



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

ANA KAROLINE BARROS SILVA

**TOXODONTÍDEOS (MAMMALIA, NOTOUNGULATA) PLEISTOCÊNICOS
DOS ESTADOS DE PERNAMBUCO E PIAUÍ, NORDESTE DO BRASIL: ASPECTOS
SISTEMÁTICOS E PALEOECOLÓGICOS**

Recife

2019

ANA KAROLINE BARROS SILVA

**TOXODONTÍDEOS (MAMMALIA, NOTOUNGULATA) PLEISTOCÊNICOS
DOS ESTADOS DE PERNAMBUCO E PIAUÍ, NORDESTE DO BRASIL: ASPECTOS
SISTEMÁTICOS E PALEOECOLÓGICOS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Geociências.

Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental.

Orientador: Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira.

Recife

2019

Catálogo na Fonte

Bibliotecária Margareth Malta, CRB-4 / 1198

S586t Silva, Ana Karoline Barros
Toxodontídeos (mammalia, notoungulata) pleistocênicos dos Estados de Pernambuco e Piauí, Nordeste do Brasil: aspectos sistemáticos e paleoecológicos / Ana Karoline Barros Silva - 2019.
132 folhas, il., gráfs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG.
Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2019.
Inclui Referências e Anexos.

1. Geociências. 2. Notoungulata. 3. Megafauna. 4. Sistemática.
5. Microdesgaste dentário. 6. Paleoecologia. I. Oliveira, Édison Vicente (Orientador). II. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.)

BCTG/2020-225

ANA KAROLINE BARROS SILVA

**TOXODONTÍDEOS (MAMMALIA, NOTOUNGULATA) PLEISTOCÊNICOS
DOS ESTADOS DE PERNAMBUCO E PIAUÍ, NORDESTE DO BRASIL: ASPECTOS
SISTEMÁTICOS E PALEOECOLÓGICOS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Geociências.

Aprovada: 28/11/2019

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^a. Dr^a. Alcina Magnólia da Silva Franca (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas (Examinador Externo)
Universidade Federal da Bahia

Prof. Dr. Jorge Luiz Lopes da Silva (Examinador Externo)
Universidade Federal de Alagoas

Prof. Dr. Kleberson de Oliveira Porpino (Examinador Externo)
Universidade Estadual do Rio Grande do Norte

Dedico este trabalho às mulheres da minha família.

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Pernambuco que me proporcionou ensino público, gratuito e de qualidade.

Ao Programa de Pós-graduação em Geociências da UFPE e todos os professores que contribuíram com minha formação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo do Doutorado.

Ao meu orientador Édison Vicente Oliveira, pelos seis anos de orientação (desde o mestrado) e por dividir comigo seus conhecimentos, dedicando seu tempo e paciência a este trabalho.

Aos membros da banca de doutorado que aceitaram contribuir com este trabalho mais uma vez, oferecendo valiosas sugestões.

A Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM), pelo acesso a coleção de paleontologia e megafauna, pela estadia na pousada do museu em São Raimundo Nonato e as funcionárias pela receptividade.

Ao Museu de História Natural de Taubaté, especialmente ao Dr. Herculano Alvarenga pelo acesso a coleção de Paleontologia para estudo do material comparativo.

A todos os integrantes do Laboratório de Paleontologia da UFPE (PALEOLAB) pelas proveitosas discussões e amizade. Obrigada a todos e todas!

Minhas amigas, Yumi Asakura, Rilda Araripe e Paula Sucerquia que compartilharam comigo suas vidas aqui em Recife, os momentos de alegria e tristeza, viagens e muito aprendizado. Vocês são as mulheres que me inspiram, levarei vocês sempre comigo.

Ao amigo Johnson Sarmiento pela ajuda com os mapas, e a paleoartista Anny Rafaely pela confecção dos desenhos.

Ao Leonardo Carneiro pela colaboração e todas as pertinentes discussões sobre este fascinante grupo de animais.

Aos meus familiares, em especial minha mãe Maria do Carmo e minha irmã Gabi Barros, pelo apoio e amor que me fizeram seguir em frente.

Ao meu companheiro Kacio Mello, pelo apoio e suporte emocional durante os anos de doutoramento.

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente com este trabalho, fico grata!

“*Toxodon*, perhaps one of the strangest animals ever discovered...”

Darwin, C. (1839)

RESUMO

Dentre os representantes da megafauna, os toxodontídeos constituem mamíferos ungulados que habitaram toda a América até o final do Pleistoceno. Embora restos de toxodontídeos sejam muito frequentes no Pleistoceno brasileiro, não há consenso sobre a taxonomia envolvendo restos descritos como *Piauhitherium* e *Trigodonops*. Considera-se que *Toxodon* esteja representado somente por *Toxodon platensis*, de ampla ocorrência na América do Sul. No Nordeste do Brasil encontram-se os mais representativos materiais atribuídos a *Piauhitherium*, e muitos espécimes de *Toxodon* apenas parcialmente descritos. Sobre paleoecologia, existem trabalhos envolvendo isótopos estáveis, mas nada sobre a morfologia e análise de micro-sinais no sistema dentário. Esta tese teve como objetivos realizar estudo taxonômico, sistemático, filogenético e paleoautoecológico dos toxodontídeos pleistocênicos registrados nos estados de Pernambuco e Piauí. O material estudado pertence às coleções do Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco, da Fundação Museu do Homem Americano e do Museu de História Natural de Taubaté, além disso material inédito do grupo encontrados no sítio Tamanduá de Cima, em São Bento do Una Estado de Pernambuco, foram aqui identificados e descritos. Para estudo de micro-sinais foram analisados 16 molariformes através da confecção de moldagem em silicone e contramoldagem em resina epóxi para obtenção das marcas, que foram identificadas e qualificadas em sete principais variáveis de microdesgaste, utilizando-se estéreomicroscopia de baixa ampliação. A análise taxonômica e filogenética do espécime de toxodonte do Piauí, originalmente descrito como um novo gênero e espécie, *Piauhitherium capivarae*, sugere que tais materiais pertencem a *Trigodonops lopesi*, já conhecido para a região Norte e Nordeste do Brasil. As características anatômicas cranianas e dentárias estudadas permite re-identificar o material brasileiro como *Trigodonops*, incluindo: rostro estreito e cilíndrico, parte posterior do crânio alta e arredondada, presença de uma expansão lateral no ramo mandíbular, quarto pré-molar sem camada de esmalte lingual, padrão de dobras do esmalte lingual nos dentes molares, o sulco meta-entocônino profundo no primeiro molar inferior, sulco ento-hipoconulido marcado nos dois primeiros molares inferiores, pouco marcado no terceiro molar e hipoconulido expandido. Já o material inédito do estado de Pernambuco, composto por dois crânios parciais, foram aqui identificados como *T. platensis*, tendo em vista a parte occipital do crânio elevada, crista sagital estreita com borda dorsal reta, frontais dorsalmente planos e triangulares, porção caudal craniana com diâmetro transversal maior do que o vertical, crista nugal reta projetada caudalmente, concavidade profunda no centro da face caudal craniana. No que concerne a

paleoecologia, as marcas ocasionadas pela abrasão das partículas durante a mastigação foram correlacionadas com as principais categorias tróficas observadas na natureza. A análise quantitativa indica a predominância de microdesgaste misto de orientação variável, colocando *Tr. Lopesi* e *T. platensis* na categoria trófica de dieta mista e *T. platensis* com tendência a consumo de grama sazonalmente/regionalmente. Esses resultados corroboram estudos prévios, descrevendo *Toxodon platensis* como megaherbívoro generalista, sendo capaz de tolerar uma ampla gama de dietas e habitats, como savanas ou ainda borda de florestas, alimentando-se de grama e folhas.

Palavras-chave: Notoungulata. Megafauna. Sistemática. Microdesgaste dentário. Paleoecologia.

ABSTRACT

Among the representatives of the megafauna, the toxodontídeos constitute ungulate mammals that inhabited all America until the end of the Pleistocene. Although toxodontid remains are very frequent in the Brazilian Pleistocene, there is no consensus on the taxonomy involving remains described as *Piauhitherium* and *Trigodonops*. *Toxodon* is considered to be represented only by *Toxodon platensis* which is widely found in South America. In the Northeast of Brazil are found the most representative materials attributed to *Piauhitherium*, and many *Toxodon* specimens only partially described. About paleocology there are works involving stable isotopes, but nothing about the morphology and analysis of micro-signs in the dental system. This thesis aims to carry out a taxonomic, systematic, phylogenetic and paleoautoecological study of the Pleistocene toxodontids recorded in states of Pernambuco and Piauí. The material studied belongs to the collections of the Laboratory of Paleontology of the Department of Geology of Universidade Federal de Pernambuco, the Fundação Museu do Homem Americano and the Museu de História Natural de Taubaté. In addition, unpublished material from the group found at the Tamanduá de Cima site in São Bento do Una State of Pernambuco has been identified and described here. For the study of micro-signals, 16 molariformes were analyzed through the preparation of silicone molding and counter-molding in epoxy resin to obtain the marks, were identified and qualified in seven main microwear variables, using low magnification stereomicroscopy. The taxonomic and filogenetic analysis of specimen of Piauí, originally described as a new genus and species, *Piauhitherium capivarae*, suggests that such materials belong to *Trigodonops lopesi*, already known for the North and Northeast region of Brazil. The cranial and dental anatomical characteristics studied allows re-identification of the Brazilian material as *Trigodonops*, including: narrow and cylindrical face, posterior part of the high and round skull, presence of a lateral expansion in the mandibular branch, fourth premolars without lingual enamel layer, lingual enamel folds pattern in the molar teeth, deep meta-entoconid groove in first molar marked hypoconulid fold in the first two lower molars, slightly marked and expanded hypoconulid tide in third molar. The material from the state of Pernambuco, composed of two partial skulls, was identified here as *T. platensis*, considering the occipital part of the elevated skull, narrow sagittal crest with straight dorsal border, dorsally flat and triangular frontals, cranial caudal portion, with transverse diameter greater than vertical, straight nuchal crest projected caudally, deep concavity in the center of the cranial caudal face. Regarding paleoecology, the marks caused by the abrasion of the particles during chewing were correlated with the main trophic categories

observed in nature. The quantitative analysis indicates the predominance of mixed microwear of variable orientation, setting *Tr. Lopesi* and *T. platensis* in the trophic category of mixed diet and *T. platensis* tending to consume regionally seasonal grass. These results corroborate previous studies, describing *T. platensis* as a generalized megaherbivore, being able to tolerate a wide range of diets and habitats, like a savanna or even edge of forests, feeding on grass and leaves.

Keywords: Notoungulata. Megafauna. Systematic. Dental microwear. Paleoecology.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Dentário esquerdo de <i>Toxodon platensis</i> Owen, 1837 (MLP-P. 186), mostrando a dentição permanente e dp ₄ decíduo.....	18
Figura 2 –	Hipótese de relações filogenéticas dentro de Toxodontidae.....	21
Figura 3 –	<i>Toxodon platensis</i> , reconstituição baseada no esqueleto completo da espécie Argentina.....	22
Figura 4 –	Ocorrência e distribuição biogeográfica das espécies Pleistocênicas da Família Toxodontidae no Brasil.....	23

LISTA DE TABELAS

Tabela 1–	Gêneros registrados para a família Toxodontidae, segundo Nasif et al. (2000) e CROFT (2007).....	20
Tabela 2–	Relação do material fóssil estudado (crânio, pós-crânio e dentes), diagnose e procedência.....	25

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
1.1	OBJETIVO GERAL.....	15
1.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	17
2.1	A SUBORDEM TOXODONTIA OWEN, 1858	19
2.2	A FAMÍLIA TOXODONTIDAE GERVAIS, 1847	19
2.3	OS TOXODONTÍDEOS PLEISTOCÊNICOS-Holocênicos REGISTRADOS NO BRASIL.....	21
2.4	PALEOECOLOGIA DOS TOXODONTES PLEISTOCÊNICOS	23
3	MATERIAIS E MÉTODOS	25
3.1	MATERIAL	25
3.2	METODOLOGIA	28
3.2.1	Estudos Sistemáticos.....	28
3.2.2	Estudo Paleoecológico - Análises de microdesgaste dentário	28
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	30
4.1	THE MOST COMPLETE MATERIAL OF <i>TRIGODONOPS LOPESI</i> (MAMMALIA, NOTOUNGULATA), FROM THE LATE PLEISTOCENE OF BRAZIL AND THE STATUS OF <i>PIAUHYTHERIUM CAPIVARAE</i>	31
4.2	NOVOS ACHADOS DE TOXODONTÍDEOS DO PLEISTOCENO SUPERIOR DA LOCALIDADE TAMANDUÁ DE CIMA, MUNICÍPIO DE SÃO BENTO DO UNA, ESTADO DE PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL	88
4.3	MICRODESGASTE DENTÁRIO E PALEODIETA DE TOXODONTÍDEOS DO PLEISTOCENO SUPERIOR DOS ESTADOS DE PERNAMBUCO E PIAUÍ, NORDESTE DO BRASIL	103
5	CONCLUSÃO	119
	REFERÊNCIAS	120
	ANEXO A – COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DA REVISTA JOURNAL OF SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY	131
	ANEXO B - COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DA REVISTA DE GEOLOGIA DO NORDESTE	132

1 INTRODUÇÃO

Notoungulata é um diversificado clado de mamíferos que abrange mais de 140 gêneros e 13 famílias (CIFELLI, 1985; CROFT, 1999; BRAUNN; RIBEIRO; FERIGOLO, 2014; CARILLO et al., 2018). O grupo compreende desde animais pequenos do Paleogeno, bem como herbívoros de porte variado, incluindo animais de grande porte, semelhantes aos atuais rinocerontes africanos.

Os notoungulados são incluídos dentre os “ungulados nativos” sul-americanos, distribuindo-se nas seguintes ordens: Litopterna, Notoungulata, Astrotheria, Xenungulata e possivelmente Pyrotheria (BILLET, 2010). Os outros ungulados registrados na América do Sul, como exemplificado por Artiodactyla, Perissodactyla e Proboscidea correspondem aos grupos imigrantes holárticos. A ordem Notoungulata é composta de mamíferos que eram considerados endêmicos na América do Sul (CIFELLI, 1993; BOND, 1995; BOND et al., 2006), pois durante maior parte do Cenozoico a América do Sul permaneceu isolada da América do Norte (REGUERO et al., 2014), fato este correlacionado a grande diversificação morfológica, ilustrada pela ocupação de diversos nichos ecológicos (CARILLO et al., 2018). A família Toxodontidae foi a única que alcançou o Pleistoceno Final, e animais como os toxodontes foram seus últimos representantes (CARTELLE, 1994).

Os Toxodontídeos foram mamíferos ungulados que habitaram toda a América até o final da Era Cenozoica, foram muito comuns desde o Paleoceno até o final do Pleistoceno (CARTELLE, 1994). Até o ano de 2013, não havia registro de toxodontes para a América do Norte, quando Lundelius et al., publicaram o primeiro registro da família Toxodontinae para os Estados Unidos da América, no estado do Texas, sendo este o primeiro registro do grupo para América do Norte, modificando a biogeografia e as rotas migratórias para do grupo.

Estes animais apresentavam crânio relativamente curto, todavia, achatado e com uma região auditiva de grande bula timpânica e o seio epitimpânico no osso esquelético. As patas mesaxônicas evoluíram para formas de apenas três dedos funcionais, e os cascos evoluíram a partir de garras (PAULA COUTO, 1979).

Apenas a família Toxodontidae é encontrada no Pleistoceno do Brasil, com registro de quatro espécies, *Trigodonops lopesi* Kraglievich, 1930, *Toxodon platensis* Owen, 1837, *Mixotoxodon larensis* Van Frank, 1957 e recentemente *Piauhitherium capivarae* Guérin & Faure, 2013. Este último taxa registrado no Piauí ocorre em simpatria com *Toxodon platensis*, nos sítios Lagoa dos Porcos, Antônio e Lagoa do Quari.

Como dito anteriormente, os gêneros *Toxodon* e *Piauhitherium* foram os últimos representantes da ordem no Pleistoceno Final do Nordeste brasileiro. Cartelle (1992) menciona que a identificação das espécies brasileiras é um grande problema a ser resolvido, sendo os elementos cranianos, mandibulares e dentários os mais diagnósticos em nível de taxonomia.

Além do Brasil, fósseis de toxodontídeos são encontrados ainda na Argentina, Paraguai, Uruguai, Bolívia, Colômbia, Venezuela, El Salvador, México, Guatemala, Honduras, Nicarágua, Panamá, Costa Rica e Estados Unidos da América (PAULA COUTO, 1979; CARTELLE, 1992; RÍNCON, 2011; LUNDELIUS et al., 2013).

Estudos paleoecológicos para a ordem baseiam-se em interação com o depósito sedimentar, ou em caracteres adaptativos do aparelho mastigatório (e.g. hipsodontia e comprimento do rosto), mas por muitas vezes, não apresenta a inferência paleoambiental (CARTELLE, 1994; CROFT, 2002; BRAUNN, 2012; MENDONÇA, 2012). Em termos de paleoautoecologia, recentemente estão sendo realizadas análises de isótopos estáveis de carbono do esmalte dentário (MACFADDEN, 2005; DANTAS, 2012; DANTAS et al., 2013; DANTAS et al., 2017; FRANÇA et al., 2014), macrodesgaste dentário (mesowear) (CROFT; WEINSTEIN, 2008) e enfermidades nutricionais relacionadas à hipoplasia do esmalte dentário (BRAUNN, 2012; BRAUNN et al., 2015).

Os resultados tem sugerido que a dieta dos toxodontes do Pleistoceno tem se mostrado mais ampla do que se imaginava para animais de dentição euhipsodonte, o que sugere um habitat de áreas mais abertas ou ainda uma ampliação de nicho, correspondente a disponibilidade vegetal as condições ambientais flutuantes no final do Pleistoceno (TOWNSEND; CROFT, 2008). Até o momento, não há dados sobre o microdesgaste dentário em Notoungulados pleistocênicos do Nordeste do Brasil.

1.1 OBJETIVO GERAL

Este trabalho pretendeu expandir o conhecimento acerca do grupo Notoungulata no Nordeste do Brasil, para tanto realizou-se estudo sistemático para caracterização taxonômica, estudo paleoautoecológico para demarcação de nichos dos notoungulados pleistocênicos registrados nos estados de Pernambuco e Piauí, para elucidar estas questões foram estabelecidos como objetivos específicos:

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Redescrever e determinar taxonomicamente os fósseis de toxodontídeos pleistocênicos dos Estados do Piauí e de Pernambuco;
- b) Analisar as relações filogenéticas dos táxons analisados;

- c) Aportar novos dados sobre a distribuição paleobiogeográfica das espécies;
- d) Realizar análises de microdesgaste dentário para determinar a paleoautoecologia de *T. platensis* e *Tr. lopesi*.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

Ungulados são os animais cujos dedos terminam em uma úngula, popularmente chamada de casco, uma cobertura córnea ou unha espessa, geralmente composta por queratina, que recobre a última falange distal dos dedos. Esta característica é a que nomeia a ordem Notoungulata (do grego notos = sul + ungulado = portador de casco do sul) (CIFELLI, 1993), nesse caso, o casco teria evoluído a partir de garras durante o Cenozoico, oferecendo tração e uma base estável durante a corrida, fator primordial para garantir um bom desempenho ecológico com as mudanças ambientais que ocorreram principalmente na transição do Paleogeno para o Neogeno.

Os Notoungulata variaram não só de tamanho ao longo do Cenozoico, mas também em hábitos e aparência, onde alguns chegaram a desenvolver chifres. No Quaternário registra-se formas de grande porte, alguns pesando mais de uma tonelada, como os representantes da família Toxodontidae, que podem ser comparados aos hipopótamos e rinocerontes africanos da megafauna da atualidade, isto é, animais pesando mais de uma tonelada (FARIÑA et al., 1998; RIBEIRO, 2003; BRAUNN, 2012).

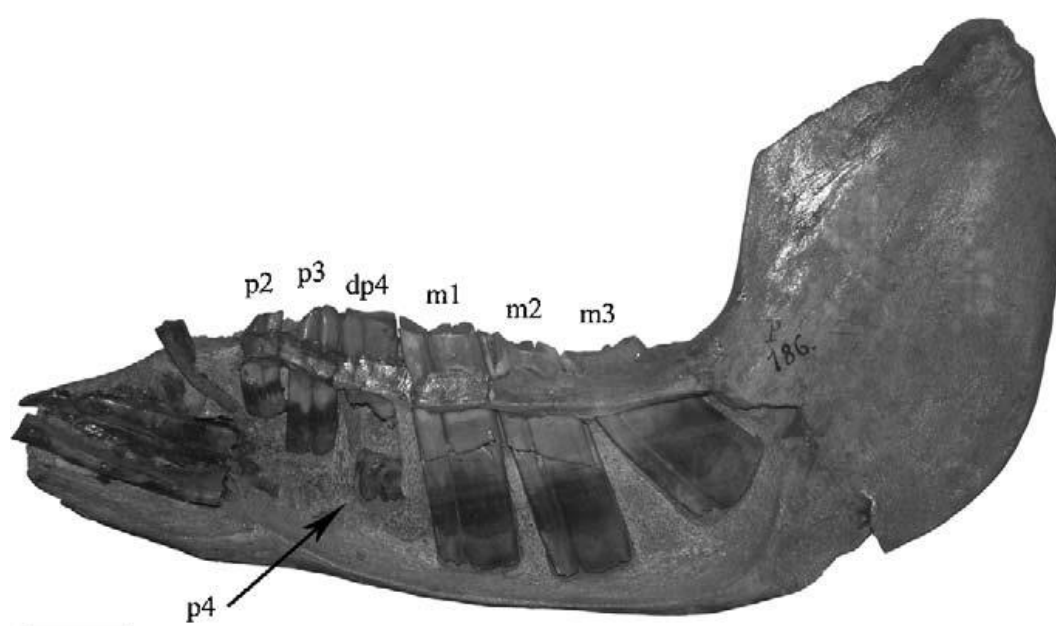
O crânio característico dos notoungulados é relativamente curto em comparação ao corpo, a caixa craniana é também relativamente pequena e achatada. O nasal é bem largo e comprido. Aparte posterior da mandíbula, onde encontra-se o arco-zigomático é forte e bem alta posteriormente. Outra característica marcante no grupo é possuir o ouvido muito bem desenvolvido, sendo este muito útil no diagnóstico para caracterização de autapomorfias, com a bula timpânica e o sinus hipotimpânico bem desenvolvidos. Sobre o pós-crânio, as patas são curtas, fortes e mesaxônicas (PAULA COUTO, 1979).

A dentição varia entre completa e do tipo braquiodonte (e.g. *Homalodotherium*) até totalmente hipsodonte com grande redução dentária (e.g. *Mesotherium*). Segundo Cifelli (1985) e Croft & Anderson (2008), a ordem possuiu animais que ocuparam os mais diversos nichos ecológicos, como aponta a anatomia pós-craniana. Poderiam ser cursoriais (STIRTON, 1953) a até fossoriais (SHOCKEY et al., 2007). Outros autores apontam hábitos sub-aquáticos para animais da ordem, em associação a anatomia comparada com animais atuais como o hipopótamo (BERGQVIST; ALMEIDA, 2003, MENDONÇA, 2007; MENDONÇA, 2012).

Os pré-molariformes e molariformes que outrora eram braquiodontes em formas mais primitivas do Paleogeno, tenderam ao longo da evolução do grupo a serem prismáticos e de coroa alta, constituindo o tipo de dente em formas mais derivadas, como aquelas do Quaternário, como por exemplo, *Toxodon platensis* (Figura 1) (PAULA COUTO, 1979).

No Neógeno os Notoungulata adquiriram dentes hipselodonte e eu-hipsodonte, de crescimento contínuo e com raízes abertas, como é o caso do gênero *Nesodon*, e que posteriormente seria a dentição típica dos ungulados pleistocênicos (SIMPSON, 1980, CIFELLI, 1985, BOND, 1986, CROFT, 1999, CROFT et al., 2003, BRAUNN; RIBEIRO, 2017). Como visto, o clado Notoungulata teve uma forte tendência evolutiva à modificação dos dentes para hipsodontes, que se registra em, pelo menos, quatro clados. O padrão de implantação e forma da porção intra-alveolar dos dentes está ilustrado na figura 1.

Figura 1 – Dentário esquerdo de *Toxodon platensis* Owen, 1837 (MLP-P. 186), mostrando a dentição permanente e dp₄ decíduo



Fonte: Agnolin; Chimentoc, 2011.

*Observar os dentes de coroa alta e eu-hipsodonte, de câmara pulpar permanentemente aberta e crescimento contínuo, dentes pré-molares e molares prismáticos e lofodontes. Escala: 5 cm.

A origem ou relações basais do grupo é ainda motivo de discussão. Pesquisadores como Patterson & Pascual (1968) e Paula Couto (1979) apontam que o grupo descende dos Condylarthra nos primórdios do terciário na América do Sul, se ramificaram e provavelmente, chegaram às terras meridionais através do Estreito de Bering, no início do Paleoceno. Os ancestrais notoungulados, provavelmente vieram da Ásia até a América do Norte e posteriormente dispersaram-se para a América do Sul. Ainda sobre a biogeografia do grupo, Gingerich & Rose (1977), apontam que os ancestrais poderiam ter surgido na América Central e a partir de então migrado para o sul e norte.

O isolamento da América do Sul por grande parte do Cenozoico, por razões tectônicas e climáticas (eustasia) (REGUERO et al., 2014) impulsionou a evolução de grande parte dos

mamíferos e uma fauna inicialmente endêmica se desenvolveu, o isolamento iniciou-se ainda no Eoceno, há 50 milhões de anos atrás, terminando quando formou-se o Istmo do Panamá, durante o Mioceno/Plioceno (15-3 Ma). A partir de então, surge um caminho de terra que restabeleceu a ligação com a América do Norte e facilitou o intercâmbio faunístico, denominado de “Great American Biotic Interchange” (GABI). A fauna que estava isolada na América do Sul acaba migrando e ocupando grande parte da América do Norte (WOODBURNE, 2010; CROFT, 2012; SÁNCHEZ, 2018).

Roth (1903) definiu pela primeira vez a monofilia para o grupo, baseando-se em marcos anatômicos craniais como as características da região auditiva e dos ossos temporal e occipital (RIBEIRO, 1994, 2003). Posteriormente, Cifelli (1993), corroborou com esta hipótese. Atualmente, das quatro subordens consideradas pertencentes à ordem Notoungulata, apenas Typotheria e Toxodontia são consideradas monofiléticas (BILLET, 2011), enquanto que Notioprogonia inclui táxons mais primitivos e considerados parafiléticos (RIBEIRO, 2003). Toxodontia é a subordem mais registrada no Nordeste brasileiro, sendo vastamente notificada em depósitos de lagoa e tanque, assim como em cavernas.

2.1 A SUBORDEM TOXODONTIA OWEN, 1858

A subordem Toxodontia inclui médios e grandes notoungulados, animais que possuíram massa corporal superior a 1.000 kg (FARIÑA, 1998; BRAUNN; RIBEIRO, 2017), distribuídos nas famílias Isotemnidae, Notohippidae, Leontiniidae, Homalodotheriidae e Toxodontidae. Como citado anteriormente, apenas a última alcançou o Pleistoceno superior.

A divisão da região auditiva em três cavidades, que em sentido dorsoventral permanecem superpostas são características consideradas por Paula Couto (1979), como diagnósticos para a subordem. Os elementos pós-cranianos são, em grande parte, difíceis de serem diferenciados em nível específico, sendo os dentes, sobretudo os molariformes, os mais diagnósticos (CARTELLE, 1992).

2.2 A FAMÍLIA TOXODONTIDAE GERVAIS, 1847

A família Toxodontidae, compreende duas subfamílias, são elas: Nesodontinae Simpson, 1945, que inclui os táxons mais primitivos, registrados na Patagônia (Argentina) desde o final do Oligoceno até o Mioceno médio e Oligoceno tardio da Bolívia e Mioceno do Norte do Chile (CROFT et al., 2003) e Toxodontinae Owen, 1845, que possui gêneros anteriormente atribuídos a famílias Dinotoxodontinae, Haplodontheriinae e Xotodontinae (NASIF et al., 2000; CROFT, 2007), os toxodontes mais derivados.

Toxodontidae inclui 41 gêneros, que se encontram resumidamente na tabela 1, juntamente com o registro temporal (MADDEN, 1990; CIFELLI, 1993; MADDEN, 1997; NASIF et al., 2000; CROFT, 2007; GUÉRIN; FAURE, 2013).

Tabela 1 - Gêneros registrados para a família Toxodontidae, segundo Nasif et al. (2000) e CROFT (2007)

Subfamília	Gênero	Registro
Toxodontinae Gervais, 1847	<i>Calchaquitherium</i> Nasif et. al., 2000	Mioceno
	<i>Hemixotodon</i> Cabresa; Kraglievich, 1931	Mioceno
	<i>Hoffstetterius</i> Sant-Andre, 1993	Mioceno
	<i>Hyperotoxodon</i> Mercerat, 1895	Mioceno
	<i>Minitoxodon</i> Paula Couto, 1982	Mioceno
	<i>Neoadinotherium</i> Bordas, 1941	Mioceno
	<i>Nesodonopsis</i> Roth, 1898	Mioceno
	<i>Pericotoxodon</i> Madden, 1991	Mioceno
	<i>Pisanodon</i> Zetti, 1972	Mioceno
	<i>Pleisiotoxodon</i> Paula Couto, 1982	Mioceno
	<i>Stereotoxodon</i> Ameghino, 1904	Mioceno
	<i>Andinotoxodon</i> Madden, 1991	Mioceno
		Superior
	<i>Prototrigodon</i> Kraglievich, 1931	Mioceno
	<i>Abothorodon</i> Paula Couto, 1944	Plioceno
	<i>Haplodontherium</i> Ameghino, 1885	Plioceno
	<i>Mesotoxodon</i> Paula Couto, 1982	Plioceno
	<i>Neotrigodon</i> Spillmann, 1949	Plioceno
	<i>Ocnerotherium</i> Pascual, 1954	Plioceno
	<i>Pachynodon</i> Burmeister, 1891	Plioceno
	<i>Paratrigodon</i> Cabresa; Kraglievich, 1931	Plioceno
	<i>Toxodontherium</i> Ameghino, 1883	Plioceno
	<i>Alitoxodon</i> Rovereto, 1914	Plioceno
	<i>Chapalmalodon</i> Mercerat, 1917	Plioceno
	<i>Dinotoxodon</i> Mercerat, 1895	Plioceno
	<i>Eutomodus</i> Ameghino, 1889	Plioceno
	<i>Gyrinodon</i> Hopwood, 1928	Plioceno
	<i>Neotoxodon</i> Paula Couto, 1982	Plioceno
	<i>Nonotherium</i> Castellanos, 1942	Plioceno
	<i>Xotodon</i> Ameghino, 1887	Plioceno
	<i>Mesenodon</i> Paula Couto, 1982	Plioceno
	<i>Stenotephanos</i> Ameghino, 1886	Plioceno
	<i>Mixotoxodon</i> Van Frank, 1957	Pleistoceno
	<i>Trigodon</i> Ameghino, 1887	Pleistoceno
	<i>Trigodonops</i> Kraglievich, 1930, 1931	Pleistoceno
	<i>Ceratoxodon</i> Ameghino, 1907	Pleistoceno
	<i>Toxodon</i> Owen, 1837	Pleistoceno
	<i>"Piauhitherium"</i> Guérin; Faure, 2013	Pleistoceno

Fonte: A Autora, 2019.

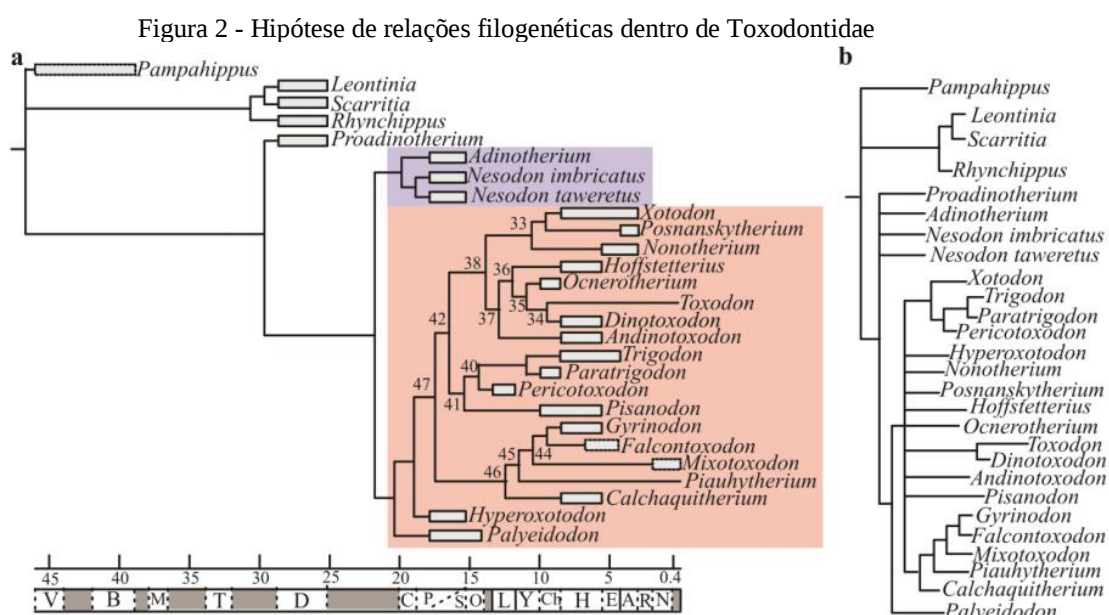
Morfologicamente, os toxodontes desta família apresentam um crânio curto e alto, todavia, achatado e com uma região auditiva de grande bula timpânica e seio epitimpânico no osso esquamosal. As patas mesaxônicas evoluíram para formas de apenas três dedos funcionais (PAULA COUTO, 1979; CARTELLE, 1994).

O meato auditivo está em nível elevado e os dentes são eu-hipsodontes de coroa alta, os incisivos são na forma de “pá” ou ovóides e os molariformes são curvados para dentro. Possui

uma dentição completa, podendo possuir dentes caninos ou estes estarem ausentes, os dentes não são revestidos completamente por esmalte, se apresenta na forma de bandas que são relacionadas a caracter diagnóstico. Não apresenta diastema e a morfologia do esqueleto pós-craniano assemelha-se aos atuais hipopótamos e rinocerontes, por possuir um tórax bem largo e robusto, assim como os membros bem atarracados (COPE, 1897; PAULA COUTO, 1979; CARTELLE, 1994; MENDONÇA, 2007, 2012; BRAUNN; RIBEIRO, 2017).

Segundo Bond (2006), esta família possui um alto nível de diversificação. Cifelli (1993) defende que o grupo é monofilético, por sinapomorfias relacionadas aos dentes superiores, como a eu-hipsodontia, o formato do I^2 na forma de presa, I^3 e C^1 reduzidos, ectolofo côncavo, redução da espessura do esmalte vestibular, crista 1 e 2 alongadas, protocone e hipocone que se unem precocemente, e presença de crochê lingual anterior a crista do hipocone. Recentemente, Carrillo (2018), publicou as relações filogenéticas dessa família (Figura 2).

O cladograma apresenta *T. platensis* em clado distinto das espécies pleistocênicas *Mixotoxodon larensis* (nodo 44) e *Piauhitherium capivarae* (nodo 45). No nodo 46 do cladograma, *Piauhitherium* aparece como um táxon mais basal em relação a *Mixotoxodon*.



Fonte: Sánchez, 2018.

