

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA**

**Redescrição de um Dasypodini (Xenarthra, Cingulata) do Quaternário  
do Estado de São Paulo e considerações sobre o  
gênero *Propraopus* Ameghino, 1881**

**Mariela Cordeiro de Castro**

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como  
parte das exigências para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

**RIBEIRÃO PRETO – SP**

**2009**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA**

**Redescrição de um Dasypodini (Xenarthra, Cingulata) do Quaternário  
do Estado de São Paulo e considerações sobre o  
gênero *Propraopus* Ameghino, 1881**

**Mariela Cordeiro de Castro**

**Orientação: Dr. Max Cardoso Langer**

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como  
parte das exigências para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

**RIBEIRÃO PRETO – SP**

**2009**

Dedico  
a meu avô Geraldo,  
por ter despertado em mim o amor pela terra.

*“A group called Edentata, composed of several very distinct forms – the sloths, anteaters and armadillos – which under great modification of characters (...) have just enough in common to make it probable that they are the very specialized survivors of an ancient group, most of the members of which are extinct, but which the researchers of paleontology have not yet revealed to us” (FLOWER, 1885: 6).*

## **Agradecimentos**

Ao meu orientador, Prof. Dr. Max Cardoso Langer, por propiciar que eu me desenvolvesse em seu laboratório ao longo dos últimos seis anos. Agradeço especialmente por sua proximidade e por “abraçar” os mamíferos comigo.

À Dra. Ana Maria Ribeiro (FZB/RS), por sua valiosa coorientação neste trabalho.

Ao Dr. Jorge Ferigolo (FZB/RS), por permitir que eu me integrasse a seu laboratório, onde muito eu aprendi.

Ao Dr. Mário de Vivo (MZUSP), Dr. Alejandro Kramarz (MACN) e Dr. Marcelo Reguero (MLP), por permitirem o acesso ao material zoológico ou paleontológico sob suas curadorias. Agradeço também aos seus alunos, em especial a Flávio Góis e Lucas Pomi (MLP), por simpaticamente terem prestado todo o apoio.

Ao Dr. Gustavo Scillato-Yané (MLP), pela cessão de importantes referências bibliográficas e pelas proveitosas conversas durante os almoços em La Plata.

À equipe de técnicos e funcionários do Hospital de Clínicas de Porto Alegre, que viabilizaram a utilização do aparelho de tomografia deste hospital.

A Ms. Suzana Hirooka e Enir Maria Silva (Museu Arqueológico e Paleontológico Casa Dom Aquino), pela gentil cessão de fotos de fósseis sob seus cuidados.

Aos colegas da FZB/RS, em especial Annie Hsiou, Elizete Holanda e Paulo Victor de Oliveira, por todo o apoio.

Aos meus queridos paleocolegas Feio, Marquinho, Xirra, Gabi, Tevinho, Johnny, Preta e Roque, por tornarem o cotidiano de trabalho algo realmente prazeroso e leve.

Aos meus amados amigos da Biologia da FFCLRP-USP, por tantos motivos que se torna difícil enumerar.

À minha família, pelo amor e confiança.

À FAPESP, por ter financiado este projeto (Processo 07/52970-2).

## Resumo

CASTRO, M. C. (2009). Redescrição de um Dasypodini (Xenarthra, Cingulata) do Quaternário do Estado de São Paulo e considerações sobre o gênero *Propraopus* Ameghino, 1881. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto. 117 pp.

O presente trabalho apresenta a descrição comparativa de crânio, pós-crânio e osteodermos do Dasypodini (Xenarthra, Cingulata) MNRJ 552-V, proveniente dos depósitos quaternários da Gruta de Itaporanga, Sorocaba-SP. Seu crânio foi tomografado e comparado àqueles de táxons viventes, de modo a abarcar as três subfamílias de Dasypodidae, enquanto seu pós-crânio foi comparado ao de *Dasypus novemcinctus*. Ademais, como MNRJ 552-V foi inicialmente descrito como pertencente a *Propraopus punctatus*, foram analisados materiais, especialmente osteodermos, atribuídos a este gênero depositados em coleções paleontológicas brasileira e argentinas. Para definir as relações do referido espécime com outros Dasypodini, um estudo filogenético foi realizado. Além de MNRJ 552-V, o grupo interno abarcou cinco unidades taxonômicas operacionais (OTUs), incluindo duas espécies viventes de *Dasypus*, dois espécimes atribuídos a *P. grandis*, bem como parte do material tipo de “*Dasypus*” *sulcatus* Lund, 1842, proveniente de Lagoa Santa-MG, tendo exclusivamente este sido analisado apenas por meio da literatura. O grupo externo, definido com base em estudos filogenéticos prévios, inclui *Stegotherium tessellatum* e *Cabassous tatouay*. Nesta análise, os osteodermos, que figuram historicamente como de grande relevância sistemática para Cingulata, igualmente mostraram-se fundamentais para diferenciar as OTUs do grupo interno. A única árvore mais parcimoniosa obtida por meio de busca exata sugere maior proximidade de MNRJ 552-V às espécies viventes de *Dasypus*, parecendo preferível atribuir tal espécime a *D. punctatus* Lund, 1840, o que coincide com a proposta nomenclatural original da espécie. Já o outro clado, que consiste de uma politomia com três outras OTUs, por incluir materiais referidos à espécie tipo do gênero (*P. grandis*) foi nomeado *Propraopus*. Deste modo, a OTU “*Dasypus*” *sulcatus* deve ser tratada como *Propraopus sulcatus*. A politomia que forma clado *Propraopus* corrobora a difícil distinção entre materiais *P. sulcatus* e *P. grandis*, previamente apontada por diversos autores.

## Abstract

CASTRO, M. C. (2009). Redescription of a Dasypodini (Xenarthra, Cingulata) from the Quaternary of São Paulo, Brazil, and remarks on the genus *Propraopus* Ameghino, 1881. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto. 117 pp.

This work presents the comparative description of the skull, postcranium and osteoderms of the Dasypodini (Xenarthra, Cingulata) MNRJ 552-V, collected in the quaternary deposits of Gruta de Itaporanga, Sorocaba-SP, Brazil. The skull was CT scanned and compared to those of extant taxa of all three Dasypodidae subfamilies, while the postcranium was compared to that of *Dasypus novemcinctus*. Given that MNRJ 552-V was originally described as *Propraopus punctatus*, it was compared to fossils (especially composed of osteoderms) attributed to this genus in paleontological collections of Brazil and Argentina. In order to define the relations of the described specimen to other Dasypodini, a phylogenetic study was performed. Along with MNRJ 552-V, the ingroup comprises five operational taxonomic units (OTUs), including two extant species of *Dasypus*, two specimens attributed to *P. grandis*, as well as part of the type material of "*Dasypus*" *sulcatus* Lund, 1842 from Lagoa Santa-MG, the latter solely analyzed based on the literature. The outgroup was defined based on previous phylogenetic studies and includes *Stegotherium tessellatum* and *Cabassous tatouay*. The osteoderms, which are skeletal parts historically relevant to Cingulata systematics, were also fundamental to differentiate the ingroup OTUs in the analysis. The single most parsimonious tree obtained with an exact search suggested that MNRJ 552-V is more closely related to the extant *Dasypus* species. Accordingly, it is preferable to attribute that specimen to *D. punctatus* Lund, 1840, following the original designation of the species. The sister clade of *Dasypus*, which consists of a polytomy with three other OTUs, was assigned to the genus *Propraopus*, once it includes material referred to its type species (*P. grandis*). Therefore, the OTU "*Dasypus*" *sulcatus* should be treated as *Propraopus sulcatus*. The polytomy that forms the *Propraopus* clade highlights the problem in differentiating *P. sulcatus* and *P. grandis*, as previously pointed by many authors.



## Sumário

<b>I. Introdução.....</b>	<b>1</b>
I.1. Xenarthra: sistemática, registro fóssil e história evolutiva.....	1
I.2. Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae.....	3
I.3. <i>Propraopus</i> : aspectos taxonômicos e paleobiológicos.....	6
I.4. O depósito: Gruta de Itaporanga, Sorocaba-SP.....	8
<b>II. Material e Métodos.....</b>	<b>10</b>
II.1. Descrição anatômica e comparação.....	10
II.2. Análise filogenética.....	11
<b>III. Resultados e Discussão.....</b>	<b>14</b>
III.1. Descrição comparativa de MNRJ 552-V.....	14
III.1.1. Crânio.....	14
III.1.1.1. Descrição do crânio por vistas.....	15
III.1.1.2. Descrição dos elementos ósseos.....	21
III.1.2. Dentário.....	33
III.1.3. Dentes.....	35
III.1.4. Tomografia do crânio, dentário e dentes.....	39
III.1.5. Elementos pós-cranianos.....	41
III.2. Descrição de material associado a MNRJ 552-V.....	63
III.3. Análise e comparação de materiais atribuídos a <i>Propraopus</i> .....	64
III.3.1. Espécimes atribuídos a <i>Propraopus punctatus</i> .....	64
III.3.2. Espécimes atribuídos a <i>Propraopus</i> depositados em coleções argentinas.....	66
III.3.3. Espécimes atribuídos a <i>Propraopus</i> depositados no MCN-PV.....	74
III.3.4. Materiais de Lagoa Santa-MG.....	75
III.4. Análise Filogenética.....	77
<b>IV. Conclusões.....</b>	<b>82</b>
<b>V. Referências bibliográficas.....</b>	<b>83</b>
<b>VI. Figuras.....</b>	<b>95</b>
<b>Anexo I: Acrônimas.....</b>	<b>111</b>
<b>Anexo II: Lista dos materiais analisados.....</b>	<b>112</b>
<b>Anexo III: Lista de caracteres e estados de caráter.....</b>	<b>114</b>
<b>Anexo IV: Matriz de dados.....</b>	<b>116</b>
<b>Anexo V: CD-ROM com imagens da tomografia de MNRJ 552-V.....</b>	<b>117</b>

### I. Introdução

#### I.1. Xenarthra: sistemática, registro fóssil e história evolutiva

O grupo de mamíferos conhecido como Xenarthra tem uma longa história envolvendo sua nomenclatura e composição. O naturalista Carolus Linnaeus em 1758 reuniu preguiças, tamanduás, pangolins, manatis e elefantes na ordem Bruta, enquanto os tatus foram inseridos em Bestidae, juntamente com os porcos, alguns insetívoros e marsupiais. Em 1798, referindo-se à perda ou redução dentária de seus membros, Georges Cuvier criou a ordem Edentata, que incluía preguiças, tamanduás, tatus, pangolins e aardvarks. Posteriormente, em 1872, Huxley excluiu os últimos dois grupos desta ordem. Com o crescente conhecimento de formas fósseis, novos grupos foram adicionados a Edentata, dentre eles as preguiças terrícolas e os gliptodontes, além de Taeniodonta e Palaeonodonta, tendo os dois últimos sido posteriormente excluídos e suas semelhanças atribuídas a convergência (GLASS, 1985). Por fim, Cope em 1889 propôs Xenarthra que, pelo entendimento atual, se trata de um grupo monofilético, originado na América do Sul, embora táxons provenientes de outras regiões tenham sido sugeridos como parte deste (MCDONALD, 2003).

Muitos autores posicionaram Xenarthra e Pholidota em Edentata (NOVACEK, 1992; PATTERSON *ET AL.*, 1992; GAUDIN & WIBLE, 1999), termo que se refere à redução ou completa perda dos dentes. Entretanto, estudos mais recentes (MCKENNA & BELL, 1997), incluindo análises filogenéticas (DELSUC *ET AL.*, 2001; MADSEN *ET AL.*, 2001), rejeitam a existência de Edentata e posicionam Pholidota próximo aos Carnivora, atribuindo a perda de dentes nos pangolins a uma convergência adaptativa relacionada à mirmecofagia. Tais estudos, entre outros (DE JONG *ET AL.*, 1985; VAN DIJK *ET AL.*, 1999), também suportam a monofilia de Xenarthra, sendo a xenarthria, ou seja, a existência de articulações atípicas entre as vértebras, sua única sinapomorfia amplamente reconhecida do ponto de vista morfológico (ENGELMANN, 1985; PATTERSON *ET AL.*, 1992; GAUDIN, 1999). Outras possíveis sinapomorfias incluem a presença de sinsacro, metapófises vertebrais, dentição reduzida e temperatura corporal mais baixa (ENGELMANN, 1985; SCILLATO-YANÉ *ET AL.*, 1995).

Os Xenarthra são componentes comuns das faunas cenozóicas sulamericanas e estão entre os imigrantes que obtiveram sucesso na ocupação da América do Norte durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano, ocorrido há cerca de 3 Ma, após o soerguimento do istmo do Panamá (VIZCAÍNO & DE IULIIS, 2003). Juntamente com os Notoungulata e Didelphimorphia, são os mamíferos mais diversos do Cenozóico

sulamericano (PUJOS *ET AL.*, 2007). As 29 espécies viventes, classificadas em 13 gêneros, quase todas endêmicas da América do Sul e Central - apenas *Dasyopus novemcinctus* está atualmente presente na América do Norte (WILSON & REEDER, 2005) - representam uma pequena fração da diversidade fóssil do grupo, que inclui 218 gêneros (MCKENNA & BELL, 1997; DELSUC *ET AL.*, 2001). Em épocas Plio-Pleistocênicas, gliptodontes, preguiças e tamanduás ocuparam a América do Norte, chegando até o Alasca (STOCK, 1942; SHAW & McDONALD, 1987) e atual território Antártico (CARLINI *ET AL.*, 1990; VIZCAÍNO & SCILLATO-YANÉ, 1995). Acredita-se que a extinção de grande parte de seus membros tenha se dado cerca de 10.000 anos A.P. e, dentre as possíveis causas, estão o impacto humano (LYONS *ET AL.*, 2004), a competição ou predação por formas norteamericanas (MARSHALL *ET AL.*, 1982), a expansão das florestas úmidas durante o Holoceno (DE VIVO & CARMINGNOTTO, 2004), e a disseminação de patógenos introduzidos por espécies imigrantes (FERIGOLO, 1999).

Entre os mamíferos, a ordem Xenarthra é a única cujos membros desenvolveram uma cobertura dérmica, tanto na forma de uma carapaça sólida, quanto como um mosaico de ossículos embebidos na pele (MCDONALD, 2003). Ademais, os primeiros Xenarthra conhecidos já apresentavam as características típicas do grupo, tais como articulações adicionais entre vértebras e uma área de articulação acessória entre o ísquio e o processo transversal das vértebras caudais anteriores, formando o sinsacro. Além disso, na maioria dos gêneros a escápula é peculiar, há simplificação ou perda completa dos dentes, os ossos são massivos, com fortes processos e cristas para fixação muscular, e tibia e fíbula são fusionadas (CARROLL, 1988; ROSE & EMRY, 1993).

O conhecimento da biogeografia histórica, diversificação morfológica e das relações filogenéticas dos Xenarthra com os demais mamíferos placentários permanece precário (DE JONG, 1998; SHOSHANI & MCKENNA, 1998). Tais aspectos são complicados pela distribuição fóssil do grupo, com três ocorrências fora das Américas: uma preguiça indeterminada do Eoceno da Antártica (VIZCAÍNO & SCILLATO-YANÉ, 1995), um “edentado primitivo” (*Ernanodon antelios*) do Paleoceno superior da China (DING, 1979), e um proposto tamanduá (*Eurotamandua joresi*) do Eoceno médio europeu (STORCH, 1981), sendo a atribuição dos dois últimos aos Xenarthra bastante duvidosa (GAUDIN, 1999). Também controversa é a hierarquia dos eventos de divergência que deram origem à atual diversidade de placentários. Estudos de filogenia molecular (MADSEN *ET AL.*, 2001; REYES *ET AL.*, 2004) têm revelado a existência de três clados principais de placentários, sendo eles Xenarthra, Afrotheria e Boreoeutheria

(*sensu* MURPHY *ET AL.*, 2001 e DELSUC *ET AL.*, 2002). Como Xenarthra e Afrotheria têm suas primeiras ocorrências observadas no registro fóssil do Hemisfério Sul (SPRINGER *ET AL.* 1997; BERGQVIST *ET AL.*, 2004), a origem destes dois clados é provavelmente Gondwânica (MADSEN *ET AL.*, 2001). Com a descoberta de fósseis tribosfênicos na América do Sul, incluindo um possível placentário (BERTINI *ET AL.*, 1993; RICH *ET AL.*, 1997), a origem Gondwânica dos Eutheria também não pode ser excluída (mas ver JI *ET AL.*, 2002).

MCKENNA & BELL (1997) consideram Xenarthra o grupo irmão dos demais placentários, que formariam Epitheria. Neste contexto, Xenarthra + Afrotheria não formariam um grupo monofilético, o que contrasta com algumas visões mais tradicionais (MADSEN *ET AL.*, 2001). As topologias mais parcimoniosas encontradas por DELSUC *ET AL.* (2001) e MURPHY *ET AL.* (2001) igualmente apontam para o parafiletismo de Xenarthra + Afrotheria, mas posicionam Afrotheria na base da divergência dos placentários, seguidos então por Xenarthra. Tais autores ainda salientam que o posicionamento de Xenarthra ou Xenarthra + Afrotheria na base da árvore não pode ser descartado. Em uma visão mais heterodoxa, REYES *ET AL.* (2004) sugerem que Afrotheria teria sido o primeiro grupo de placentários a divergir, seguidos pelas Laurasiatheria e por Xenarthra + Euarchontoglires.

### **I.2. Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae**

Os Xenarthra se dividem em Cingulata Illiger, 1811 (tatus, pampaterídeos e gliptodontes) e Pilosa Flower, 1883. Este último é, por sua vez, subdividido em Tardigrada Latham & Davies, 1795 (= Folivora *sensu* DELSUC *ET AL.*, 2001; = Phyllophaga *sensu* FARIÑA *ET AL.*, 2003), que inclui as preguiças arborícolas e terrícolas, e Vermilingua Illiger, 1881, representado pelos tamanduás (PUJOS *ET AL.*, 2007). Estudos cladísticos baseados em dados morfológicos (ENGELMANN, 1978; 1985), sequenciamento de proteínas (DE JONG *ET AL.*, 1985) e evidências imunológicas (SARICH, 1985) corroboram tal subdivisão, bem como a filogenia molecular (DELSUC *ET AL.* 2001; MURPHY *ET AL.*, 2001) suporta a monofilia destes três subgrupos. Ainda que não haja dados empíricos, estima-se que divergência entre Cingulata e Pilosa teria ocorrido há 63 Ma, por volta do limite Cretáceo-Terciário. Já aquela entre os Vermilingua e Tardigrada foi estimada para 54 Ma, Eoceno inferior (DELSUC *ET AL.* 2001).

Nos Xenarthra, foram identificadas como características cranianas possivelmente plesiomórficas a falta do mesetmóide, e de centros de ossificação distintos para os ossos cranianos (PAULA-COUTO, 1979), bem como a presença de costelas esternais ossificadas e de mecanismos termorregulatórios peculiares. Alguns outros caracteres são considerados plesiomórficos por alguns autores e apomórficos por outros, tais como a presença de septomaxilar (= narial), a redução ou perda do esmalte dentário, além da xenartria nas vértebras dorsolombares, o sinsacro e o *uterus simplex* (ausência de diferenciação entre útero e vagina) (FERIGOLO, 1981a). Das características cranianas, a região auditiva foi amplamente utilizada para reconstituir a filogenia dos xenartros, mas muitas das diferenças são de difícil interpretação. Por exemplo, a existência de uma parede cartilaginosa da bula auditiva (como ocorre em *Dasypus*) é rara em eutérios adultos vivos e pode se tratar tanto de uma plesiomorfia quanto de uma derivação secundária (NOVACEK, 1977).

Diversos caracteres morfológicos (ver GAUDIN & WIBLE, 2006) suportam a monofilia de Cingulata, porém a relação entre seus subgrupos é ainda controversa. Tradicionalmente, estes são divididos em Dasypodoidea Gray, 1821 (incluindo tatus e pampaterídeos) e Glyptodontoidea Gray, 1869, os dois últimos incluindo herbívoros de grande porte (HOFFSTETTER, 1958; PAULA-COUTO, 1979). Tal divisão foi posteriormente corroborada por estudos filogenéticos (DE IULLIS *ET AL.*, 2000), com divergência estimada para 48-45 Ma, no Eoceno médio. Porém, estudos morfológicos (PATTERSON & PASCUAL, 1968; 1972; PATTERSON *ET AL.*, 1989) e cladísticos (ENGELMANN, 1978; 1985; GAUDIN & WIBLE, 2006) apontaram para uma maior proximidade entre pampaterídeos e gliptodontes, tornando Dasypodidae parafilético.

Uma característica peculiar aos Cingulata é a presença de uma armadura dorsal, geralmente composta por um escudo cefálico, uma carapaça e um tubo caudal, contida por centenas de osteodermos. Tamanho desenvolvimento ósseo aumenta sobremaneira seu potencial de fossilização (FERNICOLA & VIZCAÍNO, 2008), razão pela qual muitos dos táxons reconhecidos foram erigidos com base em osteodermos. Bandas móveis formadas por osteodermos imbricados conectam o escudo fixo escapular ao pélvico nos pampaterídeos e nos tatus vivos, sendo que nestes o número de bandas móveis varia de um a onze (MCDONALD, 2003).

Como ocorre com os demais xenartros, os Dasypodidae Gray, 1821, com mais de 100 espécies fósseis conhecidas (SCILLATO-YANÉ, 1980), alcançaram uma diversidade muito maior do que aquela indicada por seus representantes vivos.

Estima-se que teriam radiado entre o Paleoceno e o Eoceno, épocas em que a América do Sul esteve isolada (PATTERSON & PASCUAL, 1972). Esqueletos praticamente completos são conhecidos para o Eoceno superior (idade Casamayorensis), ainda que esparsos até o Mioceno (HOFFSTETTER, 1958; KAY *ET AL.*, 1999). Poucos abundantes desde o Lujanense (CARLINI & SCILLATO-YANÉ, 1999), atualmente o grupo distribui-se em hábitats variados e inclui animais de pequeno a médio porte, insetívoros e onívoros, muitos deles cavadores (WETZEL, 1985).

Nos Dasypodidae, o crânio geralmente baixo, alongado e estreito guardaria relação com sua dieta e hábito fossorial. Além disso, estes animais comumente possuem porção facial em forma triangular, orientação anteroventral do orifício nasal externo, acentuada constrição interorbitária, ausência de limite ósseo posterior da órbita, extenso palato ósseo e grande desenvolvimento da crista nugal dorsal, o que confere um aspecto truncado à região occipital (FERIGOLO, 1981a).

Os Dasypodidae incluem três subgrupos viventes: Tolypeutinae Gray, 1865, Euphractinae Winge, 1923 e Dasypodinae Gray, 1821 (*sensu* MCKENNA & BELL, 1997). Análises filogenéticas (DELSUC *ET AL.*, 2002) e de morfometria de esperma (CETICA *ET AL.*, 1998) apontam para o agrupamento de Tolypeutinae e Euphractinae em exclusão à Dasypodinae. Porém, ENGELMANN (1978; 1985) posicionou o clado Euphracta como grupo irmão dos demais. Já os “dasipodinos” viventes *sensu* ENGELMANN 1978; 1985 mostraram-se parafiléticos na maioria das análises elaboradas por GAUDIN & WIBLE (2006).

Os Dasypodinae, cujo caráter diagnóstico seria a presença de escamas córneas superpostas a dois ou mais osteodermos contíguos (VIZCAÍNO, 1994; CIANCIO & CARLINI, 2008; CARLINI *ET AL.*, 2009), são compostos pelas tribos Astegotheriini Ameghino, 1906, Stegotheriini Ameghino, 1889 e Dasypodini Gray, 1821. Os Astegotheriini são os mais antigos xenartros conhecidos, com fósseis (compostos principalmente por osteodermos isolados) encontrados nos depósitos da Bacia de Itaboraí-RJ, que remontam ao Paleoceno médio, idade Itaboraiense (BERGQVIST *ET AL.*, 2004). Já Stegotheriini é formado unicamente por *Stegotherium* Ameghino, 1887, representado desde o Eoceno ao Mioceno médio da Argentina e Chile (GONZÁLEZ & SCILLATO-YANÉ 2008; FERNICOLA & VIZCAÍNO, 2008).

Análises filogenéticas baseadas em caracteres cranianos (GAUDIN & WIBLE, 2006) e pós-cranianos (ENGELMANN, 1978; 1985) encontraram forte sustentação para o clado formado por *Stegotherium* e *Dasypus*, tendo estes sido os únicos Dasypodinae

amostrados nestes estudos. Dentre as semelhanças reconhecidas estão características relacionadas à redução de elementos mastigatórios (ramo mandibular delgado, rostro alongado, série dentária encurtada) e exposição do etmóide na porção anteroventral da órbita, característica esta única e inequívoca (GAUDIN & WIBLE, 2006). A proximidade entre estes táxons também foi reconhecida em estudos morfológicos (PATTERSON & PASCUAL, 1968; PATTERSON *ET AL.*, 1989). Porém, a tribo restante, os Astegotheriini, nunca foi avaliada em análises cladísticas, já que é conhecida principalmente com base em osteodermos isolados (VIZCAÍNO, 1994). Neste sentido, é notável a escassez e superficialidade com que os caracteres relacionados a carapaça e osteodermos foram abordados na maioria das análises filogenéticas prévias, ainda que os osteodermos isolados sejam os elementos mais frequentemente preservados para Cingulata, tendo demonstrado grande valor sistemático (CARLINI *ET AL.*, 2004; GONZÁLEZ & SCILLATO-YANÉ, 2008).

No presente trabalho, considera-se que os Dasypodini incluam três gêneros: *Anadasypus* Carlini, Vizcaíno & Scillato-Yané, 1997, membro mais plesiomórfico e ocorrência mais antiga da tribo, com osteodermos, fragmentos cranianos e pós-cranianos registrados para Mioceno da Colômbia e Equador (CARLINI *ET AL.*, 1997); *Dasypus* Linnaeus, 1758, dividido em sete espécies viventes (WILSON & REEDER, 2005) distribuídas entre 40°N e 40°S no continente americano (WETZEL, 1985) e com ocorrência conhecida desde o Plioceno da América do Norte (MCKENNA & BELL, 1997) e Argentina (SCILLATO-YANÉ, 1980); e *Propraopus* Ameghino, 1881, tratado em mais detalhe no próximo item. Além destes três táxons, recentes trabalhos de cunho filogenético (ABRANTES *ET AL.*, 2005; AVILLA *ET AL.*, 2007; PESSÔA *ET AL.*, 2008) apontam para a inclusão do cingulado *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira, Ribeiro & Bergqvist, 1997, conhecido por osteodermos isolados do Oligoceno do estado de São Paulo (OLIVEIRA *ET AL.*, 1997), em Dasypodini. Ademais, o gênero *Dasypodon* Castellanos, 1925 também figura como membro da referida tribo no esquema sistemático proposto por MCKENNA & BELL (1997), mas as informações contidas em sua descrição original (CASTELLANOS, 1925) não deixam dúvida de que em verdade se trate de um Euphractinae.

### **I.3. *Propraopus*: aspectos taxonômicos e paleobiológicos**

O principal material envolvido no presente estudo é o espécime MNRJ 552-V, que foi brevemente descrito e atribuído a *Propraopus punctatus* por PAULA-COUTO (1973). A

história deste táxon remonta aos trabalhos de P. W. Lund nos depósitos cársticos de Lagoa Santa-MG. Com base principalmente em osteodermos fósseis, Lund designou duas novas espécies de *Dasypus*, *D. punctatus* (LUND, 1840) e *D. sulcatus*; (LUND, 1842). Tais materiais se encontram atualmente depositados no *Zoologisk Museum*, Universidade de Copenhague, Dinamarca, tendo sido figurados por WINGE (1915). Já *Propraopus* foi proposto por AMEGHINO (1881) como gênero até então monoespecífico incluindo *P. grandis*, espécie erigida com base em osteodermos provenientes do Pleistoceno de Luján, Província de Buenos Aires, Argentina. O referido autor não teria comparado este material, que está perdido (SCILLATO-YANÉ, 1980; 1982), àqueles de Lagoa Santa. Posteriormente, HOFFSTETTER (1952) descreveu novos materiais de *Dasypus magnus* Wolf, 1875, provenientes do Pleistoceno do Equador, e alocou este e os táxons descritos por Lund (*D. punctatus* e *D. sulcatus*) no gênero *Propraopus*. Desde então, os mesmos tem sido mais frequentemente referidos como *Propraopus punctatus* e *Propraopus sulcatus*. Adicionalmente, HOFFSTETTER (1958) atribuiu os materiais de *Dasypus bellus* Simpson, 1929, provenientes do Pleistoceno dos Estados Unidos, a *Propraopus*.

Diversos autores apontam dificuldades em diferenciar *P. magnus*, *P. sulcatus* e *P. grandis*, sugerindo estudos mais detalhados destes materiais (PAULA-COUTO, 1979; SCILLATO-YANÉ, 1982; FACCIN *ET AL.*, 2005). HOFFSTETTER (1952) e PAULA-COUTO (1982) ainda propõem que, caso sejam de fato indistinguíveis, *P. grandis* e *P. magnus* seriam sinônimos júnior de *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842).

Materiais atribuídos a *Propraopus* têm registro nas idades Ensenadense, Bonaerense e Lujanense da Argentina e região pampeana (*P. grandis*; CIONE & TONNI, 2005), bem como no Pleistoceno da Bolívia (*P. cf. grandis* ou *P. cf. sulcatus*; PAULA-COUTO, 1979; MARSHALL *ET AL.*, 1984), Equador (*P. magnus*; HOFFSTETTER, 1952), Venezuela (*P. sulcatus*; RINCÓN *ET AL.*, 2007), Uruguai (*P. cf. sulcatus*; UBILLA & PEREA, 1999) e Estados Unidos (*P. bellus*; HOFFSTETTER, 1958; SCILLATO-YANÉ *ET AL.*, 1995). No Brasil, foram associados a *P. sulcatus* ou *P. cf. sulcatus* materiais provenientes do Pleistoceno superior-Holoceno da região nordeste (SCHIMITZ, 1990; FAURE *ET AL.*, 1999; PORPINO, 1999) e do Pleistoceno superior do Rio Grande do Sul (OLIVEIRA, 1992; FACCIN *ET AL.*, 2005). Já a *P. punctatus* (Lund, 1840) teve materiais registrados no Pleistoceno/Holoceno das seguintes localidades: Gruta de Itaporanga, Sorocaba-SP (PAULA-COUTO, 1973); Abrigo sob rocha nº5, Cerca Grande, Pedro Leopoldo-MG (PAULA-COUTO, 1980); Cantagalo-RJ (PAULA-COUTO, 1982); e Gruta do



Curupira, Rosário do Oeste-MT (CARTELLE & HIROOKA, 2005). Adicionalmente, há um possível registro do gênero para o Pleistoceno do Acre (cf. *Propaopus*, PAULA-COUTO 1983).

Do ponto de vista paleoambiental, a presença de *P. grandis* seria indicativa de formações vegetacionais abertas (SCILLATO-YANÉ *ET AL.*, 1995; CARLINI & SCILLATO-YANÉ, 1999). OLIVEIRA (1992) relacionou a extinção do mesmo táxon, entre outros mamíferos, a mudanças climáticas ocorridas entre 14.000 e 11.000 anos A.P., quando uma vegetação mais úmida teria substituído a de clima frio e seco. Tal hipótese foi posteriormente corroborada por dados apresentados por DE VIVO & CARMINGNOTTO (2004). De fato, PORPINO (1999) sugeriu a prevalência no final do Pleistoceno de um ambiente semiárido mais ameno que o atual na região nordeste do Brasil. Pela análise da distribuição cronoestratigráfica de diversos *Xenarthra* da região pampeana argentina, CARLINI & SCILLATO-YANÉ (1999) apontaram a existência de mudanças faunísticas bruscas durante o Quaternário. No limite Sanandrense-Ensenadense, 29 novas espécies de *Xenarthra* surgiram, incluindo *P. grandis* e demais *Dasypodini*, o que pode estar relacionado ao estabelecimento de temperaturas mais quentes e expansão de biomas abertos no Ensenadense (SCILLATO-YANÉ *ET AL.*, 1995). Por outro lado, no final do Lujanense da região pampeana (cerca de 8.000 anos A.P.), 22 espécies de *Xenarthra* se extinguíram, principalmente as de maior porte, incluindo *P. grandis*.

Materiais atribuídos a *Propaopus* figuram em poucas análises filogenéticas até o momento. ABRANTES & BERGQVIST (2006) analisaram apenas materiais de *P. grandis*, enquanto AVILLA *ET AL.* (2007) e PESSÔA *ET AL.* (2008) adicionalmente consideraram *P. punctatus* e apontaram tanto para o parafiletismo do gênero, quanto para a inclusão de *Dasypus bellus* no mesmo.

### **I.4. O depósito: Gruta de Itaporanga, Sorocaba-SP**

Os depósitos de grutas, cavernas e abismos brasileiros geralmente apresentam considerável potencial paleontológico, tendo este sido explorado em várias localidades do estado de São Paulo (AMEGHINO, 1907; CARDOSO, 1914; KRÖNE, 1950; PAULA-COUTO, 1954, 1973; LINO *ET AL.*, 1979; SALLES *ET AL.*, 1999; CASTRO, 2005). Tais depósitos protegem os restos orgânicos de alguns dos processos normais de desintegração, tais como ação de necrófagos, transporte fluvial, erosão e exposição solar, sendo importantes fontes de dados a respeito das espécies de menor tamanho, que, em outros contextos deposicionais, são dificilmente preservadas. Normalmente,

apresentam uma resolução temporal de  $10^2$  a  $10^4$  anos e uma resolução espacial local, de modo que o transporte para além do hábitat dos táxons da paleocomunidade seria mínimo (BEHRENSMEYER & HOOK, 1992).

Segundo reporta PAULA-COUTO (1973), na Gruta de Itaporanga, município de Sorocaba-SP, um dasipodídeo fóssil foi coletado na década de 1960 pelo naturalista Ney Vidal. Os restos cranianos e pós-cranianos pertenceriam a um único indivíduo, e foram brevemente descritos e atribuídos a *Propraopus punctatus* por PAULA-COUTO (1973). O material, em bom estado de conservação, faria parte de uma brecha óssea de calcário ferruginoso avermelhado. No referido trabalho, não consta informações adicionais sobre a localização da gruta, e tampouco há na literatura outra menção de trabalhos paleontológicos na localidade.

Embora a região não tenha sido referida por AULER & FARRANT (1996) ao Grupo Açungui (Proterozóico Médio), é possível que a gruta faça parte desta unidade litoestratigráfica, que compreende calcários dolomíticos e metamorfisados intercalados com rochas insolúveis, intensamente dobradas (AULER & FARRANT, 1996). De modo geral, os depósitos quaternários brasileiros apresentam tão íntima ligação entre suas formações pleistocênicas e holocênicas que é praticamente impraticável a separação entre estas (SOUZA-CUNHA, 1959). Em função disso, muitos dos trabalhos recentes têm procurado, quando possível, aliar uma metodologia detalhada de coleta e de controle estratigráfico à datação dos depósitos, que pode se dar por diferentes métodos (como termoluminescência,  $^{14}\text{C}$ , ressonância de spin eletrônico, etc.). AMEGHINO (1907) afirma que a fauna das cavernas brasileiras é pós-Pampeana, i.e.: Lujanense ou Platense. Segundo PAULA-COUTO (1973), no Brasil, os restos de mamíferos de espécies recentes procedentes de cavernas são quase certamente de época geológica holocênica. Trabalhos recentes de datação de fósseis obtiveram tanto idade pleistocênica para gêneros viventes (AULER *ET AL.*, 2006), quanto datações holocênicas para táxons extintos, incluindo *Propraopus*, que foi datado entre  $8490 \pm 120$  e  $6890 \pm 60$  anos A.P (FAURE *ET AL.*, 1999; GUÉRIN & FAURE, 2006).

### II. Material e Métodos

#### II.1. Descrição anatômica e comparação

O principal material aqui estudado (MNRJ 552-V) pertence à coleção de vertebrados do Museu Nacional do Rio de Janeiro, sendo composto por: crânio incompleto; segmento posterior do ramo mandibular esquerdo; oito dentes superiores e quatro inferiores esquerdos, sendo alguns da primeira dentição; atlas, áxis e as três vértebras cervicais seguintes; quatro vértebras torácicas incompletas, associadas a três costelas incompletas e três placas de cinta móvel; quatro vértebras lombares; parte anterior do sacro; parte proximal da escápula esquerda; úmero, rádio e ulna esquerdos e a maior parte da respectiva mão; ílio direito; fêmur direito incompleto; fragmentos de carapaça e osteodermos isolados (PAULA-COUTO, 1973). O rádio de MNRJ 552-V não se encontrava com os demais materiais, tendo sido provavelmente extraviado. Ademais, associado por PAULA-COUTO (1973) a MNRJ 552-V, há a porção proximal de um fêmur esquerdo que provavelmente não se trate de um elemento de Dasypodidae, como será discutido mais adiante.

A descrição comparativa deste material foi elaborada por meio da análise direta de seus elementos esqueléticos, atualmente cedidos ao Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB/RS), sob os cuidados da Dra. Ana Maria Ribeiro. A comparação com demais materiais foi feita com base na literatura específica e pela observação direta de espécimes, através de visita a instituições onde estão depositados. As coleções visitadas e espécimes analisados encontram-se nos Anexos I e II.

Em trabalhos de cunho descritivo, a nomenclatura anatômica é uma escolha de grande relevância. Porém, como pontuado por WIBLE & GAUDIN (2004), é frequentemente impossível adotar uma única fonte para a terminologia. A *Nomina Anatomica Veterinaria* (ICVGAN, 2005) por vezes não se mostrou apropriada, já que se baseia na morfologia de animais domésticos, muito distinta da encontrada em placentários basais. Nos trabalhos descritivos analisados, a nomenclatura anatômica empregada mostrou-se variável. Por isso, ao longo da descrição de MNRJ 552-V, à primeira citação de certos termos anatômicos segue alguns de seus sinônimos. Uma listagem mais ampla destes termos pode ser encontrada em WIBLE & GAUDIN (2004).

### II.2. Análise filogenética

Para definir as relações do espécime aqui descrito (MNRJ 552-V) com outros Dasypodini, um estudo filogenético foi realizado. Pela impossibilidade de reanalisar todas as espécies de *Dasypus*, decidiu-se restringir àquelas com distribuição geográfica atual entre a região pampeana argentina e a região ao sul da Amazônia. A área geográfica delimitada abarca as localidades de onde provêm materiais de *Propraopus punctatus* (estados de São Paulo, Minas Gerais, Rio de Janeiro e Mato Grosso), *P. grandis* (Bolívia, Argentina e estado do Rio Grande do Sul) e *P. sulcatus* (Minas Gerais e nordeste brasileiros). Os táxons *P. bellus* (dos Estados Unidos) e *P. magnus* (do Equador) não foram incluídos devido à impossibilidade de análise direta de seus materiais e à relativa escassez de informações disponíveis na literatura. Com a adoção deste critério, dentre as espécies viventes de *Dasypus* deveriam ser amostradas *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758, *D. septemcinctus* Linnaeus, 1758 e *D. hybridus* (Desmarest, 1804). Porém, a última não contava com materiais depositados nas coleções brasileiras visitadas.

