas descritas para outros mamíferos mirmecófagos, como os pangolins (Pholidota) e os porcos-da-terra (Tubulidentata), por isso não é surpreendente que os primeiros sistematas tenham proposto erroneamente uma ancestralidade comum próxima de *Vermilingua* com esses grupos do Velho Mundo (Engelmann, 1978; Norman, 1999).

FOLIVORA Delsuc; Catzeflis; Stanhope; Douzery, 2001

Família Bradypodidae Linnaeus, 1758

Gênero *Bradypus* Linnaeus, 1758

Bradypus pygmaeus, Anderson; Handley, 2001

Bradypus torquatus Illiger, 1811

Bradypus tridactylus Linnaeus, 1758

Bradypus variegatus Schinz, 1825

Família †Mylodontidae (Gill, 1872)

Superfamília Megatherioidea Gray, 1821

Família Megalonychidae Gervais, 1855

Gênero *Choloepus* Illiger, 1811

Choloepus didactylus (Linnaeus, 1758)

Choloepus hoffmanni Peters, 1858

Família †Nothrotheriidae (Ameghino, 1920)

Família †Megatheriidae (Gray, 1821)

Subfamília †Megatheriinae (Gray, 1821)

Gênero *Eremotherium* Spillmann, 1948

Eremotherium laurillardi (Lund, 1842)

Subfamília †Thalassocninae Muizon; McDonald; Salas; Urbina, 2004

Quadro 1.2.2 - Listagem dos principais táxons de preguiças, incluindo todas as espécies atuais. Retirado de Moura de Jesus (2019).

1.2.2 Folivora

A subordem Folivora ou grupo das preguiças compreende atualmente duas famílias Megalonychidae Gervais, 1855, com um gênero e duas espécies; e Bradypodidae Linnaeus, 1758, com um gênero e quatro espécies (Quadro 1.2.2) (White, 1993; Delsuc et al., 2001).

Historicamente, as preguiças apresentaram uma ampla distribuição geográfica no continente americano, ocupando territórios que vão da Patagônia ao Alasca, e incluindo representantes na América Central e nas Antilhas (De Iuliis et al., 2017; Pujos; De Iuliis; Cartelle, 2017; Varela et al., 2019). Hoje, os dois gêneros (*Bradypus*, Linnaeus 1758 e *Choloepus*, Illiger 1811) estão restritos às regiões de florestas tropicais da América do Sul e Central (Lord, 2007). Tal diversidade e ampla distribuição no tempo e no espaço foram acompanhadas por uma distinta variação ecológica e morfológica. As preguiças alternam amplamente em tamanho e massa corporal, variando de alguns kg a várias toneladas (Raj Pant; Goswami; Finarelli, 2014; Toledo; Bargo; Vizcaíno, 2015). Apresentam grande variação anatômica associada a uma variedade de hábitos locomotores com adaptações suspensórias, arbóreas, semi-arbóreas, terrestres, fossoriais e semiaquáticas (Bargo et al., 2000; McDonald, 2012; Nyakatura, 2012; Pujos et al., 2007; Pujos et al., 2012; Toledo; Bargo; Vizcaíno, 2015; Amson et al., 2014). Bem como variações relacionadas à dieta, incluindo adaptações para pastoreio e estratégias de alimentação mista (de Muizon et al., 2004; Bargo; Toledo; Vizcaíno, 2006; Shockey; Anaya, 2011; Naples; McAfee, 2014; Pujos et al., 2012).

1.3 Ordem Cingulata

Os membros da ordem Cingulata, popularmente conhecidos como tatus, são mamíferos placentários que tem como uma de suas características mais notáveis uma carapaça óssea articulada cobrindo o corpo. Eles representam o conjunto mais diversificado dentro da superordem Xenarthra, incluindo os taxa extintos (Wible JR, 2006). Os Cingulata compreendem cerca de cinco famílias: Dasypodidae, Peltephilidae, Pamphathiidae, Clamyphoridae e Palaeopeltidae (Carlini; Zurita; Miño-Boilini, 2008). Dentre essas famílias, apenas a Dasypodidae e Clamyphoridae sobreviveram até os dias atuais. Pamphathiidae inclui animais de grande porte e herbívoros pastadores. Peltephilidae eram animais de pequeno porte e com chifres fossoriais e Palaeopeltidae foram insetívoros (Scillato-Yané et al., 2005).

Os cingulados se originaram na América do Sul durante o Paleoceno (56 a 66 milhões de anos) (Mead et al., 2010). Devido ao antigo isolamento do subcontinente sul-americano, permaneceram confinados a ele durante a maior parte do Cenozoico (66 milhões de anos até os dias atuais). Porém, o surgimento do istmo do Panamá, possibilitou a migração de membros de três famílias para a América do Norte durante o Plioceno (3.6 a 2.5 milhões de anos) e início do Pleistoceno (2.5 a 0.11 milhões de anos) como parte do Grande Intercâmbio Americano (GABI – sigla do inglês, Great American Biotic Interchange) (Woodburne, 2010).

A ordem contém numerosas espécies fósseis, assim sendo considerada mais diversa do que as vinte e uma espécies atuais de Dasypodidae (Vizcaíno; Milne, 2002; Wible JR, 2006; Moller-Krull et al., 2007). Os primeiros fósseis de mamíferos cingulados foram descobertos nos afloramentos da Bacia de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro (Couto, 1952; Scillato-Yané, 1976; Bergqvist; Abrantes; Avilla, 2004) e desde então tem sido recorrentemente observados associados à fauna Cenozoica da América do Sul (Carlini; Zurita, 2010; (Ciancio; Vieytes; Carlini, 2014). Cabe destacar que o registro fóssil desses mamíferos é amplamente distribuído por todo o Brasil.

A parte do esqueleto mais resistente e mais abundante desses animais são seus osteodermos e, portanto, são os elementos mais frequentemente encontrados preservados nas assembleias fossilíferas (Góis et al., 2012). Muitos dos fósseis de cingulados relacionados ao Quaternário são encontrados em cavernas, logo informações importantes sobre a paleoecologia deles e de outros vertebrados podem ser obtidas através do estudo desses

jazigos. No Brasil, encontram-se inúmeros depósitos de fósseis de vertebrados do Pleistoceno em quase todos os estados e muitos deles já descritos (Bergqvist; Abrantes; Avilla, 2004; Araújo-Júnior; Porpino, 2011).

1.3.1 Taxonomia e relações filogenéticas de Cingulata

As relações de parentesco entre as famílias dos cingulados extintos e viventes ainda não foram completamente entendidas. Muitos autores (por exemplo McDonald; Harington; de Iuliis, 2000; Wible JR, 2006; Porpino; Fernicola; Bergqvist, 2009; Vizcaíno, 2009) consideram que Pamphathiidae é filogeneticamente relacionada a Glyptodontidae. No entanto, outros autores (por exemplo Abrantes; Bergqvist, 2006) já consideram Pamphathiidae como uma subtribo dentro da tribo Tolypeutinae (Dasypodidae). Ainda outros (por exemplo Billet et al., 2011) atribuem à Tolypeutinae a categoria de subfamília. Do ponto de vista taxonômico atual, o grupo Cingulata está bem reconhecido e caracterizado utilizando morfologias e tipologias estritas (Zurita et al., 2017) mas, ainda persiste alguma incongruência resultante de um número limitado de características e amostras, conciliado a desacordos se adicionados os resultados dos estudos filogenéticos moleculares (Billet et al., 2011; Mitchell et al., 2016).

Os caracteres morfológicos são amplamente utilizados na construção das filogenias. Uma das características utilizadas é a anatomia dentária desses animais e tem sido proposto que as suas peculiaridades estão relacionadas a uma adaptação primitiva à insetivoria e esta mesma anatomia dentária representa uma forte restrição filogenética que limita ou, pelo menos, condiciona as adaptações a outros hábitos alimentares (Vizcaíno, 2009). No entanto, a grande diversidade de formas registradas sugere uma variedade de possibilidades adaptativas que variam desde espécies mirmeecófagas especializadas, comedores de cadáveres ou até predadores, além de herbívoros ou onívoros (González-Ruiz et al., 2015). As placas osteodérmicas mostram um alto grau de diversidade morfológica e histológica, por outro lado a sua morfologia externa tem sido usada repetidamente na sistemática dos cingulados (Wolf, 2007) e também como indicador ecomorfológico (Krmptotic et al., 2015). As diferenças entre os taxa ocorrem também nas características associadas à mandíbula, e parte das dificuldades taxonômicas residem na escassez desse material fóssil (McDonald; Harington; de Iuliis, 2000). Outra característica essencial para uma taxonomia adequada e filogenia robusta é a análise das partes pós-cranianas (Gaudin; Lyon, 2017), as quais possuem um alto valor diagnóstico para determinações dessa natureza (Ciancio et al., 2016). Com toda essa

diversidade morfológica e adaptativa se faz adequado uma cladogênese que se apoia simultaneamente em todas essas características mencionadas.

Desde os primeiros estudos paleontológicos, a classificação de espécies e gêneros tem sido largamente baseada nas qualidades morfológicas dos espécimes recuperados. No entanto, descobertas de estudos genéticos recentes mostraram que as relações e linhagens sugeridas pelo fenótipo (conjunto de características observáveis) não são sempre equivalentes àquelas obtidas a partir do genótipo (conjunto gênico) e amostras podem precisar de reclassificação (Boyle, 2018). A relativamente recente extinção de algumas famílias de cingulados significa que pode ser possível isolar aDNA de remanescentes fósseis (Mitchell et al., 2016) e assim, fazendo-se possível uma modificação e solidez da árvore filogenética cingulada (Figura 1.3.1).

1.3.2 Dasypodidae

Os dasipodídeos, popularmente conhecidos como tatus ou quirquinchos, têm seu registro mais antigo no Paleoceno (entre as idades Daniana e Selandiana) do Brasil (Krmptotic et al., 2009). Sua característica anatômica mais notável é a presença de um escudo dorsal que protege seu corpo de predadores. A carapaça consiste em três regiões claramente distinguíveis compostas por placas dérmicas ósseas ou osteodermos: um escudo escapular, uma região de faixas móveis (de número variável) e um escudo pélvico (Figura 1.3.2). A superfície dorsal dos osteodermos apresenta uma morfologia e ornamentação particulares, características de cada gênero e espécie, sendo a base para a identificação sistemática do grupo e tendo um papel significativo nos estudos taxonômicos e biogeográficos.

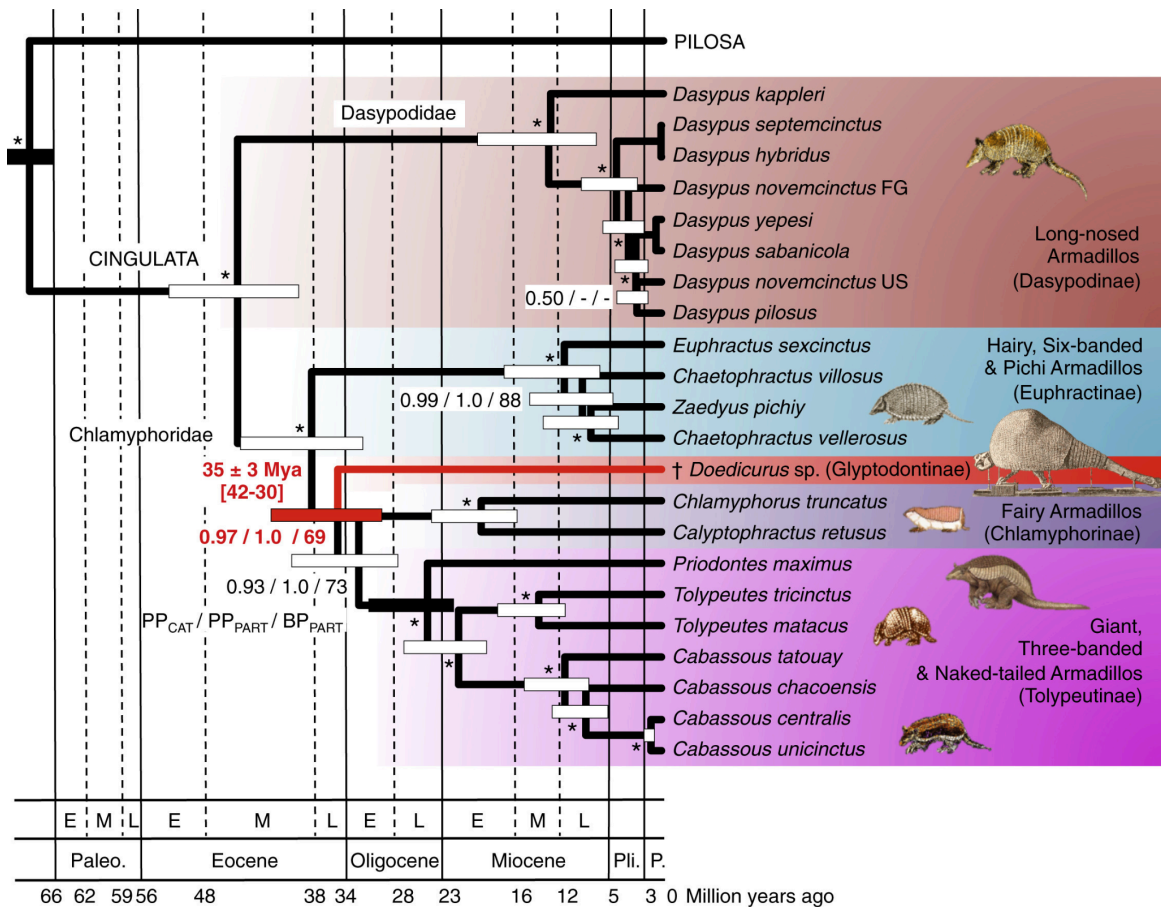


Figura 1.3.1 - A filogenia e escala de tempo molecular de tatus extintos incluindo o gliptodonte *Doedicurus sp.* (em vermelho). Essa árvore mostra a hipótese dos gliptodontes terem divergido de outros cingulados em um ponto muito inicial de sua história filogenética não sólida. Os gliptodontes, a partir dessa análise, estão mais próximos dos tatus atuais. Em português: Long-nosed armadillos = Tatus de nariz comprido; Hairy Six-banded armadillos = Tatus peludos de seis faixas; Fairy Armadillos = Tatus fada; Giant Three-Banded Armadillos = Tatus gigantes de três faixas; Paleo = Paleoceno; Eocene = Eoceno; Oligocene = Oligoceno; Miocene = Mioceno; Million years ago = Milhões de anos atrás. Retirado e modificado de Delsuc et al., (2016).

Além disso, os tatus compartilham outras características, tais como: taxas metabólicas muito baixas (McNab, 1980), o que pode contribuir para as suas capacidades termorreguladoras relativamente fracas. Uma dieta com presas de invertebrados (desenterrando formigueiros e cupinzeiros para encontrar larvas). O período de maior atividade das espécies é à noite e muitas cavam tocas para onde retornam durante o dia. A reprodução é geralmente sazonal, com as fêmeas da maioria das espécies produzindo uma única ninhada por ano. As interações sociais são escassas; as populações da maioria das espécies parecem ser de baixa densidade, consistindo de indivíduos amplamente dispersos que

são relativamente solitários e não sociais (Loughry; McDonough, 2013). Atualmente existem vinte e uma espécies de dasipodídeos e onze espécies que ocorrem no Brasil (Quadro 1.3.1).

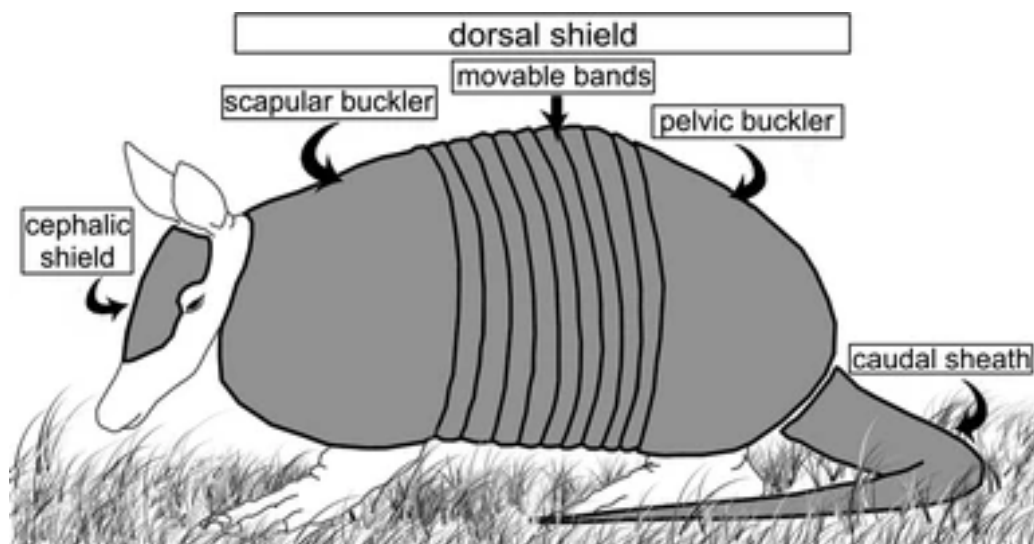


Figura 1.3.2 - Desenho esquemático de *Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1759 adulto exibindo as diferentes partes da carapaça. Em português: Dorsal shield = Escudo dorsal; cephalic shield = escudo cefálico; scapular buckler = escudo escapular; movable bands = bandas móveis; pelvic buckler = escudo pélvico; caudal sheath = bainha caudal. Retirado de Krmpotic et al., (2015).

1.3.3 Pamphateridae

Os pampatérios possuíam osteodermos com formas distintas de redondas a hexagonais, e três largas faixas de placas de armadura articuladas nas costas que lhes conferiam certa flexibilidade (Laurito; Valerio, 2013). Eles se originaram na América do Sul e podem ser rastreados desde o relativamente pequeno *Vassalia* (Mioceno-Plioceno da América do Sul) que provavelmente era muito parecido em forma e tamanho com o atual tatu gigante (*Priodontes maximus* Kerr, 1792), até o *Kraglievichia* de tamanho médio (Plioceno-início do Pleistoceno, América do Sul e Flórida), cujo crânio media cerca de 18 cm até o maior *Pamphaterium* (Pleistoceno médio ao final, América do Sul) que chegava a pesar 210 kg (Figura 1.3.3). Finalmente, havia o enorme *Holmesina* (Pleistoceno, América do Norte), que atingiu os 2 m de comprimento e pesando cerca de 227 kg, quase quatro vezes maior que o moderno tatu gigante. O tamanho e os hábitos lentos dos pampatérios de maior envergadura tornaram impossível subsistir a base de uma dieta insetívora, então eles aparentemente

passaram a pastar utilizando seus dentes bi ou trilobados e suas mandíbulas fortes e altas (que se tornaram cada vez maiores para compensar o forte desgaste) imposto pela sua dieta (Sebastian Tambusso; Fariña, 2015; Ferreira, 2018).

SUPERFAMÍLIA DASYPODOIDEA Gray, 1821

Família Dasypodidae Gray, 1821

Subfamília Dasypodinae Gray, 1821

Gênero *Dasypus* Linnaeus, 1758

Dasypus hybridus (Desmarest, 1804)

Dasypus kappleri Krauss, 1862

Dasypus novemcinctus Linnaeus, 1758

Dasypus pilosus (Fitzinger, 1856)

Dasypus sabanicola Mondolfi, 1968

Dasypus septemcinctus Linnaeus, 1758

Dasypus yepesi Vizcaíno, 1995

Dasypus yepesi Vizcaíno, 1995

Subfamília †Astegotheriinae (Ameghino, 1906)

Subfamília †Stegotheriinae Trouessant, 1898

Gênero †*Riostegotherium* Oliveira; Bergqvist, 1998

Gênero †*Stegotherium* Ameghino, 1887

Quadro 1.3.1 - Listagem dos táxons de tatus, incluindo todas as espécies atuais e extintas. Retirado de Moura de Jesus (2019).

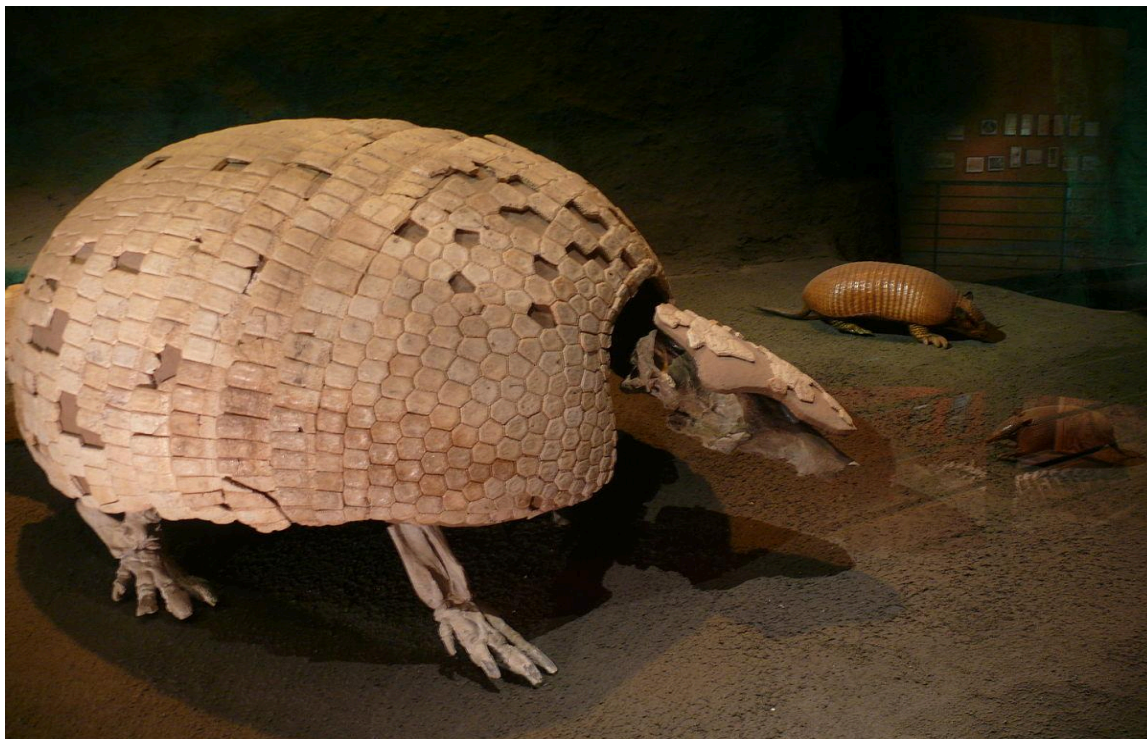


Figura 1.3.3 - Pampaterídeo do gênero *Pampatherium* ao lado de tatus atuais. Adaptado de Ferreira (2018).

1.3.4 Chlamyphoridae

Tanto os clamiforídeos quanto os pampaterídeos possuem especialização em escavação que varia de escavação generalizada e semifossorial a formas fossoriais (Mielke; Amson; Nyakatura, 2018). Os seus estilos de vida são associados a vários níveis de capacidade fossorial. Por exemplo, o tatu-fada-rosa (*Chlamyphorus truncatus* Harlan, 1825) que habita as pastagens secas e as planícies arenosas da Argentina central, depende fortemente de escavações rápidas e de forrageamento subterrâneo (Borghetti et al., 2011) (Figura 1.3.4). Os clamiforídeos podem passar de 80 a 90% do tempo em tocas escavadas por eles (Maccarini et al., 2015; Desbiez et al., 2018), esses são conhecidos por serem principalmente solitários, com rara interação social, concentrada apenas na época de reprodução e durante os cuidados parentais (Desbiez; Borges; Medri, 2006; Superina; Abba, 2018). A sazonalidade observada nos padrões reprodutivos é provavelmente uma resposta a estímulos ambientais em termos de luz solar e ritmos de temperatura (Gilmore, 1981).



Figura 1.3.4 - Foto de um tatu fada-rosa *Chlamyphorus truncatus* Harlan, 1825. Foto retirada da internet de uso livre de autoria de Por Cliff (Flickr), disponível em http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Chlamyphorus_truncatus.htm.

1.3.5 Glyptodontinae

A história biogeográfica e evolutiva dos gliptodontes é dinâmica e complexa. Eles são um dos clados de xenartros envolvidos ativamente no Grande Intercâmbio Biótico Americano como já dito acima. Os gliptodontes mostram indícios de sua presença desde o final do Eoceno até o início do Holoceno em todo o continente americano (Cuadrelli et al., 2018). No início do Pleistoceno, os gliptodontes tornaram-se dominantes nos ambientes do sul, tanto na frequência de registros quanto na distribuição em latitude e altitude (Zurita et al., 2011; Zurita et al., 2017). Seu registro fóssil é principalmente representado por osteodermos desarticulados e fragmentos de crânios. Embora a monofilia dos gliptodontes esteja bem suportada (Janis; Scott; Jacobs, 1998; Fernicola, 2008; Porpino; Fernicola; Bergqvist, 2010), dados moleculares recentes sugerem que este clado seria uma subfamília dentro da família Chlamyphoridae em vez de uma família diferente (Mitchell et al., 2016). Neste trabalho, a fim de não incorrerem em erros pelas diferentes propostas sobre a filogenia desse clado, consideramos os gliptodontes dentro da subfamília Glyptodontinae (Quadro 1.3.2).