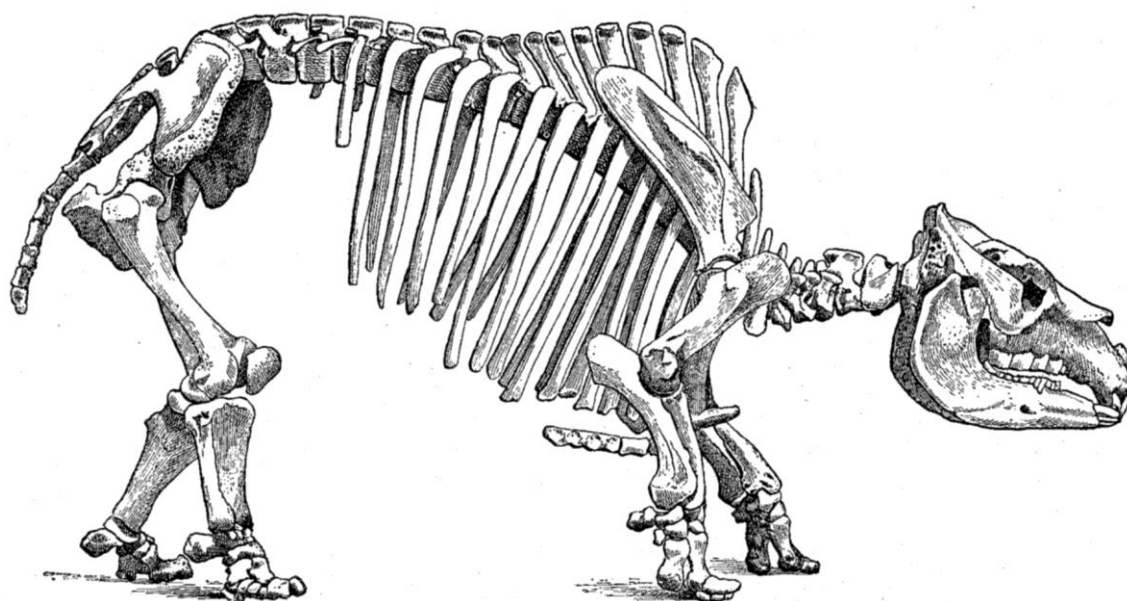
2.3 OS TOXODONTÍDEOS PLEISTOCÊNICOS-Holocênicos REGISTRADOS NO BRASIL

Como vimos, atualmente são registrados no Brasil quatro táxons da família Toxodontidae, incluindo *Toxodon platensis*, *Trigodonops lopesi*, *Mixotoxodon larensis* e

“*Piauhitherium capivarae*” (CARTELLE, 1994; RANCY, 2000; MENDONÇA, 2007; MENDONÇA, 2011; BRAUNN, 2007; BRAUNN, 2017; GUÉRIN; FAURE, 2013).

O gênero tipo da família Toxodontidae é *Toxodon* Owen 1837, sendo *Toxodon platensis* (Figura 3) a espécie mais amplamente conhecida na América do Sul, ocorrendo em todo o território brasileiro e considerado amplamente polimórfico para diversos caracteres cranianos e dentários (DANTAS, 2012; BRAUNN, 2012; MENDONÇA, 2007, 2011). Até o momento, *Piauhitherium* foi registrado apenas no estado do Piauí (GUÉRIN; FAURE, 2013).

Figura 3 - *Toxodon platensis*, reconstituição baseada no esqueleto completo da espécie Argentina



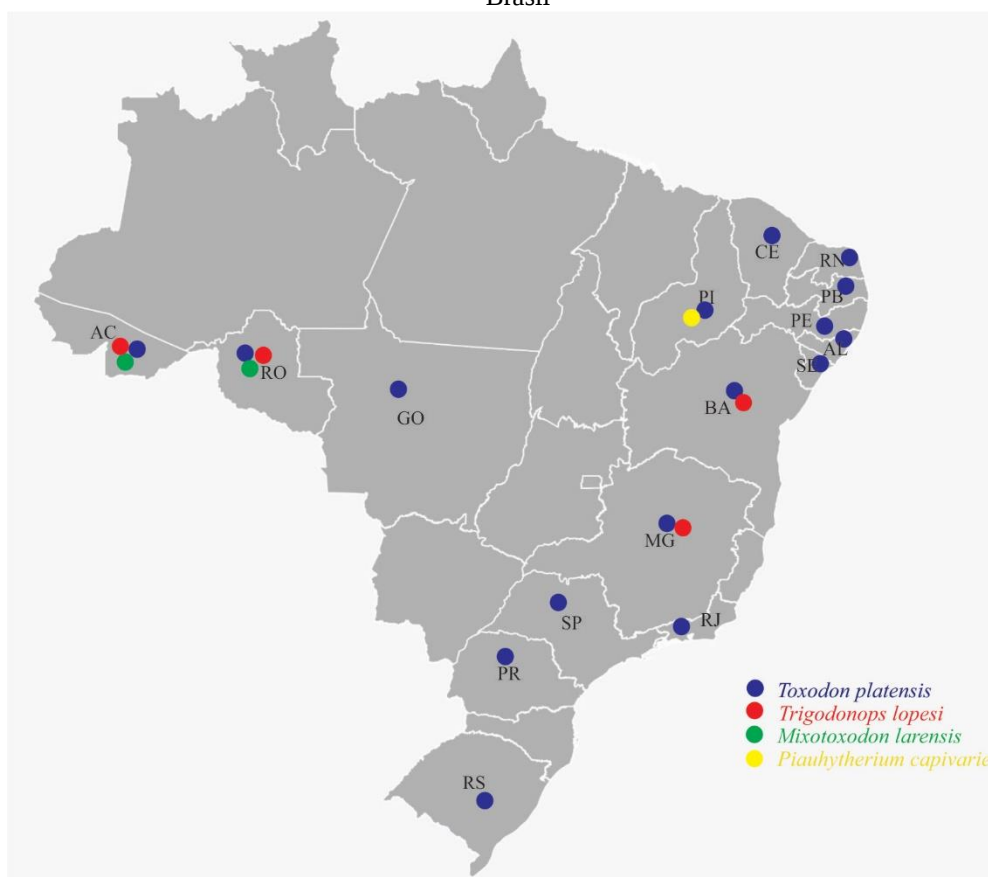
Fonte: Owen, 1837.

Contudo, nesta tese *Piauhitherium capivarae* não é considerado um táxon válido, enquanto que a espécie *Toxodon platensis* é registrada nos Estados de Minas Gerais (PAULA COUTO, 1975, CARTELLE, 1992), São Paulo (PAULA COUTO, 1975; GUILARDI et al., 2011), Rio de Janeiro (ÁVILLA et al., 2008), Mato Grosso (SALLES et al., 2006), Goiás (SALLES et al., 1999), Bahia (COPE, 1886; SOUZA CUNHA, 1979; LOBO; SCHERER; DANTAS, 2017), Sergipe (DANTAS et al., 2005; DANTAS; ZUCON, 2005; DANTAS, 2012), Ceará (PAULA COUTO, 1954), Rio Grande do Norte (DAMASCENO, 1973; OLIVEIRA et al., 1989), Paraíba (MACÁRIO, 2000; BARRETO et al., 2003), Pernambuco (PAULA COUTO, 1959; SILVA et al., 2010; GUÉRIN et al., 1996a; MENDONÇA, 2007; SILVA, 2006; 2009, 2014), Piauí (GUÉRIN et al., 1990; GUÉRIN et al., 1993; GUÉRIN et al., 1996b), Acre (PAULA COUTO, 1982), Alagoas (SILVA, 2004, 2008), Rondônia (SANTANNA-FILHO; NASCIMENTO et al., 2003; NASCIMENTO, 2008), Paraná (PAULA

COUTO, 1978; SEDOR; SILVA, 2008), Rio Grande do Sul (SOUZA-CUNHA, 1959; PAULA COUTO, 1942, 1944; BUCHMANN, 1994; KERBER; OLIVEIRA, 2008).

Outras duas espécies de Toxodontidae, *Mixotoxodon larensis* Van Frank, 1957 e *Trigodonops lopesi* Roxo, 1930-1931 são registrados no Brasil, *M. larensis* é registrado nos Estados do Acre e Rondônia (RANCY, 2000), enquanto que *Trigodonops lopesi* é registrado ainda, no Acre, Bahia e Minas Gerais (CARTELLE, 1994; PAULA COUTO, 1953, 1982; CARTELLE, 1994; RANCY, 2000). Na figura 4, pode-se observar a distribuição geográfica das espécies de Toxodontes pleistocênicos no território Brasileiro.

Figura 4 – Ocorrência e distribuição biogeográfica das espécies Pleistocênicas da Família Toxodontidae no Brasil



Fonte: A Autora, 2019.

*As cores representam as espécies registradas: Azul = *Toxodon platensis*, Vermelho = *Trigodonops lopesi*, Verde = *Mixotoxodon larensis* e Amarelo = *Piauhytherium capivarae*. RS, Rio Grande do Sul; PR, Paraná; SP, São Paulo; MG, Minas Gerais; RJ, Rio de Janeiro; ES, Espírito Santo; BA, Bahia; SE, Sergipe; AL, Alagoas; PB, Paraíba; PE, Pernambuco; RN, Rio Grande do Norte; CE, Ceará; PI, Piauí; GO, Goiás; RO, Rondônia; AC, Acre.

** Dadas coletados e adaptados de Mendonça, 2007 e Braunn, 2011.

2.4 PALEOECOLOGIA DOS TOXODONTES PLEISTOCÊNICOS

Os ungulados nativos se diversificaram no passado em numerosos nichos, são animais estreitamente ligados ao reino vegetal, por serem herbívoros, é de se pressupor que suas

adaptações dietéticas seguem em paralelo com as mudanças ecológicas dos vegetais (SOULONIAS; SEMPREBOM, 2002).

Estudos mais recentes baseados na paleoautoecologia, ou seja, a ecologia alimentar do animal usaram como amostragem o próprio material dentário (BRAUNN, 2012, BRAUNN; RIBEIRO; FERIGOLO, 2014; CROFT; WEINSTEIN, 2008; MAcFADDEN, 2005). MacFadden (2005) realizou análise de isótopos estáveis de carbono do esmalte dentário em *Toxodontídeos* da América do sul, os dados apontaram para uma dieta mais ampla e mista para *Toxodon*, sugerindo um habitat de áreas mais abertas, podendo distribuir-se ecologicamente de ramoneadores a pastadores.

Para o Nordeste brasileiro, Viana et al. (2011) fizeram correlação de dietas de *Xenarthra*, *Notoungulata* e *Gomphotheriidae*, atribuindo uma dieta mista com predominância de plantas C4 e C3 no material do município de Maravilha, Alagoas. Para o material atribuído a *T. platensis*, proveniente do Estado da Bahia, os dados obtidos apontaram igualmente para uma dieta mista (DANTAS et al., 2013; FRANÇA et al., 2017).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

Os materiais e métodos utilizados nesta pesquisa estão descritos abaixo.

3.1 MATERIAL

O Material inédito que fora analisado taxonomicamente consiste de dois crânios parciais coletados no sítio Tamanduá de Cima, no município de São Bento do Una, Pernambuco. Foram estudados também fósseis de toxodontes pertencentes às Coleções de Macrofósseis da UFPE, depositados na coleção do Paleolab no Departamento de Geologia da UFPE, principalmente dentes e dentários, oriundos de diversas campanhas de coletas ao longo de anos. Também foram analisados os fósseis depositados na Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM), Centro Cultural Sérgio Motta, São Raimundo Nonato, Piauí, o material proveniente dos sítios Lagoa Quari, Lagoa dos Porcos e Sítio Antônio, todas estas da região do Parque Nacional da Serra da Capivara, por fim foram analisados os fósseis coletados por Alvarenga na localidade de São Bento do Una, Pernambuco, que estão depositados na coleção de Megafauna do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), em São Paulo. Os fósseis que compõem este trabalho são oriundos dos depósitos de tanques, lagoas, depósitos fluviais e cavernas dos estados de Pernambuco e Piauí.

Para estudo paleoecológico, através da análise de microdesgaste dentário, foram analisados dentes das referidas coleções, utilizou-se técnica de moldagem para análise de material. As localidades em Pernambuco são: São Bento do Una, material inédito e os que estão depositados no Museu de História Natural de Taubaté e fósseis das localidades de Santa Cruz do Capibaribe, Afrânio, Lagoa da Pedra e Brejo da Madre de Deus. No total foram analisados 84 fragmentos ósseos craniais, pós-cranianos e elementos dentários. A relação de material analisado pode ser consultada na tabela 2.

Tabela 2 - Relação do material fóssil estudado (crânio, pós-crânio e dentes), diagnose e procedência

Nº de coleção	Elemento ósseo/dentário	Procedência	Depositado
1302-185393-2	Fragmento de dentário esquerdo com M _{2,3}	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185393-1	dentário direito com P ₁₋₂ e M ₁₋₃	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185900-1	Dentário	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185391	Parte frontal direita do crânio	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185465	Crânio incompleto	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185391	Ouvido esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-196735	Fragmento de dente P ²	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-196767-2	Fragmento I ₁	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196775-1	Fragmento de M superior direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM

196796	Fragmento de dente P ₁	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196833-3	Fragmento de dente molar inferior	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196883-1	Fragmento de dente I ¹	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196897-2	Fragmento de dente M ₂	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196914	Dente M ₂ direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196855-2	Fragmento de dente P ²	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196921	Dente I ₂	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196662	Dente I ₂	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196665	Dente M ² esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196669	Dente M ₃ direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196707-1	Dente I ₂	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
196713	Dente M ₃ esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
188265	Crânio completo e mandíbula	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-187141-1	Detário incompleto	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
186001	Crânio completo e dentário quase completo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-187920	Tíbia direita	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-187920	Fíbula e tíbia direitas	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-188050	Quarto metatarso esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
186654	Ulna esquerda	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-183315-4	Ulna esquerda	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185891-1	Ulna esquerda	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-183936-2	Ulna direita	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-1816668	Ulna esquerda	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-184519-3	Rádio direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
182086	Fêmur direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-182175	Fêmur esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
184078-1	Úmero direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-188320	Ulna esquerda	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
187121	Ulna esquerda	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
181717	Úmero direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
184160	Úmero direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185924	Úmero esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
184229	Ulna direita	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-184373	Rádio direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185985	Fêmur direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
184388	Fêmur direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
185451	Fêmur direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
185449	Fêmur esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
187805	Fêmur esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
1302-185662-1	Fêmur direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
185803	Fêmur direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
185867-1	Dentário	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
187847	Quarto metatarso direito	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
186530	Quarto metatarso esquerdo	Lagoa dos Porcos - PI	FUMDHAM
108998-1	Crânio	Lagoa Quari - PI	FUMDHAM
109005	Terceiro Metatarso esquerdo	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM
109059	Fêmur esquerdo	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM
108981	Úmero esquerdo	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM
108963	Úmero direito	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM
607-108982	Tíbia	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM
108967	Tíbia direita	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM
109056	Fêmur direito	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM
108876	Fêmur direito	Lagoa Quari- PI	FUMDHAM

1425	Segundo Metatarso esquerdo	Antônio- PI	FUMDHAM
1655	Quarto Metatarso esquerdo	Antônio- PI	FUMDHAM
A7373	I2 esquerdo	Antônio- PI	FUMDHAM
MHNT - VT-1154	Dente P ³ esquerdo	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT - VT-1145	Fragmento maxilar direito com P ¹⁻⁴	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT - VT-1146	Fragmento maxilar direito com M ²⁻³	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT - VT-1157	Dente P ⁴ direito	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT - VT-1155	Dente P ⁴ esquerdo	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT - VT-1156	Dente I ₃ direito	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1143	Crânio incompleto	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1147	Porção temporal esquerda com meato auditivo	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1149	Julgal	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1150	Côndilo occipital direito fragmentado	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1149	Julgal	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1151	Fragmento de dentário esquerdo com M ₂₋₃	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1152	Fragmento de dentário esquerdo com M ₁₋₂	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1158	Dente P ² direito	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1160	Dente P ² direito	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1161	Fragmento de dente M ¹	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1166	Dente M ¹ esquerdo	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1167	Dente M ³ esquerdo	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1170	Fragmento de dente M ² esquerdo	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1174	Dente M ₃ direito	São Bento do Una – PE	MHNT
MHNT-VT-1175	Fragmento de mandíbula esquerda com M ²⁻³	São Bento do Una – PE	MHNT
DGEO-CTG-UFPE 7033	Dente molar superior esquerdo M ²	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE
DGEO-CTG-UFPE 5898	Dente molar superior direito M ²	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE
DGEO-CTG-UFPE 6899	Crânio	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE
DGEO-CTG-UFPE 6977	Fragmento de crânio	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE
DGEO-CTG-UFPE 5690	Fragmento de maxila esqueda	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE

DGEO-CTG-UFPE 5433	Fêmur	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE
DGEO-CTG-UFPE 8530	Crânio	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE
DGEO-CTG-UFPE 8531	Crânio	São Bento do Una – PE	DGEO-CTG-UFPE

Fonte: A Autora, 2019.

*Abreviaturas: FUMDHAM (Fundação Museu do Homem Americano), MHNT (Museu de História Natural de Taubaté), DGEO-CTG-UFPE (Departamento de Geologia do Centro de Tecnologia e Geociências da UFPE).

3.2 METODOLOGIA

Esta tese compreende estudo taxonômico, sistemático, filogenético e por fim paleoautoecológico (microdesgaste dentário), as técnicas serão descritas a seguir.

3.2.1 Estudos Sistemáticos

As análises taxonômicas foram realizadas no Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade Federal de Pernambuco (PALEOLAB/DGEO/UFPE), onde ocorreu a identificação e descrição anatômica dos elementos ósseos de acordo com as características morfológicas diagnósticas de cada grupo taxonômico. Aferiu-se as medidas os elementos ósseos e dentários, posteriormente este material foi fotografado e anatomicamente descrito. A identificação sistemática de táxons supragenéricos do grupo seguiu a proposta de Paula Couto (1979) e de McKenna & Bell (1997).

3.2.2 Estudo Paleoecológico - Análises de microdesgaste dentário

As análises de microdesgaste dentário foram realizadas em dentes de Notoungulata e moldes das coleções de Macrofósseis do Paleolab da UFPE, da Coleção de Vertebrados do Museu de História Natural de Taubaté e da Coleção de Megafauna da Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM). Foram confeccionados moldes em borracha de silicone e contramoldes em resina epóxi para copiar a superfície oclusal dos dentes que estavam depositados nas coleções supracitadas. As análises do microdesgaste forma feitas no Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia do Centro de Ciências e Tecnologia da UFPE (PALEOLAB-CTG-UFPE), utilizando-se estereomicroscópio Zeiss, modelo Discovery V8, aumento de 35x e lente polarizada. O trabalho segue a metodologia de Soulonias & Semprebon (2002) que realizou estudo prévio do microdesgaste dentário em ungulados.

Um total de 16 dentes molares foram amostrados, Soulonias & Semprebon (2002) define que a melhor maneira de selecionar a amostra é a padronização do dente em relação à série dentária e a padronização do local escolhido para amostrar os dados, bem como o tamanho do local amostrado, sendo assim a amostragem foi padronizada e priorizou estudar uma área de 0,

4 x 0,4 mm (0,16 mm²) da superfície oclusal de cada dente molar e pré-molar, geralmente P₂₋₃/P²⁻³ ou M¹⁻²/M₁₋₂, já que este dente possuía maior interação com os alimentos e não há grandes diferenças no padrão de desgaste entre os segundo e terceiros molares, o que os torna elementos de confiança para a amostragem e microsinais.

A fim de maximizar N amostral, dentes isolados identificados com pré-molares e molares mediais foram incluídos na amostragem. A amostragem não inclui os últimos molares, este elemento provavelmente não possuía tanta interação com o alimento quanto os dentes mediais, então, preferencialmente foram escolhidos dentes molariformes mediais, em relação à mandíbula/maxila, excluindo-se sempre os dentes mais proximais e distais (I/i, P/p e M3/m3).

O material foi então limpo, utilizando-se água destilada e acetona (100%), além de pinceis macios para remoção de sedimentos e instrumentos odontológicos do kit clínico como calcador espatulado e escavadores para a remoção mecânica de sedimentos incrustados. Depois de secos, confeccionou-se moldes em borracha de silicone de alta flexibilidade na cor branca, da marca Redelease com catalisador, e os contramoldes foram feitos em resina rígida Pox-730 da marca Rennovo Intl. Ltda. também utilizou-se catalizador para endurecimento do produto e pigmento da mesma marca. Cada amostra foi submetida a observação direta sob luz em estereomicroscópio, a contagem das marcas sob oclusal seguiu o método definido em literatura e confeccionou-se uma tabela, para a posterior montagem dos gráficos comparativos. Além disso, foram realizadas fotografias para registrar as feições em alta resolução e posterior tratamento da imagem.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados e discussões obtidos durante a elaboração desta tese são apresentados na forma de três artigos científicos:

- 4.1 THE MOST COMPLETE MATERIAL OF *Trigodonops lopesi* (MAMMALIA, NOTOUNGULATA), FROM THE LATE PLEISTOCENE OF BRAZIL AND THE STATUS OF *Piauhytherium capivarae* - Submetido ao Journal of Systematic Palaeontology.
- 4.2 NOVOS ACHADOS DE TOXODONTÍDEOS DO PLEISTOCENO SUPERIOR DA LOCALIDADE TAMANDUÁ DE CIMA, MUNICÍPIO DE SÃO BENTO DO UNA, ESTADO DE PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL - Submetido a Revista de Geologia do Nordeste.
- 4.3 MICRODESGASTE DENTÁRIO E PALEODIETA DE TOXODONTÍDEOS DO PLEISTOCENO SUPERIOR DOS ESTADOS DE PERNAMBUCO E PIAUÍ, NORDESTE DO BRASIL - Será submetido ao Journal of South American Earth Sciences.

4.1 THE MOST COMPLETE MATERIAL OF *TRIGODONOPS LOPESI* (MAMMALIA, NOTOUNGULATA), FROM THE LATE PLEISTOCENE OF BRAZIL AND THE STATUS OF *PIAUHYTHERIUM CAPIVARAE*

^aPrograma de Pós-graduação em Geociência, Universidade Federal de Pernambuco, Av.

Acadêmico Hélio Ramos, s/n, Cidade Universitária, 50740-533, Recife, PE, Brasil,

karolbarros.biologia@gmail.com;

^bLaboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências, Cidade Universitária, 1235, 50740-533, Recife-PE, Brasil, vicenteedi@gmail.com;

^cLaboratório de Paleontologia e Paleoecologia da Sociedade de História Natural, Travessa

Florêncio Augusto Chagas, nº 8B, 2560-230, Torres Vedras, Portugal,

leonardo.carneiro8@gmail.com.

Corresponding Author: ANA KAROLINE BARROS SILVA, E-mail:

karolbarros.biologia@gmail.com

Abstract

An almost complete specimen of Piauí State toxodontid (FHUMDAM n° 188265), discovered at the Lagoa dos Porcos site, was originally described as a new genus and a new species, ‘*Piauhytherium capivarae*’ Guérin & Faure, 2013. However, when analyzed in detail the cranial e dental remains, we have noticed that the specimen is a genus and species already known for the Northeastern and Northern region of Brazil, *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921) Kraglievich, 1930. Here we reidentify the species based on anatomical cranial and dental characteristics, the combination between narrow snout and cylindrical, posterior part of the high and rounded skull, lateral expansion in the mandible branch, all p4 without lingual enamel layer in the adult especime and the pattern of lingual enamel folds in the molar teeth with poorly developed meta-entoconid sulcus and ento-hypoconulid fold in both lower first molars and less marked in m3, expanded hypoconulid configures the species. Results of a comprehensive phylogenetic analysis identify *Trigodonops*, *Mixotoxodon* and *Piauhytherium* are recovered as a monophyletic group. The evidence at hand supports our review about the absence of diagnostic traits in order to support the validity of *Mixotoxodon* and *Piauhytherium* as independent genera from *Trigodonops*. Based on the taxonomic and filogenetic analyses, the new species more closely resembles *Trigodonops lopesi* and *Mixotoxodon larensis* Van Frank, 1957 because it has more taxonomical affinity, we consider that the two species are anatomically indistinguishable. We also concluded that differences of *Toxodon* and *Trigodonops* regarding the morphology of the incisors are not related to wear or ontogeny, it should be considered as an important taxonomic character for the validity of both genera. Therefore, ‘*Piauhytherium*’ cannot be regarded as a valid genus, and here it is recognized as synonymous of *Trigodonops lopesi* Kraglievich, 1930 and the name have priority over ‘*Piauytherium capivarae*’ by order of publication.

Keywords: Toxodontidae, '*Piauhytherium capivarae*', *Trigodonops lopesi*, taxonomy, Late Pleistocene, Brazil.

Introduction

Notoungulata are a large mammalian clade originated in South America with a long evolutionary history, high taxonomic and morphological diversity, spanning over 140 genera and 13 families (Cifelli, 1985; Croft, 1999; Bond *et al.*, 1995; Braunn *et al.*, 2014; Carillo *et al.*, 2018). The two suborders of the Notoungulata had divergent radiation: 'Typotheria' is a paraphyletic group that includes the most basal ungulates, small and medium-sized animals, similar to small rodents; whereas Toxodontia, which includes the largest representatives of the group, resembling rhinos and modern hippopotamus (Simpson, 1980; Cifelli, 1993; Bond, 1986; McKenna & Bell, 1997; Croft, 1999; Croft *et al.*, 2004).

The Toxodontia included the medium to large notoungulates, animals that had a body mass greater than one tonne (Fariña, 1998, Braunn & Ribeiro, 2017). The representatives of this group were assigned among five families: Isotemnidae, Notohippidae, Leontiniidae, Homalodotheriidae, and Toxodontidae (Billet, 2011). Nasif *et al.* (2000) performed a comprehensive phylogenetic analysis, but excluded the most fragmentary and poorly diagnosed skeletal remains from the analysis, recognizing only two subfamilies for the order, Nesodontinae, and Toxodontinae.

The Toxodontinae is a very diverse subfamily that shares characteristics as hypsodontia with the continuous growth of highly crowned teeth, commonly associated with ecological food adaptation like heterotrophic incisors and anterior teeth with a transversely wide matrix (Bond *et al.*, 2006). The fossil remains of these taxa are usually abundant in the

megafaunal assemblages, as they were well represented in the paleontological record of the South America.

Among these, only the toxodontids were recognized in the late Pleistocene of Brazil. The taxa described between the 1940s-1950s based on severely broken fossil material, and therefore difficult to identify, are considered invalid for some authors (Cartelle, 1992; Cartelle, 1994; Bond *et al.*, 2006; Nasif *et al.*, 2000; Billet 2011). In Brazil, four genera are recognized: *Toxodon*, *Trigodonops*, *Mixotoxodon*, and *Piauhitherium* (Cartelle, 1994; Mendonça, 2007, 2012; Guérin & Faure, 2013).

The Toxodontidae is recorded in Pleistocene deposits in the Brazilian Intertropical Region since the 19th century (Cope, 1886), in the Bahia State. Nevertheless, of the fossil record in northeastern Brazil, the toxodontids are often identified as '*Toxodon*'.

In this paper we describe the most complete fossil remnant of *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921) Kraglievich, 1930, which was originally described on the basis of a partially preserved right jaw from the Alto Rio Juruá, State of Acre in Brazil; and has been registered sporadically in the Brazilian territory (Fig. 1) (Paula Couto, 1954, 1982; Cartelle, 1994; Rancy, 1999; Nascimento, 2008). Herein, we performed a systematic and filogenetic revision of *Trigodonops lopesi*, including in this species the materials previously described as '*Piauhitherium capivarae*'. [Insert Fig. 1 here]

Material and methods

Institutional Abbreviations: **FUMDHAM**, Fundação Museu do Homem Americano; **MHNT**, Museu de História Natural de Taubaté; **UNIR-PLV**, Universidade Federal de Rondônia, Paleontology of Vertebrate Collection; **DGEO-CTG-UFPE**, Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco; **DGM**;

Departamento Nacional de Produção Mineral; **MCL**; Paleomastozoology Collection of Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais; **AMNH**; American Museum of Natural History; and **MBLUZ**; Museum of Biology at the University of Zulia.

Anatomical Abbreviations: **Nc**, nuchal crest; **Fn**, frontal; **N**, nasal bone; **Php**, The palatine horizontal process; **Fm**, foramen magnum; **Fr**, frontal; **Is**, interpalatine suture; **Ss**, sagittal suture; **Pm**, mastoid process; **V**, vómer; **Cn**, nuchal crest; **Coc**, occipital central concavity; **Oc**, occipital condyle; **Php**, palatine horizontal process; **Pcs**, parasagittal crest; **Zp**, zygomatic process; **Gc**, glenoid cavity; **Pgp**, post-glenoid process; **Mc**, meatus crest; **Sfo**, stylo-mastoid foramen; **Gf**, glasseri fissure; **Eam**, external auditory meatus; **Cp**, coronoid process; **Sy**, symphes; **Cpr**, condylar process; **Mfo**, mentonian foramen; **I/i**, upper/lower incisor; **M/m**, upper/lower molar; **P/p**, upper/lower premolar. **MMD** =mesio-distal measurement; **MVL** = vestibulo-lingual measure. Lowerteeth: **Lprot**= protocone width; **Lmet** = metalo; **Lprotni** = protoconid width; **Lpara** = paraconid width; **Lmeta** = metaconid width; **Lento** = entoconid width; **Lhip** =hypoconulid width. Upper teeth: **Lhipo** = hypocone width; **Lmeta** = metacone width; **Lproto** = protocone width; **Lpar** = paracone width; and **Lmetalo**= metalo width.

Taxonomic Analysis

The type specimen of '*Piauihytherium capivarae*' (FUMDHAM 1302-188265) is deposited in the collection of megafauna from the Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM), Centro Cultural Sérgio Motta, in São Raimundo Nonato city, Piauí State, Brazil. We analyzed all materials assigned to this taxon: skulls, jaw and isolated teeth from Lagoa dos Porcos, Lagoa Quari, and Antônio sites, all recovered at the Parque Nacional da Serra da Capivara.

Other putative Quaternary toxodontids from Brazil were also analysed, such as *Toxodon platensis* (MHNT-VT-1143), one of the most complete skulls that have been found in Brazil, deposited at the Museum of Natural History of Taubaté (MHNT), and other materials deposited in the collection of Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM) (*e.g.* FUMDHAM 1302-186001) and Departamento de Geologia of the Universidade Federal de Pernambuco ((DGEO-CTG-UFPE 8530 and DGEO-CTG-UFPE 8531); were analyzed the materials of *Trigodonops lopesi* deposited at the collection of Departamento de Produção Mineral of Brazil (DGM-55M). Other analysed specimens followed literature pictures and original descriptions published in the literature (see Van Frank, 1957; Ríncon, 2011; Cartelle, 1992, 1994; Laurito, 1993; Lucas *et al.*, 1997; Paula Couto, 1944, 1954, 1982; Rancy, 1999; Mendonça, 2007; and Nascimento, 2008). A complete list of the examined specimens is present as supplementary materials.

The measurements were taken with a pachymeter Mitutoyo® 0.05 x 150 mm, digital calipers (0.02 mm) and Starret® 600 mm (24"), and 2 m PVC tape measure. The photographs were taken with Canon® t6i digital camera. The cranial and dental terminology follows Paula Couto (1979) and Cartelle (1992), with some additions from Van Frank (1957) and Laurito (1993) for the lower dentition.

Phylogenetic Analysis

The data matrix is based on the characters published in Forasiepi *et al.* (2015), and revised by Bonini *et al.* (2017) and Carrillo *et al.* (2018). It was performed in order to evaluate the phylogenetic relationship of three *Trigodonops*, *Mixotoxodon*, and *Piauhetherium*; all of these, monotypic genera. The data matrix presents the same 59 characters (cranial and dental), and 27 included taxa; as *Nesodon taweret* and *N. Imbricatus*; and *Xotodon cristatus* and *X.*

major were assigned in data matrix as a single taxon (*Nesodon* and *Xotodon*). The data matrix included new data of *Trigodonops*, which was coded based on the examination of the type specimen (DGM 55-M), and original descriptions and literature pictures (Cartelle, 1992; Nascimento, 2008). Some characters coded for “*Piauhytherium*” were revised and modified based on the direct examination of the specimen by the first author. The list of modified characters is present as supplementary material.

The morphological matrix was submitted to a maximum parsimony analysis with TNT 1.5 (Goloboff & Catalano, 2016) with Tree Bisection Reconnection (TBR) using 1000 replications, and retaining 10 trees for replication. The morphological matrix is available as supplementary material (supplementary material 1). Bremer supports and tree scores were calculated with TNT 1.5.

Sistematic Paleontology

Order†**Notoungulata** Roth, 1901
 Family †**Toxodontidae** Owen, 1845
 Subfamily †**Toxodontinae** Owen, 1845
 Genus†***Trigodonops*** Kraglievich, 1930
 †***Trigodonops lopesi*** (Roxo, 1921) Kraglievich, 1930

2013 †***Piauhytherium capivarae*** Guérin & Faure: 35, pl. figs 1-4, 6-10.

Holotype. DGM-55M, anterior right fragment of a dentary with p2-3 and m1-2 (fig. 2 A, B and C).

Hypodigma. The type, and a complete preserved skull (FUMDHAM 1302-188265); incomplete skull of a juvenile specimen (FUMDHAM 1302-185391); skull fragments (FUMDHAM1302-188265, 108998-1); lower dentary (FUMDHAM 1302-187141-1, 186942-

1); partial right dentary with p3 and m1-2 (FUMDHAM 1302-187141); partial right dentary with p2-3 and m1-3 (FUMDHAM 1302-185393-1); a left dentary with m2-3 (FUMDHAM 1302-185393-2); isolated incisor (FUMDHAM A-7373), and right m2 (FUMDHAM 196669).

New diagnosis. Differs from other toxodontids, in exception of *Toxodon*, in the presence of procumbent incisors located well below the tooth series. Differs from *Toxodon* in the presence of a narrow anterior symphysis with little divergent borders. Differs from *Calchaquitherium*, *Hyperoxotodon*, *Xotodon*, *Scarritia* and *Leontinia* in the absence of upraised symphysis and incisors. Differs from *Gyrinodon*, *Pericotoxodon*, *Hoffstetterius* and *Dinotoxodon* in the absence of a ventral extension of the horizontal ramus of dentary. Differs from *Hoffstetterius*, *Palyeidodon*, *Paratrigodon*, *Trigodon*, *Xotodon*, *Adinotherium* and *Nesodon* in the absence of very vaulted, with horn base, frontal bones. Other characters that also identify the genus are: dentary with anterior portion rounded and not compressed near lower mandible; mandibular branches with lateral expansion in ventral region; premaxilla and symphyseal region of the jaw diverging rostrally; deep groove meta-entoconid in m1; which is mild or absent in m2. In adults, all lower premolars lack the lingual enamel coverage; lower molars with a less marked or even absent meta-entoconid fold in m1-2; lower and upper incisors semicircularly implanted, longitudinally curved and rounded, and not flattened buccolingually; and well-developed third lower incisor.

Type Geographic Occurrence. Alto Rio Juruá locality, Acre State, Brazil.

Description. The skull (FUMDHAM 188265) is practically complete and without deforming. It presents a completely fused symphysis and non-visible sutures, indicating that it belonged

to an adult specimen. The molars and premolars are included in the alveolar cavity, but the incisors are missing. The FUMDHAM 185391 skull is fractured into two parts. The anterior part preserves the premaxilla, the left and right maxilla adjacent to the palatal region. The occipital region is below the posterior half of the zygomatic arc, a right basilar part, the basisphenoid bone, and the foramen magnum near the occipital condyles. It is a juvenile animal because the size is considerably smaller than the adult one (FUMDHAM 188265). The premolars and molars are present. The premaxilla of this specimen measure 136.19 mm in length and 89.37 mm in width; it preserved four incisors.

Dorsal view (Figure 3A). The skull (FUMDHAM 188265) has a tapered and rounded rostral face, which is higher in the parietal portion. It measures 71 cm in total length (L) between the premaxilla and the top of the nuchal crest (Nc). The sagittal crest is short, measuring 60 mm long, high and thinner in the middle portion (17. 21 mm). Each ridge forms a continuous curved line that diverges at the middle of the parietal region, widening distally (44.75 mm), and ending first at the nuchal crest where the two lines of the parietal bones appear unite medially. Laterally, the edge of the parietal bone rises, sloping upward, and delimited by the temporal fossa.