O grupo interno da análise filogenética trata-se de Dasypodini, clado reconhecido em filogenias prévias (ENGELMANN, 1978; 1985; ABRANTES & BERGQVIST, 2006; GAUDIN & WIBLE, 2006). Seis unidades taxonômicas operacionais (OTUs) foram selecionadas para compor o grupo interno. Uma delas é o material em apreço, MNRJ 552-V, composto por crânio, pós-crânio e osteodermos atribuídos a *P. punctatus*. *Dasypus novemcinctus* e *D. septemcinctus* representam os *Dasypus* viventes, tendo vários espécimes de cada um deles sido analisados. Incluiu-se ainda dois espécimes atribuídos a *P. grandis*, MLP 69-IX-9-9, que corresponde a carapaça dorsal e tubo caudal praticamente completos, e MACN 17989, que compreende a crânio, pós-crânio e osteodermos. Por fim, os osteodermos referidos a *Dasypus sulcatus* por LUND (1842), provenientes de diferentes localidades da região de Lagoa Santa-MG e figurados em WINGE (1915), formam uma OTU. Neste caso, por não estarem associados, não se pode assegurar que os materiais componham uma entidade monofilética. Porém, além de os osteodermos figurados serem concordantes entre si em termos morfológicos, foram descritos tanto elementos fixos quanto móveis advindos de uma mesma localidade, o que permite inferir sua associação (critério de topotipia). Quanto à nomenclatura, previamente à análise optou-se por tratar esta OTU como uma espécie da *Dasypus*, “*Dasypus*” *sulcatus*, seguindo a proposta de LUND (1842) e WINGE (1915), ao invés de *Propraopus sulcatus*. Já os materiais originalmente descritos como *Dasypus punctatus* e

figurados por WINGE (1915) não foram incluídos como uma OTU por serem morfológicamente concordantes com os de MNRJ 552-V, que todavia é mais completo que os primeiros. Deste modo, MNRJ 552-V pode seguramente ser associado ao material originalmente descrito como *Dasyopus punctatus*, o representando na análise filogenética.

O grupo externo inclui *Stegotherium tessellatum* Ameghino, 1887 e *Cabassous tatouay* (Desmarest, 1804) e foi definido com base em estudos filogenéticos prévios (ENGELMANN, 1978; 1985; ABRANTES & BERGQVIST, 2006). Ainda que o posicionamento de *Cabassous* seja controverso, ENGELMANN (1978; 1985) e GAUDIN & WIBLE (2006) encontraram um forte sustento ao clado formado por *Stegotherium* e *Dasyopus*, apesar de que outros Dasypodinae não foram avaliados. A proximidade entre ambos os táxons encontra-se também representada nos estudos da região auditiva de PATTERSON *ET AL.* (1989), bem como nas classificações de SCILLATO-YANÉ (1980) e MCKENNA & BELL (1997).

Para a definição dos caracteres a compor a matriz de dados, partiu-se inicialmente de um total de 77 observações, sendo 26 previamente propostas na literatura como caracteres (ENGELMAN, 1978; GAUDIN & BRANHAM, 1998; ABRANTES & BERGQVIST, 2006; GAUDIN & WIBLE, 2006) e os demais advindos da identificação de variações morfológicas durante a análise dos materiais. Mesmo quando adotados caracteres previamente propostos, estes foram novamente codificados para os táxons envolvidos e frequentemente redefinidos para o contexto de diversidade das OTUs analisadas. Os caracteres propostos no primeiro momento distribuíam-se em 35 crânio-mandibulares e dentários, 30 pós-cranianos e 14 relacionados aos osteodermos. Porém, a grande maioria se mostrou invariável no grupo interno ou autapomórfico para OTUs específicas, e foram excluídos *a posteriori*. Por fim, 11 caracteres binários foram selecionados e codificados através da observação direta de espécimes, moldes e/ou análise da literatura (ver Anexo II). Destes caracteres, quatro são relacionados ao crânio, um a vértebras, e seis são relacionados aos osteodermos. Do total de caracteres empregados, 10 são pela primeira vez propostos no presente trabalho (Anexo III).

A matriz de dados (Anexo IV) com os caracteres codificados para as oito OTUs foi analisada com o auxílio do programa TNT (GOLOBOFF *ET AL.*, 2003), por meio de uma busca exata, visando encontrar as árvores mais parcimoniosas (MPTs).

Quanto à codificação dos caracteres, vale a pena esclarecer que o número de dentes (caráter 2) pode variar de acordo com o estágio ontogenético dos espécimes de

um mesmo táxon analisados, o que justifica o uso de um intervalo de valores, ao invés de um número exato. Adicionalmente, devido à necessidade de adoção de métodos destrutivos para a remoção da camada córnea que recobre a porção óssea, apenas seis osteodermos escapulares foram analisados para *Dasypus septemcinctus* visando à codificação dos caracteres relativos aos elementos fixos, enquanto sete osteodermos móveis foram amostrados para a codificação dos caracteres relativos a este tipo de elemento. Os caracteres seis e sete, relativos aos osteodermos fixos, não são aplicáveis a *Cabassous tatouay*, devido à ausência de sulco central em seus elementos, e tampouco a *Stegotherium tessellatum*, uma vez que este não possui escudos fixos diferenciados. Ainda para o último táxon, não são aplicáveis os caracteres oito a dez, já que seus osteodermos móveis apresentam uma crista, ao invés de sulco(s), na região ornamentada.

### III. Resultados e Discussão

#### III.1. Descrição comparativa de MNRJ 552-V

Como reconhecido por WIBLE & GAUDIN (2004), as descrições de crânios de tatus e de outros xenartros em geral são raras, e trabalhos que contemplem a anatomia pós-craniana são ainda mais escassos. Assim, pretendeu-se aqui elaborar uma descrição detalhada do espécime MNRJ 552-V. Como este material foi brevemente descrito por PAULA-COUTO (1973), em cada sessão de descrição encontram-se reproduzidas as considerações feitas pelo referido autor, bem como consta uma breve discussão do tema com base na literatura prévia.

##### III.1.1. Crânio

O crânio de MNRJ 552-V é abaixo descrito e comparado àqueles de quatro táxons viventes, observados diretamente, de modo a abarcar as três subfamílias de Dasypodidae *sensu* WILSON & REEDER (2005), sendo elas Tolypeutinae (*Cabassous tatouay*), Euphractinae (*Euphractus sexcinctus* (Linnaeus, 1758) e *Zaedyus pichiy* (Desmarest, 1804)) e Dasypodinae (*Dasypus novemcinctus*). Ademais, utilizou-se parcialmente a descrição de *Dasypus kappleri* Krauss, 1862 elaborada por WIBLE & GAUDIN (2004) para a comparação.

Conforme pontuado por PAULA-COUTO (1973), o espécime MNRJ 552-V ressurte da maior parte dos ossos do lado direito do crânio, dos arcos zigomáticos, da parte crânica propriamente dita, bem como de grande parte dos pré-maxilares (apenas uma pequena porção do pré-maxilar esquerdo, próxima à sutura com o respectivo maxilar, foi preservada). A região dorsal do crânio fragmentou-se próximo à sutura coronal, ou frontoparietal. A porção mais rostral do crânio e parte das estruturas cranianas do lado direito foram preservadas como moldes internos.

Em linhas gerais, o crânio de MNRJ 552-V guarda diversas semelhanças com o de *Dasypus novemcinctus*. Este é comprimido dorsoventralmente e alongado anteriormente. A região antorbital se estreita marcadamente, terminando em um focinho afilado. A porção posterior do maxilar, juntamente com o lacrimal, forma uma saliência alongada, de contorno suave. Os frontais constituem grande parte da parede craniana e são fortemente deprimidos lateralmente na região orbital. Como em *Dasypus* (GUTH, 1961) e *Stegotherium tessellatum* (GAUDIN & WIBLE, 2006), o etmóide é aparente na superfície do crânio de MNRJ 552-V, onde se estende entre o frontal, lacrimal, maxilar,

palatino e orbitoesfenóide. Nos mamíferos em geral, o etmóide não é externamente visível, sendo esta uma característica possivelmente exclusiva a *Dasypodinae*.

Embora as seguintes feições não foram preservadas no material em apreço, se semelhantes ao seu gênero mais aparentado, *Dasypus* (PAULA-COUTO, 1973), a região posterior do crânio seria terminada por um tabique vertical, perpendicular ao plano sagital; o arco zigomático seria contínuo; e o anel timpânico seria aberto, sem conduto auditivo ossificado (GUTH, 1961).

Abaixo, o referido crânio é descrito primeiramente por suas diferentes vistas, atentando especialmente para as suturas entre seus elementos; em seguida, seus componentes serão descritos de modo individualizado, bem como os principais forames e cavidades cranianas.

#### III.1.1.1. Descrição do crânio por vistas

##### Descrição do crânio em vista dorsal (Figura 1)

A porção facial do crânio compreende as estruturas anteriores ao frontal, isto é, os nasais medialmente e os pré-maxilares, maxilares, lacrimais e jugais lateralmente. Em MNRJ 552-V, da porção facial em vista dorsal observa-se: a metade mais posterior do nasal esquerdo; o maxilar esquerdo praticamente completo e a porção medial do maxilar direito. Devido à fragmentação do material, não é possível observar diretamente a extremidade mais anterior do crânio, apenas seu molde interno. Até mesmo os contornos dos orifícios nasais externos estão preservados e, em vista anterior, se observa uma pequena porção medial do orifício nasal esquerdo e o direito em detalhe. Nesta, nota-se seus contornos aproximadamente losangulares, além de um leve desvio dos orifícios à esquerda em relação ao plano sagital (Figura 5D). As bordas laterais da porção facial formam arcos ligeiramente côncavos, conforme se observa diretamente no lado esquerdo do crânio e no molde do lado direito, e seriam constituídos pelos maxilares e pré-maxilares.

Quanto às suturas entre os elementos faciais, é possível observar: a sutura internasal, a nasomaxilar esquerda, as nasofrontais direita e esquerda, a maxilofrontal esquerda e parte da direita e a frontolacrimal esquerda. Devido à fragmentação do material, não se preservou as suturas nasopré-maxilar, pré-maxilomaxilar (exceto por uma pequena parte na porção ventral do crânio, descrita mais adiante) e jugolacrimal.

Da sutura **internasal**, situada sobre a linha sagital do crânio, preservou-se apenas sua porção mais posterior, que se trata de uma sutura retilínea e sem serrilhas.



Na parte posterior desta sutura, os nasais se afastam ligeiramente deixando entre si um pequeno espaço triangular onde se articulam os processos nasais mediais dos frontais. Lateralmente ao processo nasal medial do frontal há outro processo do mesmo osso, também de forma triangular de ápice voltado anteriormente, visível nos dois lados do crânio. Assim, com as duas apófises nasais do frontal, a sutura **nasofrontal** tem forma bidenteada ou bífida, sem serrilhas. Tal sutura se dirige lateralmente até encontrar a borda medial do maxilar. A sutura **nasomaxilar** (apenas a esquerda foi preservada) é também retilínea e aproximadamente paralela à linha sagital. A sutura **frontomaxilar** curva-se lateralmente ao nível do forame anterior do canal infra-orbitário, até encontrar as suturas entre o lacrimal, maxilar e frontal. A sutura **frontolacrimal**, levemente serreada, projeta-se posteriormente a partir do maxilar até sofrer uma inflexão na região orbitária.

Em vista dorsal de MNRJ 552-V, pode-se observar da porção crânica parte dos frontais e, devido à fragmentação, também partes dos esquamosais, basisfenóide e basioccipital. O conjunto de ossos chatos que envolvem o encéfalo se une aos elementos que formam a região auditiva, não preservada no material em apreço. Os frontais e esquamosais juntamente com a porção mais posterior dos lacrimais (sendo que apenas o esquerdo foi preservado) formam a porção dorsal da constrição interorbitária. O material resente dos parietais, pétreos, exoccipitais, supraoccipital e elementos auditivos. Da porção posterior preservada no crânio, grandemente fragmentada, as laterais são formadas por parte dos esquamosais, enquanto a porção mais posterior é formada por parte do basisfenóide e basioccipital.

A sutura interfrontais, situada sobre a linha sagital do crânio, é retilínea e sem serrilhas. Não se observa tampouco a crista frontal externa, tão marcada em *E. sexcinctus* e praticamente ausente em *Dasypus novemcinctus*.

#### **Descrição do crânio em vista ventral (Figura 2)**

A porção palatal do crânio se estende anteriormente da margem ventral do orifício nasal externo, formada pelos pré-maxilares, até o limite posterior dos palatinos e pterigóides, posteriormente aos quais se situa a porção crânica. Segundo FERIGOLO (1981a), o desenvolvimento notável do palato secundário é encontrado de um modo geral entre os Dasypodidae.

No material em apreço (MNRJ 552-V), em vista ventral praticamente apenas a porção palatal pode ser observada, tendo esta forma aproximadamente triangular, de

ápice voltado anteriormente. No lado esquerdo do crânio, grande parte do palato secundário foi preservado e nele se vê que apenas o maxilar é margeado lateralmente pela borda alveolar, bem como em *D. novemcinctus*. A extremidade mais anterior do pterigóide situa-se no nível da constrição interorbitária. Lateral ao palato, observa-se parte do maxilar, ventralmente à crista maxilar, bem como a porção ventral do lacrimal. No espécime, há ainda um aglomerado de sedimento portando dois fragmentos ósseos, sendo que um deles trata-se de parte de um osteodermo e o outro é atribuído à parte lateral do jugal. Ademais, o dentário, que está fixado pela matriz de sedimentos, encobre uma parte do crânio.

Já no lado direito, a porção anterior do maxilar está fragmentada e pode-se observar parte de um elemento ósseo. Este foi aventado como se tratando dos nariais (= septomaxilares), turbinais ou do vômer, porém tais elementos em *D. novemcinctus* são mais finos e delicados que o preservado no material em questão. Assim, o elemento possivelmente se trate de uma porção do maxilar que estaria fragmentado e deslocado dorsalmente. Ainda no lado direito, observa-se que a lateral da porção posterior do palato é formada por parte do etmóide, alisfenóide e esquamosal. O limite posterior do palato é formado pela borda posterior livre dos palatinos medialmente e pelos pterigóides lateralmente.

Pela parca preservação dos pré-maxilares, não são observados os forames incisivos. O material não apresenta crista palatal, sendo o palato secundário plano em toda a sua extensão anteroposterior. O limite posterior do palato tem forma de “V”, com o vértice voltado anteriormente, e é formado pela borda posterior livre dos palatinos e pela borda medial dos pterigóides, sendo o do lado direito mais bem visualizado. Tal osso não apresenta hâmulos pterigóides.

A margem alveolar se estende da região posterior à sutura pré-maxilomaxilar, no primeiro quinto do maxilar, até a região justamente anterior à sutura maxilopalatina. Assim, todos os dentes superiores se alojam nos maxilares. A dimensão dos alvéolos aumenta do primeiro até o sétimo, enquanto o oitavo é de tamanho equivalente ao primeiro. A forma dos dois primeiros alvéolos é aproximadamente retangular, enquanto a do último é aproximadamente circular, sendo os demais quadrangulares.

Conforme citado anteriormente, apenas uma pequena parte do pré-maxilar esquerdo foi preservada, não havendo para observação a sutura inter-pré-maxilar. Já a sutura **pré-maxilomaxilar**, visualizada no hemisfério esquerdo do crânio, tem forma bidenteada ou bífida, com duas apófises do maxilar sobre o pré-maxilar, sendo a mais

medial de ápice mais projetado anteriormente. O lado direito da porção anterior do palato está medialmente fragmentado ao nível da sutura **intermaxilar**. Desta preservou-se uma pequena porção posterior, onde se vê que, da mesma forma que a sutura **interpalatina**, se trata de uma sutura grandemente retilínea. A sutura **maxilopalatina** é levemente serreada e em seu nível médio sofre uma pequena projeção anteromedial, seguida de uma postero-medial, e então converge para a linha sagital. Próximo a esta, os ossos maxilares se afastam ligeiramente, deixando entre si um pequeno espaço triangular onde se insere medialmente um processo dos palatinos. Por fim, a sutura **palatinopterigóidea**, completa apenas no lado direito do crânio, tem forma aproximadamente oval, com a extremidade anterior levemente voltada medialmente.

Da porção crânica em vista ventral, observa-se apenas o alisfenóide, etmóide e esquamosal na lateral do hemisfério craniano direito e, no limite posterior, o basisfenóide e basioccipital, separados entre si por uma sutura que apresenta uma ligeira convexidade posterior em sua parte medial.

#### **Descrição do crânio em vista lateral (Figuras 3 e 4)**

Em vista lateral, a porção facial do crânio apresenta forma triangular, com ápice voltado anteriormente, e se afunila mais marcadamente a partir da porção média do maxilar. Devido à fragmentação do material, cada vista lateral revela diferentes feições anatômicas.

Ainda que a extremidade anterior do rosto propriamente dita não esteja preservada, a partir de seu molde pode-se inferir que a borda anterior dos nasais projetava-se ligeiramente mais anteriormente que a borda correspondente dos pré-maxilares, como ocorre em *E. sexcinctus* e em *D. novemcinctus*, ainda que aparentemente não tanto quanto no último.

Partes das órbitas podem ser observadas nos dois lados do crânio. Dos seus limites preservados, o medial é formado pelo frontal e pela porção dorsal do etmóide e o anterior é formado pelo lacrimal. Os limites superior, ventral e lateroposterior não foram preservados, mas se semelhantes a *D. novemcinctus* seriam formados, respectivamente, por uma crista semicircular do frontal; pela face posterior do lacrimal e dorsal do jugal; e pelo jugal. O arco zigomático tampouco foi preservado, restando apenas parte do processo zigomático (= processo jugal) do lacrimal e do maxilar, visíveis no lado esquerdo do crânio, bem como parte do osso jugal esquerdo aderido a sedimentos.

Em vista lateral esquerda, se observa uma crista maxilar suave, bem menos marcada que em *E. sexcinctus* e *D. novemcinctus*. Esta crista inicia-se anteriormente no nível do alvéolo para o terceiro molariforme e projeta-se posteriormente até a porção lateral da sutura com o lacrimal (sutura maxilolacrimal). A crista maxilar é moderadamente côncava anteroposteriormente e é continuada por uma crista lacrimal, esta mais proeminente, que se projeta posterior e ventralmente até a base do processo zigomático do maxilar, onde o material está fragmentado. Dos demais táxons analisados, a presença de uma crista no lacrimal foi também verificada em *D. novemcinctus* e *Cabassous tatouay*, enquanto mostrou-se ausente em *Euphractus sexcinctus* e *Zaedyus pichiy*. Tais cristas constituem o limite mais lateral dos ossos maxilar e lacrimal. Ventralmente à crista maxilar, no nível do alvéolo para o sétimo dente superior, localiza-se uma fenda de forma semilunar, o forame anterior do canal infraorbitário, presente em localização bastante semelhante em relação a *D. novemcinctus*. Este forame é de onde emergem o ramo maxilar do nervo trigêmeo e a artéria infraorbitária, da cavidade orbitária para a face (PAULA-COUTO, 1979). Já o forame posterior do canal infraorbitário (= forame maxilar) tem sua observação impossibilitada no lado esquerdo pela presença de sedimentos na porção posterior do maxilar. Observa-se ainda uma pequena porção do esquamosal na borda mais posterior da vista lateral esquerda do crânio, portando a articulação para o dentário (= fossa mandibular), a qual recebe seu processo condilar, formando a articulação temporomandibular. A articulação para o dentário tem a forma de uma proeminente apófise lateral, aproximadamente plana e lisa lateromedialmente, porém levemente projetada dorsalmente em sua extremidade lateral. Nela se encontra articulado o processo condilar do dentário. Vê-se ainda uma pequena parte das suturas do esquamosal com o alisfenóide e com o frontal.

Já na lateral direita, foram preservados o alisfenóide, esquamosal, frontal, etmóide e parte do maxilar. O alisfenóide situa-se na porção posterior do crânio, dorsal ao pterigóide; o esquamosal, mais ou menos arredondado, está em posição posterodorsal em relação ao alisfenóide; anteriormente ao alisfenóide e à fenda esfenorbital, observa-se o etmóide; já o osso frontal situa-se em posição dorsal a este. No lado direito, devido à fragmentação do material, a face medial do canal infraorbitário está exposta.

Neste lado, não se preservou a articulação para o dentário e demais estruturas posteriores a ela, e tampouco foi possível individualizar o orbitoesfenóide, possivelmente por estar completamente fusionado aos elementos adjacentes.

Quanto às suturas entre os ossos faciais, como citado anteriormente, a naso-pré-maxilar não foi preservada. Já a sutura pré-maxilomaxilar não pode ser observada nesta vista, mas apenas parcialmente em vista ventral. As suturas nasomaxilar, nasofrontal, e maxilofrontal são lateralmente visíveis, porém são mais bem observadas e descritas em vista dorsal.

Em vista lateral esquerda, observa-se que da porção mais lateral da sutura frontomaxilar divergem a sutura maxilolacrimonal, mais lateralmente, e a sutura frontolacrimonal, medialmente. De sua extremidade mais medial, contínua com a porção mais lateral da sutura frontomaxilar, a sutura **maxilolacrimonal** se projeta lateral e posteriormente de modo suave em sua primeira metade; na segunda metade, curva-se em sentido posteroventral até a porção mais ventral do lacrimonal, próximo ao limite com o jugal, onde o material está fragmentado. Tal sutura tem contornos levemente serreados. A porção orbitária desta sutura, praticamente transversal (ou perpendicular) ao plano sagital do crânio, está encoberta por sedimento. Já a sutura **frontolacrimonal** projeta-se posteriormente a partir da sutura frontomaxilar até sofrer uma inflexão em sentido ventral no nível da constrição interorbitária, na porção transversal do lacrimonal. Esta sutura apresenta uma suave concavidade lateral em sua porção anterior, posterior a qual recebe contornos mais marcadamente serreados.

Em vista lateral direita, a observação mais detalhada de partes das suturas e de algumas feições ficaram comprometidas devido à fragmentação e à presença de sedimentos sobre o fóssil. Por se tratar de uma região bastante delicada, composta por uma fina lâmina óssea, optou-se por não aplicar métodos adicionais de preparação. Ainda assim, é possível observar parte das suturas frontoesquamosal, frontoalisfenoidal, frontoetmoidal e esquamoalisfenoidal. A pequena parte da sutura **frontoesquamosal** preservada se mostra marcadamente ondulada, projetando-se em sentido posterodorsal a partir da união com as suturas esquamoalisfenoidal e frontoalisfenoidal. A sutura **frontoalisfenoidal**, também levemente ondulada, se dirige anterior e ventralmente, a partir da borda anterodorsal do esquamosal, até a margem dorsal da fenda esfenorbital. Ao que parece, bem como em *D. novemcinctus* (GUTH, 1961), a fenda esfenorbital em MNRJ 552-V é confluenta com o forame redondo maior (ou forame rotundo). A porção preservada da sutura **frontoetmoidal** mostra-se aproximadamente paralela ao palato secundário, com uma leve inclinação de sua porção mais anterior em sentido dorsal; se projeta posteriormente, com algumas suaves ondulações, desde a região mais anterior da constrição interorbitária até onde estaria localizado o orbitoesfenóide, região coberta por

sedimento. Já a sutura **esquamoalisfenoidal**, suavemente ondulada, se dirige da união das suturas frontoalisfenoidal e frontoesquamosal em sentido ventral e posterior, estando sua extremidade fragmentada. Juntamente com a sutura frontoesquamosal, esta forma aproximadamente os contornos de um semicírculo. Pela ausência do jugal em posição de articulação, não se preservam as suturas maxilójugal, jugolacrimal e jugoesquamosal. Não se observa tampouco a porção lateral da sutura maxilopalatina.

#### III.1.1.2. Descrição dos elementos ósseos

##### Pré-Maxilar (Figura 2)

O par de pré-maxilares compõe o limite ventral e parte das laterais do orifício nasal externo. Como consta previamente, somente uma pequena porção do pré-maxilar esquerdo foi preservada em MNRJ 552-V, possibilitando apenas a descrição de sua sutura com o maxilar. Nesta sutura, a apófise triangular, de ápice voltado posteriormente, sobre o processo palatal do maxilar é ainda mais pontiagudo que em *D. novemcinctus*. Os forames incisivos não estão representados no molde do rosto, que por outro lado permite inferir que tais ossos se projetavam anteriormente tanto quanto os nasais, diferentemente do que ocorre em *D. novemcinctus* e *E. sexcinctus*, em que os pré-maxilares ocupam posição mais posterior.

##### Nasal (Figura 1)

O par de nasais constituem a cobertura dorsal do orifício nasal externo e estão suturados entre si na linha sagital do crânio. Destes, apenas pouco mais da metade do nasal esquerdo foi preservado em MNRJ 552-V. Ainda assim, é possível observar que se trata de um elemento alongado anteroposteriormente, de forma aproximadamente retangular. De suas quatro bordas, não está preservada apenas a anterior, que possivelmente seria livre, como ocorre em *D. novemcinctus* e *E. sexcinctus*, formando o limite dorsal do orifício nasal externo. A borda lateral, de sutura com o maxilar e com o pré-maxilar (embora esta última não esteja preservada no referido material), e a medial, da sutura internasal, são aproximadamente paralelas. A sutura internasal situa-se sobre a linha sagital do crânio, sendo contínua com a sutura interfrontal. A superfície externa (= dorsal) da porção preservada do nasal mostra-se levemente convexa lateromedialmente, sendo a borda medial pouco mais projetada dorsalmente que a lateral.

#### **Maxilar (Figuras 1 a 5)**

O par de maxilares perfaz a maior parte da porção facial e palatal do crânio e porta todos os dentes superiores em MNRJ 552-V. Tais ossos são proporcionalmente maiores em relação aos de *E. sexcinctus* e *D. novemcinctus*, tendo forma irregular, de aspecto triangular com ápice voltado dorsalmente em vista lateral e de forma aproximadamente retangular em vista ventral. Sua face externa é bastante lisa. Pode ser observado nas vistas dorsal, ventral (= palatal) e lateral. Dos seus processos, vê-se, ao menos em partes, o zigomático, o palatal e o alveolar.

O processo zigomático (= apófise zigomática de PAULA-COUTO, 1979) está parcialmente coberto por sedimentos, sendo visível apenas uma ínfima parte ventral à crista lacrimal e ao processo zigomático do lacrimal no lado esquerdo do crânio de MNRJ 552-V. Apesar da fragmentação, é possível inferir que os processos zigomáticos do maxilar e do lacrimal formavam a base anterior do arco zigomático. GUTH (1961) descreve para *D. novemcinctus* que o arco zigomático é comprimido lateromedialmente e o jugal, que se posiciona entre os processos zigomáticos do esquelomaxilar e do maxilar, apresenta em sua face lateroventral um sulco que se prolonga anteriormente sobre o maxilar em que se origina o músculo masséter. Ainda que o material aqui descrito resista de parte dos processos zigomáticos do maxilar e do esquelomaxilar, bem como do jugal em posição de articulação, pode-se afirmar que em MNRJ 552-V a margem massetérica é igualmente ampla e sulcada, tão evidente quanto em *D. novemcinctus*.

Já do processo palatal, que representa a porção horizontalizada do maxilar, preservou-se completamente o do maxilar esquerdo, bem como a porção mais posterior do direito. Este processo perfaz cerca de metade do palato secundário e suas porções anterior e posterior se interpõem medialmente no processo palatal dos pré-maxilares e palatinos, respectivamente. Não apresenta sulco medial e os diversos pequenos forames, observados também em *D. novemcinctus*, *D. kappleri* (WIBLE & GAUDIN, 2004) e *E. sexcinctus* (FERIGOLO, 1981a) seriam para passagem de nervos e vasos sanguíneos.

O processo ou margem alveolar situa-se no encontro entre as faces lateral e ventral do maxilar e se estende anteriormente desde o nível da porção média do nasal até o nível do forame anterior do canal infraorbitário, alojando todos os dentes superiores. Está completo no lado esquerdo do crânio e possibilita a observação, nos dois primeiros alvéolos, do primeiro e segundo molares da dentição definitiva, ambos prestes a sofrer erupção (Figura 5E); nos outros seis alvéolos, observam-se dentes totalmente emersos. Já no lado direito, há a porção mais dorsal dos alvéolos dos três

últimos dentes superiores, sem portá-los. A partição entre dentes adjacentes é feita pelo septo interalveolar. À exceção do mais posterior, os alvéolos têm forma aproximadamente quadrangular em secção transversal e aumentam de diâmetro posteriormente do primeiro até o sétimo alvéolo, diminuindo no oitavo. Tanto em MNRJ 552-V quanto em *D. novemcinctus* e *C. tatouay*, todos os alvéolos dentários alojam-se no maxilar e a borda alveolar está restrita a uma porção deste osso. Diferentemente, em *E. sexcinctus* há um alvéolo dentário no pré-maxilar e, como também ocorre em *Z. pichiy*, a borda alveolar margeia lateralmente a porção palatal do palatino, até o nível da constrição interorbitária. Ademais, os alvéolos são proporcionalmente maiores em *E. sexcinctus*.

Em vista lateral, na porção ventral do maxilar vê-se uma projeção lateroventral, especialmente proeminente entre os alvéolos para o terceiro e sétimo dentes superiores. Tal projeção termina na borda ventral do forame anterior do canal infraorbitário e é mais proeminente em MNRJ 552-V que em *E. sexcinctus*. Em relação a *D. novemcinctus*, esta projeção parece ser mais ampla dorsoventralmente. A borda lateral do processo alveolar (= jugo alveolar) é levemente recortada, apresentando algumas projeções ventrais verticalizadas, bem como em *E. sexcinctus* e *D. novemcinctus*.

A face lateral do maxilar tem como principais feições anatômicas a crista maxilar e o forame anterior do canal infraorbitário. No que diz respeito à crista maxilar, PAULA-COUTO (1973) descreve que em *Dasypus* esta se projeta lateralmente em sua parte posterolateral, juntamente com o bem desenvolvido lacrimal, em conspícua saliência ou platibanda lateral. Esta crista possuiria superfície inferior horizontal acanalada no sentido anteroposterior e terminada em apófise na borda anteroinferior da órbita, pouco acima do nível alveolar. Já para *Propraopus*, o referido autor descreve que a projeção do maxilar, além de situada mais dorsalmente à borda alveolar, reduz-se a uma saliência alongada e fraca, de contorno suave, que termina também na borda anteroventral da órbita. Além disso, aqui se descreve que, tanto em MNRJ 552-V quanto em *D. novemcinctus*, a crista maxilar se inicia no nível do alvéolo do terceiro dente superior, porém está localizada em um nível mais ventral no último táxon. Pela observação de ambos os lados do material, o canal infraorbitário percorre a base anterior do arco zigomático desde seu forame distal ou anterior, situado no nível do sétimo dente superior, ventral à crista maxilar, até seu forame proximal ou posterior, situado na borda anterior do etmóide. Mostra-se alongado anteroposteriormente, com a porção anterior levemente projetada em sentido dorsal e continuada na face externa do maxilar por um



tênue sulco. Com seção transversal oval, apresenta morfologia semelhante à de *D. novemcinctus*.

Observa-se ainda um processo do maxilar estendendo-se sobre o frontal. Trata-se de uma convexidade dorsomedial, no nível dos alvéolos para os dentes terceiro a sexto, e que se inicia próximo à sutura frontonasal. Dentre os materiais analisados, o aqui descrito é o único em que há um processo maxilar sobre o frontal observado em vista dorsal.

Quanto a seus limites, o maxilar sutura-se anteriormente com o pré-maxilar. Da borda anterior para a posterior, sua face dorsal sutura-se medialmente com os ossos nasal e frontal e lateroposteriormente com o lacrimal. Já a face ventral sutura-se lateralmente com o etmóide, posteriormente com o palatino e medialmente com o outro maxilar. Sua sutura com o jugal não pode ser observada por este osso não se encontrar em posição de articulação no material em questão.

#### **Palatino (Figuras 2 e 4)**

As lâminas horizontais ventrais do par de palatinos, que forma a metade posterior do palato secundário, foram bem preservadas nos dois lados do crânio de MNRJ 552-V. Cada palatino apresenta menos forames nutritivos que o processo palatal do maxilar, estando a maior parte concentrada em sua porção anterior, o que também pode ser observado em *D. novemcinctus*. Em relação aos demais táxons analisados, MNRJ 552-V apresenta palatinos proporcionalmente maiores.

Externamente, o palatino faz limite com o maxilar, alisfenóide, etmóide e pterigóide. Juntamente com os pterigóides, formam a abertura nasal posterior. A lâmina horizontal de cada palatino apresenta em sua borda anterior duas apófises de forma aproximadamente triangulares, de ápices voltados anteriormente, que avançam sobre o processo palatal do maxilar. Destas apófises, a situada no nível médio do palatino é mais projetada anteriormente, enquanto a outra, pequena, situa-se próximo à linha sagital do crânio. Na borda posterior, há a porção medial livre deste osso e, mais lateralmente, a sutura com o pterigóide, melhor vista no lado direito do crânio. Na borda medial, sobre a linha sagital do crânio, situa-se a sutura interpalatina, aproximadamente retilínea, onde não há uma crista palatal. Na metade anterior desta sutura, o par de palatinos apresenta uma ligeira concavidade laterolateral, pouco continuada anteriormente ao longo da sutura intermaxilar; já em sua metade posterior, há uma convexidade igualmente suave. Na borda lateral, ainda que parcamente preservado em

MNRJ 552-V, pode-se observar algo como uma prega na união entre o palatino, alisfenóide, etmóide e maxilar. Nesta região, em *D. novemcinctus* e *D. kappleri* (WIBLE & GAUDIN, 2004) localiza-se a abertura de confluência dos forames esfenopalatino e palatino caudal, a partir da qual parte um sulco longitudinal até a fenda esfenorbital. Este forame todavia estaria encoberto por sedimentos em MNRJ 552-V.

Quanto às feições do palato, uma crista palatal está presente em *Z. pichiy* e *E. sexcinctus*, sendo que no último se alonga por toda a linha sagital do palato. A crista palatal está ausente em *C. tatouay* e *D. novemcinctus*, sendo que no último táxon, ao invés de uma crista, há um canal ao longo da linha sagital do palato, especialmente na metade mais anterior da sutura intermaxilar. Ademais, seu palato apresenta uma concavidade laterolateral ao longo dos maxilares e pré-maxilares. Apesar da fragmentação, é possível inferir que o crânio de MNRJ 552-V teria o palato secundário plano em toda a sua extensão. Dentre os táxons analisados, a presença de um recesso maxilopalatino foi observada apenas em *E. sexcinctus* e *Z. pichiy*.

#### **Lacrimal (Figuras 1, 3 e 5)**

O lacrimal, par, está preservado apenas no lado esquerdo de MNRJ 552-V e, diferente dos mamíferos em geral, tem sua porção laterodorsal muito mais ampla que a porção orbital. Está situado na borda anterodorsal das órbitas, para cuja formação concorre, e apresenta forma aproximadamente losangular e superfície externa bastante lisa. Apresenta quatro bordas: duas delas (sendo uma grosseiramente paralela ao plano sagital do crânio e outra transversal a este, situada na porção anterior da órbita) suturam-se com o frontal. A borda transversal supracitada é acentuadamente serreada e provavelmente se suturaria ainda com o etmóide ventralmente (embora isto não seja visível em MNRJ 552-V devido à presença de sedimentos). A terceira borda se projeta posterolateralmente a partir da margem posterior da sutura frontomaxilar e se sutura com a borda lateroposterior do maxilar. A quarta borda, que se suturaria lateralmente com o jugal, encontra-se fragmentada.

A face externa do lacrimal apresenta três porções distinguíveis: a laterodorsal (bastante ampla), a lateral e a posterior ou orbital (que é levemente côncava lateromedialmente). A porção laterodorsal forma um ângulo aproximadamente reto com a porção orbital. Diferentemente de *E. sexcinctus* e como observado em *D. novemcinctus*, a crista maxilar é continuada por uma crista lacrimal, que se projeta posterior e ventralmente até a base do processo zigomático, dividindo a porção

laterodorsal da lateral; tais cristas constituem o limite mais lateral dos ossos maxilar e lacrimal. A porção laterodorsal porta um proeminente forame, o forame lacrimal, contínuo a um sulco que se projeta posterodorsalmente até próximo à sutura com o frontal. Tais estruturas estão em posição bastante similar em *D. novemcinctus* e o forame comunicaria a órbita com a cavidade nasal. Além do forame lacrimal, em *E. sexcinctus* e *C. tatouay* identificou-se um forame lacrimossinusal. O lacrimal como um todo é proporcionalmente maior em MNRJ 552-V que nos demais táxons analisados, e sua porção lateral é também proporcionalmente maior que a de *D. novemcinctus*, em que é bastante proeminente.

#### **Jugal (Figuras 2 e 3)**

O jugal, par, forma parte no arco zigomático, e em MNRJ 552-V o elemento esquerdo encontra-se aderido por sedimentos à lateral do crânio, permitindo analisar sua face lateral. Embora não se encontre em posição de articulação, infere-se que se posicionaria entre os processos zigomáticos do maxilar e do lacrimal, anteriormente, e o processo zigomático do esquelomaxilar, posteriormente. Mostra-se bastante comprimido lateromedialmente e curvado em sentido anteroposterior. Sua borda dorsal é marcadamente côncava, enquanto a ventral é praticamente retilínea. Ainda que resinta de sua extremidade anterodorsal, nota-se que a borda anterior do elemento em questão é mais ampla, estreitando-se em sentido posterior até terminar com as bordas dorsal e ventral aproximadamente paralelas entre si. Apresenta em sua porção anterior um marcado sulco, provavelmente contínuo ao equivalente do osso maxilar e onde se originaria o músculo masséter, do mesmo modo que ocorre em *D. novemcinctus* (GUTH, 1961).

#### **Frontal (Figuras 1 a 5)**

O par de frontais, cujo tamanho se compara ao dos maxilares, ocupa grande parte do crânio do espécime, tendo formado a maior parte do teto do crânio. Observa-se em ambos os lados a escama frontal, parte da porção orbitotemporal e duas apófises, ambas sobre o nasal. A fragmentação da porção dorsal mais posterior dos frontais permite a observação de alguns seios, de distribuição assimétrica entre os dois lados do crânio, sendo aparentemente dois no lado direito e três ou quatro no esquerdo. Todas as bordas do frontal são suturais, tendo estas sido previamente descritas. Sua metade anterior se funde ao nasal, maxilar e lacrimal, enquanto a posterior se sutura com o

etmóide, alisfenóide e esquamosal. Não foram preservadas as suturas com o parietal e orbitoesfenóide.

A maior parte preservada dos ossos frontais corresponde à *pars frontalis* ou escama frontal. Em cada lado, em vista dorsal, esta região é composta por uma porção posterior aproximadamente retangular e uma projeção anterior e medial estreita, terminada de forma bífida pelas duas apófises nasais. Diferentemente, em *D. novemcinctus* tal projeção é mais alongada e não é possível distinguir apófises do frontal, enquanto em *E. sexcinctus* há uma apófise nasal e uma nasomaxilar. Em MNRJ 552-V a porção mais posterior do frontal é marcadamente convexa lateromedialmente e anteroposteriormente; já a parte anterior é suavemente côncava lateromedialmente e anteroposteriormente, sendo que este declive em sua porção mais anterior se continua nos nasais. Na porção preservada, não se observa crista frontal externa, que é bastante discreta em *D. novemcinctus*, e tampouco processo zigomático rudimentar, estrutura esta presente apenas em *E. sexcinctus* dentre as espécies de Dasypodidae viventes (FERIGOLO, 1981a).

A pequena porção orbitotemporal preservada mostra-se acentuadamente côncava anteroposteriormente e formaria a maior parte da parede medial da órbita. A porção mais anterior do encontro entre as partes frontal e orbitotemporal possivelmente formariam, bem como nos demais táxons analisados, um ângulo aproximadamente reto.