Os gliptodontes são um clado composto por herbívoros blindados pastadores grandes a muito grandes, com massas corporais variando entre 100 kg a cerca de 2.000 kg (Vizcaíno et al., 2011; Soibelzon et al., 2012; Quiñones et al., 2020). O clado é conhecido principalmente pela espécie do Pleistoceno *Doedicurus clavicaudatus* (Owen, 1847), uma das maiores e mais bizarras formas do Quaternário, com alguns espécimes tendo massas corporais de cerca de 2.000 kg (Soibelzon et al., 2012). As características mais evidentes desta espécie incluem um tubo caudal em que a parte distal é comprimida dorso-ventralmente e expandida lateralmente, com áreas terminais rugosas e côncavas, provavelmente para a entrada de espinhos córneos (Lydekker, 1895). O registro fóssil e análises biomecânicas recentes mostram que este tubo caudal seria uma arma contra predadores ou para ser usado em combates intraespecíficos (Alexander; Fariña; Vizcaíno, 1999; Blanco; Jones; Rinderknecht, 2009).

A carapaça dos gliptodontes consiste quase exclusivamente em osteodermos fixos, embora faixas móveis incompletas sejam encontradas em algumas espécies (Croft et al., 2007). Os osteodermos dorsais estão posicionados próximos à linha média dorsal da carapaça, enquanto os osteodermos marginais formam a borda. O escudo cefálico é a porção da carapaça que cobre o dorso do crânio e o tubo caudal cobre a cauda. As principais características da superfície dos osteodermos incluem figuras, sulcos e fossas. As figuras são áreas em relevo da osteoderme. Sulci são os sulcos que delineiam as figuras. A figura maior é a figura principal, geralmente delineada pelo sulco principal. Figuras periféricas e sulcos podem circundar a figura principal. As fossas são reentrâncias redondas na superfície da osteoderme que historicamente foram interpretadas como associadas a cabelos; elas são, portanto, geralmente chamados de forames pilíferos (Croft et al., 2007; Vizcaíno; Rinderknecht; Czerwonogora, 2003).

Família †Pachyarmatheriidae Fernicola; Rinderknecht; Jones; Vizcaíno; Porpino, 2018

CLADO †Glyptodontia Ameghino, 1889 (sensu FERNICOLA, 2008)

Família †Propalaeophoridae Ameghino, 1891 (= Propalaeophorinei in FERNICOLA, 2008)

Gênero †Propalaeophorus Ameghino 1887

Família †Glyptodontoinei in FERNICOLA, 2008)

Subfamília †Doedicurinae Ameghino, 1889

Subfamília †Glyptodontinae Gray, 1869

Tribo †Glyptodontini Gray, 1869

Gênero †Glyptodon Owen, 1839

Tribo †Glyptotheriini Castellanos, 1953

Gênero †Glyptotherium Osborn, 1903

Subfamília †Hoplophorinae Huxley, 1864

Tribo †Hoplophorini (Huxley, 1864)

Tribo †Lomaphorini Hoffstetter, 1958

Tribo †Neothoracophorini Castellanos, 1951

Tribo †Neuryurini Hoffstetter, 1958

Tribo †Palaehoplophorini Hoffstetter, 1958

Tribo †Panochthini Castellanos, 1927

Tribo †Plohophorini Castellanos, 1932

Quadro 1.3.2 - Principais grupos de gliptodontes baseado nas classificações de Hoffstetter (1958), Fernicola (2008), Mitchell (2016) e Fernicola et al., (2017). Adaptado pela autora a partir do trabalho de Moura de Jesus (2019).

1.4 Estudo de Espécimes Juvenis: Contexto Geral

Espécimes juvenis de mamíferos extintos do Pleistoceno são relativamente frequentes em coleções fósseis. Alguns trabalhos atribuem informações que contribuem para a compreensão dos estágios de desenvolvimento dos xenartros extintos, tais como: uma breve mas importante contribuição de um espécime exumado do gênero *Scelidotherium* em Buenos Aires, Argentina (Rusconi, 1935); um embrião fossilizado de *Nothrotherium maquinense* (Lund) de Minas Gerais, Brasil (Cartelle, 1982), embora não tenha contribuído com dados significativos sobre este material; um espécime não nascido ou recém-nascido de *Myiodon* (Phyllophaga, Mylodontidae) no sul do Chile (Tonni et al., 2003) e finalmente o estudo da ontogenia de *Eremotherium laurillardi* fornecendo informações valiosas sobre alterações cranianas e dentárias (Cartelle; De Iullis, 2006). Informações adicionais foram acrescentadas em outros trabalhos sobre gliptodontes juvenis do Plioceno e Pleistoceno (Burmeister, 1870; Burmeister, 1874; Ameghino, 1889; Lydekker, 1895; Castellanos, 1940; Vinacci Thul, 1945; Gillette; Ray, 1981; Oliveira; Porpino; Baretto, 2010; Carranza-Castañeda; Gillette; 2011; Chimento; Agnolin, 2011; Gillette et al., 2016). E não podemos deixar de mencionar o trabalho do espécime fetal de *Glyptodon* de Zurita et al. (2009) cuja carapaça dorsal encontrada estava perfeitamente preservada e articulada dentro da região pélvica da mãe sugerindo que o espécime ainda não tinha nascido. No entanto, descrições detalhadas de juvenis de gliptodontes são incipientes, especialmente tratando-se de algumas características que serão detalhadas nos capítulos subsequentes desta tese, tais como: aspectos mandibulares, morfologia dentária, comportamento alimentar, sendo este último refletido no desgaste macroscópico dos dentes.

1.5 *Glyptotherium* sp.

O gênero *Glyptotherium* é um gênero norte-americano que inclui cinco espécies de acordo com Gillette (1974) e Gillette; Ray (1981): *Glyptotherium texanum*, *Glyptotherium arizonae*, *Glyptotherium floridanum*, *Glyptotherium mexicanum* e *Glyptotherium cilíndricum*. Gillette (1974) propôs uma sucessão de três espécies nos Estados Unidos, começando com *G. texanum* nos NALMAS Blancan e Início Irvingtoniano, *G. arizonae* no NALMA Irvingtoniano e *G. floridanum* no NALMA Rancholabreano. A diversidade de gliptodontes da América Central e do Norte é restrita a *Glyptotherium*, com duas cronoespécies sucessivas – *G. texanum* e *G. cilíndricum*. No sul da América do Sul, a diversidade de gliptodontes do Pleistoceno está em estudo, mas evidências preliminares indicam que não mais do que três espécies poderiam ser consideradas válidas, além de uma nova espécie da região andina. Além disso, na América do Sul, *Glyptotherium* cf. *cilíndricum* está presente no norte da Venezuela e na costa nordeste do Brasil (Carlini; Zurita, 2010; Dantas et al., 2013; Zurita et al., 2018).

O gênero é caracterizado por apresentar dentes molariformes superiores e inferiores trilobados, falta de contato entre o unciforme e o dígito V, osteodermos da carapaça dorsal formando uma ornamentação em padrão roseta com a figura central circundada por uma única série de figuras periféricas e osteodermos tuberculosos na margem da carapaça dorsal (Cuadrelli et al., 2018, 2020). A morfologia dos osteodermos que compõem os anéis caudais varia de duas a três fileiras, sendo os maiores subquadrangulares ou hexagonais, com superfície externa muito pontuada e rugosa e os menores com superfícies marcadamente convexas na metade posterior, não formando tubérculos cônicos distintos (Oliveira et al., 2010).

Há evidências de que os gliptodontes chegaram à América do Norte durante o Plioceno (3,9 milhões de anos) com base em descobertas do México (Carranza-Castañeda; Miller, 2004) e reentraram na América do Sul em algum momento durante o Pleistoceno Superior, possivelmente coincidindo com uma elevação glacial do nível do mar (Carlini et al., 2008, Oliveira et al., 2010). Provavelmente estas mudanças paleoclimáticas levaram à retromigração de *Glyptotherium* para a América do Sul, como evidenciado pela presença de cf. *G. cilíndricum* no último Pleistoceno da Venezuela em 16 a 14 mil anos com base no sítio Mauco, ou 12 a 14 mil anos com base no sítio Taima (Cruxent, 1968, Rouse; Cruxent, 1963, Bryan, 1978, Carlini et al., 2022), e nordeste e norte do Brasil em 59 a 64 mil anos (Carlini et

al., 2008, Oliveira et al., 2010, Luna et al., 2018). A presença de *Glyptotherium* no nordeste do Brasil durante o Pleistoceno Superior sugere uma radiação que estava potencialmente relacionada ao **MIS 5** (sigla em inglês para estágio isotópico de oxigênio marinho) que corresponde ao último período interglacial antes do Holoceno e pode ser subdividido em **MIS 5e** que corresponde ao Período Eemiano, mais quente e **MIS 5d-5a** que corresponde a variações menores dentro do período interglacial. Os MIS são numerados de forma alternada, com números ímpares representando períodos interglaciais (quentes) e números pares representando períodos glaciais (frias) (Erickson, 1968; Oliveira et al., 2010).

Os exemplos de *Glyptotherium* desta região leste da América do Sul ocorrem juntamente com uma rota migratória de proboscídeos da América do Norte e Central, conforme proposto por Prado et al., (2003). A fauna de mamíferos associada a *Glyptotherium* é semelhante tanto na América Central (McDonald, 2005; Dávila et al., 2019) quanto no norte da América do Sul e inclui gonfotérios (grupo de proboscídeos extintos), capivaras, preguiças terrestres e artiodáctilos que habitavam um paleoambiente úmido (Gillette; Ray, 1981; Pérez-Crespo et al., 2012, Dávila et al., 2019). Além disso, análises isotópicas de *G. cylindricum* de amostras do final do Pleistoceno do México, revelam uma dieta equivalente de plantas mistas C3/C4, com uma proporção maior de plantas C4 associadas a nascentes de água (Gillette; Ray, 1981).

1.6 Osteoderms

Os osteoderms, elementos fósseis mais frequentes e abundantes no registro fóssil (Vizcaíno, 2009; Carlini; Zurita, 2010), são ossos tegumentares que apresentam uma ornamentação que varia muito de gênero para gênero e até mesmo de espécie para espécie (Ameghino, 1889; Scillato-Yané, 1976; Paula Couto, 1979; Vickaryous; Hall, 2006; Carlini; Zurita, 2010; Fernicola; Porpino, 2012). E isso faz deles o foco principal em estudos taxonômicos, morfológicos e histológicos de cingulados.

A morfologia observada nas superfícies expostas dos osteoderms da carapaça dorsal tem sido bastante utilizadas como fontes diagnósticas para identificar diferentes gêneros. Os caracteres mais usados para diferenciação são: o número de figuras periféricas, a espessura, o grau de rugosidade, morfologia dos sulcos radiais e periféricos e o padrão de ornamentação (Zurita et al., 2018) (Figura 1.6.1) (Figura 1.6.2).

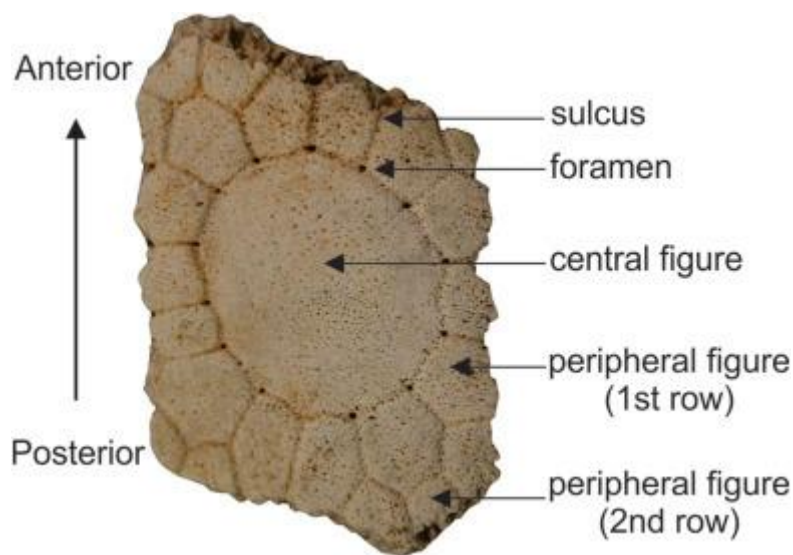


Figura 1.6.1 - Caracterização de um osteodermo da carapaça dorsal de um Gliptodontinae adulto. Em português: sulcus = sulco; foramen = forame; central figure = figura central; peripheral figure = figura periférica; row = fileira. Retirado de Brandoni; Ruiz (2021).

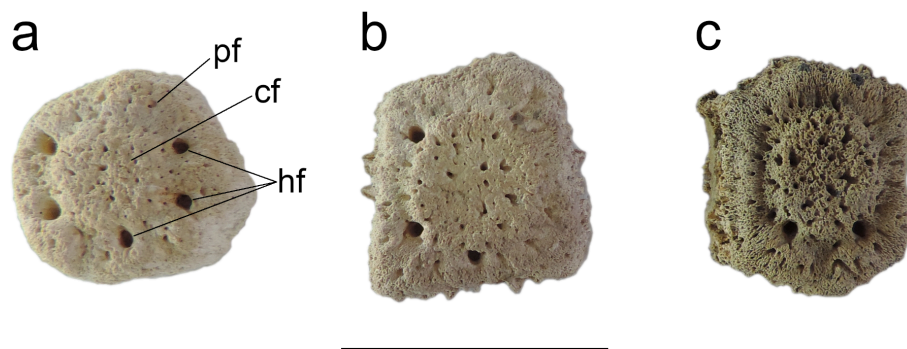


Figura 1.6.2 - Vista externa dos osteodermos da carapaça de um juvenil Gliptodontinae. Escala = 30 mm. Em português: pf = figura periférica; cf = figura central; hf = poço pilífero. Elaborado pela autora.

A histologia óssea fornece detalhes da biologia e fisiologia de um organismo extinto que, de outra forma, não estariam disponíveis apenas na morfologia ou anatomia. Ao estudar a composição microestrutural de ossos fossilizados, podemos obter informações importantes sobre as taxas de crescimento dos vertebrados, padrões de história de vida e maturidade. Com base na proporção e organização de diferentes tipos de tecido ósseo podemos concluir que animais que crescem rapidamente depositam osso desorganizado e altamente vascularizado, enquanto animais de crescimento lento depositam osso bem organizado e menos vascularizado (Amprino, 1947; de Margerie; Cubo; Castanet, 2002; Montes; Cubo; Castanet, 2010; Lee, 2004; Lee; O'Connor, 2013). Sendo assim, a microestrutura dos ossos fósseis provou ser uma ferramenta poderosa para decifrar os sinais biológicos neles registrados. Os mesmos componentes básicos do osso existem em todas as classes de vertebrados (Riquelme, 1991).

Os estudos sobre xenartros conduzidos por Hill (2006), Wolf (2007), Krmpotic et al., (2009), Wolf; Kalthoff; Sander, (2012), Da Costa Pereira et al., (2012) e Asakura; Oliveira (2021), mostram que as características da microestrutura anatômica dos osteodermos e ossos longos são altamente relevantes para os estudos das relações evolutivas, além de fornecerem caracteres diagnósticos em níveis taxonômicos mais baixos (gênero e espécie), e informações sobre estruturas de tecido mole que não foram preservados em fósseis.

As principais características dos osteodermos dos cingulados incluem uma estrutura conhecida como “estrutura-sanduíche”, o díploë, que consiste de osso trabecular interposto entre camadas ósseas compactas (Wolf, 2007) (Figura 1.6.3).

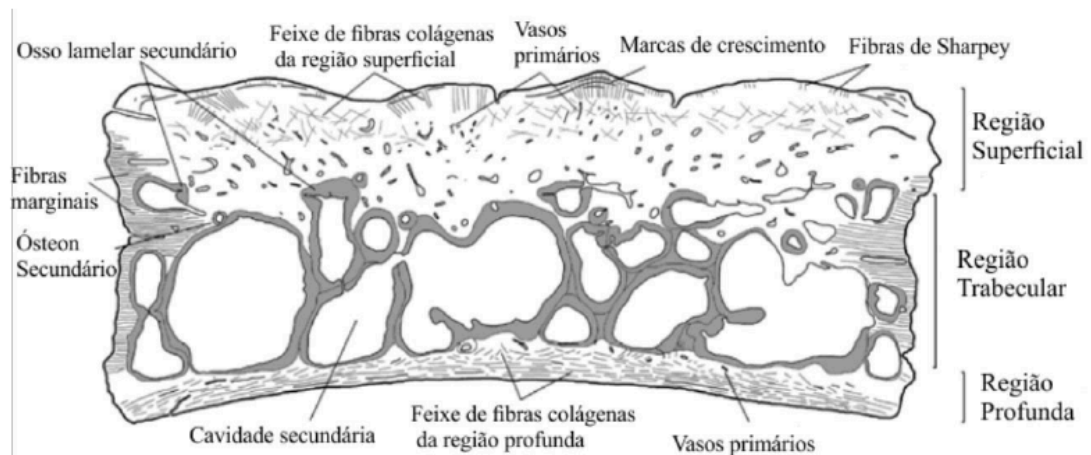


Figura 1.6.3 - Esquemática de um osteodermo padrão de Cingulata exibindo a divisão de seções e as estruturas encontradas em cada seção. Escala = 30 mm. Retirado e adaptado de Wolf 2007 e Asakura; Oliveira (2019).

Osteodermos em tatus, pampatérios e gliptodontes exibem basicamente uma estrutura histológica aproximadamente semelhante. Seus córtices podem ser feitos de tecido ósseo primário (principalmente no córtex superficial) ou de tecido ósseo de fibras paralelas (córtex profundo), mas em ambos os casos, as características histológicas desses tecidos são relativamente atípicas porque eles também integram numerosos feixes fortes de fibras originando-se da derme circundante (Buffrénil; Quilhac, 2021).

2 CENÁRIO GEOLÓGICO E MATERIAL

2.1 Contexto Geográfico e Geológico

O município de Iramaia localiza-se 409 km a sudoeste de Salvador no estado da Bahia, 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).

O município apresenta dois domínios geológicos distintos: a região oeste caracterizada por litotipos das bacias sedimentares proterozóicas (Grupo Paraguaçu, Grupo Chapada Diamantina e Formação Bebedouro e Unidades Gabriel e Nova América indivisas) e a região central e leste, por litótipos do grupo Contendas Mirante, complexo Mairi e corpos granitóides (Vieira et al., 2005).

No município encontram-se duas das cinquenta maiores cavernas do estado da Bahia (totalizando 623 identificadas até 2019). São elas: a Gruta do Calixto, classificada como a 35ª maior com extensão de 2000 metros e a Gruta da Lapinha, que ocupa a 41ª posição com 1777,47 metros de comprimento e um desnível de 55,54 metros (Moura de Jesus, 2015). As coordenadas geográficas da Gruta da Lapinha são 13°19'15,54338"S / 40°58'45,76346"W, localizada a uma altitude de 641 metros. Essa caverna pertence à Formação Salitre, inserida no Grupo Una, pertencente ao Supergrupo São Francisco (Vieira et al., 2005; Moura de Jesus, 2015).

A Formação Salitre é composta por calcilutitos e calcarenitos finos, nos quais são observadas esteiras microbianas e estromatólitos colunares proterozóicos. Afloram intercalações de rochas dolomíticas e de calcários escuros recristalizados, além de níveis de sillexito, arenito e pelito (Vieira et al., 2005; Brito Neves; dos Santos; da Cruz Campanha, 2012). Esta formação constitui a base do Grupo Una, cuja sedimentação teve início no Neoproterozoico sobre o Cráton do São Francisco e a deformação subsequente está associada ao ciclo orogênico brasileiro (Chaves et al., 2013; Azmy et al., 2007). A disposição das camadas calcárias e suas várias fraturas facilitaram a infiltração de água, resultando em um relevo cárstico, com depressões e cavernas calcárias (Jesus, 1985).

No segundo nível inferior da Gruta da Lapinha, um esqueleto de cingulado foi descoberto em meados de 2012. No ano de 2014, foram encontrados dois pampatérios e diversos espécimes de gliptodontes (Moura de Jesus, 2015) (Figura 2.1.1). Essas cavernas apresentam um grande potencial para achados de fósseis de vertebrados do Quaternário, como sugerem alguns autores sobre a 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., 2011).

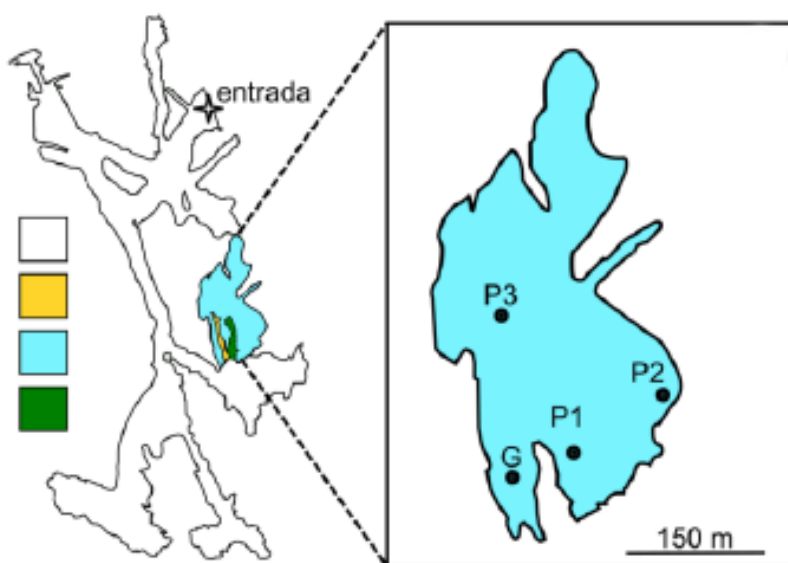


Figura 2.1.1 - Mapa do segundo nível inferior da Gruta da Lapinha mostrando os pontos onde os fósseis foram encontrados (mapa adaptado e disponibilizado pelo GPME). Legendas: **branco**, nível térreo da caverna; **amarelo**, primeiro nível inferior; **azul claro**, segundo nível inferior; e **verde escuro**, terceiro nível inferior da caverna. Abreviações: **G**, local onde os gliptodontes foram coletados; **P1** e **P2**, os locais onde os pampatérios foram coletados. Adaptado e retirado de Moura de Jesus, 2015.

2.2 Material

2.2.1 Material Coletado

Fósseis de mamíferos encontrados em cavernas contribuem para o entendimento da diversidade faunística do Quaternário em várias partes do Brasil, com muitas espécies descritas, incluindo membros da superordem Xenarthra (Moura de Jesus; Fernandes, 2014). No entanto, a coleta em ambientes cavernícolas é geralmente mais desafiadora, muitas vezes requerendo profissionais especializados (Nobre; Carvalho, 2004). Além do mais, a sedimentação e a fossilização ocorrem de maneira particular nesses ambientes (Andrews, 1990).

No segundo nível inferior da Gruta da Lapinha, durante uma expedição de resgate de fósseis de *Holmesina* spp., nossa equipe, em parceria com o Grupo Pierre Martin de Espeleologia – GPME, encontrou mais ossos de cingulados referentes a gliptodontídeos juvenis. Os ossos (inteiros, fragmentados ou incompletos) e os osteodermos dos espécimes estavam espalhados no piso da caverna sobre rochas roladas de um desmoronamento do nível superior.

O material coletado foi levado ao Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia do DEBE-UFSCar em São Carlos-SP, limpo e depositado no acervo do laboratório. Após análises, estudos e comparações foi concluído que os pampatérios coletados na Gruta da Lapinha correspondem a três espécimes de *Holmesina* (LPP-PV-001 - o primeiro a ser descoberto e o mais completo), o segundo (LPP-PV-002) e o terceiro (LPP-PV-003). Os fósseis gliptodontíneos foram registrados como LPP-PV-005 (o mais completo e mais jovem), LPP-PV-006 (juvenil) e LPP-PV-007 (subadulto) (vide Tabela 2.1.1). Para maiores informações sobre os espécimes de *Holmesina* ver o trabalho de Moura de Jesus (2015) e Moura et al. (2019). Os detalhes sobre o estado de preservação dos gliptodontíneos trabalhados nesta tese podem ser vistos na tabela 2.2.1.

Tabela 2.2.1 - Aspectos de preservação dos gliptodontíneos da Gruta da Lapinha.