The frontal (Fn) is anteroposteriorly inclined forward and upward; is broad and transversely convex, measuring 168.26 mm, and becoming concave in front of the orbit opening. The nasal bone (N) follows rectilinear to the opening, which is rounded and measures 89.45 mm in wide and 82.22 mm in high. The nasal septum forms a bulge in the medial portion, measuring 19.54 mm. The premaxilla is strong, short and rounded. It gently ventrally rises at the level of the incisors and is directed down caudally, measuring 34 cm in circumference. The premaxilla has four sub-triangular shaped alveoli.

Ventral view (Figure 3B). FUMDHAM 188265 shows a broad palate, markedly triangular, extending from the M3 to the premaxilla, becoming increasingly rounded. The palate width, mesiodistally at the level of the last molars, measures 123.13 mm, whereas measures buccolingually 229.75 mm. [Insert Fig. 2 here].

The palatine horizontal process (Php) is slightly concave, and the interpalatine cleft measures 188.79 mm. The larger palatine foramen is located distally at the level of M2. On the anterior rostral surface, the premaxilla is short and measures buccolingually 122.60 mm. The edges of the jaw form a rounded barrier that converges caudo-rostrally to the first premolar, where the teeth separate into two V-shaped mesiodistally diverge structures. In the ventral portion of the palate, the pterygoid bones converge into a triangular-shaped structure.

Lateral view (Figure 3C, 3C'). FUMDHAM 188265 shows the jugal and squamous bones forming the robust arch-shaped zygomatic process (Zp), measuring 25 cm in width and 132 mm at maximum height. The eye-opening is larger and dorsoventrally measures 100.74 mm, and 68.65 mm ventrorostrally. Inferiorly, a large suborbital foramen extends to the beginning of M1. The ears (figure 2C') are well-preserved and have almost the same measurements for both sides. The external auditory meatus measures 20.10 mm, and the glenoid cavity 16.47 mm. The postglenoid process is short and thick, measuring 35.67 mm. The glasseri fissure measures 11.61 mm, the meatus crest measures 13.16 mm in width, and the styliiform foramen measures 65.02 mm at height. The paraoccipital process is high and runs ventrally to the ear canal, measuring 27.35 mm wide and 154.76 mm at height.

Occipital View (Figure 3D). The occipital region of the FUMDHAM 188265 skull is robust, with its dorsoventrally maximum width reaching 35.0 cm, which is of a similar dimension to the height (measured between the occipital condyles and the upper nuchal edge). The upper

portion of the skull has a well-arched, backward semicircular shape with a concave aspect in the posterior direction. The center of the occipital region tends to flatten between the prominent nuchal dorsal ridges on each side of the skull, sloping upward before the external occipital protuberance. The occipital suture measures dorsoventrally 24.0 cm, and shows a slight mesial roughness and two abaxial ridges that are limited at the condylar level, diverging towards the occipital crest. The foramen magnum (Fm) is oval and has a transverse diameter of 58.11 mm and anteroposterior diameter of 53.90 mm. Occipital condyles are about the same size, an average of 53.0 mm. [Insert Fig. 3 here]

Dentition.

Upper teeth (Figure 3B', Figure 4B', Table 1). In the maxilla of the FUMDHAM 188265 specimen, the upper molars are preserved (right series P1-4 and M1-3, and left series P2-3 and M1-3). The upper and lower incisors (FUMDHAM 185391) are curved longitudinally. They are implanted at an arcuate shape. I1-2 are the smallest teeth in the series, showing a flat occlusal face and a narrow strip of lingo-distal enamel.

The buccolabial face has an enamel thick strip that completely covers it. These teeth have almost the same size and are more ventral than I3, which in cross-section possesses a more oval and slightly curved occlusal surface by intense wear. The superior premolars are molariform, being P1 the most cylindrical and the smallest of the dental series. It has two longitudinal strips of enamel covering the buccal and distal surfaces, the narrow one being lingual. The P2-3 have a sub-quadrangular shape and, on their buccal face, a thick layer of enamel and a slight longitudinal groove, which divides the tooth into two lobes. In mesial view, both teeth have two parallel bands of longitudinal enamel. The P4 is similar to the other

premolars, being the largest of the series, and showing a molar shape. The buccal surface is covered with enamel, and the lingual surface has a longitudinal enamel narrow strip.

The M1-2 are very similar to each other, showing a thick enamel protoloph, rounded shape, and robust size. The anterior fold is marked and more open in M2 than in M1, whereas in M3 it is shorter and sharper. The protoloph is protruded and rounded, whereas the hypocone forms a sharper mesiodistal angle. In the labial view, all molars are transversely and longitudinally convex. [Insert Fig. 4 here]

Lower teeth (Figure 5B', Table 1). The lower premolars of *Trigodonops* have no enamel at lingual surface. These teeth show a trapezoid shape, which variates according to the each tooth. p1 is the smallest and has a rudimentary triangular shape. The p2-4 show a deep enamel groove separating the talonid and trigonid at the labial surface. Comparatively, the trigonid is relatively longer than the talonid.

The m1-2 have a fully enamel-coated buccal face, whereas, in lingual view, the enamel is divided into three bands that cover the metaconid, entoconid, and the ento-hypoconulid fold. The hypoconulid and protoconid are devoid of enamel. In the labial view, m1 presents the shortest trigonid relative to talonid. Trigonid and talonid are separated by the large fold of the oral enamel. The m2 is morphologically similar to m1; however, at the lingual face shows a developed meta-entoconid enamel fold. The m3 is longitudinally the largest tooth in the series. In the lingual view, it does not present enamel folds, but a soft distal (entohypoconulid) and mesial (meta-entoconid) groove.

Dentary (Figures 5 A, B, C, and D). FUMDHAM 187141-1 has only the complete left side with a broken coronoid process. The condyle is transversely expanded, and its edges are rounded. The right side preserved only the mandibular body. The mandibular ramus and the M3 were lost.

Crosswise, its length is 58 cm, measured anteriorly from the incisors to the ascending limb. The ascending limb is very high (33 cm) and forms a horizontal angle of almost 90° upward to the jaw body; laterally, the edges are almost flat and widen in the anterior portion of M3, where the body maintains its height to the region of the incisives. The symphysis extends posteriorly to M1, is completely fused and does not diverge rostrally, forming a large narrow U-shaped lingual drip.

It has the same shape as the rostral region and keeps the edges rounded without lateral expansion. The mental foramen is large (12.41 mm) and opens ventrally between the distal portion of P4 and mesial face of M1. FUMDHAM 185393-1 and FUMDHAM 185393-2 are fragmented and separated but, probably, belonged to the same juvenile individual. [Insert Fig. 5 here]

FUMDHAM 185393-1 has the coronoid process still present. Its angle is markedly perpendicular to the body of the mandible. Anteriorly, at the incisive portion, there is sediment and pebble encrustation. The premolars, molars and symphyseal portion are identifiable. [Insert table 1 here]

Comparative analysis with *Toxodon platensis* (Fig. 5 A-D)

Vista dorsal. The premaxilla of *Trigodonops lopesi* is cylindrical in shape (FUMDHAM 188265 and FUMDHAM 185391) and is very different from the one of *Toxodon platensis* (MHNT-VT 1143 from São Bento do Una Pernambuco; FUMDHAM 186001), the most well-known and recorded species for the northeastern Brazil. In *Toxodon platensis*, the premaxilla is much wider and rostrally flattened, with the teeth following the pattern of maxillary distribution, being rectilinear and with a much laterally projected I3. Furthermore, the alveoli also have the same distally extended lip shape, whereas the specimen of *Tr. lopesi* here in

studied are triangular. The nasal bone is tall and has a rostral protuberance, as observed in *T. platensis*.

The sagittal crest of *Toxodon platensis* (MHNT-VT 1143; DGEO-CTG-UFPE 8530) is longer and thinner (0.84 cm, 1.02 cm respectively) than the one present on FUMDHAM-1302-188265 (3.9 cm). The frontal of *T. platensis* (MHNT-VT 1143) is much wider and narrower posteriorly, before the sagittal crest. This one is flat and limits the shape of the notably triangular frontal bone, FUMDHAM 188265 shows the same wider and convex region.

The nuchal crest is strongly posteriorly projected, as observed in juvenile individuals studied by Cartelle 1992 (Fig. 222), such as MCL 5191. The premaxilla length of the Bahia species (MCL 5191) is also similar to the juvenile specimen of Piauí (FUMDHAM 185391), as both show a similar size (25 mm) and similar width of the incisive edge (22 mm).

Vista lateral. The skull of *Toxodon platensis* is shorter in height (65.55 cm) and also longer (80.81 cm) in length than the one of FUMDHAM 1302-188265 (71 cm). FUMDHAM 1302-188265 has a cylindrical premaxillary region, whereas *T. platensis* shows an ample projection of the premaxillary bones. MHNT-VT-1143 probably had the nasal projecting slightly upwards at more than one direction, whereas in *Tr. lopesi* (FUMDHAM 1302-188265) this projection is not so evident.

The top of the skull in all analyzed specimens of *T. platensis* has almost the same right angle, comparing to the anterior frontal region; whereas in *Tr. Lopesi*, this angle is accentuated (see Figure 2C). The zygomatic process in FUMDHAM 1302-188265 is markedly higher at the middle portion and is more inclined than the one of *T. platensis*; however, the maximum width of the zygomatic process is almost the same.

The large mentonian foramen of the dentary of *T. platensis* is located under the alveolus of the trigonid of the first lower molar in (FUMDHAM 187141-1), which is similar to the condition of *Tr. lopesi* (see DGM 55-M, Fig. 2A, type specimen; and UNIR-PLV-M013, analyzed by Nascimento, 2008).

The coronoid process of FUMDHAM 185393-1 is very similar to the one observed in *M. larensis* (see AMNH 48854 – Van Frank, 1957, Fig. 29). However, in the Piauí specimen, this region appears to be more robust and rounder, which can be a result of natural phenotypic plasticity. The condylar process of AMNH 48854 is anteriorly projected, a similar condition as observed in FUMDHAM 185393-1. The incisive portion of FUMDHAM 185393-1 is very similar to the one of the Venezuelan specimen (AMNH 48854), being short and less broad than in *T. platensis*.

The incisive portion of AMNH 48854 is distally projected and recurved, bearing rounded edges. This morphology is similar to the one observed for the specimen UNIR-PLV-M013 (Nascimento, 2008). In addition, these specimens show the same configuration of the lingual valley, which forms an extensive lingual drip in the posterior region of the mandible.

[Insert Fig. 6 here]

The symphysis of the mandible of FUMDHAM 185393-1 ends at the level of M1, a condition characteristic repeated in UNIR-PLV-M013, FUMDHAM 187141-1, and also in the holotype of *Tr. lopesi* (DGM-55M). This character is inferred by Van Frank (1957) to also be present at the same level for the specimen AMNH 48854, as the material was fractured and posteriorly reconstructed.

Ventral view. The MHNT-VT 1143 specimen of *Toxodon platensis* shows a more triangular-shaped palatine region in comparison to the Piauí specimens. The specimens of *Trigodonops lopesi* show a narrower region, with a round shape near the premaxilla, and following the

insertion of the incisors in the maxilla (FUMDHAM 1302-188265). It is possible to observe the lingual valley in the specimen FUMDHAM 187141-1, which has a very similar to the one found in the specimen UNIR-PLV-M013. These specimens have the same type of dental incision, with a deep lingual drip located more distally to the teeth incision.

Occipital View. The occipital region of *Toxodon platensis* is lower than the one of *Trigodonops Lopesi*. Moreover, *Tr. lopesi* has a more marked nuchal crest, which forms a large half-circle arch that characterizes the concavity of the parietals in FUMDHAM 1302-188265. The external occipital protuberance of the juvenile specimens FUMDHAM 185391, from Piauí, and MCL 5191, from the Toca dos Ossos, State of Bahia (Fig. 222 in Cartelle, 1992), are very similar, as they show the same marked concave and rough configuration of the parietals.

The nuchal crest of FUMDHAM 185391 is evidently arched, in a similar shape to the one of MCL 5191, but slightly lower than in FUMDHAM 1302-188265. We believe that this morphology is a consequence of the incomplete ontogenetic stage of the specimen of Bahia, as the specimen FUMDHAM 1302-188265 is certainly an adult individual, which is also the first skull of an adult specimen of *Tr. lopesi* that have been described so far.

Dentition. The incisors of *Toxodon platensis* are much wider and flattened labiolingually than in the specimens analyzed here. Curiously, the incisors of FUMDHAM 185391 are very similar to the juvenile specimens of *Trigodonops lopesi* from Toca dos Ossos, Bahia state (MCL 5218 in Cartelle 1992, Fig. 223), which preserved the same configuration of the premaxillary and rostral region. It is noteworthy that the alignment of the incisors forming a semicircle, the longitudinally curved aspect and the triangular section of these teeth in UNIR-PLV-M013 are very similar to the condition observed in DGM 55-M (type specimen of *Tr.*

Lopesi, Fig. 1B), MCL 4385, MCL 4386 (these two analyzed by Cartelle, 1992: Figs. 226, 227, 228); and AMNH 48854 (type specimen of *Mixotoxodon larensis*, illustrated by Van Frank, 1957: Fig. 5A and Fig. 7A).

The lower premolars of FUMDHAM 187141-1 and FUMDHAM 185393-1 are comparable to those of the specimens described by Paula Couto (1956), Cartelle (1992) (MCL 4441, 4431), and Nascimento (2008) (UNIR-PLV-M013). The second and third lower premolars of *Toxodon platensis* show a bilobate shape, similar to the one of *Tr. lopesi*. However, the arrangement of the enamel strips arises in different forms: *Tr. lopesi* has no lingual enamel strips in adults, as observable in FUMDHAM 1187141-1 and FUMDHAM 85393-1, whereas this feature is present in adult specimens of *T. platensis*, as demonstrated by Mendonça (2007).

The lower molars of *T. platensis* are similar in occlusal view to the ones of *Trigodonops lopesi*. However, the arrangement of the lingual enamel folds is quite different; as *Tr. lopesi* does not show a marked first groove of lingual enamel (meta-entoconid) and the trigonid is relatively shorter. The material analyzed by Van Frank (1957) (AMNH 4886; Fig. 6 and 8 A, B, and C) has the enamel of the lingual face of meta-entoconid well marked in the first lower molar; this feature is similar to the m1 of FUMDHAM 187141-1 and FUMDHAM 185393-1, which also have the same arrangement of relatively short enamel band on the lingual face of the metaconid. This same character of lingual enamel grooves was observed by Cartelle (1992) in some materials recovered from Toca dos Ossos in Bahia (MCL 4403, 4467, and 4474; Fig. 248 C, D, and E).

Cartelle (1992) observed that some changes occurred during the wear of the tooth, such as the reduction in the size or presence of labial and lingual grooves, enamel bands; as hypsodont teeth suffer severe wear due to the consume of abrasive resources. Cartelle (1992) also observed that juvenile specimens, whose retains the deciduous dentition, show some

reduced enamel band on the lingual face of the deciduous dentition but lacks it entirely on permanent dentition.

Discussion

'Piauhytherium capivarae' was described by Guérin & Faure (2013) based on an almost complete skeleton found in the locality of Lagoa dos Porcos, Piauí State, Brazil. The fossil material was morphotypically compared with other toxodontids that also occurred in Brazilian territory, but most of the studied material is represented by broken elements, a fact that difficulties the correct specimen identification. Unfortunately, the authors based the description of *'Piauhytherium'* in variable and unusual anatomical characters, such as p4 with very narrow lingual valley, M1 e M2 with sub rectilinear ectolophe to wavy, m3 with marked ento-hipoconid fold, and post cranial features like a metacarpal with relatively larger diaphysis and epiphysis; which are known to present a high degree of phenotypic plasticity (see Cartelle, 1992 for more information). The specimen FUMDHAM 1302-188265, the type specimen of *Piauhytherium capivarae*, represents the most complete Haplodontheriinae currently known, which highlights its importance for the taxonomy and systematic of this group. Notwithstanding, we realized that the description of *Piauhytherium* as proposed by Guérin and Faure (2013) exhibits a combination of characters that do not allow their assignment to a new genus or specimen, as most of these diagnostic characters are also identified in *Trigodonops* and *Mixotoxodon* specimens.

Remarks. Guérin & Faure (2013: 161) considered as diagnostic of *'Piauhytherium capivarae'* the following combination of characters: 'Skull with the front transversely curved and longitudinally forwarded; and weakly depressed longitudinally backwards. The sagittal

ridge is short and thick at the parietal level. The Occipital facet is sub-strongly inclined forward and upward on the two thirds below its central part; above that the rostrum is very hollow'. Curiously, the skull of *Trigodonops* is not known, which does not allow direct comparison with this genus in order to validate these characters as a valid diagnosis for '*Piauhitherium capivarae*'.

Guerín & Faure (2013: 161) also reported that the 'Mandibular symphysis edges converging forward'. This same character is also found in adult specimens of *Trigodonops lopesi* and also in *Mixotoxodon larensis*. Guerín & Faure (2013: 161) emphasized that the 'i3 very strong, whose largest diameter is horizontal'. The same condition is also found in *Trigodonops* and *Mixotoxodon*.

Guerín & Faure (2013: 161) also emphasized that: 'P4 with very narrow lingual valley; its perimeter has three strips of enamel, one covering the entire ectoloph, the other the lingual half of the anterior face of the protoloph; and the last one, the anterior surface of the metaloph (*i.e.* across the entire posterior edge of the lingual valley). M1 and M2 with sub-rectilinear to "wavy" ectolof; an enamel band covers the ectoloph; another limits the whole valley and extends back almost to the distolabial angle of the tooth; the third covers almost the entire mesial surface of the protoloph'. Again, *Trigodonops* does not show any preserved upper molar currently known in order to allow comparisons with '*Piauhitherium*'.

Guerín & Faure (2013: 161) describe that 'p3 and p4 with shallow labial sinclinal and marked lingual synclinal, p4 short and broad, with the labial face covered with enamel, but devoid of enamel on the lingual face'. The adult specimens of *Trigodonops lopesi* show the same pattern of enamel on the labial and lingual faces of p4. The problematic of the description of Guerín & Faure (2013) is based on the comparison with a juvenile individual of *Tr. lopesi*, which died still with the deciduous premolars (*i.e.* dp3 and dp4). The juvenile individuals of *Tr. lopesi* frequently show reduced or vestigial traces of enamel on dp4,

whereas adult specimens with permanent dentition lack entirely the enamel band at lingual face of p4. Based on this, this character is also not valid as the authors compared individuals in different stages of development (*i.e.* they compared a deciduous premolar with a permanent one).

Guerín & Faure (2013: 161) also stated: ‘m1 with enamel on the lingual face of the metaconid; m2 with three grooves including a small meta-entoconid fold; and m3 with a sharp ento-hypoconid fold’. Curiously, the same pattern is also present among some specimens of *Tr. lopesi* and *Mixotoxodon larensis*, which also invalidates the character as diagnostic of ‘*Piauhytherium capivarae*’.

Guerín & Faure (2013) mentioned that *Trigodonops lopesi* has the horizontal branch wider and above all much higher than ‘*Piauhytherium*’ (150 mm *Tr. lopesi* and 113 a 118 mm ‘*Piauhytherium*’). Notwithstanding, the authors have not compared with a larger sample in order to evaluate the variability of this character; another critic is regarding the ontogenetic stage of the type specimen of *Tr. lopesi*, as it represents a juvenile specimen. Two points need discussion: (i) the specimens represent different ontogenetic stages; (ii) the authors does not measure other specimens assigned to *Tr. lopesi* and *Mixotoxodon larensis* in order to evaluate the natural variability of the taxon.

Guerín & Faure (2013) mentioned that the symphysis of *Mixotoxodon* reaches at maximum the half of m1; whereas the condition of ‘*Piauhytherium*’ reaches the embrasure of m1-2. Curiously, the more dorsal parte of the symphysis of ‘*Piauhytherium*’ reaches the p4-m1 embasure, whereas the more ventral extension reaches the m1-m2 embasure level. *Falcontodon* has its symphysis reaching the level of m1-2 embasure, but it is possible to see the dorsal parte of the symphysis forming a bone ‘bridge’ merging the two hemimandibles at the level of the p4-m1 embasure (Carrillo *et al.* 2018, Fig. 16 B-C), in a similar way, but less developed than the one of ‘*Piauhytherium*’. Other differences are also highlighted by Guerín

& Faure (2013: 166): ‘the anterior edge of the ascending branch is approximately perpendicular to the occlusal plane, the ascending branch is less rounded, the condyle is significantly lower and the disposition of the incisors is different’. However, there are no significant differences between the condition present in the type specimen of *Mixotoxodon* and ‘*Piauhytherium*’ that could be considered as of generic validity. The differences expressed by Guerín & Faure (2013) are more likely a result of natural phenotypic plasticity of a single species.

Guerín & Faure (2013: 168) considered the p3 of *Mixotoxodon* as very similar to the one of ‘*Piauhytherium*’, with the difference in the extension of the enamel on lingual face of this tooth. Nevertheless, the enamel development on the lingual wall in *Mixotoxodon* is variable (see Rincon, 2011); and juvenile specimens of *Trigodonops* shows a reduced enamel band on the lingual wall of dp3, whereas the adults lacks it entirely on the lingual wall of p3. The presence of a deeper labial fold on the type specimen of *Tr. lopesi* is used as an evidence for the validity of ‘*Piauhytherium*’ by Guerín & Faure (2013); however, as previously mentioned, the specimen DGM 55-M represents a juvenile individual, with still retains its deciduous dentition. The deciduous premolars of *Tr. lopesi* show a deeper labial fold in comparison with the permanente dentition. The specimen FUMDHAM 188265 represents an adult individual, which explains the difference in the degree of lingual inflexion of the labial fold. Other differences pointed by Guerín & Faure (2013) regarding the lower molars could be related to natural phenotypic plasticity, as specimens of *Mixotoxodon* show similar variability on their lower molars robustness and structures development (see Rincon, 2011).

Based on the morphological analysis, there is no diagnostic character considered by Guerín & Faure (2013) in order to validate ‘*Piauhytherium*’ as a valid taxon. The differences provided by the authors to justify the differences from *Trigodonops lopesi* are subtle. The

authors compared two individuals in different stages of development and considered every minimum difference (most of them qualitative evidence) as diagnostic inter-generic evidence.

However, new specimens assigned to *Mixotoxodon* and in this paper to *Trigodonops*, including adult specimens of the last, confirms that these minimum differences are more likely a result of natural phenotypic plasticity and ontogenetic variables. In addition, the same explanation should be inferred to *Mixotoxodon*, as the differences from *Trigodonops* are also as subtle as those provided for the validity of '*Piauhytherium*'.

These three taxa differs from any other toxodontid in the morphology and position of the anterior part of the symphysis and incisors; nevertheless, they do not show any reliable difference between them that support the validity of the description of three co-existing genera, but natural variability of a single species (see the phylogenetic analysis for more details).

Phylogenetic analysis and the taxonomic validity of *Trigodonops*, *Mixotoxodon* and *Piauhytherium*

The phylogenetic analysis (Fig. 7) recovered eight most parsimonious trees (score: 201; CI: 0.42; RI: 0.66); nevertheless, most of the supports recovered by Bremer Support are low. Based on the results of the phylogenetic analysis, *Trigodonops*, *Mixotoxodon* and *Piauhytherium* are recovered as a monophyletic group. The evidence at hand supports our review about the absence of diagnostic traits in order to support the validity of *Mixotoxodon* and *Piauhytherium* as independent genera from *Trigodonops*. These genera are supported as a single lineage by the phylogenetic analysis based on the presence of a well-developed anterior fold on m1-2 (character 48⁰).

Trigodonops, *Mixotoxodon* and *Piauhytherium* are recovered as the sister taxon of *Falcontoxodon* by the presence of a sigmoid zygomatic arch (character 7¹). These taxa are

recovered as the sister group of *Gyrinodon* by the presence of a deep and narrow labial groove of the molars (54²).

When *Trigodonops*, *Mixotoxodon* and *Piauhytherium* are considered as a single taxon (i.e. *Trigodonops*) (tree scores: 201; CI: 0.42; RI: 0.64), the phylogenetic analysis recovered the presence of procumbent incisors and symphysis, well below the cheek tooth series (character 18¹); absence of upper canine (23¹); absence of a diastema behind i3 (42⁰); and well-developed anterior fold (paraconid-metaconid) of m1-2 (48⁰), as autapomorphies of *Trigodonops*. This combination of characters differs *Trigodonops* from any other toxodontid described so far. The analysis also recovered a sigmoid zygomatic arch (character 7¹) as evidence in the support of the sister relation of *Trigodonops* + *Falcontoxodon*. Similarly, a deep and narrow labial groove of the molars (54²) was recovered as a synapomorphy of *Gyrinodon* + (*Trigodonops* + *Falcontoxodon*).

The taxonomic analysis of materials from the Lagoa dos Porcos site described by Guerín & Faure (2013) shows a clear affinity with *Trigodonops lopesi* (Kraglievish, 1930), as well as *Mixotoxodon larensis* (Van Frank, 1957), strongly suggesting that the two species are taxonomically indistinguishable, corroborating previous studies, such as Cartelle (1992), Mendonça (2007), and Nascimento (2011). Bond *et al.* (2006) indicated new findings of *Tr. lopesi* and *M. larensis* from the Urumaco Formation, Venezuela, concluding that both taxa are difficult to be taxonomically separate. Laurito (1993) concluded that the materials of these two species from the locality of the Brejo dos Berrante province, Costa Rica, are indistinguishable between the two species in question. [Insert Fig. 7 here]

Taxonomic analysis of *Trigodonops*, *Mixotoxodon* and *Piauhytherium*

The materials described in this study present the same combination of the characters proposed by Van Frank (1957) for '*Mixotoxodon larensis*', namely: dental with rounded and not flattened anterior portion near the symphysis (Figures 3 A, B, C, and D), mandibular branches with lateral expansion in the ventral region; lower molars with deep meta-entoconid sulcus on m1 and mild or absent on m2; lower premolars without lingual enamel coverage; m1 without metaconid enamel coverage; and well-developed third lower incisor (figure 3 F) (Laurito, 1993).

Trigodonops lopesi was described as a new species by Kraglievish (1930) based on a fragmentary dentary from the Alto Rio Juruá, Acre State, which has been stored in a collection and little reported in Brazil or outside. Our analysis strongly suggests that the type material of *Tr. lopesi* is a juvenile animal based on the relatively smaller size, large mentonian foramen below p4; and presence of a lingual enamel stripe in the fourth lower premolar; this last character have been historically considered as a feature of deciduous premolars (Roxo, 1921; Kraglievisch, 1930; Paula Couto 1954). Curiously, Roxo (1921) does not add this feature in his illustration of the same specimen.

However, Kraglievish (1930) added a thin layer of lingual enamel on p4. The presence of enamel bands on the lingual face of lower forth premolars is identified as a variable character by several authors (see Roxo, 1921; Kraglievisch, 1930; Paula Couto 1954; Cartelle, 1992), as it disappears with wear and during the ontogenetic growth of the individual due to the absence of this feature in permanent forth lower premolars, as discussed. We did not observe the presence of this structure in any of the materials examined for this study.

Cartelle (1992) concluded that the presence of lingual strips of enamel on the lingual face of lower p4 shows no diagnostic value, as its presence is evidently variable among the specimens of *Trigodonops lopesi*. This conclusion is followed here, with the presence of

enamel strips on the lingual face of the fourth lower premolar as a non-diagnostic feature for the Pleistocene Brazilian toxodontids.

We also concluded that differences of *Toxodon* and *Trigodonops* regarding the morphology of the incisors are not related to wear or ontogeny. Therefore, it should be considered as an important taxonomic character for the validity of both genera. Guérin & Faure (2013) indicate that the lower dentition of '*Piauhitherium capivarae*' is distinguishable from *Mixotoxodon larensis* by the presence of a deep lip edge fold on P4, absence of enamel on the lingual face of the metaconid of M1 (Figure 3 H), and absence of a small meta-entoconid fold on M2. Our results indicate that this fold is present and can be observed in the 3D figure (see the specimen FUMDHM 187141-1 – Figure 3A, B, C, D).

Cartelle (1992) concluded that the presence of these folds are variably present among the materials assigned to *Trigodonops lopesi* from Bahia. According to him, the ontogenetic stage of the animal result in morphological changes on the teeth structure, as some features may be present in juvenile stages and absent due to wear in adult individuals, a fact observed in the specimen FUMDHAM187141-1 (Figure 3B'). This material has very pronounced wear on the teeth and no lingual enamel strip on any of the lower premolars. Additionally, the lingual fold has a more "open" shape, suggesting some degree of variability among younger and older stages of development.

Based on this, this feature should not be taken into account for taxonomic descriptions of new taxa. Van Frank (1957) illustrates this same variation of this feature in figure 8B, which describes the molars of U.C.M.P. No. V4201/37040 that lack a lingual ento-hypoconid fold on M3. This groove can be observed in FUMDHAM 185393-1, though not pronounced. This condition indicates that this specimen is an adult with a pronounced degree of wear. Based on the provided evidence, it is possible to conclude that these folds disappear on teeth

with advanced degree of wear. Rincón et al. (1993) demonstrated this same variation in the specimen MBLUZ-P-3990 (Figure 2H), from Mene de Inciarte.

The type specimen of *Mixotoxodon larensis* shows a broken posterior edge of the symphysis; which lead Van Frank to assume that it should probably reached the m1. The symphysis of the specimen FUMDHAM 187141-1 is positioned at the level of m1, a similar condition to AMNH 4886. The lingual valley of *Mixotoxodon larensis* is narrow and “U” shaped; and the lingual drip is large, as demonstrated by Van Frank (1957), and Laurito (1993) for a Costa Rica specimen (CFM-846). A similar morphology was also presented for the specimen MNIR-PLV-M013, described by Nascimento (2008) as *Trigodonops lopesi*.

The specimen (MNCR-CFM 846) collected by Valerio in 1938, in Costa Rica, and illustrated by Lucas et al. (1997), is the only known complete skull of *Mixotoxodon larensis*. The photograph of the specimen allows the observation that this specimen is very similar to the specimens of *Trigodonops lopesi* studied here. The specimens appear to have the same size and configuration of the rostral extremity of the skull, with a tapered and rounded shape. In addition, the ear height and the orbital shape are extremely similar.

The teeth of the Brazilian specimens of *Trigodonops lopesi* show similar measurements to those of the specimens described by Van Frank (1957), and Lucas et al. (1997) (Table 1). We consider that the incisors of this species constitute one of the most important characteristics for its diagnosis; as they show a labially narrow ovoid shape. When compared to *Toxodon platensis*, the incisors of *Tr. lopesi* are different, as they are much more labio-lingually flat than those of *T. platensis*, which have much narrower labial incisors, which forms a ‘shovel-shaped’ structure. The premaxilla of *Tr. lopesi* is also wider, flatter and has a different tooth arrangement, as shown in specimen FUMDHAM 186001 (Fig. 5). The semicircular arrangement of the incisors of *Tr. lopesi* can be observed in figure 3B and 3F. This diagnostic feature was previously demonstrated by Cartelle (1992).

It is evident from our analysis that the specimens studied here should be considered as a distinct taxon from *Toxodon*, based on provided morphological characters, such as the very dorsoventrally low skull of *T. platensis* (Figure 2C). Moreover, the structure of the cranial roof of *Tr. lopesi* is very different from the one of *T. platensis*, with the frontal and parietal in the same sagittal plane, forming an almost right angle in the occipital region, gently pointing forward and downward; and presenting a nuchal crest of the occipital region as the highest point of the head (Figure 2 D).

We consider that ‘*Piauytherium*’ cannot be regarded as a valid genus, and here it is recognized as synonymous of *Trigodonops lopesi* Kraglievich, 1930. *Trigodonops lopesi* has priority over ‘*Piauytherium capivarae*’ by order of publication, and should be considered as the valid name for the taxa described as *Piauytherium capivarae* Guerín & Faure, 2013. We also observe that *Mixotoxodon* and *Trigodonops* are anatomically indistinguishable, and future studies may shed light on this issue.

Geographic Distribution

Among the two species of toxodontids from the Brazilian territory, *Toxodon platensis* inhabited the Brazilian Intertropical Region. Cartelle (1994) proposed that this species was similar sized to the Asian rhinos (*Rhinoceros unicornis*). The author also considered that *T. platensis* occupied mainly the southern areas of Brazil, invading the North and Northeast only during the last glaciation, which occurred at the end of the Pleistocene.

Trigodonops lopesi have been registered only in the Brazilian northern region. In addition, it has been proposed that these two taxa do not co-existed, as *Tr. lopesi* is recovered for the lower Pleistocene, whereas *Toxodon* is registered for the Late Pleistocene. However, our taxonomic review demonstrated that *Tr. lopesi* and *Toxodon platensis* co-existed

temporally and spacially, as both taxa were recovered at the Lagoa dos Porcos, Piauí State. This conclusion demonstrates that these two species co-existed at the same environment. Our results also reject the previous hypothesis about the ecological limitation of *Tr. lopesi* by the more ‘competitive’ *T. platensis* in Brazilian territory.

Based on the provided results, it is possible to conclude that only two toxodontids existed in the Brazilian Intertropical Region during the Late Pleistocene: *Toxodon platensis* and *Trigodonops lopesi*, as we demonstrated that ‘*Piauytherium capivarae*’ has no taxonomic validity and should be considered as a synonymous of *Trigodonops lopesi*. We also highlight the real possibility that ‘*Mixotoxodon larensis*’ represents another junior synonymous of *Tr. lopesi*, as this taxon also lacks reliable evidence in the support of its validity as an independent taxon of *Trigodonops*. Based on our results, we provide an updated distribution of the subfamily Haplodonterinae *Trigodonops lopesi* e *Mixotoxodon larensis* on the Brazilian territory. [Insert Fig. 8 here]

Conclusions

The erroneous identification form of the material found in the Lagoa dos Porcos, Lagoa Quari and Antônio sites of the state of Piauí, led to the incorrect identification of the diagnosis. Our analysis allowed us to allocate a species previously known as new to a genus and already known to Brazil, but poorly recorded, since *Trigodonops lopesi* shows characters displayed for the genus and species, such as round maxilla, ovoid and posteriorly curved incisors teeth, mandibular symphysis at m1 level, premolar teeth without lingual enamel in adults, however, it may appear as a thin band in juvenile individuals, very pronounced and rounded nuchal crest, very high and arched cranial roof.

This material represents the most complete and best-preserved adult specimen of genus and species by Kraglievich (1930), a fact that allowed the comparison of other

Toxodonts that occupied the Pleistocene, thus limiting registering in Brazil to two species and establish new diagnostic features. This new theory was also able to geographically delimit a species, broaden its distribution, narrow the mammalian relationship of the Pleistocene megafauna occupied in Northeast Brazil, with those occurring in the North and Central region of the American continent, following a migratory route from America species.

Acknowledgments

We thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES for the scholarship granted to the first author. We are grateful to the curators of FUMDHAM for the availability of the material studied here. We also thank the Taubaté Natural History Museum for the comparative material.

