Ricardo Mendonça

**Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e
considerações sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921)
(Notoungulata, Toxodontidae)**

São Paulo

2007

Ricardo Mendonça

**Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e
considerações sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921)
(Notoungulata, Toxodontidae)**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Mestre em
Ciências, na Área de Zoologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Elizabeth Höfling

São Paulo

2007

Ficha Catalográfica

Mendonça, R.

**Revisão dos toxodontes pleistocênicos
brasileiros e considerações sobre
Trigodonops lopesi (Roxo, 1921)
(Notoungulata, Toxodontidae)**

104 p.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo.
Departamento de Zoologia.

1. Toxodontia 2. *Toxodon* 3. *Trigodonops*
I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biotecnologia. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Profª. Dra. Elizabeth Höfling

Dedicatória

Dedico esta dissertação para meus pais José Roberto e Célia Maria, por tudo que me proporcionaram até hoje.

Agradecimentos

- Agradeço, especialmente, à Prof^a. Dr^a. Elizabeth Höfling, pela orientação, auxílio e amizade durante estes últimos anos.
- Ao Dr. Herculano Marcos Ferraz de Alvarenga pelas discussões, correções e auxílio tanto na parte prática quanto teórica, bem como pela amizade e oportunidades a mim oferecidas no Museu de História Natural de Taubaté.
- À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pelas bolsas de Mestrado concedidas por intermédio do curso de Pós-graduação, área de Zoologia, do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Aos coordenadores de Pós-graduação, área de Zoologia, Profs. Drs. Pedro Gnaspini Netto e Carlos Eduardo Marques, pela atenção dispensada.
- Ao Museu de História Natural de Taubaté por oferecer todo o suporte para que este trabalho pudesse ser realizado, bem como ceder parte do material de estudo.
- Aos professores da Universidade de São Paulo pela contribuição em minha formação profissional, em especial à Dra. Elizabeth Höfling, e aos Drs. Miguel Trefault Rodrigues, Gabriel Henrique Marroig Zambonato, Hussam El Dine Zaher e Luis Fábio Silveira.
- Aos pesquisadores do Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires e do Museo de La Plata, Argentina, Dr. Alejandro Kramarz, Dra. Zulma Gasparini e Dr. Marcelo Reguero pela recepção e por disponibilizarem materiais para estudo.
- Aos pesquisadores do Museu Nacional do Rio de Janeiro e do Departamento Nacional da Produção Mineral, Dra. Deise D. R. Henriques, Msc. Diogo J. Melo e Hélder Silva por disponibilizarem materiais para estudo.
- Aos pesquisadores Dr. Peter Mann de Toledo, Dr. Richard Madden, Dr. Leonardo S. Avilla, Dra. Líliam P. Bergqvist, Dra. Ana Maria Ribeiro, Dra. Maria Helena Zucon, Dr. Mario Cozzuol, Msc. Elizete Horanda, pelas discussões a respeito da história natural dos toxodontes.
- Ao Eduardo Kishimoto, técnico responsável pelo PROAP do Instituto de Biociências, pelas providências tomadas.

- Aos amigos do Museu de História Natural de Taubaté Rafael Migotto, Marcelle Oliveira, Graziella Ribeiro, Diana da Silva, Letícia da Silva, Maria Rita Mendonça, Marco Crozariol, Fernanda Costalonga, Emerson Boaventura, Marília Costa, Sabrina Lonneux, Fernando Del Col, Marcos Paulo Abreu, Lucilly Hauke, Davi Fradique, Danielle Duarte, Camilla Prado, Marília Uchôas, Pâmela Cesário, Amanda Lazarini, Luana Bettini, além daqueles que contribuíram com assuntos relevantes para a organização das idéias em torno desta dissertação.
- Aos meus pais, José Roberto Neves dos Santos e Célia Maria Mendonça Neves dos Santos, e parentes pelo carinho, auxílio e apoio nesta jornada.
- À Marina Mendonça Neves dos Santos e Alessandro Garcia pelas muitas horas de paciência e hospedagem.
- À querida Márcia Aparecida Antunes pelo seu companheirismo e paciência nestes últimos e próximos anos.

ÍNDICE

RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1. Introdução	01
1.1 Ordem Notoungulata Roth, 1903	01
1.1.1 Caracterização, distribuição cronológica e origem geográfica	01
1.2 Subordem Toxodontia (Owen, 1853)	05
1.2.1 Caracterização e distribuição cronológica	05
1.3 Família Toxodontidae (Owen, 1845)	07
1.3.1 Caracterização	07
1.3.2 Distribuição cronológica e geográfica	12
1.3.3 Gêneros de toxodontes pleistocênicos brasileiros e suas relações	13
1.4 Sistemática paleontológica	14
1.4.1 Subfamília Toxodontinae Owen, 1845	14
1.4.1.1 Gênero <i>Toxodon</i> Owen, 1840	14
1.4.2 Subfamília Haplodontheriinae	15
1.4.2.1 Gênero <i>Abothrodon</i> Paula Couto, 1944	15
1.4.2.2 Gênero <i>Mixotoxodon</i> van Frank, 1957	15
1.4.2.3 Gênero <i>Trigodonops</i> Kraglievich, 1931	16
1.5 Objetivos	19
2. Material e Métodos	20
2.1 Material	20
2.1.1 Procedência	21
2.1.2 Relação do material analisado	22
2.2 Métodos	30
2.2.1 Preparação e obtenção de dados	30
2.2.2 Nomenclatura e terminologia dentária	30
2.2.2.1 Abreviaturas das séries dentárias	32

2.2.3 Associação dos materiais do MHNT	32
3. Resultados	34
3.1 Características cranianas	34
3.2 Incisivos superiores e inferiores	37
3.3 Pré-molares superiores	39
3.4 Molares superiores	43
3.5 Pré-molares inferiores	45
3.6 Molares inferiores	46
4. Discussão	51
4.1 Considerações sobre os toxodontes pleistocênicos brasileiros	51
4.1.1 <i>Trigodonops lopesi</i>	51
4.1.2 <i>Mixotoxodon larensis</i>	54
4.1.3 <i>Toxodon platensis</i>	56
4.2 Variações inter e intra-específicas em grandes mamíferos	61
4.3 Variações dentárias em notoungulados	72
5. Conclusões	76
6. Figuras de 5 a 40	78
7. Referências bibliográficas	98