Características	Espécime (tombo)		
	LPP-PV-005	LPP-PV-006	LPP-PV-007
Espécie	<i>Glyptotherium</i> sp.	<i>Glyptotherium</i> sp.	<i>Glyptotherium</i> sp.
Endoesqueleto	Pouco completo	Pouco completo	Nulo
Exoesqueleto	Pouco completo	Muito pouco completo	Unidades
Ontogenia	Muito jovem	Jovem	Subadulto
Articulação do endoesqueleto	Desarticulado	Desarticulado	-
Fragmentação	Média	Nula	Nula
Marcas de invertebrados	Osteodermos	Nulo	Nulo

2.2.2 Material Estudado no Presente Trabalho

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

- Anteriormente registrado: LPP-M-125
- Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA.
- 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.

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

- Anteriormente registrado: LPP-M-125
- Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA
- Diáfise do fêmur direito, vértebras caudais e alguns osteodermos dorsais da carapaça

2.2.3 Material Comparativo e de Consulta

LPP-PV-007 — Glyptodontinae (subadulto)

- Anteriormente registrado: LPP-M-125
- Proveniência: Gruta da Lapinha, Iramaia, BA
- Alguns osteodermos dorsais da carapaça, pode tratar-se de mais de um indivíduo (ainda incerto).

LPP-PV-009 — Glyptodontinae (adulto)

- Proveniência: Gruta do Calixto, Iramaia, BA.
- Fêmur com epífises distal e proximal.

LPP — *Dasybus novemcinctus*

- Esqueleto e carapaça completos.

MNAP-V 6146 — *Glyptodon* sp. (juvenil)

- Mandíbula completa.

UMMP 34 826 — *Glyptotherium* sp. (adulto)

- Mandíbula completa.
- Ossos pós-cranianos.

LPP — *Tolypeutes tricinctus*

- Escudo pélvico da carapaça.

LPP — *Cabassous tatouay*

- Animal completo

LPP — *Myrmecophaga tridactyla*

- Esqueleto completo.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo Geral

O objetivo primário desta pesquisa foi descrever e comparar os espécimes de gliptodontíneos juvenis da Gruta da Lapinha de forma a entender e fornecer informações robustas e coesas da série ontogenética desses magníficos animais.

3.2 Objetivos Específicos

- Analisar morfologicamente os fósseis de gliptodontíneos disponíveis no Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia do Departamento de Biologia Evolutiva da UFSCar, caracterizando-os e datando-os.
- Analisar os estágios iniciais de desenvolvimento das espécies, visto que, exibem características juvenis e sucessórias que permitem o delineamento de um estudo ontogenético.
- Investigar o desgaste dentário de um dos espécimes juvenis com o intuito de obter informações que corroborem ou não hipóteses de comportamento alimentar deste juvenil.

4 RESULTADOS

Os resultados desta tese estão divididos em um artigo científico e um protocolo (em desenvolvimento) não destrutivo de obtenção de cicatrizes e pequenas marcas em material frágil, especialmente tratando-se de partes de ossos cranianos e dentes ainda presos a mandíbula. O primeiro artigo já está submetido à Revista *Journal of Mammalian Evolution* na data de cinco de maio (05/05/2024).

Artigo: Contribuições ao estudo ontogenético e hábitos alimentares de dois espécimes juvenis de *Glyptotherium* sp. (Cingulata, Glyptodontidae) do Pleistoceno Tardio da Bahia, Brasil

“Contributions to the ontogenetic study and feeding habits of two juvenile specimens of *Glyptotherium* sp. (Cingulata, Glyptodontidae) from the Late Pleistocene of Bahia, Brazil”

Autores: Nancy de Fátima Chaves Rêgo, Jorge Moura de Jesus, Lidiane Asevedo, Marcelo Adorna Fernandes

Protocolo: Desenvolvimento de metodologias que usem ferramentas aplicadas a dentes ainda presos à mandíbula e extremamente frágeis para a obtenção de informações de mesodesgaste e microdesgaste dentário.

Autores: Nancy de Fátima Chaves Rêgo, Lidiane Asevedo, Marcelo Adorna Fernandes

4.1 Anatomia dentária Xenarthra

A dentição de Xenarthra desvia-se em vários aspectos do padrão geral dos mamíferos. Uma dentição altamente derivada já estava presente nos primeiros membros do grupo. Em quase todos os xenartros, os dentes anteriores são fortemente reduzidos ou ausentes (com os tamanduás não tendo nenhum dente) e os dentes da bochecha tendem a ser morfologicamente semelhantes entre si. Na verdade, em gliptodontes, pampatérios e tatus, os dentes da bochecha são homodontes, isto é, extremamente semelhantes entre si, que não é possível uma distinção entre pré-molares e molares (Fariña; Vizcaíno; Iuliis, 2013).

A diferença entre os xenartros e quase todos os outros mamíferos a este respeito é que os xenartros (com exceção de *Dasybus* e seu parente extinto *Propaopus*) são monofiodontes, ou seja, eles não substituem seus dentes (não possuem dentição decídua). Em vez disso, seus dentes têm uma cavidade pulpar aberta e crescem continuamente (os dentes juvenis são inicialmente piramidais ou cônicos, mas com o crescimento e desgaste contínuos tornam-se paralelos) (Pujos et al., 2007).

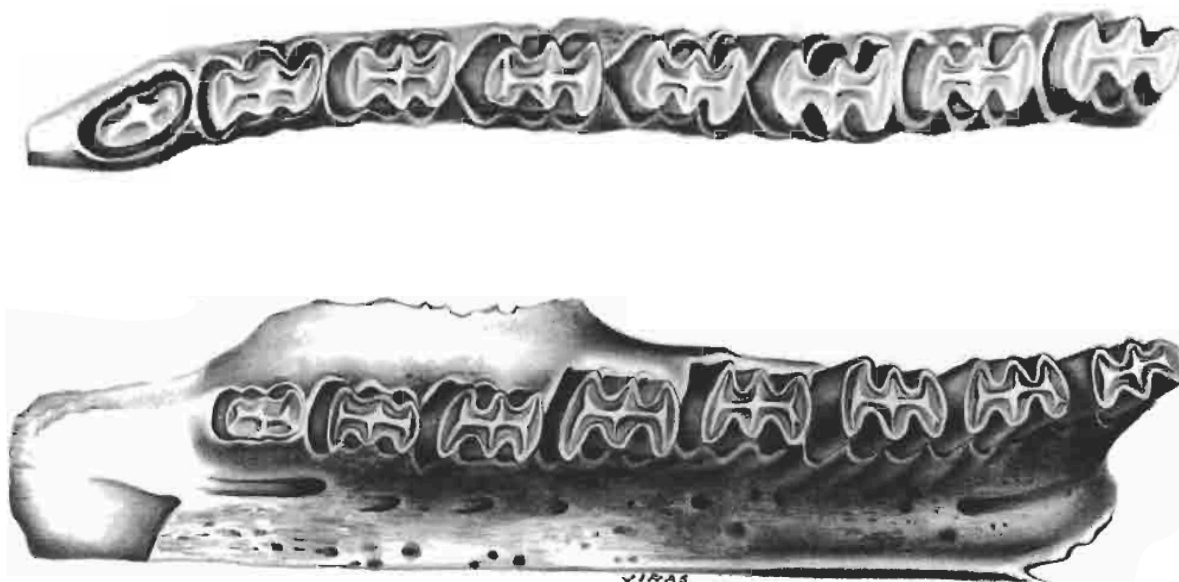


Figura 4.1.1 - Fileira dentária inferior e fileira dentária superior, respectivamente, de gliptodontes. Escala = 30 mm. Adaptado e retirado de Burmeister, 1874.

Outra característica dos dentes é a falta quase universal de esmalte. O esmalte foi relatado para o tatu *Utaetus* por Simpson (1937) e sua presença foi confirmada por Kalthoff (2011). Da mesma forma, Martin (1916) observou que tanto os dentes juvenis quanto os adultos do gênero *Dasypus* apresentam uma fina cobertura de esmalte que se desgasta rapidamente. Os dentes são formados a partir de diferentes tipos de dentina, normalmente um núcleo interno mais macio rodeado por uma camada mais dura.

A mandíbula em gliptodontes tem a característica distintiva de um ângulo altamente desenvolvido. Cada hemimandíbula (Figura 4.1.1) possui uma fileira de oito dentes molares que ficam paralelos ao plano sagital e são sinusóides em vista lateral. Os dentes têm uma curiosa morfologia sem o padrão tribosfênico geralmente presente em outros mamíferos (Vizcaíno et al., 2004; Vizcaíno, 2009).

Contributions to the ontogenetic study and feeding habits of two juvenile specimens of *Glyptotherium* sp. (Cingulata, Glyptodontidae) from the Late Pleistocene of Bahia, Brazil

NANCY DE F. C. REGO,^{*,1} JORGE M. DE JESUS,² LIDIANE ASEVEDO,³ MARCELO A. FERNANDES⁴

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 13565905, Brasil, nancyfcr@gmail.com;

<https://orcid.org/0000-0001-7409-1177>

² Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 13565905, Brasil, mouradejesus@gmail.com;

³ Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 49100000, Brasil, lidi.asevedo@gmail.com;

⁴ Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 13565905, Brasil, mafernandes@ufscar.br

*Corresponding author. Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, 13565905, Brasil.

Abstract

Glyptodontids form a group that comprises the most peculiar armored herbivores; its oldest specimens originating from tropical areas of South America during the Middle-Late Miocene. Juvenile specimens of cingulate are relatively frequent in fossil collections around the world, however the knowledge about their juvenile stages is still incipient. Morphological variations seen in the different stages of development of an individual are very important to understand its life history, especially when dealing with fossil material with scarcity of information. Very few studies describe in detail the mandibular parts and teeth of a juvenile specimen, none of them exploring the eating behavior based on dental mesowear and microwear. Here we describe and present the morphological features of a juvenile specimen of Cingulata Glypodontinae, assigned to the genus *Glyptotherium*. Such features range from an almost complete hemimandible, dental morphology, ornamentation pattern of osteoderms, postcranial bones, and dietary and food information from the data we obtained from studies with dental mesowear and microwear texture analysis. This work contributes to filling gaps in the analysis carried out in individuals from different ontogenetic series and in the understanding of when the eating behavior of these individuals changed.

Keywords: Cingulata, Dental mesowear, *Glyptotherium*, Juvenile, Morphology

Introduction

Xenarthra is a clade of placental mammals endemic to the Neotropics, containing 31 extant species and more than 200 described fossil species (Mckenna and Bell 1997; Gaudin and Wible 2006; Möller-Krull et al. 2007). They are recognized by their own peculiar morphology, usually associated with adaptations to fossorial or arboreal habits (Casali and Perini 2017). The feeding morphological specializations present in the group are also distinguished. Xenarthra has a wide range of feeding strategies, including omnivory, insectivory, myrmecophagy, herbivory and carnivory (Gaudin and Croft 2015). Within the clade, the Cingulata — the group that includes armadillos and their extinct relatives — is the most diverse and geographically distributed (Gaudin and Lyon 2017).

Glyptodontids form a group of impressive armored herbivores. The clade oldest specimens originate from tropical areas of South America during the Middle-Late Miocene (Cuadrelli et al. 2020). They also constitute one of the broadest radiations of America and their evolutionary history can be related to the emergence of open biomes in the late Eocene-Oligocene (Núñez-Blasco et al. 2021). Most glyptodonts, are characterized by extensive and dense dermal armor composed mainly of fixed osteoderms (Croft et al. 2007). Its fossil record is mostly composed of disarticulated osteoderms and skull remains (Ruiz et al. 2020). They have a robust masticatory apparatus with complex, lobulated teeth that include a central region of harder and often branched osteodentin, an orthodentin matrix, and an outer layer of cementum that is typical of all Xenarthra (Vizcaíno 2009). True enamel is absent in glyptodont (and most Xenarthra) teeth and osteodentin performs its function.

Juvenile specimens of extinct Pleistocene mammals are relatively frequent in fossil collections. Some works provide information about the ontogenetic stages of unborn, newborn and juvenile, such as an exhumed specimen of the genus *Scelidotherium* in Buenos Aires, Argentina (Rusconi 1935), a fossilized embryo of *Nothrotherium* from Minas Gerais, Brazil (Cartelle 1982), an unborn or newborn specimen of *Myloodon* in southern Chile (Tonni et al. 2003) and finally the ontogeny study of *Eremotherium laurillardii*; all of them offering valuable information on cranial and dental alterations (Cartelle and De Iuliis 2006). Some juvenile examples of Miocene propalaehoplophorinae glyptodont species were described briefly by Scott (1903), Ameghino (1920) and Tauber (2000), although without much detail. Additional detailed information were presented in other studies on juvenile Pliocene and Pleistocene glyptodonts (Burmeister 1870, 1874; Ameghino 1889; Lydekker 1895; Castellanos 1940; Vinacci Thul 1945; Gillette and Ray 1981; Oliveira et al. 2010;

Carranza-Castañeda and Gillette 2011; Chimento 2011; Gillette et al. 2016). Also, we cannot fail to mention the work on a fetal specimen of *Glyptodon* by Zurita et al. (2009). However, detailed descriptions of glyptodont juveniles are incipient, especially when it comes to mandibular characteristics, dental morphology and feeding behavior.

In this work, we perform a detailed morphological description of two juvenile specimens (LPP-PV-005 and LPP-PV-006) attributed to the genus *Glyptotherium* by Moura de Jesus (2019), recovered from Lapinha Cave in the State of Bahia, Brazil, to provide and discuss characteristics that allow the differentiation between adults and juveniles glyptodonts, in addition to investigating dental mesowear and microwear to obtain answers about the following two possible scenarios of feeding behavior:

- 1) The specimen is newborn; teeth emerge in the placenta; occlusal wear is explained by tooth-to-tooth contact.
- 2) The specimen is a juvenile that, while still nursing, had already started feeding on solid foods. The observed occlusal wear is therefore the result of tooth-to-food contact.

Geological Setting

The fossil material studied in this work comes from the municipality of Iramaia, State of Bahia, Brazil (Fig. 1a-b). It is a region with semi-arid climate and karst topography, exhibiting a complex system of caves (Vieira et al. 2005). The Lapinha Cave (in Portuguese: Caverna da Lapinha or Gruta da Lapinha), located in the rural area of Iramaia (13°19'15.54338"S/40°58'45.76346"W) and is 1,777.47 m long and has an approximate altitude of 641 m above sea level from the sea (Fig. 1c); inside there are preserved bone accumulations of Quaternary mammals (Moura de Jesus 2015).

The Lapinha Cave was created by carbonate rocks that originated from the Salitre Formation. This Formation is the basis of the Una Group, whose deposition began in the Neoproterozoic in the São Francisco Craton, and its subsequent deformation is linked to the Brazilian orogenic cycle (Chaves et al. 2013; Sanches et al. 2007). The arrangement of the limestone layers and their various fractures made water infiltration easier, characterizing the karst relief with limestone depressions and caves (Jesus et al. 1985). In the second lower level of the Lapinha Cave, during an expedition to recover fossils of *Holmesina* spp., our team, in partnership with the Pierre Martin Speleology Group (GPME), found more cingulate bones related to juvenile glyptodontids. The bones (whole, fragmented, or incomplete) and osteoderms of the specimens there were scattered on the cave floor on rocks rolled down by a

landslide on the upper level. The material found was dated by our team to be from the Late Pleistocene Lujanian period (SALMA), ca. 13,130 B.P. (Fig. 1 a-c).

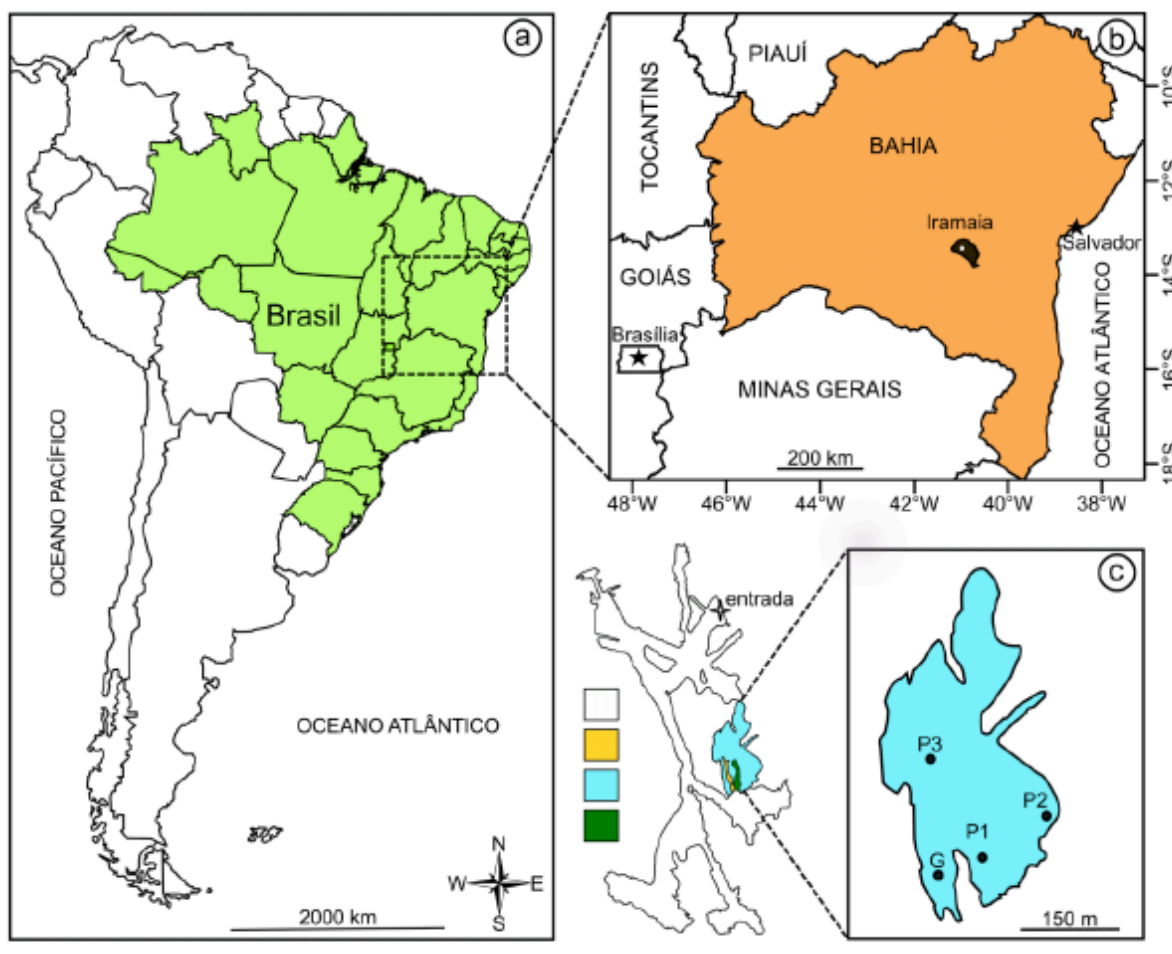


Fig 1 Location and map of Gruta da Lapinha. **a-b**. Location of the municipality of Iramaia, Bahia, Brazil; **c**, Map of Gruta da Lapinha with emphasis on its second lower level showing the points where the fossils were found (GPME). Captions: **white**, ground level of the cave; **yellow**, first lower level; **light blue**, second lower level; **dark green**, third lower level of the cave. Abbreviations: **G**, collected glyptodontids; **P1** and **P2**, pampaterids collected. Source: extracted from Moura de Jesus (2015).

Materials and Methods

Fossil sampling, measurements and images

All fossil material (LPP-PV-005 and LPP-PV-006) was cleaned and deposited at the LPP at UFSCar, State of São Paulo, Brazil. Specimen LPP-PV-005 is the most complete and youngest. Specimen LPP-PV-006 is more fragmented and appears to be at a more advanced ontogenetic stage than LPP-PV-005. All measurements are expressed in mm. To measure the osteoderm and bones, a mechanical caliper with an error of 0.5 mm was used. The photos were taken with a Leica MC170 HD camera coupled to a Leica M205C stereomicroscope. Scanning electron microscopy (SEM) images were obtained using a scanning electron microscope (JEOL JSM 5600 PV) at the Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia de Hymenoptera Parasitoides. Furthermore, all material was compared with juvenile specimens of *Glyptodon* sp. and *Glyptotherium* sp. described in the literature (Zurita et al. 2009b; Luna and Krapovickas 2010; Zurita et al. 2011; Luna et al. 2018). The hypsodontia index was calculated adapting a method developed for ground sloths by Bargo et al. (2006a) using the depth (dorsoventral diameter) of the jaw at m3 divided by the length (anteroposterior diameter) of the tooth row (here it's from m2 to m7). Instead of measuring the mandible depth at m6 as Vizcaíno et al. (2011), we kept it at m3 because it's where this variable presents its maximum value.

General Dentition Terminology

The descriptive parameters used in this work for general anatomy come from De Iuliis and Pulerà (2019); for the nomenclature of teeth and jaws we follow Hillson (2016); for glyptodonts and anatomical terminology of the cingulates we follow Fariña and Vizcaíno (2001), Kalthoff (2011, 2020), Verde and Resar (2012), Saarinen and Karne (2017), and Ruiz et al. (2020). The glyptodont dentition is made up of 8 teeth in each hemimandible and 8 teeth in each dentary, making a total of 32 teeth (Gillette and Ray 1981). All teeth are considered molariform. In the front teeth the ridges are arranged longitudinally, and in the back teeth the lobes are almost completely transverse (Fariña and Vizcaíno 2001). The teeth of glyptodonts are hypsodonts, that is, they have a high crown, without roots, and with continuous growth. They also present a combination of tissues that are arranged in: osteodentin (inner layer), orthodentin (intermediate layer), and a hypermineralized orthodentin (outer layer) — the intermediate layer being the softest (Kalthoff 2011). The hard orthodentin forms a raised ridge

(where food is processed), while the middle layer — unique to extinct cingulates — is eroded during chewing (Kalthoff 2020).

Comparisons with Juvenile and Adult Specimens of *Glyptodon* and *Glyptotherium*

The carapace anatomy of *Glyptotherium* differs from other late Pleistocene genera in size — it's one of the smallest — and by the presence of osteoderms with thinner thickness, shallow depth in the grooves (outer surface) and simple caudal armor (Gillette et al. 2016). The osteoderms on the edge of the dorsal carapace are conical and the caudal rings are smaller in juveniles and females of *Glyptotherium* (Zurita et al. 2018). The proportions of central figures in juvenile osteoderms differ from adults, as central figures are markedly larger relative to the periphery (Gillette et al. 2016). The short and high jaw is typical of glyptodonts, which also have a peculiar dental design not shared with any other mammal except pampatherids (Zurita 2009). *Glyptodon* and *Glyptotherium* have small differences in their morphology and mandibular size, with *Glyptodon* being about 10% larger compared to the mandibular size of a *Glyptotherium*. In the lower dentition, m1 and m2 are trilobed in *Glyptodon*, and in *Glyptotherium* m1 is ellipsoidal and m2 is submolariform. From m3 to m8 there are no differences between both genera (Zurita et al. 2018). To date, no mandibular or dental details or description of the occurrence of osteoderms associated with skeletal elements of *Glyptotherium* juveniles have been reported, although there are studies that report the same characters in Glyptodontidae and Pampatheriidae (Farinã and Vizcaíno 2001; Zurita et al. 2009; Gillette et al. 2016; Luna et al. 2018; Ruiz et al. 2020; Avilla et al. 2022).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

MAMMALIA Linnaeus, 1758

XENARTHRA Cope, 1889

CINGULATA Illiger, 1811

GLYPTODONTIDAE Gray, 1869

GLYPTODONTINAE Gray, 1869

GLYPTOTHERIUM Osborn, 1903*GLYPTOTHERIUM* sp.

Type Species: *Glyptotherium texanum* Osborn, 1903; Llano Estacado, Texas, USA; late Pliocene–early Pleistocene.

Referred Specimens: LPP-PV-005, fragments of the right and left jaws; sphenoidal fragment (complete body and incomplete wings); an almost complete left hemimandible (containing m2–m7 molariforms); 50 dorsal osteoderms of the carapace; and the diaphysis of the right femur. LPP-PV-006, diaphysis of the right femur, caudal vertebrae, and some dorsal osteoderms of the carapace.

Geographic and Stratigraphic Provenance: Two juvenile specimens of *Glyptotherium* sp. were found in the second lower level of Lapinha Cave in the Municipality of Iramaia, Bahia, Brazil associated with two specimens of Pamphathiidae (Moura et al. 2019).

Institutional abbreviations: **LPP**, Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia, São Carlos, São Paulo, Brasil; **UFSCar**, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil; **UFRJ**, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; **UERJ**, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; **UFSE**, Universidade Federal de Sergipe, Aracaju, Sergipe, Brasil; **GPME**, Grupo Pierre Martin de Espeleologia; **MNPA-v**, Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico, Tarija, Bolivia.

Anatomical abbreviations: **M**, Molariforme superior; **m**, molariforme inferior.

Description

Skull

Only the right and left maxillae and the sphenoid bone of LPP-PV-005's skull were preserved.