References

- Billet, G.** 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Palaeontology*, **9**, 481–497, doi: 10.1080/14772019.2010.528456.
- Bocquentin-Villanueva, J.** 1979. *Mammifères Fossiles Du Pleistocene Supérieur de Muaco, Etat de Falcón, Venezuela*. Université Pierre et Marie Curie, Paris, France, 112 pp.
- Bond, M.** 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. In: IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, **2**, Actas IV Congreso Argentino Paleontología, Mendoza, 173–185.
- Bond, M., Cerdeño, E. & López, G.** 1995. Los Ungulados Nativos De América Delsur. In: M.T. Alberdi; G. Leone & E.P. Tonni (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 Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 259–275.
- Bond, M., Madden, R. H. & Carlini, A. A.** 2006. A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco Formation (upper Miocene) of Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, **4**, 285–291, doi: 10.1017/S1477201906001854.
- Bonini, R. A.; Schmidt, G. I; Reguero, M. A.; Cerdeño, E.; Candela, A. M. & Solís, N.** 2017. First record of Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) from the late Miocene-early Pliocene of the southern central Andes, NW Argentina. *Journal of Paleontology*, **91**: 566–576.
- Braunn, P. R. & Ribeiro, A. M.** 2017. Evolução dos Toxodontia da América do Sul durante o Cenozoico: aspectos dentários, paleoclimáticos e paleoambientais. *Terrae Didactica*, **13**, 127–145, doi: 10.20396/td.v13i2.8650100.
- Braunn, P. R., Ribeiro, A. M. & Ferigolo, J.** 2014. Microstructural defects and enamel hypoplasia in teeth of Toxodon Owen, 1837 from the Pleistocene of Southern Brazil. *Lethaia*, **47**, 418–431, doi: 10.1111/let.12063.
- Carrillo, J. D., Amson, E., Jaramillo, C., Sánchez, R., Quiroz, L., Cuartas, C., Rincón, A. F. & Sánchez-Villagra, M. R.** 2018. The Neogene Record of Northern South American Native Ungulates. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 80 pp. doi: 10.5479/si.1943-6688.101.
- Cartelle, C.** 1992. *Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, BA)*. Programa de Pós-Graduação em Morfologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Tese de Doutorado, 516 pp.
- Cartelle, C.** 1994. *Tempo Passado: Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais*. Ed. Palco, Belo Horizonte, 132 pp.
- Cifelli, R. L.** 1985. South American ungulate evolution and extinction. In: Stehli, F. G. &

- Webb, S. D. (eds) *The Great American Biotic Interchange*. Springer US, Boston, MA, Topics in Geobiology, 249–266., doi: 10.1007/978-1-4684-9181-4.
- Cifelli, R. L.** 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. *In*: F. S. Szalay; Novacek, M. J. & McKenna, M. C. (eds.) *Mammal Phylogeny*. Springer-Verlag, New York, **2**, 195–216.
- Cisneros, J. C.** 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**, 239–255, doi: 10.4072/rbp.2005.3.09.
- Cope, E. D.** 1886. A Contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **23**, 1–21.
- Croft, D. A.** 1999. Placentals: Endemic South American Ungulates. *Encyclopedia of Paleontology*, 890–906.
- Croft, D. A., Flynn, J. J. & Wyss, A. R.** 2004. Notoungulata and Litopterna of the Early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Fieldiana: Geology (New Series)*, **50**, 1–52, doi: 10.3158/0096-2651(2004)50[1:nalote]2.0.co;2.
- Forasiepi, A. M.; Cerdeño, E.; Bond, M.; Schmidt, G.; Naipauer, M.; Straehl, F. R.; Martinelli, A. G.; Garrido, A. C.; Schmitz, M. D. & Crowley, J. L.** 2015. New toxodontid (Notoungulata) from the early Miocene of Mendoza, Argentina. *Paläontologische Zeitschrift*, **89**: 611–634.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F. & Bargo, M. S.** 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene–Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, **5**, 87–108.
- Goloboff, P. A. & Catalano, S. A.** 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, **32**: 221–238.

- Guérin, C. & Faure, M.** 2013. Un nouveau Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) du Pléistocène supérieur du Nordeste du Brésil. *Geodiversitas*, **35**, 155–205. doi:10.5252/g2013n1a7.
- Hoffstetter, R.** 1968. Nuapua, un Gisement de Vertébres Pleistocènes dans Le chaco bolivien, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **2**, 823–836.
- Kraglievich, L.** 1930. "Reivindicagao de *Carolibergia* de Mercerat, por Miranda Ribeiro ", crítica bibliográfica y descripción somera de un nuevo género de *Trigodonops*, en "Physis ", Buenos Aires. *Revista Sociedad Argentina Ciencias Naturales*, **35**, 1-17.
- Kraglievich, L.** 1931. Sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo) Kraglievich. *Revista Sociedade Amigos da Arqueologia*, **5**, 81–89.
- Laurito, C. A.** 1993. Análisis topológico y sistemático del Toxodonte de Bajo de los Barrantes, provincia de Alajuela, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, **16**, 61–68, doi: 10.15517/rgac.v0i16.13265.
- Leidy, J.** 1886. Toxodon and other remains from Nicaragua. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **38**, 275–277.
- Lucas, S. G.; Alvarado, G. E.; Vega, E.** 1997. The Pleistocene mammals of Costa Rica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**, 413–427.
- Lundelius, E. L., Bryant, V. M., Mandel, R., Thies, K. J. & Thoms, A.** 2013. The first occurrence of a toxodont (Mammalia, Notoungulata) in the United States. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **33**, 229–232, doi: 10.1080/02724634.2012.711405.
- McKenna, M. C. & Bell, S. K.** 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- Mendonça, R.** 2007. *Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e considerações sobre Trigodonops lopesi (Roxo, 1921) (Notoungulata, toxodontidae)*. Programa de Pós-Graduação em Ciências, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 104 pp.

- Mendonça, R.** 2012. *Diversidade de toxodontes pleistocênicos (Notoungulata, Toxodontidae): uma nova visão*. Programa de Pós-Graduação em Ciências, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 166 pp.
- Nascimento, E. R.** 2008. *Os Xenarthras Pilosa (Megatheriidae), Notoungulata (Toxodontidae) e Proboscidea (Gomphotheriidae) da Formação Rio Madeira, Pleistoceno Superior, Estado de Rondônia, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Dissertação de Mestrado, 113 pp.
- Nasif, N. L., Musalem, S. & Cerdeño, E.** 2000. A new toxodont from the late miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**, 591–600, doi: 10.1671/0272-4634(2000)020[0591:ANTFTL]2.0.CO;2.
- Paula Couto, C.** 1944 Sobre a presença dos gêneros *Hippidion* e *Toxodon*, no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, Rio de Janeiro, **2**, 1–12.
- Paula Couto, C.** 1954. Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, **42**, 195–210.
- Paula Couto, C.** 1956. Mamíferos fósseis da Amazônia. *Instituto Brasileiro de Bibliografia e Documentação*, Rio de Janeiro, **3**, 121.
- Paula Couto, C.** 1979. Tratado de Paleomastozoologia. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Paula Couto, C.** 1982. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. V – Notoungulata Nesodontinae (II), Toxodontinae, and Haplodontheriinae, and Liptopterna, Pyrotheria, and Astrapotheria (II). *Iheringia*, **7**, 5–43.
- Polaco, O. J., Guzmán, A. F., Ramírez, G. T.** 2004. Occurrence of toxodonts in the Pleistocene of México. *Current Research in the Pleistocene*, **21**, 113–114.

- Porta, J.** 1959. Nueva subespecie de toxodóntido del Cuaternario de Colombia. *Boletim Geologico*, **3**, 55–61.
- Rancy, A.** 1981. *Mamíferos Fósseis do Cenozóico do Alto Juruá-Acre*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 122 pp.
- Rancy, A.** 1991. *Pleistocene Mammals and Paleoecology of the Western Amazon*. University of Florida, Thesis, 151 pp.
- Rancy, A.** 1999. Fossil mammals of the Amazon as a portrait of a Pleistocene environment. In: J. Eisenberg, K. Redford (eds.) **Mammals of the Neotropics, The Central Neotropics, Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**, University of Chicago Press, **3**, 20–26.
- Rincón, A. D.** 2004. Los mamíferos fósiles del Pleistoceno de La Cueva del Zumbador (Fa. 116), Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de La Sociedad Venezolana de Espeleología*, **37**, 18–26.
- Rincón, A. D., Parra, G. E., Prevosti, F. J., Alberdi, M. T. & Bell, C. J.** 2009. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene/Pleistocene El Breal de Orocuál locality, Monagas State, Venezuela. Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy, *Museum of Northern Arizona Bulletin*, **64**, 593–620.
- Rincón, A. D.** 2011. New remains of *Mixotoxodon larensis* Van Frank 1957 (Mammalia: Notoungulata) from mene de inciarte tar pit, north-western Venezuela *Interciencia*, Asociación Interciencia Caracas, Venezuela, **36**, 894-899.
- Roxo, M. G. O.** 1921. Note on a new species of *Toxodon*, Owen, *T. lopesi*, Roxo. Rio de Janeiro. Empresa Brasil Editora.
- Royo & Gómez, J.** 1960. El yacimiento de vertebrados fósiles del pleistoceno superior de Muaco, estado Falcón, Venezuela, conindustria lítica humana. Report of the twenty-first

- semionorden. *Proc. Chronology and Climatology of the Quaternary*, Section 4. Copenhagen, Denmark, 154–157.
- Simpson, G. G.** 1980. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. New Haven, CT: Yale University Press, 275 pp.
- Spencer, G. L., Alvarado, G. E. & Veja, E.** 1997. The Pleistocene mammals of Costa Rica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**, 413–427.
- Valerio, J.** 1939. Informe rendido a La Secretaría de Educación Pública sobre la labor realizada en 1938. *Serie de Historia del Museo Nacional*, **1**, 17–18.
- Van Frank, R.** 1957. A fósil collection from northern Venezuela. I. Toxodontidae (Mammalia: Notoungulata). *American Museum Novitates*, **1850**, 1–38.
- Villarroel, A. C & Clavijo, J.** 2005. Los mamíferos fósiles y las edades de las sedimentitas continentales del Neógeno de La Costa Caribe Colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, **29**, 345–356.
- Webb S. D & Perrigo S. C.** 1984. Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4**, 237–254.
- Woodburne, M. O.** 1969. A late Pleistocene occurrence of the Collared Peccary, *Dicotyles tajacu*, in Guatemala. *Journal of Mammalogy*, **50**, 121–125.

Figure captions

Figure 1. Geographical distribution of *Trigodonops lopesi* in the Brazil. ♦ Rio Juruá, State of Acre; ■ Araras /Periquitos State of Rondônia; * Bahia, ▲ São Raimundo Nonato, PI.

Figure 2. Holotype of *Trigodonops lopesi* (DGM 55M), lower jaw of a juvenile specimen in lateral view (A), ventral (B) and outlines of occlusal surfaces of molar teeth p2-3 and m1-2 (C). Scale bar: 10 cm. Illustration C by Kraglievich, 1931.

Figure 3. *Trigodonops lopesi* (FUMDHAM 1302-188265), skull in dorsal (A), ventral (B), left lateral (C) and occipital (D) views. B', molariform teeth M1-3, P2-3 in occlusal view. C', left ear in lateral views. **Abbreviations:** **Mf**, magnum foramen; **Fr**, frontal; **Is**, interpalatine suture; **Ss**, sagittal suture; **Mp**, mastoid process; **V**, vomer; **Nc**, nuchal crest; **Coc**, Concavity occipital central; **Oc**, occipital condyle; **Php**, palatine horizontal process; **Pcs**, parasagittal crest; **Zp**, zygomatic process; **Gc**, glenoid cavity; **Pgp**, post-glenoid process; **Mc**, meatus crest; **Sfo**, stylo-mastoid foramen; **Gf**, glasseri fissure; **Eam**, external auditory meatus. Scale bar = 5 cm.

Figure 4. *Trigodonops lopesi* juvenile (FUMDHAM 185391), skull in dorsal (A), ventral (B), left lateral (C), occipital (D), frontal (E), half caudal skull in dorsal (F) and ventral (G) views. B', outlines of occlusal surfaces of molar teeth M¹⁻³. **Abbreviations:** **Fm**, foramen magnum, **Si**, interpalatine suture; **Mp**, mastoid process; **Pmax**, pré-maxile; **V**, vomer; **Oc**, occipital condyle; **Zp**, zygomatic process. Scale bar = 5 cm.

Figure 5. *Trigodonops lopesi* (FUMDHAM 187141-1), mandible in right lateral view (**A**), ventral (**B**); (FUMDHAM 185393-1) left lateral (**C**), ventral (**D**); (FUMDHAM 185393-2) ventral, (**E**); (FUMDHAM A7373) fourth lower right incisor in lingual view (**F**); (FUMDHAM 196669) second right molar and lingual view (**G**). **B'**, outlines of occlusal surfaces of molar teeth M₁₋₃. **Abbreviations:** **Cp**, coronoid process; **Sy**, symphes; **Cps**, condylar process; **Mfn**, mentonian foramen. Scale bar = 5 cm, 2 cm, isolated teeth.

Figure 6. *Toxodon platensis* (FUMDHAM 186001). **A**, right lateral view; **B**, ventral view; **C**, dorsal view; **D**, occipital view. Scale bar = 5 cm.

Figure 7. Consensus tree of the eight most parsimonious trees found in the phylogenetic analysis. The Toxodontidae lineages are identified by vertical bars. Numbers below the branches indicate the Bremer Support values. *Trigodonops*, '*Piauhetherium*' and *Mixotoxodon* are highlighted in bold.

Figure 8. Geographical distribution of subfamily Haplodonderinae (*Trigodonops lopesi* and *Mixotoxodon larensis*) in the American continent. **Mexico:** 1) Hihuitlán, State of Michoacan (Rincón, 2011); 2) La Estribera, state of Vera Cruz (Polaco *et al.*, 2004). **Guatemala:** 3) Santa Amelia River, Department of Petén (Woodburne, 1969). **Honduras:** 4) Yeroconte, department of Lempira (Webb and Perrigo, 1984); 8) Margins of the department of Humuya, Comayagua (Rincón, 2011). **El Salvador:** 5) Tomayate, Department of San Salvador (Cisneros, 2005); 6) Barranca del Sisimico, department of San Vicente (Rincón, 2011); 7) Hormiguero, department of San Miguel (Webb and Perrigo, 1984). **Nicaragua:** 9) El Bosque, department of Stali (Leidy, 1886). **Costa Rica:** 10) Bajo de los Barrantes, province of Alajuela (Laurito, 1993; Valerio, 1939; Spencer *et al.*, 1997; Lucas *et al.*, 1997). **Panamá:**

11) Ocú, province of Herrera (Gazin, 1956). **Colombia:** 12) Chívolo, department of Magdalena (Porta 1959; Villarroel & Clavijo, 2005). **Venezuela:** 13) Mine of Inciarte in the state of Zulia (Bocquentin-Villanueva, 1984); 14) Muaco (Royo & Gómez, 1960, Bocquentin-Villanueva, 1979), 15) Ocando, 16) Cerro Misión, in the State of Falcón (Rincón, 2004); 17) Agua Viva of Totumo (Karsten, 1886); 18) San Miguel (Van Frank, 1957); 19) O Tocuyo in the State of Lara (Rincón, 2011); 20) The Breal de Orocal, Monagas State (Rincón *et al.*, 2009). **Brazil:** 21) Rio Juruá, State of Acre (Roxo, 1921; Kraglievich, 1931; Paula Couto, 1982; Rancy, 1981); 22) Araras /Periquitos State of Rondônia (Nascimento, 2008); 23) Bahia; (Cartelle, 1992); 24) São Raimundo Nonato, PI. **Bolivia:** 25) Cara Cara, Department of Beni (Hoffstetter, 1968) and 26) **United States:** Harris County (Lundelius *et al.*, 2013).

Table captions

Table 1. Dental measurements (in mm) of the premolars and molars of *Trigodonops lopesi*.

Lower teeth: **Lprot**= protocone width; **Lmet** = metalo; **Lprotni** = protoconid width; **Lpara** = paraconid width; **Lmeta** = metaconid width; **Lento** = entoconid width; **Lhip** =hypoconulid width. Upper teeth: **Lhipo** = hypocone width; **Lmeta** = metacone width; **Lproto** = protocone width; **Lpar** = paracone width; **Lmetalo**= metalo width.

Appendix 1.

Characters and states of phylogenetic analysis. Characters and states used in the phylogenetic analysis. Characters are coded with respect to *Pampahippus* as outgroup. The characters list and codifications followed the dataset of Carrillo et al. (2018); modified states of characters are highlighted.

1. General shape of the skull
 - 0 long and narrow
 - 1 pear-shaped or triangular

2. Frontal bones

- 0 flat or depressed
- 1 slightly vaulted
- 2 very vaulted, with a horn base

3. Nasal bones

- 0 long
- 1 short

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* 1 > 0

4. Sagittal crest

- 0 long
- 1 short
- 2 no mid-cranial crest (parietal crests are separated)

5. Premaxilla

- 0 not expanded laterally
- 1 expanded laterally

6. Infraorbital foramen

- 0 close to the zygomatic apophysis of the maxilla
- 1 separated from the zygomatic apophysis of the maxilla

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* 0 > 1

7. Zygomatic arch

- 0 more or less rectilineal
- 1 sigmoid

8. Occipital condyles

- 0 not prejecting backward
- 1 projecting backward

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* 1 > 0

9. Dentary horizontal ramus

- 0 without ventral extension
- 1 with ventral extension

10. Coronoid process

- 0 low, close to the level of the condyle
- 1 high, clearly over the level of the condyle

11. Coronoid process and condyle

- 0 parallel
- 1 convergent

12. Postero-ventral border of the vertical ramus

- 0 rounded
- 1 angled

13. Anterior symphysis
 0 narrow, with little divergent borders
 1 vary widened, with very divergent borders

14. Alveolar border of the symphysis
 0 lingually U-shaped
 1 straight

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* ? > 0

15. Symphysis
 0 without median labial keel
 1 with median labial keel

16. Symphysis
 0 without a well-differentiated chin angle
 1 with differentiated but smooth angle
 2 strongly marked angle, S-shaped

17. Symphysis
 0 posterior edge at the level of p2-p4
 1 at the level of p4-m1 (anterior part)
 2 at the level of m1 (posterior part)

18. Symphysis and incisors
 0 procumbent, at the level of the cheek tooth series
 1 procumbent, well below the cheek tooth series
 2 upraised

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* ? > 1; *Mixotoxodon* 0 > 1

19. Cheek teeth (upper/lower)
 0 brachyodont
 1 subhypsodont with roots
 2 hypsodont, without roots

20. I1 cross section
 0 caniniform
 1 triangular
 2 trapezoidal
 3 kidney-shaped, with a median lingual groove (ki)
 4 triangular buccolingually flattened

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* ? > 1

21. I2
 0 not developed as a tusk
 1 developed as a tusk

22. I3
 0 present
 1 absent

23. Upper canine
 0 present
 1 absent
24. P1
 0 with enamel
 1 without enamel
 2 absent
25. P2
 0 with median lingual groove or median fossette
 1 without groove or fossette
26. P2
 0 with lingual enamel
 1 without lingual enamel
27. P3-P4
 0 with median lingual groove or median fossette
 1 without groove or fossette
 2 with a smooth posterolingual groove
28. P3-P4
 0 with lingual enamel
 1 without lingual enamel
29. Molars
 0 with inner fossettes
 1 without fossettes
30. Molars
 0 with median crista and incipient Y-shaped median valley
 1 with median crista and well-developed Y-shaped median valley
 2 without crista, with simple groove
31. M1-M2
 0 with posterior groove F3-F4 or fossette well marked
 1 smooth groove or absent
 Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* ? > 1
32. M3
 0 with posterior groove F3-F4 or fossette well marked
 1 smooth groove or absent
 Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* ? > 1
33. Lingual enamel on M3
 0 complete
 1 surpassing the posterior groove
 2 only reaching the posterior groove
 Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* 1,2 > 2

- 34. Ectoloph of the molars
 - 0 concave-convex or straight
 - 1 very concave
- 35. Protocone column
 - 0 without being detached from the protoloph
 - 1 well-detached, limited by grooves
- 36. i1 section
 - 0 espatulated
 - 1 triangular
 - 2 oval buccolingually
- 37. i2 section
 - 0 espatulated
 - 1 triangular
- 38. i3
 - 0 caniniform
 - 1 developed as a tusk
- 39. Lingual enamel of i1-i2
 - 0 wide
 - 1 reduced to a narrow band
 - 2 absent

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* ? > 1

- 40. Lingual enamel of i3
 - 0 continuous
 - 1 wider than labial enamel
 - 2 as wide as the labial enamel
 - 3 narrower than the labial enamel
- Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* 1,2,3 > 3

- 41. Lower canine
 - 0 present
 - 1 absent

- 42. Diastema behind i3
 - 0 absent
 - 1 present

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* 1 > 0

- 43. p1
 - 0 with enamel
 - 1 without enamel
 - 2 absent

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhitherium* 0,1 > 1

44. Lingual enamel of p2-p4
 - 0 complete
 - 1 reduced
 - 2 absent
45. Labial groove of p2-p4
 - 0 marked
 - 1 smooth or absent
46. Premolars-molars
 - 0 with fossettids
 - 1 without fossettids
47. Accesory fossettid of m2-m3
 - 0 present
 - 1 absent
48. Anterior fold (paraconid-metaconid) of m1-m2
 - 0 well-developed
 - 1 smooth
 - 2 absent
49. Anterior fold (paraconid-metaconid) of m1-m2
 - 0 anterior to the level of the buccal fold
 - 1 at the same level of the buccal fold
 - 2 posterior to the level of the buccal fold
 - 3 absent
50. Meta-entoconid fold of m1-m2
 - 0 marked
 - 1 smooth or absent

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhetherium* 0 > 0,1
51. Ento-hypoconid fold of m1-m2
 - 0 marked and directed forward
 - 1 marked and approximately straight
 - 2 smooth or absent
52. Meta-entoconid fold of m3
 - 0 marked
 - 1 smooth or absent
53. Ento-hypoconid fold of m3
 - 0 marked
 - 1 smooth or absent

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhetherium* 0 > 1
54. Labial groove of the molars
 - 0 smooth and wide
 - 1 deep and wide

2 deep and narrow

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhetherium* 1 > 2

55. Lingual enamel of m1

0 complete

1 between the anterior fold and the hypoconulid, without covering totally

2 between the metaentoconid fold and the hypoconulid, without covering it

totally

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhetherium* 1 > 2; *Mixotoxodon* 2 > 1,2

56. Lingual enamel of m2

0 complete

1 between the anterior fold and the hypoconulid, without covering totally

57. Lingual enamel of m3

0 complete

1 reaching the level of the hypoconulid

2 without surpassing the ento-hypoconid fold

58. Ectolophid of the molars

0 convex-straight

1 concave-conex

59. Length of p2-p4

0 equal or greater than 50% of the molar lenght

1 less than 50%

Modified from Carillo et al. (2018): *Piauhetherium* ? > 0

Appendix 2.

Characters and states by taxon. Characters and states used in the phylogenetic analysis for each taxon. Characters are coded with respect to *Pampahippus* as outgroup. The dataset followed Carrillo et al. (2018), with the addition of *Trigodonops*.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	
Pampahippus											
0	?	0	0	0	?	?	0	0	0	?	1
0	0	0	?	0	?	0	?	0	0	0	0
0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Leontinia											
0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1
0	0	0	1	0	2	0	1	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
Scarritia											
0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1
0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Rhynchippus											
0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?
0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	
Proadinothorium											
?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
?	?	?	?	?	?	0	1	?	0	?	?
0	0/1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	1
?	?	?	3	0	?	?	?	?	0	0	?
?	0	?	0	0	0	0	0	?	0	?	
Adinothorium											
1	0/2	0	0	0	1	1	1	0	0	?	1
0	0	0	0	1	0	1	3	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
?	1	0	1/3	0	0/1	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0/1	1	
Nesodon											
0/1	0/2	0	0/1	0	1	1	1	0	0	?	0
0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1

0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0/1	1/2
0/3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Xotodon											
0/1	0/1	0/1	0/1	0	0	1	1	0	0	0	0
0	0	1	2	0	2	2	2	1	1	0	0
1	0	2	0	1	2	1	1	0	0/1	0	1
1	1	1	1/2	0	1	0	1	1	1	1	0
0	0	0	0	1	1	1	1	1	0/1	0	
Hyperoxotodon											
?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1
0	0	?	1	?	2	2	1	1	?	0	0
0	0	0	0	1	2	1	1	2	0	0	1
1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
1	0	0/1	0	0	1	1	1	1	0	0	
Nonotherium											
1	0	0	1	0	1	1	1	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	2	4	1	1	0	0
1	0	1	0	1	2	1	1	2	1	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Posnanskytherium											
1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
0	0	0	1	1	0	2	4	0	1	1	0
1	0	0/1	0	1	2	1	1	2	1	0	0
1	1	2	3	0	1	2	1	0/1	1	1	1
0	0	2	0	1	0	1	1	1	0	0	
Trigodon											
1	2	0	2	0	0	0	1	0	0	?	1
0	0	0	1	2	0	2	1	1	0	0	2
1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	2
1	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1
2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	
Paratrigodon											
1	2	0	?	0	0	1	1	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	2	4	?	1	1	2
1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
1	1	2	1	1	1	1	1/2	0	1	1	?
?	1	1	1	0	1	1	?	1	?	?	
Palyeidodon											
1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	?	0
0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0
0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0/1	2
3	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	
Hoffstetterius											
1	2	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1
0	1	0	0	2	0	2	2	1	1	1	2
1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	1
1	1	2	1	0	1	2	2	1	1	1	1
1	0	1	1	1	1	2	1	1	0	1	

Ocnerotherium

?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	2	4	?	?	?	0
1	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	2	0	1	1	1
1	0	0	?	?	1	?	1	?	0	?	

Toxodon

1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	?	0
1	1	0	0	1	1	2	4	1	1	0/1	0
1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1
1	1	2	1/2/3	0	1	2	0/2	0/1	1	1	0
1	0	0	0	0	1	0/1	0/1	0/1	0	0	

Andinotoxodon

?	?	0	?	?	?	?	?	0	0	?	0
0	1	?	1	0	0	2	?	1	?	?	?
?	?	?	?	1	2	?	?	?	0	0	1
1	1	1/2	?	0	?	2	1	0	0/1	1	1
1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	

Pisanodon

1	?	?	?	0	?	?	?	0	?	?	?
0	?	?	?	?	?	2	?	?	0	?	1
?	?	0	?	1	0	1	1	2	0	0	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0
0/1	0	0/1	0	0	1	1	1	1	0	?	

Gyrinodon

1	0	0	2	?	1	0	1	1	?	?	?
?	?	?	?	1	?	2	?	1	?	?	?
0	0	0	0/1	1	2	1	1	2	0	1	?
?	?	?	?	?	?	?	2	0	1	1	1
1	0	0/1	0	1	2	1	1	1	0	?	

Pericotoxodon

1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	?	1
0	0	?	?	0	0	2	1	1	0	0	1
1	1	1	0	1	1	1	1	1/2	0	1	1
1	1	1	1	0	1	2	1	0	0/1	1	1
0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	

Dinotoxodon

?	?	?	?	?	?	?	?	0/1	?	?	?
?	?	?	?	1	?	2	?	?	?	?	?
?	?	0	0	1	0	0	1	2	0	1	?
?	?	?	?	?	?	?	2	0	1	1	0
1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	?	

Mixotoxodon

?	?	0	?	?	?	?	?	0	0	?	?
0	0	0	0	1	1	2	?	?	?	?	?
?	?	0	0	1	2	1	1	?	0	0	1
1	1	1	3	1	0	1	2	0	1	1	0
1	0/1	0	0	1	2	1&2	1	1	0	?	

Calchaquitherium

?	?	0	?	?	?	?	?	0	1	1	1
0	0	1	1	1	2	2	3	?	?	?	?
?	?	?	?	?	2	?	1	2	0	0	1
1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	0
1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	
Falcontoxodon											
1	?	0	?	0	1	1	?	0	0	?	0
0	0	0	0	2	0	2	3	1	1	0	0/1
?	?	0/1	0	1	2	1	1	2	0	0/1	1
?	1	1	1/2/3	1	1	0/1	2	0/1	1	1	1
1	0/1	0	0	1	2	1	1	1	0	?	
Piauhytherium											
1	1	0	1	0	1	1	0	0	?	?	0
0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	0
0	0	0/1	0	1	2	1	1	2	0	0	1
1	1	1	3	1	0	1	2	0	1	1	0
1	0/1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	
Trigodonops											
?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
?	?	?	?	1	?	2	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	3	?	?	1	2	0	1	1	0
1	0/1	?	?	1	2	1	1	1	0	?	

Appendix 3.

Examined toxodontids specimens list. List of original specimens of toxodontids directly examined by the authors. The type specimens are highlighted in bold.

‘Piauhitherium capivarae’ FUMDHAM **1302-188265**; FUMDHAM 1302-188265; FUMDHAM 1302-185391; FUMDHAM 1302-188265; FUMDHAM 108998-1; FUMDHAM 1302-187141-1; FUMDHAM 1302-187141; FUMDHAM 1302-185393-1; FUMDHAM 1302-185393-2; FUMDHAM A-7373; FUMDHAM 196669.

Toxodon platensis MHNT-VT-1143; FUMDHAM 1302-186001; DGEO-CTG-UFPE 8530; DGEO-CTG-UFPE 8531.

Trigodonops lopesi **DGM-55M**.