RESUMO

Os fósseis de Toxodontidae do Pleistoceno brasileiro são quase sempre referidos à espécie *Toxodon platensis* Owen, 1840. A maior parte do material encontrado é representada por dentes ou ossos isolados e, freqüentemente, fragmentados, impossibilitando uma identificação mais precisa. Este estudo realiza uma revisão sistemática dos toxodontes pleistocênicos brasileiros, *Toxodon*, *Trigodonops* e *Mixotoxodon* com base em caracteres cranianos e dentários. Foram analisados 143 materiais cranianos relacionados aos toxodontes do Pleistoceno do Brasil, Argentina e Uruguai, juntamente com um material inédito coletado no Nordeste brasileiro e depositado no Museu de História Natural de Taubaté. As análises comparativas mostram que o gênero *Toxodon* possui grande variabilidade morfológica, tanto nos ossos do crânio quanto na forma dos dentes incisivos e pré-molares. Dos diversos caracteres observados, a morfologia da região occipital e do arco zigomático, a largura dos nasais e da crista sagital, a distribuição dos incisivos superiores na pré-maxila, a morfologia e a deposição de esmalte dos pré-molares superiores e inferiores, a morfologia dos molares superiores e do terceiro incisivo inferior mostram-se como caracteres polimórficos nas formas pleistocênicas brasileiras, não permitindo diferenciar espécies. Por outro lado, os molares inferiores não apresentam tal variabilidade morfológica, representando um caráter para sistemática desses toxodontes. A espécie *Trigodonops lopesi* não esboça diferenças suficientes que poderiam diferenci-la do gênero *Toxodon*, sendo, portanto, referida aqui como *Toxodon lopesi*, como inicialmente descrita por Roxo (1921). *Mixotoxodon larensis* é uma espécie bem representada na América Central, porém com poucos fósseis conhecidos no Brasil. Assim, no Pleistoceno, observa-se que *Mixotoxodon larensis* e *Toxodon lopesi* tinham uma distribuição mais ao norte do Brasil, enquanto *Toxodon platensis* ocorria por todo o país.

ABSTRACT

The Pleistocene fossils of the Toxodontidae in Brazil usually referred to *Toxodon platensis* Owen, 1840. Most of the remains found are represented by isolated teeth or fragmentary bones, thus making identification less accurate. This study presents a systematic review of the Brazilian pleistocenic toxodonts, *Toxodon*, *Trigodonops* and *Mixotoxodon*, based on skull and teeth characters. Cranial remains (143) related to toxodonts of the South American Pleistocene in Brazil, Argentina and Uruguay, were analyzed together with fossils recently recovered in the Brazilian northeast and housed in the Museu de História Natural de Taubaté. Comparative analyses showed that the genus *Toxodon* possesses great morphological variability, both in the cranial bones as well as in the shape of incisive and pre-molar teeth. From the several characters seen, morphology of the occipital region and of the zygomatic arch, the width of nasals and sagittal crest, upper incisive distribution in the pre-maxilla, morphology and enamel deposition of upper and lower pre-molar, the upper molar morphology and the third lower incisive morphology, show them as polymorphic characters in Brazilian pleistocenic species, not permitting distinguishing species. On the other hand, the lower molars do not show this morphological variability, representing a character for the systematics of these Pleistocene toxodonts. The genus *Trigodonops lopesi* do not present sufficient distinctions that could permit differentiation from the genus *Toxodon*, thus, it is referred to here as *Toxodon lopesi*, as initially described by Roxo (1921). *Mixotoxodon larensis* is a valid species, well represented in Central America, but with few known fossil records in Brazil. Thus, in the Pleistocene it was noted that *Mixotoxodon larensis* and *Toxodon lopesi* were distributed more in the north of Brazil, whereas *Toxodon platensis* was spread all over the country.

1. Introdução

1.1 Ordem Notoungulata Roth, 1903

1.1.1 Caracterização, distribuição cronológica e geográfica

A ordem Notoungulata, do grego “casco do sul”, constitui um táxon monofilético (CIFELLI, 1993) extinto de mamíferos endêmicos do continente sul-americano, que apresentou uma grande radiação evolutiva durante o isolamento deste continente, ocorrido no decorrer de todo o Período Terciário. Compreende uma das mais diversas e bem sucedidas ordens componentes do Estrato I, de acordo com o conceito de evolução de mamíferos cenozóicos de Simpson (FLYNN & WYSS, 1998).

Os Notoungulata possuem um número de condições derivadas em comparação aos ungulados basais, dentre os quais MADDEN (1990) e CIFELLI (1993) relacionam as seguintes sinapomorfias: molares superiores com padrão coronal distinto (protofofo, metalofo, ectofofo e “crochet” estendendo-se labialmente ao metalofo); molares inferiores desprovidos do paraconido e com curta paracrista; molares inferiores com entoconido transversalmente expandido dentro do entolofido; sinus epitimpânico desenvolvido no esquamosal; vagina do processo hióideo proeminente; ectotimpânico tubular com crista meato; canal de Hugier que se abre externamente no final posterior da fissura Glaseri; órbita aberta; astrágalo longo, com colo constrito, com protuberância tibial mediana e com sulco que se estende lateralmente a partir do forâmen astragalar superior.

Apesar da baixa representatividade de fósseis no início do Terciário brasileiro (FRANCISCO & SOUZA-CUNHA, 1978), os notoungulados mais antigos conhecidos datam do Paleoceno Médio ao Superior, sendo eles *Colbertia magellanica* Price & Paula Couto, 1950, *Itaboraitherium atavum* Paula Couto, 1954 e *Camargomendesia pristina* Paula Couto, 1978, provenientes da Formação Itaboraí do Estado do Rio de Janeiro (RIBEIRO, 1994), cuja a maior parte dos tipos está depositada em instituições do próprio Estado (PAULA COUTO, 1952; HENRIQUES *et al.*, 2002).

RIBEIRO (1994) observa que os notoungulados já estavam claramente diferenciados no Paleoceno Médio e poderiam, talvez, já estar presentes no Cretáceo Superior. Com segurança os notoungulados mais antigos estão bem representados no Paleoceno Médio a Superior da Formação Itaboraí do Estado do Rio de Janeiro, como indicado por PAULA COUTO (1952, 1954a, 1970, 1978, 1979). Apesar da diversificação inicial dos maiores clados de notoungulados ser reportada no Eoceno Inferior (Casamaiorenses), são conhecidos relativamente poucos crânios e esqueletos mais completos de sedimentos mais antigos que o Oligoceno (CIFELLI, 1993).

Desde a descoberta dos primeiros notoungulados, diversas tentativas de relações com outros grupos atuais e fósseis têm sido propostas. Primeiramente, OWEN (1837) destaca várias características osteológicas e cranianas que poderiam relacioná-los com os Rodentia, Cetacea, Proboscidea, Edentata, Artiodactyla e Perissodactyla. Posteriormente, o próprio OWEN (1853) propõe um novo grupo taxonômico denominado Toxodontia, o qual viria a ser tratado mais tarde como subordem (MCKENNA & BELL, 1997) dentro da ordem Notoungulata. OWEN (1853) argumenta que este grupo possui mais afinidades com os Perissodactyla do que com qualquer outra ordem atual. ROTH (1903) foi o primeiro a reconhecer o caráter monofilético dos notoungulados, definindo os caracteres do osso temporal, do occipital e especialmente da região auditiva.

Os mais de cem gêneros de notoungulados estão distribuídos em quatro subordens: Notioprogonia Simpson, 1945, que reúne as formas mais primitivas conhecidas, a maioria de pequeno porte (Paleoceno Superior ao Eoceno Inferior); Typotheria Zittel, 1892, que compreende exemplares de pequeno porte, cursores e saltadores (Eoceno Inferior ao Pleistoceno); Hegedotheria Simpson, 1945 (Paleoceno ao Pleistoceno); e Toxodontia Owen, 1853, cujos representantes possuíam dentição mais hipsodonte e avançada, mas considerados primitivos quanto ao esqueleto pós-craniano (Paleoceno Superior ao Pleistoceno) (PAULA COUTO, 1979; CIFELLI, 1993; MCKENNA & BELL, 1997; BERGQVIST *et al.*, 2004).