Maxillae

Both maxillae are incompletely preserved; however, the descending process region is more intact (Fig. 2a). The descending process of the zygomatic arch is less robust than in adult specimens, but it's dimensionally similar to that of juvenile *Glyptodon* MNAP-V 6146 (Table 1). The infraorbital foramen is oval as in adult species of Glypodontinae and MNAP-V 6146, but the diameter is larger than in MNAP-V 6146. In the occlusal view, two trilobed alveoli are observed in the left maxilla (Fig. 2c), while, in the right maxilla, three alveoli can be seen.

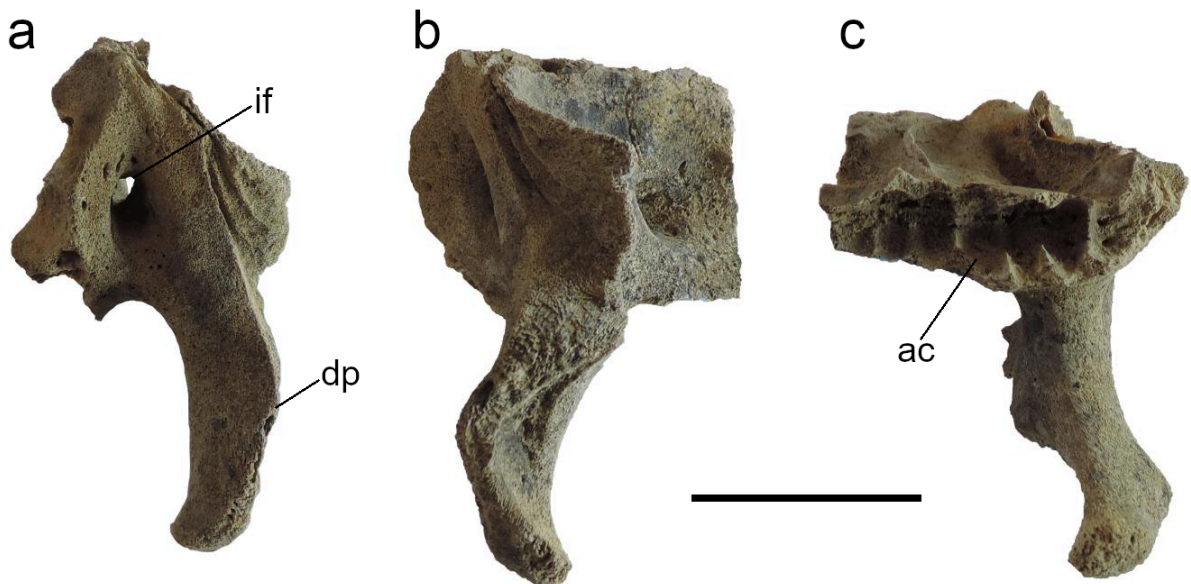


Fig 2 Left maxillary bone of a *Glyptotherium* sp. (LPP-PV-005). **a**, front view; **b**, side view; **c**, occlusal view. Abbreviations: if = infraorbital foramen; dp = descending process; ac= alveolar crest. Scale bar equals 30 mm.

Table 1 Comparative measurements of juvenile Glyptodontine specimens. Abbreviations: **m2**, second molariform; **m7**, seventh molariform; **rig**, right side; **left**, left side.

Bone	Structure		Measurements (mm)	Specimens			
				LPP-PV-0 05	LPP-PV-00 6	MNAP-V 6146*	
Mandibule	Horizontal branch		Maximum length	130.4	-	86.0	
			Maximum height	33.9	-	21.0	
	Dental row (m2-m7)		Maximum length	76.9	-	-	
	Angular process		Height	28.7	-	-	
	Ascending branch		Maximum width	57.9	-	35.0	
Maxillae	Nasal opening	right	Length	17.5	-	15.0	
		left	Length	18.2	-	15.0	
	Descending process	right	Length	-	-	37.0	
		left	Length	34.2	-	37.0	
	Infraorbital foramen	right	Depth	17.0	-	-	
			Height	12.9	-	7.5	
				Width	6.7	-	4.5
		left	Height	11.1	-	7.5	
			Width	6.5	-	4.5	
	Maxillary foramen	right	Height	6.4	-	-	
			Length	4.9	-	-	
		left	Height	5.6	-	-	
					Length	7.2	-
	Alveolus	right	Length	14.1	-	-	
left		Length	14.5	-	-		
Sphenoid	Basisphenoid		Length	16.2	-	-	
			Diameter	6.5	-	-	

Femur	Diaphysis	Maximum length	111.7	203.0	60.0
		Minimum width	34.5	48.0	25.0
		Maximum width	72.0	128.0	-
Osteoderms	Total	Thickness	13.0	-	-
	Exposed surface	Middle area (mm ²)	40.0	-	-

*Data extracted from Zurita et al. (2009b).

Sphenoid

The body of the sphenoid is complete (Fig. 3). In the ventral view, the basisphenoid region is flat with posterolateral grooves at the base of the pterygoid processes. In the dorsal view, there is a shallow pituitary fossa in the center of the body. Posteriorly there is a round *dorsum sellae*. Laterally, the large wings are fragmented, but the left foramen ovale has a large diameter and is the only preserved foramen.

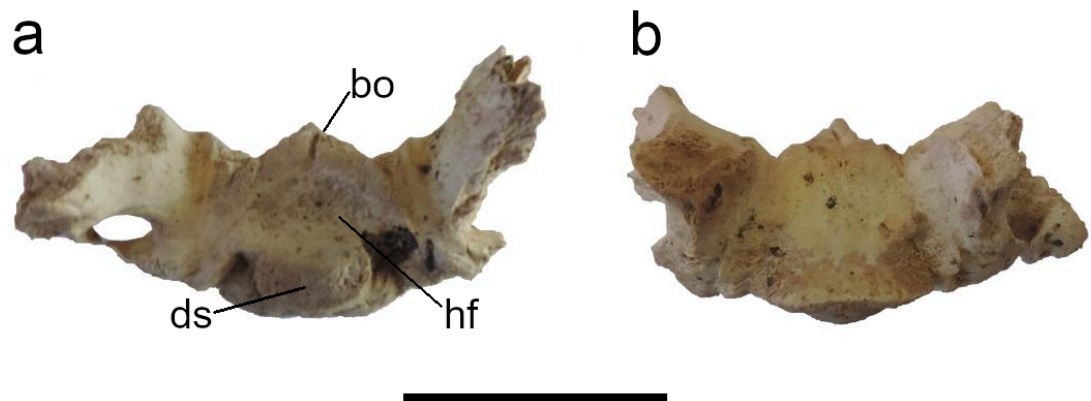


Fig 3 Sphenoid bone of LPP-PV-005. **a**, dorsal view; **b**, ventral view. Abbreviations: bo = body; ds = dorsum sellae; hf = hypophyseal fossa. Scale bar equals 30 mm.

Mandible

Only the left hemimandible of LPP-PV-005 was found (fig. 4). The mandibular body is well preserved; in ventral view, it is straight and similar to specimens of the genus *Glyptodon*. In lateral view, it is narrower compared to adult individuals of the same sex. The ascending ramus is not intact, with only the angular process remaining, and in medial view, it emerges opposite to m6. There is a mandibular symphysis that extends to the mesial surface of m4 and its most anterior portion is broken (Fig. 4a-b).

Two mental foramina are located anteriorly on the horizontal ramus and ventral to m1. The mandible size of an adult *Glyptotherium* is around 310mm, that of a neonate is 86mm and the mandible of LPP-PV-005 is 130mm, indicating that it is a juvenile (Table 2). The angle of the ascending ramus with the juvenile dentition is almost 90°, while in adults it is inclined anteriorly by approximately 70°, suggesting an allometric growth profile.

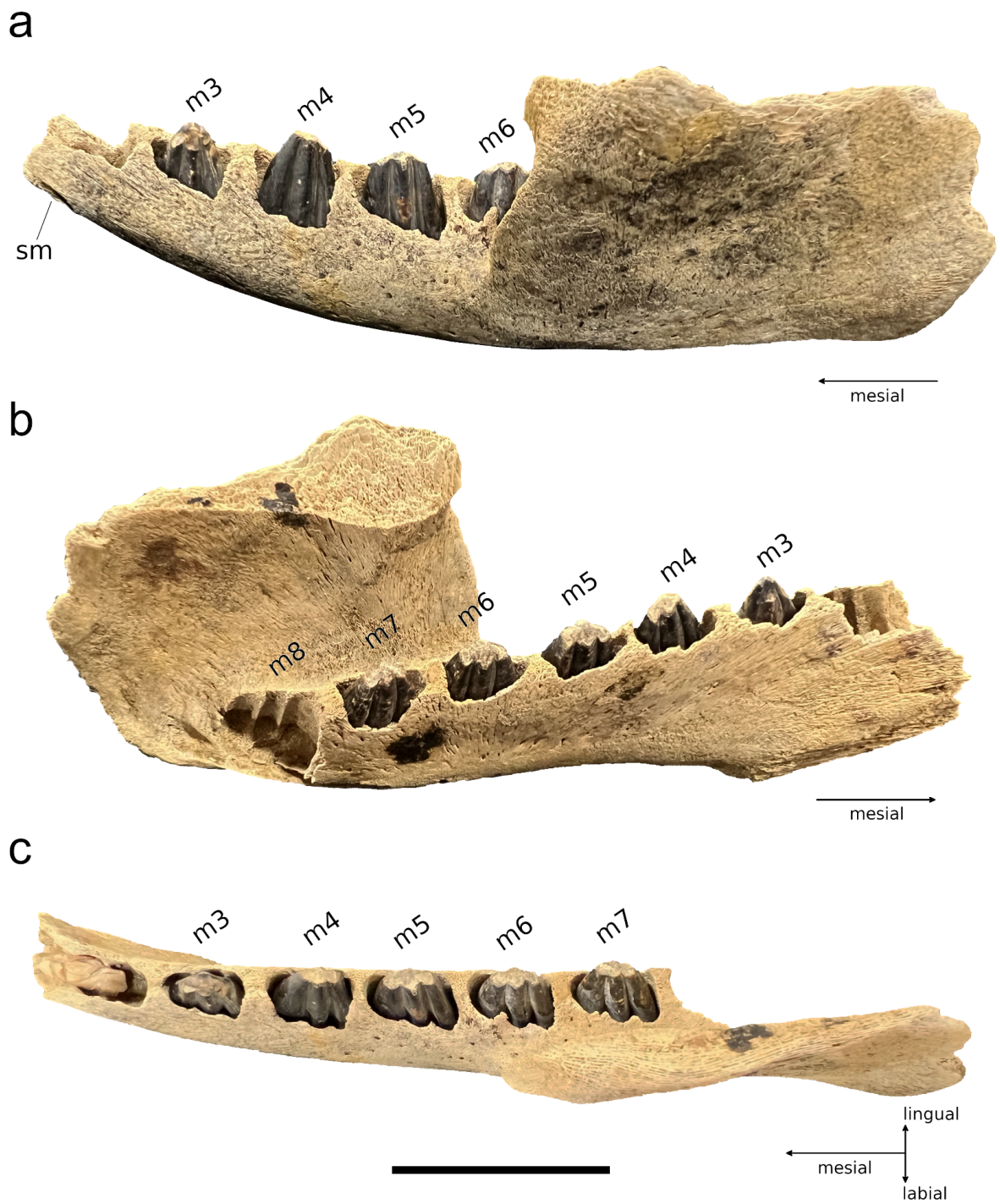


Fig 4 Left hemimandible of LPP-PV-005. **a**, side view; **b**, lingual view; **c**, occlusal view. Abbreviation: sm = symphyseal margin. Scale bar equals 30 mm.

Table 2 Dimensions (mm) of the mandibles of LPP-PV-005, a juvenile *Glyptodon* (MNAP-V 6146) and an adult *Glyptotherium* (UMMP 34 826).

Dimensions (mm)	LPP-PV-005 <i>Glyptotherium</i> sp. juvenile	MNAP-V 6146 <i>Glyptodon</i> sp. juvenile	UMMP 34 826 <i>Glyptotherium</i> sp. adult*
Ascending branch height	28.7	35.0	220
Horizontal branch height	33.9	21.0	100
Horizontal branch length	130.4	86.0	300
Dental row length	76.9	-	200

* Data extracted from Gillette et al. (2016).



Fig 5 Lower molar 2 of LPP-PV-005. **a**, lateral vestibular view; **b**, ventral view. Scale bar equals 2 cm in **a** and 2 mm in **b**.

Molariforms

All molariforms are pyramidal (m2-m7), a characteristic of juvenile glyptodonts (Zurita et al., 2009b) and very young sloths (Cartelle and De Iuliis 2006). All teeth are separated by a short diastema and have two longitudinal grooves on the lingual and vestibular surfaces, thus demonstrating the notable trilobation of glyptodont molariforms (Fig. 5).

A trilobation mold has been noticed in the socket of m8 and subtle wear in the occlusal region of the teeth (Fig. 4b-c). The m5 and m6 molariforms show considerable wear; m4 and m7 show average wear and m2 (Fig. 5a) and m3 show no wear (Fig. 6). Still in the occlusal view, it's possible to visualize the pattern of the lobes, in which m4-m8 are similar, their distal lobes are vestibularly inclined at around 80° in relation to the sagittal plane, similar to *Glyptotherium* (Fig. 4c). The teeth have already erupted from the dentary.

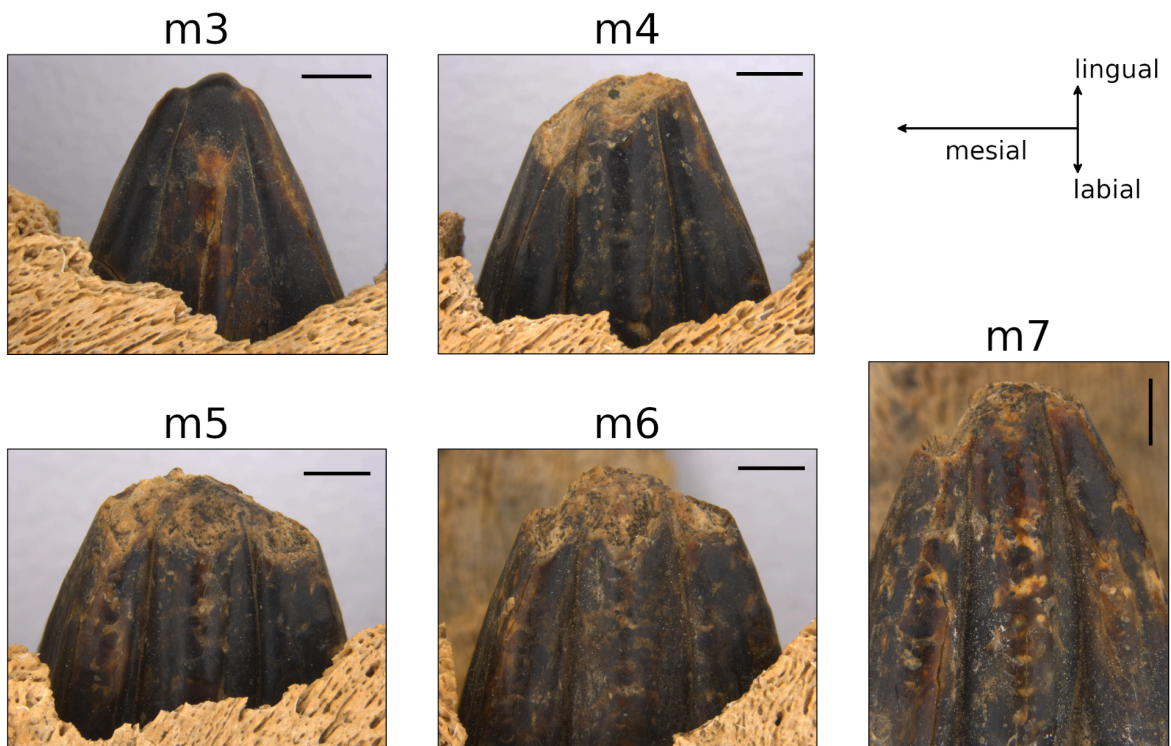


Fig 6 Shapes of the lower left molars of LPP-PV-005 showing the wear aspect of each tooth. Scale bar equal 2mm.

Femur

LPP-PV-005 and LPP-PV-006 each have a right femoral diaphysis, which doesn't fuse with the epiphyses at the proximal or distal end. The femur of the LPP-PV-006 is proportionally larger than that of the LPP-PV-005. However, it's short longitudinally relative to the femurs of adult specimens (Fig. 7). Both specimens present the third trochanter close to the distal end of the femoral diaphysis.



Fig 7 Comparison of the right femur of the (a) LPP-PV-006 and the right femur of the (b) LPP-PV-005 respectively. Abbreviations: tt = third trochanter. Back view. Scale bar equals 30 mm.

Osteoderms

LPP-PV-005 has fifty preserved osteoderms that are from the dorsal region of the carapace and most of them are hexagonal. LPP-PV-006 has only three preserved osteoderms and therefore, we will not focus on them in this work. Eight osteoderms from LPP-PV-005 do not present ornamentation on their exposed surfaces, while the others have a central convex figure surrounded by a groove and 0 to 5 hairy foramina (Fig. 8). Peripheral figures and grooves are subtly evident in only a few osteoderms. The basal surface is concave with vascular foramina.

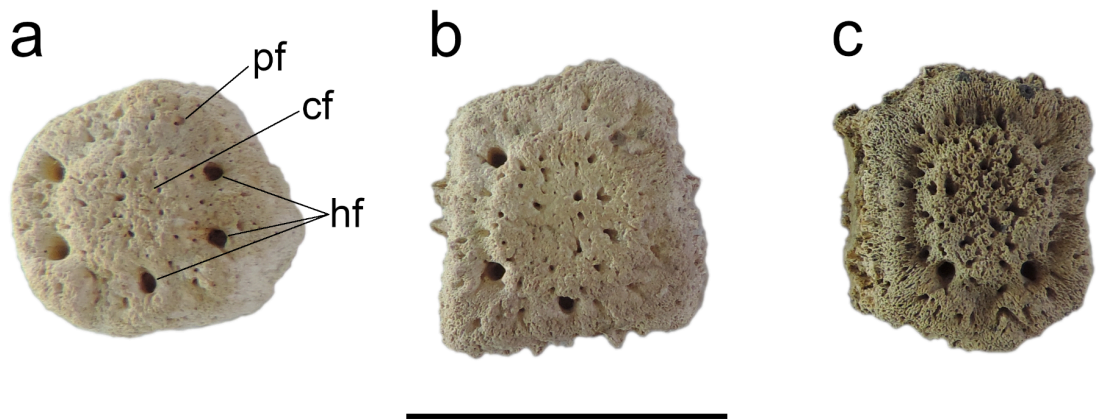


Fig 8 External view of the osteoderms of the LPP-PV-005 carapace. Abbreviations: cf = central figure; hf = hair follicle; pf = peripheral figure. Scale bar equals 30 mm.

Dental Mesowear in LPP-PV-005

The m1 and m8 weren't found. The m2 presents a small rupture on its occlusal surface, probably obtained during its preservation and/or transport, and, like m3, it doesn't show wear (Figs. 5a, 6). The m4 shows average wear on the lingual surface, as does the m7, with the m4 showing more pronounced wear on the vestibular surface. The m5 presents more pronounced wear on its vestibular facet and occlusal surface. Of all molariforms, m6 is the one that shows the greatest wear on its occlusal surface, both on the lingual and vestibular surfaces (Fig. 6). Analysis of dental mesowear suggests the habit of grazing, without being significantly altered by other factors (Saarinen and Lister 2016). In this work, we will only use it for the purpose of inferring if the specimen had already started feeding on solids.

Dental Eruption in LPP-PV-005

There is no record of a complete eruption sequence in *Glyptotherium*, but there is identification of a late eruption in m8 whose occlusal surface is smaller than in m7, and a late eruption of m2 and m3 (Gillette and Ray 1981; Gillette et al. 2016). All of the preserved molariforms of LPP-PV-005 have already erupted from the dentary, but the lack of wear observed in m2-m3 suggests a later eruption of these teeth. The greater wear observed in m5 and m6 corroborates the idea that there is a progression of eruption from the center of the dentary (m5-m7) to the anterior region (m2-m4) and probably later to the posterior region (m8). Unfortunately, we don't have m1 or m8 preserved in the sample to test this hypothesis. A sequence of tooth eruption that goes from the posterior to the anterior region has also been observed in Dasypodidae (Ciancio et al. 2012).

Discussion

Almost all measurements of LPP-PV-005 presented higher values than those of Glyptodontinae MNAP-V 6146, except the length of the descending process of the zygomatic arch (Table 1). The LPP-PV-005 specimen still has dimensions much smaller than those of an adult glyptodontinae.

Generally, original mesowear occurs on the occlusal surfaces and doesn't extend to the non-chewing regions of the molariform teeth and signalizes the maintenance of a long-term abrasion-attrition wear balance. Teeth sharpening behavior begins when the individual starts actively chewing — just after the lactation period — but, more rarely, it may begin even in utero (Kalthoff 2011). Mesowear analysis has the potential to differentiate diets, such as herbivores or folivores, as well as indicate whether there was any solid feeding throughout life (DeSantis 2016).

The mandibular dentition of LPP-PV-005 has already erupted from the dentary. However, the insertion of the molariforms is not yet deep. Rates of hypsodonty in LPP-PV-005 are higher than in juvenile *Glyptodon* and adult *Glyptodon*, suggesting a not yet fully developed dentary and mandibular body (Table 3).

Ameghino (1895–1920) described tooth germs in an alveolar canal that progressively closed in glyptodontids; the incisors exist but never erupt. The anterior lower molariforms erupt first, the last being m1.

Cartelle and De Iuliis (2006) presented an unborn specimen of *Nothrotherium* that already had erupted molariforms, while in other species of ground sloths, this doesn't occur in utero. Zurita et al. (2009b) observed that *Glyptodon* sp. MNAP-V 6146 had its molariforms unemerged. However, these authors did not conclude whether tooth eruption occurred before or after birth. There is no evidence to support whether the eruption of the molariform teeth occurs during the fetal stage or as a postnatal process, but it was observed wear in an unborn *Myiodon* specimen, which led the authors to postulate prenatal chewing movements (Tonni et al. 2003). Dental attrition — wear caused by tooth-to-tooth contact — creates surfaces with sharp edges and well-developed facets, as seen in our specimen. It's worth mentioning that the wear observed on LPP-PV-005 may have been caused by attrition already initiated in utero. The tooth row size of an adult *Glyptotherium* is 211 mm and the size of the preserved LPP-PV-005 tooth series (m2-m7) measures 76.9 mm, about 36.4% of that of an adult.

Table 3 Measurements in mm and Hypsodonty Indexes (HI) of LPP-PV-005, *Glyptodon reticulatus* (MACN-A 10153), *Glyptodon munizi* (MACN-A 8706) and *Glyptodon* sp. (MACN-A 2908).

Dimensions (mm)	LPP-PV-005	MACN-A 10153 *	MACN-A 8706 *	MACN-A 2908 *
Mandibule depth at m3	33.2	-	-	-
Dental row size (m2-m7)	76.9	-	-	-
Hypsodonty index (HI)	0.431	0.415	0.438	0.384

* Data extracted from Vizcaíno et al. 2011 and HI calculated following Vizcaíno et al. (2011).

The occlusal region is pyramidal, but the crowns show some degree of wear. The morphology of molariforms in lateral and labial views is conical. Simpson (1930), Holmes and Simpson (1931), and Gillette and Ray (1981) reported conical teeth in *Glyptotherium* neonates. The pyramidal appearance is associated with very young individuals, and the occlusal region already begins to wear out in the first juvenile stages (Cartelle and De Iuliis 2006), and the same should happen with glyptodonts. Differences in dental morphology of adult *Glyptotherium* that previously appeared to distinguish species can now be attributed to ontogeny (Gillette et al. 2016). The dental wear observed in LPP-PV-005 may also have been the result of abrasion suffered during the taphonomic process since the remains were rolled up together with clasts originating from a landslide in the upper level of the cave and in the SEM images there were no records of cracks, scratches or cavities resulting from tooth-to-tooth or tooth-to-food contact (Fig. 9). It's important to note that here we are evaluating the relative degree of abrasive wear and friction of the molar teeth using the height and sharpness of the cusps. The mesowear analysis here was used as a tool to discover whether there was any relative degree of chewing and grazing in this juvenile's diet or not.