Anexus

Figure 1

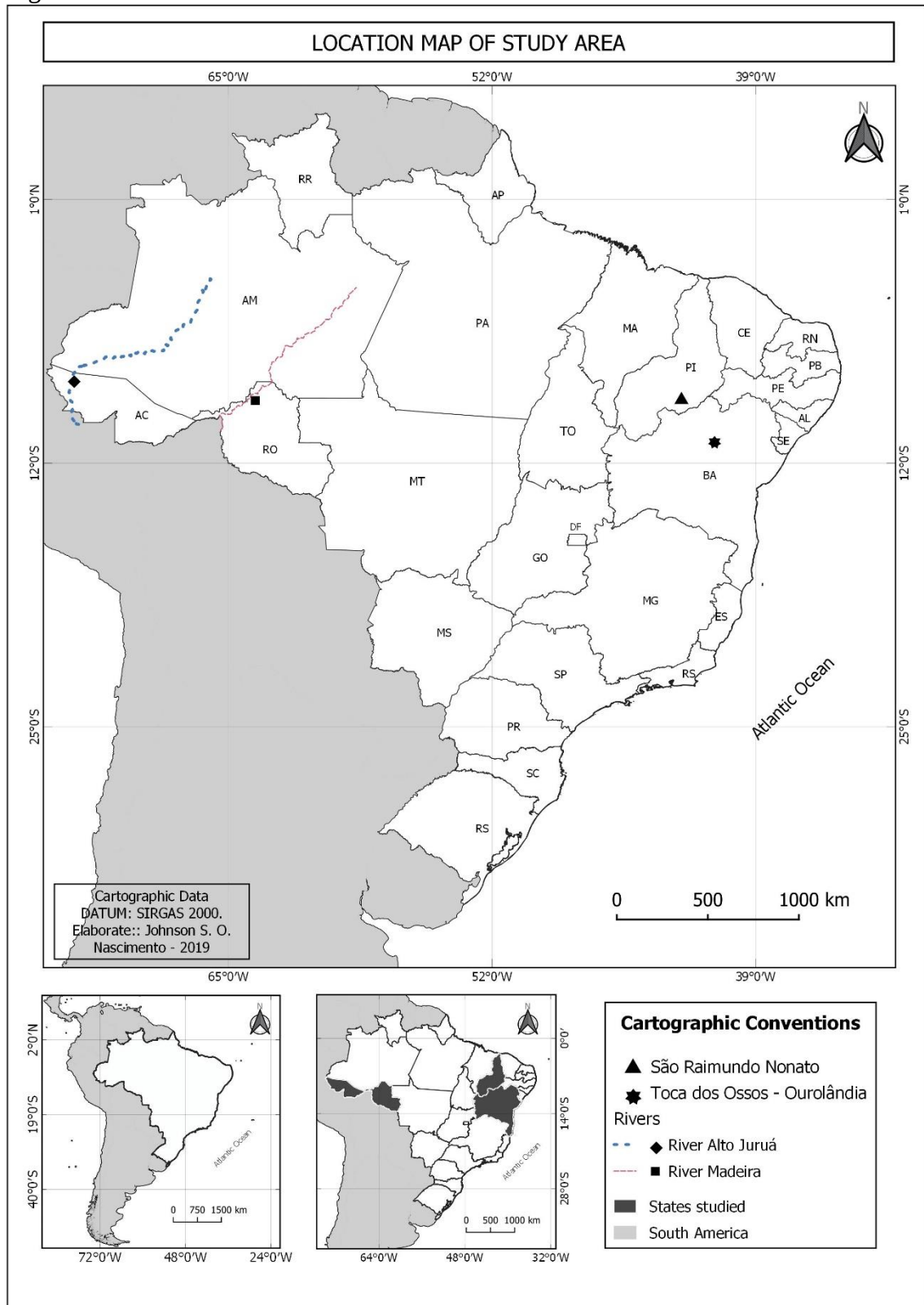


Figure 2

A



B



C

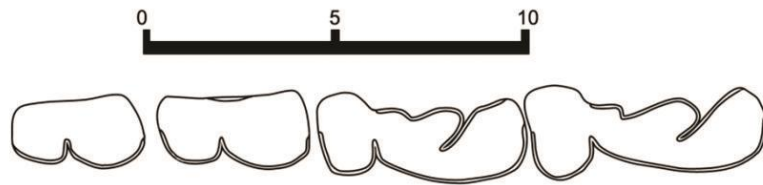


Figure 3

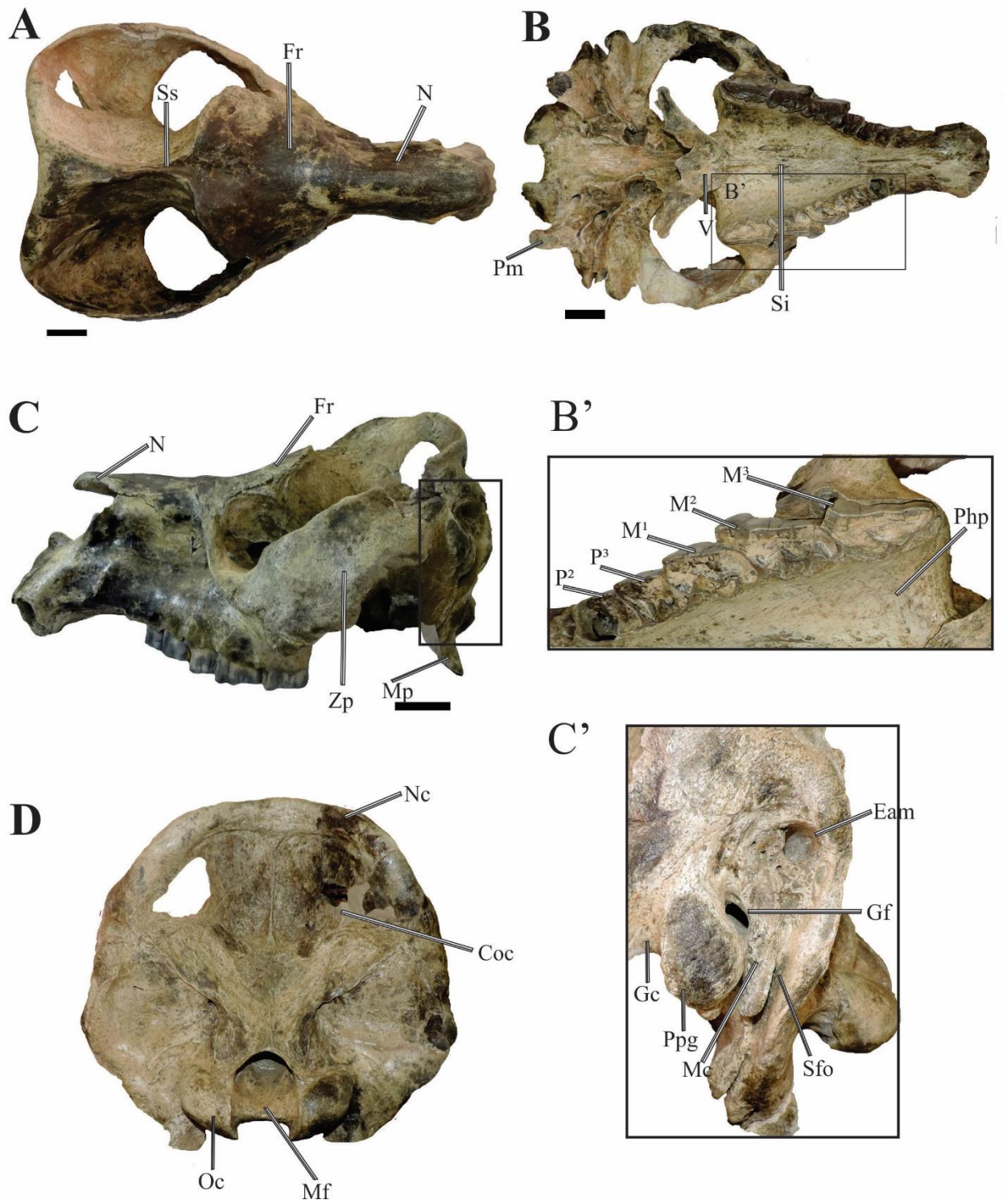


Figure 4



Figure 5

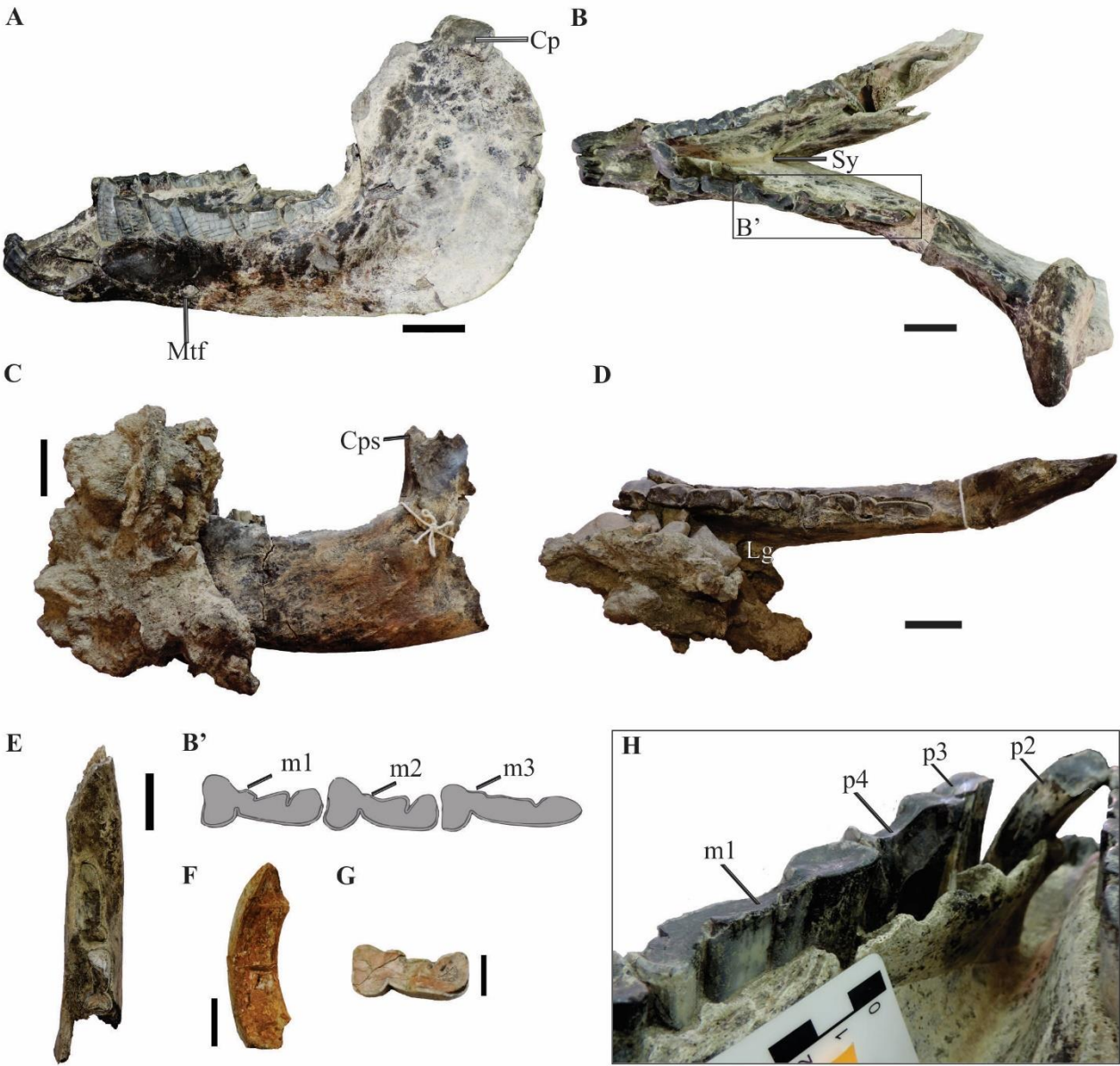
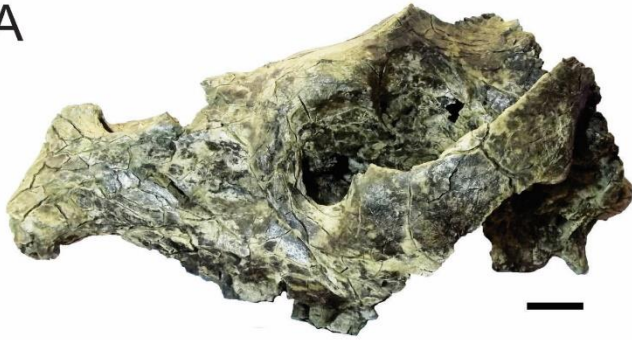
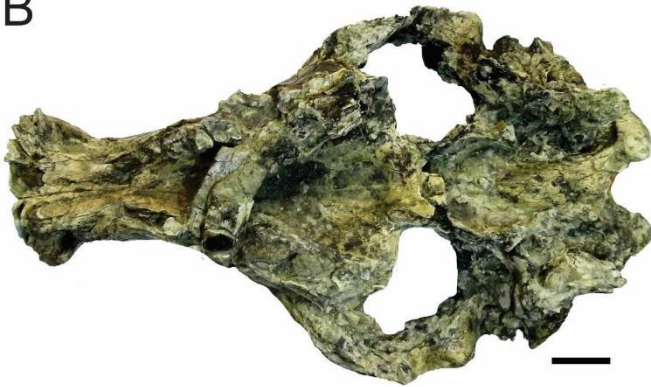


Figure 6

A



B



C



D



Figure 7

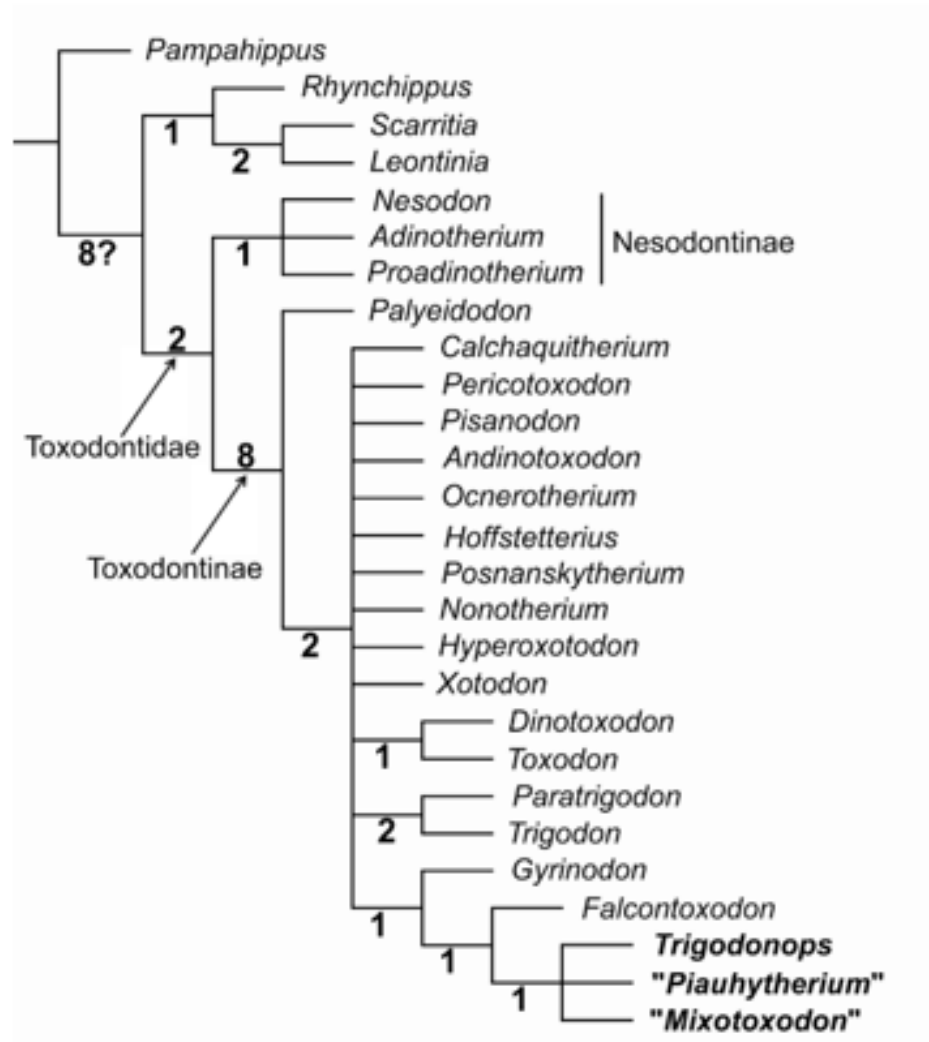
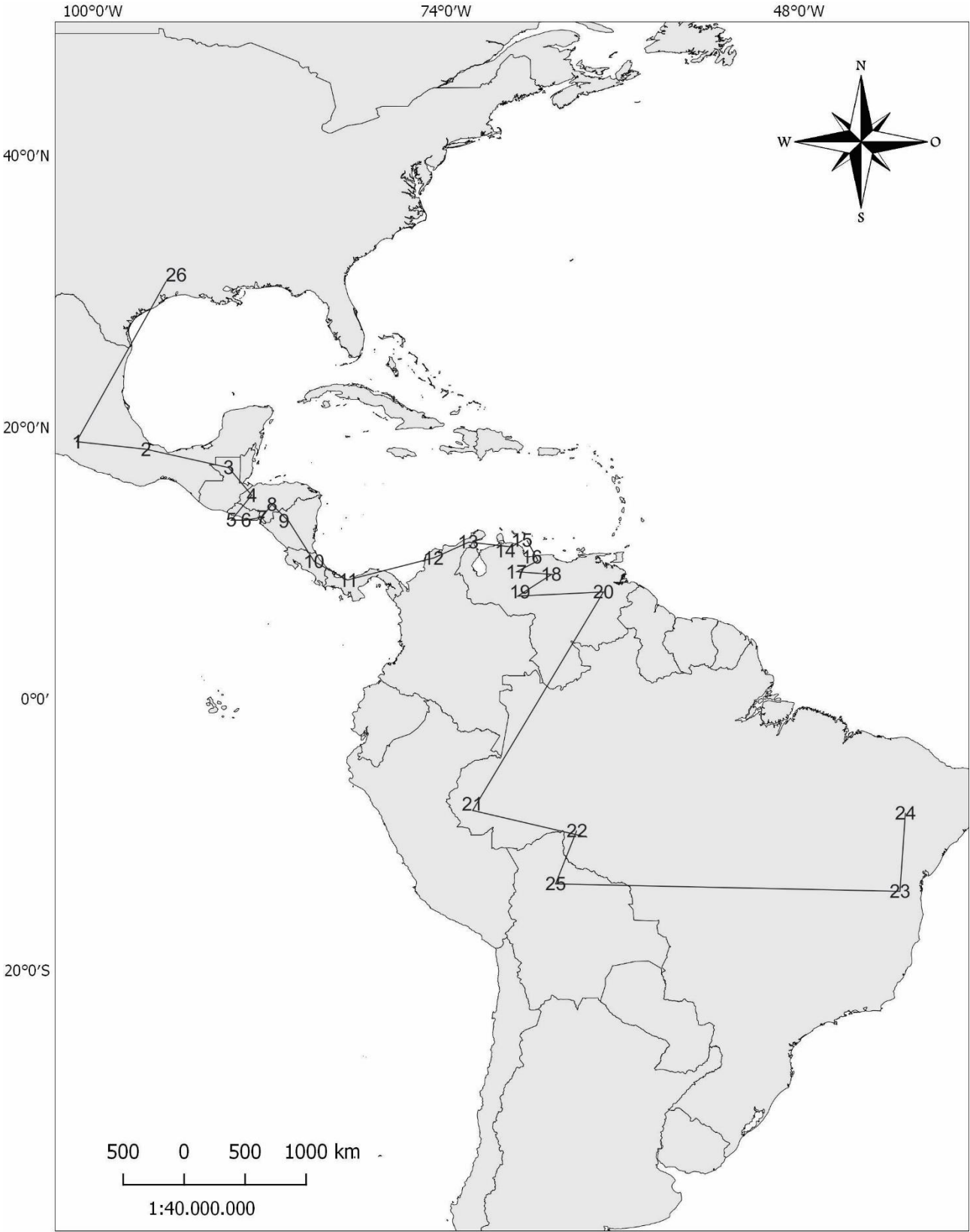


Figure 8



4.2 NOVOS ACHADOS DE TOXODONTÍDEOS DO PLEISTOCENO SUPERIOR DA LOCALIDADE TAMANDUÁ DE CIMA, MUNICÍPIO DE SÃO BENTO DO UNA, ESTADO DE PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL

New Findings of Late Pleistocene Toxodontid from the Tamandua de Cima locality, municipality of São Bento do Una, Pernambuco State, Northeast of Brazil

Resumo

Toxodontídeos foram mamíferos de grande porte que possuem um numeroso registro fóssil no Nordeste do Brasil. Contudo, uma análise da literatura corrente demonstra que não há consenso na taxonomia envolvendo os gêneros *Toxodon*, *Trigodonops* e *Piauhytherium*. Importantes materiais fósseis foram descritos para a Bahia, Piauí e Pernambuco. No sítio Tamandua de Cima, no Estado de Pernambuco, foram encontrados diversos materiais previamente descritos na literatura como *Toxodon*. Neste trabalho descrevemos dois crânios parciais, que aqui identificados como *Toxodon platensis*, o exemplar mais completo (DGEO-CTG-UFPE 8530) foi identificado mediante caracteres diagnósticos da espécie, como: crânio elevado, crista sagital estreita com borda dorsal reta, frontais dorsalmente planos e triangulares, porção caudal craniana com diâmetro transversal maior do que o vertical, crista nuchal reta projetada caudalmente, concavidade profunda no centro da face caudal craniana. O exemplar DGEO-CTG-UFPE 8531 é incompleto, mas apresenta caracteres que também permitem sua atribuição a *T. platensis*, atualmente considerada a única espécie sul-americana ocorrente no Pleistoceno Superior.

Palavras-chave: *Toxodon platensis*; Taxonomia; Megafauna.

Abstract

Toxodonts were large mammals that had an abundant record in northeastern Brazil, but often these remains are generically classified because much of this material is fragmentary. An analysis of the current literature shows that there is no consensus on taxonomy involving the genera *Toxodon*, *Trigodonops* and *Piauhytherium*. Important fossil materials have been described for Bahia, Piauí and Pernambuco. At the Tamandua de Cima site in the state of Pernambuco, several materials previously described in the literature as *Toxodon* were found. In this paper we describe two partial skulls, which here identified as *Toxodon platensis*. The specimen (DGEO-CTG-UFPE 8530) was identified as *Toxodon platensis*, through species characters diagnostic, like elevated skull, sagittal crest narrow with a straight dorsal edge, dorsal flat and triangular frontalis, caudal portion of skull transversally greater than vertical. Nuchal crest caudally projecting, deep concavity in the center of the cranial face. The example DGEO-CTG-UFPE 8531 is incomplete but has characters that also allow its attribution to *T. platensis*, currently considered the only South American species occurring in the Late Pleistocene.

Keywords: *Toxodon platensis*; Taxonomy; Megafauna.

1. INTRODUÇÃO

O Nordeste do Brasil possui um numeroso registro fóssil da megafauna pleistocênica, coletados em diversos tipos de depósitos, como lagoas, tanques, abrigos sob-rocha, cavernas e mais recentemente em sistemas fluviais (PAULA COUTO, 1954; PAULA COUTO, 1959; ROLIM, 1971; ROLIM, 1974; et al., 2006; SILVA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2019). Contudo, muitos materiais coletados carecem de uma determinação taxonômica mais precisa, principalmente os fósseis coletados no Estado de Pernambuco.

Neste trabalho são estudados fósseis de mamíferos toxodontídeos, um grupo de ungulados nativos sul-americanos herbívoros extintos que habitaram praticamente todo o continente Americano (CARTELLE, 1994; BOND et al., 1995).

O gênero *Toxodon* foi o último representante do grupo no Pleistoceno, com amplo registro no nordeste brasileiro. No nordeste do Brasil são registradas três espécies de Toxodontidae, incluindo *Piauhitherium capivarae* Guérin & Faure, 2013, *Toxodon platensis* Owen, 1837 e *Trigodonops lopesi* Kraglievich, 1931. Atualmente, os autores do presente trabalho consideram somente duas espécies no Nordeste brasileiro, representadas por *T. platensis* e *Tr. lopesi* (SILVA & OLIVEIRA, in prep.).

Em Pernambuco, as regiões de São Bento do Una e Pesqueira são as que possuem maior número de amostras registradas, todas identificadas como *Toxodon* sp. Somente Mendonça & Alvarenga (2007) fizeram uma descrição de toxodontídeos, incluindo materiais coletados na Localidade de São Bento no Una, sítio Tamanduá de Cima.

Atualmente considera-se que o gênero *Toxodon* inclua somente uma espécie sul-americana (*Toxodon platensis*), de amplo registro no território Brasileiro (RIB sensu CARTELLE, 1994). No Nordeste do Brasil registra-se desde o século XIX no estado da Bahia (COPE, 1886; SOUZA CUNHA, 1979; LOBO et al., 2017), Sergipe (DANTAS et al., 2005; DANTAS & ZUCON, 2005; DANTAS, 2012), Ceará (PAULA COUTO, 1954), Rio Grande do Norte (DAMASCENO, 1973; OLIVEIRA et al., 1989), Paraíba (ROLIM, 1974; BARRETO et al., 2003), Pernambuco (PAULA COUTO, 1959; ROLIM, 1971; SILVA et al., 2010; VIDAL, 1959; GUÉRIN et al., 1996a; MENDONÇA & ALVARENGA, 2007; SILVA, 2006; 2009, 2010, 2014), Piauí (GUÉRIN et al., 1990; GUÉRIN et al., 1993; GUÉRIN et al., 1996b), Alagoas (SILVA, 2004, 2008).

Esta contribuição objetiva a descrição taxonômica de dois crânios incompletos coletados no sítio Tamanduá de Cima, em Pernambuco, com considerações sobre a morfologia e paleoautoecologia.

2. METODOLOGIA

2.1 Localização e Geologia da Área

O sítio Tamanduá de Cima (Fig. 1 A e B), está localizado no município de São Bento do Una, agreste pernambucano. Nessa localidade aflora um depósito fluvial carbonático, assentado sobre uma sequência de rochas metassedimentares e ortogêneses no neoproterozóico (SILVA-FILHO et al., 2008).

O sítio em questão, foi inicialmente prospectado por uma equipe de pesquisadores do Museu de História Natural de Taubaté, do Estado de São Paulo, e posteriormente as peças foram estudadas por MENDONÇA (2007) e MENDONÇA & ALVARENGA (2007).

Mais recentemente, OLIVEIRA et al. (2019) realizaram um estudo detalhado da geologia e paleontologia local, identificando um inédito registro de icnofósseis, incluindo um possível rastro de *Toxodon* na parte superior do depósito, onde localiza-se uma espessa camada com cimentação carbonática. Oliveira et al. (2019) identificaram sete fácies para o depósito, as quais indicam um sistema fluvial típico, representado por depósitos de barras e canais.

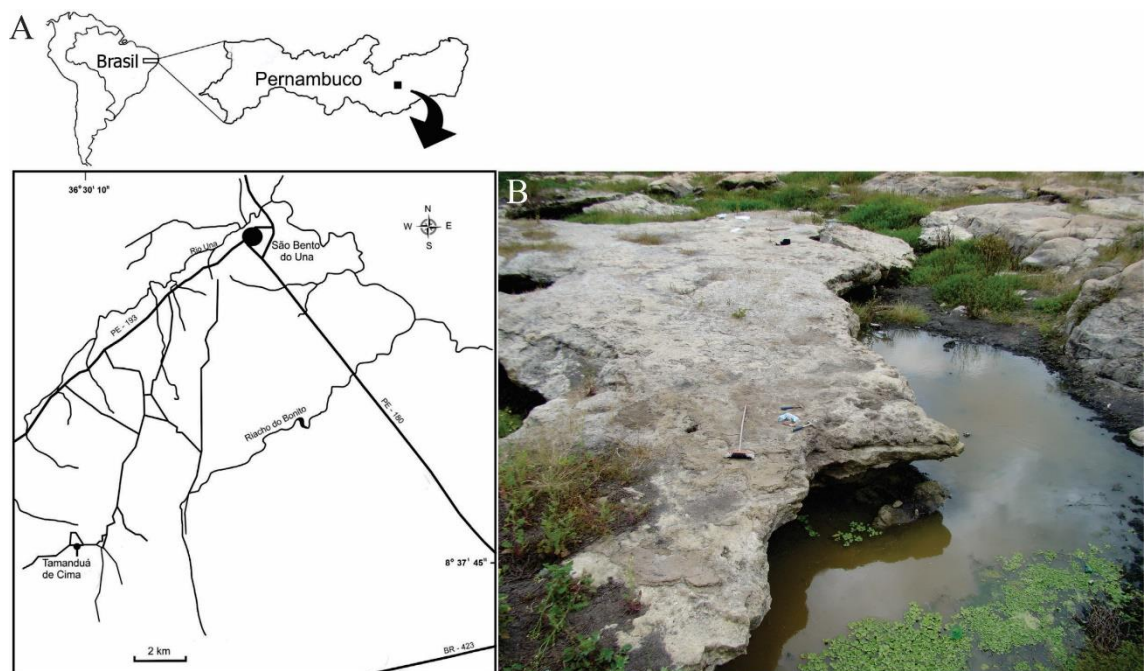


Figura 1- a) Mapa de localização da área de estudo, município de São Bento do Una, Pernambuco. b) Sítio Paleontológico Tamanduá de Cima mostrando o depósito fluvial carbonático. **Fonte:** Os autores.

2. 2 Materiais estudados

Para este trabalho foram selecionados dois crânios parciais de toxodontídeos, depositados na coleção de macrofósseis do Departamento de Geologia, do Centro de Tecnologia e Geociências da UFPE, registrados sob a sigla DGEO-CTG-UFPE.

Este estudo foi realizado através de comparações morfológicas e morfométricas com diferentes táxons de Toxodontidae registrados no Quaternário do Brasil, incluindo materiais de *Toxodon platensis* da coleção científica do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT- VT-1143, um crânio quase completo), além de material fóssil craniano e dental, incluindo o holótipo de *Trigodonops lopesi* na coleção do Departamento de Produção Mineral do Brasil (DGM-55M) e materiais cranianos depositados na coleção FUMDHAM identificada como *T. platensis* (n ° 186001).

As comparações foram realizadas a partir da observação direta dos espécimes nas coleções paleontológicas dos vertebrados acima citadas, bem como também através de imagens e literatura científica (por exemplo, CARTELLE, 1992, 1994; MENDONÇA & ALVARENGA, 2007 e NASCIMENTO, 2008).

As medidas utilizadas foram realizadas com o auxílio de um paquímetro marca Mitutoyo 0,05 x 150 mm, pinças digitais (0,02 mm) e fita métrica Starret 600 mm (24 "). As fotografias foram tiradas com a câmera digital Canon t6i. A terminologia craniana segue Paula Couto (1979) e Cartelle (1992).

2.3 Sistemática Paleontológica

Ordem NOTOUNGULATA Roth, 1901
Subordem TOXODONTIA, Owen, 1858
Família TOXODONTIDAE Owen, 1845
Subfamília TOXODONTINAE Owen, 1845
Gênero *Toxodon* Owen, 1837
Toxodon platensis Owen, 1837
(Fig. 2 A-D, 3A-C)

Material: DGEO-CTG-UFPE 8530, metade caudal de crânio; DGEO-CTG-UFPE 8531, crânio fraturado restando porção occipital do lado direito.

Procedência: Sítio Tamanduá de Cima, São Bento do Una, Pernambuco.

Descrição: DGEO-CTG-UFPE 8530 (Fig. 2 A/a, B/b, C/c, D/d e E/e) está bem preservado e não achatado, fraturado no alto do osso frontal, restando a parte posterior exibindo os côndilos occipitais direito e esquerdo, o forame magno, a crista nugal, além de parte do teto craniano e a crista sagital, junto posteriormente, aos ossos parietais.

Os ossos estão fundidos e as suturas não estão visíveis, indicando ter pertencido a um animal adulto. Na região occipital observa-se metade posterior do zigomático, a porção basilar, o corpo do osso basiesfenóide e o forame magno junto aos côndilos occipitais. O crânio DGEO-CTG-UFPE 8531 (Fig. 3A, B e C) preservou a parte occipital esquerda e o ouvido esquerdo. Embora os dois crânios possuam a aparência e forma das estruturas anatômicas semelhantes, este último possui as medidas menores, principalmente do ouvido esquerdo.

Vista Occipital (Fig. 2A e 2a): DGEO-CTG-UFPE 8530 possui a região occipital robusta e larga, exibindo um contorno sub-hexagonal. Em sentido dorsoventral a altura máxima totaliza 32,00 cm e a largura (medida entre os côndilos occipitais e a borda superior nugal) possui 36,10 cm. A porção superior do crânio é plana.

No centro, a região occipital tende a aplainar-se, entre as proeminentes e fracamente recurvadas cristas nucais, o que torna esta região côncava. A sutura occipital é curta e mede dorsoventralmente 13,00 cm. As cristas abaxiais divergem em direção a crista occipital e se limitam em nível condilar. O forame magno é circular e seu diâmetro transversal é de 4,70 cm. Em sentido dorso-ventral as medidas de largura máximas dos côndilos occipitais medem 6,10 cm do lado direito e 6,20 cm do lado esquerdo. Em DGEO-CTG-UFPE 8531 (Fig. 3A) o côndilo occipital esquerdo mede 6,30 cm de largura e 4,60 cm de altura, enquanto o processo pós-occipital mede 3,90 cm e lateralmente o processo paraoccipital está ausente.

Vista lateral (Fig. 2B e 2b): Em DGEO-CTG-UFPE 8530 o processo zigomático está fraturado, restando deste apenas a parte posterior que se articula aos ossos da série temporal. Apresenta-se como um osso alto e robusto. A região do ouvido médio (Fig. 2 B/b) está bem preservada, sendo que o meato auditivo externo mede 0,98 cm. A cavidade glenóide mede 2,40 cm. Lateralmente, o processo pós-glenóide é curto e grosso, medindo 2,40 cm. A fissura *glasseri* mede 1,20 cm, a crista *meatus* mede 2,60 cm de largura, e o forame estiliforme possui 1,02 cm de altura.

O processo pós-occipital segue ventralmente até o meato auditivo, que possui 4,20 cm de largura. Em vista lateral esquerda, o que se destaca em DGEO-CTG-UFPE 8531 é o ouvido, muito semelhante ao crânio 8530, porém as estruturas anatômicas possuem tamanho menor, o ouvido exibe uma fissura *glasseri* medindo 0,80 cm, crista *meatus* de 1,40 cm é mais larga na porção posterior. O forame estiliforme (Fe) possui 0,5 cm de altura e processo paraoccipital ventralmente é alto medido 1,40 cm, enquanto o meato auditivo (Ma) externo mede 1,10 cm. A cavidade glenóide (Cg) é 1 cm menor (1,40 cm) que no espécime anterior, já o processo pós-glenóide é bem largo e possui 2,50 cm de largura.

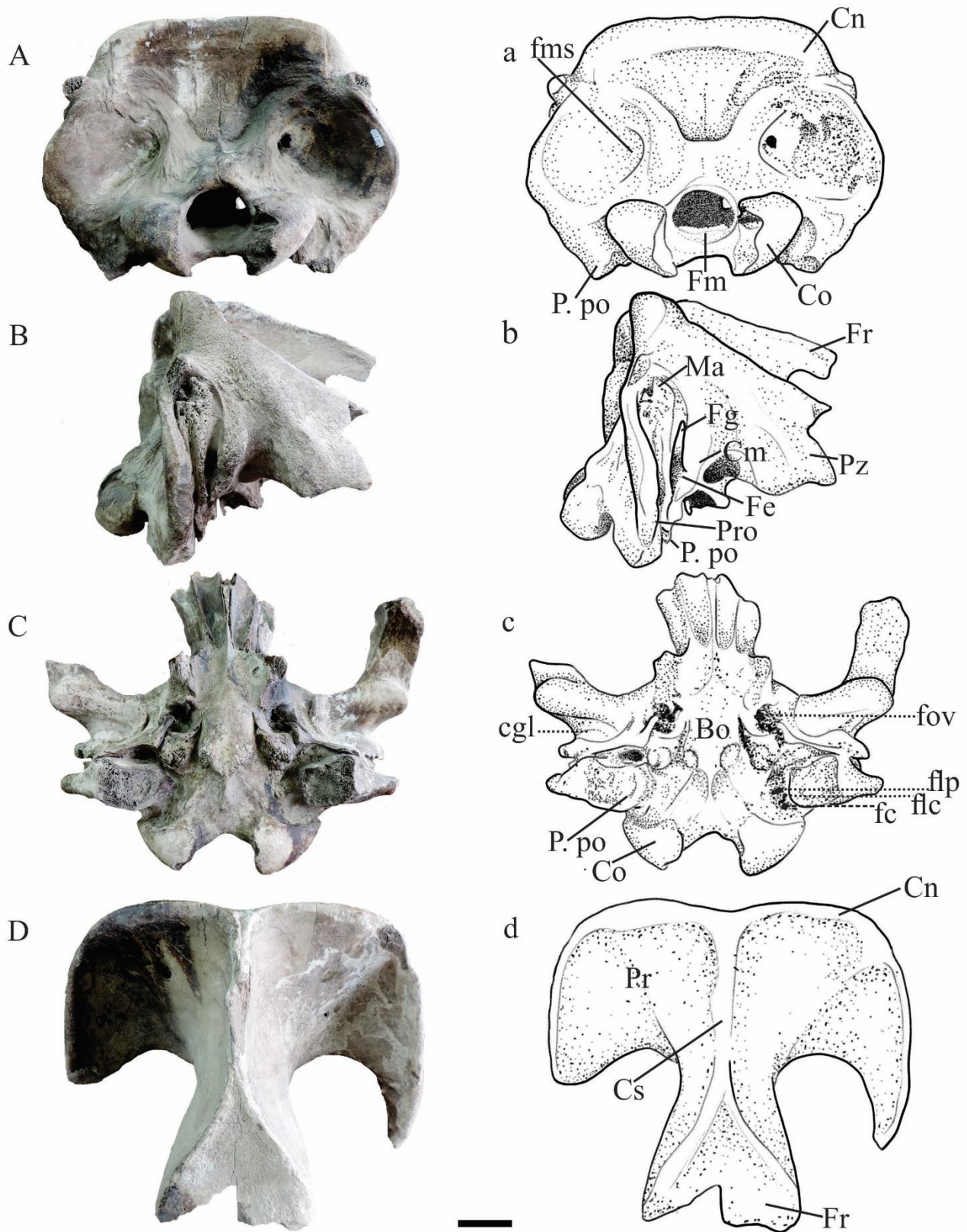


Figura 2. *Toxodon platensis* DGEO-CTG-UFPE 8530. A/a, vista occipital; B/b, vista lateral direita; C/c, vista ventral, D/d, vista dorsal; E/e, vista dorsal. **Legenda:** Cn, crista nuchal; Co, côndilo occipital; Fr, frontal; Pz, processo zigomático; fms, forame estilo mastoide; P.po, processo pós-occipital; Ma, meato auditivo externo; Fg, fissura glasseri; Cm, crista meatus; Fe, forame estiliforme; Pro, processo pós-glenóide; Cs, crista sagital; Pr, parietal; Cbo, corpo do basisfenóide; Bo, basisfenóide; cgl, cavidade glenóide; fov, forame oval; flp, forame lacerado posterior; fc, forame condilóide. Escala: 5, 0 cm. **Fonte:** Autores.

Vista ventral (Fig. 2C e 2c): Em DGEO-CTG-UFPE 8530 entre os processos paraoccipitais encontra-se, ao centro o basiesfenóide (Bo), antero-posteriormente, a porção basilar é côncava e diverge na forma de “V”, o corpo do osso basiesfenóide (Bo) é bem robusto e se afunila posteriormente, formando uma crista curta e marcada. Os côndilos occipitais (Co) demarcam a abertura do forame magno (Fm). DGEO-CTG-UFPE 8531 apresenta o basiesfenóide também afunilando-se anteriormente, mesialmente mede 5,40 cm e 23,00 cm de comprimento total, medida da parte basilar e do corpo do basiesfenóide (Cbo).

Vista Dorsal (Fig. 2D e 2d): DGEO-CTG-UFPE 8530 é amplo na parte posterior e afilado na parte anterior. A crista sagital (Cs) medida na porção mediana tem 1,80 cm de largura. A crista dos frontais forma uma contínua linha curva que divergem uma da outra a partir do meio da região parietal, tornando-se mais larga distalmente (44,75 mm), terminando antes na crista nuchal, onde se vê as duas linhas dos ossos parietais que se unem medialmente, onde inicia o osso frontal, este está quebrado na metade. Lateralmente, a borda do osso parietal aparenta ser reta, arredondada, limitando-se a fossa temporal. DGEO-CTG-UFPE 8531 possui apenas parte superior da crista nuchal possível de ser vista, mesmo com uma fratura aparente, é possível notar apenas a pronunciada concavidade mesial.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Análise comparativa com *Toxodon platensis*:

Vista dorsal: A crista sagital de DGEO-CTG-UFPE 8530 é mesialmente estreita, mede 1,80 cm largura de 11,80 cm de comprimento, pouco menor que a apresentada pelo exemplar FUMDHAM 186001, espécime do Estado do Piauí encontrada quase completa e identificada como *T. platensis*, esta possui 2,40 cm de largura e 12,70 cm de comprimento, variação muito pequena. O exemplar aqui estudado se aproxima as medidas observadas em *T. platensis* MHNT-VT-1143, a crista neste espécime é de 0,84 cm de largura e 11,20 cm de comprimento. O frontal de *T. platensis* DGEO-CTG-UFPE 8530 apresenta-se largo em sentido anteroposterior, ficando mais estreito posteriormente apresentando um formato triangular antes da crista sagital, muito semelhante ao observado em FUMDHAM 186001 e também na espécie MHNT-VT-1143, nestes exemplares assim como no material aqui reportado, esta região também se mostra achatada e marcada.