De todos os notoungulados que se desenvolveram no decorrer do Terciário, somente três famílias de três subordens diferentes chegaram até o Pleistoceno, os Mesotheriidae dentre os Typotheria, os Hegetotheriidae dentre os Hegedotheria e Toxodontidae dentre os Toxodontia (SIMPSON, 1980). Dessa forma, de acordo com a idade mamíferos terrestres sul-americanos (SALMA), os membros desta ordem distribuem-se desde o Tiupampense (Paleoceno Inferior) até o Lujanense (Pleistoceno Superior) (MARSHALL, 1985; RIBEIRO, 1994) (Fig. 1).

A origem dos notoungulados ainda permanece desconhecida. PATTERSON & PASCUAL (1968) argumentam que os notoungulados desenvolveram-se na América do Sul a partir de um ancestral Condylarthra. Uma das hipóteses mais prováveis é a de que a ramificação do grande grupo dos Condylarthra chegou à América do Sul no final do Cretáceo ou início do Paleoceno, vinda da Ásia por meio do Estreito de Bering e América do Norte (PAULA COUTO, 1979). Tal hipótese deve-se à presença da família Arctostylopidae (Notioprogonia) com os gêneros *Palaeostylops*, em formações do Paleoceno Superior de Gashato e Nemegt, Mongólia, e *Arctostylops* do Eoceno Inferior de Wyoming, Estados Unidos, o que levam a crer na ancestralidade não

Figura 1. Cronologia das Idades Mamíferos Terrestres Sul-americanos (SALMA). Modificado de MARSHALL (1985), KAY *et al.* (1998), com considerações de NAESER *et al.* (1987), REGUERO & CASTRO (2004) e VILLAFANE *et al.* (2006). Áreas em cinza correspondem a hiatos no conhecimento de faunas fósseis de mamíferos terrestres.

sul-americana dos notoungulados (MATTHEW & GRANGER, 1925; SZALAY & MCKENNA, 1971). Assim, pode-se supor que os Condylarthra e os mais antigos notoungulados chegaram ao continente sul-americano procedentes do norte e aqui originaram diversas famílias e gêneros numa radiação adaptativa explosiva, logo após sua chegada no início do Terciário. Estas formas primitivas também podem ter migrado da América do Norte para a região onde hoje é a Mongólia, realizando uma migração intercontinental no sentido contrário, das Américas para Ásia, isto pelo fato de *Palaeostylops* apresentar molares mais especializados do que qualquer outro notoungulado do Paleoceno.

Uma segunda hipótese para a origem biogeográfica dos notoungulados é apresentada por GINGERICH & ROSE (1977), os quais propõem que este grupo tenha surgido na América Central e depois migrado em direção Norte e Sul.

É clara a existência de divergências sobre o continente de origem dos notoungulados, embora seja bem aceito que este grupo tenha sido derivado de um estoque ancestral Condylarthra da América do Norte, que em sua maioria deslocou-se para América do Sul (SZALAY & MCKENNA, 1971; PAULA COUTO, 1979).

1.2 Subordem Toxodontia (Owen, 1853)

1.2.1 Caracterização e distribuição cronológica

A subordem Toxodontia (=Toxodonta Scott, 1904) é uma das mais conhecidas dentre os Notoungulata, incluindo cinco famílias com características marcadamente divergentes (SIMPSON, 1980; MCKENNA & BELL, 1997) (Tab. 1).

Tabela 1. Distribuição temporal das famílias de Toxodontia

Família	Distribuição Temporal
Isotemnidae	Riochiquense ao Deseadense
Notohippidae	Mustersense ao Santacruzense
Leontiniidae	Deseadense ao Friasense
Homalodotheriidae	Deseadense ao Chasicoense
Toxodontidae	Deseadense ao Lujanense

PAULA COUTO (1979) considera outras três famílias: *Oldfieldthomasiidae* (oito gêneros), *Archaeopithecidae* (dois gêneros), *Archaeohyracidae* (quatro gêneros) também como pertencentes a Toxodontia, mas que poderiam ser classificadas como toxodontiformes da subordem Notioprogonia ou mesmo como Typotheria mais primitivos. Segundo PAULA COUTO (1978) *Oldfieldthomasiidae* não representa um grupo natural, cujos representantes, exceto *Oldfieldthomasia*, pertenceriam a outras famílias como *Isotemnidae* ou *Archaeopithecidae*, ou mesmo a uma família distinta destas. Entretanto, tais famílias são consideradas atualmente como integrantes das subordens Typotheria (*Oldfieldthomasiidae* e *Archaeopithecidae*) e Hegedotheria (*Archaeohyracidae*) (MCKENNA & BELL, 1997).

PAULA COUTO (1979) considera, como um dos caracteres mais diagnósticos para esta subordem, a divisão da região auditiva em três cavidades, superpostas no sentido dorsoventral: seio epitimpânico, cavidade timpânica e seio hipotimpânico bem desenvolvidos. CIFELLI (1993) apresenta uma árvore filogenética para a subordem Toxodontia na qual propõe o monofiletismo, compreendendo as famílias *Leontiniidae*, *Notohippidae* e *Toxodontidae*, suportado pelas seguintes sinapomorfias:

perda do contato astrágalo-cubóide; aumento do contato calcâneo-navicular; e calcâneo com uma tróclea bem desenvolvida para a fíbula.

Grande parte do conhecimento sobre os Toxodontia sul-americanos deve-se aos esforços dos irmãos Carlos e Florentino Ameghino, os quais já haviam enumerado 71 espécies, pertencentes a 28 gêneros, até o final do século XIX (COPE, 1891). Esta subordem, a qual inclui todos os grandes gêneros de notoungulados, está distribuída tanto do Paleoceno até o Pleistoceno Superior da América do Sul, quanto no Pleistoceno da América Central (RIBEIRO, 1994), não tendo sido registrada, até hoje, nenhuma ocorrência na América do Norte.

1.3 Família Toxodontidae (Owen, 1845)

1.3.1 Caracterização

A família Toxodontidae Owen, 1845 é caracterizada pelo crânio com meato auditivo em nível bastante elevado e dentes com coroa totalmente alta (hipsodontia completa). A região cervical é curta, ao contrário das regiões dorsal e lombar, o que confere um tórax longo aos animais. Dentição completa com I^2 e I_3 , transformados em colmilhos, canino pequeno, rudimentar ou ausente. Molares curvados para dentro e com esmalte desprovido de cobertura de cemento. Devido a características cranianas, como a altura do meato auditivo, tais animais são considerados semelhantes aos atuais hipopótamos quando em referência aos hábitos, sendo desta forma, associados a ambientes úmidos como rios e lagos (OWEN, 1897; PAULA COUTO, 1979; ZURITA & LUTZ, 2002). UBILLA (1985) considera o gênero tipo da família (*Toxodon*) como indicador de um ecossistema aberto e de planícies secas da Formação Sopa no

Uruguai. GOES *et al.* (2001) acreditam que o ambiente do nordeste brasileiro, onde são encontrados diversos remanescentes fósseis de toxodontes, teria sido um grande cerrado no Pleistoceno. A morfologia do esqueleto pós-craniano assemelha-se bastante ao morfótipo dos atuais hipopótamos e rinocerontes, por apresentarem um corpo robusto e pernas atarracadas (COPE, 1897; PAULA COUTO 1979; CARTELLE, 1994).