Ao nível da constrição interorbitária em vista lateral direita, no limite ventral do frontal, anterior à sutura frontoalisfenoidal, pode-se observar o forame etmoidal, do qual parte posteroventralmente um sulco pouco profundo que porta outro forame etmoidal, menor. Ambos os forames etmoidais exibem localização similar em *D. novemcinctus*, e também em *D. kappleri*, e seriam para passagem dos vasos etmoidais externos (WIBLE & GAUDIN, 2004). Já o forame externo do sulco vascular intracrânico situa-se posterior e levemente dorsal aos forames etmoidais, sendo separado destes por um suave sulco oblíquo. Tal forame está fragmentado posterior e lateralmente e os dois sulcos supracitados formam uma estrutura semelhante a uma seta voltada anteriormente. Na porção mais dorsal preservada do lado direito, pode-se observar outro forame, ao redor do qual o material está fragmentado. Em *D. novemcinctus* (espécime 2788), há um ou dois forames nesta região, enquanto em *D. kappleri* (WIBLE & GAUDIN, 2004), são três ou quatro em cada lado.

#### **Etmóide (Figura 2 e 4)**

Característica peculiar aos Dasypodinae, o par de etmóides é externamente visível na superfície ventral da órbita. Embora parcialmente fragmentada, a porção externa do etmóide, que equivale à lâmina papirácea, pode ser vista no lado direito do crânio de MNRJ 552-V. Tal porção possui forma arredondada e parte de sua superfície está recoberta por sedimentos ou porta fraturas irregulares, aparentemente causadas por erosão ou abrasão. Tais fraturas possibilitam observar que este osso era constituído por uma fina lâmina óssea, razão pela qual se optou por não prosseguir em sua preparação. Ademais, a porção externa do etmóide está fragmentada onde provavelmente este se suturaria com o lacrimal e o maxilar. Além da lâmina papirácea, há os etmoturbinais, que formam o labirinto etmoidal, parcialmente observado como molde interno no lado direito do crânio de MNRJ 552-V e descrito nas análises tomográficas. O etmóide apresenta ainda uma lâmina transversal que forma o septo nasal juntamente com o vômer, com o qual se sutura medialmente (PAULA-COUTO, 1979).

A borda dorsal do etmóide se une ao frontal por uma sutura levemente ondulada e que se projeta posteroventralmente a partir da margem de sutura com o lacrimal. Se conforme em *D. novemcinctus*, a borda anterodorsal do etmóide se suturaria com o lacrimal, enquanto sua borda posterodorsal se suturaria com o orbitoesfenóide; sua porção posterior se prolongaria até a margem anterior da fenda esfenorbital. A porção mais anterior do etmóide sutura-se com o maxilar. Esta sutura se projeta posteroventralmente a partir da margem medial do forame posterior do canal infraorbitário, até uma estrutura que se assemelha a uma prega. Esta estrutura, situada lateralmente na porção posterior do palato, se prolonga desde a porção lateroposterior do maxilar até a borda ventral da fenda esfenorbital, passando pelo palatino, com o qual a porção externa do etmóide também se sutura. Dentre as feições anatômicas do material em apreço, destacam-se dois forames na região da sutura entre o etmóide, orbitoesfenóide e frontal; tais forames etmoidais são igualmente observados em *D. kappleri* (WIBLE & GAUDIN, 2004).

#### **Alisfenóide (Figuras 2 e 4)**

O par de alisfenóides, juntamente com o par de orbitoesfenóides e com o basisfenóide, forma o osso esfenóide e fecham a cavidade craniana por sua face lateroventral (PAULA-COUTO, 1979). Pode ser observado no lado direito do crânio de MNRJ 552-V, embora esteja parcialmente coberto por sedimentos. Tem forma

grosseiramente triangular, com ápice voltado dorsalmente. Sua borda posterior sutura-se com o esquamosal, sendo tal sutura (esquamoalisfenoidal) moderadamente serreada e projetada posteroventralmente desde a junção entre as suturas frontoesquamosal e frontoalisfenoidal. Ainda que não se observe sutura, faz limite posteriormente com o basisfenóide. Ademais, o material está fragmentado em sua porção ventral posterior. Ventralmente, sutura-se com as bordas laterais do pterigóide e com a porção lateroposterior do palatino. Sua margem anterodorsal sutura-se com o osso frontal (sutura frontoalisfenoidal); tal sutura é moderadamente serreada e se projeta ventralmente desde a borda anterodorsal do esquamosal.

A presença de sedimentos impede a observação tanto da parte mais ventral da sutura frontoalisfenoidal, quanto do orbitoesfenóide. A fenda esfenorbital encontra-se completamente preenchida por sedimentos no material em apreço. Anteriormente a esta fenda está localizado o etmóide. A porção ventral posterior do alisfenóide apresenta uma acentuada concavidade preenchida por sedimento, onde se encontra o forame oval e o forame do canal transverso, do mesmo modo que em *D. kappleri* e *E. sexcinctus*. Além disso, tais táxons ressentem de um forame redondo maior (= rotundo) individualizado (FERIGOLO, 1981a; WIBLE & GAUDIN, 2004), sendo este confluyente com a fenda esfenorbital (HOFFSTETTER, 1958; GUTH, 1961).

Ainda que não se possa individualizar sutura, os alisfenóides fazem limite posterior com o basisfenóide e, como ocorre em *E. sexcinctus* (FERIGOLO, 1981a), provavelmente tais elementos sofram fusão precoce. Já em *D. novemcinctus*, o alisfenóide faz limite posterior com o pterigóide e basisfenóide. Neste táxon, a sutura frontoalisfenoidal projeta-se ventralmente até a borda dorsal do orbitoesfenóide. Este portaria o forame óptico, por onde emerge o nervo craniano II (nervo óptico) e se localiza anterior e dorsalmente à fenda esfenorbital, formada entre o alisfenóide, orbitoesfenóide e etmóide, e completamente preenchida por sedimento em MNRJ 552-V. Ainda assim, pode-se observar que esta apresenta forma alongada dorsoventralmente, similar a uma meia lua em vista lateral. Em *D. novemcinctus*, bem como na maioria dos Xenarthra, a fenda esfenorbital é confluyente com o forame redondo maior (HOFFSTETTER, 1958), e por esta abertura passam os nervos cranianos III, IV e VI (motor ocular comum ou oculomotor, patético ou troclear e motor ocular externo ou abducente, respectivamente), que inervam os músculos oculares, além do primeiro ramo ou ramo oftálmico e segundo ramo ou ramo maxilar do nervo V (nervo trigêmeo). Em MNRJ 552-V, a porção ventral posterior do alisfenóide apresenta uma

acentuada concavidade preenchida por sedimento, onde se localiza o forame oval, por onde passaria o terceiro ramo (ou ramo mandibular) do nervo trigêmeo, que também percorre todo o ramo horizontal (= corpo) da mandíbula (PAULA-COUTO, 1979).

#### **Basisfenóide (Figuras 1, 2 e 5)**

Também parte do osso esfenóide, o basisfenóide trata-se de um elemento aproximadamente quadrangular, observado em suas faces dorsal (uma vez que o material resente do teto do crânio e região occipital) e ventral, esta quase totalmente coberta por sedimentos. Observam-se apenas as faces interna (= dorsal ou crânica) e externa (= ventral) da borda posterior, composta pela sutura com a borda anterior do basioccipital, descrita previamente. A borda posterior do basisfenóide é moderadamente convexa laterolateralmente no nível mediano. A face externa, apesar de coberta por sedimentos, parece ter sido plana. Na face interna, encontra-se bem preservada a *sella turcica*, estrutura formada pela fossa hipofisária, *tuberculum sellae*, *dorsum sellae* (= lâmina quadrilátera do esfenóide) e processos clinóides anteriores e posteriores, que alojaria a glândula hipófise (Figura 5C). A fossa hipofisária é uma concavidade de forma trapezoidal, sendo sua porção posteroventral ligeiramente mais expandida. Nesta porção situa-se o *dorsum sellae*, que se apresenta fragmentado e com sinais de abrasão. Deste partem lateralmente delicadas cristas, os processos clinóides posteriores. Na extremidade anterior da fossa hipofisária, observa-se uma intumescência, o *tuberculum sellae*, do qual partem lateral e posteriormente os dois processos clinóides anteriores, que são contínuos aos processos clinóides posteriores e também mais proeminentes que estes. Em cada lado da *sella turcica* observa-se um sulco, que parte de sua região mais anterior e se projeta lateral e posteriormente.

#### **Esquamosal (Figuras 1 a 5)**

Nos dois lados do crânio de MNRJ 552-V estão preservadas partes dos esquamosais, que correspondem à porção escamosa ou esquamosal de cada um do par de ossos temporais. Este elemento é formado por uma porção principal e dois processos, o zigomático (que forma a parte posterior do arco zigomático) e o ventral ou timpânico, onde se aloja parte das estruturas auditivas. No material em questão, somente partes das escamas foram preservadas; observa-se ainda parte das suturas com os frontais e com o alisfenóide esquerdo, perfazendo somente as porções anterior e ventral do elemento em apreço. Estas porções juntas têm um contorno semicircular. Ademais, o esquamosal se

articulária com o parietal dorsalmente, com o supraoccipital posteriormente e com pétéreo ventral e posteriormente (GUTH, 1961).

Bem como em *D. novemcinctus*, a superfície de articulação para o dentário não forma de fato uma cavidade ou fossa, como é usual nos mamíferos em geral. Esta estrutura trata-se de uma projeção lateral horizontal da porção ventral do esquamosal, em plano aproximadamente paralelo ao palato secundário, e com extremidade lateral suavemente voltada dorsalmente. A faceta para a articulação do dentário parece ter tido forma aproximadamente retangular (com maior dimensão lateromedial), superfície aplanada, um pouco inclinada posteriormente em relação ao palato secundário. Para *D. novemcinctus*, além de descrever a crista dorsal do processo zigomático do esquamosal como a mais proeminente entre as formas viventes, PATTERSON *ET AL.* (1989) pontuaram que a articulação para o dentário difere daquela de todos os demais tatus por ter sua superfície plana. Aqui se pode adicionar que tal articulação seria menos arredondada em MNRJ 552-V.

GUTH (1961) descreve que em *D. novemcinctus* o esquamosal tem grosseiramente a forma de um quadrilátero, com maior dimensão anteroposterior; o processo zigomático se alarga lateralmente em uma lâmina retangular que forma com o corpo do esquamosal um largo e profundo sulco, onde se fixa a borda ventral do músculo temporal; a região posterior termina dorsalmente em cume entre o parietal e o supraoccipital; sua borda ventral apresenta uma chanfradura semicircular, em que se coloca o recesso epitimpânico, que contém os corpos do martelo e da bigorna; dorsal a esta chanfradura e ao longo da base posterior do processo zigomático, o esquamosal apresenta uma depressão alongada, que aloja o conduto auditivo externo cartilaginoso. Das características supracitadas para *D. novemcinctus*, poucas podem ser observadas em MNRJ 552-V, uma vez que apenas parte do esquamosal foi preservada.

#### **Pterigóide (Figura 2)**

O pterigóide, par, é relativamente pequeno e laminar, estando mais bem preservado no lado direito do crânio de MNRJ 552-V. Trata-se de um osso chato, que não apresenta hâmulos pterigóides (projeção ventral cônica na porção anteromedial) e que, bem como em *D. novemcinctus*, participa da formação do palato secundário, aumentando sua extensão posteriormente. Por outro lado, o hâmulos pterigóides está presente em *C. tatouay*, *E. sexcinctus* e *Z. pichiy*, táxons em que os pterigóides não concorrem para a formação do palato. Tem forma grosseiramente elíptica e apenas sua



face ventral pode ser diretamente observada, uma vez que sua lâmina perpendicular, que se suturaria com o basisfenóide, estaria localizada na parede medial da abertura nasal posterior, obstruída por sedimento.

A face ventral pode ser dividida em duas partes de tamanhos equivalentes, uma mais anterior e outra posterior, na qual o osso se expande lateralmente de modo abrupto. A metade anterior está no mesmo plano que o palatino e suas bordas anterior e lateral suturam-se a este; já sua borda medial é livre e tem contornos mais ou menos retilíneos. A metade posterior, mais ampla lateromedialmente, é projetada dorsalmente; sua borda lateral sutura-se com o alisfenóide e sua borda medial, encoberta por sedimento, se semelhante a *D. novemcinctus*, se suturaria com o basisfenóide. Da lateral da borda posterior, que se sutura com o alisfenóide, o pterigóide se projeta anterior e medialmente até sua borda medial livre. Em sua porção medial, é possível observar que se constitui por uma fina lâmina óssea.

Diferentemente de MNRJ 552-V, em que este osso apresenta apenas uma face ventral e uma medial, esta suturada com o basisfenóide, o pterigóide em *E. sexcinctus* apresenta externamente uma face lateral e uma medial, enquanto em *D. novemcinctus* há três faces, uma lateroventral, uma medial e uma posterior. Ademais, este elemento é, em relação aos outros táxons, mais chato no espécime aqui descrito.

#### **Basioccipital (Figuras 1 a 5)**

Parte do osso occipital, o basioccipital corresponde à porção mais posterior da base crânica e sua sutura com o basisfenóide foi totalmente preservada em MNRJ 552-V. Foram ainda preservadas as porções anterior e lateral direita, observadas em vista dorsal (uma vez que o material resseca do teto do crânio e região occipital) e ventral. Sua região dorsal é moderadamente côncava laterolateralmente e anteroposteriormente. A região ventral, mais ou menos plana, apresenta uma suave crista que acompanha os contornos da sutura com o basisfenóide e é mais proeminente nas laterais. A porção anterior do basioccipital une-se ao basisfenóide, em uma sutura que apresenta uma concavidade laterolateral no nível mediano. Já sua porção posterior medial formaria parte dos limites ventrais do forame magno, na parte conhecida como incisura intercondilar.

#### III.1.2. Dentário (Figuras 2 a 6)

Conforme pontuado por FERIGOLO (1981a), nos Dasypodidae o ramo horizontal (= corpo) do dentário é naviforme e não pode ser dividido em uma parte incisiva (*pars incisiva*) e uma molar (*pars molaris*) devido à ausência de dentes do primeiro tipo. A porção mais anterior não porta dentes e a margem alveolar possui dentes semelhantes entre si, todos molariformes. Os alvéolos dentários são geralmente cilíndricos, profundos, aproximando-se da borda ventral do osso. As extremidades anteriores se unem na sínfise, formando um “V” e um espaço mandibular triangular (FERIGOLO, 1981a).

Em MNRJ 552-V, o dentário apresenta-se fixado ao crânio pela matriz de sedimentos. É bastante comprimido lateromedialmente e em todas as dimensões mais robusto que o elemento correspondente de *D. novemcinctus*. Não é possível observar septos interalveolares externamente. Em sua borda dorsal, a margem alveolar, que porta os dentes inferiores, é um tanto mais espessada que o ramo montante e possui a mesma largura no eixo anteroposterior. A margem ventral do ramo horizontal é menos espessa que a margem alveolar.

Posteriormente ao último alvéolo, a borda dorsal curva-se dorsalmente, continuando-se com a borda anterior do ramo montante (= ramo ascendente) e culminando na processo coronóide, onde se insere o músculo temporal. O ramo montante e o horizontal formam entre si um ângulo obtuso, bem como em *D. novemcinctus* e *C. tatouay*, e diferentemente de *E. sexcinctus*, em que estes formam um ângulo aproximadamente reto. A borda ventral do ramo horizontal é levemente convexa e forma com a borda posterior do ramo montante o *angulus mandibulae*, que é prolongado por uma apófise suave, o processo angular (= *processus angularis*) (PAULACOUTO, 1979). O ramo montante é amplo e pouco inclinado, constituído por uma delgada lâmina óssea. Sua borda anterior é inclinada posteriormente. A face externa é lisa e apresenta uma suave concavidade ventralmente ao processo coronóide, provavelmente onde se inseriria o músculo masséter. Observa-se ainda nesta face um forame nutrício alongado anteroposteriormente, cuja margem anterior está ao nível do último dente superior (M<sup>8</sup>) e outro logo posterior a este.

O processo coronóide, apesar de fragmentado em sua extremidade dorsoposterior, é composto por uma fina lâmina, com contornos arredondados, sendo levemente curvado posteriormente e separado do processo condilar por uma incisura rasa e alongada horizontalmente. O processo condilar é, em relação ao coronóide, mais

baixo (bem como nos demais táxons analisados, à exceção de *C. tatouay*) e possui base mais espessa, alargando-se dorsoposteriormente até a superfície articular, disposta transversalmente. A superfície articular, apesar de encontrar-se articulada com o esquamosal, parece apresentar forma aproximadamente retangular, levemente côncava lateromedialmente. O processo angular apresenta borda posterior levemente convexa.

Assumindo fórmula dentária 8/8 (tal qual a observada para *D. novemcinctus* adultos), o dentário está fragmentado no nível do quarto dente superior e quinto inferior. Assim, preservam-se os quatro últimos molares inferiores, correspondentes a  $dM_5 - M_8$ . Devido à fragmentação no nível dos alvéolos quinto e sexto, podem-se observar as raízes abertas dos dentes definitivos, posicionados ventralmente aos da primeira dentição. Nesta mesma área vê-se uma lâmina óssea, o septo interalveolar, separando as raízes destes dentes. Pode-se observar ainda, em vista anterior, o canal mandibular (= canal alveolar), conduto da artéria e veia mandibulares (= dentárias) e do terceiro ramo (ramo mandibular) do nervo trigêmeo, que se ramificam para cada dente (PAULACOUTO, 1979).

A face medial do ramo montante e a parte posterior do ramo horizontal estão encobertas por sedimento. Por isso, não foi possível observar o orifício alveolar posterior (= forame dentário inferior ou forame proximal do canal mandibular), onde se abre posteriormente o canal alveolar. A abertura anterior deste canal se faz no forame mentoniano, não preservado no material em apreço. Posteriormente ao último alvéolo inferior, no nível do último dente superior, vê-se uma perfuração arredonda que, por suas bordas irregulares, parece ter sido causada por erosão ou abrasão. Não foi possível observar um sulco ou linha milohióide, nem rugosidades correspondentes a áreas de fixação muscular nesta face.

Em oposição ao que ocorre em *E. sexcinctus*, em MNRJ 552-V a margem ventral do ramo horizontal do dentário é menos espessa que a margem alveolar, o que ocorre também em *D. novemcinctus*. Porém, diferente deste último, o processo coronóide no material aqui descrito é mais amplo anteroposteriormente, além de parecer menos alongado e não se projetar em um nível tão dorsal em relação ao processo condilar se comparado a *D. novemcinctus*. Outra diferença notada entre ambos é que a superfície articular é dorsoventralmente mais ampla e robusta em MNRJ 552-V. Em *E. sexcinctus*, o processo condilar é mais alto em relação ao nível oclusal que nos outros dois táxons.

#### III.1.3. Dentes (Figuras 5 e 6)

Segundo FERIGOLO (1981a), a dentição dos Dasypodidae apresenta tanto peculiaridades em sua ontogenia, no número de dentes e em aspectos histológicos, quanto características comuns a outros mamíferos (como a homodontia), que foram previamente interpretadas como plesiomorfias ou perdas secundárias. Tais características levaram a interpretações diversas quanto às suas possíveis afinidades filogenéticas. O próprio nome Edentata, usado por alguns autores como sinônimo de Xenarthra, deve-se à maioria de seus membros apresentar forte redução dentária, com dentes geralmente prismáticos ou cilíndricos e sem esmalte, indiferenciados ou homodontes, geralmente monofiodontes (PAULA-COUTO, 1979).

Para o gênero *Proptraopus*, PAULA-COUTO (1973) descreve os dentes como difiodontes, prismáticos-quadráticos, e apresentando fórmula 8/8 ou 8/9 (= 32 ou 34 no total); os superiores são todos implantados nos maxilares, sendo os dois primeiros e o último menores que os demais; os M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> são comprimidos lateralmente. Já mais especificamente para MNRJ 552-V, PAULA-COUTO (1973) descreve que apresenta 8 dentes superiores esquerdos implantados no maxilar e 4 dentes inferiores esquerdos no respectivo dentário, e que o indivíduo em consideração estava na fase de mudança de dentes, com dentes decíduos ainda presentes.

Uma análise mais detalhada do material revela outros detalhes, descritos abaixo. No maxilar esquerdo, nota-se que os dois primeiros dentes foram perdidos e que os da dentição definitiva estão prestes a sofrer erupção. Todos os demais alvéolos, sendo seis superiores e quatro inferiores, portam dentes erupcionados, aparentemente todos da primeira dentição, à exceção do molariforme mais posterior, tanto do maxilar quanto do dentário. Ambos, com base em estudos histológicos em embriões de *D. novemcinctus* (MARTIN, 1916), possivelmente não tenham precedentes decíduos. Dentre eles, M<sup>8</sup> é consideravelmente menor que os demais, cilíndrico, de seção transversal arredondada, e apresenta-se algo projetado anteriormente. M<sub>8</sub> também tem forma mais arredondada, de seção transversal grosseiramente oval. Ainda que menor que os demais dentes inferiores, é cerca de duas vezes maior que o último molar superior.

Quanto aos relevos da face oclusal dos dentes superiores, esta nos molares dM<sup>3</sup> a dM<sup>7</sup> mostra um menor desgaste em suas bordas labial e lingual, onde há uma tênue elevação em cada dente (característica especialmente observada nos dM<sup>4</sup> a dM<sup>7</sup>). Vale lembrar que não se tratam de cúspides verdadeiras, e sim relevos esculpido pelo desgaste diferencial, como será discutido mais adiante. A porção mais desgastada nestes

molares é a central e o grau de desgaste dos dentes é similar entre si. Já em  $M^2$ , que se encontra implantado no maxilar e prestes a sofrer erupção, pode-se observar duas pequenas cúspides verdadeiras, uma labial e uma lingual, concordante ao descrito por MARTIN (1916) para *D. novemcinctus*. No primeiro alvéolo, vê-se emergir apenas uma pequena cúspide de  $M^1$  em sua porção posterior. Todos os dentes inferiores preservados em MNRJ 552-V, que corresponderiam a  $dM_5$ - $M_8$ , apresentam apenas uma cúspide, sendo esta centralizada na face lingual, enquanto a face labial seria mais ou menos plana, como se vê mais claramente nos  $dM_5$  e  $dM_6$ .

Quanto à presença de raiz,  $dM_5$  e  $dM_6$ , em vista lingual, bem como  $dM^3$  a  $dM^5$  em vista lateral, parecem possuir raiz verdadeira dupla (birradiculados), com os dois ramos bem espaçados entre si, formando um “V”, questão que é discutida em maior detalhe mais adiante. Já o último molariforme superior e inferior, bem como os elementos da segunda dentição passíveis de observação ( $M_5$  e  $M_6$ ), não apresentam raiz diferenciada, o que é comumente chamado de raiz aberta. Devido à fragmentação do dentário, nota-se que  $M_5$  e  $M_6$ , que estão parcialmente emersos, não apresentam grande distinção entre as partes intra e extra-alveolar (hipsodontes), formando aparentemente um fuste de crescimento contínuo e câmara pulpar aberta na base. Em vista lingual, observa-se que ambos os dentes encontram-se separados entre si por um septo interalveolar. Ademais, vê-se no  $M_5$  uma “bainha” (uma área mais espessa ao redor da base do dente) em sua porção intra-alveolar, ainda inserida no dentário. A borda superior da “bainha” coincide com a borda mais dorsal do dentário; esta estrutura pode também ser observada em alguns dos dentes de *D. novemcinctus* (MCN-MA 986).

Quanto à oclusão, aparentemente em MNRJ 552-V o arranjo dos dentes é tal que o primeiro inferior não tem correspondente superior enquanto os demais superiores e inferiores são alternados, do mesmo modo como o descrito para *D. novemcinctus* (MARTIN, 1916).

À partir da descrição acima, uma busca na literatura revelou que não houve sucesso em determinar homologias entre os dentes dos Xenarthra e dos demais mamíferos placentários, em parte porque a dentição do mais antigo xenartro conhecido já era altamente modificada, não retendo nenhuma evidência da condição ancestral. HOFFSTETTER (1958) sugeriu fórmula básica 1I, 1C, 4P, 3M / 2I, 1C, 4P, 3M para os Dasypodidae, mas reconheceu que esta seria pouco segura. MARTIN (1916) observou que em *D. novemcinctus* apenas o último dente superior e o último inferior não são precedidos por dentição decídua, podendo somente estes ser considerados homólogos

aos molares dos demais mamíferos com segurança. Nos Xenarthra em geral, a dentição no pré-maxilar é reduzida ou perdida, sendo geralmente ausente nos Dasypodidae.

Quanto ao número de dentes, nos placentários basais seriam 44 (3I, 1C, 4P e 3M) na dentição definitiva e 28 (3dI, 1dC e 3dM) na decídua. Ainda que alguns estejam ausentes na vida extrauterina, podem estar representados no embrião como rudimentos ou germes e serem reabsorvidos antes do nascimento (PAULA-COUTO, 1979). Nos Xenarthra, o número de dentes é variável: em algumas preguiças são reduzidos a um máximo de 5 superiores e 4 inferiores, enquanto no tatu *Priodontes maximus* varia entre 17 e 20 molariformes indistintos (homodontes), característica esta conspícua nos Xenarthra e provavelmente secundária nos mamíferos (PAULA-COUTO, 1979). Em *D. novemcinctus*, há a formação de vários germes dentários que posteriormente regridem, não originando dentes que sofram erupção. Na região correspondente a tais germes, há uma superfície desprovida de dentes no pré-maxilar, maxilar e dentário. MARTIN (1916) observou que em cada dentário são embriologicamente formados de 12 a 13 germes dentários, dos quais apenas os 7 ou 8 mais posteriores se desenvolvem em dentes decíduos. Os demais germes seriam reabsorvidos, exceto o que se situa imediatamente a frente da série decídua, o qual pode sofrer erupção mas é precocemente perdido. Observou ainda alguns grupos de células epiteliais anteriores aos germes, o que aventou como indicativo dos ancestrais de *D. novemcinctus* possuírem ainda mais germes dentários. Já no maxilar, observou 7 germes, aparentemente correspondentes aos dentes decíduos, além da porção da lâmina dentária que origina o oitavo e último dente. Foram ainda observados 3 a 5 cistos epiteliais no pré-maxilar, possivelmente relacionados a regressões dentárias. Neste caso, pode-se considerar que em *E. sexcinctus* o último germe tenha se desenvolvido dando origem ao primeiro dente superior (FERIGOLO, 1981a). A fórmula dentária para *D. novemcinctus* foi descrita como 7-7 ou 8-8, variando se o último molariforme superior e inferior já sofreram erupção, uma vez que esta é tardia. Ademais, como o dente posterior sofre erupção antes no dentário, em algum momento a fórmula pode ser 7-8 (MARTIN, 1916).

Quanto à histologia, os dentes dos Dasypodidae são formados por cemento, ortodentina e ortodentina modificada. O cemento é muito fino e acelular em *E. sexcinctus*, algo mais espesso em *P. maximus* e mais espesso e celular nas espécies de *Dasypus*. A ortodentina é bastante semelhante em todos os gêneros. A ortodentina modificada, que teria um menor grau de resistência ao desgaste que a ortodentina adjacente, se localiza na porção central dos dentes e em *Dasypus* apresenta alças

vasculares sem comunicação com os vasos da câmara pulpar. Por isto, teria sido denominada de diversos modos por diferentes autores (vasodentina, dentina secundária, polpa calcificada, ortovasodentina) (FERIGOLO, 1985). Em relação à presença de esmalte, MARTIN (1916) descreveu detalhadamente sua presença em dentes funcionais de ambas as dentições em *D. novemcinctus*. Descreveu ainda que o esmalte, antes de sofrer calcificação, apresenta-se como uma membrana sem estrutura, razão pela qual autores prévios não a teriam reconhecido em embriões Dasypodidae. A análise de espécimes com os dentes já desgastados poderia também impedir sua observação, uma vez que a fina camada de esmalte se localiza no ápice dos dentes e já teria sido perdida por desgaste (FERIGOLO, 1985). SIMPSON (1948), embora não tenha realizado nenhum estudo histológico, observou esmalte nas faces lingual e labial dos dentes de um indivíduo jovem de *Utaetus*, o que o levou a concluir que o esmalte deveria existir no ancestral de Xenarthra. Como pontuado por FERIGOLO (1985), a ausência de esmalte ou sua presença em uma fina camada neste grupo foi interpretada por diferentes autores como um caráter alternativamente plesiomórfico ou apomórfico.

Quanto à presença de dentição decídua, os Xenarthra divergem da condição difiodonte da maioria dos mamíferos, à exceção de *Dasypus*, em que os dentes dos juvenis são inicialmente cônicos, mas com o crescimento contínuo e desgaste tornam-se de lados paralelos (MCDONALD, 2003) Tal condição também foi observada em MNRJ 552-V, o que é raro, especialmente em materiais fósseis, uma vez que para tal o indivíduo preservado deveria estar durante a fase de troca de dentes. Assim, a falta de evidência de difiodontia em outros Dasypodidae não necessariamente indica sua ausência.

Quanto à presença de cúspides, MARTIN (1916) reconhece ser impossível determinar seu número em dentes desgastados de *D. novemcinctus*. Porém, em indivíduos de quatro ou cinco meses, observou dentes decíduos e definitivos portando duas pequenas cúspides, sendo a lingual mais alta que a labial. No entanto, os decíduos mostravam tendência a se tornar monocuspidados, por redução ou desaparecimento da cúspide labial; alguns destes, por outro lado seriam sempre monocuspidados. A redução da cúspide labial pode ser observada nos molares inferiores preservados em MNRJ 552-V, que apresentam apenas uma cúspide lingual bem marcada, especialmente visível nos M<sub>5</sub> a M<sub>7</sub>. Porém, como salienta FERIGOLO (1981a), as cúspides descritas por MARTIN (1916) para *D. novemcinctus* são feições embriológicas ou de espécimes com os dentes ainda não desgastados, não havendo correspondência entre estas e as extremidades

lingual e labial da crista oclusal encontrada em espécimes com os dentes desgastados. Já segundo GRASSÉ (1955, *apud* FERIGOLO, 1981a), as diferenças entre dentes mono e bicuspidados poderiam indicar uma heterodontia ancestral.

Quanto à presença de raízes, HOFFSTETTER (1958) refere que os dentes decíduos de *Dasypus* seriam birradiculados, o que foi posteriormente atribuído a um erro de interpretação devido aos dentes decíduos observados estarem sendo reabsorvidos e deslocados pelos dentes definitivos subjacentes (ver FERIGOLO, 1981a). A reabsorção parcial da porção intra-alveolar teria dado o aspecto birradiculado, sendo as “raízes” correspondentes às porções anterior e posterior da porção intra-alveolar do dente ainda não reabsorvidas. Porém, as observações de HOFFSTETTER (1958) são corroboradas tanto por MARTIN (1916) quanto por PAULA-COUTO (1979), que citam para o referido gênero a presença de raiz verdadeira em dentes decíduos, classificando-os como braquiodontes birradiculados. Ainda segundo o último autor, tais dentes seriam substituídos pela dentição definitiva apenas quando o animal atinge a vida adulta. Já a dentição definitiva apresentaria câmara pulpar aberta na base, sendo o desenvolvimento extra-alveolar mantido pelo desgaste provocado por atrito com os dentes opostos (PAULA-COUTO, 1979). As observações do espécime MNRJ 552-V corroboram a proposição de que os dentes decíduos seriam braquiodontes birradiculados, enquanto os da dentição definitiva portariam câmara pulpar aberta.

#### **III.1.4. Tomografia do crânio, dentário e dentes (Figuras 7 a 9 e Anexo V)**

Imagens de tomografia de fósseis e as reconstituições tridimensionais geradas a partir destas têm sido recentemente utilizadas em estudos paleontológicos (BROCHU & KETCHAM, 2002; TYKOSKI *ET AL.*, 2002; RODRIGUES, 2005; LIPARINI, 2008), bem como para divulgação de material via internet (por exemplo, <http://digimorph.org/>). O espécime MNRJ 552-V foi tomografado na seção de radiologia do Hospital de Clínicas de Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, por um aparelho Brilliance 16 Philips Medical Imaging. As técnicas de tomografia computadorizada permitiram acessar a anatomia interna do crânio sem danificá-lo e resultaram em 271 imagens para o plano horizontal, 257 para o plano coronal e 271 para o sagital (Anexo V), que foram analisadas em busca de características anatômicas não visíveis externamente. Tanto o material fóssil quanto o sedimento aparecem nas imagens em tons de cinza a branco, enquanto os espaços ocupados por ar aparecem em negro.



As principais estruturas anatômicas observadas por meio das imagens são relativas a cavidade nasal, seios paranasais, labirinto etmoidal e parte da cavidade craniana.

A **cavidade nasal** é delimitada por ossos da região facial e palatal do crânio (pré-maxilares, maxilares, nasais, palatinos e pterigóides), bem como por parte do frontal, conjunto orbitoesfenóide e etmóide. O par de nariais (= septomaxilares) não foi preservado, possivelmente porque apresenta uma fixação frouxa ao crânio (WIBLE & GAUDIN, 2004). Os turbinais dividem a cavidade nasal em meatos, aumentando a superfície deste epitélio. Em mamíferos, os turbinais são altamente desenvolvidos e ossificados e estariam relacionados à recuperação da água presente no ar expirado (HILLENIUS, 1994). A natureza frágil de tais estruturas geralmente impede sua preservação; no entanto, são ocasionalmente encontrados no registro paleontológico e já foram utilizados para embasar inferências fisiológicas sobre fósseis (HILLENIUS & RUBEN, 2004). No espécime aqui descrito, tanto as convoluções dos **nasoturbinais** e **maxiloturbinais**, quanto a porção anterior do septo nasal, formada pelo vômer, podem ser observadas. A presença de mesetmóide, que formaria a porção posterior do septo nasal, é um tema controverso para Dasypodidae: para BROOM (1926), tal elemento ósseo estaria ausente; já FERIGOLO (1981a; 1981b) e SQUARCIA *ET AL.* (2006) o observaram para duas diferentes espécies de Euphractinae. Porém, as imagens tomográficas aqui apresentadas não permitem qualquer inferência a respeito.

O **labirinto etmoidal**, que também drena para a cavidade nasal, é composto por numerosas lâminas enroladas sobre si mesmas e fusionadas às adjacentes, os etmoturbinais, que se subdividem em endoturbinais e ectoturbinais. A distinção entre estes no material em apreço, porém, se faz pouco segura. A resolução das imagens tomográficas não permitiu individualizar a lâmina crivosa, localizada na porção posterodorsal do etmóide e por onde passam os filetes olfativos (*fila olfactoria*) do nervo craniano I, nervo olfativo. Este osso é limitado dorsalmente pela face interna do frontal; ventralmente pelo conjunto orbitoesfenóide e vômer; lateralmente pelos ossos lacrimal, maxilar e frontal; e anteriormente pelo meato nasal. Nas imagens, observa-se a apófise *crista galli* em nível sagital, e também que a porção posterior do etmóide é marcadamente côncava anteroposteriormente e lateromedialmente. Trabalhos recentes (PIHLSTRÖM *ET AL.*, 2005) relacionam as dimensões do etmóide com o desempenho olfativo para diversos mamíferos, porém nenhum Xenarthra foi avaliado. Quanto a isso, FERIGOLO (1981a) afirma que o notável desenvolvimento do labirinto etmoidal e das

fossas nasais nos Dasypodidae estaria relacionado à grande capacidade olfativa destes animais.

Foram observados numerosos **seios paranasais** no espécime em questão, tanto em ossos faciais (maxilar e lacrimal) quanto craniano (frontal). De função controversa, tais cavidades se desenvolvem como evaginações a partir das fossas nasais, drenando para estas. Em cada lado, ainda que portando septos ósseos parciais, há um único e volumoso seio lacrimomaxilar, que se estende desde a porção média do lacrimal até a porção média do maxilar, limitado pósteromedialmente pelo labirinto etmoidal. Já os seios frontais são assimétricos e particionados por trabéculas ósseas, formando quatro ou cinco grandes compartimentos. As imagens sugerem que os seios lacrimomaxilares e frontais seriam intercomunicados. Em *E. sexcinctus* (FERIGOLO, 1981a), os seios frontais mostram-se conspícuos e adicionalmente foram descritos seios nasais e vomerianos, ambos não observados nas imagens de MNRJ 552-V e tampouco de *D. novemcinctus* (espécime MCN-MA 986 e imagens disponíveis no sítio eletrônico <http://digimorph.org/>).

Quanto à **cavidade craniana**, pode-se observar uma porção anterior (= etmoidal ou olfativa) e parte da porção média, onde o material encontra-se fragmentado. A primeira delas, que seria ocupada pelo rinencéfalo (FERIGOLO, 1981a), é delimitada pela face interna do frontal dorsalmente e pela face dorsal da lâmina crivosa etmoidal ventralmente.

A comparação das imagens tomográficas de MNRJ 552-V e *D. novemcinctus* (disponíveis no sítio eletrônico <http://digimorph.org/>) não revelou diferenças anatômicas significativas, o que pode estar relacionado à limitada resolução obtida pela tomografia aqui apresenta.

#### III.1.5. Elementos pós-cranianos

Abaixo são descritos os elementos pós-cranianos do espécime MNRJ 552-V. Como o indivíduo em questão apresenta ossos longos e vértebras cujas suturas entre diáfise e epífises ou centros vertebrais ainda não estão completamente fusionadas, estando também em fase de mudança de dentição, com dentes decíduos ainda presentes, é possível inferir que se trata de um juvenil, pelo menos do ponto de vista osteológico. Uma vez que na literatura foram encontradas diferentes terminologias anatômicas para determinadas estruturas, segue a citação de seus nomes latinos sempre que possível. Os

elementos pós-cranianos foram comparados aos de *D. novemcinctus*, porém eventualmente também se faz menção à anatomia de *E. sexcinctus*.

#### **Vértebras cervicais (Figura 10)**

Conforme citado por PAULA-COUTO (1973), o espécime MNRJ 552-V apresenta atlas completo, áxis incompleto e fragmentos das três vértebras cervicais seguintes, todos em um único bloco, sendo o atlas livre e as demais coossificadas. Destas, atlas e áxis distinguem-se das demais por apresentar características morfológicas relacionadas à mobilidade da cabeça (PAULA-COUTO, 1979). A fusão entre as vértebras cervicais é uma das características que distingue os Cingulata dos Pilosa, estando presente nos tatus, pampaterídeos e gliptodontes, em que o atlas permanece livre, mas a fusão geralmente inclui o áxis e outras cervicais (MCDONALD, 2003).

O **atlas** é desprovido de centro ou corpo vertebral e de apófise espinhosa (*processus spinosus* ou processo espinhoso), apresentando fortes e amplas apófises transversas (= processos transversos) (PAULA-COUTO, 1979). Em MNRJ 552-V, este se mostra consideravelmente maior que o de *D. novemcinctus*. Em vista anterior, observam-se as facetas para os côndilos occipitais do crânio (*fovea articularis cranialis*), amplas, marcadamente côncavas dorsoventralmente e ocupando toda a extensão lateral da vértebra. Na porção anterodorsal, há uma pequena apófise, com sinais de abrasão, onde se justapõe a apófise espinhosa do áxis. O canal neural, amplo, apresenta em sua margem dorsolateral a abertura anterior do canal vértebroarterial (*canalis vertebralis*). Este orifício, de forma aproximadamente circular, é conduto da artéria cervical (ou vertebral) e é mais bem observado no lado direito da vértebra. Na face interna do canal neural, projetam-se duas pequenas apófises que formam a borda medial da faceta articular para o áxis (*fovea articularis caudalis*). Em vista dorsal, as apófises transversais aliformes mostram-se projetadas posteriormente; na margem anterolateral do atlas, observa-se a abertura dorsal do canal vértebroarterial, de forma elíptica e de menores dimensões em relação ao de *D. novemcinctus* (espécime MCN-MA 2836). Em vista lateral, vê-se um orifício circular, o forame para o primeiro nervo espinhal, mais bem preservado no lado esquerdo do material. Assim como em *D. novemcinctus*, as três aberturas supracitadas (aberturas anterior e dorsal do canal vértebroarterial e forame para o primeiro nervo espinhal) comunicam-se internamente. Em vista posterior, observam-se as facetas articulares para o áxis, elípticas e suavemente côncavas, alongadas lateromedialmente. A borda posterior da apófise

transversa mostra-se espessada. Os limites posteriores dorsal e ventral estão fragmentados medialmente, onde possivelmente haveria os tubérculos dorsal e ventral, respectivamente.