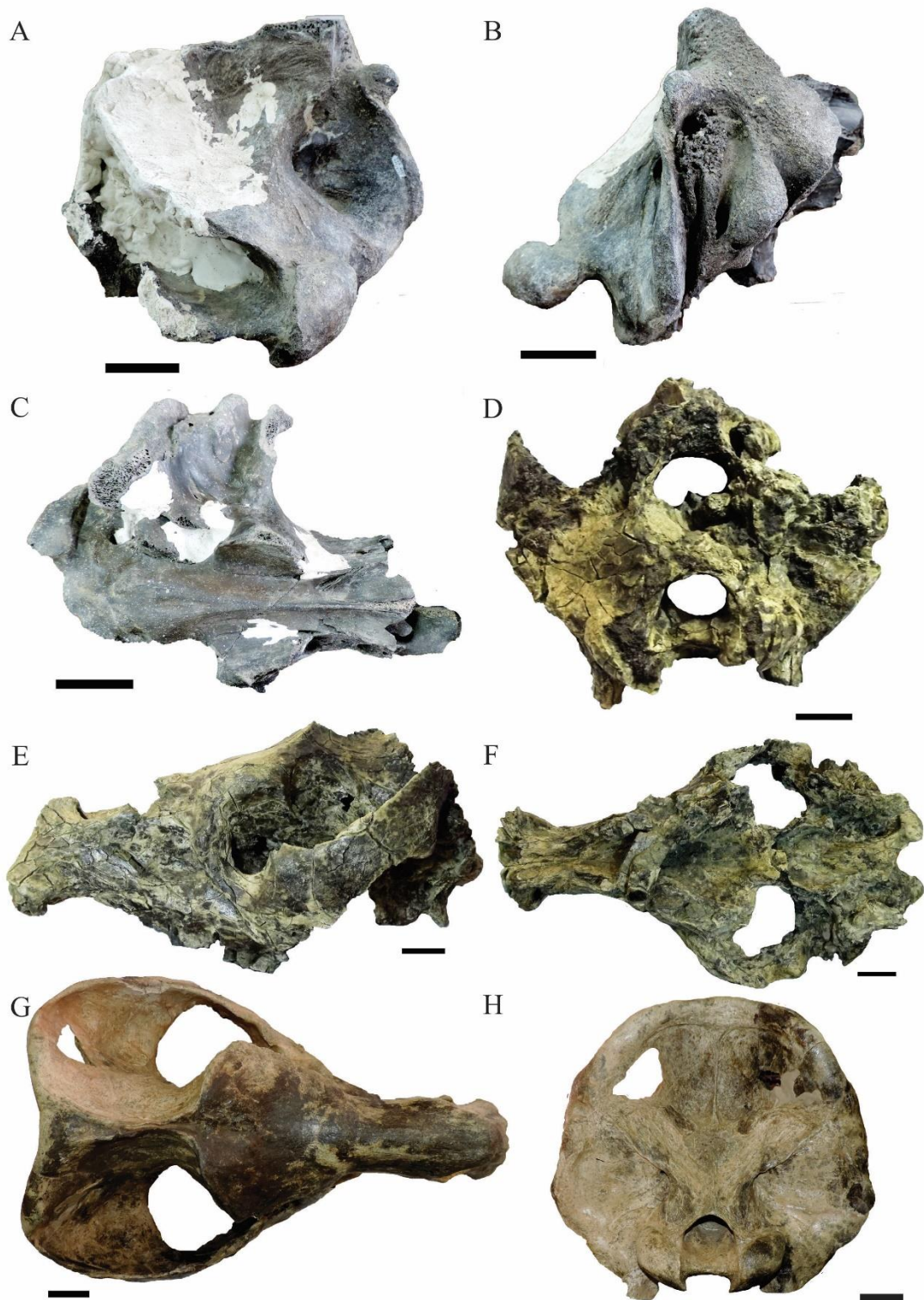


Figura 3. A, *Toxodon platensis*. DGeo-CTG-UFPE 8531, vista occipital; B, vista lateral esquerda; C, vista dorsal. D, *Toxodon platensis* FUMDHAM 186001, vista occipital; E, vista lateral direita; F, vista ventral. G, *Trigodonops lopesi* (*Piauhitherium capivarae*) FUMDHAM 188265, vista dorsal; H, vista occipital. Escala: 5, 0 cm. **Fonte:** Os autores.

Em todos os exemplares de *T. platensis* analisados por Mendonça (2007), esta característica era recorrente, inclusive os espécimes Argentinos que o pesquisador analisou. O frontal de DGEO-CTG-UFPE 8530 está quebrado antes da porção mesial, mas é possível verificar que este possui o frontal com as mesmas características, como as relatadas para FUMDHAM 186001, assim como a profundidade na região temporal.

A crista nugal de DGEO-CTG-UFPE 8530 é mesialmente retilínea, seguindo levemente curva na borda anterior e posterior, igualmente a MHNT-VT-1143, ao se encontrar com o frontal o plano segue reto até o final do osso nasal que nesta espécie é levemente projetado para cima, assim como em FUMDHAM 186001, nas amostras aqui estudada o nasal não se preservou, mas esse plano reto do frontal é visível.

Vista ventral: Tanto DGEO-CTG-UFPE 8530, como 8531 possuem a região basoesfenóide estreita forte e afilada anteriormente, assim como em MHNT-VT-1143, esta porção é robusta e larga.

Vista occipital: a porção posterior do crânio de DGEO-CTG-UFPE 8530 é mais largo que alto, possui 36, 10 cm de largura e de altura 32, 00 cm de altura, em FUMDHAM 186001 (Fig. 3D) esta característica se repete, o espécime mede 36, 00 cm de altura máxima (medida entre os côndilos occipitais e a borda nugal) e 48,00 cm de comprimento posterior, sendo perceptível que o crânio da espécie é posteriormente mais largo que alto. Os côndilos occipitais são semelhantes em tamanho e forma, em todas as espécies estudadas, variando em até um centímetro de largura, tanto nas espécies pernambucanas quanto piauienses, esta variação está relacionada ao desenvolvimento etário e sem caráter diagnóstico, assim como a largura no forame magno que apresenta esta mesma variação.

A crista nugal é mais baixa, quase reta no topo e segue arredondada nas bordas, o que causa uma concavidade muito presente na porção caudal do crânio, assim como no exemplar FUMDHAM 186001 (Fig. 3. D-F).

Vista lateral: O processo zigomático de DGEO-CTG-UFPE 8530 está incompleto, mas lateralmente é possível observar a orientação mais reta e de implantação baixa, seguindo em direção a anterior, assim como observado em MHNT-VT-1143 e também em FUMDHAM 186001 (Fig. 3 E), apresenta-se mais robusto e largo na porção mesial. O ouvido é complexo em ambas as espécies e possuem dimensões semelhantes, exceto em DGEO-CTG-UFPE 8531, proporcionalmente menor, o que pode ser explicado devido ao estágio etário.

3.2 Comparação com *Trigodonops lopesi* (incluindo *Piauihytherium*):

Vista dorsal: O frontal de *Tr. lopesi* (FUMDHAM 188265) é mais largo (Fig. 3G) e de bordas recurvadas, apresentando-se convexo, diferentemente da espécie aqui analisada, que possui frontal reto, posteriormente triangular e plano. A crista nugal de *Tr. lopesi* é muito arredondada, formando um semicírculo que fortemente se projetada posteriormente, nos espécimes juvenis analisados por Cartelle, 1992 (Fig. 222) esta forma também é visível, principalmente MCL 5191. A crista sagital de DGEO-CTG UFPE 8530 é mais curta e menos larga, enquanto do que em FUMDHAM 1302-188265 é mais larga, medindo 3, 20 cm na porção posterior, onde ocorre o encontro dos parietais e mesialmente 1, 50 cm, o comprimento é de 15, 00 cm, enquanto que no exemplar de *T. platensis* aqui mensurado esta crista não ultrapassa 12, 00 cm de comprimento.

Vista lateral: O teto craniano de *T. platensis* em DGEO-CTG-UFPE 8530 apresenta o mesmo ângulo quase reto e plano, muito diferente da porção caudal do crânio de *Tr. lopesi* (FUMDHAM 188265), que possui a crista nugal muito larga e arqueada nesta espécie do que em *T. platensis*, formando um semicírculo no alto da porção parietal a parte mais alta de todo o crânio. Anteriormente, o frontal segue este plano elevado e continuamente se projeta, declinando em altura, até o encontro com o osso nasal, único da série que segue plano até abertura da órbita. A projeção do frontal é muito mais nítida, que em *T. platensis*, onde este osso segue anteroposteriormente quase reto.

O processo zigomático em FUMDHAM 188265 é marcadamente mais alto na porção anterior e mediana e mais inclinado do que em *T. platensis*, onde este se projeta quase plano anteriormente a abertura ocular, todavia a largura máxima do processo zigomático é quase a mesma em ambas as espécies.

Vista Occipital: Enquanto que em *T. platensis* DGEO-CTG-UFPE 8530 a altura máxima é menor que a largura, em *Tr. lopesi* o diâmetro transversal do crânio é equivalente em altura e comprimento (48, 00 cm). Além disso, a concavidade parietal acentua-se fortemente em FUMDHAM 188265 (Fig. 3H), e a protuberância occipital externa apresenta a mesma configuração, isto é, marcadamente côncava e rugosa dos parietais. A porção condilar nas duas espécies é bem semelhante e não diagnóstica.

3.3 Considerações paleoecológicas e distribuição geográfica:

Este novo dado para o sítio onde já havia sido registrado outros dois crânios de *T. platensis* lança questões sobre a distribuição geográfica e temporal da espécie.

Cartelle (1992), sugeriu que *T. platensis* é uma espécie tipicamente sulista e que dispersou-se para o Nordeste brasileiro somente no último máximo glacial. Em contrapartida, *Tr. lopesi* é encontrado na região mais vegetada do Norte e ao sul do Nordeste, na localidade de Toca dos Osso, Bahia.

Oliveira et al., (2019) fez uso de isótopos estáveis para reconstruir a flora local do último máximo glacial, sugerindo a presença de uma vegetação tipicamente aberta. Os dados isotópicos, amostrados do cimento carbonático dos arenitos apresentaram valores $\delta^{13}\text{C}$ entre -4,73 e 0,15 ‰, com média de -2,83 ‰ (N = 11) e valores de $\delta^{18}\text{O}$ variando de -4 ‰ a + 5,85 ‰ com uma média de 0,46 ‰. Os dados suportam uma fisionomia mais compatível com vegetação sem árvores (grama e arbustos) para o Sítio Tamanduá de Cima, assim como sugerido por Dupont et al. (2010). Os valores de $\delta^{18}\text{O}$ também foram interpretados como variação esperada para ambientes de paleocanal/fluvial, como as nascentes (ver OLIVEIRA et al., 2017 e OLIVEIRA, et al., 2019), sendo assim Tamanduá de Cima foi uma planície de inundação vegetada com plantas C4.

Com relação a paleoautoecologia, *Toxodon platensis* tem sido interpretado como um megaherbívoro generalizado, com morfologia craniana e morfologia dentária compatíveis com um mamífero de dieta abrasiva, mas com variação dietética sazonal/regional, do tipo mista. O papel ecológico desta espécie estaria situado entre mamíferos pastadores e ramoneadores, como sugerem estudos mais recentes utilizando isótopos estáveis de $\delta^{13}\text{C}$ (média - 5,74 $\pm$ 4,80) oriundos de amostras de esmalte dentário de espécimes do Nordeste do Brasil (VIANA et al., 2011; DANTAS et al., 2017).

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Tamanduá de Cima é um importante sítio fossilífero com feição geomorfológica de um depósito fluvial carbonático, localizado no estado de Pernambuco, onde são registrados alguns táxons de mamíferos pleistocênicos, incluindo *T. platensis*. Os crânios DGEO-CTG-UFPE 8530 e DGEO-CTG-UFPE 8531 são atribuídos a espécie *Toxodon platensis* por apresentar a seguinte diagnose: crânio elevado, crista sagital estreita e reta na porção mesial, com borda dorsal levemente arredonda, frontais dorsalmente planos e posteriormente triangulares, porção caudal craniana com diâmetro transversal maior do que o vertical, crista nugal reta e projetada caudalmente, concavidade profunda no centro da face caudal craniana.

É também evidente em nossa análise que os exemplares aqui estudados devem ser considerados genericamente distintos de *Tr. lopesi*, com base em características morfológicas, como crânio muito alto dorso-ventralmente e crista nugal muito mais alta e semicircular, além da implantação dos ossos parietais e frontal, que estão em *T. platensis* no mesmo plano sagital e forma um ângulo quase reto na região occipital, apontando suavemente para frente e para baixo.

O espécime DGEO-CTG-UFPE 8531, apresenta a morfologia da metade caudal craniana semelhante, todavia seu tamanho é relativamente menor que em DGEO-CTG-UFPE 8530, tratando-se, provavelmente de um juvenil.

5. REFERÊNCIAS

- BARRETO, A. M. F.; ALMEIDA, J. A. C.; SILVA, F. M.; KINOSHITA, A.; BAFFA, O.; MACÁRIO, J. Datação por EPR em dentes de *Haplomastodon* e *Xenorhinotherium* de Lagoa de Dentro, Puxinanã, Paraíba. **Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Brasília-DF, SBP, p. 60. 2003.
- BOND, M.; CERDEÑO, E.; LÓPEZ, G. Los Ungulados Nativos De América Delsur. In M. T. Alberdi.; G. Leone.; E. P. Tonni (eds.) **Evolución Biológica y Climática de La Región Pampeana durante los Últimos Cinco Millones de Año Sun Ensayo de Correlación com el Mediterráneo Occidental**. Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, p. 259-275. 1995.
- CARTELLE, C. 1992. Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, BA, Brasil). Tese de doutorado. Pós-graduação em Morfologia. UFMG. 516p.
- CARTELLE, C. **Tempo Passado: Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais**. 1ª ed. Belo Horizonte, Editora Palco, 1994. 131 p.
- COPE, E. D. Toxodontia. **American Naturalist**. v. 31, n. 366, 485-492p. 1897.
- DAMASCENO, J. M. Ocorrência de *Toxodon platensis* Owen, 1840 em Olho d'água da Escada, Município de Mossoró, Rio Grande do Norte. **Arquivos do Instituto de Antropologia**, n. 1, p. 1-18. 1973.
- DANTAS, M. A. T.; RIBEIRO, A. M. Megafauna pleistocênica da Fazenda Elefante, Gararu, Sergipe, Brasil. **Geociências**, v. 24, n. 3, p. 277-287, 2005.
- DANTAS, M. A. T.; ZUCON, M. H. Sobre a ocorrência de dois taxa pleistocênicos na Fazenda Tytoya, Poço Redondo, Sergipe. **Scientia Plena**, v. 1, n. 4, p. 92-97, 2005.
- DANTAS, M. A. T. **Contribuição ao conhecimento da megafauna Pleistocênica da Região Intertropical Brasileira**. Tese de Doutorado em Ecologia apresentada ao programa de Pós-Graduação em Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2012. 105 p.

DANTAS, M. A. T.; CHERKINSKY, A.; BOCHERENS, H.; DREFAHL, M.; BERNARDES, C.; FRANÇA, L. M. Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: feeding ecology ($\delta^{13}\text{C}$), niche breadth and overlap. **Quaternary Science Reviews**, v. 170, p. 152–163. 2017.

DUPONT, L. M.; SCHLÜTZ, F.; EWAH, C. T.; JENNERJAHN, T. C.; PAUL, A.; BEHLING, H. Twostep vegetation response to enhanced precipitation in Northeast Brazil during Heinrich event 1. **Global Change Biology**. 16, v. 6. p.1647–1660. 2010.

GUÉRIN, C.; SOUZA, M. F. B.; VOGEL, M. A. C. A Fauna Pleistocênica da Região de São Raimundo Nonato (Piauí, Brasil) Implicações Paleoecológicas, **Anais do Congresso Brasileiro de Geologia**, SBG. Natal, p. 490-502, 1990.

GUÉRIN C.; HUGUENEY M.; MOURER-CHAUVIRÉ C.; FAURE M. Paléoenvironnement pleistocene dans l'aire archéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil): apport des mammifères et des oiseaux. **Documents des laboratoires de géologie de Lyon**, v. 125. p.187-202. 1993.

GUÉRIN, C.; GALINDO LIMA, M.; PARENTI, F. La transition pléistocène/holocène à Conceição das Creoulas (Pernambuco, Brésil): mégafaune disparue et industries lithique. In XIII Ème Congrès Del'union Internationale des Sciences Préhistoriques et Protohistoriques. v. 5. p. 339-343. 1996.

GUÉRIN, C.; CURVELLO M. A.; FAURE M.; HUGUENEY M.; MOURER-CHAUVIRÉ, C. The Pleistocene fauna of Piauí (Northeastern Brazil). Palaeoecological and biochronological implications. **Revista da Fundação do Homem Americano**, 1 ed. v. 1. p. 55-103. 1996b.

GUÉRIN, C.; FAURE, M. Un nouveau Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) du Pléistocène supérieur du Nordeste du Brésil. **Geodiversitas**, v. 35. p. 155-205. 2013. doi:10.5252/g2013n1a7.

KRAGLIEVICH, L. Sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo) Kraglievich. **Revista Sociedad Amigos Arqueologia**, v. 5. P. 81-89. 1931.

LOBO, L. S.; SCHERER, C. S.; DANTAS, M. A. T. Megafauna do Pleistoceno Final de Matina, Bahia, Brasil: Sistemática, Cronologia e Paleoecologia. **Revista brasileira de paleontologia**. n.º.18. v. 2. p. 325-338. 2015.

MENDONÇA, R. **Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e considerações sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921) (Notoungulata, toxodontidae)**. Dissertação de mestrado apresentada ao programa de pós-graduação em ciências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2007. 104 p.

MENDONÇA, R.; ALVARENGA, H. New records of toxodonts (Notoungulate, Toxodontidae) of Pleistocene of Brazil. **Ameghiniana**, n.º 44, v. 29. 2007.

NASCIMENTO, E. R. **Os *Xenarthras Pilosa* (Megatheriidae), Notoungulata (Toxodontidae) e Proboscidea (Gomphotheriidae) da Formação Rio Madeira, Pleistoceno Superior, Estado de**

Rondônia, Brasil. Dissertação de mestrado apresentada ao programa de pós-graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2008. 113 p.

OLIVEIRA, L. D. D.; DAMASCENO, J. N.; LINS, F. A. P. L.; MEDEIROS, W. E.; MOREIRA, J. A. Estudo Macrofossilífero dos Tanques da Fazenda Capim Grosso, São Rafael – RN, Auxiliado por Métodos Geofísicos. XI Congresso Brasileiro de Paleontologia. **Boletim de Resumos do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Curitiba: SBP, p. 551-562, 1989.

OLIVEIRA, E. C., ROSSETTI, D. F., UTIDA, G. Paleoenvironmental evolution of continental carbonates in West-Central Brazil. **Academia Brasileira de Ciências**. n° 89, p. 407–429. 2017.

OLIVEIRA, E. V., BÉLO, P. S., FAMBRINI, G. L., SIAL, A. N., SILVA, A. K. B., BARRETO, A. M. F. A new late Pleistocene ichnological site with mammal footprints from Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 94. 2019.

OWEN, R. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to Pachydermata and the herbivorous Cetacea. **Proceedings of the Geological Society of London**, v. 2, p. 541-542. 1837.

PAULA COUTO, C. Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 42. p. 195-210. 1954.

PAULA COUTO, C. Um *Toxodon* no Pleistoceno de Pernambuco. **Boletim do Museu Nacional**, n. 30, p. 1-17, 1959.

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

ROLIM J. L. Calcário secundário com restos fósseis de mamíferos pleistocênicos em Pernambuco. **Anais Academia Brasileira de Ciências**. n° 46. p. 417-422. 1974.

ROLIM, J. L. Sobre alguns mamíferos fósseis de Lagoa da Pedra, Município de Santa Cruz do Capibaribe, Pernambuco. Universidade Federal de Pernambuco, Instituto de Geociências, **Série B. Estudos e pesquisas**. n° 1. v. 3. p. 1-19. 1971.

SILVA, J. L. L. Tafonomia em Mamíferos Pleistocênicos: Caso da Planície Fluvial de Maravilha, AL. **Paleontologia em Destaque**, n. 49, p. 29, 2004.

SILVA, J. L. L. **Reconstituição Paleoambiental Baseada no Estudo de Mamíferos Pleistocênicos de Maravilha e Poço das Trincheiras, Alagoas, Nordeste do Brasil**. Tese de Doutorado apresentada ao program de pós-graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2008. 197p.

SILVA-FILHO, A. F.; GOMES, H. A.; SILVA, J. M. R.; OSAKO, I. S.; GUIMARÃES, I. P.; BRASIL, E. A.; LIMA, D. R.; SILVA, F. M. J. V.; COCENTINO, L. **Geologia da Folha Venturosa (SC.24-X-B-V)**. CPRM, Brasília. 2008.

SILVA, F. M.; ALVES, R. S.; BARRETO, A. M. F.; SÁ, F. B.; SILVA, A. C. B. L. A. Megafauna Pleistocênica do Estado de Pernambuco. **Estudos Geológicos**, n. 2. v. 16. p. 55-66, 2006.

SILVA, F. M.; FILGUEIRAS, C. F. C.; BARRETO, A. M. F.; OLIVEIRA, E. V. Mamíferos do Pleistoceno superior de Afrânio, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Quaternary and Environmental Geosciences**, v. 2, n. 2, p.1-11, 2010.

SILVA, F. M. **Mamíferos do Pleistoceno Superior de Afrânio, Pernambuco, Nordeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de pós-graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2009. 107 p.

SILVA, F. M. **Tafonomia em Tanque de Fazenda Nova, Município de Brejo da Madre de Deus, Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil**. Tese de Doutorado apresentada ao Programa de pós-graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2014. 97p.

SILVA, F. M.; ALVES, R. S.; BARRETO, A. M. F.; SÁ, F. B.; SILVA, A. C. B. L. A. Megafauna Pleistocênica do Estado de Pernambuco. **Estudos Geológicos**, nº16. v. 2. p. 55-66. 2006.

SILVA, A. K. B.; OLIVEIRA, E. V.; CARNEIRO, L. M. The most complete material of *Trigodonops lopesi* (Mammalia, Notoungulata), from the late Pleistocene of Brazil and the status of *Piauhytherium capivarae*, **Journal of Systematic Palaeontology**, in preparação.

SOUZA CUNHA, F. L. Um *Toxodon* do Pleistoceno da Bahia. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, nº 51, v. 4. p. 779. 1979.

VIANA, M. S. S.; SILVA, J. L. L.; OLIVEIRA, P. V.; JULIÃO, M. S. Hábitos alimentares em herbívoros da megafauna pleistocênica do Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, nº 2. v. 2. p. 89-95. 2011.

VIDAL, N. Um *Toxodon* no Pleistoceno de Pernambuco. **Boletim do Museu Nacional**. Rio de Janeiro. nº 30. p. 1-17. 1959.

6. AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior/CAPES pela bolsa concedida à primeira autora, a Fundação Museu do Homem Americano - FUMDHAM e ao Museu de História Natural de Taubaté pela disponibilidade do material de comparação e a paleoartista Anny Rafaelly pelas ilustrações anatômicas.

4.3 MICRODESGASTE DENTÁRIO E PALEODIETA DE TOXODONTÍDEOS DO PLEISTOCENO SUPERIOR DOS ESTADOS DE PERNAMBUCO E PIAUÍ, NORDESTE DO BRASIL

ANA KAROLINE BARROS SILVA^{a*}, ÉDISON VICENTE OLIVEIRA^a

^aLaboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Pernambuco,
Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências, Cidade Universitária, 1235,
50740-533, Recife-PE, Brasil

Endereço de e-mail: karolbarros.biologia@gmail.com (K. Barros),
vicenteedi@gmail.com (E. Oliveira).

*Corresponde ao autor o endereço: Universidade Federal de Pernambuco, Centro de
Tecnologia e Geociências, Av. Acadêmico Hélio Ramos, s/n, Cidade Universitária, 50740-
533, Recife, PE, Brasil.

Tel.: +55 81 2126 79333.

RESUMO

Apesar de serem frequentes em depósitos do Pleistoceno Superior sul-americano, os toxodontídeos não são bem conhecidos no tocante a dieta alimentar. A associação dos padrões anatômicos funcionais e a forma dos molariformes com coroas altas e crescimento contínuo fizeram supor um padrão de dieta muito abrasivo, do tipo pastador. Estudos mais recentes demonstram que a estes animais provavelmente, possuíam uma dieta mista, com ampla gama adaptativa. Este trabalho reconstruiu a dieta dos toxodontídeos que habitaram durante o Pleistoceno Superior os estados de Pernambuco e Piauí, Nordeste do Brasil. Foi observado a um padrão de microdesgaste misto e homogêneo de orientação variável sobre a superfície oclusal de *Toxodon platensis* e de *Trigodonops lopesi*, ambos os táxons demonstraram altos valores de abrasão e perfuração sobre os dentes, sendo que *T. platensis* muito provavelmente consumia gramíneas em sua dieta de forma sazonal/regional, enquanto *Tr. lopesi* apresenta padrão de dieta mista, com predominância no consumo de alimentos mais macios, como folhas ou ainda galhos macios.

PALAVRAS-CHAVE: Toxodontídeos, paleodiet, microdesgaste dentário, *Trigodonops lopesi*, *Toxodon platensis*.

ABSTRACT

Although they are frequent in deposits of the South American Pleistocene, the toxodontídeos are not well-known in relation to the diet. The association of functional anatomical patterns and the shape of the molariform with high crowns in continuous growth made it possible to assume a very abrasive pattern of the grater type. More recent studies have shown that these animals probably had a mixed diet with a wide adaptive range. This work reconstructed the diet of the toxodontids that inhabited during the Upper Pleistocene the states of Pernambuco and Piauí, Northeast of Brazil. It was observed a mixed and homogeneous microwear pattern of variable orientation on the occlusal surface of *Toxodon platensis* and *Trigodonops lopesi*, both taxa showed high values of abrasion and perforation on the teeth, and *T. platensis* most likely consumed grasses in his diet in a seasonal / regional way, while *Tr. lopesi* presents a mixed diet pattern, with predominance in the consumption of softer foods, such as leaves or even soft branches.

KEY WORDS: Toxodontid, paleodiet, stereomicrowear, *Trigodonops lopesi*, *Toxodon platensis*.

1. Introdução:

Toxodontídeos foram grandes mamíferos extintos que habitaram praticamente todo o continente Americano (Cartelle, 1994; Carillo et al., 2018), porém tiveram origem na América do Sul, onde surgiram e se diversificaram (Bond, 1995). Os Toxodontídeos pertencem a ordem Notoungulata, uma extensa ordem abrangendo mais de 140 gêneros e 13 famílias (Cifelli, 1985; Croft, 1999; Braunn et al., 2014; Carillo et al., 2018) que possui uma longa história evolutiva, alta diversidade taxonômica e morfológica.

Os Toxodontídeos foram os últimos representantes dos Notoungulata a habitarem o Nordeste do Brasil (Cartelle, 1994). A espécie *Toxodon platensis* é usualmente registrada para depósitos pleistocênicos de todo o território Brasileiro, enquanto *Trigodonops lopesi* apresenta registros esparsos. Na atualidade nós reconhecemos somente dois táxons registrados no Nordeste do Brasil, *Toxon platensis* e *Trigodonops lopesi* (Silva & Oliveira., in prep..).

No tocante ao sistema dentário, os notoungulados mais primitivos possuíam dentes de polpa fechada, coroa mais baixa e uma dieta típica de consumidores de alimentos macios como folhas e também frutos. Alguns autores relacionam a mudança na dieta como tendo acontecido em paralelo às mudanças de florestas tropicais para florestas mais temperadas, savanas e pastagens (Rensberger et al., 1984; MacFadden, 1992; Pascual, 2006).

Usualmente a dieta destes animais tem sido atribuída ao nível trófico de pastadores (grazing), pela associação destes ungulados com a morfologia dentária do tipo coroa alta e hipsodontia, sugestivo de uma dieta muito abrasiva (Solounias & Semprebon, 2002; Croft & Weinstein, 2008). Todavia, esta hipótese está sendo intensamente testada por diversos autores usando técnicas alternativas qualitativas e quantitativas (Solounias & Semprebon, 2002; Croft & Weinstein, 2008; Braunn et al., 2014; França et al., 2014; Dantas et al., 2017).

2. Material e Métodos

2.1 Amostras

Para este estudo foram selecionados apenas molariformes de toxodontídeos pleistocênicos permanentes, superiores e inferiores das localidades de São Bento do Una, estado de Pernambuco e São Raimundo Nonato, estado do Piauí (Fig. 1). A amostragem foi restrita aos segundos molariformes (M_2/M^2), pois estima-se que estes possuem maior interação com o alimento (Solounias & Semprebon, 2002; Green, 2007). Todos os dentes analisados foram selecionados de modo que cada amostra represente um único indivíduo. Utilizou-se dentes inclusos em alvéolos e dentes isolados (Apêndice A). Os materiais pertencem às coleções do

Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM) e do Departamento de Geologia, do Centro de Tecnologia e Geociências da UFPE (DAGEO-CTG-UFPE).

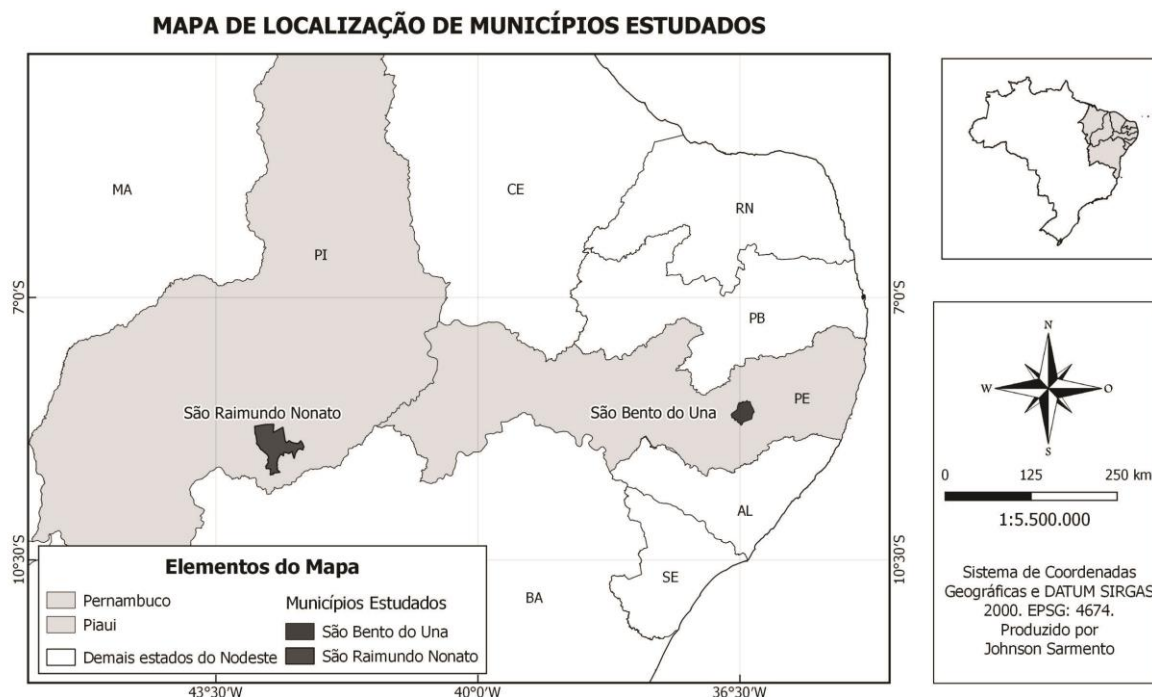


Figura 1. Mapa dos Estados de Pernambuco e Piauí, onde encontram-se demarcadas as localizações dos municípios de onde provém o material aqui analisado, as áreas em preto representam os municípios de São Raimundo Nonato, estado do Piauí e São Bento do Una, estado de Pernambuco, Brasil.

2. 2 Análise estereomicroscópica

Um total de 15 molares permanentes de toxodontídeos foram selecionados para a análise em microdesgaste dentário, utilizando-se estereomicroscopia de baixa ampliação (35x) e luz incidida diretamente sobre os moldes, além de luz polarizada. Foram selecionados apenas dentes que possuíam a superfície oclusal ainda preservada (Fig. 2 A e B), excluindo-se da amostragem os espécimes com as superfícies dos dentes obliteradas ou com marcas pós-deposicionais como cicatrizes e marcas tafonômicas, bem como aqueles que apresentaram marcas de instrumentos utilizados para coleta em campo. Antes da moldagem, os dentes foram observados em estereomicroscopia para conferir se haviam marcas de desgaste (Fig. 2 C), e a partir desta observação foram confeccionados os moldes.

Foram selecionados fósseis de dois táxons, *Toxodon platensis* do estado de Pernambuco e *Trigodonops lopesi* do estado do Piauí, preferimos chamar o material do Piauí de *Tr. Lopesi* em função da revisão sistemática feita em importantes materiais do Piauí, os mesmos que foram aqui amostragem para compor este trabalho de ecologia alimentar.

A metodologia envolveu limpeza do material, moldagem da superfície oclusal e técnicas de iluminação (ver Solounias & Semprebon, 2002). Para contabilização das variáveis foi escolhida uma região medial no dente molariforme (M^2/M_2) de onde partiram todas as amostras, assim como demonstrado na figura 2 A e B.

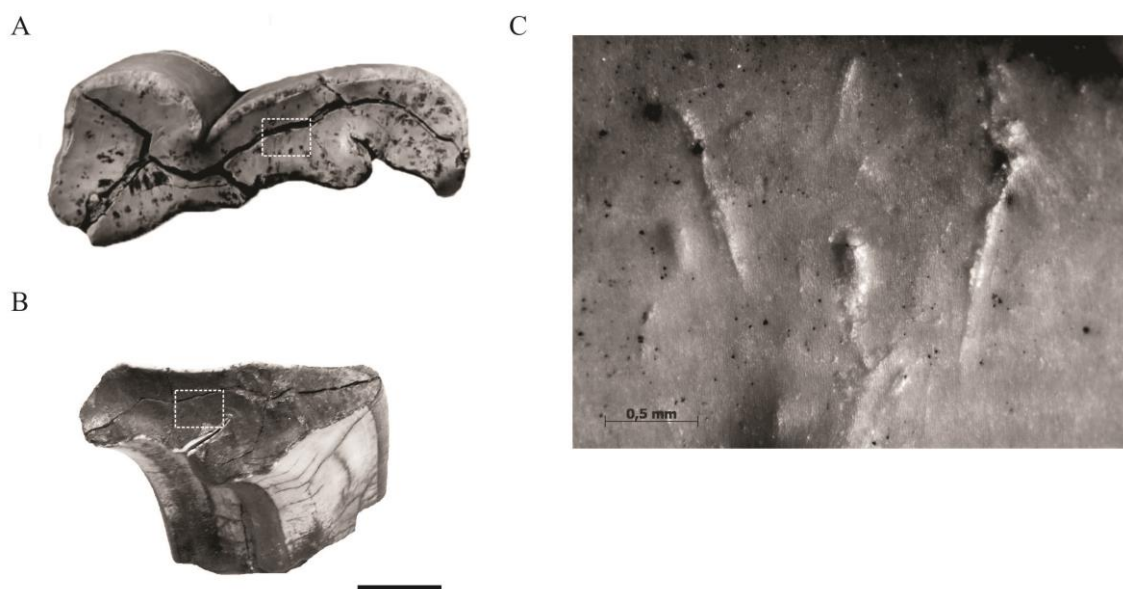


Figura 2. A. Segundo molar inferior direito de um indivíduo adulto de *Toxodon platensis* (DGEO-CTG-UFPE 7033) e B. Segundo molar superior esquerdo de *Trigodonops lopesi* (FUMDHAM 185351) dos estados de Pernambuco e Piauí, respectivamente. C. Microdesgaste observado na superfície oclusal de DGEO-CTG-UFPE 7033. A área tracejada na superfície oclusal representa a área amostral de 16mm² (0,4x0,4 mm) onde foram contabilizados os dados que compõem este trabalho. A e B Escala 1 cm, C Escala 0.5 mm, aumento de 50x.

Os caracteres do microdesgaste sobre superfície oclusal foram observados e contabilizados utilizando aumento padrão de 35x de ampliação, utilizou-se estereomicroscópio Zeiss modelo Discovery V8. As marcas foram contabilizadas dentro de uma área de 16 mm².