A família Toxodontidae inclui, tradicionalmente, cerca de quarenta gêneros distribuídos em três subfamílias (PAULA COUTO, 1979; FRAILEY, 1986; MCKENNA & BELL, 1997), os quais seguem relacionados na tabela 2.

Tabela 2. Subfamílias e gêneros de Toxodontidae

Subfamília	Gêneros	Último Registro do Gênero
Nesodontinae	<i>Adinotherium</i> Ameghino, 1887	Mioceno
	<i>Nesodon</i> Owen, 1846	Plioceno
	<i>Palyeidodon</i> Roth, 1898	Mioceno
	<i>Posnanskytheium</i> Liendo Lazarte, 1943	Plioceno
	<i>Proadinotherium</i> Ameghino, 1895	Mioceno Inferior
Toxodontinae	<i>Alitoxodon</i> Rovereto, 1914	Plioceno
	<i>Andinotoxodon</i> Madden, 1991	Mioceno Superior
	<i>Calchaquitherium</i> Nasif <i>et. al.</i> , 2000	Mioceno
	<i>Ceratoxodon</i> Ameghino, 1907	Pleistoceno
	<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>Hemixotodon</i> Cabrera & Kraglievich, 1931	Mioceno
	<i>Hoffstetterius</i> Sant-Andre, 1993	Mioceno
	<i>Hyperotoxodon</i> Mercerat, 1895	Mioceno

	<i>Mesenodon</i> Paula Couto, 1982	Plioceno
	<i>Minitoxodon</i> Paula Couto, 1982	Mioceno
	<i>Neoadinotherium</i> Bordas, 1941	Mioceno
	<i>Neotoxodon</i> Paula Couto, 1982	Plioceno
	<i>Nesodonopsis</i> Roth, 1898	Mioceno
	<i>Nonotherium</i> Castellanos, 1942	Plioceno
	<i>Pericotoxodon</i> Madden, 1991	Mioceno
	<i>Pisanodon</i> Zetti, 1972	Mioceno
	<i>Plesiotoxodon</i> Paula Couto, 1982	Mioceno
	<i>Stenotephanos</i> Ameghino, 1886	Plioceno
	<i>Stereotoxodon</i> Ameghino, 1904	Mioceno
	<i>Toxodon</i> Owen, 1837	Pleistoceno
	<i>Xotodon</i> Ameghino, 1887	Plioceno
Haplodontheriinae	<i>Abothrodon</i> Paula Couto, 1944	Plioceno
	<i>Haplodontheium</i> Ameghino, 1885	Plioceno
	<i>Mesotoxodon</i> Paula Couto, 1982	Plioceno
	<i>Mixotoxodon</i> van Frank, 1957	Pleistoceno
	<i>Neotrigodon</i> Spillmann, 1949	Plioceno
	<i>Ocnerotherium</i> Pascual, 1954	Plioceno
	<i>Pachynodon</i> Burmeister, 1891	Plioceno
	<i>Paratrigodon</i> Cabrera & Kraglievich, 1931	Plioceno
	<i>Prototrigodon</i> Kraglievich, 1931	Mioceno
	<i>Toxodonttherium</i> Ameghino, 1883	Plioceno
	<i>Trigodon</i> Ameghino, 1887	Pleistoceno
	<i>Trigodonops</i> Kraglievich, 1930	Pleistoceno

Nos últimos 15 anos houve grandes discussões taxonômicas envolvendo o número de subfamílias que realmente teria a família Toxodontidae. CIFELLI (1993) e BOND *et al.* (1995) consideram a existência de uma quarta subfamília, Xotodontinae, com base nos fósseis de *Xotodon* e *Nonotherium*, típicas formas do Pampeano da Argentina. MADDEN (1997) com base no novo gênero *Pericotoxodon platignathus*, propõe Dinotoxodontinae como uma quinta subfamília, a qual reuniria gêneros restritos a zona subtropical da América do Sul, como *Gyrinodon*, *Plesiotoxodon* e *Dinotoxodon*. MCKENNA & BELL (1997) definem três subfamílias, Nesodontinae, Haplodontheriinae e Toxodontinae, estando classificadas nesta última, todos os gêneros correspondentes a Xotodontinae e Dinotoxodontinae. NASIF *et al.* (2000), após análise cladística com vinte espécies de toxodontes, sugerem a validade de apenas duas subfamílias: Nesodontinae e Toxodontinae, sendo esta última com três grupos principais de gêneros relacionados. Seguindo MCKENNA & BELL (1997), são consideradas neste trabalho as três subfamílias mais tradicionalmente aceitas.

A **subfamília Nesodontinae** Murray, 1866 compreende os gêneros mais basais da família Toxodontidae, caracterizados por possuírem incisivos superiores com raiz, caninos pequenos e molares com diversas cristas secundárias (estes últimos de polpa fechada, na base, embora algumas formas possam apresentar hipselodontia), molares superiores com sulco bifurcado e fossetas acessórias. Os membros locomotores são semi-digitígrados e curtos. Nenhuma espécie de toxodonte desta subfamília foi descrita até o momento para o Pleistoceno brasileiro (PAULA COUTO, 1979; MADDEN 1997).

A **subfamília Haplodontheriinae** Ameghino, 1907 é caracterizada por seus representantes possuírem o crânio provido de protuberâncias ósseas, dentes hipsodontes (de coroa alta) e hipselodontes (com raiz aberta). I¹⁻² compressos na grande maioria dos casos, P³⁻⁴ sem sulco lingual de esmalte, ainda que às vezes com

um pequeno sulco. Molares superiores com metalofo em forma de coluna saliente e o sulco de esmalte lingual sem ramo posterior. Sínfise mandibular muito estendida, chegando às vezes até ao nível de M₂. Molares inferiores com o sulco meta-entoconido atrofiado ou ausente, sendo o segundo (meta-hipoconulido) presente e profundo, ou com ambos sulcos ausentes, como em *Abotbrodon* (PAULA COUTO, 1954b; PASCUAL, 1965; PATTERSON & PASCUAL, 1968).