O **áxis** (C2 ou *epistrophus*) articula-se com o atlas por duas facetas articulares anterolaterais elípticas alongadas lateralmente. Em posição dorsal a cada uma destas facetas, vê-se um forame arredondado, abertura do canal vértebroarterial. Em vista lateral, posteriormente à faceta articular para o atlas, abre-se um orifício circular, possivelmente o forame por onde passaria o segundo nervo espinhal. A extremidade anterior do corpo vertebral é formada pela apófise (= processo) odontóide, de forma cilíndrica, cuja extremidade anterior é levemente projetada dorsalmente. Tal estrutura é considerada ontogenicamente o centro vertebral do atlas, deslocado posteriormente (PAULA-COUTO, 1979). Ainda na apófise odontóide, uma faceta levemente convexa em sua borda ventral se articula com a porção pósterovernal do canal neural do atlas. Na margem dorsal desta apófise, nota-se um sulco pouco acentuado, onde se inseririam os ligamentos que a conectam ao atlas. A apófise espinhosa, onde se insere o ligamento nuchal (PAULA-COUTO, 1979), encontra-se fragmentada na base, que ocupa toda a extensão anteroposterior da vértebra. Ainda assim, pode-se inferir que tal apófise se sobreporia a pelo menos parte da vértebra posterior. Em *D. novemcinctus*, a segunda, terceira e quarta vértebras cervicais fusionam-se entre si e a apófise espinhosa deste bloco cervical é ampla e laminar, projetando-se dorsoposteriormente. Em MNRJ 552-V, no áxis as pós-zigapófises não podem ser delimitadas devido à coossificação com a terceira vértebra cervical.

As demais vértebras preservadas neste bloco correspondem a partes da **terceira (C3), quarta (C4) e quinta (C5) vértebras cervicais**. Todas apresentam corpos vertebrais bastante comprimidos dorsoventralmente e alongados laterolateralmente, como em *D. novemcinctus* e *E. sexcinctus*. Em vista ventral, nota-se que as epífises de C2 (áxis) e C3 estão fusionadas entre si, o que também ocorre entre C3 e C4. Assim, muito provavelmente, haveria como em *D. novemcinctus* a fusão de C2, C3 e C4 em um elemento ósseo único. Já entre C4 e C5 do material em estudo observam-se as epífises das vértebras ainda não fusionadas aos respectivos corpos vertebrais e separadas entre si. No espaço entre ambas, possivelmente ocupado pelo disco intervertebral no animal em vida, há preenchimento por sedimento. Isto leva a crer que, diferentemente de C2-C4, C5 não se fusionaria às anteriores. Ainda em vista ventral, vê-se no lado esquerdo do material uma pequena parte da apófise transversa da C3, fragmentada em sua

extremidade distal, além de parte das apófises transversas de C4 e C5, articuladas entre si. Em *D. novemcinctus*, a articulação entre C4 (que, como citado anteriormente, encontra-se coossificada a C2 e C3 em um elemento único) e C5, bem como desta com as vértebras cervicais posteriores, se faz pelo corpo vertebral, apófises transversas e zigapófises. Em cada corpo vertebral, podem-se distinguir duas facetas laterais e há uma superfície articular em cada apófise transversa.

A vista lateral esquerda do bloco de vértebras cervicais revela mais detalhes anatômicos, sendo possível observar um forame de conjugação na margem anterior de C3 e outro entre a porção posterior desta e a anterior de C4. Já entre a porção posterior de C4 e a anterior de C5 haveria um forame interlateral ou intervertebral (e não um forame de conjugação por se assumir que estas vértebras não se fusionariam entre si ao longo do desenvolvimento ontogenético). Através dos forames de conjugação e dos intervertebrais passam vasos sanguíneos e nervos (MILLER *ET AL.*, 1964). Observa-se ainda a apófise espinhosa de C2 (áxis) por sobre a porção dorsal preservada de C3, que corresponde à sua metade anterior. Dorsal ao forame de conjugação presente em C3, vê-se apenas uma tênue linha de sutura entre esta e C2. O material está fragmentado lateralmente ao forame de conjugação existente entre C3 e C4. Se semelhante a *D. novemcinctus*, neste local haveria as apófises transversas fusionadas destas duas vértebras (ou eventualmente articuladas entre si, caso a fusão ainda fosse incompleta). Em vista posterior, observa-se a forma comprimida dorsoventralmente e alongada laterolateralmente do corpo vertebral de C5. Laterodorsalmente a este, vê-se o canal vértebroarterial esquerdo desta vértebra, aproximadamente cilíndrico. O referido canal pode também ser visto no lado direito do bloco, nas porções preservadas de C2 e C3.

Devido à escassez de trabalhos anatômicos que tratem das partes moles de *Xenarthra*, as inferências abaixo são uma extrapolação da anatomia humana (SPALTEHOLZ, 1965). Assim, assume-se que dos forames de conjugação presentes em C3 e C4 emergiriam, respectivamente, o terceiro e o quarto nervos cervicais. Já do forame intervertebral presente entre C4 e C5 emergiria o quinto nervo cervical. O canal vértebroarterial se iniciaria no áxis, na porção dorsal da faceta articular para o atlas (preservado apenas no lado direito do material), e percorreria os pedículos das vértebras; este canal pode ser observado na vista posterior de C3 e C5. A artéria vertebral percorreria o referido canal das vértebras C1-C6, emergindo posteriormente a C6, razão pela qual C7 não apresenta canal vértebroarterial.

#### **Vértebras Torácicas e Costelas (Figura 11)**

PAULA-COUTO (1973) cita que MNRJ 552-V apresenta quatro vértebras torácicas (“dorsais”) parciais, sendo uma delas isolada e as outras três participantes de um mesmo bloco, associadas a costelas incompletas e placas da cinta móvel.

A **vértebra torácica isolada** está praticamente completa. Seu corpo vertebral é menos alongado lateralmente e mais amplo dorsoventralmente que as vértebras cervicais, previamente descritas. A apófise espinhosa, robusta, resente de uma pequena porção de sua extremidade distal e se projeta posteriormente. O canal neural apresenta forma ovalada. Em vista anterior, pode-se observar duas facetas articulares suavemente côncavas, uma em cada lado do corpo vertebral, presentes também na maioria das vértebras torácicas de *D. novemcinctus*, que se articulariam ao corpo da vértebra anterior. As pré-zigapófises não podem ser delimitadas devido à fragmentação/abrasão do material. Além disso, uma pequena porção anterior à base da apófise espinhosa, na borda anterior do arco neural, está fragmentada. A apófise transversa direita resente apenas de sua extremidade distal. Ainda em vista anterior, nota-se que tal apófise é robusta e levemente projetada dorsalmente, perfazendo um ângulo aproximadamente reto com a apófise espinhosa. Na face ventral da apófise transversa, aderido pela matriz de sedimentos, encontra-se um pequeno osteodermo, possivelmente do escudo escapular. Em vista lateral, identificam-se duas suaves linhas de sutura, indicando que a epífise anterior e a posterior ainda não estavam completamente fusionadas ao corpo vertebral. A face anterior do corpo vertebral é levemente convexa, enquanto a posterior é moderadamente côncava. Na extremidade lateral da apófise transversa encontra-se a faceta articular (= fôvea costal) para o tubérculo da costela, estrutura esta parcialmente coberta por sedimentos no material em apreço. Em vista posterior, identifica-se em cada lado do corpo vertebral uma pequena faceta articular, levemente côncava, para articulação do capítulo da costela. Como também ocorre em *D. novemcinctus*, o capítulo (ou cabeça) da costela se articularia a facetas articulares localizadas entre duas vértebras contíguas. A região onde estariam situadas as pós-zigapófises, na borda posterior do arco neural, em posição ventral à apófise espinhosa, está parcialmente coberta por sedimentos, impedindo sua análise. Com base na morfologia de *D. novemcinctus*, pode-se inferir que a vértebra isolada acima descrita corresponda à quinta torácica (T5).

As **outras três vértebras torácicas** preservadas encontram-se articuladas entre si, associadas em um bloco a três costelas e três fragmentos de osteodermos de banda móvel. Suas apófises espinhosas estão fragmentadas na extremidade distal. As duas

mais posteriores apresentam metapófise, o que não se pode definir para a mais anterior, uma vez que esta se encontra fragmentada nas laterais. Nenhuma das vértebras preservou as apófises transversas do lado direito, o que, associado à presença de sedimentos no lado esquerdo do bloco, impossibilita determinar a existência de xenartria, ou seja, de articulações acessórias entre estas vértebras. Da mais anterior para a mais posterior, enquanto os corpos vertebrais tornam-se mais alongados laterolateralmente, a forma do canal neural modifica-se de aproximadamente circular a elíptica. Em vista dorsal, observam-se as pré-zigapófises das três vértebras, bem como as metapófises das duas mais posteriores. Tais estruturas se situam entre a apófise espinhosa e a apófise transversa, e projetam-se anteriormente por sobre a porção posterior da apófise transversa da vértebra anterior (características estas mais bem observadas na vértebra mais posterior preservada no bloco). Em vista lateral, especialmente na direita, podem-se observar as epífises ainda não fusionadas aos respectivos corpos vertebrais; foram preservadas a epífise posterior da vértebra mais anterior, ambas da vértebra subsequente e a epífise anterior da vértebra mais posterior. Ainda nesta vista, identificam-se as facetas para articulação dos capítulos das costelas. Foram preservadas as facetas anteriores nos dois lados da primeira vértebra, a anterior e a posterior no lado direito da vértebra adjacente e apenas as anteriores da última delas. Na vértebra mais anterior, por estar fragmentada em sua porção posterior, é possível identificar a pós-zigapófise, localizada em posição ventral à base da apófise espinhosa. Nos dois lados da vértebra mais anterior, em posição ventral à base da apófise transversa, um forame circular, por onde emergiria um nervo espinhal, perfura a região lateroposterior do corpo vertebral. O mesmo tipo de forame pode também ser observado na vértebra mais posterior, em vista lateral esquerda. Embora haja uma costela articulada à vértebra média, não é possível a observação da faceta para o tubérculo da costela devido à presença de sedimentos. Nas demais, tal estrutura está ausente devido à fragmentação. Assumindo-se anatomia semelhante à de *D. novemcinctus* e, como as duas vértebras posteriores certamente apresentam metapófises, pode-se inferir que este conjunto de vértebras seja posterior à T5, mais provavelmente correspondendo a T6-T8 ou T7-T9.

Em *D. novemcinctus*, os corpos das vértebras torácicas tornam-se de comprimidos dorsoventralmente e alongados lateralmente (semelhante aos corpos das vértebras cervicais) a mais arredondados. Com base nisso, pode-se inferir que em MNRJ 552-V a vértebra torácica isolada ocuparia posição mais anterior que as outras

três preservadas articuladas entre si. Ainda em *D. novemcinctus*, não se distingue canal vértebroarterial em suas vértebras torácicas, sendo que a artéria vertebral possivelmente percorre o canal neural. Todas as vértebras torácicas, exceto a última, apresentam nos dois lados, em posição ventral à apófise transversa, um forame para emersão de nervos espinhais. Sua primeira vértebra torácica apresenta as facetas para o capítulo e para o tubérculo da costela fusionadas entre si, o que não ocorre em *E. sexcinctus*. Vale lembrar que o capítulo da primeira costela se articula apenas à primeira vértebra torácica, e não a esta vértebra e à sua adjacente anterior, como ocorre nas demais vértebras torácicas.

No mesmo bloco, como citado anteriormente, foram preservados cinco fragmentos de **costelas**, estando uma delas articulada ao lado esquerdo da vértebra média. Nesta não se pode identificar um colo (*collum costae*) ou tampouco individualizar o capítulo (*caput costae*) e o tubérculo (*tuberculum costae*), mas aparentemente suas facetas articulares encontram-se em um mesmo nível, talvez fusionadas entre si. Seu corpo é fino e côncavo na face anterior, portando um sulco alongado, possivelmente relacionado a fixação muscular. Tais características estão também presentes em algumas das costelas de *D. novemcinctus*. A costela mais medial também corresponde a um elemento esquerdo e possui corpo semelhante ao da supracitada, permitindo porém a observação das facetas articulares do capítulo e do tubérculo, ambas de forma ovalada. A costela lateral à última igualmente pertence ao lado esquerdo e preserva capítulo e tubérculo, separados entre si por um longo, porém pouco profundo, colo. A porção proximal do corpo apresenta duas pequenas concavidades, possivelmente onde se fixariam músculos intercostais internos. A análise do esqueleto desarticulado de *D. novemcinctus* revelou que uma de suas costelas apresenta as mesmas feições anatômicas. Os dois elementos remanescentes foram identificados tentativamente como pequenos fragmentos de costelas, por serem bastante comprimidos e finos. Possivelmente por esta razão PAULA-COUTO (1973) cita a presença de apenas três costelas no material aqui descrito. Segundo PAULA-COUTO (1979), os tatus apresentam de 10 a 12 pares de costelas.

No mesmo bloco estão ainda preservados partes de três osteodermos de banda móvel, articulados lateralmente entre si, além de um fragmento de osteodermo de escudo fixo aderido à vértebra mais posterior. Em vista dorsal, vê-se a face interna (ou ventral) dos osteodermos da cinta móvel, sendo esta praticamente lisa e sem qualquer feição anatômica proeminente. Pela disposição dos fragmentos de costelas e do



sedimento, a face dorsal de apenas um destes elementos pode ser analisada. Esta exhibe parte da sua porção anterior, mais espessada, sem ornamentações, e uma pequena parte da porção posterior ornamentada.

#### **Vértebras Lombares e Sacrais (Figura 12)**

Conforme citado por PAULA-COUTO (1973), o material aqui descrito preserva as quatro vértebras lombares mais posteriores articuladas entre si e com a parte anterior do sacro. Este está associado à parte do ílio direito, estando praticamente toda a superfície de sutura sacroilíaca preservada e ainda não anquilosada. Em *D. novemcinctus*, as vértebras lombares geralmente somam sete, ainda que possa haver variação entre indivíduos da mesma espécie (MCDONALD, 2003).

Em relação às vértebras torácicas previamente descritas, os corpos das **vértebras lombares** são maiores (mais amplos anteroposteriormente e laterolateralmente), todos anfiplanos. O canal neural, como pode ser visto na vértebra mais anterior, teria uma forma aproximadamente elíptica e encontra-se totalmente preenchido por sedimento. As quatro vértebras apresentam as epífises anteriores e posteriores ainda não fusionadas aos respectivos corpos vertebrais, estando estas separadas entre si por uma camada de sedimento. As quatro vértebras preservadas ressentem da extremidade distal da apófise espinhosa, bem como da porção distal das metapófises e das apófises transversas. A base da apófise espinhosa ocupa toda a borda medial dorsal das vértebras, se estendendo desde a margem anterior (entre as pré-zigapófises dorsais) até a posterior. Por meio das porções preservadas das apófises espinhosas, pode-se inferir que estas seriam amplas e voltadas posteriormente. Já as metapófises, seriam alongadas e projetadas anteriormente, bem como em *D. novemcinctus*. A apófise transversa ocupa uma posição mais ventral nestas vértebras que nas torácicas.

A presença de articulações acessórias (xenartria) pode ser observada entre todas as vértebras lombares preservadas, em ambos os lados do bloco. A xenartria é a única característica morfológica consistente que une os Xenartha fósseis e vivos (MCDONALD, 2003). Em *D. novemcinctus*, além de presente em todas as vértebras lombares, a xenartria também ocorre em pelo menos três vértebras torácicas. Em MNRJ 552-V, cada vértebra possui três facetas de articulação anteriores (pré-zigapófises) e três posteriores (pós-zigapófises) em cada lado. Destas, as articulações dorsais são homólogas às pré e pós-zigapófises existentes nas vértebras torácicas anteriores e nas cervicais, enquanto os outros dois pares de articulações (ou processos xenartros,

segundo ROSE & EMRY, 1993) são suplementares. Das pré-zigapófises presentes em cada lado destas vértebras, a dorsal é formada por uma concavidade alongada em sentido anteroposterior, situada anterolateralmente à apófise espinhosa, na porção dorsal do arco neural. Tais articulações encontram-se mais distanciadas de seu par que nas vértebras torácicas. As outras duas pré-zigapófises, acessórias e correspondentes aos processos xenartros dorsal e ventral, situam-se na porção lateral anterior da vértebra, a primeira delas ventralmente à base da metáfise e a outra dorsal à base da apófise transversa. Das pós-zigapófises, a dorsal trata-se de uma convexidade lateral à porção posterior da apófise espinhosa, voltada lateral e ventralmente. Já as duas pós-zigapófises acessórias se situam respectivamente na margem dorsal e ventral da anapófise. A pós-zigapófise acessória dorsal, parte do processo xenartro dorsal, trata-se de uma convexidade dorsomedial, estando separada da pós-zigapófise dorsal por uma edentação, onde se articula a base da metapófise da vértebra posterior. A última das pós-zigapófises (acessória ventral), que corresponde ao processo xenartro ventral, localiza-se na borda ventral da porção posterior da apófise transversa. As anapófises mostram-se robustas, projetadas posteriormente na lateral das vértebras, com a porção dorsal projetada um pouco mais posteriormente que a ventral.

As vértebras deste bloco preservam todas suas pré e pós-zigapófises, à exceção da primeira, que também resente de ambas as apófises transversas, bem como das pré-zigapófises acessórias ventrais e a porção distal da anapófise direita. Nesta vértebra ainda estão articuladas partes de duas (a dorsal e o processo xenartro dorsal) das três pós-zigapófises esquerdas da vértebra anterior. As três mais posteriores apresentam uma crista medial ventral no corpo vertebral, bem como ocorre em *D. novemcinctus*, possivelmente relacionada a fixação muscular. A mais posterior preserva em seu lado esquerdo uma maior porção proximal da apófise transversa.

No mesmo bloco foram ainda preservadas as duas **vértebras sacrais** mais anteriores, sendo a superfície de sutura entre elas ainda não completamente fusionada, o que também ocorre entre estas e a porção preservada do ílio direito. Nos Xenarthra, além da fusão do sacro aos ílios, ocorre a fusão das apófises transversas das vértebras sacrais posteriores ao ísquio, e a adição das vértebras caudais anteriores, formando o sinsacro (MCDONALD, 2003). Nos mamíferos em geral, o sacro é formado pela fusão de um número variável de vértebras. Os centros vertebrais e os arcos neurais fusionam-se entre si, o que eventualmente também ocorre com as apófises espinhosas (PAULA-

COUTO, 1979), como se observa a partir da quarta vértebra sacral (S4) em *D. novemcinctus*, em que oito vértebras formam o sinsacro.

Em MNRJ 552-V, apenas uma pequena porção proximal de S2 foi preservada. Esta é mais afilada (ou seja, tem menor dimensão laterolateral) que a primeira sacral (S1) e não há fusão entre suas apófises espinhosas. Em vista dorsal, observa-se a articulação da última vértebra lombar com S1, por meio das zigapófises dorsais e pelos processos xenartros dorsais e ventrais, como ocorre entre as vértebras lombares. Ainda em vista dorsal, observa-se uma linha de sutura entre S1 e S2.

A vértebra S1 resente de grande parte das estruturas laterais esquerdas, à exceção de uma pequena porção proximal anterior da apófise transversa. Ainda que resintam de suas extremidades distais, ambas as metapófises foram preservadas, cada uma articulada à pós-zigapófise dorsal e ao processo xenartro dorsal da última vértebra lombar. Sua ampla apófise transversa, aliforme, projeta-se tanto anterior quanto posteriormente, formando grande parte da área de sutura com o ílio. S2 igualmente resente das estruturas de sua lateral esquerda, bem como da apófise espinhosa e de grande parte de sua porção posterior. Sua apófise transversa é menor que a de S1. No lado direito, lateralmente à linha de sutura entre S1 e S2, encontra-se um forame de conjugação. Este se posiciona mais distante da linha média do que a estrutura correspondente nos espécimes de *D. novemcinctus* analisados.

Em vista ventral, vê-se que S1 apresenta a epífise anterior ainda não fusionada ao corpo vertebral. Entre S1 e S2 há uma única epífise, que já se mostra fusionada aos corpos vertebrais. Entre a porção posterior da apófise transversa de S1 e a superfície sacroilíaca do ílio, destaca-se outra epífise. Pela ausência de trabalhos comparativos de desenvolvimento da pelve em *Xenarthra*, se semelhante à anatomia humana, esta seria a epífise da borda direita ou da aurícula do sacro. No lado direito, encontra-se o forame de conjugação entre ambas as vértebra, sendo este mais amplo que o forame dorsal correspondente, o que também pode ser visto nas vértebras sacrais mais posteriores de *D. novemcinctus*. Tais orifícios dão passagem a vasos sanguíneos e a nervos sacrais. Neste táxon, observou-se que os pares de orifícios de conjugação comunicam-se com o canal neural e que se abrem nas faces dorsal e ventral de modo simétrico. Já em MNRJ 552-V, o forame de conjugação parece não se comunicar com o canal neural, não se podendo tampouco precisar se o forame dorsal e o ventral estariam em comunicação. Tais diferenças, além de serem possivelmente de cunho taxonômico, podem refletir o estágio ontogenético do espécime aqui descrito, que deve se tratar de um indivíduo

juvenil, com as suturas ainda não fusionadas. O sacro projeta-se dorsalmente, formando com as vértebras lombares o ângulo sacrolombar (*angulus sacrovertebralis*), que em MNRJ 552-V é obtuso, mais bem observado em vista lateral esquerda. Como se observa em vista ventral, a porção posterior da anapófise da última lombar é de difícil distinção da apófise transversa de S1, mas é improvável que a última vértebra lombar viesse a se fusionar ao sinsacro, uma vez que sua epífise posterior e a anterior de S1 são distintas e bem separadas.

#### **Escápula esquerda (Figura 13)**

Como citado por PAULA-COUTO (1973), o material aqui descrito preserva parte da escápula esquerda com a cavidade glenóide completa, e um fragmento da espinha. A cavidade glenóide mostra-se alongada anteroposteriormente, grosseiramente elíptica, afinando-se ligeiramente em sua parte anterior.

O material em questão é composto por parte das superfícies interna e externa da porção lateral (= articular) da escápula esquerda, e apresenta maiores dimensões que o elemento corresponde de *D. novemcinctus*. Trata-se de um fragmento subquadrangular, chato, cujas principais estruturas anatômicas são: a epífise lateral da escápula, portando a cavidade glenóide completa e a base da apófise coracóide, parte da porção lateral da espinha e a porção lateral das fossas escapulares anterior e posterior. A epífise lateral está separada do restante da escápula por uma linha de sutura ondulada. Em sua borda lateral, destaca-se a cavidade glenóide (que seria mais adequadamente chamada de fossa), estrutura de articulação com a cabeça do úmero. Sua superfície é suavemente côncava, alongada anteroposteriormente, grosseiramente elíptica, afinando-se ligeiramente em sua parte anterior. A apófise (= processo) coracóide está fragmentado em sua base e se separa da cavidade glenóide por um suave sulco. Na face externa, observa-se parte da espinha (= crista) da escápula, fragmentada distalmente; a borda lateral desta estrutura mostra-se moderadamente côncava. As fossas escapulares anterior e posterior, ambas suavemente côncavas, são separadas entre si pela espinha. No caso da anatomia humana (TESTUT & LATARJET, 1954), na fossa anterior fixa-se o músculo supraespinoso e na posterior, o músculo infraespinoso. Na face interna, observa-se uma concavidade que se amplia em sentido medial, sendo esta ladeada por linhas musculares, possivelmente relacionadas à fixação do músculo subescapular. Em sua borda posterior, uma suave concavidade posterior à linha de sutura da epífise pode

representar o ponto de fixação do músculo tríceps braquial, posterior ao qual se fixaria o músculo redondo menor.

Em *D. novemcinctus*, como nos trepadores, preensores e fossadores em geral, há um grande desenvolvimento da espinha e das apófises da escápula. A espinha torna-se gradativamente mais alta da borda medial (= vertebral) para a lateral, apresentando uma apófise laminar projetada posteriormente em quase toda sua extensão (possivelmente relacionada aos músculos trapézio e deltóide). Ademais, a espinha é terminada por uma apófise acromial (ou acrômio) longa, muito desenvolvida, que apresenta uma fosseta articular para extremidade proximal do úmero, além de se articular com a clavícula (PAULA-COUTO, 1979). A apófise coracóide, que resulta da fusão do epicoracóide à escápula, já na vida adulta (PAULA-COUTO, 1979), projeta-se anterior e lateralmente, servindo de inserção para diversos músculos. Nos humanos, à apófise coracóide ligam-se a porção curta do bíceps braquial, o córacobraquial e o peitoral menor (TESTUT & LATARJET, 1954). Tanto a apófise acromial quanto a coracóide são muito desenvolvidas e proeminentes em todos os Xenarthra (MCDONALD, 2003). A borda anterior da escápula é suavemente côncava e a posterior, marcadamente côncava. Há uma crista suave na porção medial anterior da escápula, bem como uma crista moderada ao longo da margem posterior, estando esta presente em todos os Xenarthra. A fossa posterior a tal crista é onde se originam os músculos redondo menor (lateralmente) e subescapular menor (medialmente). A presença desta crista posterior em roedores cavadores e seu desenvolvimento proeminente nos tatus sugere uma convergência relacionada a hábitos fossoriais (MCDONALD, 2003).

#### **Úmero esquerdo (Figura 13)**

MNRJ 552-V preserva o úmero praticamente completo, ressentindo apenas da porção posterior da extremidade proximal. Trata-se de um elemento robusto, retorcido sobre seu eixo longitudinal, cuja extremidade distal é mais ampla lateromedialmente e comprimida anteroposteriormente. Tanto a epífise proximal quanto a distal exibe linha de sutura com a diáfise, de modo que ainda não estavam fusionadas entre si.

Em vista anterior, observa-se na epífise proximal: a porção anterior da cabeça, a pequena tuberosidade e a grande tuberosidade, estas separadas pela fossa bicipital. A cabeça (*caput humeri*), que se articula à cavidade glenóide da escápula, ressentido de toda sua porção posterior. A porção preservada mostra-se semiesférica, estando separada da diáfise por um colo (*collum humeri*) pouco profundo. Lateralmente à cabeça encontra-se

a grande tuberosidade (*tuberculum majus* = tuberosidade externa ou troquiter), robusta, ressentindo apenas de uma pequena porção posterior. A esta estrutura, que apresenta dimensões similares à da cabeça em vista anterior, se articularia a fosseta articular do acrômio. Já a pequena tuberosidade (*tuberculum minus* = tuberosidade interna ou troquim) se mostra como uma delicada apófise medial da porção anterior da cabeça, ainda mais delicada que a de *D. novemcinctus*. As duas tuberosidades supracitadas são separadas entre si pela fossa bicipital (*sulcus intertubercularis* = sulco bicipital ou fossa intertubercular), uma depressão alongada e rasa, de rebordos suaves, que se estende da porção proximal da epífise à porção proximal da diáfise. Esta estrutura, menos profunda que a correspondente de *D. novemcinctus*, porta um forame nutrício ainda na epífise, enquanto o referido táxon porta dois. Pela fossa bicipital passaria o tendão do músculo bíceps (PAULA-COUTO, 1979).

A porção média do úmero é estreitada e, distal à tuberosidade deltóide, entre a borda lateral e a medial, há uma linha de torção longitudinal. Na porção proximal lateral da diáfise, destacam-se a eminência deltóide e a crista anconeal. Já na porção distal da diáfise, vê-se o forame entepcondilóide medialmente e a crista supinatória lateralmente, bem como a fosseta coronóide. Distal à grande tuberosidade, na face anterolateral do úmero, destaca-se a eminência deltóide (= rugosidade ou impressão deltoideana ou crista deltóide), ocupando quase toda a extensão da metade proximal do úmero. Na porção distal desta eminência, observa-se a tuberosidade deltóide medialmente e a crista anconeal lateralmente, onde se fixam os músculos deltóide e ancôneo, respectivamente. O forame entepcondilóide (= orifício ou conduto entepcondilóide ou supracondilóide) trata-se de um orifício alongado no sentido da linha de torção. A presença desta estrutura, que dá passagem ao nervo mediano e à artéria braquial, representaria uma característica “primitiva” segundo PAULA-COUTO (1979). A crista supinatória, de grande amplitude lateral, forma um arco semicircular que termina proximalmente ao ectocôndilo. Nesta crista se inseriria a extremidade proximal do músculo supinador do antebraço e da mão (PAULA-COUTO, 1979). A fosseta coronóide, proximal à faceta radial da tróclea, é uma depressão alongada lateromedialmente, onde se alojaria a apófise coronóide da ulna quando da flexão do antebraço (PAULA-COUTO, 1979).

Na epífise distal destacam-se: a tróclea, com suas facetas ulnar e radial, o entocôndilo na borda medial e o ectocôndilo na borda lateral. À tróclea (*trochlea humeri*) se articulam os ossos do antebraço, portando esta uma faceta ulnar medialmente e uma faceta radial lateralmente, separadas entre si por uma suave depressão. Neste

espécime, a faceta ulnar ressoante de uma pequena porção anterior, enquanto a faceta radial (= pequena cabeça) está completa e se mostra mais ampla que a faceta ulnar, especialmente no sentido lateromedial. O entocôndilo (= epitróclea ou entepcôndilo), semiesférico, encontra-se separado da diáfise e da tróclea por linhas de sutura, mostrando que, bem como ocorre nos humanos (TESTUT & LATARJET, 1954), possui um centro de ossificação próprio. Nele se originaria o músculo flexor digitorum superficialis. O ectocôndilo (= epicôndilo ou ectepicôndilo), delgado e alongado lateralmente, é menos pronunciado que o entocôndilo. Possivelmente, seria origem dos músculos extensor digitorum communis, extensor digitorum lateralis e extensor carpi ulnaris.

A parte posterior da extremidade proximal, exceto por uma pequena porção lateral, está ausente, exibindo sinais de possível abrasão. Na porção preservada, identifica-se a porção posterior da cabeça, portando duas facetas articulares. Na diáfise, uma proeminente linha de torção termina lateralmente na crista supinatória. No nível médio da porção distal da diáfise destaca-se a fossa anconeal ou oleacriana. Esta estrutura, alongada lateromedialmente, é mais profunda que a fosseta coronóide e um tanto deslocada lateralmente. A ela se articularia o olécrano da ulna quando da extensão do antebraço.

Segundo PAULA-COUTO (1973), o úmero do espécime aqui descrito é muito semelhante ao de *Dasybus*, exceto por sua metade distal mais ampla, com maior desenvolvimento da crista supinatória, sendo estas as únicas características que os distinguiria. Porém, diferentemente do proposto por tal autor, a extremidade distal de MNRJ 552-V não se mostrou proporcionalmente mais ampla que a dos espécimes de *D. novemcinctus* analisados. Além disso, o referido autor menciona que a crista supinatória termina sobre a epitróclea (= entocôndilo), enquanto na verdade esta é proximal ao ectocôndilo (= epicôndilo).

#### **Rádio esquerdo**

PAULA-COUTO (1973) cita e figura para o espécime MNRJ 552-V um rádio esquerdo, tendo considerado este uma perfeita ampliação do rádio de *Dasybus* e em concordância morfológica entre as estruturas homólogas. Porém o referido elemento não se encontrava com os demais aqui descritos, tendo sido provavelmente extraviado.

#### **Ulna esquerda (Figura 14)**

A ulna de MNRJ 552-V se assemelha à de *D. novemcinctus*, sendo, segundo PAULA-COUTO (1973), uma perfeita ampliação da ulna de *Dasypus*. Trata-se de um elemento comprimido lateromedialmente, apresentando as epífises proximal e distal ainda não fusionadas à diáfise. A epífise proximal resente de sua porção posterior e de uma pequena porção anteromedial. O terço proximal da ulna é formado pelo olécrano (*processus anconeus* ou apófise olecraniana), onde se inserem os músculos extensores do antebraço (PAULA-COUTO, 1979). O olécrano porta um largo sulco em sua borda medial e também na lateral, o que o torna bastante comprimido lateromedialmente e um tanto mais largo em sua borda anterior. Distal ao olécrano, na borda anterior da ulna, situa-se a fossa sigmóide (= cavidade sigmóide ou cavidade sigmóidea maior), uma superfície articular de forma grosseiramente semilunar onde se articula a faceta ulnar da tróclea do úmero. Contígua à fossa sigmóide e desta separada por uma proeminente crista transversal, na borda lateral da ulna, encontra-se a fossa lunar (= cavidade lunar ou cavidade sigmóidea menor). Trata-se de uma superfície articular estreita e alongada lateromedialmente. Em posição medial à fossa lunar há uma depressão, possivelmente relacionada à inserção do músculo braquial anterior. Medial a esta depressão, também contígua à fossa sigmóide, encontra-se a apófise coronóide, estrutura projetada medialmente e de dimensões maiores que as da fossa lunar. Distal à fossa lunar, percorrendo a ulna longitudinalmente até sua epífise distal, destaca-se a crista interóssea, onde se ligaria a membrana interóssea. Na porção distal, esta crista se amplia em uma superfície articular plana, que se articula à extremidade distal do rádio. A extremidade distal da ulna se articula ao osso cuneiforme por uma faceta convexa e não se identifica apófise estilóide. Em relação a *D. novemcinctus*, diferencia-se por não apresentar uma crista lateral na porção distal da diáfise. Ademais, a fossa lunar em MNRJ 552-V é mais destacada da fossa sigmóide por cristas.

#### **Mão esquerda (Figura 14)**

Segundo PAULA-COUTO (1973), o espécime MNRJ 552-V preserva três ossos do carpo e parte do esqueleto da mão esquerda (metacarpos III, IV e V, falanges I, II e III dos dedos III e IV, completas, falanges II e III, esta incompleta, do dedo II), sendo o dedo III e o respectivo metacarpo os mais desenvolvidos, seguidos pelo dedo II. Infere ainda que a mão de MNRJ 552-V teria sido relativamente mais forte que a das espécies de *Dasypus*. O referido material encontra-se fixo a uma base de gesso, possivelmente



para preservar as posições de seus elementos e as articulações entre alguns deles, como quando foram extraídos da matriz de sedimento.

Diferentemente do descrito por PAULA-COUTO (1973), segundo as observações aqui apresentadas, há quatro (ao invés de três) pequenos ossos em posição proximal aos metacarpos, estando um deles ao nível do dígito IV, dois deles entre os dígitos II e III e o último ao nível do primeiro dígito. O elemento presente no nível do dígito IV é aqui identificado como o **pisiforme**. Este apresenta forma grosseiramente triangular e porta apenas uma superfície articular distal, sendo mais semelhante ao elemento correspondente de *E. sexcinctus* do que de *D. novemcinctus*. Quanto aos dois ossos presentes entre os dígitos II e III, o mais proximal e lateral deles certamente se trata de um elemento do carpo, possivelmente o **semilunar**. Já o outro, em posição mais distal e medial, é aqui atribuído à **falange I** de um dedo indeterminado. Sua superfície articular, voltada para os metacarpos, é composta por duas facetas separadas entre si por uma suave crista. O último dos ossos, presente ao nível do primeiro dígito, certamente se trata de uma **falange I** de dedo indeterminado, encurtada e em posição invertida no sentido próximodistal. Neste elemento há uma superfície proximal côncava em que se articularia o respectivo metacarpo, enquanto na extremidade distal há duas superfícies articulares suavemente convexas, separadas entre si por uma crista, onde se articularia a porção proximal da segunda falange.

Quanto ao número dos dígitos, PAULA-COUTO (1973) possivelmente teria invertido o sentido da contagem no texto da descrição (em que cita, por exemplo, os metacarpos III, IV e V), o que não ocorre no quadro de medidas. Assim, de acordo com as observações aqui apresentadas, estão preservados os **metacarpos I, II e III**. O metacarpo I, que se articula lateralmente com o metacarpo II, é curto e sua extremidade distal parece não apresentar concavidade, enquanto a proximal apresenta duas delicadas facetas articulares côncavas. O metacarpo II é cerca de duas vezes mais alongado que o primeiro e apresenta sua única epífise (distal, como ocorre nos humanos, segundo TESTUT & LATARJET, 1954) ainda não fusionada. O metacarpo III é ainda mais longo que o II, também apresentando a epífise, distal, ainda não fusionada. Sua extremidade proximal é mais expandida lateromedialmente que o restante do corpo, portando uma concavidade em nível médio. Já a epífise apresenta uma concavidade circular nas bordas lateral e medial, bem como outra concavidade localizada distalmente no nível médio. Os corpos dos metacarpos II e III apresentam suaves concavidades ao longo de

suas bordas medial e lateral, possivelmente relacionadas à fixação de músculos interósseos.

**Falanges** foram preservadas para os dígitos II, III, IV. Dos dígitos II e III, há as falanges I, II, III. Do dígito IV, preservou-se apenas a falange II, mais encurtada e comprimida lateralmente que as correspondentes dos demais dedos, e a falange III, distalmente fragmentada. A falange I, tanto no dígito II quanto no III, é a mais curta. As falanges II dos dígitos II, III e IV possuem duas facetas articulares côncavas na extremidade proximal (cavidades glenóides duplas) e duas suavemente convexas na extremidade distal (trócleas). Nestas pode-se observar suaves concavidades nas bordas medial e lateral, onde se inseririam os ligamentos laterais. Já as falanges III, ungueais, são bastante afiladas e apresentam uma única faceta côncava na extremidade proximal.

Segundo MCDONALD (2003), é uma regra geral nos Xenarthra que a falange I, tanto nas mãos quanto nos pés, seja comprimida próximodistalmente. Sua articulação com o respectivo metacarpo praticamente não permite movimento de flexão ou extensão. Uma exceção a esta regra ocorre nas mãos de *Euphractus*, em que a falange I dos dígitos I e V é alongada. Neste táxon há um grande número de ossos sesamóides, inclusive um pequeno e retangular entre as falanges, e um palmar de grandes dimensões, cuja face carpal tem forma de ferradura. No referido táxon existem cinco dígitos na mão: o primeiro é afilado, com uma pequena falange ungueal, e o segundo é o maior deles, diminuindo em tamanho do terceiro ao quinto. Já em *D. novemcinctus*, há apenas quatro dígitos visíveis na mão, sendo o quinto dedo apenas um rudimento (FLOWER & LYDEKKER, 1891). É possível que, do mesmo modo, MNRJ 552-V também apresentasse apenas quatro dígitos nas mãos.

#### **Ílio direito (Figura 12)**

Como citado por PAULA-COUTO (1973), o espécime aqui descrito apresenta o ílio direito quase completo, cujas suturas com o sacro, ísquio e púbis ainda não estavam fusionadas. Enquanto nos mamíferos em geral a cintura pélvica é composta, em cada lado, por um complexo de três ossos frequentemente fusionados em uma única peça (*os innominatum*), nos Xenarthra os ílios se fusionam às vértebras sacrais e os ísquios às pseudossacrais (PAULA-COUTO, 1979), formando um elemento ósseo único, o sinsacro. No caso de MNRJ 552-V, o ílio pode ser descrito separadamente por ainda não ter fusionadas suas suturas com os demais elementos.