Solounias & Semprebon (2002) classificaram as categorias de desgaste em dois níveis principais. As perfurações (pits) consistem em cicatrizes com comprimento e largura praticamente iguais, em formato circular e semicircular. As cicatrizes do tipo arranhões (scratches) são definidas como arranhaduras pouco profundas, alongadas, retas, podendo ainda, ser paralelas ao longo da superfície oclusal. A textura do desgaste incluiu também a presença ou ausência de grandes perfurações (GP) e Goivas (G), que são cavidades profundas e semicirculares, semelhantes às perfurações, porém com as arestas irregulares. Arranhões cruzados (AC) são categorizados como linhas que se tocam formando interseção entre as retas (Fig. 3 D). Todas estas feições são contabilizados entre 0 (ausência total) e 1 (presença) apenas quando o dente possuía entre 1 e 4 destes feições presentes na área amostrada (Solounias &

Semprebon, 2002; Semprebon et al., 2004; Green et al., 2005; Green et al., 2007; Asevedo, 2012).

As perfurações foram classificadas categoricamente entre grandes (GP) e pequenas (PP), através das propriedades refletivas da luz diferencial e contabilizadas individualmente sobre a área amostral de cada molde, a fim de se obter o número médio de perfurações e também de arranhões. Estes foram ainda tipificados em arranhões finos (fine scratches), grosseiros (coarse scratches) ou supergrosseiros (hypercoarse), com base na aparência e a quantidade de luz refletida. Os riscos finos são mais estreitos e refletem mais luz do que arranhões grossos, sendo estes mais largos e profundos. Já os arranhões supergrosseiros foram classificados como fendas mais profundas que largas sobre a superfície oclusal (Solounias & Semprebon, 2002). Os valores médios aqui obtidos foram então comparados com um amplo banco de dados de microdesgaste de ungulados recentes e fósseis (Solounias e Semprebon, 2002), para comparação, foram utilizados os dados de dieta de *Notiomastodon platensis* encontrado por Asevedo et al., (2012), afim de contrastar os dados com outro representante da megafauna pleistocênica brasileira.

Foram consideradas as categorias alimentares determinadas na literatura, incluindo folívoros (browsing), do tipo herbívoros que consomem folhas e frutos ou ainda brotos macios. Os tipo pastadores (grazing) são herbívoros que consomem pasto, principalmente grama (gramíneas), e ainda animais de dieta mista (mixed-feeder), aqueles que consomem tanto pasto quanto folhas, usualmente ou ainda sazonalmente alguma combinação de folhas dicotiledôneas e frutas e gramíneas monocotiledôneas (Fortelius & Solounias, 2000; Solounias & Semprebon, 2002; Semprebon et al., 2004; 2011; Semprebon & Rivals, 2007; MacFadden, 2005).

Seguindo as categorias dietéticas propostas por Solounias & Semprebon (2002), os resultados aqui obtidos de arranhões e perfurações para cada amostra dos dentes de toxodontídeos foram contabilizados e plotados, utilizando-se como base as seguintes categorias de intervalos de arranhões (ver Solounias & Semprebon, 2002): entre 0 e 17 arranhões (valores baixos), correspondendo a uma população tradicionalmente de hábito alimentar que prioriza a dieta folívora; entre 17.5 e 29.5 arranhões (valores médios), representando uma população que tradicionalmente pode ser definida como pastadores; e valores de vão de 30 ou mais arranhões (valores altos), correspondendo tipos adaptativos que apresentam mais arranhões do que os pastadores típicos. Dentro da categoria de dieta mista (mixed-feeder) existe duas subcategorias, uma que representa a fase de transição entre o pastoreio e a folivoria, podendo ser classificados como táxons que estão situados nas linhas de interseção entre as faixas 0 e 17. Os animais que

se situarem entre 17.5 e 29.5 são também classificados como mixed-feeders, porém com predominância de folivoria. Já os táxons que possuam dietas categoricamente classificadas entre as faixas 17.5 e 29.5 são considerados de dieta mista, porém com predominância ao consumo de gramíneas.

3. Resultados e Discussão

Os resultados aqui apresentados correspondem aos primeiros dados de microdesgaste dentário para toxodontídeos pleistocênicos dos Estados de Pernambuco e Piauí. Na análise estereomicroscópica de ambos os táxons, *Toxodon platensis* e *Trigodonops lopesi*, foram identificadas as mesmas cicatrizes (variáveis) (Fig. 3 A, B, C e D) que em Souloumi & Semprebon, (2002).

3.1. *Toxodon platensis*

A análise do microdesgaste dentário de *T. platensis* revelou a presença de arranhões finos, muito bem distribuídos e de orientação variável ao longo a área amostrada, arranhões finos juntamente com pequenas perfurações dominaram a amostra (Fig. 1 A e Tabela 1), mas também foram encontradas marcas de desgaste mais profundas, como grandes perfurações e goivas, muito embora em menor frequência (Tab. 1). Estas marcas podem ser observadas na figura 3 C. Estas cicatrizes mais profundas e rômbricas são distribuídas de forma dispersa dentre os exemplares estudados, já na figura 3 D podem ser observados arranhões cruzados que foram passíveis de observação na maioria dos exemplares aqui amostrados. A figura 3 E mostra as variações de desgaste para o táxon, arranhões cruzados e arranhões mais profundos podem ser vistos.

3.2. *Trigodonops lopesi*

Tr. lopesi apresentou marcas de desgaste homogêneas na superfície oclusal, assim como *T. platensis*, a maior frequência de marcas classificadas como arranhões finos, juntamente a pequenas perfurações, foram encontradas ainda marcas como arranhões cruzados (fig. 3 B) e também profundos, distribuídos de forma menos recorrente, na figura 3 F é possível visualizar o padrão médio de desgaste do táxon, predominância de arranhões finos e orientados.

3.3. *Toxodon platensis* e *Trigodonops lopesi* como mamíferos de dieta mista

Os dados obtidos sugerem fortemente que os ungulados pleistocênicos aqui estudados estão fora da categoria dieta folívora. Os valores que aqui se apresentam são altos tanto para a

distribuição dos arranhões finos, como também para as perfurações pequenas, em detrimento aos animais de dieta tipicamente folívora/frugívora, onde espera-se baixo número de arranhões e alto número de perfurações, principalmente as mais profundas. Observa-se ainda que as perfurações pequenas dominam o padrão de desgaste, porém como esta análise leva em consideração os valores medianos existentes, este número também é considerado alto (Tabela 1).

Tabela 1 -Resumo dos dados de microdesgaste para o toxodontídeos de Pernambuco e Piauí, Nordeste do Brasil. N = Número de amostras (segundos molares). As porcentagens (%) foram calculadas quando as amostras apresentaram mais de quatro marcas. Legenda: G. P = grandes perfurações; P. P = pequenas perfurações; A.C = arranhões cruzados; G. Goivas; $\bar{X}$. P = Média de Perfurações; $\bar{X}$. A. Média de arranhões.

Táxon	Dente	N	G. P.	P. P	A. C.	G.	$\bar{X}$. P.	$\bar{X}$. A.	Textura do arranhão		
									Fino	Grosso	Super grosso
<i>Trigodonops lopesi</i>	M ²	2	25.6	80.3	56.5	21.5	23.5	26.2	50.5	2.2	0.6
	M ₂	5	33.4	65.7	40.3	12.4	20.4	23.4	43.2	1.8	1.2
<i>Toxodon platensis</i>	M ²	2	40.5	77.7	39.9	18.2	41.8	35.0	60.0	5.6	1.6
	M ₂	6	20.0	60.0	45.0	26.5	38.2	30.5	39.0	3.8	2.1

Quando comparados aos valores observados na literatura, o padrão aqui estabelecido de microdesgaste pode ser definido como misto para ambos os táxons analisados, situando-se os números entre 17.5 e 29.5 e > 30. Os dados indicam que *T. platensis* e *Tr. lopesi* enquadram-se na categoria de consumidores de folhas e também de gramíneas (Fig. 4).

O alto padrão de arranhões e perfurações, principalmente de textura fina, indica um consumo maior de alimentos mais duros e abrasivos, o que elimina o padrão exclusivamente folívoro/frugívoro para os táxons aqui analisados (figura 5).

A média de arranhões variou entre 18,0 e 49,5 de cicatrizes por 0, 16 mm² (Apêndice A, Tabela 1), mostrando valores fora da categoria esperada para folivoria/frugivoria, os táxons que possuem suas dietas classificadas como mistas devem apresentar valores médios no que concerne aos arranhões e perfurações (Fig. 4). O alto número de pequenas perfurações pode indicar um consumo maior de plantas do tipo C3, representando assim as marcas dos fitólitos e sílica.

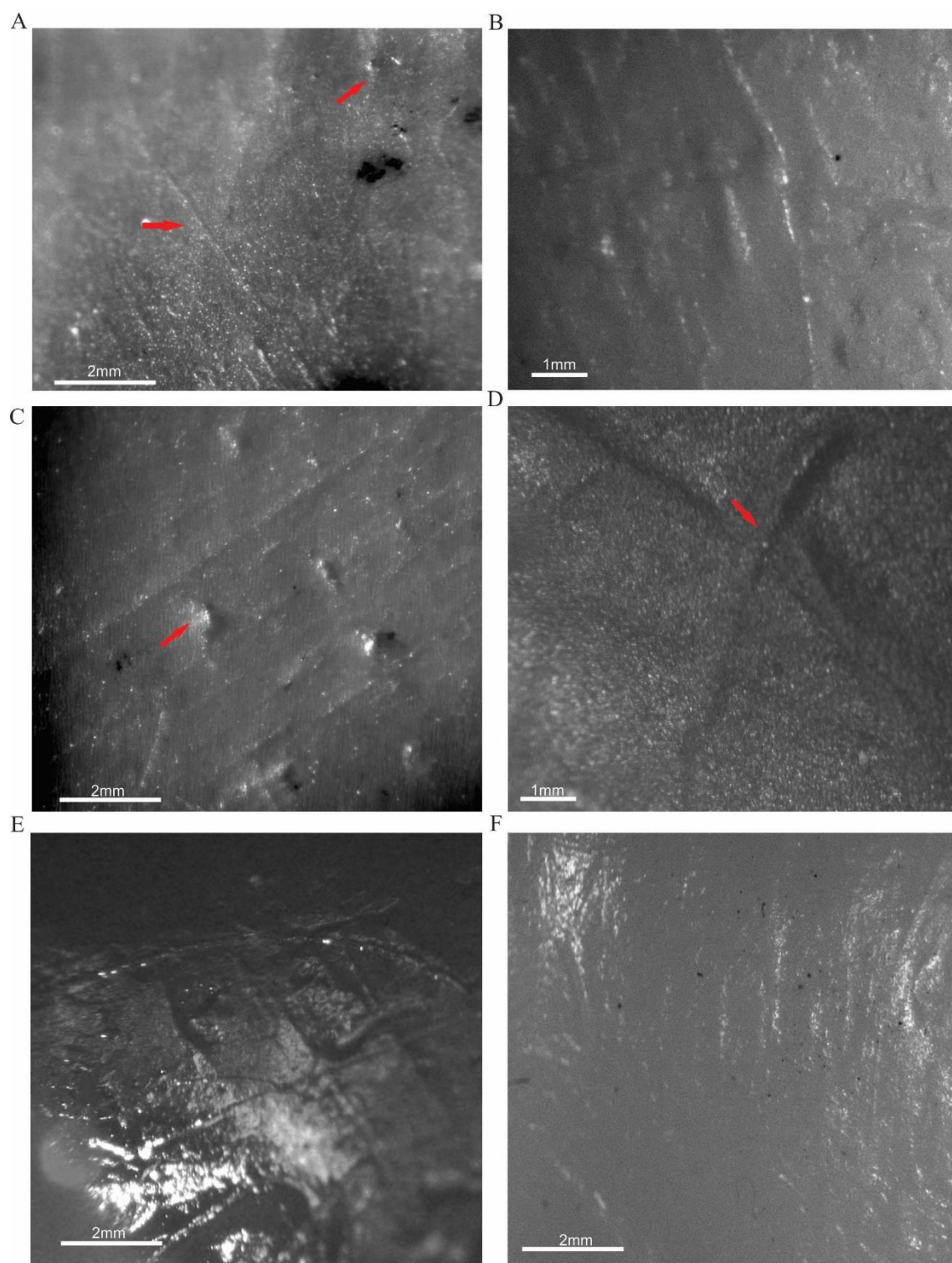


Figura 3. Microdesgaste dentário de Toxodontídeos pleistocênicos dos Estados de Pernambuco e Piauí, Brasil. Estereofotografias sobre baixa ampliação, padrão de 35x sobre superfície oclusal, A, padrão de desgaste em *Toxodon platensis* (DGEO-CTG-UFPE 7033), as setas indicam a presença de arranhões finos e perfurações. B, padrão de desgaste em *Trigodonops lopesi* (FUMDHAM 185351). C, *T. platensis* (MHNT-VT 1146), a seta aponta a presença de goivas. D, *Trigodonops lopesi* (FUMDHAM 18714-1), a seta indica presença de arranhões cruzados. E, microdesgaste de padrão misto em superfície oclusal de *Toxodon platensis* (MHNT-VT 1155). F, microdesgaste dentário observado na superfície oclusal de *Trigodonops lopesi* (FUMDHAM 188265), notar predomínio de desgaste fino e orientado. Escala 0.5 mm, aumento de 35x.

Outros tipos de alimentos igualmente abrasivos ainda poderiam fazer parte da dieta, assim como madeira muito lignificada, neste caso, as marcas de desgaste apresentariam maior número de grandes perfurações, o que não é o caso. Isto também é sugerido pela baixa concentração de feições marcadamente abrasivas profundas como as goivas, indicando baixo consumo de madeiras, sementes e frutos. Algumas destas marcas de perfurações poderiam ainda, representar grãos exógenos associados incidentalmente aos vegetais consumidos, como demonstrado por King et al. (1999), Semprebon & Rivals (2007) e Asevedo et al. (2012).

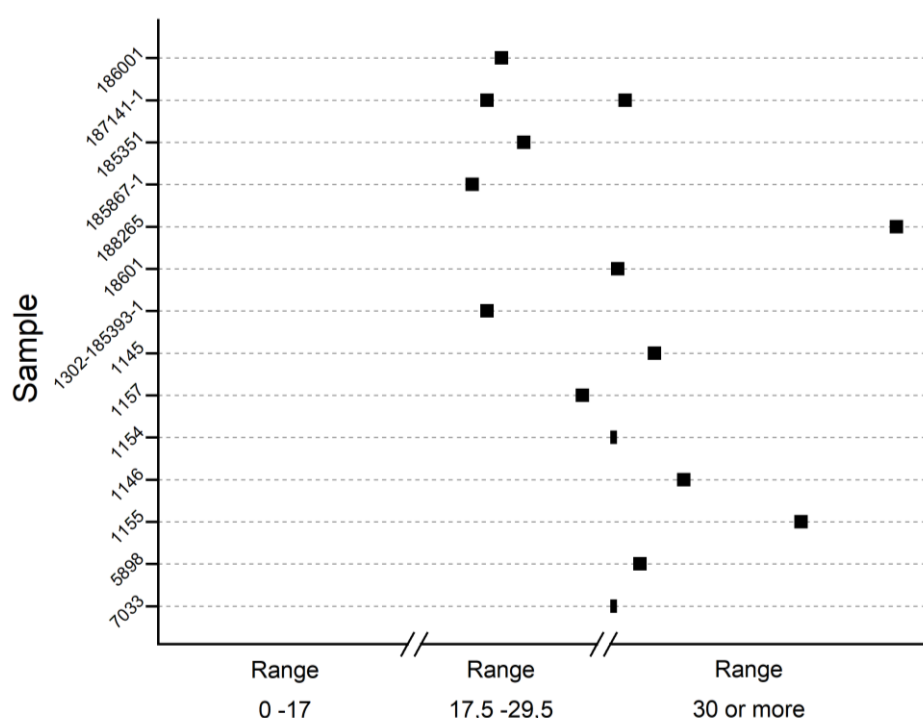


Figura 4. Dados brutos do padrão de microdesgaste dentário observado nos Toxodontes pleistocênicos dos Estados de Pernambuco e Piauí, Brasil. O eixo vertical refere-se a distribuição individual, enquanto o eixo horizontal representa os intervalos dietéticos predefinidos para ungulados por Solunias&Semprebon (2002). Observa-se então que os espécimes estudados distribuem-se entre os intervalos 17,5 – 29, em sua maioria e também no intervalo maior que 30 arranhões, em média para área amostral, situando-se no intervalo de dieta mista/pastadora ou ainda mista e pastadora oportunista.

A faixa típica dieta mista também demonstrar uma forte tendência a dieta transitória, podendo o animal ocupar concomitantemente a dieta mista, uma dieta pastadora/sazonal (fig. 5). Os valores correspondentes as categorias de 17.5 e 29.5 e/ou mais que 30 arranhões por 0,16 mm², indicam que estas marcas podem ser ocasionadas por dieta mais abrasiva, rica em fitólitos. A presença de goivas juntamente com a o padrão de desgaste misto, pode indicar um consumo ocasional de gramíneas (C4) por *T. platensis*, mas não para *Tr. lopesi*. É possível observar a

distribuição e padronização do desgaste na figura 5, onde se vê a diferença existente entre os táxons.

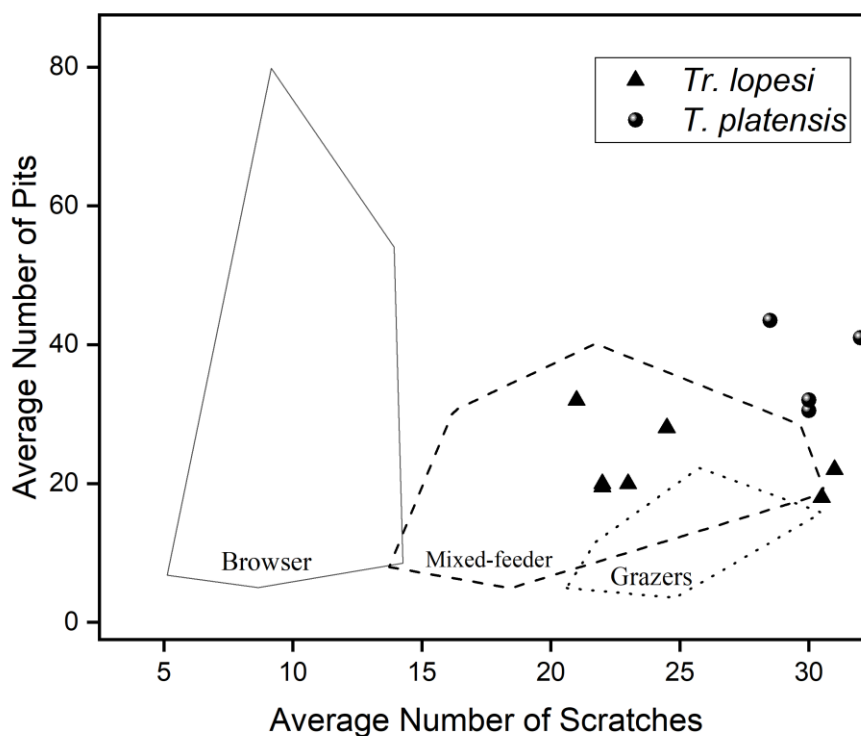


Figura 5. Média dos dados analisados no padrão de microdesgaste, arranhões versus perfurações sobre superfície oclusal. Eixo X, média ponderada da contagem de arranhões. Eixo Y, média ponderada da contagem de perfurações. Ambos os táxons se apresentam dentro da margem considerada de dieta mista, a maioria das amostras de *Tr. lopesi* aparecem delimitadas por dieta mista, enquanto que *T. Platensis* distribuí-se na zona de dieta mista com tendência a dieta pastadora/sazonal. Regiões delimitadas por Solounias & Semprebon, (2002).

Alguns autores apontam as superfícies oclusais como representativas da última dieta do animal (Green, 2007), visto que os dentes estão continuamente sendo desgastados. Sobre marcas de contato entre os dentes, Solounias & Semprebon (2002), demonstram que contato pode provocar desgaste dos dentes, porém sob forma de áreas polidas, sem marcas de dieta.

Asevedo et al. (2012), ao analisar assembléia fossilífera de gonfoterídeos de Águas do Araxá, Minas Gerais, encontrou médias muito parecidas para *Notiomastodon platensis*, classificando o táxon como de dieta mista com tendência a pastoreio, com predominância de arranhões de textura fina, porém com alta concentração de perfurações profundas, arranhões cruzados e goivas. Nesse caso, fica claro que *N. platensis* apresenta dados de uma dieta mais abrasiva do que o observado para os toxodontídeos aqui analisados.

Comparamos os dados do presente estudo com aqueles encontrados para ungulados em Solounias & Semprebon (2002), *Tr. Lopesi* pode ser considerado um táxon de dieta semelhante à de *Cervus unicolor* (Cun) uma espécie de antílope com dieta mista com tendência a mudança sazonal/regional. Já *T. platensis* obteve uma média muito alta de arranhões finos, ficando acima das médias analisadas, a melhor comparação, neste caso seria com *Cervus canadensis* (CC) e também com *N. plantensis* (Npl) analisado por Asevedo (2012), todos classificados como de dieta mista com consumo de grama (fig. 6).

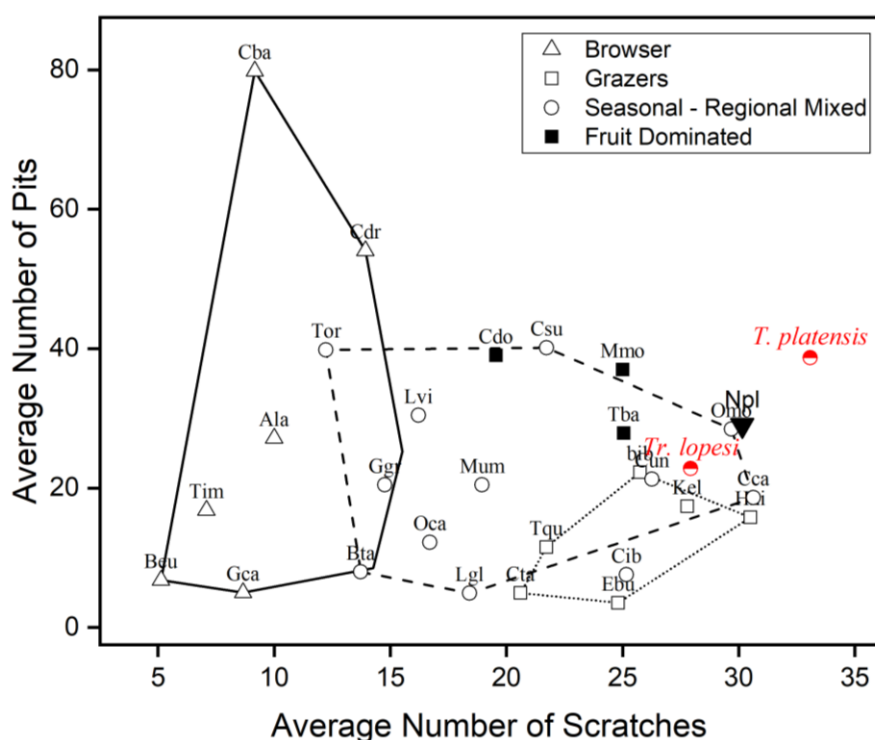


Figura 6. Média dos dados analisados demonstrando o padrão de microdesgaste, arranhões versus perfurações sobre superfície oclusal de ungulados. O gráfico compara os táxons analisados neste trabalho (*T. platensis* e *Tr. lopesi*) com o banco de dados existente em Solounias & Semprebon, (2002) e Asevedo, (2012). Eixo X, média da contagem de arranhões e o eixo Y, média da contagem de perfurações. As três áreas tracejadas delimitam a dieta, a esquerda animais folívoros/frugívoros, ao centro táxons de dieta mista e no canto inferior direito os animais de dieta pastadora. Legenda: Folívoros: Ala=*Alces alces*, Beu=*Boocercus euryceros*, Cba=*Camelus bactrianus*, Cdr=*C. dromedarius*, Gca=*Giraffa camelopardalis*, Tim=*Tragelaphus imberbis*. Folívoros/frugívoros: do=*Cephalophus dorsalis*, Mmo=*Moschus moschiferus*, Tba=*Tapirus bairdii*. Pastadores: Bbi=*Bison bison*, Cdu=*Cervus duvauceli*, Cta=*Connocchaetes taurinus*, Ebu=*Equus burchelli*, Kel=*Kobus ellipsiprymnus*. Dieta mista sazonal/regional: Bta=*Budorcas taxicolor*, Csu=*Capricornis sumatraensis*, Ggr=*Gazella granti*, Lgl=*Lama glama*, Mmu=*Muntiacus muntjak*, Oca=*Ovis canadensis*, Tor=*Taurotragus oryx*, Lvi=*Lama vicugna*, Npl=*Notiomastodon platensis*. Cca=*Cervus canadensis*, Cun=*C. unicolor*, Cib=*Capra ibex*, Omo=*Ovibos moschatus*.

Os dados aqui obtidos corroboram os estudos recentes utilizando isótopos estáveis de carbono com a finalidade de elucidar as dietas de animais extintos da megafauna pleistocênica, onde *T. Platensis* foi classificada como de dieta mista (C3 e C4) através de material fóssil coletado em Ouarouandja, Nordeste da Bahia (MacFadden, 2005) e também através de material

coletados nos Estados da Bahia, Rio Grande do Norte e Sergipe (Dantas et al., 2013; 2017). França et al., (2014) classificou os *T. platensis* como espécie de dieta tipicamente C3 (folívora) porém, eventualmente, de dieta mista. Por outro lado, Viana et al. (2011) encontraram para *T. platensis* de Maravilha, estado de Alagoas uma dieta predominantemente pastadora (C4), assim como os toxodontídeos estudados por MacFadden (1993) sobre material proveniente de Nuapua, Bolívia. Estes dados demonstram uma possível plasticidade ecológica do grupo, que consegue consumir as mais variadas fontes de alimento, condição que pode ter contribuído para a sobrevivência de alguns táxons até o final do Pleistoceno.

4. Conclusões

As análises de microdesgaste dentário apontam altos valores nas médias de arranhões e também de perfurações sobre a superfície oclusal de toxodontídeos dos Estados de Pernambuco e Piauí, Nordeste do Brasil, sugerindo dieta tipicamente mista; *Trigodonops lopesi* e *Toxodon platensis* exibem dados coerentes com a classificação mista, com tendência a dieta sazonalmente pastadora. A maior frequência de arranhões finos em detrimento as demais feições características do desgaste relaciona-se com o maior consumo de folhas em *Tr. lopesi*, enquanto que *T. platensis* apresenta os maiores índices de consumo de alimentos mais abrasivos, isto devido ao maior número de arranhões grosseiros e presença de textura mais grossa do desgaste.

Os padrões aqui encontrados corroboram os dados da literatura baseada em isótopos estáveis. *T. platensis* e *Tr. lopesi* apresentam uma pequena diferença numérica, indicando uma dieta um pouco mais abrasiva para o primeiro, podendo indicar a ocupação de distintos nichos durante o final do Pleistoceno do Nordeste do Brasil.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior/CAPES pela bolsa concedida à primeira autora, a Fundação Museu do Homem Americano - FUMDHAM e ao Museu de História Natural de Taubaté pela disponibilidade do material aqui estudado.

Referências

ASEVEDO, L.; WINCK, G. R.; MOTHÉ, D.; AVILLA, L.S. 2012. Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from low land mid-latitudes of South America: Stereomicroscopy and tooth calculus analyses combined. **Quaternary International**, v. 255, p 42-52, 2012.

BRAUNN, P. R.; RIBEIRO, A. M.; FERIGOLO, J. Microstructural defects and enamel hypoplasia in teeth of Owen, 1837 from the Pleistocene of Southern Brazil. **Lethaia** (Oslo. Tryktutg.), v. 48, p. n/a-n/a, 2014.

BOND, M.; MADDEN, R. H.; CARLINI, A. A. A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco formation (Upper Miocene) of Venezuela. **Journal of Systematic Palaeontology**, 4 (3): 285–291. 2006. <https://doi.org/10.1017/S1477201906001854>

BOND, M.; CERDEÑO, E.; LÓPEZ, G. **Los ungulados nativos de América del Sur**. In: EVOLUCIÓN BIOLÓGICA Y CLIMÁTICA DE LA REGIÓN PAMPEANA DURANTE LOS ÚLTIMOS CINCO MILLONES DE AÑOS UN ENSAYO DE CORRELACIÓN CON EL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL. ed. (María Teresa Alberdi, Gabriello Leone, Eduardo p. Tonni), Museo nacional de ciencias naturales, Consejo superior de investigaciones científicas, Madrid, 1995.

CARRILLO, J.; AMSON, D.; E, JARAMILLO, C.; SÁNCHEZ, R.; QUIROZ, L.; CUARTAS, C.; RINCÓN, A. F.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. The Neogene Record of Northern South American Native Ungulates. **Smithsonian contributions to paleobiology**, Washington D.C. v. 101, 2018.

CARTELLE, C. Tempo passado: Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais. **Belo Horizonte. Ed. Palco**, 132 p. 1994.

CIFELLI, R. L. South American ungulate evolution and extinction. In Webb, S.D. (ed.): The Great American Biotic Interchange. **Plenum Press**, New York, p. 249–266. 1985.

CIFELLI, R. L. South American ungulate evolution and extinction. In Webb, S.D. (ed.): The Great American Biotic Interchange. **Plenum Press**, New York, p. 249–266. 1985.

CIFELLI, R. L. The phylogeny of the native South American ungulates. **Mammal Phylogeny: Placentals**. Springer, New York, v. 2, p. 195–216, 1993. ISBN 0-387-97853-4.

CROFT, D. A. Placentals: Endemic South American Ungulates. In **Encyclopedia of Paleontology**, ed. R. Singer, Chicago: Fitzroy Dearborn Publishers, v. 2, p. 890–906, 1999.

CROFT, D. A.; BOND, M.; FLYNN, J. J.; REGUERO, M. A.; WYSS, A. R. 2004. Large archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from central Chile and Patagonia including a revision of Archaeotypotherium. **Fieldiana: Geology (New Series)** v.49, p. 1–38, 2004.

CROFT, D. A.; WEINSTEIN, D. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 269 (1-2):03–114, 2008.

DANTAS, M. A. T.; DUTRA, R. P.; CHERKINSKY, A.; FORTIER, D. C.; KAMINO, L.H.Y., COZZUOL, M.A., RIBEIRO, A. S., VIEIRA, F. S. Paleoecology and radiocarbon dating of the Pleistocene Megafauna of the Brazilian Intertropical Region. **Quaternary Research** 79 (1), p. 61–65, 2013.

DANTAS, M. A. T.; CHERKINSKY, A.; BOCHERENS, H.; DREFAHL, M.; BERNARDES, C.; FRANÇA, L. M. Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: Feeding ecology ($\delta^{13}\text{C}$), niche breadth and overlap. **Quaternary Science Reviews**, v. 170, p. 152-163, 2017.

FRANÇA, L. M.; ASEVEDO, L.; DANTAS, M. A. T.; BOCCHIGLIERIA, A.; AVILLA, L. S.; LOPES, R. P.; SILVA, J. L. 2014. Review of feeding ecology data of Late Pleistocene mammalian herbivores from South America and discussions on niche differentiation. **Earth-Science Reviews**, v. 140, p. 158-165, 2014.

FORTELIUS, M., SOLOUNIAS, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasione attrition wear gradient: a new method for reconstructing diets. **American Museum Novitates**, v. 3301, 1-36. 2000.

GREEN, J. L. 2007. Dentine microwear in Xenarthra: implications for paleodietary reconstruction. **Geological Society of America Abstracts with Programs**, v. 39, p. 96, 2007.

KING, T., ANDREWS, P., BOZ, B., 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. **American Journal of Physical Anthropology** 108, 359-373. 1999.

MACFADDEN, B.; WANG Y. CERLING T. E.; ANAYA F. 1993. South American fossil mammal sand carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 107: 257-268. 1993.

MACFADDEN, B. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata), from the late Quaternary of, South and Central America. **Quaternary Research**, 64:113-124, 2005.

MCKENNA, M. C.; BELL, S. K. **Classification of mammals above the species level**. New York: Columbia University Press, 631p. 1997.

PASCUAL, ROSENDO. 2006. Evolution and Geography: The Biogeographic History of South American Land Mammals. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V.93(2), 209-230, 2006.

RENSBERGER, J. M.; FORSTEN, A.; FORTELIUS M. 1984. Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses. **Paleobiology**. V 10. 439–452. 1984.

SEMPREBON, G. M.; GODFREY, L. R.; SOLOUNIAS, N.; SUTHERLAND, M. R.; JUNGERS, W. L. 2004. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? **Journal of Human Evolution** 47, 115-144. 2004.

SEMPREBON, G. M., RIVALS, F. 2007. Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to recent *Antilocapridae* (Mammalia: Artiodactyla). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. 253, 332-347. 2007.

SOLOUNIAS, N., SEMPREBON, G. 2002. Advances in thereconstructionofungulateecomorphologywithapplicationtoearlyfossilequids. **American Museum Novitates** 3366, 1-49. 2002.

VIANA, M. S. S.; SILVA, J. L. L.; OLIVEIRA, P.V.; JULIÃO, M. S. 2011. Hábitos alimentares em herbívoros da megafauna pleistocênica do Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, 21(2):89–95. 2011.

Apêndice A: Dados brutos da análise estereoscópica de baixa ampliação (microwear) para Toxodontidae de Pernambuco e Piauí, Nordeste, Brasil. Dados sobre tipos de marcas consideram presença (1) e ausência (0). Para todas as amostras, as texturas dos arranhões foram misturadas (finas e grosseiras). D/E = posição do dente, lado esquerdo (E) ou lado direito (D); G = goivas; PG = poços grandes; AC = arranhões cruzados; A1 = primeira contagem inicial; A2 = segunda contagem de arranhões. MA= Média de arranhões = contagem de arranhões médios $((A1 * A2) / 2)$; P1 = primeira contagem de pontos; P2 = segunda contagem de buracos; AP = contagem média de pontos $((P1 * P2) / 2)$.

Amostra	dente	D/E	idade	G	PG	AC	A1	A2	MA	P1	P2	MP
DGEO - CTG - UPE 7033	M ₂	E	adulto	1	1	1	31	29	30	25	36	30,5
DGEO - CTG - UPE 5898	M ²	D	adulto	0	0	1	28	36	32	48	34	41
MHNT- VT 1155	M ²	D	adulto	0	1	1	41	45	43	48	42	45
MHNT- VT 1146	M ₂	E	adulto	0	1	1	32	38	35	48	52	49,5
MHNT- VT VT 1154	M ²	E	adulto	1	0	1	28	32	30	28	36	32
MHNT- VT 1157	M ²	D	adulto	0	0	1	26	31	28,5	46	41	43,5
MHNT- VT 1145	M ²	E	adulto	1	1	1	35	31	33	26	33	29,5
FUMDHAM 1302 - 185393-1	M ₂	E	juvenil	0	1	1	18	26	22	16	23	19,5
FUMDHAM 18601	M ₂	D	adulto	0	0	0	25	36	30,5	12	24	18
FUMDHAM 188265	M ₂	D	adulto	1	1	1	47	52	49,5	18	28	23
FUMDHAM 185867-1	M ₂	E	Adulto	0	0	0	19	23	21	36	28	32
FUMDHAM 185351	M ²	D	juvenil	1	0	1	26	23	24,5	27	29	28
FUMDHAM 187141-1	M ₂	D	Adulto	0	1	1	38	24	31	17	28	22
FUMDHAM 186001	M ₂	E	adulto	0	1	0	24	22	23	27	13	20
FUMDHAM 187141-1	M ₂	E	adulto	0	0	1	26	18	22	19	21	20

5 CONCLUSÃO

Os toxodontídeos do Nordeste estudados nesta tese foram revisados sistematicamente e filogeneticamente, revisamos também o espécime adulto mais completo e melhor preservado de *Trigodonops lopesi*, do final do Pleistoceno do Piauí, Nordeste do Brasil.

O estudo filogenético, bem como as evidências anatômicas no crânio e nos dentes, indica que “*Piauytherium capivarae*” é considerado sinônimo júnior de *Trigodonops lopesi*, espécie até então, pouco referida para o Nordeste.