Os membros da **subfamília Toxodontinae** Owen, 1845 apresentam o crânio com nasais altos, proporcionalmente curtos, sem protuberâncias ósseas para a implantação de cornos e com sua porção rostral espessa e rugosa. Forâmen infra-orbitário grande, situado atrás de um sulco muito destacado, órbitas com o diâmetro dorsoventral aproximadamente o dobro do rostroventral. Borda rostral das órbitas, freqüentemente, com uma apófise à frente ao lacrimal, região dos frontais plana e triangular, crista sagital curta, muito marcada nos animais adultos. Occipital com o diâmetro dorsoventral bem menor do que o lateral, com uma crista superior projetada caudalmente. Cêndilos occipitais grandes, apófise posglenóide rudimentar, apófises paraoccipitais largas, cavidade glenoidal muito larga transversalmente, palato triangular. Dentes totalmente hipsodontes e hipselodontes. Incisivos superiores fortemente arqueados e achatados, I³ ausente, C¹ geralmente ausente, P¹ geralmente presente só nas espécies mais basais e nos indivíduos jovens das mais derivadas, de secção circular e separado por um curto diastema de P²; P³⁻⁴ sempre com um sulco lingual de esmalte, menos marcado no P³. Molares superiores sempre com um sulco posterior ao profundo sulco lingual, e com as faces externas geralmente côncavas. Região da sínfise mandibular larga e expandida lateralmente a partir do P₄. O C₁ em geral, está presente, porém separado do I₃, P₁ ausente ou muito pequeno. Molares apresentando uma expressiva simplificação em sua estrutura, geralmente com dois sulcos linguais, porém o sulco meta-entoconido em algumas raras formas é reduzido a um simples sulco superficial. (COPE, 1897; PASCUAL, 1965; PATTERSON & PASCUAL,

1968). Esta subfamília possui distribuição até o final do Pleistoceno brasileiro, registrado pela presença de *Toxodon platensis* (CARTELLE, 2000).

1.3.2 Distribuição cronológica e geográfica

As formas mais antigas de Toxodontidae datam do Oligoceno Inferior (cerca de 33 milhões de anos) e atingiram uma grande e complexa radiação no Mio-Plioceno (cerca de 5,5 milhões de anos) (CIFELLI, 1993). A história evolutiva da família envolve uma progressiva simplificação na morfologia da coroa dentária após o Mioceno Médio (BOND *et al.*, 2006), culminando com formas praticamente sem sulcos dentários como *Abothrodon* (PAULA COUTO, 1944). Os últimos representantes da família, dentre eles *Toxodon*, viveram até o início do Holoceno (8.000 anos), chegando possivelmente até há cerca de 4.000 anos, inclusive em extensas áreas brasileiras (BOND *et al.*, 1995; BAFFA *et al.*, 2000).

Os primeiros fósseis de toxodontes foram coletados por Charles Darwin em 1833, no Uruguai, e estudados somente mais tarde por Richard Owen, o qual criou o gênero e espécie tipo *Toxodon platensis* em 1837 (SIMPSON, 1980). Cope foi o primeiro a relatar a presença desta espécie no Brasil, em 1886, a partir de um material proveniente do Estado da Bahia. Com base nestes fósseis fundou a espécie *Toxodon expansidens* (PAULA COUTO, 1953), cujo tamanho devia se equiparar ao de *T. platensis*. Os Toxodontidae também são conhecidos em depósitos pleistocênicos da América Central, em Honduras e El Salvador (BOND *et al.*, 2006).

Fósseis de toxodontes foram relatados em diversos estados brasileiros, dentre eles de *Nesodon imbricatus* e *Abothrodon pricei* no Acre, *Toxodon platensis* no Rio Grande do Sul, Paraná, São Paulo, Mato Grosso, Minas Gerais, Bahia, Sergipe, Rio Grande do Norte, Pernambuco, Paraíba e Rondônia, de *Trigodonops lopesi* em Minas Gerais, Bahia e

Pernambuco e de *Mixotoxodon larensis* no Acre e em Rondônia (no sítio paleontológico de Araras/Periquitos) (PAULA COUTO, 1944, 1980; SOUZA CUNHA & SUAREZ, 1986; CARTELLE, 1994, 2000; RANCY, 2000; GOES *et al.*, 2001; GOES *et al.*; 2002; DANTAS *et al.*, 2003; PORPINO & SANTOS, 2003; ANDRADE, 2003; NASCIMENTO *et al.*, 2003; SILVA *et al.*, 2003). Diversos outros gêneros (*Palaeotoxodon*, *Gyrinodon*, *Mesenodon*, *Plesiotoxodon*, *Stereotoxodon*, *Minitoxodon*, *Neotoxodon*, *Paratrigodon*, *Neotrigodon*) foram descritos por PAULA COUTO (1982) para a região do Rio Juruá, no Acre, porém foram estabelecidos com base em poucos dentes isolados e sem uma clara origem estratigráfica (Nasif *et al.*, 2000), todos eles ocorrendo apenas no período Terciário, porém sem registros no Pleistoceno.

1.3.3 Gêneros de toxodontes pleistocênicos brasileiros e suas relações

Para o final do Plioceno e Pleistoceno brasileiros é assinalada a presença de três espécies de Toxodontidae, sendo um Toxodontinae (*Toxodon platensis*) e dois Haplodontheriinae (*Mixotoxodon larensis* e *Trigodonops lopesi*) (CARTELLE, 1994; RANCY, 2000). Ao descrever um novo gênero e espécie de toxodonte (*Abothrodon pricei*) proveniente do Acre, PAULA COUTO (1944) não define claramente a origem estratigráfica do espécime, sendo que este poderia ser também, de idade Plio-Pleistoceno. *Mixotoxodon larensis*, que possui ampla distribuição geográfica, desde a Argentina até a Costa Rica (LUCAS *et al.*, 1997), tem registro em solos brasileiros apenas no norte do Estado do Acre e em Rondônia, sendo *Mixotoxodon* o único gênero exclusivamente pleistocênico que ocorre no Brasil. *Toxodon platensis* é considerado de clima temperado e habitou, principalmente, as planícies da Argentina e sul do Brasil, mas deslocou-se para o norte devido às glaciações durante o final do Pleistoceno (CARTELLE, 1994). *Trigodonops lopesi*, habitava o Brasil tropical, tendo exemplares

conhecidos, principalmente, no nordeste brasileiro e no Acre (PAULA COUTO, 1982; FRAILEY, 1986) (Fig. 26).

Apesar de apresentar tamanho comparável a *Toxodon*, mas diferir em vários aspectos cranianos e dentários, *Mixotoxodon* parece ter ocupado nicho similar a *Toxodon* em regiões mais equatoriais (MACFADDEN, 2005).

1.4 Sistemática paleontológica

1.4.1. Subfamília TOXODONTINAE Owen, 1845

1.4.1.1 Gênero *Toxodon* Owen, 1840

Toxodon platensis Owen, 1840

Distribuição estratigráfica: do Plioceno ao final do Pleistoceno.

Distribuição geográfica: possui ampla distribuição na América do Sul – na Venezuela, Peru, Bolívia, Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina – e parte da América Central – na Nicarágua, Honduras e El Salvador.

Diagnose revisada: P^{3-4} com sulco médio de esmalte lingual. M^{1-3} com ectolofo desprovido de cúspides, face lingual apenas com o protofofo e o metalofo separados por sulco, podendo se apresentar de maneira simples ou bifurcado em forma de “Y”. Os dentes M_{1-2} são providos de duas dobras de esmalte lingual, delimitando o entoconido em posição mediana (OWEN, 1837).