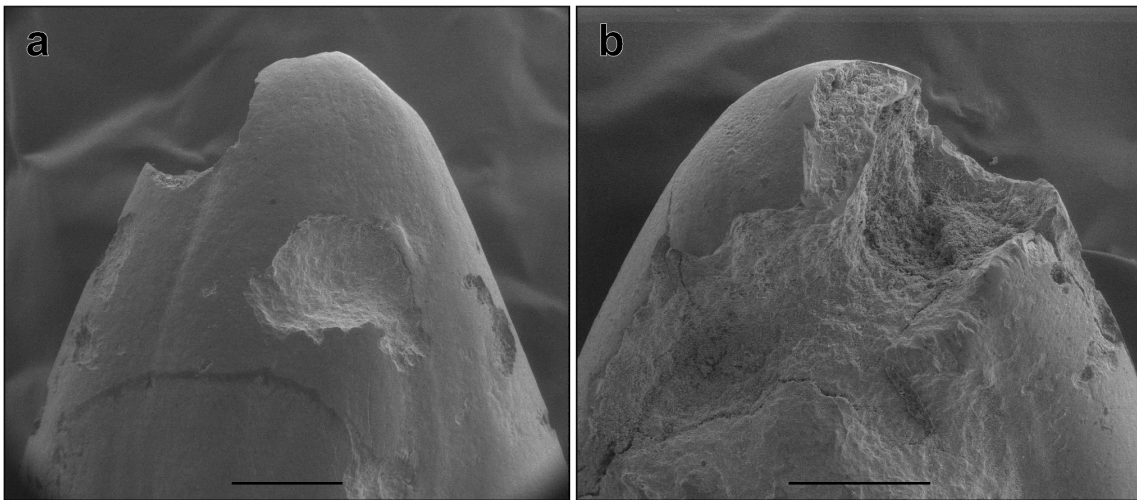


Fig 9 Scanning electron micrograph of the occlusal region of molariform 2 in (a) labial view and in (b) lingual view of LPP-PV-005. Scale bars equal 1 mm.

Another indication of youth is that certain bones are not fused. In the skull, the maxillary bones are not complete, but the body of the sphenoid is complete, and it's evident that it hasn't been fused with the basioccipital posteroventrally or the ethmoid anteroventrally.

The femur of LPP-PV-005 and LPP-PV-006 only has diaphyses that were not fused to their respective epiphyses (distal and proximal). And they had not yet completely ossified while the animals were alive. LPP-PV-06 also has some caudal vertebrae. Their vertebral bodies are also not fully ossified at the anterior or posterior ends, corroborating the diagnosis of juvenile ontogenetic stage (Galliari et al. 2010).

This is the first description of the occurrence of osteoderms associated with skeletal elements of juvenile glyptodontines. The ornamental pattern of osteoderms also differs from that of adult specimens. Zurita et al. (2011) described the differences in these patterns in specimens of Glyptodontinae according to the ontogenetic stage: in the first juvenile stages, osteoderms do not have central and peripheral figures; their exposed surfaces are punctuated; and their side surfaces are smooth. In later juvenile stages, osteoderms have convex central and peripheral ornamentation; generally grooves are well developed, and there may be three to six large foramina; they are poorly sutured, and the basal surface is always concave, with some (one to five) wide foramina located in their central area (Zurita et al. 2009a; Zurita et al. 2011). LPP-PV-005, comparatively presents intermediate characteristics, which means that it isn't at such an early stage of its development (unborn or neonatal) but is still juvenile. In contrast, osteoderms from subadult and adult specimens do not show convexity (Zurita 2007). Some osteoderms have a joint area that disappears as the individual grows (which is used for

ossification and rigidity of the dorsal carapace as it grows). In the adult phase, this structure tends to disappear or to be limited to a few remnants through reabsorption processes, very similar compared to juvenile specimens of *Glyptodon* (Zurita et al. 2017).

The osteoderms of the studied specimens belong to the genus *Glyptotherium* due to their external morphology and thickness, in which the figures and peripheral grooves are less developed. The thickness/surface diameter ratio is lower in juveniles of *Glyptotherium* when compared to juveniles of *Glyptodon* (Luna et al. 2018). The genus *Glyptotherium* appears to be restricted to the intertropical areas of Venezuela and the northeast coast of Brazil (Carlini and Zurita 2010; Oliveira et al. 2010; Dantas et al. 2013), while *Glyptodon* was the genus that was distributed furthest south of the Southern American Continent during the Pleistocene and early Holocene.

All these characteristics (dimensional, cranial, mandibular, postcranial, osteodermal, and dental) indicate that LPP-PV-005 and LPP-PV-006 are still very young individuals, the first being younger than the second. The close to no wear observed on LPP-PV-005's teeth suggests that he was not yet ingesting solid food, and the wear observed is the result of dental attrition

Conclusions

We described two specimens of *Glyptotherium* from the Late Pleistocene of Bahia, Brazil, in the early stages of ontogenetic development. Furthermore, we provided additional descriptions for mandibular characters, postcranial parts, dental mesowear, and microwear.

The assignment to the genus *Glyptotherium* and the ontogeny of these specimens were based on (1) their cranial characteristics: incomplete maxillary bones and sphenoid body not fused to the basioccipital posteroventrally or to the ethmoid anteroventrally; (2) femurs only having diaphyses that haven't been fused to their respective epiphyses (distal and proximal); (3) osteoderms presenting external morphological characteristics and thickness similar to *Glyptotherium* juveniles; (4) tooth wear patterns observed on the occlusal surface of the teeth typical of the juvenile development stage. Our analysis is another step in advancing knowledge of ontogenetic stages within the cingulate. However, future analyses using various dental mesowear and microwear techniques, comparison of dental and mandibular biomechanics with other cingulate juveniles or even different specimens of *Glyptotherium* should be carried out to improve our understanding of the early life phase of these animals.

Acknowledgments

To speleologist, Ericson Cernawsky Igual (GPME), who found the fossils and provided the necessary support during the expedition and collection of the material. To the LPP team (UFSCar) for the partnership, support and suggestions. To Dr. Luciana B. R. Fernandes for the photographs and SEM images. To Prof. Dr. Angélica Maria Penteado Martins Dias, coordinator of the Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia de Himenópteras Parasitoides of the Brazilian Southeast Region (INCT – Hympar Sudeste – Process FAPESP 2008/57949-4 and CNPq 573802/2008-4) for the availability of use of equipment (stereo microscope and SEM). To Marcelo Resegue for his help in organizing this article and processing the images. To Prof. Dr. Hermínio de Araújo Júnior (UERJ) whose guidance and support were crucial to the completion of this work. To the professors and paleontologists consulted: Prof. Dr. Kleberon de Oliveira Porpino (UERN) and Prof. Dr. Lílian Paglarelli Bergqvist (UFRJ).

Funding

This research was financed by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001 and the Postgraduate Program in Ecology and Natural Resources (PPGERN).

Author contributions

The authors of this publication contributed the following main aspects:

Nancy de F C Rego – protocols, analysis, interpretation, and data writing.

Jorge M. de Jesus – collection, preparation of fossils, interpretation of data.

Lidiane Asevedo – protocols and data interpretation.

Marcelo A. Fernandes – creator of the project, collection, advisor, and critical reviewer.

Data availability

All data generated or analyzed during this study are included in this article.

Declarations

Competing interests The authors declare no competing interests.

References

- Ameghino F (1887) Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de la Plata* 1:1–26
- Ameghino F (1889) Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 6:1–1027
- Ameghino F (1895–1920) Sur les édentés fossiles de l'Argentine. (Examen critique, révision et correction de l'ouvrage de Mr. R. Lydekker: "The extinct edentates of Argentina", etc.). *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 3:97–192 (1895) en *Obras completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino* 11:447–909
- Ameghino F (1898) Sinopsis Geológico-Paleontológica. Segundo Censo de la República Argentina 1:111–255
- Avilla LS, Góis F, Soibelzon E, De Abreu GM, Rotti A (2022) A multi-proxy study of an extinct giant armadillo juvenile unveils the initial life of pampatheres (Cingulata: Xenarthra: Mammalia). *Journal of South American Earth Sciences* 118:103928. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103928>
- Bargo MS, Iuliis GD, Vizcaíno SF (2006) Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica* 51(1):53
- Bengtson P (1988) Open nomenclature. *Palaeontology* 31:223–227
- Burmeister G (1870-1874) Monografía de los Glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 2:1-156
- Carlini AA, Ciancio MR, Scillato-Yané GJ (2010) 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 106-129
- Carlini AA, Zurita AE (2010) An introduction to Cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: biogeographical clues from Venezuela. *Urumaco and Venezuelan paleontology* 6:233-255

- Cartelle C, De Iuliis G (2006) *Eremotherium Laurillardii* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: Taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. *Journal of Systematic Palaeontology* 4(2):199–209. <https://doi.org/10.1017/S1477201905001781>
- Cartelle C, Fonseca JS (1982) Contribuição ao melhor conhecimento da pequena preguiça terrícola *Nothrotherium maquinense* (Lund) Lydekker, 1889. *Lundiana* 2(1):127–182. <https://doi.org/10.35699/2675-5327.1982.21672>
- Carranza-Castañeda O, Gillette DD (2011) Origin of North American glyptodonts: *Glyptotherium texanum* from Mexico and the United States (Pliocene epoch). *Ameghiniana* 48(4):R152–R153
- Casali DM, Perini FA (2017) The evolution of hyoid apparatus in Xenarthra (Mammalia: Eutheria). *Historical Biology* 29(6):777–788. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1241248>
- Castellanos A (1940) A propósito de los Géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 6:1–279
- Chaves MLDC, Benitez L, Andrade KW, Queiroga GN (2013) ESTRATIGRAFIA E EVOLUÇÃO GEOMORFOLÓGICA DO GRUPO BAMBUÍ NA REGIÃO DE MORRO DA GARÇA (MG). RG. <https://doi.org/10.18285/geonomos.v15i2.97>
- Chimento NR, Agnolin FL (2011) Mamíferos del pleistoceno superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. *Pap Avulsos Zool* 51(6):83–100. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492011000600001>
- Ciancio MR, Castro MC, Galliari FC, Carlini AA, Asher RJ (2012) Evolutionary Implications of Dental Eruption in *Dasypus* (Xenarthra). *J Mammal Evol* 19(1):1–8. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9177-7>
- Cope ED (1889) The Edentata of North America. *American Naturalist* 23:657–664
- Croft DA, Flynn JJ, Wyss AR (2007) A new basal glyptodontid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4):781–797. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[781:ANBGAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[781:ANBGAO]2.0.CO;2)

- Cuadrelli F, Zurita AE, Toriño P, Miño-Boilini ÁR, Perea D, Luna CA, Gillette DD, Medina O (2020) A new species of glyptodontine (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from the Quaternary of the Eastern Cordillera, Bolivia: phylogeny and palaeobiogeography. *Journal of Systematic Palaeontology* 18(18):1543–1566. <https://doi.org/10.1080/14772019.2020.1784300>
- Dantas MAT, França LDM, Cozzuol MA, Rincón AD (2013) About the occurrence of *Glyptodon* sp. in the Brazilian intertropical region. *Quaternary International* 305:206–208. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.06.024>
- De Iuliis G, Pulerà D (2011) *The Dissection of Vertebrates*, second edition. Academic Press, Burlington, Massachusetts, pp 352
- De Iuliis G, Pulerà D (2019) *The dissection of vertebrates*. Academic press
- DeSantis LRG (2016) Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surf Topogr: Metrol Prop* 4(2):023002. <https://doi.org/10.1088/2051-672X/4/2/023002>
- Fariña RA, Vizcaíno SF (2001) Carved teeth and strange jaws: how glyptodonts masticated. *Acta Palaeontologica Polonica* 46:219–234
- Galliari FC, Carlini AA, Sánchez-Villagra MR (2010) Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). *Mammalian Biology* 75(4):326–333. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.03.014>
- Gaudin TJ, Croft DA (2015) Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *JMAMMA* 96(4):622–634. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv073>
- Gaudin TJ, Lyon LM (2017) Cranial osteology of the pampathere *Holmesina floridanus* (Xenarthra: Cingulata; Blancon NALMA), including a description of an isolated petrosal bone. *PeerJ* 5:e4022. <https://doi.org/10.7717/peerj.4022>
- Gaudin TJ, Wible JR (2006) The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata); pp. 153–198 in M. T. Carrano, R. J. Gaudin, W. R. Blob, and J. R. Wible (eds.), *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois
- Gillette DD, Ray CE (1981) Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 40:1–251.

- Gillette DD, Carranza-Castañeda Ó, White RS, Morgan GS, Thrasher LC, McCord R, McCullough G (2016) Ontogeny and Sexual Dimorphism of *Glyptotherium texanum* (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene and Pleistocene (Blancan and Irvingtonian NALMA) of Arizona, New Mexico, and Mexico. *J Mammal Evol* 23(2):133–154. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9309-6>
- González Ruiz LR, Brandoni D, Zurita AE, Green JL, Novo NM, Tauber AA, Tejedor MF (2020) Juvenile Glyptodont (Mammalia, Cingulata) from the Miocene of Patagonia, Argentina: Insights into Mandibular and Dental Characters. *Journal of Vertebrate Paleontology* 40(1):e1768398. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1768398>
- Gray JE (1869) Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous and Edentate Mammalia in the British Museum. British Museum (Natural History), London, pp 398
- Green JL, Kalthoff DC (2015) Xenarthran dental microstructure and dental microwear analyses, with new data for *Megatherium americanum* (Megatheriidae). *JMAMMA* 96(4):645–657. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv045>
- Green JL, Resar NA (2012) The link between dental microwear and feeding ecology in tree sloths and armadillos (Mammalia: Xenarthra): Dental microwear in xenarthrans. *Biol J Linn Soc Lond* 107(2):277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01947.x>
- Hillson S (2016) *Mammal Bones and Teeth*, 0 edn. Routledge
- Holmes WW, Simpson GG (1931) Pleistocene exploration and fossil edentates in Florida. *Bulletin of the AMNH* 59, article 7
- Illiger C (1811) *Prodomus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis*. C Salfed, Berlin, pp 301
- Jesus EFR (1985) Caracterização geográfica e aspectos geológicos da Chapada Diamantina-Bahia. *Revista GeoNordeste*
- Jesus JFMD (2015). Tafonomia e morfologia de cingulados quaternários da Gruta da Lapinha, Iramaia-BA
- Kalthoff DC (2011) Microstructure of dental hard tissues in fossil and recent xenarthrans (Mammalia: Folivora and Cingulata). *Journal of Morphology* 272(6):641–661. <https://doi.org/10.1002/jmor.10937>
- Kalthoff DC (2020) Short review of dental microstructure and dental microwear in xenarthran teeth. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, DE

- Linnaeus C (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm, pp 824
- Luna CA, Krapovickas JM (2011) Primer registro de un ejemplar juvenil de *Glyptodon* sp. (Cingulata, Glyptodontidae) del Cuaternario de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 18:135–141
- Luna CA, Cerda I, Zurita A, Gonzalez R, Prieto M, Mothé D, Avilla L (2018) Distinguishing Quaternary glyptodontine cingulates in South America: How informative are juvenile specimens? *APP* 63. <https://doi.org/10.4202/app.00409.2017>
- Lydekker R (1895) Contributions to the knowledge of the fossil vertebrates of Argentina, II. 2. The extinct edentates of Argentina/Contribuciones al conocimiento de los vertebrados fósiles de la Argentina, Los desdentados extinguidos de la Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina)* 3:1–118
- McKenna MC, Bell SK (1997) *Classification of Mammals above the Species Level*. Columbia University Press, New York, pp 631
- Moller-Krull M, Delsuc F, Churakov G, Marker C, Superina M, Brosius J, Douzery EJP, Schmitz J (2007) Retroposed Elements and Their Flanking Regions Resolve the Evolutionary History of Xenarthran Mammals (Armadillos, Anteaters, and Sloths). *Molecular Biology and Evolution* 24(11):2573–2582. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm201>
- Moura JF, Góis F, Galliari FC, Fernandes MA (2019) A new and most complete pampathere (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Quaternary of Bahia, Brazil. *Zootaxa* 4661(3). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4661.3.1>
- Núñez A, Zurita A, Miño-Boilini A, Bonini R, Cuadrelli F (2021) The glyptodont *Eleutherocercus solidus* from the late Neogene of north-western Argentina: morphology, chronology, and phylogeny. *APP* 66. <https://doi.org/10.4202/app.00824.2020>
- Oliveira ÉV, Porpino KO, Barreto AF (2010) On the presence of *Glyptotherium* in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, and the status of “*Glyptodon*” and “*Chlamydotherium*”. *Paleobiogeographic implications*. *njgpa* 258(3):353–363. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0116>
- Rusconi C (1935) Nueva subespecie de *Glossotherium* (Edentata). *Revista Argentina de Paleontología y Antropología* 1:162-171

- Saarinen J, Karme A (2017) Tooth wear and diets of extant and fossil xenarthrans (Mammalia, Xenarthra) – Applying a new mesowear approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 476:42–54. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.03.027>
- Sanches AL, Misi A, Kaufman AJ, Azmy K (2007) As sucessões carbonáticas neoproterozóicas do Cráton do São Francisco e os depósitos de fosfato: correlações e fosfogênese. *RBG* 37(S4):182–194. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.200737S4182194>
- Scott WB (1903–1905) Mammalia of the Santa Cruz beds. Paleontology I. Part I Edentata, Part II Insectivora, Part III Glires. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896–1899, Princeton University Press, Princeton, pp 489
- Simpson GG (1930) *Holmesina septentrionalis*, extinct giant armadillo of Florida. *American Museum novitates* 442
- Tauber AA, Di Ronco J (2000) 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* 64:336-347
- Vieira AT, Melo F, Lopes HBV, Campos JCV, Bomfim LFC, Couto PADA, Bevenuti SMP (2005). Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea: estado-Bahia: diagnóstico do município de Iramaia. CPRM
- Vinacci-Thul EL (1945) Osteografía cefálica de *Glyptodon reticulatus* Ow. *Physis* 20(55):24-30
- Vizcaíno SF (2009) The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). *Paleobiology* 35(3):343–366. <https://doi.org/10.1666/0094-8373-35.3.343>
- Zurita AE (2007) Los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae) del “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno) del noroeste de la Argentina: sistemática, paleobiogeografía y paleoambientes. *Ameghiniana* 44(2):257–269
- Zurita AE, Miño-Boilini AR, Carlini A, Paredes-Ríos F (2009a) The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. *njgpa* 251(2):225–237. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0251-0225>

- Zurita AE, Miño-Boilini AR, Soibelzon E, Scillato-Yané GJ, Gasparini GM, Paredes-Ríos F (2009b) First record and description of an exceptional unborn specimen of Cingulata Glyptodontidae: Glyptodon Owen (Xenarthra). *Comptes Rendus Palevol* 8(6):573–578. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2009.04.003>
- Zurita AE, Oliveira EV, Toriño P, Rodriguez-Bualó SM, Scillato-Yané GJ, Luna C, Krapovickas J (2011) On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paléontologie* 97(1–2):63–83. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2011.07.003>
- Zurita AE, Zamorano M, Scillato-Yané GJ, Fidel S, Iriondo M, Gillette DD (2017) A new species of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of the Eastern Cordillera, Bolivia. *Historical Biology* 29(8):1076–1088. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1278443>

4.2 Protocolo Dentário não-Destrutivo para Obtenção de Cicatrizes

O trabalho em andamento envolve técnicas que permitam a análise e estudo dos dentes sem causar danos a eles e tem dois objetivos principais: (1) desenvolver um protocolo para uma melhor compreensão do comportamento alimentar de cingulados fósseis através da análise do microdesgaste dentário (para ser aplicado a dentes ainda presos à mandíbula e extremamente frágeis); (2) ampliar esse protocolo na captação de cicatrizes em outros tipos de fósseis com o intuito de obter informações das mais diversas sem destruir ou fragilizar o material estudado.

O principal problema encontrado e que motivou este estudo, foi a disposição dos dentes no corpo da hemimandíbula utilizada no artigo 1 desta tese. Primeiramente, a hemimandíbula de LPP-PV-005 estava se esfarelando e os molares ficavam soltos dentro dos alvéolos, dificultando a realização do procedimento correto na preparação para a análise de microdesgaste. Ainda mais problemático, a hemimandíbula não cabia no microscópio eletrônico de varredura (MEV), o que nos obrigaria a destruir a hemimandíbula para poder soltar cada molar preso ao ramo dentário para análises individuais. A fim de preservar o fóssil procuramos algum protocolo que nos permitisse replicar os dentes de alguma forma, sanando essas dificuldades e nos fornecendo uma cópia suficientemente fiel do material a ser analisado. O método de Solounias e Semprebon (2002) nos oferece a fidelidade desejada, mas as amostras de dentes utilizadas ou estavam soltas e separadas da mandíbula (no caso dos fósseis) ou os molares presos as mandíbulas estavam ainda bem fortificados para o manuseio e preparação da dentição para a análise do microdesgaste (no caso de táxons vivos recentes).

4.2.1 Material e Metodologia

Foi estudada a hemimandíbula esquerda inferior de um *Glyptotherium* sp. (LPP-PV-005) bem preservada e com os molares (m3-m7) ainda intactos na fileira dentária e presos aos seus alvéolos. O estudo se baseou nos trabalhos com ungulados de Solounias; Semprebon (2002) cujo objetivo era desenvolver uma nova metodologia simplificada para a avaliação das adaptações dietéticas de táxons vivos e fósseis sem o uso do microscópio eletrônico de varredura. No caso do presente estudo, o objetivo foi principalmente obter informações a respeito da origem do desgaste oclusal visto nos dentes, para verificar se esse era resultante do contato dente-dente ou do contato dente-alimento, com o uso de imagens de microscópio eletrônico de varredura para corroborar a hipótese detalhada no artigo 1 desta tese.

4.2.2 Coleta de dados e preparação das dentições

Para o exame de microdesgaste dentário as peças dentárias foram cuidadosamente limpas (m3-m7) para remover quaisquer resíduos superficiais, com hastes flexíveis com algodão (cotonetes comuns de farmácia) embebidos em álcool 70° mais água. A seguir, após trinta minutos, os dentes foram enxugados diversas vezes com gaze para retirada de qualquer resíduo que possa ter estado, tanto o lado lingual quanto o lado labial foram limpos.

Quando completamente secos, os dentes foram moldados duas vezes usando uma pistola aplicadora direto na peça usando material de moldagem dentária de polivinilsiloxano de alta precisão. O primeiro molde foi aplicado como etapa final de limpeza e depois descartado, pois inevitavelmente alguns detritos aderem ao primeiro molde quando este for removido. Infelizmente ainda restaram alguns detritos resultantes da limpeza inicial e manipulação (Figura 4.2.1).



Figura 4.2.1 - Mesa de trabalho mostrando o material utilizado na preparação das dentições e para o exame de microdesgaste dentário.



Figura 4.2.2 - Moldes dentários retirados do lado labial (particularmente o mais difícil devido a alguns dentes estarem ao lado do ramo ascendente, o que dificulta a sua retirada).

4.2.3 Documentação fotográfica

Fotografias de alta resolução dos dentes de diferentes ângulos (lingual, labial e oclusal) foram tiradas usando uma câmera digital inserida em um celular Motorola Moto G 100 com uma resolução de 9238x6928 pixels (Figura 4.2.2).

4.2.4 Exame visível

Foi também utilizada uma lupa para examinar visualmente as superfícies dentárias em busca de cicatrizes e outras marcas de desgaste.

Após a secagem completa dos moldes (aproximadamente 60 minutos) e retirada dos mesmos, estes foram alocados em suportes de biscoito um pouco maiores do que os dentes para melhor adequação do molde dentário. (Figura 4.2.3 e Figura 4.2.4).



Figura 4.2.3 - Suportes confeccionados em massa de modelar Art Kids Soft 500g. Os números na foto referem-se ao molde do molar usado.

Os moldes dentários foram usados na confecção de um contramolde de resina epóxi transparente. A resina foi derramada neles e os moldes foram preenchidos com abundante epóxi para evitar a perda de qualquer superfície do molde dentário. O epóxi foi devidamente misturado e depois suavemente agitado por aproximadamente dez minutos antes de ser vertido. Resulta necessário agitar suavemente a mistura com a finalidade de eliminar bolhas e também auxilia o epóxi a endurecer mais rapidamente. O processo para verter a resina epóxi

nos moldes dentários foi realizado cuidadosamente, pingando o líquido ao longo da margem do molde e deixando-o escorrer até preencher toda a cavidade. Após preenchidos os moldes, a resina foi deixada secando a temperatura ambiente no espaço de vinte e quatro horas.