A porção preservada do ílio direito encontra-se colada em posição de articulação às duas vértebras sacrais anteriores, as únicas deste tipo preservadas no material em questão. O ílio está praticamente completo, ressentindo apenas de sua porção lateroanterior e da porção posterior da superfície de articulação com o sacro (*facies sacropelviana* ou superfície sacroilíaca). Em *D. novemcinctus*, a primeira se curva em sentido lateral até terminar de modo abrupto em uma projeção dorsolateral proeminente, possivelmente homóloga à crista ilíaca.

Na extremidade posterior, há a epífise ainda não fusionada ao corpo do ílio (*corpus ossis ilii*), que se mostra grosseiramente cilíndrico em sua borda medial e se torna gradualmente comprimido dorsoventralmente em sentido lateral. O corpo expande-se em sentido posterior até a encontrar a epífise, mais ampla lateromedialmente. Esta epífise é suavemente convexa e em vista posterior tem forma grosseiramente triangular de ápice voltado dorsalmente. Em vista dorsal, a porção anterior do ílio (superfície glútea) mostra-se expandida e côncava lateromedialmente, e a esta possivelmente se fixam os músculos gluteus medius, gluteus profundos e capsularis coxal. Já em vista ventral, a porção anterior do ílio apresenta uma suave concavidade. A superfície de articulação com o sacro é mais afilada em suas extremidades e amplia-se em seu nível médio. Em sua borda ventral, na porção posterior da articulação com a primeira vértebra sacral, vê-se uma epífise entre ambas, possivelmente a epífise da borda direito ou da aurícula do sacro.

#### **Fêmur direito (Figura 14)**

Segundo PAULA-COUTO (1973), o fêmur de MNRJ 552-V representa uma ampliação do fêmur de *Dasypus*, em concordância morfológica entre as estruturas homólogas. Este preserva parte da diáfise e a porção anterior da epífise distal. A diáfise encontra-se obliquamente fragmentada no nível do terceiro trocânter, mostrando-se triangular em corte, com ápice voltado lateralmente, na região fragmentada. O restante da diáfise é grosseiramente cilíndrico, sendo sua extremidade distal levemente comprimida anteroposteriormente. O terceiro trocânter (*trochanter tertius*), situado na borda lateral do fêmur, está fragmentado em sua porção proximal e é bastante afilado anteroposteriormente em sua base, bem como ocorre em *D. novemcinctus*. Neste táxon, a extremidade distal do terceiro trocânter está localizada por volta do nível médio do fêmur. Segundo PAULA-COUTO (1979), esta estrutura é bastante desenvolvida e achatada anteroposteriormente na maioria dos “Edentata”. Proximal à faceta rotuliana,

observa-se uma suave depressão, a fosseta suprapatelar. Na extremidade distal, observa-se que a epífise ainda não se encontrava fusionada à diáfise, tendo apenas sua porção anterior sido preservada. A faceta rotuliana (*facies patellaris*), que se articula à rótula, é limitada lateral e medialmente por cristas salientes. O côndilo medial (*condylus medialis* = entocôndilo) e o lateral (*condylus lateralis* = ectocôndilo) não foram preservados. A superfície poplítea (*facies poplitea*), localizada na porção distal posterior do fêmur, mostra-se rugosa. Diferentemente de *D. novemcinctus*, mas talvez devido à abrasão nesta área, não se pode individualizar em MNRJ 552-V as tuberosidades lateral e medial, onde se origina o músculo gastrocnêmio.

Segundo MCDONALD (2003), o terceiro trocânter está geralmente presente em todos os Xenarthra, muito embora varie em seu grau de desenvolvimento e possa ser secundariamente perdido. É especialmente desenvolvido nos cingulados, sendo uma estrutura proeminente no nível médio da diáfise dos tatus e pampaterídeos.

#### **Rótula Direita (Figura 14)**

De acordo com PAULA-COUTO (1973), a rótula de MNRJ 552-V também seria uma ampliação da de *Dasypus*. A rótula preservada tem forma aproximadamente triangular, com ápice (*apex patellae* ou vértice) distal. A base (*basis patellaris*), cerca de duas vezes mais larga que o ápice, apresenta em sua borda proximal duas suaves concavidades, sendo a lateral um pouco maior que a medial. Ademais, na borda anterior da base há uma suave apófise arredondada. A face anterior da rótula é convexa, exceto por uma suave concavidade no ápice, e porta algumas estrias longitudinais paralelas entre si. Já a face posterior, onde se situa a única superfície articular (*facies articularis*) da rótula, é dividida em seu nível médio por uma crista longitudinal. Das duas facetas articulares presentes nesta face, a lateral é maior e mais escavada, enquanto a medial é quase plana, o que permite inferir que se trate de uma rótula direita. Isto é corroborado por este elemento articular-se perfeitamente à porção distal do fêmur direito preservado no espécime em questão. Há também uma grande concordância morfológica com o elemento homólogo de *D. novemcinctus*, que igualmente apresenta a superfície articular lateral mais escavada que a medial, o que se relacionaria à porção lateral da faceta rotuliana do fêmur ser mais convexa que a medial. Outra grande semelhança entre as rótulas destes dois táxons é a presença de uma fossa, de forma aproximadamente quadrangular, na porção medial da face proximal da base, estrutura esta ausente em *E. sexcinctus*.

#### **Osteoderms (Figuras 15)**

Para o gênero *Propraopus*, PAULA-COUTO (1973) descreveu a carapaça como alongada e estreita, sendo o escudo pélvico aproximadamente 1/3 mais alongado que o escapular. As placas de ambos os escudos seriam pentagonais ou hexagonais, isodiamétricas, com orifícios no fundo do sulco que separa a figura central das figuras periféricas, estas em número de cinco ou seis, principalmente distribuídas na parte anterior. Já os osteoderms das bandas móveis foram descritos como grandes e grossos, com pequenos orifícios vasculares no fundo dos sulcos. Tais sulcos partiriam muito próximos entre si na extremidade anterior e divergiriam em sentido posterior, formando uma figura subtriangular alongada, cuja base ocupa quase todo a borda posterior da placa, onde se abrem alguns orifícios pilíferos.

O espécime MNRJ 552-V preserva dois fragmentos de carapaça, correspondendo um deles a parte do escudo escapular e o outro portando grande número de osteoderms das bandas móveis. Além disso, há diversos osteoderms fixos e móveis isolados, em diferentes estados de preservação.

O **fragmento de escudo escapular** porta cerca de 60 osteoderms e fragmentos de osteoderms articulados entre si, alguns colados quando da preparação do material. Em vista ventral, há cerca de 30 outros osteoderms isolados, também de escudo fixo, aderidos à matriz de sedimento. O sentido anteroposterior pode ser determinado pela maior proximidade do sulco central, grosseiramente circular, da margem posterior do osteodermo. O que leva a crer que se trate de parte do escudo escapular é a dimensão anteroposterior dos osteoderms aumentar das fileiras mais anteriores às seguintes, enquanto no escudo pélvico esta dimensão reduziria anteroposteriormente, como ocorre em *D. novemcinctus*. Em vista dorsal, no eixo anteroposterior, há cerca de 8 fileiras de osteoderms.

Nas duas fileiras mais anteriores, a forma dos osteoderms varia de subquadrangular a pentagonal, com oito a nove orifícios no sulco central. Da terceira fileira às mais posteriores, a forma predominante entre os osteoderms é a hexagonal, havendo ainda elementos com cinco a sete lados. Já o número de orifícios no sulco central passa a variar entre sete e doze, sendo nove orifícios a ocorrência mais frequente. Em muitos osteoderms, porém, é impossível precisar o número de orifícios no sulco central, especialmente devido à fragmentação ou à presença de sedimento aderido a estes. Além disso, observou-se entre os osteoderms certa variação quanto à

profundidade do sulco central, bem como sua eventual continuidade com a borda posterior da placa. A maioria porta diminutos poros para vasos distribuídos aleatoriamente na figura central. Naqueles em que se pôde medir a espessura, esta variou entre 3,1 e 3,9 mm.

À exceção dos elementos da primeira fileira, há sulcos radiais entre o sulco central e as bordas de todos os osteodermos, separando a região periférica em pequenas figuras. A identificação de figuras periféricas foi muitas vezes dificultada por estas não serem muito mais espessas que a figura central e pelos sulcos radiais serem frequentemente tênues. Geralmente, um orifício está presente no ponto de confluência entre os sulcos central e radial. No fragmento aqui descrito, o número de sulcos radiais varia de um a cinco. Contudo, é mais frequente a presença de quatro sulcos radiais, formando três figuras periféricas, dispostas nas bordas anterior e laterais de cada osteodermo. A partir da quarta fileira, todos os elementos apresentam as regiões periféricas anterior e laterais mais espessadas que a posterior. Raros são os osteodermos que apresentam sulco radial em sua metade posterior e estes só estão presentes na sexta, sétima e oitava fileiras, região mais posterior do fragmento. Ainda nesta região, em alguns casos as figuras periféricas mostraram-se contíguas às dos osteodermos articulados lateralmente.

Quantos aos **osteodermos isolados de escudo fixo**, estes perfazem 120 elementos em diversos estados de preservação. Uma análise dos mais bem preservados revelou que o número de lados varia entre quatro e seis. Já o número de orifícios no sulco central varia de seis a dezesseis, sendo onze a ocorrência mais frequente. Em relação ao fragmento de escudo escapular acima descrito, é provável que o maior número de orifícios no sulco central seja devido a muitos dos osteodermos tratarem-se de elementos do escudo pélvico. Todos possuem sulcos radiais, formando geralmente três ou quatro figuras periféricas. Diferentemente do que ocorre com o fragmento de escudo escapular, por não apresentarem sedimento ou outros osteodermos aderidos, foi possível determinar o número de orifícios na face interna dos osteodermos, que variou entre um e três, sendo dois a ocorrência mais frequente.

Já os **osteodermos das bandas móveis** de MNRJ 552-V estão presentes isolados, em um fragmento de carapaça e em um bloco associados a vértebras torácicas. Todos os osteodermos de bandas móveis apresentam uma região anterior espessada e uma região posterior ornamentada, separadas entre si por uma depressão horizontal sem rugosidades. A região anterior apresenta a face articular externa lisa, enquanto a

posterior é terminada em quatro a sete orifícios pilíferos, cinco mais frequentemente. Esta região exhibe sulcos que, partindo unidos (em forma de “U” ou “V”) ou muito próximos entre si, divergem em sentido posterior. No total há de nove a 18 orifícios no(s) sulco(s), 12 mais frequentemente. Eventualmente, de um a três forames podem estar presentes entre a porção horizontal e a ornamentada. Os poros para vasos presentes na figura central tendem a distribuir-se em fileiras longitudinais.

Segundo PAULA-COUTO (1973), as diferenças entre os gêneros *Propraopus* e *Dasyopus* relacionadas à carapaça seriam basicamente relacionadas ao tamanho, proporção entre os escudos fixos e forma dos osteodermos. Com respeito ao tamanho, descreve que as espécies de *Propraopus* são maiores que *D. novemcinctus*, o maior dos representantes vivos de *Dasyopus*. Quanto à relação entre os escudos fixos, em *Propraopus* o escudo escapular seria um terço menor em extensão anteroposterior que o escudo pélvico, enquanto em *Dasyopus* ambos se equivalem em comprimento. Sobre a morfologia dos osteodermos fixos, os de *Propraopus* são descritos como pentagonais ou hexagonais, cujos orifícios vasculares do sulco central situam-se entre a figura central e cada uma das figuras periféricas. Já em *Dasyopus*, os osteodermos fixos seriam subquadrangulares e tais orifícios estariam situados no ponto de confluência entre o sulco central e os radiais.

As análises aqui apresentadas diferem daquelas apresentadas por PAULA-COUTO (1973) nos pontos abaixo citados. Os escudos escapular e pélvico dos espécimes de *D. novemcinctus* analisados (MCN-MA 3021 e 2836) não são de dimensão anteroposterior equivalente, sendo o pélvico cerca de 25% maior que o escapular. Além disso, a maioria dos osteodermos dos escudos fixos mostrou-se hexagonal, e não subquadrangular. Já os orifícios no sulco central na maioria dos osteodermos de MNRJ 552-V analisados situam-se no ponto de confluência entre este e os sulcos radiais, bem como ocorre em *D. novemcinctus*.

Ademais, foram notadas outras diferenças possivelmente diagnósticas. Uma delas é o número de orifícios no sulco central, que em *D. novemcinctus* chegam a um máximo de sete, mas geralmente somam três ou quatro, enquanto em MNRJ 552-V são mais frequentemente por volta de dez, chegando a dezesseis. Outra diferença notada é a maior espessura dos osteodermos de banda móvel em MNRJ 552-V, bem como o maior número de orifícios vasculares nos sulcos e de orifícios pilíferos (cerca de 50% mais). As características supracitadas são atribuídas a diferenças taxonômicas, e não meramente correlacionadas ao tamanho dos osteodermos, maiores em MNRJ 552-V.

Isto é corroborado pela análise de materiais de *P. sulcatus* e de *P. grandis*, que são ainda maiores, porém contam com menos orifícios. Ainda comparando MNRJ 552-V e *D. novemcinctus*, notou-se que a depressão horizontal que separa a região anterior da posterior nos osteodermos de banda móvel não apresenta rugosidades no primeiro, diferentemente do que ocorre em *D. novemcinctus*. Neste táxon, os sulcos da região ornamentada dos osteodermos móveis partem da região horizontal rugosa e, em mais de 80% dos elementos analisados, são anteriormente unidos entre si, formando um “V” de vértice anterior (diferentemente de MNRJ 552-V, em que a maioria dos osteodermos móveis porta sulcos anteriormente separados). A análise detalhada da carapaça dos espécimes de *D. novemcinctus* revelou que geralmente os osteodermos localizados mais próximos às bordas da carapaça, inclusive nas bandas móveis, são de tamanho mais reduzido. Além disso, há uma grande variação na morfologia dos osteodermos em um mesmo indivíduo, o que sugere cautela na interpretação destas características para fins sistemáticos.

A comparação dos osteodermos de MNRJ 552-V com aqueles de *D. novemcinctus* e de *Propraopus grandis* revelou maior semelhança morfológica do material aqui descrito com o primeiro táxon. Isto poderia sugerir maior afinidade de MNRJ 552-V a *Dasypus*, o que foi posteriormente corroborado na análise filogenética.

#### **III.2. Descrição de material associado a MNRJ 552-V**

Associado por PAULA-COUTO (1973) a MNRJ 552-V há a porção proximal de um fêmur esquerdo, que apresenta estado de preservação (coloração e poucos sinais de abrasão) equivalente ao do material aqui descrito. PAULA-COUTO (1973) cita no texto descritivo do material a existência de apenas um “fêmur incompleto”, listando duas medidas da extremidade proximal do fêmur e uma da faceta rotuliana. Isso indica que o autor teria associado o fragmento proximal e o distal ao mesmo espécime. Porém, além de tratar-se de uma porção proximal de fêmur esquerdo (enquanto a porção distal é de um fêmur direito), tal material não se assemelha ao elemento correspondente de “*Dasypus*” *punctatus* estudado por LUND (1840) e figurado por WINGE (1915). Tampouco este elemento se assemelha aos correspondentes dos diferentes táxons analisados, de modo que provavelmente não se trate de um fêmur de Dasypodidae. Este elemento preserva o caput, que inclui a fôvea (*fovea capitis femoris*), e os trocânteres maior (*trochanter majus*) e menor (*trochanter minus*), separados entre si pela fossa trocantérica (= digital) e ligados por uma suave crista intertrocantérica. Não há um colo na porção medial,



apenas na lateral, entre o caput e o trocânter maior. O caput é semiesférico estando situado em nível mais alto que o trocânter maior. A diáfise é algo achatada anteroposteriormente e apresenta uma proeminente crista anterior.

#### **III.3. Análise e comparação de materiais atribuídos a *Propraopus***

Neste item, inclui-se a descrição dos materiais atribuídos a *Propraopus* que foram analisados diretamente nas coleções MCN-PV, MACN, MACN-A e MLP. Além disso, são também tratados os materiais de Lagoa Santa, figurados em WINGE (1915). Parte destes materiais já foram previamente descritos, porém optou-se por redescrevê-los de modo a abordar as mesmas características descritas para MNRJ 552-V, possibilitando sua comparação. As diferenças observadas quanto à morfologia dos osteodermos analisados foram utilizadas para a elaboração de parte dos caracteres adotados na análise filogenética.

##### **III.3.1. Espécimes atribuídos a *Propraopus punctatus***

O espécime **MCN-PV 009**, proveniente de Pedro Leopoldo-MG, foi previamente estudado e atribuído a *P. punctatus* por PAULA-COUTO (1980). Trata-se de um fragmento de carapaça composto por parte do escudo escapular e pelas duas bandas móveis mais anteriores. O fóssil está preservado sobre um bloco de rocha e porta algumas incrustações sobre parte dos osteodermos. Além da carapaça, na lateral do bloco pode-se identificar elementos ósseos, um dos quais é aqui atribuído a uma mandíbula, com quatro alvéolos dentários visíveis, bem como o canal mandibular. Por seu grande tamanho, certamente esta mandíbula não é associada aos osteodermos.

Quanto aos osteodermos fixos do escudo escapular, a maioria (cerca de 75%) tem forma hexagonal, embora haja elementos com quatro a sete lados. Todos aqueles que preservam face dorsal exibem um sulco central algo deslocado posteriormente, bem como pequenos poros para vasos distribuídos aleatoriamente na figura central. A análise dos elementos mais completos revelou que o número de orifícios no sulco central varia entre seis e onze, sendo nove a ocorrência mais frequente. Já o número de sulcos radiais fica entre dois e quatro, formando assim entre três e cinco figuras periféricas. A maioria dos elementos apresenta orifícios no ponto de confluência entre o sulco central e os radiais, muito embora sejam também frequentes elementos sem orifício vascular neste ponto.

A fileira semimóvel do escudo escapular, localizada na extremidade posterior do material, não apresenta nenhum osteodermo completo. É composta por 14 osteodermos alongados anteroposteriormente, de dimensões intermediárias entre os osteodermos fixos acima citados e os de banda móvel. A borda anterior destes osteodermos é formada por três ou quatro lados, enquanto sua ornamentação é similar à dos osteodermos de banda móvel, com sulcos subparalelos divergindo entre si em sentido posterior. Do mesmo modo que os elementos móveis, na banda semimóvel do escudo escapular os sulcos podem ser unidos anteriormente ou independentes entre si, portando um total de cerca de sete orifícios em ambos os casos.

Já os osteodermos das duas bandas móveis foram parcamente preservados. Estes se mostram alongados anteroposteriormente, com a porção ornamentada cerca de duas vezes maior que a porção anterior não ornamentada. Um destes osteodermos preserva orifícios pilíferos na borda posterior, em número de cinco.

O espécime **MCN-PV 014**, proveniente de Cantagalo-RJ, foi previamente estudado e atribuído a *P. punctatus* por PAULA-COUTO (1982). Trata-se de um osteodermo de escudo fixo isolado, de dimensões semelhantes à dos demais materiais atribuídos ao táxon. Este elemento, com seis lados, porta em sua face externa um sulco central deslocado posteriormente, onde há onze orifícios vasculares, mais concentrados na metade anterior do osteodermo. Ademais, sua figura central apresenta diminutos poros para vasos distribuídos aleatoriamente. Quatro figuras periféricas de espessura equivalente à da figura central, sendo três na metade anterior do osteodermo, são formadas por quatro sulcos radiais, havendo um orifício nos pontos em que confluem com o sulco central. Diferentemente dos demais osteodermos analisados, o sulco radial anteroesquerdo apresenta um orifício em sua extremidade periférica. A face ventral, suavemente côncava, porta seis pequenos orifícios.

Tanto MCN-PV 009 quanto MCN-PV 014 apresentam características morfológicas equivalentes àquelas dos osteodermos de MNRJ 552-V e aos elementos figurados por WINGE (1915) como "*Dasypus*" *punctatus*.

Os **materiais provenientes de Rosário do Oeste-MT** foram preliminarmente reportados como *P. punctatus* por Cartelle & Hirooka (2005). Tais materiais não puderam ser diretamente analisados, mas suas imagens foram gentilmente cedidas pela equipe do Museu Arqueológico e Paleontológico Casa Dom Aquino, Cuiabá-MT. São compostos por um osteodermo de banda móvel completo e dois osteodermos fixos articulados entre si. O elemento móvel apresenta uma depressão horizontal pouco

rugosa separando a porção anterior não ornamentada da posterior ornamentada. Nesta, os sulcos partem anteriormente separados entre si e divergem até próximo dos ângulos posteriores. Em cada sulco, além de diminutos poros, destacam-se apenas dois orifícios, e não se pôde observar orifícios pilíferos na borda posterior. Na figura central, os poros para vasos distribuem-se em fileiras longitudinais. Dentre os elementos fixos, um deles é pentagonal e o outro hexagonal. Em ambos o sulco central é deslocado posteriormente e os poros para vasos na figura central distribuem-se de maneira aleatória. Cinco ou seis figuras periféricas estão presentes, sendo as anteriores maiores e mais espessas. Como está parcialmente encoberto por sedimento, não se pode precisar o número de orifícios no sulco central, mas os visualizados não se encontram no ponto de confluência entre este e sulcos radiais. As questões de tamanho foram desconsideradas, pois a escala das imagens analisadas está cerca de 10 mm acima do valor máximo observado para o gênero ao longo do presente trabalho, podendo estar equivocada. Com a disponibilidade de mais materiais para comparação, pode-se notar que tais osteodermos diferem daqueles de MNRJ 552-V, bem como dos atribuídos por Lund a "*Dasypus*" *punctatus* e figurados em WINGE (1915). Sua morfologia, porém, é compatível àquela de *P. sulcatus* ou *P. grandis*, sendo possivelmente relacionados a um destes táxons.

#### **III.3.2. Espécimes atribuídos a *Propraopus* depositados em coleções argentinas**

Os materiais analisados em coleções argentinas (MACN, MACN-A e MLP) são em sua maioria atribuídos a *Propraopus grandis* e *Propraopus* sp. Há um espécime listado como *Propraopus "minor"*, porém este não é um termo válido, uma vez que não foi publicado e é utilizado apenas nos livros de tombo do MLP (G. J. Scillato-Yané, comunicação pessoal). Há ainda outro espécime referido como *Propraopus chapalmalensis* (Ameghino, 1908), que segundo SCILLATO-YANÉ (1980) seria parte do holótipo de *Pontotaus chapalmalensis* Ameghino, 1908, equivocadamente sinonimizada a *Zaedyus chapalmalensis* por ROVERETO (1914). SCILLATO-YANÉ (1982) e SCILLATO-YANÉ ET AL. (1995) pontuam que, como parte deste material foi perdida e sua procedência estratigráfica é duvidosa, não há elementos suficientes para elaborar uma diagnose para o táxon, e tampouco para sinonimizá-lo a *Propraopus grandis*, tratando-se de *nomen dubium*. Segundo CARLINI ET AL. (1997), a única espécie de *Propraopus* com registro seguro para a Argentina é *P. grandis*. Alguns dos materiais exibem sinais de abrasão e/ou apresentam sedimento depositado em sua face dorsal, o que por vezes impossibilita a análise de suas características.

Abaixo consta uma descrição geral dos osteodermos de *P. grandis*, elaborada a partir da análise dos materiais atribuídos a este táxon que se encontram depositados nas três coleções argentinas (Anexo II). Espécimes específicos serão mencionados apenas quando pertinente. Um único espécime atribuído a *P. grandis* (MLP 69-IX-9-9) preserva a carapaça dorsal articulada e bastante completa. Esta foi minuciosamente analisada, especialmente visando observar a variação morfológica existente em um indivíduo. Não foi possível determinar exatamente as dimensões da carapaça completa, uma vez que esta resseste de suas extremidades. Porém, pode-se estimar que o escudo escapular (incluindo a banda semimóvel) teria cerca de 21 cm de comprimento, enquanto o escudo pélvico teria cerca de 40 cm. Já o comprimento da faixa de bandas móveis seria de pelo menos 25 cm. Porém, este valor está certamente subestimado, uma vez que muitas das bandas foram preservadas com a porção ornamentada sobrepondo-se à banda posterior para além da porção não ornamentada. Deste modo, o comprimento mínimo desta carapaça seria 86 cm, enquanto Ameghino (1915) estimou que a carapaça de *P. grandis* teria entre 70 e 75 cm. O mesmo espécime preserva o tubo caudal praticamente completo, subdividido em 12 anéis e medindo cerca de 46 cm. Deste modo, somando os comprimentos estimados para carapaça dorsal e do tubo caudal, tem-se 132 cm.

Quanto aos **osteodermos fixos**, a maioria dos elementos analisados é hexagonal, mas o número de lados varia entre quatro e sete. Geralmente, há um sulco central profundo, de forma circular a elíptica (anguloso ou sextavado em alguns espécimes, como MLP 52-X-1-43), muitas vezes deslocado posteriormente, delimitando uma figura central côncava, onde se destacam poros para vasos. No fundo do sulco central há orifícios calibrosos em número de 1 a 5, sendo 3 a ocorrência mais frequente. A porção externa à figura central é dividida por sulcos radiais em 3 a 6 figuras periféricas convexas, havendo sempre três na metade anterior e eventualmente duas ou três menores e menos convexas na metade posterior, delimitadas por sulcos radiais igualmente mais tênues. Os orifícios no sulco central não se localizam no ponto de confluência com o sulco radial (com exceção ao espécime MLP 86-VI-23-40). Alguns elementos apresentam pequenos poros na porção posterior do sulco central, tão pequenos quanto os poros para vasos presentes na figura central (MLP 86-VI-23-39).

Tanto no escudo escapular quanto no pélvico, e do mesmo modo que nas bandas móveis, os osteodermos localizados nas porções laterais da carapaça exibem ornamentação mais simples: ou não portam sulcos (MLP 69-VIII-25-10) ou os portam

apenas na metade medial (MACN-A 1170). Além disso, tendem a ser mais alongados anteroposteriormente e com poros para vasos distribuídos tanto de modo aleatório quanto em fileiras longitudinais (ambas as conformações visíveis em MACN-A 1170).

No **escudo escapular**, os osteodermos localizados nas três fileiras mais anteriores tendem a ser quadrados a retangulares. Podem apresentar sulco central em “gota”, ou seja, os sulcos partem unidos entre si na porção anterior, divergem e unem-se novamente em uma borda posterior arredondada (MACN 6985, MACN 10085, MLP 52-X-1-43) ou circulares deslocados posteriormente (MACN 13017). Geralmente, há de 2 a 5 orifícios no sulco central e a maior dimensão do osteodermo pode ser tanto o comprimento quanto a largura. Em alguns, a figura central ocupa quase toda a face dorsal e não se pode identificar sulcos radiais ou figuras periféricas (MACN 13017). Em outros, a borda anterior porta uma figura que percorre o osteodermo de lado a lado (MLP 52-X-1-43).

Já os elementos localizados próximos à banda semimóvel, na borda posterior do escudo, tendem a ser mais alongados anteroposteriormente. O sulco central tem uma conformação intermediária peculiar: a metade anterior se assemelha a um escudo fixo, inclusive com três orifícios em frente às três figuras periféricas anteriores, enquanto a metade posterior se assemelha a um osteodermo de banda móvel ou semimóvel, ou seja, cada sulco terminando em uma lateral da borda posterior (MACN-A 1170, MLP 90-V-1-4).

Como pode ser visto na carapaça quase completa (MLP 69-IX-9-9), os elementos localizados mais lateralmente no escudo escapular tendem a ser menores que os localizados medialmente, além de mais largos que longos e com menores orifícios no sulco central (em número de dois ou três). Além disto, neste espécime pode-se observar que os osteodermos tanto mediais quanto laterais tem o tamanho aumentado em sentido posterior, passando também a ter orifícios mais calibrosos no sulco central. Os demais osteodermos do escudo escapular apresentam o padrão geral descrito previamente, com 1 a 5 orifícios no sulco central, sendo 3 a ocorrência mais frequente, e estando estes concentrados na metade anterior do osteodermo.

Já quanto ao **escudo pélvico**, AMEGHINO (1915: vol V, pg, 317) afirma que em *P. grandis* tais osteodermos diferem dos elementos do escudo escapular pelo maior tamanho, figura central menos convexa, um pouco mais elíptica que circular, com poros para vasos distribuídos em fileiras longitudinais, e três figuras periféricas, sendo uma anterior maior e uma menor de cada lado. De fato, a conformação mais frequente

observada nos materiais analisados conta com três figuras periféricas anteriores, sendo uma central e uma em cada lateral, portando um orifício entre cada figura periférica e a figura central. Porém, foram encontradas algumas variações em relação às características distintivas dos osteodermos pélvicos determinadas por AMEGHINO (1915). Quanto à disposição dos poros para vasos, ainda que a distribuição em fileiras longitudinais seja mais frequente, foram observados elementos cuja distribuição é aleatória (MACN 10085; primeiras fileiras do escudo pélvico). A respeito do número de figuras periféricas, ainda que a presença de três anterolaterais seja a conformação mais frequente, foram observados elementos com até seis figurinhas, sendo as da metade posterior menores e menos convexas que as anteriores. Além disso, notou-se que a figura central nos osteodermos pélvicos é mais alongada anteroposteriormente e que os sulcos tendem a ser mais profundos em relação aos osteodermos escapulares. Em alguns, a figura central é mais convexa na borda posterior e a face dorsal porta mais rugosidades (MACN 10085 e 17989). Ademais, os elementos mais anteriores deste escudo mostram-se pentagonais (MACN 10085; segunda fileira do escudo pélvico).

No mais, os osteodermos de escudo pélvico seguem a descrição geral dos osteodermos fixos: de 1 a 5 orifícios no sulco central, sendo mais frequentemente 3, concentrados na metade anterior do osteodermo, nunca em pontos de confluência com sulcos radiais, e 3 a 6 figuras periféricas. Bem como ocorre no escudo escapular, os osteodermos localizados nas porções laterais do escudo pélvico são menores que os mediais, apresentam sulcos mais tênues e possuem orifícios de menor calibre no sulco central.

Uma análise das medidas de todos os osteodermos fixos amostrados revela que os elementos pélvicos apresentam maiores dimensões que os escapulares. Os três parâmetros mensurados (comprimento, largura e espessura) apresentam uma faixa de sobreposição entre o valor máximo para o escudo escapular e o valor mínimo para o escudo pélvico. Além disso, o espectro de medidas dos osteodermos fixos mostrou-se bastante amplo, sugerindo cautela na utilização deste parâmetro para fins sistemáticos, razão pela qual esta variação não foi utilizada na elaboração de caracteres para a análise filogenética.

As dimensões do material listado como *Propraopus* “minor” (MACN 13017) são de fato menores que aquelas dos osteodermos determinados como *P. grandis*. Porém, se forem também considerados os elementos identificados apenas como *Propraopus* sp. depositados nestas coleções, as dimensões deste espécime estão

compreendidas no espectro do gênero. Afora as dimensões, suas demais características (forma, orifícios no sulco central, figuras periféricas) são compatíveis com o padrão de *P. grandis*.

Quanto aos **osteodermos móveis**, o único material referido a *Propraopus* que revela o número de bandas móveis é o espécime MLP 69-IX-9-9, atribuído a *P. grandis*, que exhibe sete bandas totalmente móveis e duas semimóveis (uma na borda posterior do escudo escapular e outra na borda anterior do escudo pélvico). Neste material, pode-se observar que as bandas mais anteriores são mais alongadas e o comprimento dos osteodermos diminui em sentido posterior. Sobre o número de bandas, AMEGHINO (1915) cita a presença de não menos que nove anéis móveis para *Propraopus*, incluindo neste cômputo tanto as bandas totalmente móveis quanto as duas semimóveis.

Os osteodermos das bandas móveis são grosseiramente retangulares em sua maioria e apresentam duas porções distintas entre si: uma anterior, em forma de tecla e sem ornamentação, e uma posterior ornamentada, ambas separadas entre si por uma depressão transversal geralmente rugosa. A face ventral da porção ornamentada do osteodermo sobrepõe-se à face dorsal da porção não ornamentada dos osteodermos da banda posterior. Os elementos localizados próximos às laterais de cada banda costumam ser sinuosos, especialmente em sua porção anterior. Além disso, os dois osteodermos mais laterais podem não apresentar porção em tecla diferenciada e tampouco uma depressão horizontal marcada (MACN-A 1170 e MLP 91-IV-15-44).

A porção ornamentada exhibe dois sulcos profundos, que podem partir mais ou menos próximos entre si em sua borda anterior. Tais sulcos podem seguir paralelos entre si na parte anterior da porção ornamentada e podem eventualmente ser suavemente arqueados, de modo que a figura central adquira a forma de uma garrafa em seu contorno. De qualquer modo, os sulcos sempre divergem entre si em sentido posterior até que, no nível médio ou no terço posterior da porção ornamentada, se aproximam das bordas laterais do osteodermo até quase tocá-las, e seguem paralelos a estas bordas até terminarem na borda posterior do osteodermo, próximo aos ângulos posteriores. O espaço compreendido entre tais sulcos forma uma figura central subtriangular, na qual se dispõe diminutos poros para vasos dispostos em 2 a 4 fileiras longitudinais. Em cada lado desta figura central dispõe-se uma figura periférica em forma de triângulo invertido e portando uma série de rugosidades transversais. Tal descrição concorda com a de AMEGHINO (1915) para *P. grandis*.

O número de orifícios em cada sulco mostra-se variável entre zero e cinco, mas a conformação mais frequente conta com três orifícios. Em alguns elementos, há diminutos poros no fundo do sulco (MLP 69-XII-26-4). Na borda posterior, o número de orifícios varia entre zero e três. A maioria dos elementos apresenta apenas um centralizado e, quando mais de um orifício está presente, este se encontra no ponto de confluência com um dos sulcos ou com ambos. Como citado por AMEGHINO (1915), os orifícios na borda posterior dos osteodermos de *Dasypus* e *Propraopus* apresentam dois ou três orifícios relacionados à inserção de pelos.

Em uma mesma banda móvel, pode-se observar certa variação nas dimensões dos osteodermos, geralmente da ordem de 8%, mas chegando a 20%. Quanto ao número de osteodermos por banda, a análise da carapaça praticamente completa atribuída a *P. grandis* (MLP 69-IX-9-9) permite inferir que este deveria chegar a 70.

Para a primeira banda móvel, AMEGHINO (1915) descreve que a porção ornamentada (“corpo”) teria 35 a 40 mm de comprimento e 13 a 14 mm de largura, o que está em concordância com as observações feitas nos espécimes MACN 17989 e MLP 69-IX-9-9. Tal autor descreve ainda que cada sulco que forma a figura central porta três ou quatro orifícios circulares separados entre si. Já para a banda móvel mais posterior, descreve que os osteodermos mediais são mais curtos e largos (30 mm de comprimento total, sendo 16 a 18 mm de porção ornamentada e 13 mm de largura), tornando-se mais estreitos e alongados nas laterais. A figura central triangular é muito convexa, com a parte posterior arredondada; há 1 a 3 orifícios em cada sulco, sem orifício na borda posterior; os osteodermos em geral são mais espessos. Esta descrição foi confirmada nos espécimes analisados e a ela se adiciona que a borda posterior de alguns osteodermos da banda mais posterior é pontiagudo (e não arredondado ou reto como em outros elementos), provavelmente porque estes se fusionam à banda semimóvel do escudo pélvico.

Quanto às dimensões dos osteodermos de banda móvel analisados, nota-se uma grande variação quanto ao comprimento, inclusive em um mesmo espécime: quanto ao comprimento total, o valor máximo e mínimo medidos em MACN-A 1170 variam em mais de 130%. Já a discrepância no comprimento da porção não ornamentada é da ordem de três vezes; a largura varia entre 60 e 90%. A espessura da porção ornamentada varia cerca de 20% para os espécimes atribuídos a *P. grandis*.

Também nos elementos móveis, pode-se notar que as dimensões de *P. “minor”* (MACN 13017) estão no espectro daquelas de *P. grandis* no que tange o comprimento



total e o comprimento da porção ornamentada. Já alguns valores de largura da porção ornamentada e de espessura da porção não ornamentada mostram-se inferiores aos correspondentes para material atribuído a *P. grandis*, porém circunscritas no espectro dos materiais atribuídos a *Propraopus* sp. depositados nas coleções argentinas visitadas.

A **banda semimóvel escapular** localiza-se na extremidade posterior do referido escudo. Seus osteodermos apresentam borda anterior articular e borda posterior livre, sendo que sua face ventral se sobrepõe à face dorsal da porção não ornamentada dos osteodermos da primeira banda móvel. Tais osteodermos são pentagonais e na face dorsal apresentam sulco em “U”, cujas extremidades divergem entre si até próximo aos ângulos posteriores. Neste sulco destacam-se de dois a cinco orifícios, sendo um ou dois entre a figura periférica anterior e a figura central, na qual os poros para vasos dispõem-se em fileiras longitudinais. Externamente ao sulco, a região periférica é dividida em duas a quatro figuras, três mais frequentemente (sendo uma anterior, mais convexa, e uma de cada lado, percorrendo toda a lateral do osteodermo). Na borda posterior pode haver de um a três orifícios pilíferos. Apresentam (em mm) comprimentos variando de 20,0 a 22,4 (21,23 em média), largura entre 9,0 e 11,6 (10,73 em média), e espessura entre 2,3 e 3,6.

Já a **banda semimóvel pélvica** localiza-se na extremidade anterior deste escudo e seus osteodermos são divididos em porção não ornamentada em tecla e porção ornamentada. Diferem dos elementos de banda móvel por apresentar a borda posterior articular. Na porção ornamentada, os sulcos partem unidos ou próximos entre si anteriormente, divergem e unem-se novamente em uma borda posterior arredondada e convexa (sulco em forma de “gota”). O número de orifícios no sulco varia de um a quatro, e os poros para vasos na figura central tendem a se dispor em fileiras longitudinais. Apresentam (em mm), comprimento variando de 21,3 a 27,4 (23,95 em média); largura entre 10,8 e 14,0 (12,43 em média); espessura da porção não ornamentada entre 4,9 e 6,1 (5,53 em média); e espessura da porção ornamentada entre 5,2 e 7,0 (6,05 em média). É interessante notar que em três dos quatro elementos mensurados a porção ornamentada é mais espessa que a porção em tecla.

Comparando as dimensões dos osteodermos de banda semimóvel do escudo escapular e do escudo pélvico, nota-se que os últimos geralmente exibem maiores dimensões, o que também ocorre entre os osteodermos fixos destes escudos. Nos parâmetros comprimento e largura, há uma faixa de sobreposição entre o valor máximo

dos osteodermos do escudo escapular e o valor mínimo dos osteodermos do escudo pélvico.