Toxodon Owen, 1837: apesar de já terem sido consideradas a existência de 11 espécies de *Toxodon* distribuídas do Oligoceno ao Plioceno (COPE, 1897), atualmente são assinaladas apenas nove espécies a este gênero, distribuídas desde o Montehermosense até o Lujanense. São elas: *Toxodon burmeisteri*, *T. expansidens*, *T.*

chapadmalalensis, *T. owenii*, *T. ensenadensis*, *T. darwini*, *T. gezi*, *T. gracilis* e *T. platensis* (BOND *et al.*, 1995). Diversos estudos propõem sinonimizar muitas destas espécies, pelo fato delas terem sido fundadas com base em pequenas variações individuais, podendo se tratar de uma simples diferença intra-específica (PAULA COUTO, 1954b, 1979; BOND *et al.*, 1995). Descrito por COPE (1886), *Toxodon expansidens* foi o primeiro registro do gênero para o Brasil, entretanto esta espécie é considerada sinônimo de *T. platensis* (PAULA COUTO, 1953, 1979). Portanto, a única forma de toxodontes da subfamília Toxodontinae reportada para o Brasil, *Toxodon platensis*, é também a espécie de toxodonte mais abundante em todo território nacional. A fórmula dentária é variável: 2-3/3i; 0-1/0c; 4-3/3p; 3/3m x 2 = 34 a 38 dentes completamente hipsodontes.

1.4.2 Subfamília HAPLODONTHERIINAE

1.4.2.1 Gênero *Abothrodon* Paula Couto, 1944

Abothrodon pricei Paula Couto, 1944

Compreendendo uma única espécie, é baseada em um molar inferior esquerdo (M₂?) e é considerada como uma das formas de Haplodontheriinae mais típicas por não possuir nenhum sulco de esmalte lingual. O gênero ainda permanece sem uma clara origem estratigráfica, apesar ter sido considerado, inicialmente, como um gênero do Plioceno Superior ou Pleistoceno, por associação com outros animais coletados nas proximidades, tais como gliptodontes, mastodontes e megatérios oriundos da região do Alto Rio Juruá, Acre (PAULA COUTO, 1944). No entanto, *Abothrodon*, atualmente, é considerado como pertencente ao horizonte Montehermosense Superior a Chapadmalalense (Plioceno) (PAULA COUTO, 1954b, BOND *et al.*, 1995).

1.4.2.2 Gênero *Mixotoxodon* van Frank, 1957

Mixotoxodon larensis van Frank, 1957

Distribuição estratigráfica: Plioceno Superior? ao Pleistoceno.

Distribuição geográfica: a espécie possui registros em países da América Central – na Costa Rica, Guatemala, El Salvador, Nicarágua, Honduras e Panamá – e da América do Sul – na Venezuela, Colômbia, Brasil e Argentina.

Diagnose: mandíbula não achatada próximo à sínfise mandibular, sem esmalte lingual em todos os pré-molares, e um sulco meta-entoconido profundo em M_1 , mas com um sulco meta-entoconido leve ou ausente em M_2 (VAN FRANK, 1957); M_1 sem cobertura de esmalte no metaconido (LAURITO, 1993).

Mixotoxodon é um gênero monotípico de toxodontes Haplodontheriinae comum do Lujanense de regiões equatoriais (BOND *et al.*, 1995). Ao descrever esta espécie com base nos remanescentes fósseis da Venezuela, VAN FRANK (1957) sugeriu o nome como uma alusão a características das duas subfamílias (Toxodontinae e Haplodontheriinae) presentes nos dentes molares. Atualmente, é um gênero bem definido, tanto morfológica quanto geograficamente, porém ainda com raros registros no Brasil.

1.4.2.3 Gênero *Trigodonops* Kraglievich, 1931

Trigodonops lopesi (Roxo, 1921)

Distribuição estratigráfica: Plioceno ao Pleistoceno Superior.

Distribuição geográfica: registros desta espécie foram feitos para Colômbia e Brasil. É encontrado em áreas inter-tropicais brasileiras, nas regiões Norte, Nordeste e Sudeste.

Diagnose: P_4 com ampla faixa de esmalte na superfície lingual e um profundo sulco que incide na face externa ou vestibular. M_{1-2} com apenas um sulco lingual

profundo (ento-hipoconulido) e uma tênue ondulação no lugar do sulco meta-entoconido mais marcado em M_2 (KRAGLIEVICH, 1930, 1931). Sínfise mandibular atinge a altura de M_1 (PAULA COUTO, 1982).

KRAGLIEVICH (1930) fundamentou este novo gênero com base em um material encontrado no Estado do Acre e descrito inicialmente como *Toxodon lopesi* (ROXO, 1921). Abriu-se a partir de então um campo para grandes discussões sobre a validade do gênero e da espécie, bem como suas relações com o gênero *Toxodon*.

Toxodon lopesi Roxo, 1921 foi descrito a partir de um fragmento fóssil contendo o ramo mandibular esquerdo, com P_{3-4} e M_{1-2} , parte da sínfise e do ramo mandibular direito com P^4 proveniente do alto Rio Juruá, Acre, e depositado no Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM) no Rio de Janeiro (DGM-55M). KRAGLIEVICH (1930) criou um novo gênero, *Trigodonops*, e atribuiu o material descrito por MIRANDA RIBEIRO (1927) (porção caudal de um crânio descrito como *Carolibergia derbyi*), como pertencente a um Haplodontheriinae, provavelmente, a este novo táxon *Trigodonops*. Contudo, PAULA COUTO (1979) considera o referido material como pertencente à espécie *Toxodon platensis*.

KRAGLIEVICH (1931) e PAULA COUTO (1979) notificam que *Trigodonops lopesi* possui apenas um sulco posterior (ento-hipoconulido) na face lingual dos dentes molares inferiores, enquanto *Toxodon platensis* apresenta os sulcos meta-entoconido (anterior) e ento-hipoconulido (posterior) profundos nos mesmos molares. Com tal característica, KRAGLIEVICH (1931) justifica a classificação da espécie *Trigodonops lopesi* como pertencente à subfamília Haplodontheriinae, assim como MCKENNA & BELL (1997) que apóiam essa taxonomia. Em 1979, PAULA COUTO referiu-se a *Trigodonops* como um sinônimo de *Toxodon*, a partir da espécie descrita por Roxo em 1921, e tratou a subfamília Haplodontheriinae como de validade duvidosa. Entretanto, posteriormente, o próprio PAULA COUTO (1982) refuta suas antigas idéias e descreve

características marcantes para distinguir as subfamílias Toxodontinae e Haplodontheriinae com base em materiais dentários.

Poucos trabalhos (CARTELLE, 1994, 2000) apresentam algumas das diferenças efetivas entre os dois gêneros mais abundantes em território brasileiro: *Toxodon* e *Trigodonops*. Da mesma maneira, é bastante evidente a disparidade de opiniões sobre a validade do gênero e da espécie *Trigodonops lopesi*, sendo o motivo de tal disparidade, sem dúvida, a falta de representatividade de material mais esclarecedor. O grande volume e peso do material a ser comparado é também outro fator que dificulta a análise das diferenças intra e/ou interespecífica.