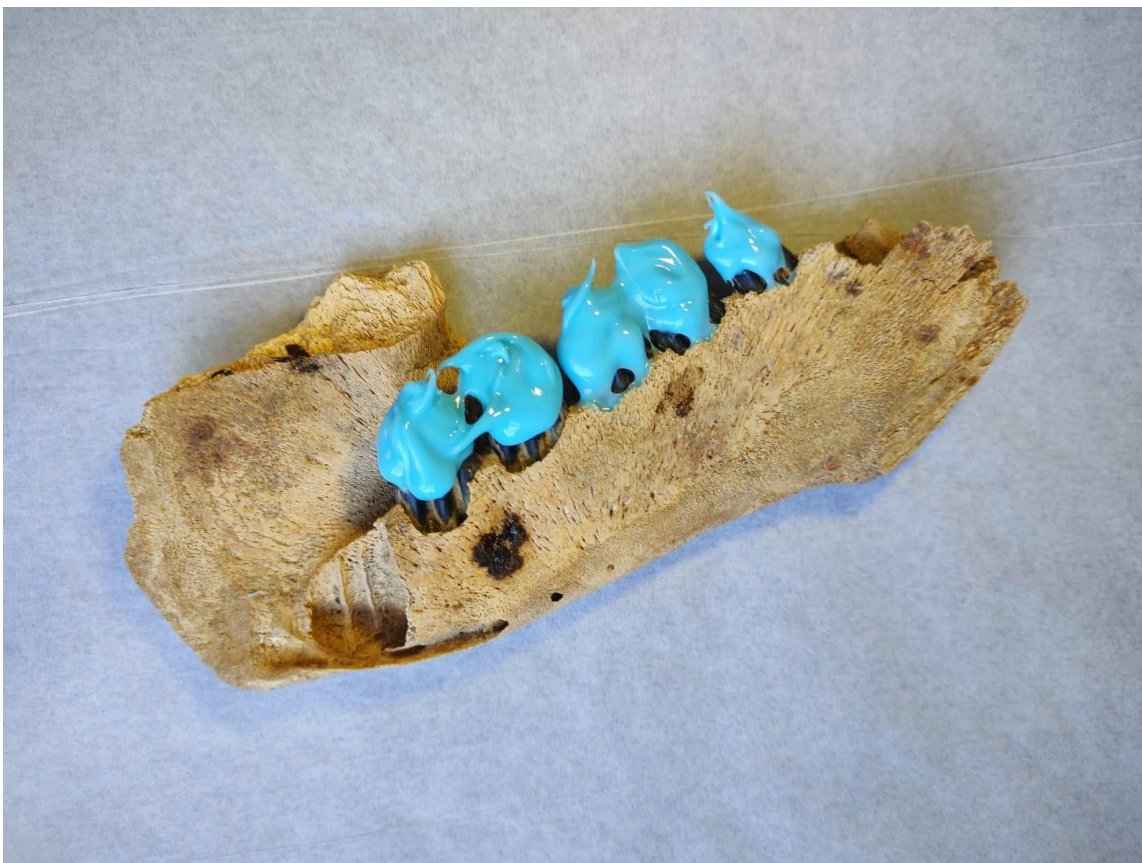


Figura 4.2.4 - Os moldes colocados no lado lingual da hemimandíbula de LPP-PV-005.

4.2.5 Exame do microdesgaste no microscópio eletrônico de varredura (MEV).

A análise de microdesgaste dentário foi realizada usando microscópio eletrônico de varredura (JEOL JSM 5600 PV) do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides. As imagens de microscopia dos moldes de resina foram feitas, mas não utilizadas no capítulo 1 desta tese, pois, diferentemente do que era esperado, foi possível colocar a hemimandíbula de LPP-PV-005 no MEV. No entanto, a imagem do molariforme 5 lingual contida em Material Suplementar, foi obtida utilizando este protocolo (item 7.6). Um ponto a ser aqui destacado é que muitos moldes, especialmente os do lado labial, ficaram com muitos resíduos e bolhas, dificultando o acesso a cicatrizes de atrição ou

abrasão. Faz-se necessário então um refinamento deste protocolo para que ele seja usado em mandíbulas frágeis e com dentes ainda presos a seus arcos alveolares e também que ele seja usado em peças e amostras que não possam ir ao MEV por vários fatores, obtendo a partir delas uma impressão total ou parcial do objeto a ser estudado, não destruindo-a e assim poder realizar uma comparação do molde com resina e da peça original.

4.2.6 Registro e análise de dados

Todas as observações de cicatrizes dentais foram documentadas (vide material suplementar seção 7 desta tese), incluindo a localização, tamanho, forma e qualquer padrão observado. Não houve a detecção de cicatrizes para inferir hábitos alimentares com comida sólida.

4.2.7 Testes feitos com os suportes e moldes de resina epóxi

- Foram testados para a construção dos suportes: massa de modelar (a usada e ideal até o momento), massa de biscuit (derreteu com a resina epóxi) e alginato (quando misturado com água, adquire uma consistência gelatinosa lisa que se fixa com firmeza suficiente para moldar, embora por este motivo não foi possível a sua remoção).
- A resina epóxi transparente foi tingida para conhecer se ficavam melhores na visualização (no MEV ou outro aparelho), mas não houve diferença significativa e houve perda da firmeza da cópia (o que exige maiores cuidados na sua manipulação).
- Foram feitos testes de calor com a resina acrílica para determinar se as cópias poderiam ser analisadas no MEV. Foram feitos testes em banho-maria a 100°C por 15 minutos e posteriormente por 1 minuto em chapa metálica aquecida e nenhum dano foi detectado.

Este protocolo oferece uma abordagem abrangente para a obtenção e análise de cicatrizes dentais de maneira não destrutiva, permitindo assim a preservação das amostras dentárias ainda presas à mandíbula enquanto se obtêm informações valiosas.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As cavernas brasileiras desempenham um papel crucial na paleontologia, especialmente as do município de Iramaia, cujo potencial significativo para a descoberta de fósseis de vertebrados do Quaternário é impressionante. Essas formações naturais atuam como verdadeiros arquivos do passado, fornecendo informações valiosas sobre a fauna que habitou o território brasileiro durante esse período geológico. Este papel das cavernas brasileiras na descoberta de amostras fósseis é indicado por vários autores ao abordarem esse aspecto, especialmente na região Norte e Nordeste do país que recentemente tem se mostrado locais promissores para coletas de espécimes juvenis. A colaboração entre vários grupos de pesquisa resultou na coleta de um conjunto de amostras fósseis de uma área previamente não explorada, o que motivou a presente pesquisa e sugere a possibilidade de futuras descobertas.

Devido a preservação e integridade de alguns materiais, foi possível descrever e entender aspectos da paleobiologia de juvenis gliptodontíneos (aspectos estes que vão desde a morfologia geral, hábitos alimentares e adaptabilidade), em especial de um desses juvenis, o qual, forneceu informações cruciais para responder questões relativas às características mandibulares e comportamento alimentar.

Muitos clados de xenartros desenvolveram dentes em constante crescimento (hipselodontes) como estratégia de alimentação (Vizcaíno, 2009), particularmente em grupos extintos como gliptodontes (Gillette; Ray, 1981) e pampaterídeos (Vizcaíno; De Iuliis; Bargo, 1998) que supostamente estavam no extremo do espectro alimentar do pasto. Esta pesquisa investigou como as variações nas características físicas e estruturais dos componentes dentários, como: dentina, osteodentina e cimento, influenciam o padrão e a extensão do desgaste ao longo do tempo. As diferentes propriedades biomecânicas dos tecidos dentários provocam a formação de facetas de desgaste características e de relevo dentário que refletem a dieta específica. A afiação dos dentes começa com a mastigação ativa após o período de lactação ou às vezes até mesmo no útero (Teaford; Walker, 1983). Os resultados obtidos demonstram que a falta de cicatrizes resulta em respostas a hábitos alimentares sem comida sólida, levando à não formação de facetas de desgaste.

Neste trabalho desenvolvemos estudos integrativos entre mesodesgaste, microdesgaste dentário e imagens utilizando microscópio eletrônico de varredura para entender se um dos juvenis (LPP-PV-005) apresentava cicatrizes de alimentação ou de contato dente-dente. Cicatrizes, arranhões e depressões que indiquem algum tipo de alimentação

sólida não foram constatados, o que embasa a afirmação que tratava-se um bebê que ainda mamava e que o desgaste observado nos dentes refere-se a uma mastigação ativa ou contato dente-dente.

Ademais, foi desenvolvido um protocolo para confeccionar cópias fiéis dos dentes presos à mandíbula, já que eles tinham uma certa mobilidade dentro do alvéolo dentário, o que dificultava a adesão ao molde dentário. O protocolo precisa ainda ser refinado para que possa ser utilizado em outras peças e materiais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRANTES, E. A. L.; BERGQVIST, L. P. Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). **Paleontologia de vertebrados: grandes temas e contribuições científicas (V. Gallo, PM Brito, HMA Silva, and FJ Figueiredo, eds.). Interciência Ltda., Rio de Janeiro, Brazil**, [s. l.], p. 261–274, 2006.
- ALEXANDER, R. McNEILL; FARIÑA, RICHARD A.; VIZCAÍNO, SERGIO F. Tail blow energy and carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). **Zoological Journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 126, n. 1, p. 41–49, 1999.
- AMEGHINO, Florentino. **Contribucion al conocimiento de los mamiferos fosiles de la República Argentina: Obra escrita bajo los auspicios de la Academia nacional de ciencias de la República Argentina para ser presentada á la Exposicion universal de Paris de 1889. [S. l.]: PE Coni é hijos, 1889.** v. 6 Disponível em: <https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=27syAQAAMAAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=Ameghino,+1889&ots=dt3rrmGcx4&sig=vaHo6Az1xlerw4ZnvwQpw4mzP38>.
- AMEGHINO, Florentino. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. **Boletín del Museo de la Plata**, [s. l.], 1887. Disponível em: <http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/004550>.
- AMEGHINO, F. **Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. Segundo Censo Nacional de la República Argentina.** [S. l.]: Territorio, 1898.
- AMEGHINO, F. Sur les édentés fossiles de l'Argentine. **Examen critique, révision et correction de l'ouvrage de la MR Lydekker. Obras Completas y Correspondencia Científica**, [s. l.], v. 11, p. 447–909, 1920.
- AMPRINO, R. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. **Arch. Biol.**, [s. l.], v. 58, p. 317, 1947.
- AMSON, Eli et al. Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 281, n. 1782, p. 20140192, 2014.

ANDREWS, Peter. **Owls, caves and fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK.** [S. l.]: University of Chicago Press, 1990.

Disponível em:

[https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=GZaMNt55oT8C&oi=fnd&pg=PP11&dq=Andrews,+P.+\(1990\).+Owls,+caves+and+fossils:+predation,+preservation+and+accumulation+of+small+mammal+bones+in+caves,+with+an+analysis+of+the+Pleistocene+cave+faunas+from+Westbury-sub-Mendip,+Somerset,+UK.+University+of+Chicago+Press.&ots=d1x9A3nuXh&sig=sdff58lt0DHey2sCEX_g90AUyju](https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=GZaMNt55oT8C&oi=fnd&pg=PP11&dq=Andrews,+P.+(1990).+Owls,+caves+and+fossils:+predation,+preservation+and+accumulation+of+small+mammal+bones+in+caves,+with+an+analysis+of+the+Pleistocene+cave+faunas+from+Westbury-sub-Mendip,+Somerset,+UK.+University+of+Chicago+Press.&ots=d1x9A3nuXh&sig=sdff58lt0DHey2sCEX_g90AUyju).

ARAÚJO-JÚNIOR, Herminio Ismael de et al. Análise multivariada como ferramenta tafonômica no estudo das associações quaternárias de mamíferos do Nordeste do Brasil. **Gaea–Journal of Geoscience**, [s. l.], v. 7, n. 2, p. 104–111, 2011.

ARAÚJO-JÚNIOR, Herminio I.; PORPINO, Kleber O. 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**, [s. l.], v. 38, n. 1, p. 67–83, 2011.

ARGENTINA; AMEGHINO, Florentino. **Segundo censo de la República Argentina, mayo 10 de 1895: Territorio.** [S. l.]: Taller tipográfico de la Penitenciaría Nacional, 1898.

ASAKURA, Y.; OLIVEIRA, E. V. A histologia como uma ferramenta no estudo dos fósseis: Considerações sobre a paleohistologia em mamíferos com carapaça óssea. **Estudos Geológicos**, [s. l.], v. 29, p. 1, 2019.

AULER, Augusto S. et al. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [s. l.], v. 240, n. 3–4, p. 508–522, 2006.

AZMY, Karem et al. As sucessões carbonáticas neoproterozóicas do Cráton do São Francisco e os depósitos de fosfato: correlações e fosfogênese. **Revista brasileira de Geociências**, [s. l.], v. 37, n. 4, p. 1034–1046, 2007.

BARGO, M. Susana et al. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 20, n. 3, p. 601–610, 2000.

BARGO, M. Susana; TOLEDO, Néstor; VIZCAÍNO, Sergio F. Muzzle of South American Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, Tardigrada). **Journal of Morphology**, [s. l.], v. 267, n. 2, p. 248–263, 2006.

BENGTSON, Peter. Open nomenclature. [s. l.], 1988. Disponível em: https://www.researchgate.net/profile/Peter-Bengtson/publication/260135569_Open_nomenclature/links/5b6e9697a6fdcc87df71817a/Open-nomenclature.pdf.

BERGQVIST, Lilian Paglarelli; ABRANTES, Érika Aparecida Leite; AVILLA, Leonardo dos Santos. The xenarthra (mammalia) of são josé de itaboraí basin (upper paleocene, itaboraian), rio de janeiro, brazil. **Geodiversitas**, [s. l.], v. 26, n. 2, p. 323–337, 2004.

BILLET, Guillaume et al. Oldest cingulate skulls provide congruence between morphological and molecular scenarios of armadillo evolution. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 278, n. 1719, p. 2791–2797, 2011.

BLANCO, R. Ernesto; JONES, Washington W.; RINDERKNECHT, Andrés. The sweet spot of a biological hammer: the centre of percussion of glyptodont (Mammalia: *Xenarthra*) tail clubs. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 276, n. 1675, p. 3971–3978, 2009.

BORGHI, Carlos E. et al. Updated distribution of the pink fairy armadillo *Chlamyphorus truncatus* (*Xenarthra*, Dasypodidae), the world's smallest armadillo. **Edentata**, [s. l.], v. 12, n. 1, p. 14–19, 2011.

BOYLE, Joseph. **A multiomic approach to paleogenetic investigation of ancient North American bison**. 2018. PhD Thesis[s. l.], 2018. Disponível em: <https://lurepository.lakeheadu.ca/handle/2453/4194>.

BRANDONI, Diego; GONZÁLEZ RUIZ, Laureano R. New remains of Glyptodontidae (Mammalia, *Xenarthra*) from the Salicas Formation (late Miocene, Messinian), La Rioja Province, Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, [s. l.], v. 105, p. 102952, 2021.

BRYAN, Alan L. An overview of Paleo-American prehistory from a circum-Pacific perspective. **Early man in America from a circum-pacific perspective**, [s. l.], v. 1, p. 306e327, 1978.

BRYAN, Alan L. The stratigraphy of Taima-Taima. **Taima-Taima: A Late Pleistocene Paleo-Indian kill site in Northernmost South America. Final reports of**, [s. l.], p. 41–52, 1976.

BUFFRÉNIL, Vivian de; QUILHAC, Alexandra. Bone Tissue Types: A Brief Account of Currently Used Categories. In: VERTEBRATE SKELETAL HISTOLOGY AND PALEOHISTOLOGY. [S. l.]: CRC Press, 2021.

BURMEISTER, Hermann. **Monografía de los glyptodontes en le Museo Publico de Buenos Aires**. [S. l.]: na, 1870.

CARLINI, Alfredo A. et al. Damaged glyptodontid skulls from Late Pleistocene sites of northwestern Venezuela: evidence of hunting by humans?. **Swiss Journal of Palaeontology**, [s. l.], v. 141, n. 1, p. 11, 2022.

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**, [s. l.], v. 6, p. 233–255, 2010.

CARLINI, Alfredo A.; ZURITA, Alfredo E.; MIÑO-BOILINI, A. R. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica (Argentina). **INSUGEO (Miscelánea)**, [s. l.], v. 17, n. 2, p. 259–270, 2008.

CARRANZA-CASTAÑEDA, O.; GILLETTE, D. D. Origin of North American glyptodonts: *Glyptotherium texanum* from Mexico and the United States (Pliocene Epoch). In: ORIGIN OF NORTH AMERICAN GLYPTODONTS, 2011. **CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS**. [S. l.: s. n.], 2011. p. 122.

CARTELLE, Cástor; DE IULIIS, Gerardo. *Eremotherium Laurillardii* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: Taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. **Journal of Systematic Palaeontology**, [s. l.], v. 4, n. 2, p. 199–209, 2006.

CARTELLE, Castor; FONSECA, Jose Silvio. Contribuição ao melhor conhecimento da pequena preguiça terrícola *Nothrotherium maquinense* (Lund) Lydekker, 1889. **Lundiana: International Journal of Biodiversity**, [s. l.], v. 2, n. 1, p. 127–182, 1982.

CASALI, Daniel M.; PERINI, Fernando A. The evolution of hyoid apparatus in Xenarthra (Mammalia: Eutheria). **Historical Biology**, [s. l.], v. 29, n. 6, p. 777–788, 2017.

CASTAÑEDA, OSCAR CARRANZA; MILLER, Wade E. Late Tertiary terrestrial mammals from central Mexico and their relationship to South American immigrants. **Revista Brasileira de Paleontologia**, [s. l.], v. 7, n. 2, p. 249–261, 2004.

CASTELLANOS, Alfredo. A propósito de los géneros Plohophorus, Nopatochthus y Panochthus: 2da. parte. [s. l.], 1940. Disponible em:
<https://rephip.unr.edu.ar/bitstream/handle/2133/863/P8.pdf?sequence=1>.

CHAVES, Mario Luiz de Sá Carneiro et al. Grenvillian age magmatism in the Southern Espinhaço Range (Minas Gerais) : evidence from U-Pb zircon ages. [s. l.], 2013. Disponible em: <http://www.repositorio.ufop.br/jspui/handle/123456789/4341>. Acceso em: 8 jul. 2024.

CHIMENTO, Nicolás R.; AGNOLIN, Federico L. Mamíferos del Pleistoceno Superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. **Papéis Avulsos de Zoologia**, [s. l.], v. 51, p. 83–100, 2011.

CIANCIO, Martín R. et al. Diversity of Cingulate Xenarthrans in the Middle—Late Eocene of Northwestern Argentina. **Acta Palaeontologica Polonica**, [s. l.], v. 61, n. 3, p. 575–590, 2016.

CIANCIO, Martín R.; VIEYTES, Emma C.; CARLINI, Alfredo A. When xenarthrans had enamel: insights on the evolution of their hypsodonty and paleontological support for independent evolution in armadillos. **Naturwissenschaften**, [s. l.], v. 101, p. 715–725, 2014.

COPE, E. D. The Edentata of North America. **The American Naturalist**, [s. l.], v. 23, n. 272, p. 657–664, 1889.

COUTO, Carlos de Paula. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. Bulletin of the AMNH; v. 99, article 6. [s. l.], 1952. Disponible em:
<https://digitallibrary.amnh.org/bitstreams/dec10e30-7603-4d30-9047-96686742dff4/download>

COUTO, Paula; DE PALEOMASTOZOOLOGIA, C. Tratado. **Academia Brasileira de Ciências: Rio de Janeiro**. [S. l.]: Brasil, 1979.

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**, [s. l.], v. 27, n. 4, p. 781–797, 2007.

CRUXENT, José M. Theses for meditation on the origin and distribution of man in South America. **EDRS PRICE**, [s. l.], p. 11, 1968.

CUADRELLI, Francisco et al. A new species of glyptodontine (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from the Quaternary of the Eastern Cordillera, Bolivia: phylogeny and palaeobiogeography. **Journal of Systematic Palaeontology**, [s. l.], v. 18, n. 18, p. 1543–1566, 2020.

CUADRELLI, Francisco et al. Late Pleistocene Glyptodontinae (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from southern South America: a comprehensive review. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 38, n. 5, p. e1525390, 2018.

DA COSTA, Paulo Victor Luiz Gomes et al. Osteoderm histology of Late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil. **Acta Palaeontologica Polonica**, [s. l.], v. 59, n. 3, p. 543–552, 2012.

DANTAS, Mário André Trindade et al. About the occurrence of Glyptodon sp. in the Brazilian Intertropical Region. **Quaternary International**, [s. l.], v. 305, p. 206–208, 2013.

DANTAS, MÁRIO ANDRÉ TRINDADE. Primeiro registro de fósseis de mamíferos pleistocênicos em caverna de Sergipe, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, [s. l.], v. 12, n. 2, p. 161–164, 2009.

DÁVILA, S. Lorena et al. Guatemala's late Pleistocene (Rancholabrean) fauna: revision and interpretation. **Quaternary Science Reviews**, [s. l.], v. 219, p. 277–296, 2019.

DE BRITO NEVES, Benjamim Bley; DOS SANTOS, Reginaldo Alves; DA CRUZ CAMPANHA, Ginaldo Ademar. A discordância angular e erosiva entre os grupos Chapada Diamantina e Bambuí (Una) na folha Mirangaba-Bahia. **Geologia USP. Série Científica**, [s. l.], v. 12, n. 2, p. 99–114, 2012.

DE IULIIS, Gerardo et al. The mylodontine ground sloth *Glossotherium tropicorum* from the late Pleistocene of Ecuador and Peru. **Papers in Palaeontology**, [s. l.], v. 3, n. 4, p. 613–636, 2017.

DE JESUS, Emanuel Fernando Reis. **Caracterização geográfica e aspectos geológicos da Chapada Diamantina-Bahia**. [S. l.]: Revista GeoNordeste em novo endereço: www. seer. ufs. br, 2012.

DE MARGERIE, Emmanuel; CUBO, Jorge; CASTANET, Jacques. Bone typology and growth rate: testing and quantifying ‘Amprino’s rule’ in the mallard (*Anas platyrhynchos*). **Comptes Rendus. Biologies**, [s. l.], v. 325, n. 3, p. 221–230, 2002.

DE MUIZON, Christian et al. The evolution of feeding adaptations of the aquatic sloth *Thalassocnus*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 24, n. 2, p. 398–410, 2004.

DELSUC, Frédéric et al. 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**, [s. l.], v. 268, n. 1476, p. 1605–1615, 2001.

DELSUC, Frédéric et al. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. **Current Biology**, [s. l.], v. 26, n. 4, p. R155–R156, 2016.

DESBIEZ, Arnaud Leonard Jean et al. Unraveling the cryptic life of the southern naked-tailed armadillo, *Cabassous unicinctus squamicaudis* (Lund, 1845), in a Neotropical wetland: home range, activity pattern, burrow use and reproductive behaviour. **Mammalian Biology**, [s. l.], v. 91, p. 95–103, 2018.

DESBIEZ, Arnaud Léonard Jean; BORGES, Paulo André Lima; MEDRI, Ísis Meri. Chasing behavior in yellow armadillos, *Euphractus sexcinctus*, in the Brazilian Pantanal. **Edentata**, [s. l.], v. 2006, n. 7, p. 51–53, 2006.

ENGELMANN, George Felix. **The logic of phylogenetic analysis and the phylogeny of the Xenarthra (Mammalia)**. [S. l.]: Columbia University, 1978. Disponível em: <https://search.proquest.com/openview/782c093b170bd1c2f869bbd2fab29ecb/1.pdf?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>.

ERICKSON, J. Geologic and limnologic history of Glovers Pond, northwestern New Jersey. **Theses and Dissertations**, [s. l.], 1968. Disponível em: <https://commons.und.edu/theses/82>.

FARIÑA, Richard A.; VIZCAÍNO, Sergio F.; IULIIS, Gerry De. **Megafauna: Giant Beasts of Pleistocene South America**. [S. l.]: Indiana University Press, 2013.

FERNICOLA, Juan Carlos. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). **Ameghiniana**, [s. l.], v. 45, n. 3, p. 553–574, 2008.

FERNICOLA, J. C.; PORPINO, K. O. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 19, n. 3, p. 171–183, 2012.

FERREIRA. Descrição de material craniano de *Pampatherium Humboldtii* (Lund, 1839) (Xenarthra, Cingulata) do Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil e considerações taxonômicas. [s. l.], 2018. Disponível em: <https://lume.ufrgs.br/handle/10183/211589>.

GAUDIN, Timothy. Phylogeny of the Xenarthra (Mammalia). **Senckenbergiana biologica**, [s. l.], v. 83, p. 27–40, 2003.

GAUDIN, Timothy J.; CROFT, Darin A. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. **Journal of Mammalogy**, [s. l.], v. 96, n. 4, p. 622–634, 2015.

GAUDIN, Timothy J.; HICKS, Patrick; DI BLANCO, Yamil. *Myrmecophaga tridactyla* (Pilosa: Myrmecophagidae). **Mammalian Species**, [s. l.], v. 50, n. 956, p. 1–13, 2018.

GAUDIN, Timothy J.; LYON, Lauren M. Cranial osteology of the pampathere *Holmesina floridanus* (Xenarthra: Cingulata; Blancan NALMA), including a description of an isolated petrosal bone. **PeerJ**, [s. l.], v. 5, p. e4022, 2017.

GILLETTE, DAVID DUANE. **A review of North American glyptodonts (Edentata, Mammalia): osteology, systematics, and paleobiology**. [S. l.]: Southern Methodist University, 1974. Disponível em: <https://search.proquest.com/openview/9265f0c5825a29168fee32d2723f8887/1.pdf?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>.

GILLETTE, David D. et al. Ontogeny and Sexual Dimorphism of *Glyptotherium texanum* (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene and Pleistocene (Blancan and Irvingtonian NALMA) of Arizona, New Mexico, and Mexico. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 23, n. 2, p. 133–154, 2016.

GILLETTE, David D.; RAY, Clayton E. Glyptodonts of North America. **Smithsonian Contributions to Paleobiology**, [s. l.], n. 40, p. 1–255, 1981.