Os osteodermos que formam o **tubo caudal** puderam ser mais bem analisados no espécime MLP 69-IX-9-9, que o preserva praticamente completo. Neste, há 12 anéis, que diminuem de tamanho em sentido posterior e apresentam duas fileiras de osteodermos cada um. Além disso, na extremidade posterior da cauda há mais uma fileira de osteodermos e o molde interno de outra, sendo impossível porém precisar se os osteodermos aí presentes estariam distribuídos em anéis. Assim, seriam 12 ou 13 anéis no total. Em *D. novemcinctus* há geralmente 12 anéis, cada um também com 2 fileiras de osteodermos, além de uma porção posterior não segmentada em anéis que representa cerca de um quarto do comprimento total do tubo caudal. A análise do referido espécime revelou que os osteodermos do tubo caudal exibem basicamente dois padrões: os de primeira (que apresentam porção não ornamentada em tecla anteriormente) e os de segunda fileira de cada anel. Ademais, os osteodermos tornam-se menores e com ornamentação mais simples em sentido posterior. Cada osteodermo de primeira fileira é pentagonal, com ápice voltado posteriormente. Aqueles localizados nos anéis segundo a sétimo exibem dois sulcos que partem próximos entre si na extremidade anterior da porção ornamentada e divergem até atingir as extremidades laterais do osteodermo, por volta do nível médio de seu comprimento. Pode haver um orifício em cada lado destes sulcos. Na parte central da porção ornamentada destacam-se poros para vasos dispostos em fileiras longitudinais. Quanto às dimensões, os elementos com o padrão acima descrito apresentam de 16 a 21 mm de comprimento por 12 mm de largura. Em outro espécime (MLP 69-VIII-8-8) apresentam 26 mm de comprimento, 12,5 mm de largura e 6,2 mm de espessura no nível médio da porção ornamentada. A partir do oitavo anel, os osteodermos de primeira fila passam a não apresentar sulcos na porção ornamentada e os poros para vasos passam a distribuir-se aleatoriamente. Já os osteodermos da segunda fileira são igualmente pentagonais, porém de ápice voltado anteriormente. Os localizados nos anéis segundo a sexto exibem um tênue sulco, que porta diversos pequenos orifícios, próximo a suas bordas anterior e laterais. Externamente a este sulco, especialmente na metade anterior dos osteodermos, destacam-se figuras periféricas finas e levemente convexas, geralmente em número de quatro, sendo duas anteriores e mais uma em cada lado. Os poros para vasos dispõem-se em fileiras longitudinais. Do sétimo anel ao mais posterior já não se observa sulco e, a partir do décimo anel, os poros para vasos passam a dispor-se aleatoriamente. As

dimensões (comprimento x largura) dos elementos com as características acima varia de 7,5 x 12,0 mm a 12,8 x 10,5 mm.

#### III.3.3. Espécimes atribuídos a *Propraopus* depositados no MCN-PV

Os materiais de *Propraopus* depositados no MCN-PV são todos atribuídos a *P. grandis*, e geralmente exibem maiores dimensões que os de MNRJ 552-V e demais osteoderms atribuídos a *P. punctatus*. Tal material foi parcialmente listado e figurado por PITANA & RIBEIRO (2007), em que consta ainda a descrição e comparação destes osteoderms com outros atribuídos a *Propraopus*, e também a *Dasypus*. Estão depositados no MCN-PV 24 osteoderms fixos, 12 osteoderms móveis, um semimóvel do escudo escapular e seis osteoderms de tubo caudal, em diversos estados de preservação e provenientes de diferentes localidades do estado do Rio Grande do Sul. A análise deste material e comparação com aqueles atribuídos a *P. grandis* que se encontram depositados nas coleções argentinas revelaram que alguns têm morfologia distinta, não compreendida no espectro de variação observado para os espécimes procedentes daquele país. Isto sugere que alguns dos elementos depositados no MCN-PV não pertençam a *P. grandis*. Alternativamente, tais discrepâncias podem ser de cunho tafonômico, já que alguns dos espécimes estão rolados e/ou sofreram retrabalhamento no ambiente costeiro. Segue abaixo uma listagem dos espécimes que geram dúvida quanto a sua determinação, bem como as características morfológicas que discordam com a descrita para o táxon.

- MCN-PV 3551, 5270, 5271, 8390, 8391: osteoderms fixos, sendo os quatro últimos figurados por PITANA & RIBEIRO (2007); apresentam orifícios no ponto de confluência entre os sulcos central e radiais. Além disso, MCN-PV 5271 apresenta ranhuras nas figurinhas periféricas. Já os espécimes MCN-PV 8390 e 8391 podem eventualmente ser relacionados a Glyptatelinae, que recentemente teve sua presença indicada para o sul do Brasil (RIBEIRO *ET AL.*, 2008; BOLTELMAN *ET AL.*, 2008)
- MCN-PV 5243, 5244 7836: osteoderms móveis que apresentam na porção ornamentada sulcos paralelos e sem orifícios calibrosos. Os dois primeiros espécimes não foram citados por PITANA & RIBEIRO (2007).
- MCN-PV 1473: osteoderma da fileira mais anterior dos anéis da cauda; ornamentação da face dorsal semelhante à observada para *P. grandis*, porém com dimensões fora do espectro observado.

- MCN-PV 5241 e 5246: osteodermos móveis; parecem ter apresentado sulcos paralelos na porção ornamentada, mas estão fragmentados posteriormente.
- MCN-PV 5242: osteoderma móvel que sofreu abrasão na face dorsal da porção ornamentada e não permite analisar ornamentação; sua pequena espessura e laterais perfeitamente paralelas são incomuns para *P. grandis*.
- MCN-PV 5249: osteoderma móvel com espessura e ornamentação díspares, porém muito mal preservado.
- MCN-PV 5259: osteoderma móvel com ornamentação similar a de *P. grandis*, porém apresentando seis orifícios no sulco esquerdo, enquanto o espectro da espécie e do gênero é de um a cinco em cada sulco.
- MCN-PV 5261 e 7837: osteodermos da banda semimóvel do escudo pélvico que apresentam, respectivamente, sete e seis orifícios perfurando o sulco em gota, enquanto o espectro para o gênero é entre um e quatro.
- MCN-PV 1943: osteoderma fixo que exhibe inúmeras finas projeções articulares nas laterais, o que é observado apenas neste espécime.

Os demais materiais atribuídos a *Propraopus* depositados no MCN-PV apresentam morfologia concordante à dos materiais analisados nas coleções argentinas visitados, aplicando-se a mesma descrição.

#### III.3.4. Materiais de Lagoa Santa-MG

Com base nos materiais coletados na região de Lagoa Santa-MG, Lund erigiu *Dasypus punctatus* e *D. sulcatus*, posteriormente alocados em *Propraopus* por HOFFSTETTER (1952). Parte destes materiais foi posteriormente figurado por WINGE (1915) e é aqui redescrito.

Para "*Dasypus*" *punctatus*, foram figurados 23 osteodermos fixos isolados, 15 móveis, dois semimóveis do escudo escapular, dois semimóveis do escudo pélvico e seis osteodermos da cauda. A maioria dos **osteodermos fixos** é hexagonal, havendo também elementos com cinco a sete lados. O sulco central mostrou-se mais próximo e, eventualmente, confluyente com a borda posterior. O número de orifícios no sulco central varia entre 11 e 16, sendo 15 a ocorrência mais freqüente. Ainda que mais comumente haja quatro figuras periféricas, o número de sulcos radiais variou entre três e seis, sempre portando um orifício no ponto de confluência com o sulco central. Os poros para vasos distribuem-se aleatoriamente. Já os **osteodermos móveis** podem na porção ornamentada apresentar os sulcos unidos ou não entre si. Em ambos os casos, o número

total de orifícios no(s) sulco(s) variou entre 10 e 15, além de alguns deles apresentarem dois ou três orifícios entre a porção horizontal e o(s) sulco(s). Os orifícios pilíferos na borda posterior somam cinco, enquanto os poros para vasos na figura central distribuem-se em fileiras longitudinais. Tais dados estão em plena concordância com o espectro observado para o espécime MNRJ 552-V, corroborando que pertençam a um mesmo táxon. Os osteodermos das bandas semimóveis e da cauda não podem ser comparados com MNRJ 552-V, pois este não preserva elementos destes tipos.

Já para "*Dasypus*" *sulcatus*, dentre os elementos figurados há dois fragmentos de escudo fixo (aparentemente um de escudo escapular e um de escudo pélvico), 17 osteodermos fixos isolados, nove osteodermos móveis, um semimóvel do escudo escapular e oito osteodermos da cauda. Os **osteodermos fixos** exibem alguma variação morfológica, de mesma grandeza que aquela observada em carapaças de *Dasypus* viventes ou de MLP 69-IX-9-9. A maioria é hexagonal, havendo também elementos com cinco a sete lados. O sulco central é bastante próximo e eventualmente confluyente com a borda posterior; porta de dois a quatro orifícios, sempre concentrados na metade anterior do osteodermo (do mesmo modo que em *P. grandis*, enquanto em *P. punctatus* e *D. novemcinctus* estes orifícios distribuem-se amplamente) e não dispostos no ponto de confluência entre o sulco central e os radiais. Os sulcos radiais estão presentes em número de dois a quatro, formando mais frequentemente quatro figurinhas anterolaterais convexas. Os poros para vasos localizados na figura central distribuem-se em fileiras longitudinais ou aleatoriamente. Além disso, há diminutos poros no sulco central. Já os **osteodermos móveis** possuem sulcos sempre partindo separados entre si (diferentemente de *P. punctatus*, em que podem partir unidos ou separados entre si), alguns deles com sulco em "garrafa", ou seja, aproximando-se entre si no terço anterior da porção ornamentada. O número de orifícios em cada sulco varia entre dois e quatro (cinco a oito no total), havendo eventualmente mais um orifício no ponto de confluência entre cada sulco e a borda posterior. Os orifícios pilíferos na borda posterior somam dois em ambos os elementos em que puderam ser observados. Os poros para vasos na figura central estão sempre dispostos em filas longitudinais.

De acordo com os elementos figurados por WINGE (1915), tanto os osteodermos fixos quanto móveis, semimóveis e da cauda atribuídos a "*Dasypus*" *sulcatus* exibem maiores dimensões que os de "*Dasypus*" *punctatus*. Ademais, os osteodermos fixos de "*Dasypus*" *punctatus* portam de 11 a 16 orifícios no sulco central, 15 mais frequentemente, enquanto os de "*Dasypus*" *sulcatus* portam de 2 a 4, três mais

frequentemente. Estes materiais diferem ainda quanto aos orifícios no ponto de confluência entre o sulco central e os radiais: presentes em “*Dasyopus*” *punctatus* e ausentes em “*Dasyopus*” *sulcatus*. Neste, os sulcos radiais são de dois a quatro, enquanto naquele são de três a seis. A distribuição dos poros para vasos é sempre aleatória em “*Dasyopus*” *punctatus* e aleatória ou longitudinal em “*Dasyopus*” *sulcatus*. Quanto aos osteodermos móveis, diferem na união dos sulcos, ausente para “*Dasyopus*” *sulcatus* e eventual para “*Dasyopus*” *punctatus*. Neste táxon, o número total de orifícios nos sulcos é de 10 a 15, enquanto em “*Dasyopus*” *sulcatus* varia entre cinco e oito. Além disso, “*Dasyopus*” *sulcatus* exibe de dois a quatro orifícios pilíferos na borda posterior, enquanto “*Dasyopus*” *punctatus* exibe cinco. Os elementos de “*Dasyopus*” *sulcatus* apresentam tamanho e morfologia equivalentes àqueles dos espécimes de *P. grandis* analisados nas coleções argentinas, enquanto nenhuma diferença marcante pode ser notada, conforme já apontado por autores prévios (HOFFSTETTER, 1952; PAULA-COUTO, 1979; 1982; SCILLATO-YANÉ, 1982; FACCIN *ET AL.*, 2005). As possíveis relações entre “*Dasyopus*” *sulcatus* e *P. grandis* são discutidas no próximo item.

#### III.4. Análise Filogenética

Foi encontrada uma única MPT, com 15 passos (Figura 16), índice de consistência de 0,73; índice de homoplasia de 0,27 e índice de retenção de 0,71. Inicialmente, serão mencionadas as sinapomorfias e autapomorfias identificadas previamente à análise. Em seguida, serão abordadas aquelas identificadas posteriormente à análise aqui empregada. Os caracteres peculiares a *Cabassous tatouay* não serão abordados por representarem ou autapomorfias ou plesiomorfias deste táxon.

Os caracteres comuns a *Stegotherium tessellatum* e ao grupo interno da análise, ambos compondo Dasypodinae, previamente propostos na literatura ou modificados a partir destes são: ausência de bula ossificada; forame lacerado mediano e forame oval não confluentes (ENGELMANN, 1978); presença de processo pós-orbital do frontal (GAUDIN & BRANHAM, 1998); porção anterior do jugal comprimida lateromedialmente; côndilo articular do dentário na mesma altura ou abaixo do processo coronóide; série dentária terminando anteriormente ao ramo montante mandibular; duas vértebras cervicais fusionadas ao eixo; tuberosidades maior e menor do úmero próximas entre si, quase formando um canal; borda distal da tuberosidade deltóide posicionada na metade proximal do úmero; tuberosidade deltóide do úmero arredondada; faceta articular para o rádio na extremidade distal da ulna; presença de espinha fibular (ABRANTES &

BERGQVIST, 2006); etmóide aparente na porção anteroventral da órbita; textura da superfície externa do lacrimal lisa (GAUDIN & WIBLE, 2006).

Já os caracteres que definem Dasypodinae aqui propostos pela primeira vez são: forame anterior do canal infraorbitário no terço posterior do maxilar; borda alveolar do maxilar não margeando lateralmente o palatino; maior dimensão do lacrimal sendo a anteroposterior; fossa temporal totalmente anterior à sutura frontoparietal; superfície articular para o dentário sem limite posterior; ausência de hâmulos pterigóideos; menos que 8 dentes no maxilar; vértebras sacras e pseudosacras não excedendo a nove; tuberosidade deltóide contínua à tuberosidade maior do úmero; fossa articular para úmero e rádio posicionada na metade proximal da ulna; e dimensão anteroposterior maior que laterolateral nos osteodermos móveis. Tais caracteres podem representar sinapomorfias de Dasypodinae, porém a amostragem adotada, que não inclui todos os táxons que o compõe, não permite inferi-lo com segurança.

Ainda a respeito dos caracteres inicialmente levantados, os que se mostraram autapomórficos para *Stegotherium tessellatum* em análises prévias são: série molariforme ocupando menos da metade da porção palatal do maxilar; primeiro molariforme localizado posteriormente ao terço anterior do palato; e côndilo articular do dentário na mesma altura do processo coronóide (caracteres modificados de ABRANTES & BERGQVIST, 2006). Já os aqui propostos pela primeira vez são: canal infraorbitário totalmente anterior ao lacrimal; canal infraorbitário continuado posteriormente por uma fossa anteroposteriormente alongada; ausência de crista no lacrimal; processo suborbital descendente; fossa temporal encurtada; depressão acanalada no esquelom lateralizando menos de um terço do parietal; superfície articular para o dentário totalmente livre posteriormente; tuberosidade do ísquio e cavidade cotilóide igualmente projetadas lateralmente; fossa supraescapular maior que a fossa infraescapular; borda posterior da escápula côncava; borda medial da escápula sem concavidade no nível médio; ausência de escudo escapular na carapaça; e presença de uma crista na região medial dos osteodermos móveis. A respeito destes caracteres, alguns deles refletem a extrema redução dentária existente no táxon, o que levou a SCOTT (1903-04) inferir que sua dentição poderia não apresentar nenhuma relevância funcional.

Foram encontradas como sinapomorfias do clado Dasypodini, que corresponde ao grupo interno da análise, dois caracteres previamente propostos, tendo os demais sido identificados a partir do presente estudo, sendo eles: superfície externa do frontal sem abaulado semiesférico; dimensão laterolateral do supraoccipital menor que a sutura

frontoparietal em vista dorsal (modificados de ABRANTES & BERGQVIST, 2006); presença de platibanda acanalada na porção lateroventral do maxilar; ausência de depressão sagital entre os frontais; porção posterior da superfície articular para o dentário com apófise ventral; projeção do ílio anterior à primeira vértebra sacral correspondendo a mais de um quarto deste osso; tuberosidade do ísquio projetada lateralmente além da cavidade cotilóide; crista posterior e espinha da escápula divergindo em sentido medial; menos que 11 bandas totalmente móveis na carapaça; sulco central circular a elíptico nos osteodermos fixos; textura não granulosa da superfície externa dos osteodermos móveis; e depressão acanalada no esquamosal ladeando mais de um terço do parietal.

Quanto a autapomorfias de táxons pertencentes ao grupo interno identificadas antes da análise, têm-se para *Dasyus novemcinctus*: crista posterior à espinha se prolongando até a borda medial da escápula; e borda anterior do forame sacroisquiático no nível da sutura entre S2 e S3. Para o espécime MACN 17989, atribuído a *Propraopus grandis*, quatro caracteres mostraram-se autapomórficos: côndilo articular do dentário posterior ao processo angular (caráter proposto por GAUDIN & BRANHAM, 1998); dimensão lateromedial da fossa temporal correspondendo a mais de 40% da maior dimensão lateromedial do hemicrânio; porção distal da tuberosidade deltóide separada do corpo do úmero por uma fossa; razão entre largura da extremidade distal por comprimento total do fêmur superior a 0,25 (estes propostos no presente estudo). Para MNRJ 552-V, o número de orifícios no sulco central dos osteodermos de escudo fixo somando frequentemente 9 ou 10, mas podendo excepcionalmente variar entre 6 e 16, mostrou-se um caráter autapomórfico.

As autapomorfias de OTUs identificadas posteriormente à análise filogenética incluem, tanto para *Stegotherium tessellatum* quanto para *Dasyus septemcinctus* (representando, portanto, uma convergência), a presença de menos de sete dentes no maxilar (caráter 2 no estado 1), sendo 5 a 7 para o primeiro e 6 ou 7 para o segundo. Também posteriormente à análise, foi identificada como sinapomorfia do grupo interno da análise a dimensão anteroposterior do canal infraorbitário em relação à dimensão anteroposterior da série dentária inferior a 35% (caráter 1 no estado 1). Já o clado que contém *D. septemcinctus*, *D. novemcinctus* e MNRJ 552-V possui como sinapomorfia a dimensão lateromedial da depressão acanalada no esquamosal em relação à dimensão lateromedial do hemicrânio inferior a 15% (caráter 4 no estado 0). O clado formado por “*Dasyus*” *sulcatus*, MLP 69-IX-9-9 e MACN 17989 tem como sinapomorfia o



número de orifícios pilíferos na borda posterior dos osteodermos de banda móvel nunca mais que 3 (caráter 11 no estado 0). Por fim, as sinapomorfias de *D. novemcinctus* e MNRJ 552-V são: orifícios no sulco central dos osteodermos de escudo fixo distribuídos por todo o sulco (caráter 6 no estado 1); sulcos na porção ornamentada dos osteodermos de bandas móveis sendo alguns livres e outros anteriormente unidos entre si (caráter 8 no estado 1); e número total de orifícios no(s) sulco(s) da porção ornamentada nos osteodermos de banda móvel mais que 4 (caráter 10 no estado 1).

Dentre as implicações advindas da presente análise filogenética, seguindo-se a atribuição do espécime MNRJ 552-V a *Propraopus punctatus*, conforme proposto por PAULA-COUTO (1973), o gênero *Propraopus* seria parafilético. Tal resultado corrobora aqueles obtidos por AVILLA ET AL. (2007) e PESSÔA ET AL. (2008). Como MNRJ 552-V se agrupa com *Dasypus novemcinctus* e *D. septemcinctus*, parece preferível atribuir tal espécime ao gênero *Dasypus*, como *D. punctatus*. Esta proposta nomenclatural coincide com a adotada por LUND (1840) quando da descrição do material de Lagoa Santa. Já o clado formado por “*Dasypus*” *sulcatus*, MLP 69-IX-9-9 e MACN 17989 é nomeado *Propraopus*, uma vez que espécimes referidos à espécie tipo do gênero, *P. grandis*, fazem parte deste agrupamento. Deste modo, a OTU “*Dasypus*” *sulcatus* deve ser tratada como *Propraopus sulcatus*. Esta proposta segue aquela de HOFFSTETTER (1952) quanto à alocação dos materiais brasileiros descritos como *Dasypus sulcatus* no gênero *Propraopus*.

O clado *Propraopus* é composto pela politomia incluindo “*Dasypus*” *sulcatus* e duas espécies atribuídas a *P. grandis*, MLP 69-IX-9-9 e MACN 17989. Conforme já apontado por diversos autores prévios (HOFFSTETTER, 1952; PAULA-COUTO, 1979; 1982; FACCIN ET AL., 2005), os materiais de *P. sulcatus* e *P. grandis* são de difícil distinção, e os caracteres aqui propostos tampouco os diferenciou. OLIVEIRA & PEREIRA (2009) cita como diferença de *P. grandis* em relação a *P. sulcatus*: maior tamanho; superfície mais lisa da figura central em osteodermos fixos e móveis, levemente ornamentada por finíssimos sulcos; e sulcos que delimitam a figura central rasos. Ainda que tais variações existam, estas são pouco objetivas e de difícil quantificação para serem empregadas em análises filogenéticas. De qualquer maneira, uma análise direta de materiais pertencentes a *Propraopus sulcatus* pode revelar a existência de outras variações ou melhor definir as previamente citadas, de modo a separar este táxon de *P. grandis*. Por outro lado, caso os táxons venham a se mostrar sinônimos, o clado

*Propraopus* terá como única espécie *P. sulcatus*, uma vez que esta tem prioridade nomenclatural sobre *P. grandis*.

Na presente análise, os osteodermos, que figuram historicamente como de grande relevância sistemática para os Cingulata (e.g. CIANCIO & CARLINI, 2008; FERNICOLA & VIZCAÍNO, 2008; GONZÁLEZ & SCILLATO-YANÉ 2008), igualmente mostraram-se fundamentais para diferenciar os táxons do grupo interno. Em relação aos caracteres inicialmente propostos, de 65 cranianos e pós-cranianos, restaram apenas cinco na análise final, uma vez que a maioria se mostrou invariável para o grupo interno. Isto pode ser considerado um indicativo da morfologia craniana e pós-craniana altamente conservada nos membros da tribo Dasypodini. Já para os caracteres osteodérmicos, tal redução foi menor (de 14 para seis), ilustrando que, dentre os táxons do grupo interno, os osteodermos exibem maior variação em relação aos demais caracteres. Apesar dos osteodermos terem se mostrado relevantes para fins sistemáticos, a observação de variações morfológicas em um mesmo espécime (e.g. MLP 69-IX-9-9) e entre indivíduos de uma mesma espécie (e.g. diferentes espécimes de *Dasypus novemcinctus*) sugere cautela em sua utilização.

A redução do número de caracteres inicialmente propostos em relação aos aplicados na análise final mostra a dificuldade em diferenciar táxons tão proximamente relacionados com base apenas em caracteres osteológicos. Para as espécies viventes de *Dasypus*, por exemplo, são utilizados caracteres de partes moles, como coloração, tamanho das orelhas e presença de escamas (WETZEL, 1985). Neste sentido, GAUDIN & WIBLE (2006), que elaboraram um esquema filogenético para os Dasypodidae baseado apenas em dados craniodentais, frisam que a inclusão de caracteres pós-cranianos e de tecido mole pode alterar sobremaneira suas conclusões filogenéticas.

Ainda segundo GAUDIN & WIBLE (2006), os esquemas filogenéticos previamente propostos para os Cingulata, à luz dos dados estratigráficos, indicam ainda uma pequena compreensão sobre a evolução do grupo. Porém, um estudo mais detalhado dos materiais já conhecidos, bem como um aumento no conhecimento do registro fóssil e da estratigrafia sulamericanos, somado à implementação de novas análises filogenéticas, tende a trazer avanços neste sentido.

#### IV. Conclusões

Os estudos desenvolvidos ao longo deste trabalho sugerem que:

- MNRJ 552-V é morfologicamente concordante com o material tipo *de Dasypus punctatus* Lund, 1840 figurado em WINGE (1915), de modo que o espécime pode ser seguramente associado a este material.

- devido à proximidade apontada pela análise filogenética entre MNRJ 552-V e as espécies viventes de *Dasypus*, é preferível atribuir este espécime a *D. punctatus*, coincidindo com a proposta nomenclatural original da espécie.

- a anatomia craniana e pós-craniana é bastante conservada entre os Dasypodini, como revelado pela redução no número de caracteres relacionados a tais partes esqueléticas que se mostraram invariáveis no grupo interno.

- os osteodermos, que historicamente fundamentaram a sistemática de Cingulata, mostraram-se imprescindíveis para posicionar os Dasypodini na análise filogenética empregada. Porém, devido à existência de variação morfológica relacionada à posição destes elementos na carapaça e entre indivíduos da mesma espécie, seu uso para fins sistemáticos exige cautela.

- a unidade taxonômica operacional "*Dasypus*" *sulcatus* deve ser tratada como *Propraopus sulcatus*, uma vez que forma clado com espécimes atribuídos à espécie tipo do gênero, *P. grandis*. A análise filogenética empregada corrobora a dificuldade em diferenciar esta de *P. sulcatus*, sugerindo estudos posteriores envolvendo esta questão.

**V. Referências Bibliográficas**

- ABRANTES, É. A. L. & BERGQVIST, L. P. (2006). Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). Pp. 261-274. In: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A. & FIGUEIREDO, F. J. (eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. Interciências, Rio de Janeiro, RJ.
- ABRANTES, É. A. L.; AVILLA, L. S. & VIZCAÍNO, S. F. (2005). New material of the enigmatic cingulate *Eocoleophorus gliptodontoides* Oliveira, Ribeiro & Bergqvist, 1997 (Mammalia: Cingulata) from Taubaté Basin, São Paulo state, Brazil. *Boletim de Resumos do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados*, 1: 14-16. Rio de Janeiro-RJ.
- AMEGHINO, F. (1881). *La antigüedad del hombre en el Plata*. Masson-Igon Hermanos, Vol. 2. París y Buenos Aires. 557 pp.
- AMEGHINO, F. (1907). Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga, en el estado de São Paulo, Brazil. *Revista do Museu Paulista*, 3 (7): 59-124.
- AULER, A. & FARRANT, A. R. (1996). A brief introduction to karst and caves in Brazil. *Proceedings of University of Bristol Spaleological Society*, 20 (3): 187-200.
- AULER, A. S., PILÓ, L. B., SMART, P. L., WANG, X., HOFFMAN, D., RICHARDS, D. A., EDWARDS, R. L., NEVES, W. A. & CHENG, H. (2006). U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240: 508–522.
- AVILLA, L. S.; OLIVEIRA, G. L.; PESSÔA, J. B.; LIMA, D. T. & ABRANTES, É. A. L. (2007). Revisão filogenética e taxonômica da tribo Dasypodini (Mammalia: Cingulata: Dasypodidae). *Boletim de Resumos da II Jornada de Zoologia da UNIRIO*, 1: 33. Rio de Janeiro-RJ.
- BEHRENSMEYER, A. K. & HOOK, R. W. (1992). Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. Pp. 15-136. In: BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J. D.; DIMICHELE, W. A.; POTTS, R.; SUES, H. D. & WING, S. L. (eds.). *Terrestrial ecosystems through time*. University of Chicago Press.
- BERGQVIST, L. P.; ABRANTES, É. A. L. & AVILLA, L. S. (2004). The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26 (2): 323-337.
- BERTINI, R. J.; MARSHALL, L. G.; GAYET, M. & BRITO, P. M. (1993). Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília Formations (upper Bauru Group, Late Cretaceous,

- Brazil) in their stratigraphic and paleogeographic context. *Neues Jahrbuch Geologie Palaontologie Abteilung*, 88: 71-101.
- BOSTELMAN, E. T.; RINDERKNECHT, A. & PEREIRA, J. (2008). Primeros registros de Glyptatelinae cuaternarios (Mammalia, Xenarthra), para el cono sur de Sudamérica. *Livro de Resumos do III Congresso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, 1: 29. Neuquén, Patagônia, Argentina.
- BROCHU, C. A. & KETCHAM, R. A. (2002). Computed tomographic analysis of the skull of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Memoir 7: CD-ROM.
- BROOM, R. (1926). On the mammalian presphenoid and mesethmoid bone. *Proceedings of Zoological Society*, 17: 257-264.
- CARDOSO, J. P. (1914). *Exploração do Rio Ribeira de Iguape 2ª edição*. Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo, SP.
- CARLINI, A. A. & SCILLATO-YANÉ, G. (1999). Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina. Pp: 149-175. In: TONNI, E. P. & CIONE, A. L. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. A. A. Balkema, Rotterdam.
- CARLINI, A. A.; PASCUAL, R.; REGUERO, M.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; TONNI, E. P. & VIZCAÍNO, S. F. (1990). The first paleogene land placental mammal from Antarctica: its paleoclimatic and paleobiogeographical bearings. *IV International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*, Washington.
- CARLINI, A. A.; VIZCAÍNO, S. F. & SCILLATO-YANÉ (1997). Armored xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage. In: KAY, R. F.; MADDEN, R. H.; CIFELLI R. L. & FLYNN, J. J (eds.). Pp: 213-226. *Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington/London.
- CARLINI A. A.; CIANCIO, M. & SCILLATO-YANÉ, G. J. (2004). La tribu Stegotheriini (Xenarthra, Dasypodidae), 20 Ma. más de registro paleógeno. XX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Plata, 2004. *Ameghiniana*, 41(4): 39R.
- CARLINI A. A.; CIANCIO, M.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; FLYNN, J. J. & WYSS, A. (2009). The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (Early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Palaeontology* (UK).
- CARROLL, R. L. (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman and Company. New York. 698 pp.

- CARTELLE, C. & HIROOKA, S. (2005). Primeiro Registro Pleistocênico de *Pteronura brasiliensis* (Gmelin, 1788) (Carnivora: Mustelidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63 (3): 595-598.
- CASTELLANOS, A. (1925). Un nuevo dasipodino extinguido en la parte meridional de Bolívia, *Dasypodon atavus* n. g. et n. sp. *Annales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires "Bernardino Rivadavia"*, 33: 255-285.
- CASTRO, M. C. (2005). Aspectos paleobiológicos dos depósitos quaternários do Abismo Iguatemi, Vale do Ribeira – SP. Trabalho de Conclusão de Curso - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. 63 pp.
- CETICA, P.; SOLARI, A. J.; MERANI, M. S.; DE ROSAS, J. C. & BURGOS, M. H. (1998). Evolutionary sperm morphology and morphometry in armadillos. *Journal of Submicroscopical Cytology and Pathology*, 30: 309–314.
- CIANCIO, M. R. & CARLINI, A. A. (2008). Identificación de Ejemplares Tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 10 (2): 221-237.
- CIONE, A. L. & TONNI, E. P. (2005). Bioestratigrafía basada en Mamíferos del Cenozóico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. In: DE BARRIO, R. E.; ETCHEVERRY, R. O.; CABALLÉ, M. F. & LLAMBIAS, E. (eds.). *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino*. La Plata, Cap. XI: 183-200.
- DE IULIIS, G.; BARGO, M. S. & VIZCAÍNO, S. F. (2000). Variation in skull morphology and mastication in giant armadillos *Pampatherium spp.* and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheridae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (4): 743-754.
- DE JONG, W. W. (1998). Molecules remodel the mammalian tree. *Trends in Ecology and evolution*, 13: 270-275.
- DE JONG, W. W.; ZWEERS, A.; JOYSEY, K. A.; GLEAVES, J. T. & BOULTER, D. (1985) Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote phylogeny. Pp. 65–76. In: MONTGOMERY, G. G. (ed.). *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- DELSUC, F.; CATZEFLIS, F. M.; STANHOPE, M. J. & DOUZERY, E. J. P. (2001). The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status for the enigmatic fossils *Eurotamandua*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 1605-1615.

- DELSUC, F.; SCALLY, M.; MADSEN, O.; STANHOPE, M. J.; DE JONG, W. W.; CATZEFLIS, F. M.; SPRINGER, M. S. & DOUZERY, E. J. P. (2002). Molecular phylogeny of living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree Rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 19 (10): 1656–1671.
- DE VIVO, M. & CARMINGNOTTO, A. P. (2004). Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography*, 31 (6): 943-957.
- DING, S. Y. (1979). A new Edentate from the Paleocene of Guangdong. *Vertebrata Palasiatica*, 17: 62-64.
- ENGELMANN, G. F. (1978). The logic of phylogenetic analysis and the phylogeny of the Xenarthra. Ph.D. dissertation, Columbia University Press, New York. 329 pp.
- ENGELMANN, G. F. (1985). The phylogeny of the Xenarthra. Pp. 51-63. In: MONTGOMERY, G. G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, & Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- FACCIN, J. R. M.; OLIVEIRA, E. V. & PEREIRA, J. C. (2005). Osteoderms de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Xenarthra, Dasypodidae), da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior). In: Paleo 2004, São Leopoldo. *Paleontologia em Destaque*. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 49: 60.
- FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F. & STORCH, G. (2003). Xenarthra – strange joints for strange mammals. *Senckenbergiana Biologica* 83 (1): 1–2.
- FAURE, M.; GUÉRIN, C. & PARENTI, F. (1999). The Holocene megafauna from Toca do Serrote do Artur (São Raimundo Notato archaeological área, Piauí, Brazil). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Series IIA – Earth and Planetary Science*, 329 (6): 443-448.
- FERIGOLO, J. (1981a). Osteologia do sínclânio e odontologia de *Euphractus sexcinctus* Linnaeus, 1758 (Xenarthra, Mammalia). Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado. 311 pp.
- FERIGOLO, J. (1981b). The mesethmoid bone and the Edentata. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 53 (4): 817-824.
- FERIGOLO, J. (1985). Evolutionary trends of the histological pattern in the teeth of Edentata (Xenarthra). *Archives of Oral Biology*, 30 (1): 71-82.

- FERIGOLO, J. (1999). Late Pleistocene South-American land-mammal extinction: the infection hypothesis. Pp. 279-310. In: RABASSA, J. & SALEMME, M. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. A. A. Balkema, Rotterdam.
- FERNICOLA, J. C. & VIZCAÍNO, S. F. (2008). Revisión del género *Stegotherium* Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana*, 45 (2): 321-332.
- FLOWER, W.H. (1885). *An Introduction to the Osteology of the Mammalia*. Macmillan & Co. London. 344 pp.
- FLOWER, W. H. & LYDEKKER, R. (1891). *An introduction to the study of Mammals living and extinct*. A & C Black. London. 763 pp.
- GAUDIN, T. J. (1999). The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana: Geology*, 41: 1-38.
- GAUDIN, T. J. & BRANHAM, D. G. (1998). The phylogeny of the Myrmecophagidae (Mammalia, Xenarthra, Vermilingua) and the relationships of *Eurotamandua* to the Vermilingua. *Journal of Mammalian Evolution*, 5 (3): 237-265.
- GAUDIN, T. J. & WIBLE, J. R. (1999). The entotympanic of pangolins and the phylogeny of the Pholidota (Mammalia). *Journal of Mammalian Evolution* 6 (1): 39-65.
- GAUDIN, T. J. & WIBLE, J. R. (2006). The phylogeny of living armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. Pp. 153-198. In: CARRANO, M. T.; GAUDIN, T. J.; BLOB, R. W. & WIBLE, J. R. (eds.). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago.
- GLASS, B.P. (1985). History of classification and nomenclature in Xenarthra (Edentata). Pp. 1-3. In: MONTGOMERY, G .G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, & Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington.
- GOLOBOFF, P.; FARRIS, J. & NIXON, K. C. (2003). T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology, version 0.6.
- GONZÁLEZ, L. R. & SCILLATO-YANÉ, G. J. (2008). Una nueva especie de *Stegotherium* Ameghino (Xenarthra, Dasypodidae, Stegotheriini) del Mioceno de la provincia de Santa Cruz (Argentina). *Ameghiniana*, 45 (4): 641-648.
- GUERIN, C. & FAURE, M. (2006). La biodiversité mammalienne au Pléistocène supérieur–Holocène ancien dans la Région du Parc National Serra da Capivara (SE du Piauí, Brésil). In: II Simpósio Internacional O Povoamento das Américas, Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, p. 1-7.



- GUTH, C. (1961). *La region temporale des Édentés*. Imprimerie Jeanne D'arc Lê Puy. Haute-Loire. 207 pg.
- HILLENIOUS, W. J. (1994). Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origin of mammalian endothermy. *Evolution*, 48: 207-229.
- HILLENIOUS, W. J. & RUBEN, J. A. (2004). The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? *Physiological and Biochemical Zoology*, 77 (6): 1019-1042.
- HOFFSTETTER, R. (1952). Les Mammifères pléistocènes de la Republique de l'Equateur. *Memoires de la Société Géologique de France, Nouvelle serie*, 31 (1-4): 1-391.
- HOFFSTETTER, R. (1958). Xenarthra. *Traité de Paléontologie*, 6 (2): 535-636.
- ICVGAN - International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature 2005. *Nomina Anatomica Veterinaria*. 5<sup>a</sup> ed. Published by the Editorial Committee, Hanover, Germany, Columbia, New York, Gent, Belgium, and Sapporo, Japan. 166 pp.
- JI, Q.; LUO, Z.; YUAN, C.; WIBLE, J. R.; ZHANG, J. & GEORGI, J. A. (2002). The earliest known eutherian mammal. *Nature*, 416: 816-822.
- KAY, R. F.; MADDEN, R. H.; VUCETICH, M. G.; CARLINI, A. A.; MAZZONI, M. M.; RE, G. H.; HEIZLER, M. & SANDEMAN, H. (1999). Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96: 13235-13240.
- KRÖNE, R. (1950). As grutas calcárias do Vale do rio Ribeira de Iguape. *O Instituto Geográfico e Geológico*, 8 (3): 248-297.
- LINO, C. F.; DIAS-NETO, C. M.; TRAJANO, E.; GUSO G. L. N.; KARMANN, I. & RODRIGUES, R. (1979). Paleontologia do Vale do Ribeira – exploração I- Abismo do Fóssil (SP-145), Iporanga. *Anais do 2º Simpósio Regional de Geologia*, 1: 257-268. Rio Claro-SP.
- LIPARINI, A. (2008). Estudo da biomecânica craniana de um Rauissuquídeo a partir de tomografias computadorizadas e técnicas de imagens digitais em 3 dimensões. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado. 122 pp.
- LUND, P. W. (1840). Blik paa Brasiliens Dyreverden fur Sidste Jordomvaeltning. Treide Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskbas Naturvidenskabelige of Mathematisk Afhandlinger*, 8: 217-272.

- LUND, P. W. (1842). Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Forstsaettelse af Pattedyrene. *Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 9: 137-209.
- LYONS, S. K.; SMITH, F. A. & BROWN, J. H. (2004). Of mice, mastodons and men: human-mediated extinctions on four continents. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 339–358.
- MADSEN, O.; SCALLY, M.; DOUADY, C. J.; KAO, D. J.; DEBRY, R. W.; ADKINS, R.; AMRINE, H. M.; STANHOPE, M. J.; DE JONG, W. W. & SPRINGER, M. S. (2001). Parallel adaptive radiations in two major clades of placental. *Nature*, 409: 610-614.
- MARSHALL, L. G.; WEBB, S. D.; SEPKOSKI, J. J. & RAUP, D. M. (1982). Mammalian Evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215 (4538): 1351-1357.
- MARSHALL, L. G.; BERTA, A.; HOFSTETTER, R.; PASCUAL, R.; REIG, O. A.; BOMBIN, M. & MONES, A. (1984). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata - Mémoire Extraordinaire*: 1-76.
- MARTIN, B. E. (1916). Tooth development in *Dasypus novemcinctus*. *Journal of Morphology*, 27: 647-691.
- MCDONALD, H. G. (2003). Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). In: FARIÑA, R. A.; VIZCAÍNO, S. F. & STORCH, G. (eds.). Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia). *Senckenbergiana biologica*, 83 (1): 1-101.
- MCKENNA, M. C. & BELL, S. K. (1997). *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press. New York. 640 pp.
- MILLER, M. E.; CHRISTENSEN, G. C. & EVANS, H. E. (1964). *Anatomy of the dog*. Saunders Co. Philadelphia. 941 pp.
- MURPHY, W. J.; EIZIRIK, E.; O'BRIEN, S. J.; MADSEN, O.; SCALLY, M.; DOUADY, C. J.; TEELING, E.; RYDER, O. A.; STANHOPE, M. J.; DE JONG, W. W. & SPRINGER, M. S. (2001). Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, 294: 2348–2351.
- NOVACEK, M. J. (1977). Aspects of the problem of variation, origin, and evolution of the eutherian auditory bulla. *Mammal Review*, 7: 131-149.
- NOVACEK, M. J. (1992). Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature* 356: 121-125.