Poucos trabalhos sobre as espécies da família Toxodontidae descrevem em detalhes os materiais coletados, com boas ilustrações, as quais são essenciais para uma melhor identificação dos exemplares e um dos melhores métodos para comparações entre os materiais, já que muitos estão depositados em coleções de difícil acesso (HERBST & ALVAREZ, 1972). A realização de descrições detalhadas das peças fósseis encontradas no Brasil mostra-se extremamente indispensável, tendo visto a carência deste tipo de obra referente a tal família. Da mesma forma, a maioria das divulgações científicas, tanto artigos quanto resumos publicados em anais de congressos, apenas notificam a presença das formas de toxodontes encontrados nas localidades estudadas, elevando o número de materiais estocados em coleções, muitas vezes superficialmente estudados e identificados.

Diante da complicada situação em que se encontra a taxonomia da família Toxodontidae, especialmente das formas brasileiras, torna-se de grande importância a descrição e ilustração dos fósseis referidos a toxodontes em território brasileiro, principalmente, pela extrema deficiência de trabalhos atuais com este escopo.

1.5 Objetivos

Este trabalho tem por meta descrever, ilustrar e comparar detalhadamente os materiais de toxodontes pleistocênicos brasileiros, baseando-se principalmente no material depositado no Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), recentemente coletado no Nordeste brasileiro e ainda não descrito. Além disso, analisar e comparar este material com as espécies pleistocênicas do Brasil (*Toxodon platensis*, *Trigodonops lopesi* e *Mixotoxodon larensis*) para definir a validade das espécies disponíveis no território nacional.

2. Material e Métodos

2.1 Material

O material depositado no Museu de História Natural de Taubaté (MHNT) é constituído por ossos de toxodontes em excelente estado de conservação. Inclui um crânio quase completo e pelo menos dois outros mais fragmentados e incompletos, porém com apreciável riqueza de caracteres, apresentando importantes detalhes anatômicos, incluindo diversos dentes associados (ver Tab. 3).

Foram consultadas as coleções do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ) e do Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM), no Estado do Rio de Janeiro, onde parte dos materiais descritos para o Brasil encontra-se depositado (ver Tab. 4). Também foi realizada uma visita ao Museo de La Plata (MLP), cidade da Província de Buenos Aires, Argentina, bem como ao Museo de Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), em Buenos Aires, para um estudo morfológico comparativo dos materiais de toxodontes daquelas instituições, as quais possuem um rico acervo de fósseis de altíssima qualidade, como diversos crânios e mandíbulas completas (ver Tabs. 5 e 6).

Foram observados crânios e dentições, bem como mapas de distribuição geográfica de grandes mamíferos atuais para um melhor entendimento sobre variações intra e interespecíficas. Foram analisados materiais referentes a animais atuais como a anta brasileira (*Tapirus terrestris* – 14 exemplares), o cavalo (*Equus caballus* – oito exemplares) e o rinoceronte branco (*Ceratotherium simum* – um exemplar) e extintos como notoungulados terciários (*Taubatherium paulacoutoi* – 19 exemplares). Para isto foram analisados os exemplares das coleções do Museu de História Natural de

Taubaté, Museu Seco do Departamento de Zoologia (Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo) e Museu de Anatomia da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da Universidade de São Paulo, para melhor fundamentar o conceito das diferenças osteológicas entre gênero e entre espécies aparentadas.

Todos os materiais de Toxodontidae brasileiros estudados são do Pleistoceno e as análises, que envolveram os táxons *Toxodon platensis* Owen, 1837; *Mixotoxodon larensis* Van Frank, 1957; *Trigodonops lopesi* (Roxo) 1921, seguem a classificação de MCKENNA & BELL (1997).

2.1.1 Procedência

O material inédito atribuído a toxodontes depositado na coleção de fósseis do Museu de História Natural de Taubaté foi coletado em 2003 por Herculano Alvarenga em um tanque na região de Tamanduá de Cima, Município de São Bento do Una – PE (8°37'711"S; 36°30'191"O) (Fig. 2).

Figura 2. Localização geográfica do Município de São Bento do Una/PE (8°37'711"S; 36°30'191"O).

Apesar do termo “cacimba” ser muito utilizado na literatura, referindo-se a este tipo de jazimento fossilífero, SOUZA CUNHA (1966) estabelece que cacimbas sejam regiões trabalhadas pelo ser humano, geralmente, em leito seco de antigos rios, para o armazenamento de água das chuvas, visto que tanques são acidentes naturais causados pelo turbilhonamento de águas de um rio. Devido ao fato destes dois ambientes serem ricos em fósseis de diversos grupos animais, os primeiros pesquisadores comumente generalizavam e os utilizavam erroneamente como sinônimos (BERGQVIST *et al.*, 1997). Portanto, a região de Tamanduá de Cima compreende um grande tanque com diversos fósseis de megafauna pleistocênica como, gliptodontes, hipídeos, paleolhamas, tigre-dente-de-sabre, cervídeos, mastodontes e preguiças, além de uma grande quantidade de ossos e dentes de toxodontes, sem registro de pequenos animais (ALVARENGA, *com. pess.*).

2.1.2 Relação do material analisado

Tabela 3. Fósseis de toxodontes estudados no Museu de História Natural de Taubaté.

Nº Acervo	Descrição	Procedência
MHNT-VT-1143	Crânio quase completo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1144	Frag. compreendendo os ossos parietais, crista sagital e meato auditivo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1145	Fragmento de maxilar superior direito com P ¹⁻⁴	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1146	Frag. de maxilar superior direito e parte do osso esquelomosal com dois dentes molares associados (M ² e M ³)	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1147	Porção temporal esquerda preservando o meato auditivo e região	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1148	Processo jugular	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1149	Processo jugular	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1150	Côndilo occipital direito um pouco fragmentado	São Bento do Una/PE

MHNT-VT-1151	Ramo mandibular esquerdo com dois dentes molares preservados (M ²⁻³)	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1152	Ramo mandibular direito com três dentes molares M ¹⁻³ preservados	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1153	Região palatal posterior do crânio e côndilo occipital esquerdo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1154	Pré-molar (P ³) superior esquerdo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1155	Pré-molar (P ⁴) superior esquerdo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1156	I ₃ direito	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1157	P ⁴ direito	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1158	P ² direito (?) quebrado, não apresentando superfície oclusal	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1159	Incisivo (I ¹), possivelmente superior (?)	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1160	Pré-molar (P ^{1ou2}) direito quebrado e sem superfície oclusal	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1161	Frag. distal de molar (M ^{1ou2}) direito sem superfície oclusal	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1162	P ₁ pequeno e sem superfície oclusal	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1163	Fragmento caudal de um molar inferior	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1164	P ^{1ou2} , lado indeterminado, sem a superfície oclusal preservada	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1165	Incisivo sem superfície oclusal	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1166	Molar inferior esquerdo (M ^{1ou2}) sem parte da região distal	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1167	Molar superior direito, provavelmente M ^{2ou3}	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1168	Incisivo em bom estado de conservação	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1169	P ^{3?} Esquerdo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1170	Fragmento de molar superior (M ^{2ou3})	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1171	I ₁ direito	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1172	Fragmento dentário pertencente a um terceiro molar superior	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1173	Provável pré-molar inferior (P _{2ou3} direito?)	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1174	Molar inferior direito com região oclusal e esmalte bem preservados	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1175	Fragmento mandibular esquerdo com M ²⁻³ incrustados	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1176	I ₂ esquerdo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1177	Incisivo	São Bento do Una/PE

MHNT-VT-1178	I ₁ esquerdo	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1179	Pré-molar superior	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1180	I ₃	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1181	Região do meato auditivo direito	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1756	Fragmento inferior de pré-maxilar	São Bento do Una/PE
MHNT-VT-1757	Fragmento de arco zigomático direito	São Bento do Una/PE

Tabela 4. Fósseis de toxodontes estudados no Departamento Nacional da Produção Mineral.