GILMORE, D. P. Internal responses to environmental stimuli. In: GILMORE, Desmond; COOK, Brian (org.). **Environmental Factors in Mammal Reproduction**. London: Palgrave Macmillan UK, 1981. p. 13–29. Disponible em:

http://link.springer.com/10.1007/978-1-349-03964-7_2.

GÓIS, Flávio et al. Una nueva especie de Holmesina Simpson (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) del Pleistoceno de Rondônia, sudoeste de la amazonia, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, [s. l.], v. 15, 2012. Disponible em:

<https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/84297>.

GONZÁLEZ RUIZ, Laureano R. et al. Juvenile Glyptodont (Mammalia, Cingulata) from the Miocene of Patagonia, Argentina: Insights into Mandibular and Dental Characters. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 40, n. 1, p. e1768398, 2020.

GONZÁLEZ-RUIZ, Laureano R. et al. First record of supernumerary teeth in Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 35, n. 1, p. e885033, 2015.

GRAY, John Edward. **Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous, and Edentate Mammalia in the British Museum: By John Edward Gray**. [S. l.]: order of the Trustees, 1869. Disponible em:

[https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=hYo-AAAACAAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=Gray+JE+\(1869\)+Catalogue+of+Carnivorous,+Pachydermatous+and+Edentate+Mammalia+in+the+British+Museum.+British+Museum+\(Natural+History\),+London,+pp+398&ots=9nW399PxxwM&sig=B4II6DxWROXDHF_1nZJW1GFPlpY](https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=hYo-AAAACAAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=Gray+JE+(1869)+Catalogue+of+Carnivorous,+Pachydermatous+and+Edentate+Mammalia+in+the+British+Museum.+British+Museum+(Natural+History),+London,+pp+398&ots=9nW399PxxwM&sig=B4II6DxWROXDHF_1nZJW1GFPlpY).

GREEN, Jeremy; KALTHOFF, Daniela C. Xenarthran tooth architecture and dietary adaptations from analyses of dental microstructure and microwear, with new data for the giant sloth *Megatherium americanum* (Megatheriidae). **Journal of Mammalogy**, [s. l.], v. 96, n. 4, p. 645–657, 2015.

HILL, Robert V. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. **Journal of Morphology**, [s. l.], v. 267, n. 12, p. 1441–1460, 2006.

HOFFSTETTER, Robert. Un serpent marin du genre *Pterosphenus* (*Part sheppardi* nov. sp.) dans l'Eocene superieur de l'Equateur (Amerique du Sud). **Bulletin de la Société geologique de France**, [s. l.], v. 6, n. 1, p. 45–50, 1958.

HOFFSTETTER, R. **Xenarthra In: Piveteau J, editor. Traité de Paléontologie.** [S. l.]: Masson et Cie, Paris, 1958.

HOLMES, Walter W.; SIMPSON, George Gaylord. Pleistocene exploration and fossil edentates in Florida. *Bulletin of the AMNH*; v. 59, article 7. [s. l.], 1931. Disponível em: <https://agris.fao.org/search/en/providers/122376/records/647472fc2d3f560f80ab4a06>.

ILLIGER, Johann Karl Wilhelm. **Caroli Illigeri... Prodomus systematis mammalium et avium: additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica.**

[S. l.]: sumptibus C. Salfeld, 1811. Disponível em:

[https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=GjpfAAAACAAJ&oi=fnd&pg=PA2&dq=Illiger+C+\(1811\)+Prodomus+systematis+mammalium+et+avium+additis+terminis+zoographicis+utriusque+classis.+C+Salfed,+Berlin,+pp+301&ots=jJ-d3w5Xd2&sig=OJ_BX7Gp6RNUBjIhx69rdQ6MULA](https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=GjpfAAAACAAJ&oi=fnd&pg=PA2&dq=Illiger+C+(1811)+Prodomus+systematis+mammalium+et+avium+additis+terminis+zoographicis+utriusque+classis.+C+Salfed,+Berlin,+pp+301&ots=jJ-d3w5Xd2&sig=OJ_BX7Gp6RNUBjIhx69rdQ6MULA).

JANIS, Christine M.; SCOTT, Kathleen M.; JACOBS, Louis L. (org.). **Evolution of Tertiary mammals of North America.** Cambridge, UK ; New York: Cambridge University Press, 1998.

JESUS, JFM; FERNANDES, MA. Nova ocorrência de *Holmesina paulacoutoi* Cartelle e Bohórquez, 1985 (*Xenarthra*, *Cingulata*, *Pampatheriidae*) em caverna da Chapada Diamantina, Bahia. **Paleontologia em Destaque**, [s. l.], p. 69, 2014.

KALTHOFF, Daniela C. Microstructure of dental hard tissues in fossil and recent xenarthrans (Mammalia: Folivora and *Cingulata*). **Journal of Morphology**, [s. l.], v. 272, n. 6, p. 641–661, 2011.

KRMPOTIC, C. M. et al. Comparative histology and ontogenetic change in the carapace of armadillos (Mammalia: *Dasypodidae*). **Zoomorphology**, [s. l.], v. 134, n. 4, p. 601–616, 2015.

KRMPOTIC, C. M. et al. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. **Acta Zoologica**, [s. l.], v. 90, n. 4, p. 339–351, 2009.

LAURITO, César A.; VALERIO, Ana L. *Scirrotherium Antelucanus*, a new species of *Pampatheriidae* (Mammalia, *Xenarthra*, *Cingulata*) from the Upper Miocene of Costa Rica, Central America. [s. l.], 2011. Disponível em: https://www.lareferencia.info/vufind/Record/CR_b18ba6b6685eef4e7382265905c1b7f2.

LEE, Andrew H. Histological organization and its relationship to function in the femur of *Alligator mississippiensis*. **Journal of Anatomy**, [s. l.], v. 204, n. 3, p. 197–207, 2004.

LEE, Andrew H.; O'CONNOR, Patrick M. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noasaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 33, n. 4, p. 865–876, 2013.

LINNAEUS, Carolus. **Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species; cum characteribus, differentiis, synonymis, locis**. [S. l.]: apud JB Delamolliere, 1789. v. 1 Disponível em:
[https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=BBfPe4T1bNsC&oi=fnd&pg=PA501&dq=Linnaeus+C+\(1758\)+Systema+naturae+per+regna+tria+naturae,+secundum+classes,+ordines,+genera,+species,+cum+characteribus,+differentiis,+synonymis,+locis.+Editio+decima,+reformat.+Laurentii+Salvii,+Stockholm,+pp+824&ots=YqxZgJY6Pt&sig=46EFQGMNntDGUBjQFG6_CZPjazI](https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=BBfPe4T1bNsC&oi=fnd&pg=PA501&dq=Linnaeus+C+(1758)+Systema+naturae+per+regna+tria+naturae,+secundum+classes,+ordines,+genera,+species,+cum+characteribus,+differentiis,+synonymis,+locis.+Editio+decima,+reformat.+Laurentii+Salvii,+Stockholm,+pp+824&ots=YqxZgJY6Pt&sig=46EFQGMNntDGUBjQFG6_CZPjazI).

LORD, Rexford D. **Mammals of South America**. [S. l.]: JHU Press, 2007.

LOUGHRY, W. J.; MCDONOUGH, Colleen M. Beyond natural history: some thoughts about research priorities in the study of xenarthrans. **Edentata**, [s. l.], v. 14, n. 1, p. 9–14, 2013.

LUNA, Carlos A. et al. Distinguishing Quaternary glyptodontine cingulates in South America: How informative are juvenile specimens?. **Acta Palaeontologica Polonica**, [s. l.], v. 63, n. 1, 2018. Disponível em: <https://bibliotekanauki.pl/articles/20747.pdf>.

LYDEKKER, R. On Bones of a Sauropodous Dinosaur from Madagascar. **Quarterly Journal of the Geological Society of London**, [s. l.], v. 51, n. 1–4, p. 329–336, 1895.

MACCARINI, Thiago Bernardes et al. Temperature influences the activity patterns of armadillo species in a large neotropical wetland. **Mammal Research**, [s. l.], v. 60, n. 4, p. 403–409, 2015.

MACDONALD, G. H.; VIZCAÍNO, Sergio Fabián; BARGO, María Susana. Skeletal anatomy and the fossil history of the Vermilingua. In: THE BIOLOGY OF THE XENARTHRA/VIZCAÍNO, SERGIO FABIÁN; LOUGHRY, WJ. [S. l.: s. n.], 2007. Disponível em: <http://naturalis.fcnyml.unlp.edu.ar/id/006057>. Acesso em: 26 jun. 2024.

MARTIN, Bertha Edith. **Tooth development in *Dasypus novemcinctus***. [S. l.]: Waverly Press, 1916.

MCDONALD, H. Gregory. Evolution of the Pedolateral Foot in Ground Sloths: Patterns of Change in the Astragalus. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 19, n. 3, p. 209–215, 2012.

MCDONALD, H. Gregory. Paleoeecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. **Bulletin of the Florida Museum of Natural History**, [s. l.], v. 45, n. 4, p. 313–333, 2005.

MCDONALD, H. Phylogeny of the Xenarthra – morphological reconstruction of evolutionary relationships among extant and fossil Xenarthrans. In: [S. l.: s. n.], 2008. p. 24–36.

MCDONALD, H. G.; HARINGTON, C. R.; DE IULIIS, G. The Ground Sloth *Megalonyx* from Pleistocene Deposits of the Old Crow Basin, Yukon, Canada. **Arctic**, [s. l.], v. 53, n. 3, p. 213–220, 2000.

MCKENNA, Malcolm C.; BELL, Susan K. **Classification of mammals: above the species level**. [S. l.]: Columbia University Press, 1997. Disponível em: [https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=zS7FZkzIw-cC&oi=fnd&pg=PR9&dq=McKenna,+M.+C.,+and+S.+K.+Bell.+\(1997\).+Classification+of+Mammals+above+the+Species+Level.+Columbia+University+Press,+New+York,+631+pp.&ots=DmY0vVwiQu&sig=RgFVIwnoKzECJGEm7KYGcEg5U9E](https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=zS7FZkzIw-cC&oi=fnd&pg=PR9&dq=McKenna,+M.+C.,+and+S.+K.+Bell.+(1997).+Classification+of+Mammals+above+the+Species+Level.+Columbia+University+Press,+New+York,+631+pp.&ots=DmY0vVwiQu&sig=RgFVIwnoKzECJGEm7KYGcEg5U9E).

MCNAB, Brian K. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. **Journal of Mammalogy**, [s. l.], v. 61, n. 4, p. 606–627, 1980.

MEAD, Jim I. et al. Late Pleistocene (Rancholabrean) *Cynomys* (Rodentia, Sciuridae: prairie dog) from northwestern Sonora, Mexico. **Quaternary International**, [s. l.], v. 217, n. 1–2, p. 138–142, 2010.

MIELKE, Falk; AMSON, Eli; NYAKATURA, John A. Morpho-functional analysis using procrustes superimposition by static reference. **Evolutionary Biology**, [s. l.], v. 45, n. 4, p. 449–461, 2018.

MITCHELL, Kieren J. et al. Ancient DNA from the extinct South American giant glyptodont *Doedicurus* sp. (Xenarthra: Glyptodontidae) reveals that glyptodonts evolved from Eocene armadillos. **Molecular Ecology**, [s. l.], v. 25, n. 14, p. 3499–3508, 2016.

MÖLLER-KRULL, Maren et al. Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, and sloths). **Molecular Biology and Evolution**, [s. l.], v. 24, n. 11, p. 2573–2582, 2007.

MONTES, Laëtitia; CASTANET, Jacques; CUBO, Jorge. Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context. **Animal Biology**, [s. l.], v. 60, n. 1, p. 25–41, 2010.

MOURA, Jorge Felipe et al. A new and most complete pampathere (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Quaternary of Bahia, Brazil. **Zootaxa**, [s. l.], v. 4661, n. 3, p. 401–444, 2019.

NAPLES, Virginia L.; MCAFEE, Robert K. Chewing through the Miocene: an examination of the feeding musculature in the ground sloth from South America *Hapalops* (Mammalia: Pilosa)[version 1; referees: 2 approved]. [s. l.], 2014. Disponível em: https://www.academia.edu/download/42516312/10.12688_f1000research.3282.1_20150909.pdf.

NOBRE, P. H.; CARVALHO, I. S. Fósseis: coleta e métodos de estudo. **Paleontologia**, [s. l.], v. 2, p. 27–42, 2004.

NORMAN, Jane Ellen. **The molecular systematics of Xenarthra and Perissodactyla**. [S. l.]: University of Illinois at Chicago, 1999. Disponível em: <https://search.proquest.com/openview/eba1720d1b7c427ad1e8cfa31afc5c14/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>.

NOWAK, Ronald M. **Walker's Mammals of the World**. [S. l.]: JHU press, 1999. v. 1. Disponível em: [https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=T37sFCI43E8C&oi=fnd&pg=PR13&dq=Nowak,+R.+M.+\(1999\).+Walker%27s+Mammals+of+the+World+\(Vol.+1\).+JHU+press.&ots=rpvkX1VNNV&sig=2tzLF91nph-jIi9U7O-fNM_8eWI](https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=T37sFCI43E8C&oi=fnd&pg=PR13&dq=Nowak,+R.+M.+(1999).+Walker%27s+Mammals+of+the+World+(Vol.+1).+JHU+press.&ots=rpvkX1VNNV&sig=2tzLF91nph-jIi9U7O-fNM_8eWI).

NYAKATURA, John A. The Convergent Evolution of Suspensory Posture and Locomotion in Tree Sloths. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 19, n. 3, p. 225–234, 2012.

OLIVEIRA, Édison V.; BERGQVIST, Lílian P. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí basin, Brazil. **Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina**, [s. l.], v. 5, n. 1, 1998. Disponível em: <https://peapaleontologica.org.ar/index.php/peapa/article/view/174>.

OLIVEIRA, Édison V.; PORPINO, K. D.; BARETTO, A. On the presence of Glyptotherium in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, and the status of "Glyptodon" and "Chlamydotherium". Paleobiogeographic implications. **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Abhandlungen**, [s. l.], v. 258, n. 3, p. 353, 2010.

OWEN, Professor. Monograph of the Fossil Mammalia of the Mesozoic Formations. **Monographs of the Palaeontographical Society**, [s. l.], 1871. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02693445.1871.12113244>.

PATTERSON, Bryan; PASCUAL, Rosendo. The Fossil Mammal Fauna of South America. **The Quarterly Review of Biology**, [s. l.], v. 43, n. 4, p. 409–451, 1968.

PÉREZ-CRESPO, Victor Adrián et al. Diet and habitat definitions for Mexican glyptodonts from Cedral (San Luis Potosí, México) based on stable isotope analysis. **Geological Magazine**, [s. l.], v. 149, n. 1, p. 153–157, 2012.

PORPINO, Kleber De O.; FERNICOLA, Juan C.; BERGQVIST, Lílian P. A new cingulate (Mammalia: Xenarthra), *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the Late Pleistocene of Northeastern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 29, n. 3, p. 881–893, 2009.

PORPINO, Kleber De O.; FERNICOLA, Juan C.; BERGQVIST, Lílian P. Revisiting the intertropical Brazilian species *Hoplophorus euphractus* (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of *Hoplophorus*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 30, n. 3, p. 911–927, 2010.

PRADO, José Luis et al. Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. **Deinsea**, [s. l.], v. 9, n. 1, p. 347–364, 2003.

PROTHERO, Donald R. **Evolution: What the Fossils Say and Why It Matters**. [S. l.]: Columbia University Press, 2017. Disponível em: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.7312/prot18064/html>.

PUJOS, Francois et al. A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 149, n. 2, p. 179–235, 2007.

PUJOS, François et al. Recent Advances on Variability, Morpho-Functional Adaptations, Dental Terminology, and Evolution of Sloths. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 19, n. 3, p. 159–169, 2012.

PUJOS, François; DE IULIIS, Gerardo; CARTELLE, Cástor. A Paleogeographic Overview of Tropical Fossil Sloths: Towards an Understanding of the Origin of Extant Suspensory Sloths?. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 24, n. 1, p. 19–38, 2017.

QUIÑONES, Sofia I. et al. Neosclerocalyptus Paula Couto (Xenarthra, Glyptodontidae) in the late Pliocene-earliest Pleistocene of the Pampean region (Argentina): Its contribution to the understanding of evolutionary history of Pleistocene glyptodonts. **Journal of South American Earth Sciences**, [s. l.], v. 103, p. 102701, 2020.

RAJ PANT, Sara; GOSWAMI, Anjali; FINARELLI, John A. Complex body size trends in the evolution of sloths (Xenarthra: Pilosa). **BMC Evolutionary Biology**, [s. l.], v. 14, n. 1, p. 184, 2014.

REDFORD, Kent H. Ants and Termites As Food. In: GENOWAYS, Hugh H. (org.). **Current Mammalogy**. Boston, MA: Springer US, 1987. p. 349–399. Disponível em: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4757-9909-5_9.

REISS, Karen Zich. Using phylogenies to study convergence: the case of the ant-eating mammals. **American Zoologist**, [s. l.], v. 41, n. 3, p. 507–525, 2001.

RICQLES, DE. Comparative microstructure of bone. **Bone matrix and bone specific products**, [s. l.], p. 1–78, 1991.

ROSE, Kenneth D. Relationships of Xenarthra, Pholidota, and fossil "Edentates": the morphological evidence. **Mammal Phylogeny**. Placentals, [s. l.], p. 81–101, 1993.

ROSE, K. D. et al. Xenarthra and Pholidota. 106–126. **The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades**. John Hopkins University Press, Baltimore, USA, pp. Custom, [s. l.], v. 7, 2005.

ROUSE, Irving; CRUXENT, Jose M. Some recent radiocarbon dates for Western Venezuela. **American Antiquity**, [s. l.], v. 28, n. 4, p. 537–540, 1963.

RUSCONI, C. Nueva subespecie de *Glossotherium* (Edentata). **Revista Argentina de Paleontología y Antropología**, [s. l.], v. 1, p. 162–171, 1935.

SCILLATO-YANÉ, GJ et al. Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. **Journal of South American Earth Sciences**, [s. l.], v. 20, n. 1–2, p. 131–138, 2005.

SCILLATO, YANE. Sobre un dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de edad riochiquense (paleoceno superior) de Itaborai, Brasil. [s. l.], 1976. Disponível em:

<https://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=PASCALGEODEBRGM7820208774>.

SEBASTIÁN TAMBUSSO, P.; FARIÑA, Richard A. Digital endocranial cast of *Pampatherium humboldtii* (Xenarthra, Cingulata) from the Late Pleistocene of Uruguay. **Swiss Journal of Palaeontology**, [s. l.], v. 134, n. 1, p. 109–116, 2015.

SHOCKEY, Bruce J.; ANAYA, Federico. Grazing in a New Late Oligocene Mylodontid Sloth and a Mylodontid Radiation as a Component of the Eocene-Oligocene Faunal Turnover and the Early Spread of Grasslands/Savannas in South America. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 18, n. 2, p. 101–115, 2011.

SIMPSON, George Gaylord. **Holmesina septentrionalis, extinct giant armadillo of Florida**. [S. l.]: American Museum of Natural History, 1930. Disponível em: <https://core.ac.uk/download/pdf/18225502.pdf>.

SIMPSON, George Gaylord. The beginning of the age of mammals. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 12, n. 1, p. 1–46, 1937.

SOIBELZON, Leopoldo Héctor et al. Un Glyptodontidae de gran tamaño en el Holoceno temprano de la región Pampeana, Argentina. [s. l.], 2012. Disponível em: <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/72953>.

SOLOUNIAS, Nikos; SEMPREBON, Gina. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. **American Museum Novitates**, [s. l.], v. 2002, n. 3366, p. 1–49, 2002.

STEBBINS, G. Ledyard. Coevolution of grasses and herbivores. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, [s. l.], p. 75–86, 1981.

SUPERINA, Mariella; ABBA, Agustin Manuel. Family Chlamyphoridae (Chlamyphoridae Armadillos). [s. l.], 2018. Disponível em:
<https://notablesdelaciencia.conicet.gov.ar/handle/11336/130922>.

TEAFORD, Mark F.; WALKER, Alan. Prenatal jaw movements in the guinea pig, *Cavia porcellus*; evidence from patterns of tooth wear. **Journal of mammalogy**, [s. l.], v. 64, n. 3, p. 534–536, 1983.

TOLEDO, Néstor; BARGO, M. Susana; VIZCAÍNO, Sergio F. Muscular reconstruction and functional morphology of the hind limb of santacrucian (Early Miocene) sloths (*Xenarthra florivora*) of Patagonia. **The Anatomical Record**, [s. l.], v. 298, n. 5, p. 842–864, 2015.

TONNI, E. P. et al. Radiocarbonic chronology and climatic conditions in the "Cueva del Milodon" (southern Chile) during the Late Pleistocene. **Ameghiniana**, [s. l.], v. 40, n. 4, p. 609–615, 2003.

VARELA, Luciano et al. Phylogeny, macroevolutionary trends and historical biogeography of sloths: insights from a Bayesian morphological clock analysis. **Systematic Biology**, [s. l.], v. 68, n. 2, p. 204–218, 2019.

VAUGHAN, Terry A.; RYAN, James M.; CZAPLEWSKI, Nicholas J. **Mammalogy**. [S. l.]: Jones & Bartlett Publishers, 2013.

VICKARYOUS, Matthew K.; HALL, Brian K. Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). **Journal of Morphology**, [s. l.], v. 267, n. 11, p. 1273–1283, 2006.

VIEIRA, Ângelo Trevia et al. **Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea: estado-Bahia: diagnóstico do município de Euclides da Cunha**. [S. l.]: CPRM, 2005. Disponível em:
http://rigeo.cprm.gov.br/bitstream/doc/16903/1/Rel_Euclides_Cunha.pdf.

VINACCI THUL, E. L. Osteografía cefálica de *Glyptodon reticulatus* Ow. **Physis**, [s. l.], v. 20, n. 55, p. 24–30, 1945.

VIZCAÍNO, Sergio F. et al. Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). **Ameghiniana**, [s. l.], v. 41, n. 4, p. 651–664, 2004.

VIZCAÍNO, Sergio F. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). **Paleobiology**, [s. l.], v. 35, n. 3, p. 343–366, 2009.

VIZCAÍNO, Sergio F.; DE IULIIS, Gerardo; BARGO, María S. Skull Shape, Masticatory Apparatus, and Diet of Vassallia and Holmesina (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): When Anatomy Constrains Destiny. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 5, n. 4, p. 291–322, 1998.

VIZCAÍNO, S. F.; MILNE, Nick. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). **Journal of Zoology**, [s. l.], v. 257, n. 1, p. 117–127, 2002.

VIZCAÍNO, Sergio F.; RINDERKNECHT, Andrés; CZERWONOGORA, Ada. An enigmatic Cingulata (Mammalia: Xenarthra) from the Late Miocene of Uruguay. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], 2003. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1671/2259-26>.

WHITE, Jennifer. Indicators of locomotor habits in xenarthrans: Evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [s. l.], v. 13, n. 2, p. 230–242, 1993.

WIBLE JR, GAUDIN TJAND. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodontal analysis. **Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles: University of Chicago Press, Chicago, IL**, [s. l.], p. 153–198, 2006.

WOLF, Dominik. Osteoderm histology of extinct and recent Cingulata and Phyllophaga (Xenarthra, Mammalia): implications for systematics and biomechanical adaptation. **Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften Beiheft**, [s. l.], v. 23, p. 145–151, 2007.

WOLF, Dominik; KALTHOFF, Daniela C.; SANDER, P. Martin. Osteoderm histology of the Pamphathiidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): Implications for systematics, osteoderm growth, and biomechanical adaptation. **Journal of Morphology**, [s. l.], v. 273, n. 4, p. 388–404, 2012.

WOODBURNE, Michael O. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. **Journal of Mammalian Evolution**, [s. l.], v. 17, n. 4, p. 245–264, 2010.

ZURITA, Alfredo Eduardo et al. A new species of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of the Eastern Cordillera, Bolivia. **Historical Biology**, [s. l.], v. 29, n. 8, p. 1076–1088, 2017.

ZURITA, Alfredo Eduardo et al. A tale of two clades: comparative study of *Glyptodon* Owen and *Glyptotherium* Osborn (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae). **Geobios**, [s. l.], v. 51, n. 3, p. 247–258, 2018.

ZURITA, Alfredo Eduardo et al. First record and description of an exceptional unborn specimen of Cingulata Glyptodontidae: *Glyptodon* Owen (Xenarthra). **Comptes Rendus Palevol**, [s. l.], v. 8, n. 6, p. 573–578, 2009.

ZURITA, Alfredo Eduardo et al. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. **Annales de Paléontologie**, [s. l.], v. 97, n. 1–2, p. 63–83, 2011.