- OLIVEIRA, E. V (1992). Mamíferos Fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado. 113 pp.
- OLIVEIRA, E. V. & PEREIRA, J. C. (2009). Xenartros no sul do Brasil: tatus, gliptodontóides e preguiças terrestres. Pp: 339-365. In: DA-ROSA, Á. A. S. (ed.). *Vertebrados fósseis de Santa Maria e Região*. Pallotti, Santa Maria.
- OLIVEIRA, E. V., RIBEIRO, A. M. & BERGQVIST (1997). A new Oligocene Cingulate (Mammalia: Xenarthra) from the Taubaté Basin, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 69 (4): 461-470.
- PAULA-COUTO, C. (1954). Megatérios intertropicais do Pleistoceno. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 26 (314) sep.
- PAULA-COUTO, C. (1973). Edentados fósseis de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 45 (2): 261-275.
- PAULA-COUTO, C. (1979). *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências. 590 pp.
- PAULA-COUTO, C. (1980). *Propraopus punctatus* (Lund, 1840) no Pleistoceno de Cerca Grande, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 52 (2): 323-325.
- PAULA-COUTO, C. (1982). Pleistocene armadillo from Cantagalo, State of Rio de Janeiro. *Iheringia*, série Geologia, Porto Alegre, 7: 65-68.
- PAULA-COUTO, C. (1983). Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, VI – Edentata Cingulata. *Iheringia*, série Geologia, Porto Alegre, 8: 33-49.
- PATTERSON, B. & PASCUAL, R. (1968). Evolution of mammals on southern continents. *Quarterly Review of Biology*, 43: 409-451
- PATTERSON, B. & PASCUAL, R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. Pp. 247–309. In: KEAST, A.; ERK, F. & GLASS, B. (eds.). *Evolution, mammals, and southern continents*. State University of New York Press, Albany.
- PATTERSON, B.; SEGALL, W. & TURNBULL, W. D (1989). The ear region in Xenarthrans (= Edentata: Mammalia). Part I, Cingulates. *Fieldiana (Geology)*, 18: 1-46.
- PATTERSON, B.; SEGALL, W.; TURNBULL, W. D. & GAUDIN, T. J. (1992). The ear region in Xenarthra (= Edentata: Mammalia). Part. II. Pilosa (sloths, anteaters), palaeonodons, and a miscellany. *Fieldiana (Geology)*, 1438: 1-79.
- PESSÔA, J. B.; LIMA, D. T.; ABRANTES, É. A. L; PORPINO, K. O. & AVILLA, L. S. (2008). Systematic revision of long-nosed armadillos (Mammalia, Cingulata, Dasypodidae).

- Boletim de Resumos do VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. *Paleontologia em Destaque*, Edição Especial: 161-162.
- PIHLSTRÖM, H.; FORTELIUS, M.; HEMILÄ, S.; FORSMAN, R. & REUTER, T. (2005). Scaling of mammalian ethmoid bones can predict olfactory organ size and performance. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 957-962.
- PITANA, V. G. & RIBEIRO, A. M. (2007). Novos materiais de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, 3 (2):60-67.
- PORPINO, K. O. (1999). Estudo dos Cingulata (Xenarthra, Mammalia) Fósseis Depositados no Museu Câmara Cascudo, Natal – RN. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*, 22: 109-110
- PUJOS, F.; DE IULIIS, G.; ARGOT, C. & WERDELIN, L. (2007). A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 179-235.
- REYES, A.; GISSI, C.; CATZEFLIS, F.; NEVO, E.; PESOLE, G.; SACCONI, C. (2004). Congruent mammalian trees from mitochondrial and nuclear genes using Bayesian methods. *Molecular Biology and Evolution*, 21: 397-403.
- RIBEIRO, A. M.; SCILLATO-YANÉ, G. J.; CARLINI, A. A.; SCHERER, C. S. & LOPES, R. P. (2008). Sobre a provável presença de Glyptatelinae (Cingulata, Xenarthra) para o Pleistoceno da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Livro de Resumos do III Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados*, 1: 213. Neuquén, Patagônia, Argentina.
- RICH, T. H.; VICKERS-RICH, P.; CONSTANTINE, A.; FLANNERY, T. F.; KOOL, L. & VAN KLAVEREN, N. (1997). A tribosfenic mammal from the Mesozoic of Australia. *Science*, 278: 1310-1314.
- RINCÓN, A.; PARRA, G.; PREVOSTI, F.; STEADMAN, D. & ALBERDI, M. (2007). A new Pleistocene vertebrate assemblage in a tar pit from El Breal de Orocuál, northeastern Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (Supplement to 3): 134-135.
- RODRIGUES, P. G. (2005). Endotermia em cinodontes não-mamalianos: a busca por evidências osteológicas. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado. 133 pp.
- ROSE, K. D. & EMRY, R. J. (1993). Relationships of Xenarthra, Pholidota, and Fossil "Edentates": the morphological evidence. Pp. 81–102. In: SAZLAY, F. S.; NOVACEK,

- M. J. & MCKENNA, M. C. (eds.). *Mammal phylogeny (placentals)*. Springer-Verlag, New York.
- ROVERETO, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25: 1-247.
- SALLES, L. O.; CARVALHO, G. S.; WEKSLER, M.; SICURO, F. L.; ABREU, F.; CAMARDELLA, A. R.; GUEDES, P. G.; ÁVILLA, L. S.; ABRANTES, É. A. P.; SAHATE, V., & COSTA, I. S. A. (1999). Fauna de mamíferos do Quaternário de Serra da Mesa (Goiás, Brasil). *Publicações Avulsas do Museu Nacional*, 78: 1-15.
- SARICH, V.M. (1985). Xenarthran systematics: albumin immunological evidence. Pp. 77-81. In: MONTGOMERY, G. G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, & Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington.
- SCHIMITZ, P. I. (1990). O povoamento pleistocênico do Brasil. *Revista de Arqueologia Americana*, 1: 9-32.
- SCILLATO-YANÉ, G. J. (1980). Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 3: 7-36.
- SCILLATO-YANÉ, G. J. (1982). Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tese de Doutorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 159 pp.
- SCILLATO-YANÉ, G. J.; CARLINI, A. A.; VIZCAÍNO, S. F. & ORTÍZ JAUREGUIZAR, E. (1995). Los xenartros. Pp. 183-209. In: ALBERDI, M. T.; LEONE, G. & TONNI, E. P. (eds.). *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías del CSIC 12, Madrid, España.
- SCOTT, W. B. (1903-04). Mammalia of the Santa Cruz Beds. Part 1: Edentata. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia*, 5: 1-364.
- SHAW, C. A. & McDONALD, H. G. (1987). First record of giant anteater (Xenarthra, Myrmecophagidae) in North America. *Science*, 236: 186-188
- SHOSHANI, J. & MCKENNA, M. C. (1998). Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 572- 584.
- SIMPSON, G. G. (1948). The beginning of the age of mammals in South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91: 1-350.

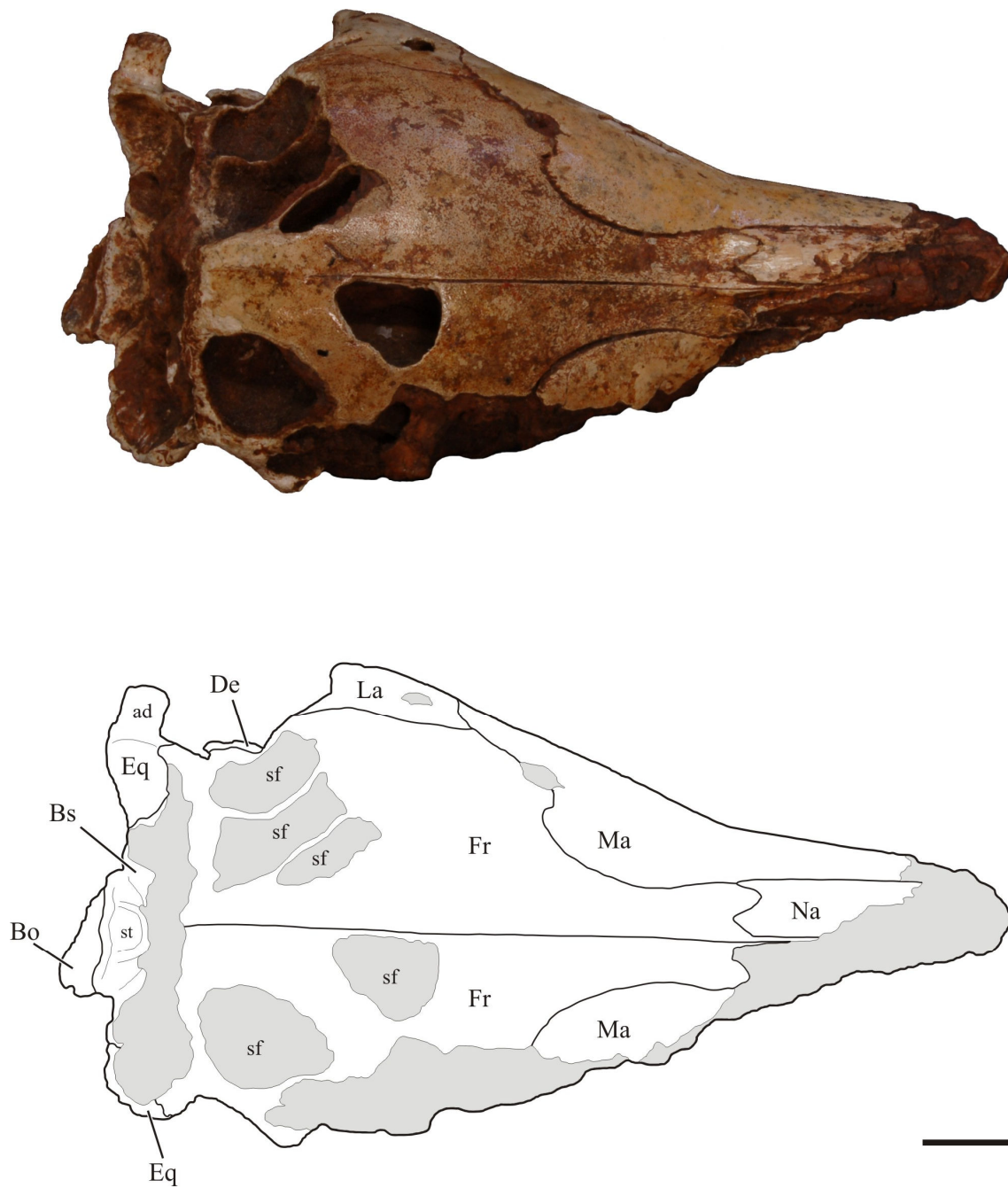
- SOUZA-CUNHA, F. L. (1959). Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, I—Ungulados. *Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral – DNPM*, 202: 1-47.
- SPALTEHOLZ, W. (1965). *Atlas de Anatomia Humana*. 2ª edición, tomos II e III. Labor. Barcelona. 1562 pp.
- SPRINGER, M. S.; CLEVEN, G. C.; MADSEN, O.; DE JONG, W. W.; WADDELL, V. G.; AMRINE, H. M. & STANHOPE, M. J. (1997). Endemic African Mammals shake the phylogenetic tree. *Nature*, 388: 61-64.
- STOCK, C. (1942). A ground sloth in Alaska. *Science*, 95: 552–553.
- STORCH, G. (1981). *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozan der "Grubbe Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Lethaea*, 61: 247-289.
- TESTUT, L. & LатарJET, A. (1954). *Tratado de Anatomia Humana*. Sarat. Barcelona. 1228 pp.
- TYKOSKI, R. S.; ROWE, T. B.; KETCHAM, R. A. & COLBERT M. W. (2002). *Calsoyasuchus valliceps*, a new crocodyliform from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (3): 593-611.
- UBILLA, M & PEREA, D. (1999). Quaternary Vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. Pp: 75-90. In: RABASSA, J. & SALEMME, M. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. A. A. Balkema, Rotterdam.
- VAN DIJK, M. A. M.; PARADIS, E.; CATZEFLIS, F. & DE JONG, W. W. (1999). The virtues of gaps: xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in alpha A-Crystallin. *Systematic Biology*, 48: 94-106.
- VIZCAÍNO, S. F. (1994). Sistemática y anatomía de los Astegotheriini Ameghino, 1906 (Nuevo rango) (Xenarthra, Dasypodidae, Dasypodinae). *Ameghiniana*, 31 (1): 3-13.
- VIZCAÍNO, S. F. & DE IULIIS, G. (2003). Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Paleobiology*, 29 (1): 123-138.
- VIZCAÍNO, S. F. & SCILLATO-YANÉ, G. J (1995). An Eocene Tardigrade (Mammalia, Xenarthra) from Seymour Island, West Antarctica. *Antarctic Science*, 7: 407-408.
- WETZEL, R. M. (1985). Taxonomy and distribution of armadillos. Pp. 23-46. In: MONTGOMERY, G. G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, & Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington.

## V. Referências Bibliográficas

---

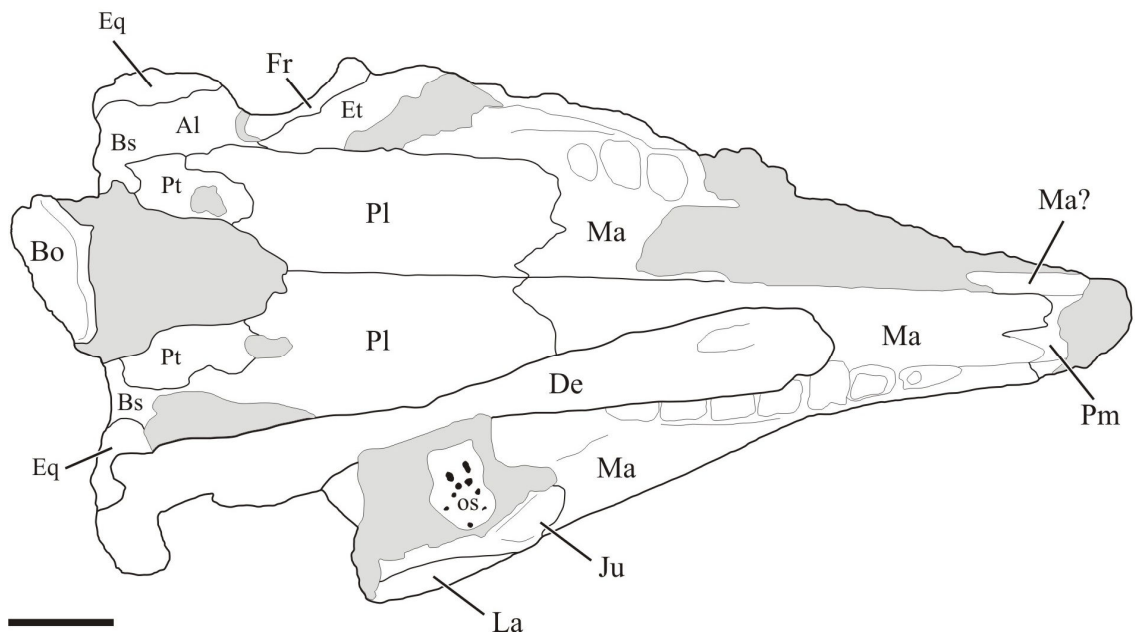
- WIBLE, J. R. & GAUDIN, T. J. (2004). On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia). *Annals of Carnegie Museum*, 73 (3): 117-196.
- WILSON, D. E. & REEDER, D. M. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (3<sup>rd</sup> ed). Johns Hopkins University Press. 2122 pp.
- WINGE, H. (1915). Jordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E. Museo Lundii*, 3 (2): 1-321.

VI. Figuras

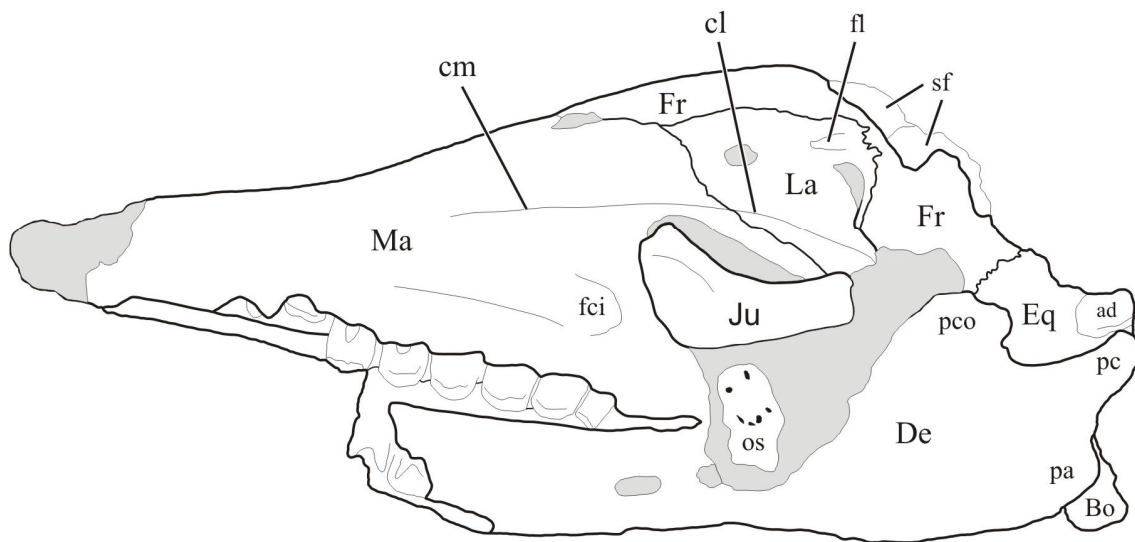


**Figura 1.** Crânio e dentário de MNRJ 552-V em vista dorsal. ad: articulação para o dentário; Bo: basioccipital; Bs: basisfenóide; De: dentário; Eq: esquamosal; Fr: frontal; La: lacrimal; Ma: maxilar; Na: nasal; sf: seio frontal; st: *sella turcica*. Escala = 10 mm.

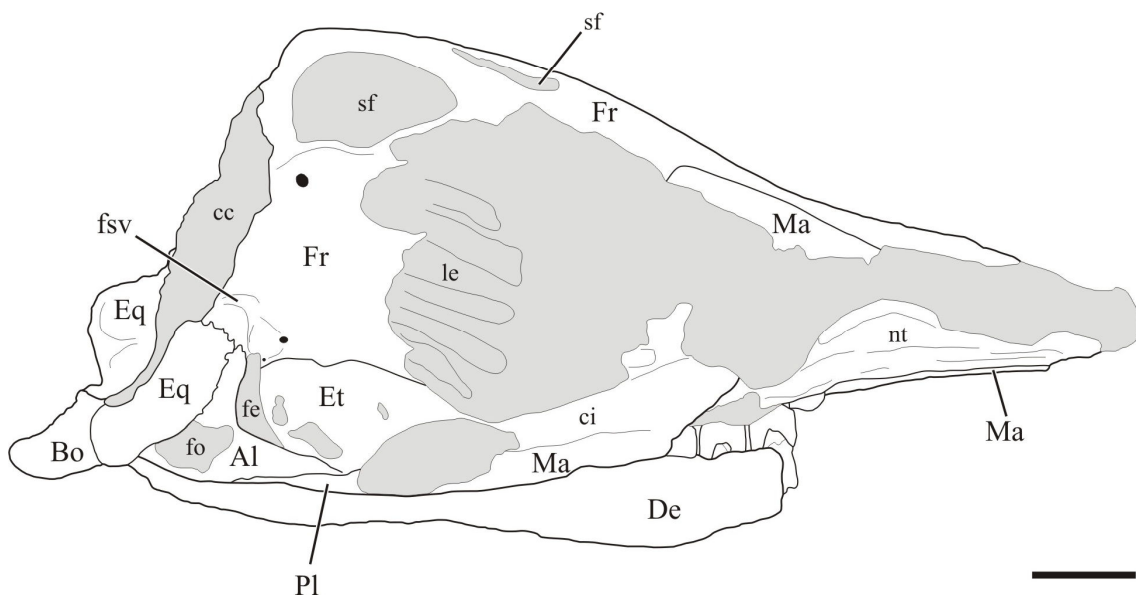




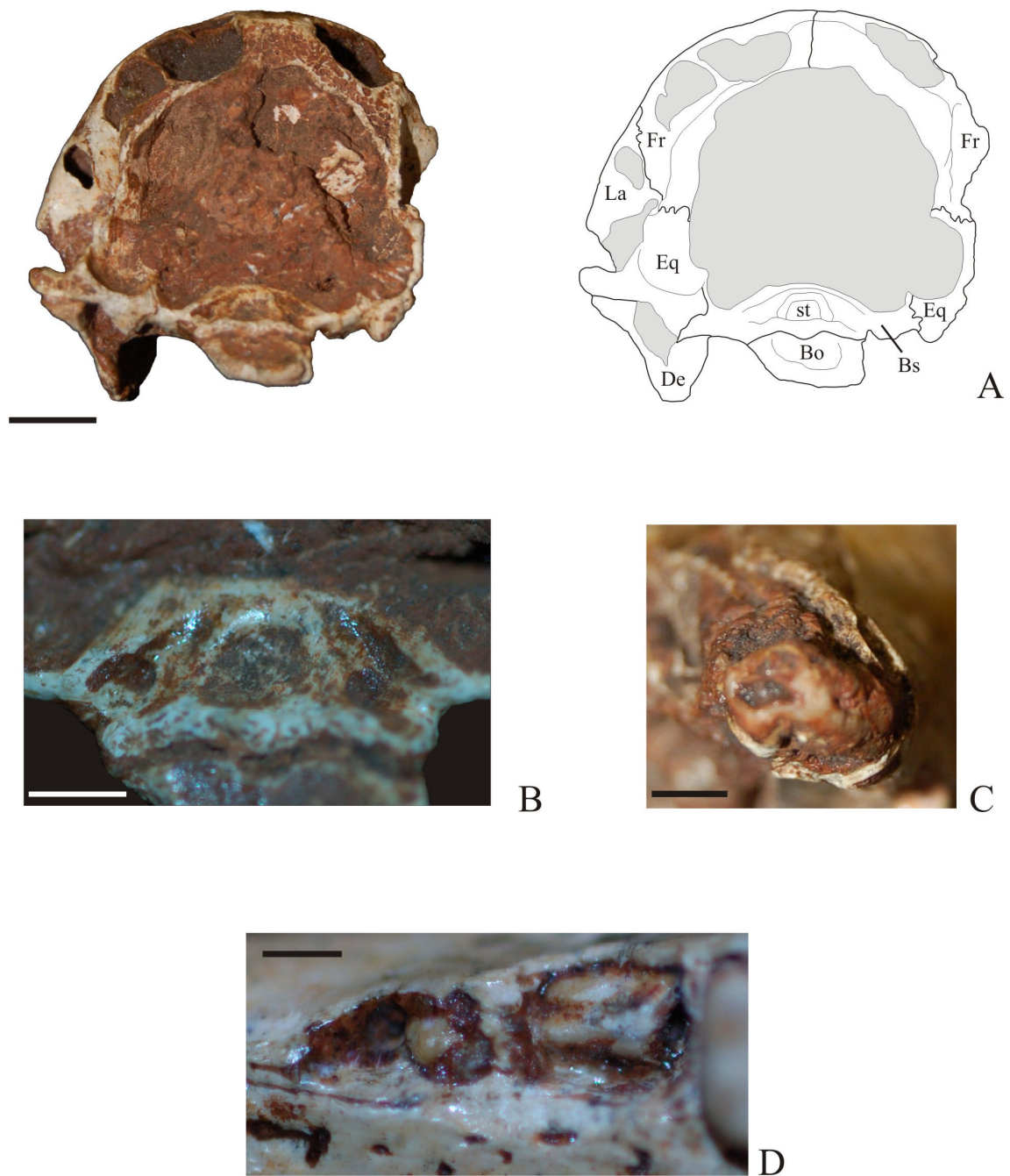
**Figura 2.** Crânio, dentário e dentes de MNRJ 552-V em vista ventral. Al: alisfenóide; Bo: basioccipital; Bs: basisfenóide; De: dentário; Eq: esquamosal; Et: etmóide; Fr: frontal; Ju: jugal; La: lacrimal; Ma: maxilar; os: osteodermo; Pl: palatino; Pm: pré-maxilar; Pt: pterigóide. Escala = 10 mm.



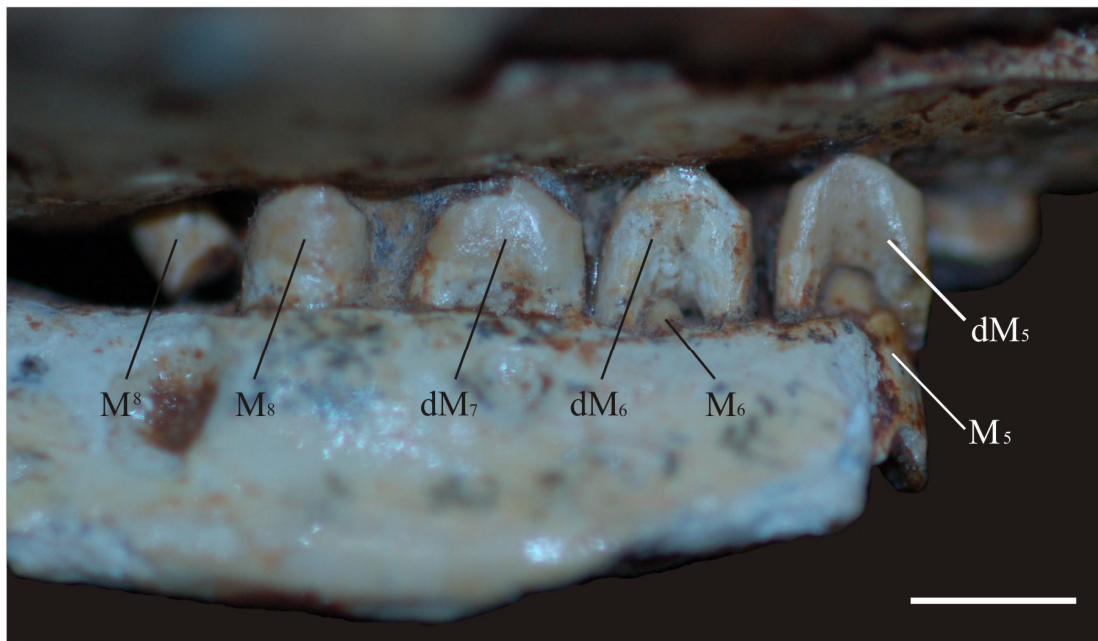
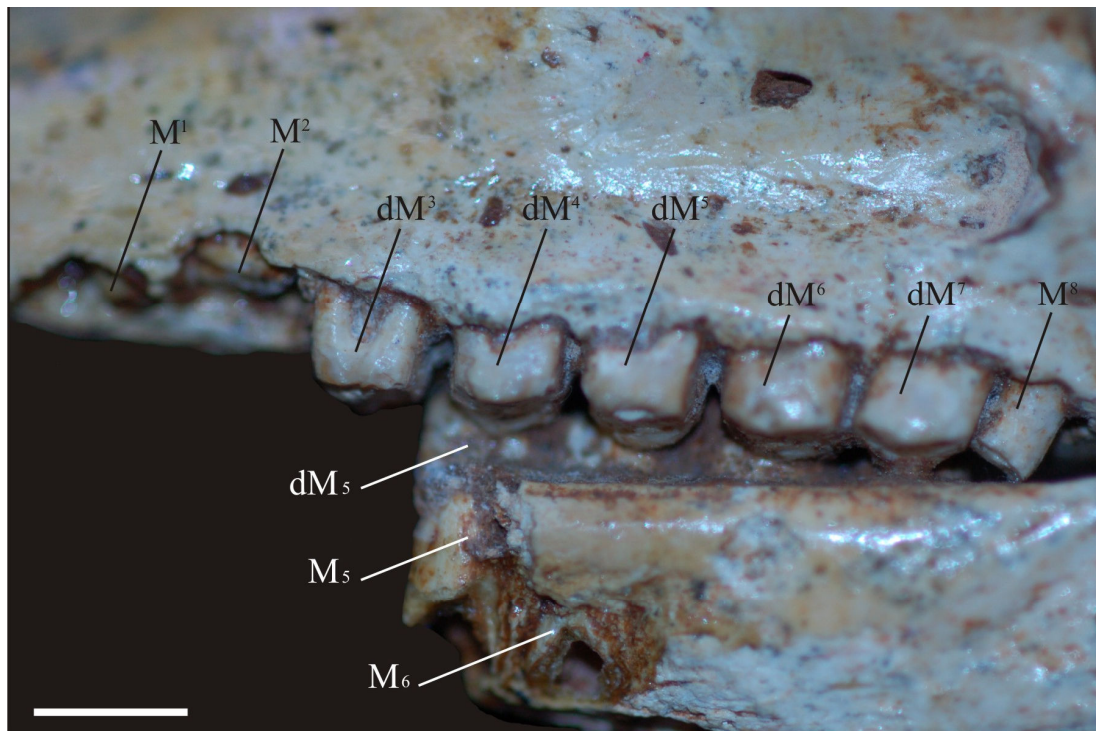
**Figura 3.** Crânio, dentário e dentes de MNRJ 552-V em vista lateral esquerda. ad: articulação para o dentário; Bo: basioccipital; cl: crista lacrimal; cm: crista maxilar; De: dentário; Eeq: esquamosal; fci: forame anterior do canal infraorbitário; fl: forame lacrimal; Fr: frontal; Ju: jugal; La: lacrimal; Ma: maxilar; os: osteodermo; pa: processo angular; pc: processo condilar; pco: processo coronóide; sf: seio frontal. Escala = 10 mm.



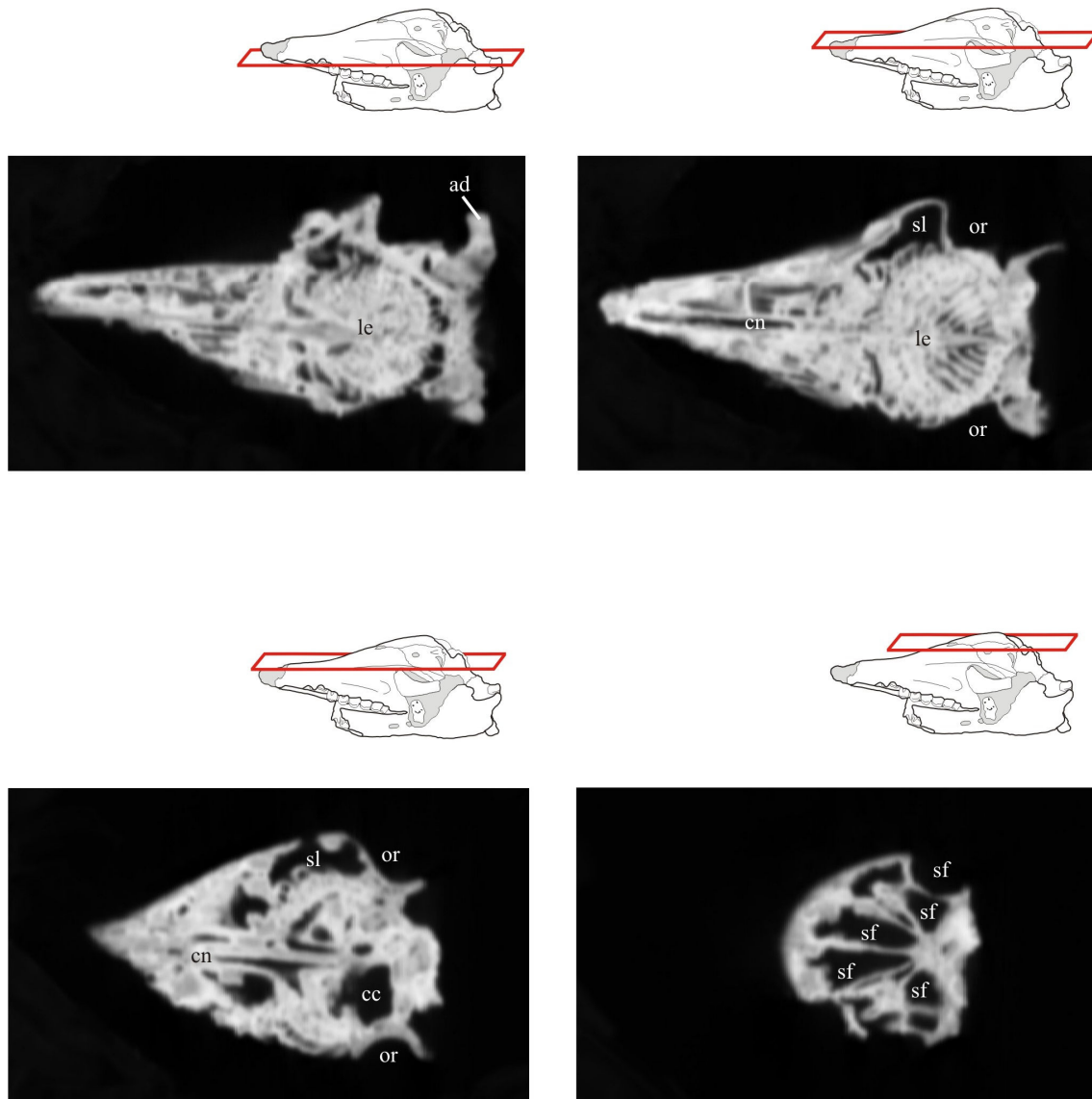
**Figura 4.** Crânio, dentário e dentes de MNRJ 552-V em vista lateral direita. Al: alisfenóide; Bo: basioccipital; De: dentário; Eq: esquamosal; Et: etmóide; cc: cavidade craniana; ci: canal infraorbitário; fe: fenda esfenorbital; fo: forame oval; Fr: frontal; fsv: forame externo do sulco vascular intra-crânico; le: labirinto etmoidal; Ma: maxilar; nt: nasoturbinais; Pl: palatino; sf: seio frontal. Escala = 10 mm.



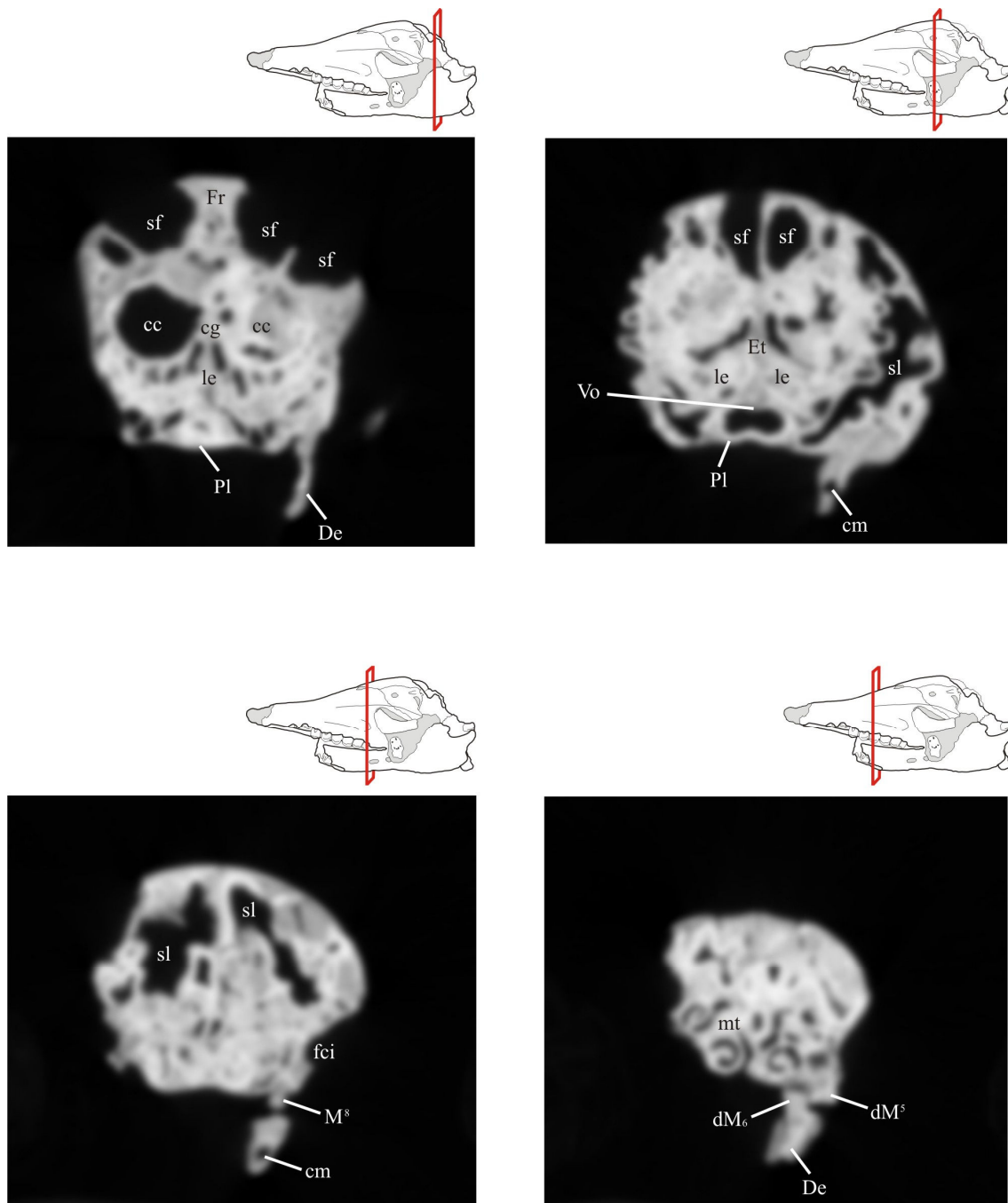
**Figura 5.** Crânio de MNRJ 552-V em vista posterior (A), detalhe da *sella turcica* (B), do molde anterior do rostro (C) e da emergência dos molariformes definitivos (D). Bo: basioccipital; Bs: basisfenóide; De: dentário; Eq: esquamosal; Fr: frontal; La: lacrimal; st: *sella turcica*. Escalas = 10 mm (A); 4 mm (B, C); 2 mm (D).