Os resultados da análise filogenética recuperaram *Trigodonops*, *Mixotoxodon* e “*Piauytherium*” em uma politomia não resolvida. Sugerimos então, que *Mixotoxodon* é também sinônimo potencial de *Trigonodonops*. Além disto, por coexistirem temporalmente, rejeitamos a hipótese anterior sobre a limitação ecológica de *Tr. lopesi* pelo mais *T. platensis* “competitivo” no território brasileiro. Análises posteriores, bem como, refinamento nos dados filogenéticos poderão elucidar esta questão.

Os crânios DGEO-CTG-UFPE 8530 e DGEO-CTG-UFPE 8531 são atribuídos a espécie *Toxodon platensis* por apresentar a seguinte diagnose: crânio elevado, crista sagital estreita e reta na porção mesial, com borda dorsal levemente arredonda, frontais dorsalmente planos e posteriormente triangulares, porção caudal craniana com diâmetro transverso maior do que o vertical, crista nugal reta e projetada caudalmente, concavidade profunda no centro da face caudal craniana.

O espécime DGEO-CTG-UFPE 8531, apresenta a morfologia da metade caudal craniana semelhante, todavia seu tamanho é relativamente menor que em DGEO-CTG-UFPE 8530, tratando-se, provavelmente de um juvenil.

A análise paleoautoecológica (microdesgaste dentário), dieta tipicamente mista para ambos os táxons. Porém os dados são coerentes com tendência a dieta sazonalmente pastadora. *Tr. lopesi* com tendência a maior consumo de folhas, esporadicamente. *T. platensis* apresenta os maiores indício de consumo de alimentos mais abrasivos, isto devido ao maior número de arranhões grosseiros e presença de textura mais grossa do desgaste. *T. platensis* e *Tr. lopesi* esta pequena diferença numérica sugere a ocupação de distintos nichos durante o final do Pleistoceno do Nordeste do Brasil.

REFERÊNCIAS

- AGNOLIN, F. L.; CHIMENTO, N. R. Afrotherian affinities for endemic South American “ungulates”. **Mammalian Biology**, v. 76, p. 101–108, 2011.
- ASEVEDO, L.; WINCK, G. R.; MOTHÉ, D.; AVILLA, L.S. Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from low land mid-latitudes of South America: Stereomicroscopy and tooth calculus analyses combined. **Quaternary International**, v. 255, p. 42-52, 2012.
- ÁVILLA, L. S.; DOMINATO, V. H.; PAIXÃO, M. M.; ALVES-LEITE, M.; SOUZACRUZ, F.; GIL, B. B.; PESSÔA, J. B.; LIMA, D. T.; MONTEIRO, M. R.; FERREIRA, M. A.; MOTHÉ, D.; JERONYMO, C. L.; ROSA, D. T.; COSTA, D. G.; VASCONCELLOS, K. L.; DELOQUE, L.; WINCK, G. R. Primeiros mamíferos quaternários encontrados em cavidades subterrâneas naturais no Estado do Rio de Janeiro. **Anais Do Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados**, Ribeirão Preto, p.33, 2008.
- BARRETO, A. M. F.; ALMEIDA, J. A. C.; SILVA, F. M.; KINOSHITA, A.; BAFFA, O.; MACÁRIO, J. Datação por EPR em dentes de *Haplomastodone Xenorhinotherium* de Lagoa de Dentro, Puxinanã, Paraíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO E PALEONTOLOGIA. 2003. **Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Brasília-DF, SBP, 60 p., 2003.
- BERGQVIST, L. P.; ALMEIDA, E. B. Inventário de ocorrências de mamíferos fósseis no Brasil. XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. A paleontologia e suas aplicações: **Boletim de Resumos**, p. 64-65. 2000.
- BILLET, G. New observations on the skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and new phylogenetic hypotheses on South American ungulates. **Journal of the Mammalian evolution**, v. 17, p. 21-59, 2010.
- BILLET, G. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) Based on Cranial and Dental Characters. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 9(4). p. 481- 497, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772019.2010.528456>.
- BOCQUENTIN-VILLANUEVA, J. **Mamíferos Fósseis Du Pleistocene Superieur de Muaco, Etat de Falcón, Venezuela**. 1979. 112 f. Tese de Doutorado. Université Pierre et Marie Curie, Paris, France,. 1979.
- BOND, M. Los ungulados fósiles de Argentina: Evolución y Paleoambientes. **Actas, IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía**, Mendoza 2, p. 173–185, 1986.
- BOND, M.; CERDEÑO, E.; LÓPEZ, G. **Los ungulados nativos de América del sur**. In: EVOLUCIÓN BIOLÓGICA Y CLIMÁTICA DE LA REGIÓN PAMPEANA DURANTE LOS ÚLTIMOS CINCO MILLONES DE AÑOS UN ENSAYO DE CORRELACIÓN CON EL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL. ed. (Maríateresaalberdi, Gabriello Leone, Eduardo p. Tonni), Museo nacional de cienciasnaturales, Consejo superior de investigaciones científicas, Madrid, 1995
- BOND, M.; MADDEN, R. H.; CARLINI, A. A. A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco Formation (Upper Miocene) of Venezuela. **Journal of**

Systematic Palaeontology, 4 (3): 285–291. 2006.

<https://doi.org/10.1017/S1477201906001854>

BONINI, R. A.; SCHMIDT, G. I; REGUERO, M. A.; CERDEÑO, E.; CANDELA, A. M.; SOLÍS, N. First record of Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) from the late Miocene-early Pliocene of the southern central Andes, NW Argentina. **Journal of Paleontology**, v. 91, p. 566–576, 2017.

BRAUNN, P. R.; RIBEIRO, A. M.; FERIGOLO, J. Microstructural defects and enamel hypoplasia in teeth of Owen, 1837 from the Pleistocene of Southern Brazil. **Lethaia** (Oslo. Tryktutg.), v. 48, p.418-431, 2014.

BRAUNN, P. R. **Hipoplasia de esmalte em Toxodon Owen, 1837 (Mammalia, Notoungulata) do Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 2012. 143 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

BRAUNN, P. R.; RIBEIRO, A. M. Evolução dos Toxodontia da América do Sul durante o Cenozoico: aspectos dentários, paleoclimáticos e paleoambientais. **TerræDidactica**, 13(2):127-145, 2017. <https://doi.org/10.20396/td.v13i2.8650100>

BUCHMANN, F. S. C. Distribuição de fósseis pleistocênicos na zona costeira e plataforma continental interna no Rio Grande do Sul. **Acta Geologica Leopoldensia**, São Leopoldo, v. 17, n. 39/1, p. 355-364, 1994.

CARRILLO, J.; AMSON, D.; E, JARAMILLO, C.; SÁNCHEZ, R.; QUIROZ, L.; CUARTAS, C.; RINCÓN, A. F.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. The Neogene Record of Northern South American Native Ungulates. **Smithsonian contributions to paleobiology**, Washington D. C, v. 101, 2018.

CARTELLE, C. **Edentata e Megamamíferos Herbívoros Extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, BA)**. 1992. 516 f. Tese (Doutorado em Morfologia) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 1992.

CARTELLE, C. Tempo passado: Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais. **Belo Horizonte. Ed. Palco**, 132 p. 1994.

CIFELLI, R.L. South American ungulate evolution and extinction. In Webb, S. D. (ed.): The Great American Biotic Interchange. **Plenum Press**, New York, p. 249–266. 1985.

CIFELLI, R. L. The phylogeny of the native South American ungulates. **Mammal Phylogeny: Placentals**. Springer, New York, v. 2, p. 195-216, 1993. ISBN 0-387-97853-4

CISNEROS, J. C. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v. 8, p.239–255, 2005. doi: 10.4072/rbp.2005.3.09.

COPE, E. D. Toxodontia. **American Naturalist**. v. 31, n. 366, p. 485-492. 1897.

COPE, E. D. A. Contribution to Vertebrate Paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 23, n. 121, p. 1-21, 1886.

CROFT, D. A. Placentals: Endemic South American Ungulates. In **Encyclopedia of Paleontology**, ed. R. Singer, Chicago: Fitzroy Dearborn Publishers, v. 2, p. 890–906, 1999.

CROFT, D. A.; BOND, M.; FLYNN, J. J.; REGUERO, M. A.; WYSS, A. R. Large archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from central Chile and Patagonia including a revision of *Archaeotypotherium*. **Fieldiana: Geology (New Series)**, v. 49, p. 1–38, 2003.

CROFT, D. A., FLYNN, J. J. & WYSS, A. R. Notoungulata and Litopterna of the Early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. **Fieldiana: Geology (New Series)**, v. 50, p. 1–52, 2004. doi: 10.3158/0096-2651(2004)50[1:nalote]2.0.co;2.

CROFT, D. A. The middle Miocene (Laventan) Quebrada Honda Fauna, Southern Bolívia and a description of its Notoungulates. **Palaeontology**, v. 50, p. 277–303, 2007.

CROFT, D. A.; WEINSTEIN, D. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata), **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 269 (1-2):03–114, 2008.

CROFT, D. A.; ANDERSON, L.C. Locomotion in the extinct notoungulate *Protypotherium*. **Palaeontologia Electronica**, 11 (1), 2008.

CROFT, D. A. Punctuated isolation: the Making and Mixing of South America's Mammals. **Bones, Clones and Biomes. The History and Geography of Recent Neotropical Mammals**, ed. B. D. Patterson and L. P. Costa, Chicago and London: University of Chicago Press, p.9–19, 2012.

DAMASCENO, J. M. Ocorrência de *Toxodon platensis* Owen, 1840 em Olho d'água da Escada, Município de Mossoró, Rio Grande do Norte. **Arquivos do Instituto de Antropologia**, n. 1, p. 1–18, 1973.

DANTAS, M. A. T.; ZUCON, M. H. Sobre a ocorrência de dois taxa pleistocênicos na Fazenda Tytoya, Poço Redondo, Sergipe. **Scientia Plena**, v. 1, n. 4, p. 92–97, 2005.

DANTAS, M. A. T.; RIBEIRO, A. M. Megafauna pleistocênica da Fazenda Elefante, Gararu, Sergipe, Brasil. **Geociências**, v. 24, n. 3, p. 277–287, 2005.

DANTAS, M. A. T. **Contribuição ao conhecimento da megafauna Pleistocênica da Região Intertropical Brasileira**. 2012. 105 f. Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2012.

DANTAS, M. A. T.; DUTRA, R. P.; CHERKINSKY, A.; FORTIER, D. C.; KAMINO, L.H.Y., COZZUOL, M. A., RIBEIRO, A. S., VIEIRA, F. S. Paleoecology and radiocarbon dating of the Pleistocene Megafauna of the Brazilian Intertropical Region. **Quaternary Research** 79 (1), p. 61e 65, 2013.

DANTAS, M. A. T.; CHERKINSKY, A.; BOCHERENS, H.; DREFAHL, M.; BERNARDES, C.; FRANÇA, L. M. Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: feeding ecology ($\delta^{13}\text{C}$), niche breadth and overlap. **Quaternary Science Reviews**, v. 170, p. 152–163. 2017.

DARWIN, C. 1839. Viagem de um Naturalista ao Redor do Mundo, Edição de bolso, 2008. Ed. L&PM, 272 p, 2008.

DUPONT, L. M.; SCHLÜTZ, F.; EWAH, C. T.; JENNERJAHN, T. C.; PAUL, A.; BEHLING, H. Twostep vegetation response to enhanced precipitation in Northeast Brazil during Heinrich event 1. **Global Change Biology**. 16, v. 6. p.1647–1660. 2010.

FARIÑA, R. A.; VIZCAÍNO, S. F.; BARGO, M. S. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene–Early Holocene of South America) mammal megafauna. **Mastozoología Neotropical**, v. 5 (2), p. 87-108, 1998.

FRANÇA, L. M; ASEVEDO, L.; DANTAS, M. A. T; BOCCHIGLIERIA, A.; AVILLA, L. S.; LOPES, R. P.; SILVA, J. L. Review of feeding ecology data of Late Pleistocene mammalian herbivores from South America and discussions on niche differentiation. **Earth-Science Reviews**, v. 140, p. 158-165, 2014.

FORTELIUS, M., SOLOUNIAS, N. Functional characterization of ungulate molars using the abrasione attrition wear gradient: a new method for reconstructing diets. **American Museum Novitates**, v. 3301, 1-36. 2000.

FORASIEPI, A. M.; CERDEÑO, E.; BOND, M.; SCHMIDT, G.; NAIPAUER, M.; STRAEHL, F. R.; MARTINELLI, A. G.; GARRIDO, A. C.; SCHMITZ, M. D.; CROWLEY, J. L. New toxodontid (Notoungulata) from the early Miocene of Mendoza, Argentina. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 89, p. 611–634, 2015.

GHILARDI, A. M.; FERNANDES, M. A.; BICHUETTE, M. E. Megafauna from the Late Pleistocene-Holocene deposits of the Upper Ribeira Karstarea, Southeast Brazil. **Quaternary International**, p. 1-10, 2011.

GINGERICH, P. D.; ROSE, K. D. Preliminary Report on the American Clark Fork Mammal Fauna and its Correlation with Similar Faunas in Europe and Asia. **Geobios**, 1: 39-45, 1977.

GOLOBOFF, P. A. & CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v. 32, p. 221–238, 2016.

GREEN, J. L. 2007. Dentine microwear in Xenarthra: implications for paleodietary reconstruction. **Geological Society of America Abstracts with Programs**, v. 39, p. 96, 2007.

GUÉRIN, C.; SOUZA, M. F. B.; VOGEL, M. A. C. A Fauna Pleistocênica da Região de São Raimundo Nonato (Piauí, Brasil). Implicações Paleoecológicas. In: CONGRESSOBRASILEIRO DE GEOLOGIA, 1990. Natal, **Anais do Congresso Brasileiro de Geologia**, Natal: SBG. p. 490-502, 1990.

GUÉRIN C., HUGUENEY M., MOURER-CHAUVIRÉ C. & FAURE M. Paléoenvironnement pléistocène Dan sl’airearchéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil): apport des mammifères et des oiseaux. **Documents des laboratoires de géologie de Lyon** 125: 187-202, 1993.

GUÉRIN C., GALINDO LIMA M. & PARENTI F. 1996a. — La transition pléistocène/holocène à Conceição das Creoulas (Pernambouco, Brésil): mégafaune disparue et industries lithique. **Actes du XIII EME Congrès de l'Union Internationale des Sciences Préhistoriques et Proto historiques**, Forli, 5: 339-343. 1996.

GUÉRIN, C.; CURVELLO, M. A.; FAURE, M.; HUGUENEY, M; MOURER-CHAUVIRÉ, C. 1996b. The Pleistocene Fauna of Piauí (Northeastern Brazil). Palaeoecological and Biochronological Implications / A fauna pleistocênica do Piauí (Nordeste do Brasil). Relações Paleoecológicas e Biocronológicas. **FUMDHAMentos (Revista da Fundação do Homem Americano)** 1 (1): 55-103, 1996.

GUÉRIN, C.; FAURE, M. Un nouveau Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) Du Pléistocène supérieur du Nordeste Du Brésil. **Geodiversitas**, 35:155 (205). 2013.
<https://doi.org/10.5252/g2013n1a7>.

HOFFSTETTER, R. Nuapua, un Gisement de Vertebres Pleistocenes dans Le chaco bolivien, **Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.**, v 2, p. 823–83, 1968.

KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. **Gaea**, v.4, n.2, p.49-64, 2008.

KING, T., ANDREWS, P., BOZ, B., 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. **American Journal of Physical Anthropology**, 108, 359-373. 1999.

KRAGLIEVICH, L. "Reivindicagao de *Carolibergia* de Mercerat, por Miranda Ribeiro ", crítica bibliográfica y descripción somera de un nuevo género de *Trigodonops*, en "Physis ", Buenos Aires. **Revista Sociedad Argentina Ciencias Naturales**, v.35, p. 1-17, 1930.

KRAGLIEVICH, L. Sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo) Kraglievich. **Revista Sociedad Amigos Arqueologia**, v. 5. p. 81-89. 1931.

LAURITO, C. A. Análisis topológico y sistemático del Toxodonte de Bajo de los Barrantes, provincia de Alajuela, Costa Rica. **Revista Geológica de América Central**, v. 16, p. 61–68, 1993. doi: 10.15517/rgac.v0i16.13265.

LEIDY, J. Toxodon and other remains from Nicaragua. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 38, p. 275–277, 1886.

LOBO, L. S.; SCHERER, C. S.; DANTAS, M. A. T. Megafauna do Pleistoceno Final de Matina, Bahia, Brasil: Sistemática, Cronologia e Paleoecologia. **Revista brasileira de paleontologia**, v. 18(2). p.325-338, 2015.

LUCAS, S. G.; ALVARADO, G. E.; VEGA, E. The Pleistocene mammals of Costa Rica. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, p. 413-427, 1997.

LUNDELIUS, E.; BRYANT, V. M.; MANDEL, R.; THIES, K. J.; THOMS, A. The First Occurrence of a Toxodont (Mammalia, Notoungulata) in the United States. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, p. 229–232. 2013.

MACÁRIO, J. A. **Lagoa de dentro: um jazigo de mamíferos pleistocênicos em Puxinanã – Paraíba, João Pessoa**. 2000. 51f. Monografia (Graduação em Geografia) – Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2000.

MACFADDEN, B.; WANG Y. CERLING T. E.; ANAYA F. South American fossil mammal sand carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 107, p. 257-268. 1993.

MACFADDEN, B. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata), from the late Quaternary of, South and Central America. **Quaternary Research**, 64:113-124, 2005.

MADDEN, R. H. **Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile**. 1990. 407 f. Dissertação (Mestrado em Paleontologia) Duke University, Durham. 1990.

MADDEN, R. H. A new Toxodontid Notoungulate, in Kay, R., Madden, R. H., Cifelli, R.L., and Flynn J.J., eds., *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*: Washington and London, **Smithsonian Institution Press**, p. 335–354, 1997.

McKENNA, M. C.; BELL, S.K. **Classification of mammals above the species level**. New York: Columbia University Press, 631p. 1997.

MENDONÇA, R. **Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e considerações sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921) (Notoungulata, toxodontidae)**. 2007. 104 f. Dissertação (Mestrado em Ciências), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2007.

MENDONÇA, R.; ALVARENGA, H. New records of toxodonts (Notoungulate, Toxodontidae) of Pleistocene of Brazil. **Ameghiniana**, nº 44, v. 29. 2007.

MENDONÇA, R. **Diversidade de Toxodontes Pleistocênicos (Notoungulata, Toxodontidae): Uma Nova Visão**. 2012. 166 f. Tese (Doutorado em Ciências), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

NASCIMENTO, E. R. do; PORTO, A. S.; HOLANDA, E. C.; LIMA, F. G.; COZZUOL, M. A. A Fauna Local de Mamíferos Pleistocênicos das Localidades de Araras/Periquitos e Taquara, Rondônia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18., Brasília, **Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Brasília. p. 206-207, 2003.

NASCIMENTO, E. R. **Os *Xenarthras Pilosa* (Megatheriidae), Notoungulata (Toxodontidae) e Proboscidea (Gomphotheriidae) da Formação Rio Madeira, Pleistoceno Superior, Estado de Rondônia, Brasil**. 2008. 113 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2008.

NASIF, N.; MUSALEM, S.; CERDEÑO, E. A New Toxodont from the Late Miocene of Valle del Cajón (Catamarca, Argentina) and Taxonomic Remarks on the Family Toxodontidae (Notoungulata). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 591–600, 2000.

NASIF, N. L.; MUSALEM, S.; CERDENO, E. A New Toxodont From The Late Miocene Of Catamarca, Argentina, And A Phylogenetic Analysis Of The Toxodontidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 20(3): 591-600, 2000.

OLIVEIRA, L. D. D.; DAMASCENO, J. N.; LINS, F. A. P. L.; MEDEIROS, W. E.; MOREIRA, J. A. Estudo Macrofossilífero dos Tanques da Fazenda Capim Grosso, São Rafael – RN, Auxiliado por Métodos Geofísicos. XI Congresso Brasileiro de Paleontologia. **Boletim de Resumos do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia** Curitiba: SBP, p. 551-562, 1989.

OLIVEIRA, E. C., ROSSETTI, D. F., UTIDA, G. Paleoenvironmental evolution of continental carbonates in West-Central Brazil. **Academia Brasileira de Ciências**. n° 89, p. 407–429. 2017.

OLIVEIRA, E. V., BÉLO, P. S., FAMBRINI, G. L., SIAL, A. N., SILVA, A. K. B., BARRETO, A. M. F. A new late Pleistocene ichnological site with mammal footprints from Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 94. 2019.

OWEN, R. A Description of the Cranium of the *Toxodon platensis* a Gigantic Extinct Mammiferous Species Referrable by its Dentition to the Rodentia, but with Affinities to the Pachydermata and the Herbivorous Cetacea. **Proceedings of Geological Society of London**, 2 (146): 541-542, 1837. Disponível em: <https://www.oxfordscholarlyeditions.com/view/10.1093/actrade/9781851962044.book.1/actrade-9781851962044-div3-2>
Acessado em: 27/06/2018 as 21:30 h.

PATTERSON, B.; PASCUAL, R. The Fossil Mammal Fauna of South American. **Quarterly Review of Biology**, 43 (4):409-451. 1968.

PASCUAL, ROSENDO. 2006. Evolution and Geography: The Biogeographic History of South American Land Mammals. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. V.93(2), 209-230, 2006.

PAULA COUTO, C. Um *Toxodon* do Pampeano do Rio Grande do Sul. **Anais da Academia brasileira de Ciências**, v. 2, p. 137-141, 1942.

PAULA COUTO, C. Sobre a presença dos gêneros *Hippidion* e *Toxodon*, no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. **Boletim do Museu Nacional, Geologia**, Rio de Janeiro, n. 2, p. 1-12, 1944.

PAULA COUTO, C. **Paleontologia Brasileira de Mamíferos**. Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro. 516p. 1953.

PAULA COUTO, C. Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. **Arquivos Museu nacional Rio de Janeiro**.42: 195-210,1954.

PAULA COUTO, C. Mamíferos fósseis da Amazônia. **Instituto Brasileiro de Bibliografia e Documentação**, Rio de Janeiro, v. 3, p. 121, 1956.

PAULA COUTO, C. Um *Toxodon* no Pleistoceno de Pernambuco. **Boletim do Museu Nacional**, n. 30, p. 1-17, 1959.

PAULA COUTO, C. Presença de *Toxodon platensis* Owen no Pleistoceno do Paraná. **Iheringia, Série Geologia**, n. 5, p. 55-59, 1978.

PAULA COUTO, C. Tratado de paleomastozoologia. **Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 590p. 1979.

PAULA COUTO, C. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. Pt. 5, Notoungulata, Nesodontinae (Pt. 2), Toxodontinae, and Haplodontotheriinae, Liptopterna, Pyrotheria, and Astrapotheria (Pt. 2). **Iheringia, Série Geologia**, n. 7, p. 5-43, 1982.

PORTA, J. Nueva subespecie de toxodóntido del Cuaternario de Colombia. **Boletim Geológico**, v. 3, p. 55–61, 1959.

RANCY, A. **Mamíferos Fósseis do Cenozóico do Alto Juruá-Acre**. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação (Mestrado em Geociências), 122 f. 1981.

RANCY, A. **Pleistocene Mammals and Paleoecology of the Western Amazon**. University of Florida, Thesis (Doutorado em Ciências), 151 f, 1991.

RANCY, A. Fossil mammals of the Amazon as a portrait of a Pleistocene environment. In: J. Eisenberg, K. Redford (eds.) **Mammals of the Neotropics, The Central Neotropics, Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**, University of Chicago Press, v. 3, p. 20–26, 1999.

RANCY, A. Fossil Mammals of the Amazon as a Portrait of a Pleistocene environment. In: EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. (Eds.) **Mammals of the Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**. Chicago: University of Chicago Press, v. 3, p. 20-26, 2000.

REGUERO, M. A.; GELFO, J. N.; LÓPEZ, G. M.; BOND, M.; ABELLO, A.; SANTILLANA, S. N.; MARENSSI, S. A. Final Gondwana Breakup: The Paleogene South American Native Ungulates and the Demise of the South America-Antarctica land Connection., v. 123, Part B, p. 400-413, 2014.

RENSBERGER, J. M.; FORSTEN, A.; FORTELIUSM. 1984. Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses. **Paleobiology**. V 10. 439–452. 1984.

RIBEIRO, A. M. **Leontinídeos e Notohipídeos (Toxodontia, Notoungulata) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil**. 152 p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1994.

RIBEIRO A. M. **Contribuição ao conhecimento da família Leontiniidae (Mammalia, Notoungulata, Toxodontia): Aspectos Anatômicos e Filogenéticos**. 2003. 213 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.

RINCÓN, A. D. Los mamíferos fósiles del Pleistoceno de La Cueva del Zumbador (Fa. 116), Estado Falcón, Venezuela. **Boletín de La Sociedad Venezolana de Espeleología**, v. 37, p. 18–26, 2004.

RINCÓN, A. D., PARRA, G. E., PREVOSTI, F. J., ALBERDI, M. T.; BELL, C. J. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene/Pleistocene El Breal de Orocuá locality, Monagas State, Venezuela. *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy. Museum of Northern Arizona Bulletin*, v. 64, p. 593–620, 2009.

RINCÓN, A. D. New Remains of *Mixotoxodon larensis* Van Frank 1957 (Mammalia: Notoungulata) From Mene de Inciartetar pit, North-Western Venezuela. *Interciencia* 36.12:894-899. 2011.

ROLIM J. L. Calcário secundário com restos fósseis de mamíferos pleistocênicos em Pernambuco. *Anais Academia Brasileira de Ciências*. n° 46. p. 417-422, 1974.

ROLIM, J. L. Sobre alguns mamíferos fósseis de Lagoa da Pedra, Município de Santa Cruz do Capibaribe, Pernambuco. Universidade Federal de Pernambuco, Instituto de Geociências, **Série B. Estudos e pesquisas**. n° 1. v. 3. p. 1-19, 1971.

ROTH, S. Los Ungulados Sudamericanos. *Anales Del Museo de La Plata*, 5:1-36, 1903.

ROXO, M. G. O. Note on a new species of *Toxodon*, Owen, *T. lopesi*, Roxo. Rio de Janeiro. **Empreza Brasil Editora**. 1921

ROYO & GÓMEZ, J. El yacimiento de vertebrados fósiles del pleistoceno superior de Muaco, estado Falcón, Venezuela, conindustria lítica humana. Report of the twenty-first semionorden. **Proc. Chronology and Climatology of the Quaternary**, Section 4. Copenhagen, Denmark, p. 154–157, 1960.

SALLES, L. O.; CARVALHO, G. S.; WEKSLER, M.; SICURO, F. L.; ABREU, F.; CARMADILLA, A. R.; GUEDES, P. G.; AVILLA, L. S.; ABRANTES, E. A. P.; SAHATE, V.; COSTA, I. S. A. Fauna de Mamíferos do Quaternário de Serra da Mesa (Goiás, Brasil). **Publicações Avulsas do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, n. 78, p. 1-15, 1999.

SÁNCHEZ, J.D.C. **Systematics of the South American Native Ungulates and the Neogene Evolution of Mammals from Northern South America**. 2018. 289 f. Tese (Doutorado em Ciências) - University of Zurich, Faculty of Science. 2018.

SANTANNA-FILHO, M. J.; VIDAL, D. A. Ocorrência de *Mixotoxodon larensis* (Toxodontidae, Mammalia) em Sedimentos do Pleistoceno do Rio Madeira no Estado de Rondônia, Brasil. XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato-CE. **Boletins de Resumos**, p.112, 1999.

SEDOR, F. A.; SILVA, D. D. Presença de *Glossotherium* e *Toxodon* para o Pleistoceno do Estado do Paraná, Brasil, e Suas Implicações Paleoclimáticas. **Paleontologia em Destaque**, n. 62, p. 30-31, 2008.

SEMPREBON, G. M.; GODFREY, L. R.; SOLOUNIAS, N.; SUTHERLAND, M. R.; JUNGERS, W. L. 2004. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? **Journal of Human Evolution** 47, 115-144, 2004.

SEMPREBON, G. M.; RIVALS, F. Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to recent *Antilocaprinae* (Mammalia: Artiodactyla). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. 253, 332-347, 2007.

SHOCKEY, B. J.; CROFT, D. A.; ANAYA, F. Analysis of Function in the Absence of Extant Functional Analogs: A Case Study of Mesotheriid Notoungulates. **Paleobiology**, 33 (2), p. 227-247, 2007.

SOLOUNIAS, N.; SEMPREBON, G. Advances in the reconstruction of ungulate Ecomorphology with Application to early Fossil Equids. **American Museum Novitates**, p. 3366, 1-49, 2002.

SILVA, F. M.; ALVES, R. S.; BARRETO, A. M. F.; SÁ, F. B.; SILVA, A. C. B. L. A. Megafauna Pleistocênica do Estado de Pernambuco. **Estudos Geológicos**, v. 16, n.2, p. 55-66, 2006.

SILVA, F. M. **Mamíferos do Pleistoceno Superior de Afrânio, Pernambuco, Nordeste do Brasil**. 2009. 107 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2009.

SILVA, F. M.; FILGUEIRAS, C. F. C.; BARRETO, A. M. F.; OLIVEIRA, E. V. Mamíferos do Pleistoceno superior de Afrânio, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Quaternary and Environmental Geosciences**, v. 2, n. 2, p.1-11, 2010.

SILVA, F. M. **Tafonomia em Tanque de Fazenda Nova, Município de Brejo da Madre de Deus, Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil**. 2014. 97p. Tese (Doutorado em Geociências) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2014.

SILVA, J. L. L. Tafonomia em Mamíferos Pleistocênicos: Caso da Planície Fluvial de Maravilha, AL. **Paleontologia em Destaque**, n. 49, p. 29, 2004.

SILVA, J. L. L. **Reconstituição Paleoambiental Baseada no Estudo de Mamíferos Pleistocênicos de Maravilha e Poço das Trincheiras, Alagoas, Nordeste do Brasil**. 2008. 197 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2008.

SILVA-FILHO, A. F.; GOMES, H. A.; SILVA, J. M. R.; OSAKO, I. S.; GUIMARÃES, I. P.; BRASIL, E. A.; LIMA, D. R.; SILVA, F. M. J. V.; COCENTINO, L. **Geologia da Folha Venturosa (SC.24-X-B-V)**. CPRM, Brasília. 2008.

SIMPSON, G. G. Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals. **New Haven and London: Yale University Press**. 1980.

SOUZA CUNHA, F. L. Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Rio Grande do Sul – I Ungulados. **Boletim do DNPM/DGM**, 202: 1-47. 1959.

SOUZA CUNHA, F. L. Um *Toxodon* do Pleistoceno da Bahia. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 51 (4): 779. 1979.

SPENCER, G. L., ALVARADO, G. E. & VEJA, E. The Pleistocene mammals of Costa Rica. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, p. 413–427, 1997.

STIRTON, R. A. A new Genus of Interatheres from the Miocene of Colombia. **University of California Publications in Geological Sciences**, 29 (6), 265–348. 1953.

VALERIO, J. Informe rendido a La Secretaría de Educación Pública sobre la labor realizada en 1938. **Serie de Historia del Museo Nacional**, v. 1, p. 17–18, 1939.

VAN FRANK, R. A Fossil Collection from Northern Venezuela. I. Toxodontinae (Mammalia, Notoungulata): **American Museum Novitates**, v. 1850, p. 1–38. 1957.

VIANA, M. S. S.; SILVA, J. L. L.; OLIVEIRA, P.V.; JULIÃO, M. S. Hábitos Alimentares em Herbívoros da Megafauna Pleistocênica do Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, 21(2):89–95. 2011.

VIDAL, N. Um *Toxodon* no Pleistoceno de Pernambuco. **Boletim do Museu Nacional**. Rio de Janeiro. n° 30. p. 1-17. 1959.

VILLARROEL, A. C; CLAVIJO, J. Los mamíferos fósiles y las edades de las sedimentitas continentales del Neógeno de La Costa Caribe Colombiana. **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias**, v. 29, p. 345–356, 2005.

TOWNSEND, K. E., CROFT, D. A. Diets of Notoungulates from the Santa Cruz Formation, Argentina: New Evidence from enamel Microwear. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28 (1), p. 217–230, 2008.

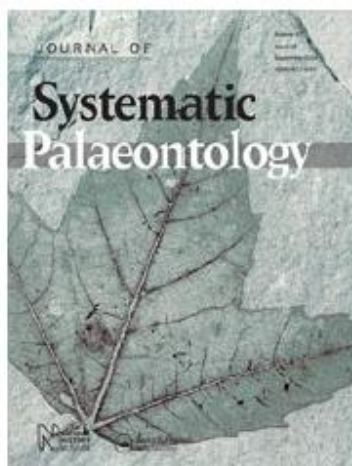
WEBB S. D & PERRIGO S. C. Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 4, 237–254, 1984.

WOODBURNE, M. O. A late Pleistocene occurrence of the Collared Peccary, *Dicotyles* *Tajacu*, in Guatemala. **Journal of Mammalogy**, v. 50, p. 121–125, 1969.

WOODBURNE, M. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, p. 245-264, 2010. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9144-8>.

ANEXO A – Comprovante de Submissão da revista Journal of Systematic Palaeontology

Journal of Systematic Palaeontology



The most complete material of *Trigodonops lopesi* (Mammalia, Notoungulata), from the late Pleistocene of Brazil and the status of '*Piauhitherium capivarae*'

Journal:	<i>Journal of Systematic Palaeontology</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Keywords:	Toxodontidae, ' <i>Piauhitherium capivarae</i> ', <i>Trigodonops lopesi</i> , taxonomy, Late Pleistocene, Brazil

Journal of Systematic Palaeontology <onbehalfof@manuscriptcentral.com>
 para eu ▾
 18:33 (há 2 minutos) ☆ ↶ ⋮

inglês ▾ > português ▾ [Traduzir mensagem](#)
Desativar para: inglês x

27-Nov-2019

Dear Miss Barros Silva:

Your manuscript entitled "The most complete material of *Trigodonops lopesi* (Mammalia, Notoungulata), from the late Pleistocene of Brazil and the status of '*Piauhitherium capivarae*'" has been successfully submitted online and is presently being given full consideration for publication in Journal of Systematic Palaeontology.

Your manuscript ID is TJSP-2019-0088.

Please mention the above manuscript ID in all future correspondence or when calling the office for questions. If there are any changes in your postal address or e-mail address, please log in to ScholarOne Manuscripts at <https://mc.manuscriptcentral.com/tjsp> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging in to <https://mc.manuscriptcentral.com/tjsp>.

Thank you for submitting your manuscript to Journal of Systematic Palaeontology.

Sincerely,
Journal of Systematic Palaeontology Editorial Office

Ativar o Windows
 Acesse Configurações para ativar o Win

ANEXO B - Comprovante de submissão da Revista de Geologia do Nordeste

14/11/2019

Gmail - [REGNE] Agradecimento pela submissão



Karol Barros <karolbarros.biologia@gmail.com>

[REGNE] Agradecimento pela submissão

1 mensagem

Saulo Roberto de Oliveira Vital <regne@ceres.ufn.br>
Para: Ana Karoline Barros Silva <karolbarros.biologia@gmail.com>

14 de novembro de 2019 14:38

Ana Karoline Barros Silva,

Agradecemos a submissão do trabalho "Novos Achados de Toxodontídeos do Pleistoceno Superior da localidade Tamanduá de Cima, Município de São Bento do Una, Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil" para a revista Revista de Geociências do Nordeste.

Acompanhe o progresso da sua submissão por meio da interface de administração do sistema, disponível em:

URL da submissão: <https://periodicos.ufn.br/revistadoregne/authorDashboard/submission/19250>
Login: 074156104-23

Em caso de dúvidas, entre em contato via e-mail.

Agradecemos mais uma vez considerar nossa revista como meio de compartilhar seu trabalho.

Saulo Roberto de Oliveira Vital

A seguinte mensagem será entregue em nome da REGNE. _____