MATERIAL SUPLEMENTAR

APÊNDICE A - Medidas e avaliações dos osteodermos de LPP-PV--005

Osteodermos	Medidas (mm)			Quantidade de forames		Qualitativo		Legenda	
	Com p.	Larg.	Espe ss.	FD	FV	Fig. per.	Forma do ostid.	Comp.	comprimento
001	18,9	26,1	15	2	2+	NE	he	d	deltoide
002	24	23,9	14,7	4	V	8	hf	Espess.	espessura
003	26,2	20,85	13,85	2	2+	NE	he	FD	forame dorsal
004	22,3	19,5	12,6	1	PE	PE	q	Fig. per.	figura periférica
005	23,4	22	23,2	0	5+	NF	p	FV	forame ventral
006	25	20,05	13,7	2	V	PE	p	h	hexagonal
007	21,6	17,8	11,85	2	V	PE	q	he	hexagonal esticado
008	25,75	19,65	12,45	1	2+	6	h	hf	hexagonal flor (perfeitinho)
009	22	22,65	9,1	0	3+	NF	h	h-p	entre hexa e pentagonal
010	25,5	19,55	13,3	2	3+	PE	he	i	irregular
011	25,5	18,5	11,6	4	3+	PE	he	Larg.	largura
012	26,9	19,65	12,1	2	3+	6	he	NE	nada evidente (apenas a figura central)
013	26	18,45	13,05	3	V	7	he	NF	nenhuma fig. (nem periférica nem central)
014	23,55	16,2	10,6	1	3+	6	p	p	pentagonal
015	24,25	23,75	13	3	5+	PE	h	PE	pouco evidente
016	24,2	18,05	13	3	V	PE	h-p	q	quadrilátero
017	22,9	20,1	12,3	2	3+	PE	q	V	vários
018	27,1	22	10	4	V	PE	d	+	mais algum (porém quase imperceptível)

019	26	18,55	13	3	V	PE	he
020	25	21	12,7	2	3+	PE	h-p
021	26,8	21,7	15,4	2	3+	PE	h-p
022	22,25	18,85	11,45	2	5+	PE	q
023	23,8	22,2	10,5	3	V	PE	d
024	24,65	19,9	15,15	1	1+	NN	i
025	23,75	17,9	14,3	1	3+	PE	p
026	23,8	21	13,8	2	3+	PE	p
027	26,6	18,8	11,65	1	V	PE	p
028	24,55	28,6	11,7	2	V	PE	h-p
029	22	22,9	11,6	5	V	PE	h-p
030	27,5	23,9	11,35	5	V	PE	h-p
031	22,8	17	11,9	2	V	6	he
032	20,1	19,6	13,7	2	V	PE	h-p
033	26	22,2	23,45	0	V	NE	p
034	24,4	20,9	12,3	2	3+	PE	h
035	22,6	19,6	13,7	2	V	NE	-
036	23,1	17,9	12,8	2	3+	7	he
037	30,35	22,4	10,6	4	V	PE	d
038	25,4	17,4	12,3	2	V	6	he
039	19,15	14,85	10,45	1	V	PE	h-p
040	22,75	15,65	10,8	1	2+	PE	he
041	25,7	23,4	10,65	3	V	PE	d
042	26,1	20,25	13,4	4	V	8	he
043	25,1	20,05	13,7	2	V	7	h-p
044	25,8	17,6	12,6	2	V	8	he
045	25,7	19,85	13	3	3+	PE	h
046	23,1	20,05	14,45	1	PE	PE	i
047	24,9	17,9	12,25	2	V	6	he
048	22,2	17,65	12,05	2	V	PE	h
049	22,15	19,2	13,1	2	V	PE	d
050	23	20,55	13	3	V	7	h-p

APÊNDICE B - Imagens Adicionais

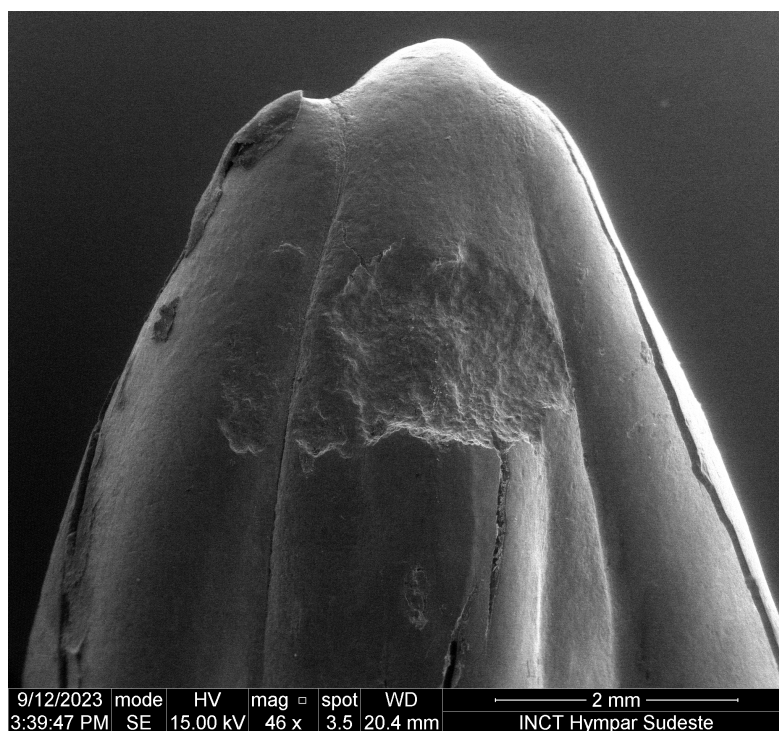


Figura B.1 - Micrografia eletrônica de varredura da região oclusal do molariforme 3 lado lingual de LPP-PV-005.

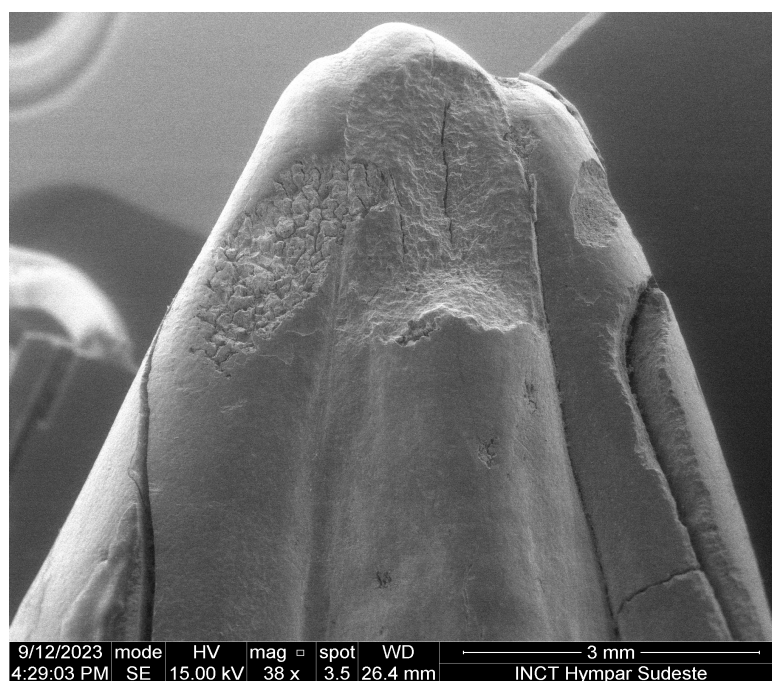


Figura B.2 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 3 lado labial de LPP-PV-005.

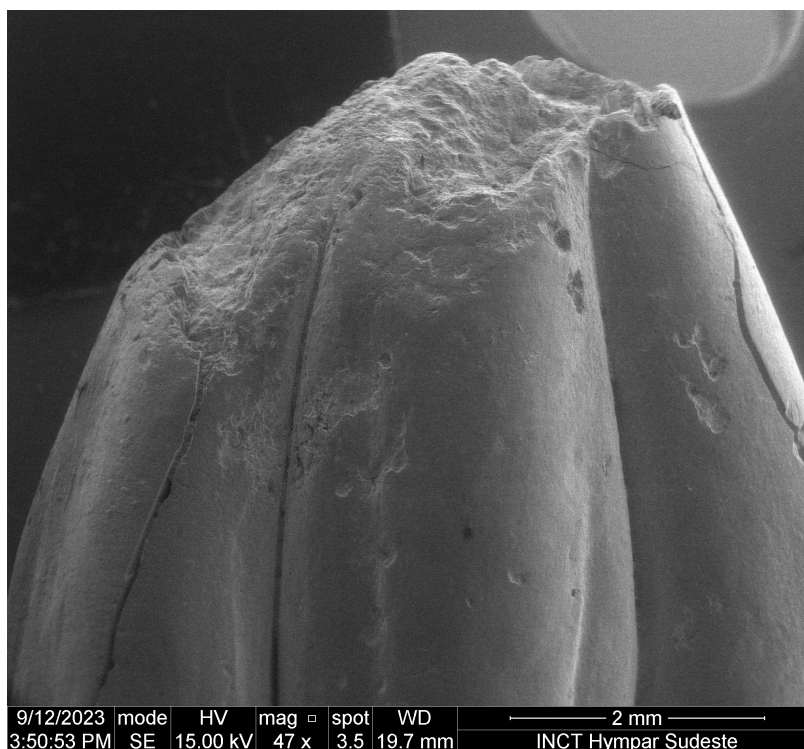


Figura B.3 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 4 lado lingual de LPP-PV-005.

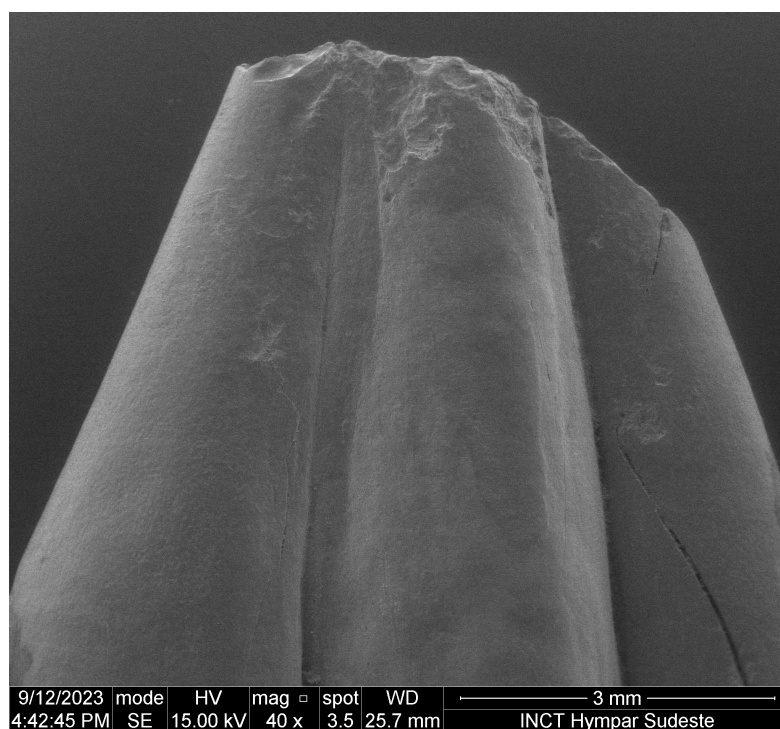


Figura B.4 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 4 lado labial de LPP-PV-005.

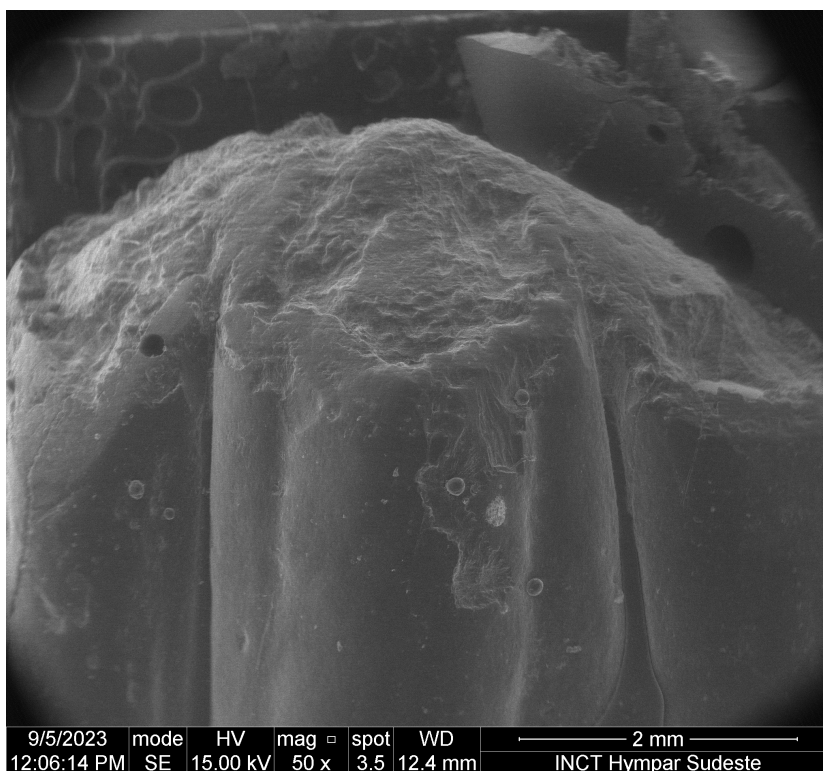


Figura B.5 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 5 lado lingual de LPP-PV-005.

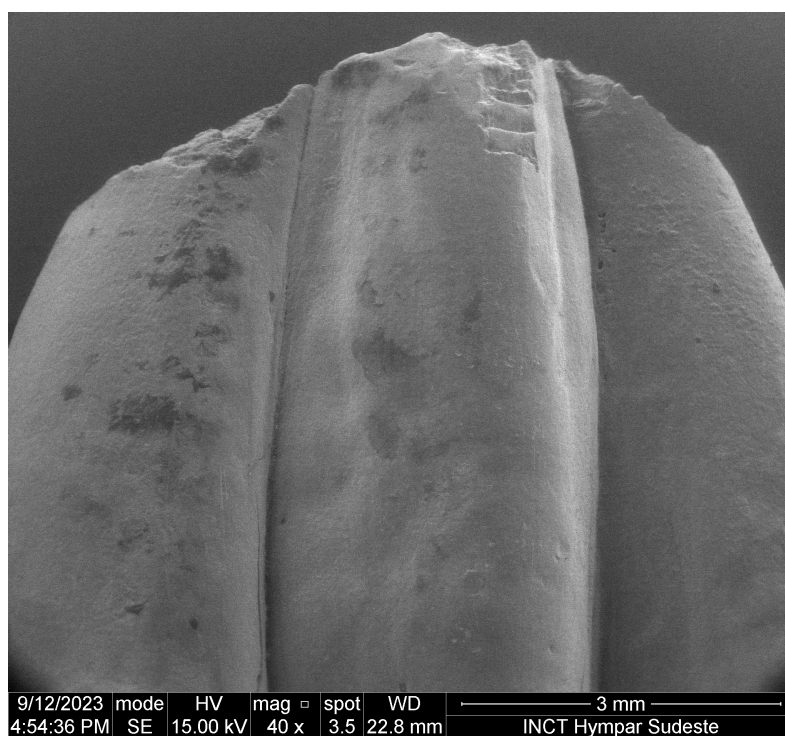


Figura B.6 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 5 lado labial de LPP-PV-005.

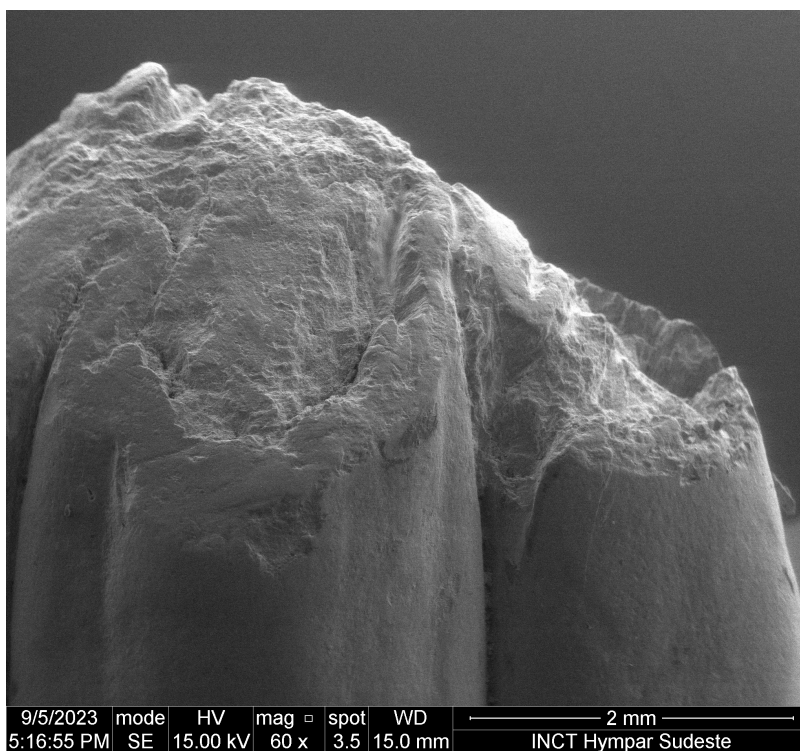


Figura B.7 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 6 lado lingual de LPP-PV-005.

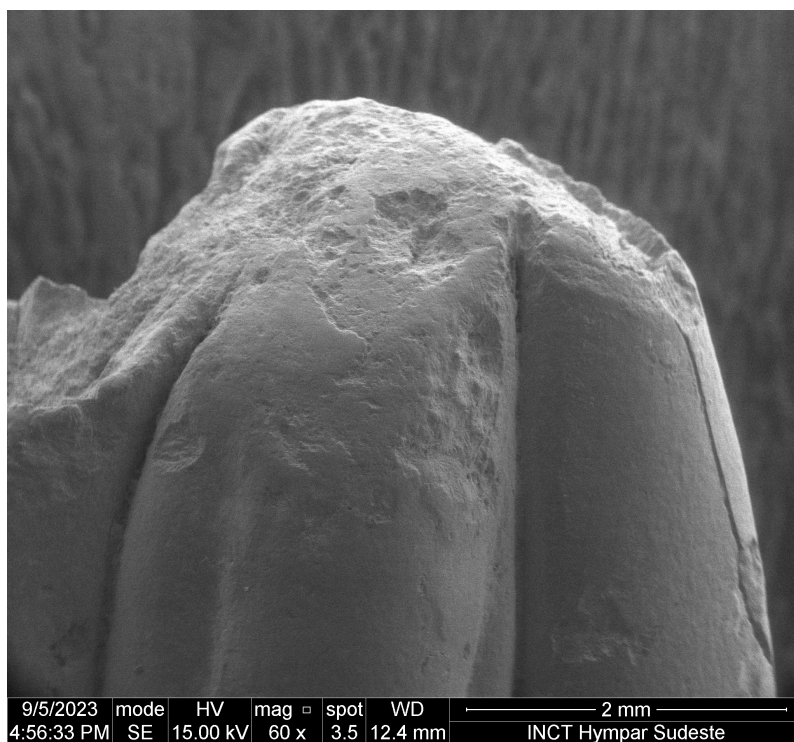


Figura B.8 - Micrografia eletrônica de varredura do molariforme 7 lado lingual de LPP-PV-005.

APÊNDICE C - Apresentações em Congressos

Gliptodontídeos Juvenis do Pleistoceno Tardio da Bahia¹

Nancy de F. C. REGO; Jorge F. M. de JESUS; Marcelo A. FERNANDES

Laboratório de Paleocologia e Paleoicnologia - LPP, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva - DEBE, Universidade Federal de São Carlos - UFSCar. nancyfcr@gmail.com, moradejesus@gmail.com, mafernandes@ufscar.br.

Os Cingulata são facilmente reconhecidos por sua armadura corporal composta por osteodermos articulados; sendo classificados usualmente em seis famílias: Dasypodidae, Peltephilidae, Pamphathiidae, Clamyphoridae, Palaeopeltidae e Glyptodontidae. Os gliptodontídeos mostram indícios de sua presença desde o final do Eoceno até o início do Holoceno em todo o continente americano. Seu registro fóssil é principalmente representado por osteodermos desarticulados e fragmentos de crânios. Existe muita informação sobre a filogenia, taxonomia, dieta e locomoção desses animais, mas o registro fóssil e o conhecimento de gliptodontídeos em suas fases juvenis ainda é incipiente. A escassez de conhecimento das fases juvenis pode induzir ao erro de classificar um estágio ontogenético como uma espécie diferente ou mesmo uma nova espécie. Neste trabalho, descrevemos dois espécimes juvenis de gliptodontídeos que foram coletados na Gruta da Lapinha, Iramaia, BA, em expedições nos anos de 2012 e 2014. O material (registrado como LPP-PV-005 e LPP-PV-006) está depositado no Laboratório de Paleocologia e Paleoicnologia da Universidade Federal de São Carlos, na cidade de São Carlos. O espécime juvenil LPP-PV-005 compreende fragmentos das mandíbulas direita e esquerda, fragmento do esfenóide, hemimandíbula esquerda quase completa, 50 osteodermos dorsais da carapaça e diáfise do fêmur direito. O espécime juvenil LPP-PV-006 compreende diáfise do fêmur direito, vértebras caudais e alguns osteodermos dorsais da carapaça. A datação por carbono da bioapatita resultou em uma idade de 13.130 ± 30 BP para o indivíduo LPP-PV-005. Esta é a primeira descrição de ocorrência de osteodermos associados a elementos esqueléticos de gliptodontídeos juvenis. Características dimensionais e anatômicas do espécime LPP-PV-005 comparadas às de um espécime adulto gliptodontídeo indicam que é muito jovem e, além disso, a ausência de desgaste observada nos dentes sugere um cuidado parental referente a alimentação. Comparações com outros indivíduos juvenis e espécies adultas sul-americanas de gliptodontídeos reforçam a ideia de que o LPP-PV-005 é do gênero *Glyptotherium*. Apoio: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES); Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - PPGERN/UFSCar.

¹ Resumo apresentado no VII Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados em julho de 2022

UM EXEMPLAR JUVENIL DE *Glyptotherium* sp. DO PLEISTOCENO TARDIO DA BAHIA: OBSERVAÇÕES DA MANDÍBULA E CARACTERÍSTICAS DENTAIS ²

NANCY DE FÁTIMA CHAVES REGO^{1,2}, JORGE FELIPE MOURA DE JESUS¹, MARCELO ADORNA FERNANDES¹

1 Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Biologia Evolutiva, Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia, Rod. Washington Luiz, s/n - Monjolinho, São Carlos, SP, Brasil.

2 Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia Evolutiva, UFSCar, São Carlos, SP.

nancyfcr@gmail.com, mouradejesus@gmail.com, mafernandes@ufscar.br

Os gliptodontídeos formam um grupo que compreende os mais incríveis herbívoros blindados. É um clado cujos espécimes mais antigos originam-se de áreas tropicais da América do Sul durante o Mioceno Médio-Tardio. Possuem um robusto aparelho mastigatório e dentes hipsodontes com cristas de dentina dura na superfície oclusal. Estudos com espécimes juvenis são incipientes, especialmente tratando-se de características mandibulares, morfologia dentária e dieta. O objetivo deste trabalho é descrever a mandíbula e dentição, bem como investigar o mesodesgaste dentário de um espécime juvenil LPP-PV-005 de Cingulata Glyptodontinae, atribuído ao gênero *Glyptotherium*. O referido material provém de coletas realizadas na Gruta da Lapinha, Iramaia BA, no ano de 2014. Ele está depositado no Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia da Universidade Federal de São Carlos e consiste em hemimandíbula esquerda quase completa e 6 molariformes (m2 a m7). O corpo mandibular está bem preservado; em vista ventral, é reto e similar a espécimes do gênero *Glyptodon*. Em vista lateral, é mais estreito em comparação com indivíduos adultos do mesmo gênero. O ramo ascendente não está íntegro, restando o processo angular. Há uma sínfise mandibular que se estende até a face mesial do m4 e sua porção mais anterior está quebrada. O tamanho da mandíbula de um *Glyptotherium* adulto é cerca de 31cm, de um neonato é de 8,6cm e a mandíbula do LPP-PV-005 é de 13cm, indicando que trata-se de um juvenil. O ângulo do ramo ascendente com a fileira de dentes do juvenil é quase 90°, enquanto que em adultos é inclinado anteriormente em cerca de 70°, sugerindo um perfil de crescimento alométrico. Todos os molariformes são piramidais, uma característica de gliptodontes juvenis, porém, um sutil desgaste foi observado na região oclusal. Os molariformes m5 e m6 apresentam desgaste; o m4 e o m7 mostram desgaste médio e o m2 e m3 não mostram desgaste. A dentição já se irrompeu do dentário, mas não é possível ainda concluir se a erupção se deu *in utero* ou pós-nascimento e se o desgaste oclusal é resultante da atrição (contato dente-dente) ou abrasão (contato dente-alimento). [CAPES - 00.889.834/0001-08]

² Resumo apresentado na Reunião Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia (PALEO SP) em dezembro de 2022