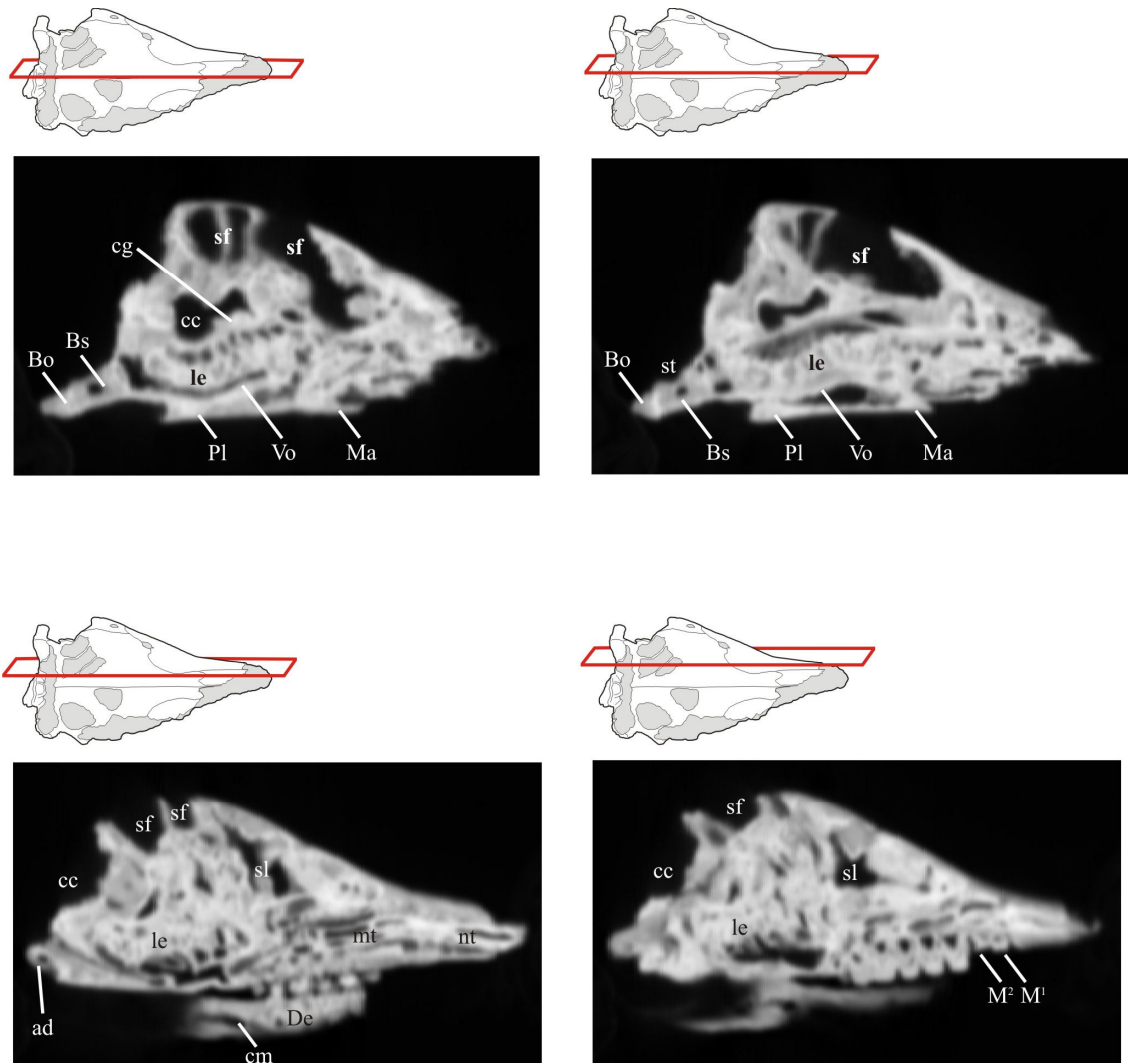
**Figura 6.** Detalhe da dentição de MNRJ 552-V em vista lateral esquerda (A) e em vista interna (B). dM<sup>x</sup>: molariforme decíduo superior; dM<sub>x</sub>: molariforme decíduo inferior; M<sup>x</sup>: molariforme definitivo superior; M<sub>x</sub>: molariforme definitivo inferior; x: posição relativa do dente. Escala = 10 mm (A); 5 mm (B).



**Figura 7.** Tomografia do crânio, dentário e dentes de MNRJ 552-V em plano horizontal. ad: articulação para o dentário; cc: cavidade craniana; cn: cavidade nasal; le: labirinto etmoidal; or: órbita; sl: seio lacrimomaxilar; sf: seio frontal.

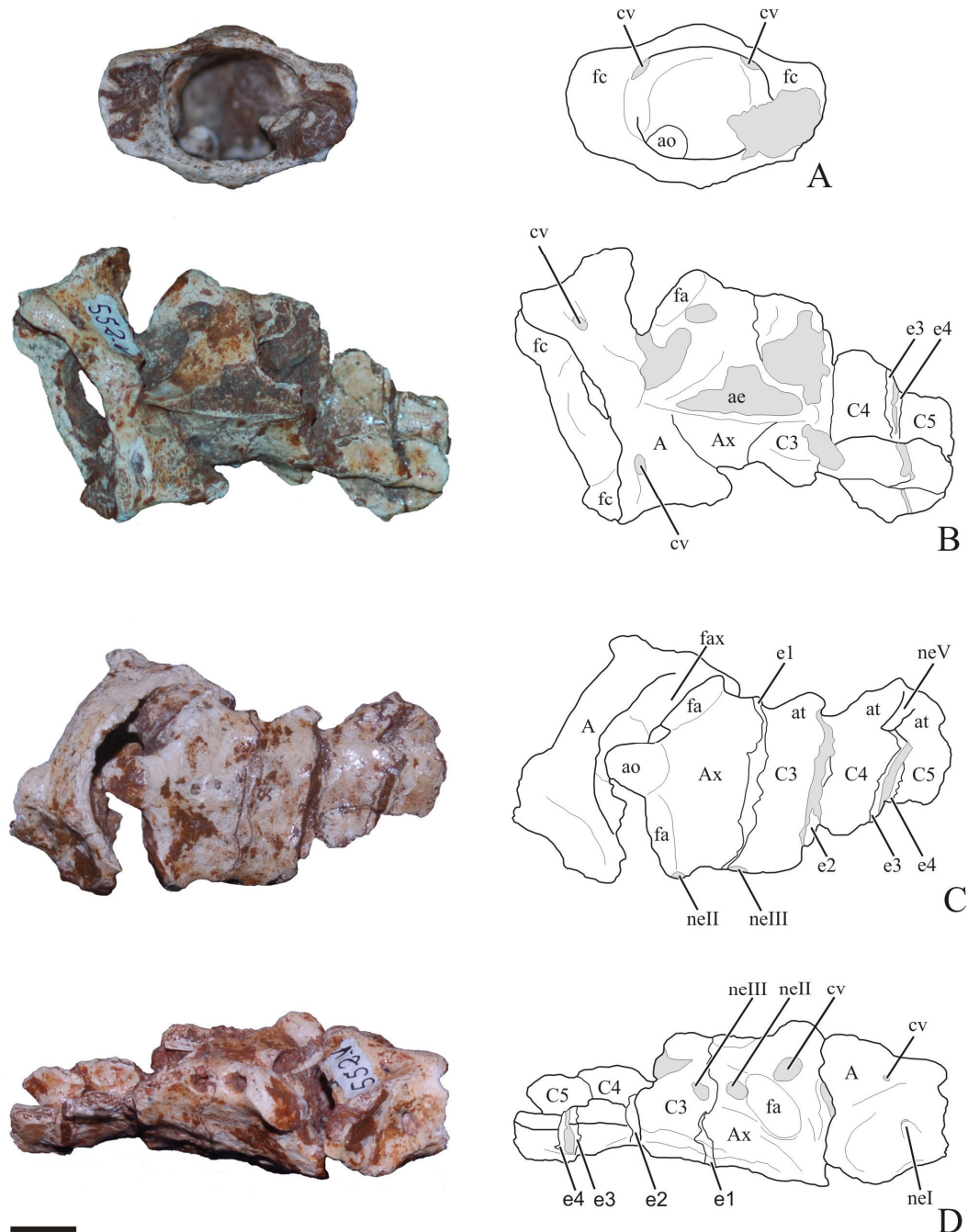


**Figura 8.** Tomografia do crânio, dentário e dentes de MNRJ 552-V em plano coronal. cc: cavidade craniana; cg: apófise *crista galli*; cm: canal mandibular; De: dentário; dM: molariforme decíduo; Et: etmóide; fci: forame anterior do canal infraorbitário; Fr: frontal; le: labirinto etmoidal; M: molariforme definitivo; mt: maxiloturbinas; Pl: palatino; sl: seio lacrimomaxilar; sf: seio frontal; Vo: vômer.

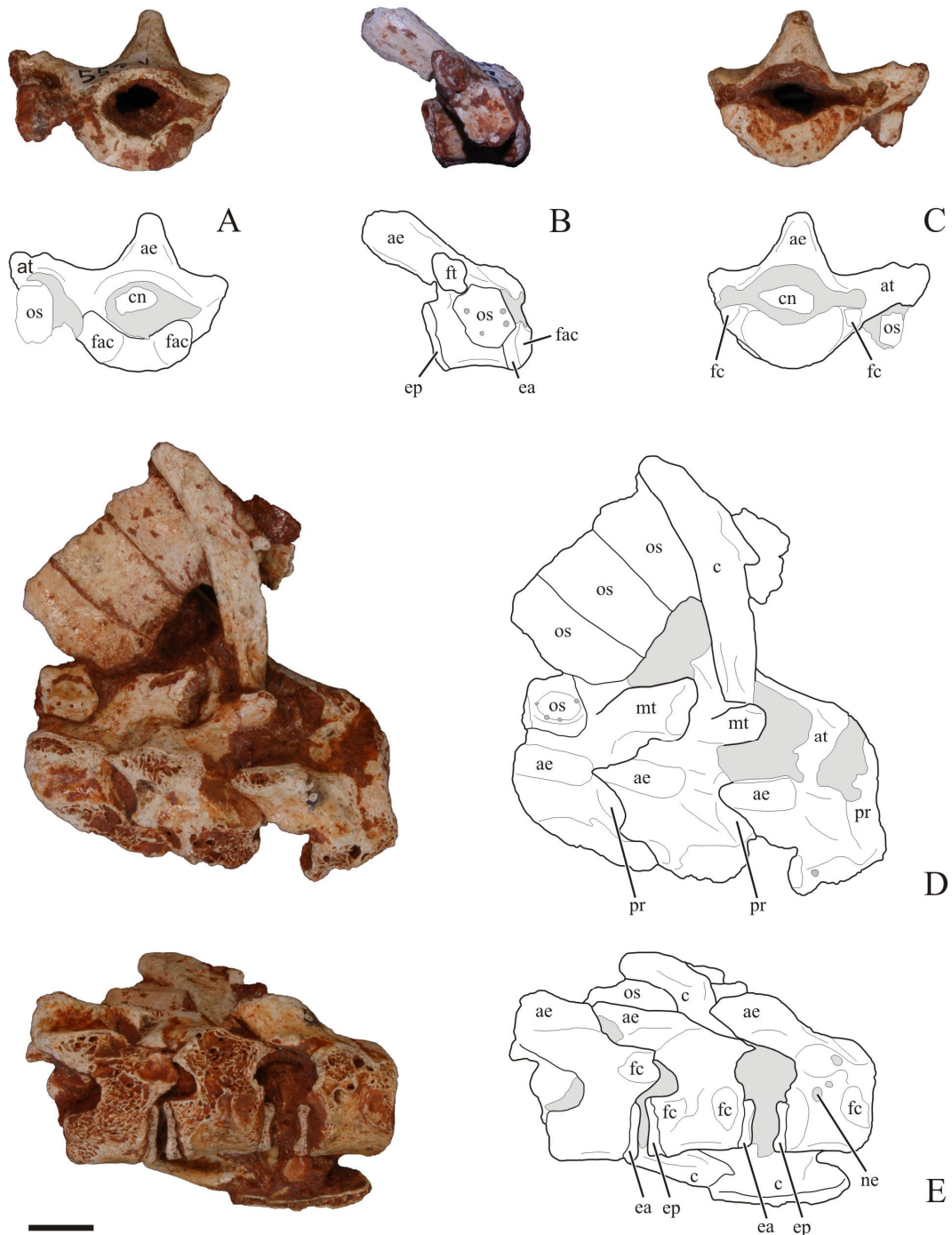


**Figura 9.** Tomografia do crânio, dentário e dentes de MNRJ 552-V em plano sagital. ad: articulação para o dentário; Bo: basioccipital; Bs: basisfenóide; cc: cavidade craniana; cg: apófise *crista galli*; cm: canal mandibular; De: dentário; le: labirinto etmoidal; M: molariforme definitivo; Ma: maxilar; mt: maxiloturbinais; nt: nasoturbinais; Pl: palatino; sl: seio lacrimo-maxilar; sf: seio frontal; st: *sella turcica*; Vo: vômer.

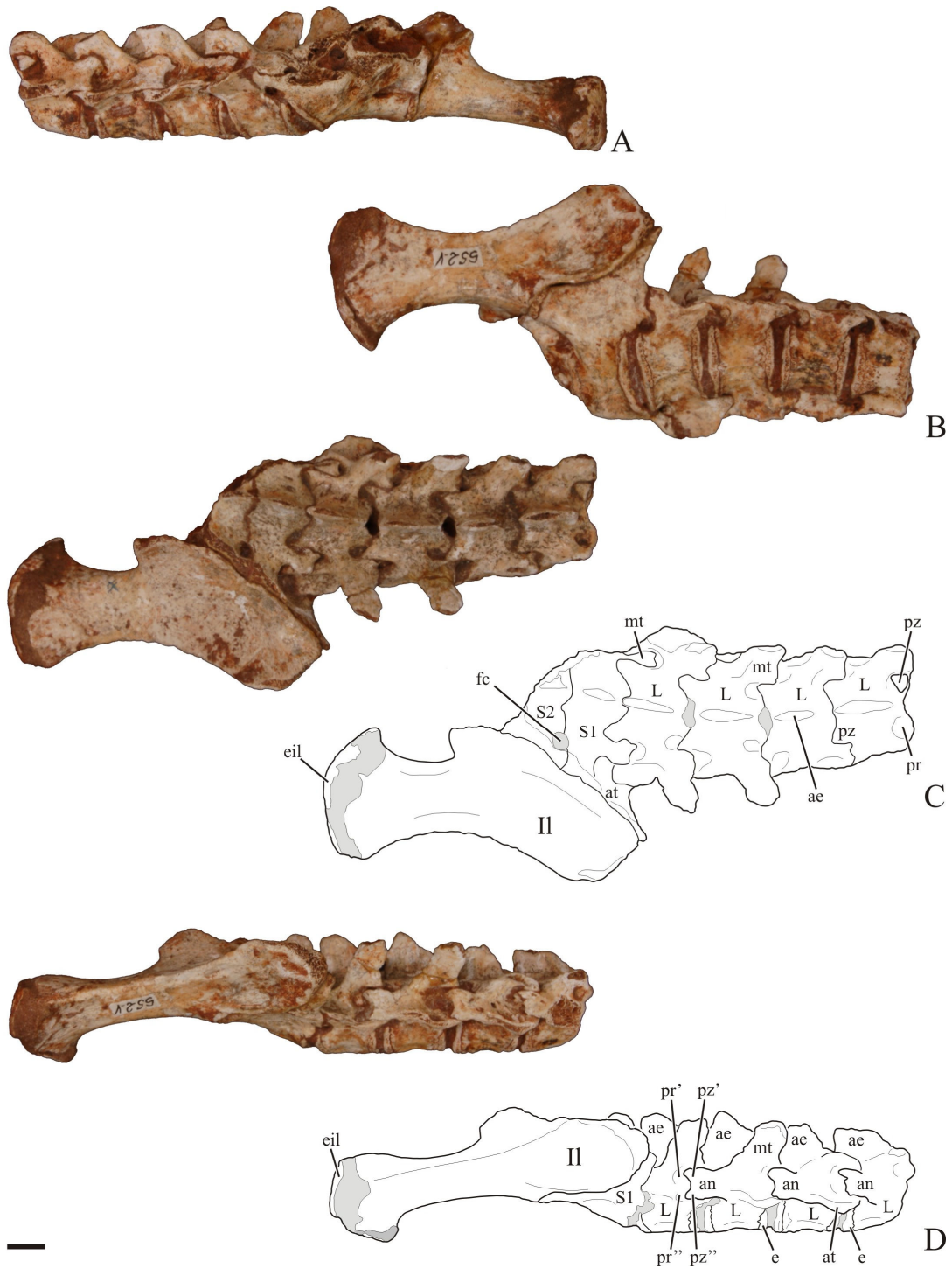




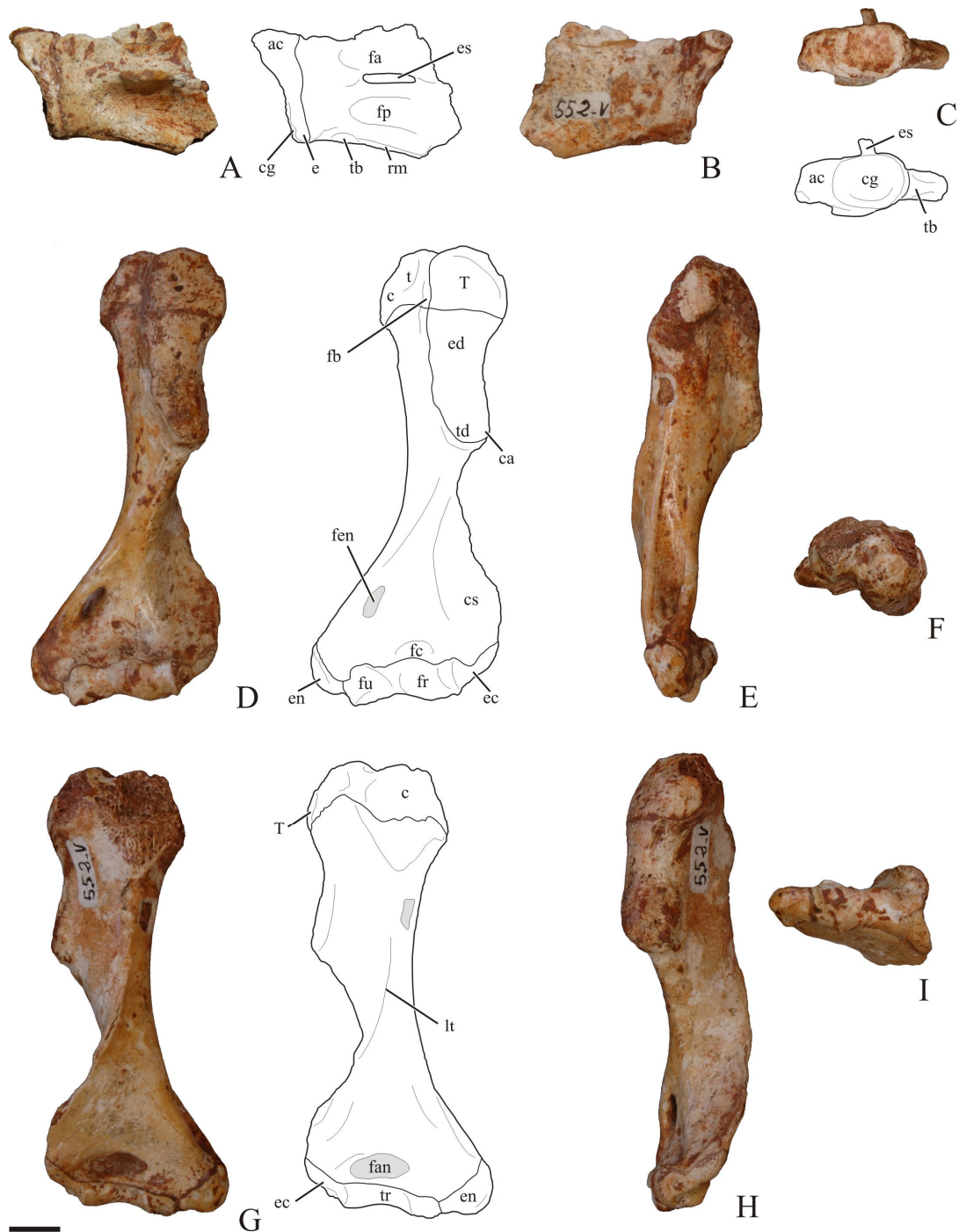
**Figura 10.** Vértebras cervicais de MNRJ 552-V em vista anterior do atlas (A), vista dorsal (B), vista ventral (C) e vista lateral direita (D). A: atlas; ae: apófise espinhosa; ao: apófise odontóide; at: apófise transversa; Ax: eixo; C3, C4 e C5: terceira, quarta e quinta vértebras cervicais, respectivamente; cv: canal vertebral; e1: epífises fusionadas de C2 e C3; e2: epífises fusionadas de C3 e C4; e3: epífise posterior de C4; e4: epífise anterior de C5; fa: faceta articular para o atlas; fax: faceta articular para o eixo; fc: faceta para os cõndilos occipitais do crânio; neII, neIII e neV: forames para o segundo, terceiro e quinto nervos espinhais, respectivamente. Escala = 10 mm.



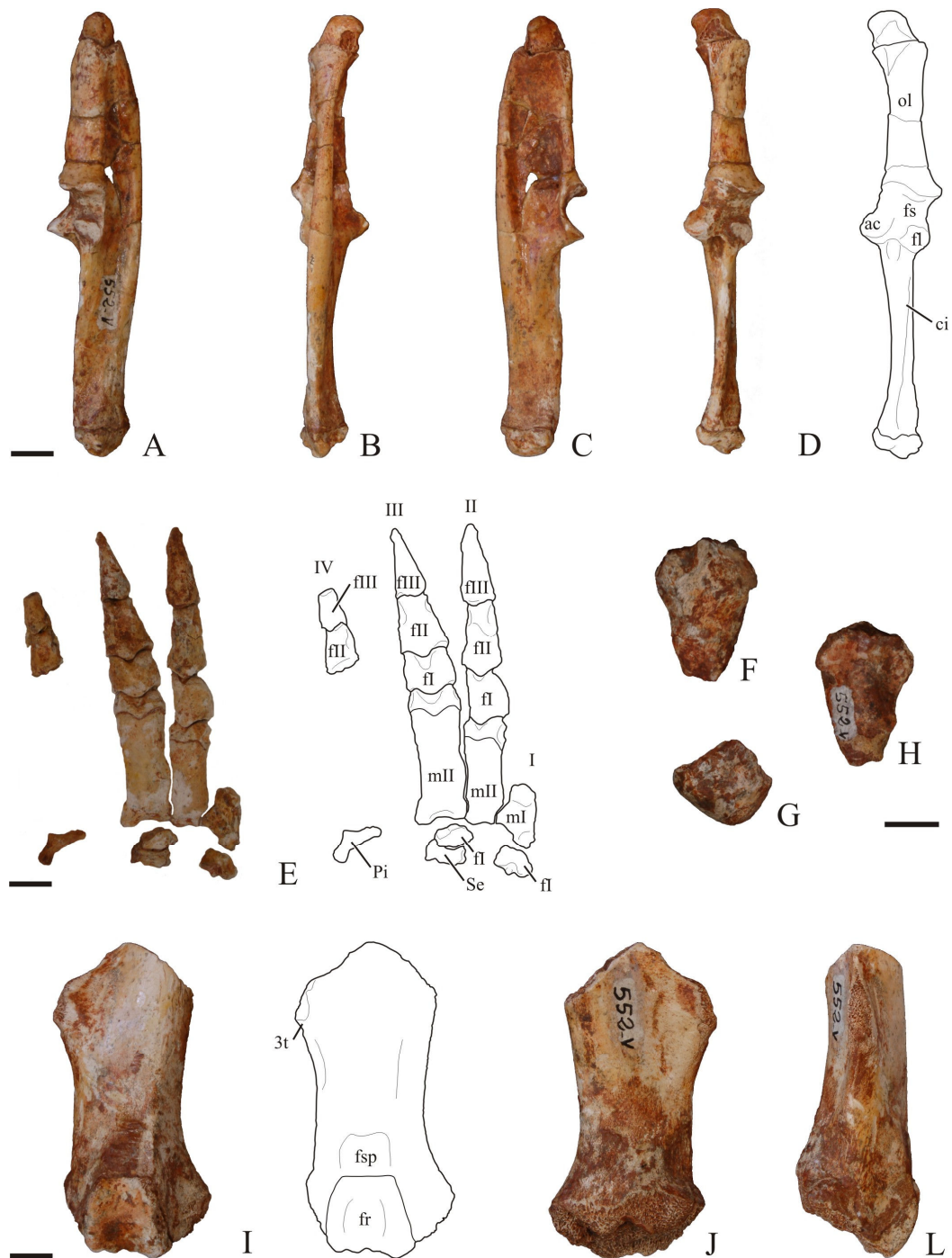
**Figura 11.** Vértex torácicas de MNRJ 552-V, em vista anterior (A), lateral direita (B) e posterior (C) da vértebra isolada, e em vista dorsal (D) e lateral direita (E) do bloco de vértebras. ae: apófise espinhosa; at: apófise transversa; c: costela; cn: canal neural; ea: epífise anterior; ep: epífise posterior; fac: faceta articular para vértebra anterior; fc: faceta articular para o capítulo da costela; ft: faceta articular para o tubérculo da costela; mt: metapófise; ne: forame para nervo espinhal; os: osteodermo; pr: pré-zigapófise. Escala = 10 mm.



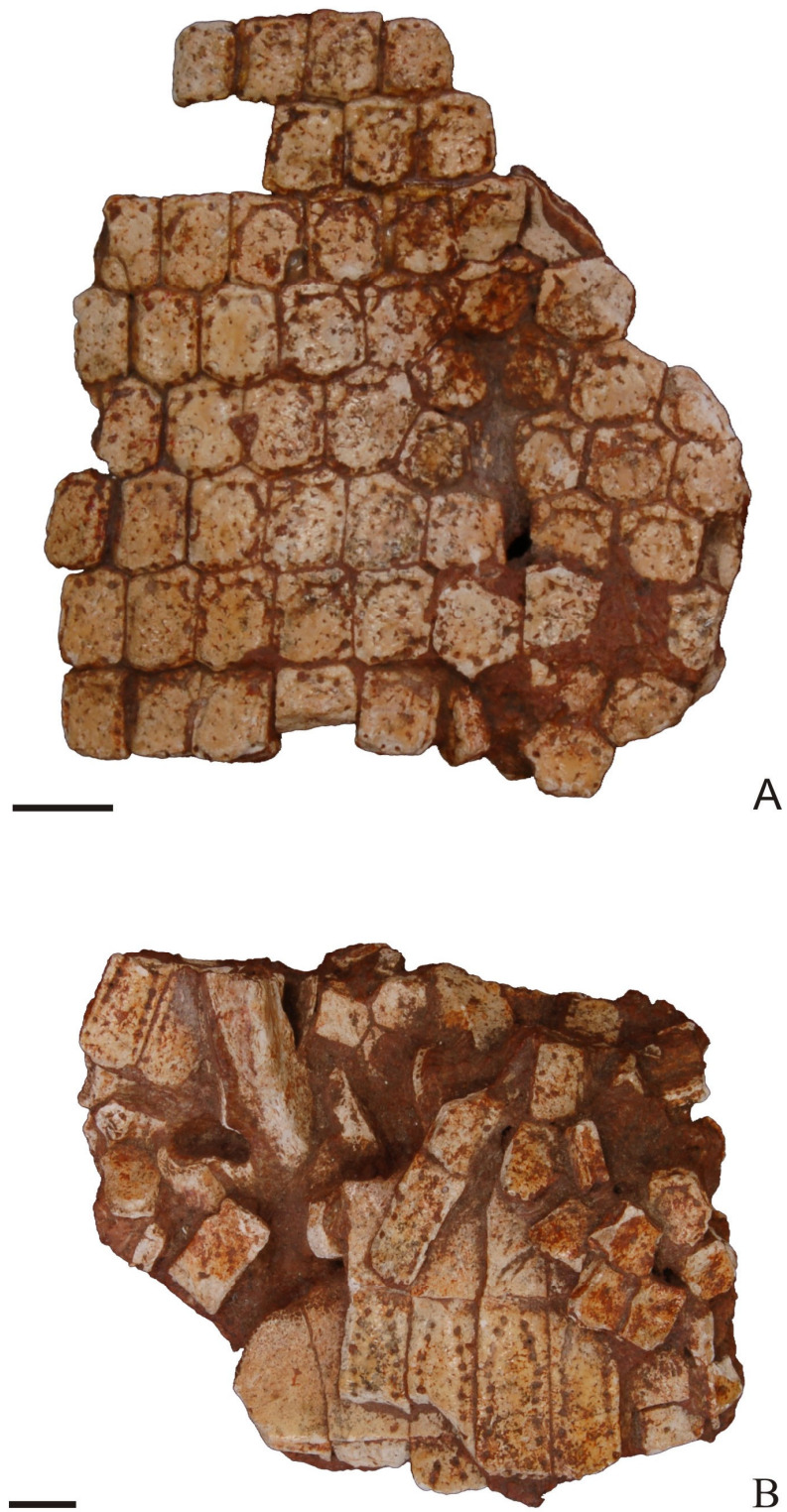
**Figura 12.** Vértebras lombares, sacrais e ílio direito de MNRJ 552-V em vista lateral esquerda (A), ventral (B), dorsal (C) e lateral direita (D). ae: apófise espinhosa; an: anapófise; at: apófise transversa; e: epífise vertebral; eil: epífise do ílio; fc: forame de conjugação; Il: ílio; L: vértebra lombar; mt: metapófise; pr: pré-zigapófise; pr': pré-zigapófise acessória dorsal; pr'': pré-zigapófise acessória ventral; pz: pós-zigapófise; pz': pós-zigapófise acessória dorsal; pz'': pós-zigapófise acessória ventral; S1: primeira vértebra sacral; S2: segunda vértebra sacral. Escala = 10 mm.



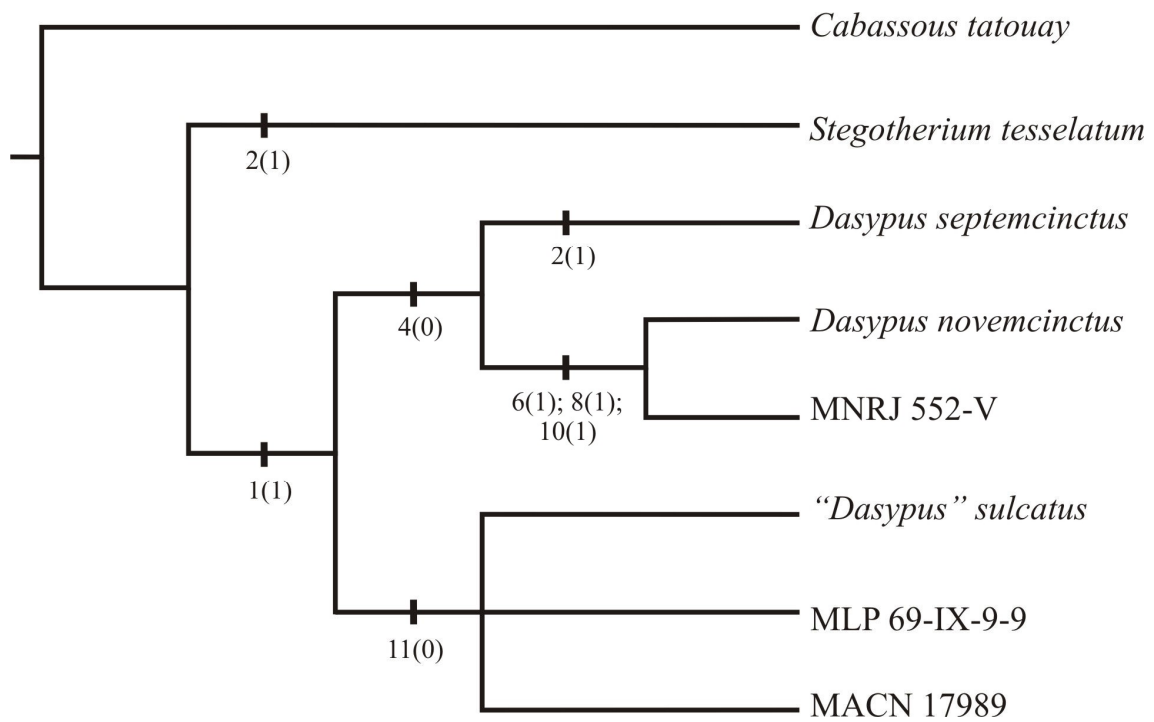
**Figura 13.** Escápula e úmero de MNRJ 552-V. Escápula em vistas externa (A), interna (B) e lateral (C), e úmero em vistas anterior (D), medial (E), proximal (F), posterior (G), lateral (H) e distal (I). ac: apófise coracóide; c: cabeça; ca: crista anconeal; cg: cavidade glenóide; cs: crista supinatória; e: epífise; ec: ectocôndilo; ed: eminência deltóide; en: entocôndilo; es: espinha; fa: fossa anterior; fan: fossa anconeal; fb: fossa bicipital; fc: fosseta coronóide; fen: forame entepcondilóide; fp: fossa posterior; fr: faceta radial; fu: faceta ulnar; lt: linha de torção; rm: fixação do m. redondo maior; T: grande tuberosidade; t: pequena tuberosidade; tb: fixação do m. tríceps braquial; td: tuberosidade deltóide; tr: tróclea. Escala = 10 mm.



**Figura 14.** Ulna, mão, rótula e fêmur de MNRJ 552-V. Ulna em vistas lateral (A), posterior (B), medial (C) e anterior (D); mão em vista dorsal (E); rótula em vistas anterior (F), proximal (G) e posterior (H); e fêmur em vistas anterior (I), posterior (J) e lateral (L). II, III e IV: segundo, terceiro e quarto dígitos, respectivamente; 3t: terceiro trocânter; ac: apófise coronóide; ci: crista interóssea; fl: fossa lunar; fr: faceta rotuliana; fs: fossa sigmóide; fsp: fosseta suprapatelar; fl, fII e fIII: primeira, segunda e terceira falanges, respectivamente; mI e mII: primeiro e segundo metacarpos, respectivamente; ol: olécrano; Pi: pisiforme; Se: semilunar; Escalas = 10 mm.



**Figura 15.** Osteoderms de MNRJ 552-V. Fragmento de escudo escapular (A) e fragmento com diversos osteoderms de bandas móveis (B). Escalas = 10 mm.



**Figura 16.** Árvore mais parcimoniosa obtida a partir de busca exata. Índice de consistência de 0,73; índice de homoplasia de 0,27; índice de retenção de 0,71.

### **Anexo I: Acrônímias**

\* representa as coleções visitadas.

MNRJ: Museu Nacional, Rio de Janeiro-RJ, Brasil

\*MCN-MA: Coleção de Mastozoologia, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre-RS, Brasil

\*MCN-PV: Coleção de Paleovertebrados, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre-RS, Brasil

\*MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina

\*MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina

\*MACN-A: Colección Nacional Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina

YPM-PU: Princeton University Collection at Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven

\*MZUSP: Coleção de Mastozoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo-SP, Brasil



**Anexo II: Lista dos Materiais Analisados**

*Cabassous tatouay*

MCN-MA 2556; 2599

MZUSP 1083; 1282; 7665; 13798

*Dasypus novemcinctus*

MCN-MA 99; 986; 2788; 2836; 3021

MZUSP 7996; 10431; 13800; 13801; 20189

*Dasypus septemcinctus*

MZUSP 5111; 8111; 19983; 19984

*Euphractus sexcinctus*

MCN-MA 918; 2757

*Propraopus sp.*

MACN 2448; 6166; 6985; 8782; 8959; 10085; 13837

MLP 04-VII-1-101; 52-IX-28-3; 52-X-1-43; 52-X-2-17; 52-X-3-97; 69-VIII-5-3;  
69-VIII-8-8; 69-VIII-22-3; 69-VIII-25-10; 69-VIII-25-15; 69-XII-26-4; 76-VII-  
1-1; 86-VI-23-34 a 36; 86-VI-23-37 a 48; 91-IV-5-34; 91-IV-15-41; 91-IV-15-  
42; 91-IV-15-44; 91-IV-25-184

*Propraopus "chapalmalensis" (nomen dubium, ver SCILLATO-YANÉ ET AL., 1995)*

MACN 10068

MLP 56-VII-23-1

*Propraopus grandis*

MCN-PV 1473; 1475; 1941; 1943; 3121; 3551; 5242; 5253 a 5264; 5266 a 5271;  
5274; 5276; 5277; 6471; 6472; 7836; 7837; 7843; 8388; 8389; 8391; 8702

MACN 1610; 1630; 7027; 17989

MACN-A 1170; 10989; 11108

MLP 58-IX-3-26; 69-IX-9-9; 90-V-1-4

*Propraopus "minor"* (nome nunca publicado, consta apenas nos livros de coleção)

MACN 13017

*Propraopus punctatus*

MNRJ 522-V

MCN-PV 009; 014

Osteoderms de Rosário do Oeste-MT (imagens cedidas pela equipe do Museu Arqueológico e Paleontológico Casa Dom Aquino, Cuiabá-MT)

*Propraopus sulcatus*

Osteoderms figurados por WINGE (1915)

*Stegotherium tessellatum*

YPM-PU 15565; 15566 (moldes e figuras em SCOTT, 1903-04)

*Zaedyus pichyi*

MCN-MA 2597

### **Anexo III: Lista de Caracteres e Estados de Caráter**

Lista dos caracteres empregados na análise filogenética e respectivos estados. Todos os caracteres, à exceção do número 5, são propostos pela primeira vez no presente trabalho.

1. Dimensão anteroposterior do canal infraorbitário em relação à dimensão anteroposterior da série dentária: (0) superior a 35%; (1) inferior a 35%.
2. Número de dentes no maxilar: (0) mais que 7; (1) 7 ou menos.
3. Proporção da dimensão lateromedial do hemicrânio (= da linha sagital à porção mais lateral do arco zigomático) ocupada pela fossa temporal (= dimensão lateromedial da área formada entre a lateral do crânio e o arco zigomático): (0) inferior a 30%; (1) superior a 30%.
4. Dimensão lateromedial da depressão acanalada no esquamosal em relação à dimensão lateromedial do hemicrânio: (0) inferior a 15%; (1) superior a 15%.
5. Ocorrência de metapófise: (0) na nona ou na oitava vértebra torácica; (1) na sétima vértebra torácica. Modificado do caráter 25 DE ABRANTES & BERGQVIST (2006).
6. Orifícios no sulco central dos osteodermos de escudo fixo: (0) restritos à metade anterior deste sulco; (1) distribuídos por todo o sulco.
7. Orifícios no sulco central dos osteodermos de escudo fixo: (0) nunca localizados no ponto de confluência com sulcos radiais; (1) ao menos parte dos osteodermos com pelo menos um orifício localizado no ponto de confluência com sulco radial.
8. Sulcos na porção ornamentada dos osteodermos de bandas móveis: (0) todos livres entre si; (1) alguns livres e outros anteriormente unidos entre si.
9. Orifícios entre a porção horizontal e sulcos da porção ornamentada nos osteodermos de banda móvel: (0) ausentes; (1) variável (= eventualmente presentes).

10. Número total de orifícios no(s) sulco(s) da porção ornamentada nos osteodermos de banda móvel: (0) até 4; (1) mais que 4.

11. Número de orifícios pilíferos na borda posterior dos osteodermos de banda móvel: (0) nunca mais que 3; (1) eventualmente mais que 3.

## Anexo IV: Matriz de Dados

Matriz de unidades taxonômicas operacionais e caracteres empregados na análise filogenética. ? representa dados faltantes; N/A denota caráter não aplicável.

<b>Unidades taxonômicas operacionais</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>
<i>Cabassous tatouay</i>	0	0	1	N/A	0	N/A	N/A	0	0	0	1
<i>Stegotherium tessellatum</i>	0	1	0	1	1	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	?
MNRJ 552-V	?	0	?	?	?	1	1	1	1	1	1
MACN 17989	1	0	1	1	0	0	0	0	0	?	0
MLP 69-IX-9-9	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0
<i>“Dasypus” sulcatus</i>	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0
<i>Dasypus novemcinctus</i>	1	0/1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dasypus septemcinctus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	?	0	1

**Anexo V: CD-ROM com imagens da tomografia de MNRJ 552-V**

CD-ROM contendo as imagens da tomografia do crânio, dentário e dentes de MNRJ 552-V. Compreende 271 imagens para o plano horizontal, 257 para o plano coronal e 271 para o sagital. Tanto o material fóssil quanto o sedimento aparecem nas imagens em tons de cinza a branco, enquanto os espaços ocupados por ar aparecem em negro.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)