Nº Acervo	Espécie atribuída	Descrição	Procedência
DGM-55M	<i>Trigodonops lopesi</i>	Arcada mandibular esquerda com P ₃₋₄ e M ₁₋₂ ; sínfise mandibular e P ₄ direito, holótipo.	Sem procedência
DGM-427M	<i>Toxodon platensis</i>	Incisivo	Praia de Cideira/RS
DGM-467M	<i>Mesenodon juruaensis</i>	Molar superior, holótipo.	Sem procedência
DGM-527M	<i>Toxodon platensis</i>	M ³ esquerdo (PAULA COUTO, 1982)	Alto Rio Juruá/AC
DGM-564M	<i>Palaeotoxodon</i>	M ³	Sem procedência
DGM-570M	Indet.	Crista sagital	Sem procedência
DGM-592M	<i>Toxodon platensis</i>	M ² direito	Sem procedência
DGM-630M	<i>Toxodon platensis</i>	P ² esquerdo associado a 592-M (PAULA COUTO, 1982)	Alto Rio Juruá/AC

Tabela 5. Fósseis de toxodontes estudados no Museu Nacional do Rio de Janeiro.

Nº Acervo	Espécie atribuída	Descrição	Procedência
MN-0025V	<i>Toxodon platensis</i>	Porção do ramo horizontal da mandíbula direita com M ₃ preservado	Pesqueira/PE
MN-0029V	<i>Toxodon platensis</i>	M ₂ esquerdo	Pesqueira/PE
MN-0030V	<i>Toxodon platensis</i>	M ₁ esquerdo	Pesqueira/PE
MN-0031V	<i>Toxodon platensis</i>	Molar inferior	Pesqueira/PE
MN-0032V	<i>Toxodon platensis</i>	Molar superior	Pesqueira/PE

MN-0034V	<i>Toxodon platensis</i>	P ₄ direito	Pesqueira/PE
MN-0038V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de molar inferior esquerdo	Pesqueira/PE
MN-2164V	<i>Toxodon platensis</i>	P ⁴ esquerdo; I ₁ distal; molares inferior direito; superior esquerdo e outros dentes	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2392V	<i>Toxodon platensis</i>	Porção caudal de crânio	Morro do Chapéu/BA
MN-2615V	<i>Toxodon platensis</i>	I ₂	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2616V	<i>Toxodon platensis</i>	I ¹ esquerdo	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2617V	<i>Toxodon platensis</i>	I ¹ direito	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2618V	<i>Toxodon platensis</i>	M ³ direito	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2928V	<i>Toxodon platensis</i>	M ₁ direito	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2929V	<i>Toxodon platensis</i>	P ₂ direito	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2930V	<i>Toxodon platensis</i>	I ¹ esquerdo	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2931V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de M ₂ direito	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2938V	<i>Toxodon platensis</i>	I ¹ esquerdo	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-2947V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de M ₂ esquerdo	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3004V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de molar inferior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3006V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de pré-molar inferior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3010V	<i>Toxodon platensis</i>	Pré-molar inferior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3011V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de molar inferior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3015V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de pré-molar inferior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3016V	<i>Toxodon platensis</i>	Molar inferior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3018V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de pré-molar inferior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3019V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de molar inferior esquerdo	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3022V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de incisivo	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3023V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de pré-molar superior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3028V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de incisivo	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3031V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de pré-molar superior	Santa Vitória do Palmar/RS
MN-3033V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de molar superior	Santa Vitória do Palmar/RS

MN-3036V	<i>Toxodon platensis</i>	Fragmento de molar inferior esquerdo	Santa Vitória do Palmar/RS
----------	--------------------------	--------------------------------------	----------------------------

Tabela 6. Fósseis de toxodontes estudados no Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

Nº Acervo	Espécie atribuída	Descrição	Procedência
MACN-724	<i>Toxodon variegatus</i>	Maxilar superior	Rio Paraná
MACN-2151	<i>Toxodon burmeisteri</i>	I ₂ esquerdo	Rio Luján
MACN-2325	<i>Toxodon</i> sp.	Dentes incompletos	Rio Luján
MACN-2890	<i>Toxodon</i> sp.	Occipital	Entre Rios
MACN-3115	<i>Toxodon</i> sp.	Frag. de ramo mandibular esquerdo com M ₁₋₃	Rio Paraná
MACN-4629	<i>Toxodon paranensis</i>	Fragmento de ramo mandibular direito com parte de M ₁₋₂ e M ₃ completo	Entre Rios
MACN-5131	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de maxilar com dentes soltos	Sem procedência
MACN-5684	<i>Toxodon carlesi</i>	Crânio	Arroyo Frias, Santa Fé
MACN-5718	<i>Toxodon burmeisteri</i>	Fragmento de crânio com crista sagital	Arroyo Tapalqué, Buenos Aires
MACN-6311	<i>Toxodon</i> sp.	P ² ou ³ direito	Sem procedência
MACN-6841	<i>Toxodon</i> sp.	Frag. de ramo mandibular direito com M ₁₋₂	Esperanza, Santa Fé
MACN-8598	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-8767	<i>Toxodon paranensis</i> ?	Frag. de ramo mandibular direito com M ₁₋₃	Rio Paraná
MACN-9173	<i>Toxodon</i> sp.	Frag. de ramo mandibular esquerdo com M ₁₋₃	Entre Rios
MACN-9181	<i>Toxodon</i> sp.	Pré-molar superior direito	Entre Rios
MACN-9213	<i>Toxodon</i> sp.	Pré-molar inferior direito	Entre Rios
MACN-9440	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de ramo maxilar direito com M ₁₋₃	Monte Hermoso
MACN-10443	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de incisivo	Rio Luján
MACN-11075	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio e mandíbula completos	Rio Arrecifes, Arrecifes
MACN-11077	<i>Toxodon</i> sp.	Esqueleto quase completo	Rio Arrecifes, Arrecifes
MACN-11476	<i>Toxodon</i> sp.	Frag. de ramo mandibular esquerdo com M ₁₋₃	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-11526	<i>Toxodon</i> sp.	Região ventrocaudal do crânio, preservando parte do occipital e palato	Rio Carcaraña, Santa Fé

MACN-11527	<i>Toxodon</i> sp.	Região palatal com M ₁ esquerdo	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-11740	<i>Toxodon</i> sp.	Ramo mandibular direito com molares	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-12020	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio quase completo	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-12107	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de ramo mandibular direito com P ₃₋₄ e M ₁₋₃	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-12110	Sem identificação	Frag. de ramo mandibular esquerdo com M ₁₋₂	Sem procedência
MACN-12111	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de ramo mandibular com M ₁₋₃	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-12207	<i>Toxodon</i> sp.	Pré-molar superior esquerdo	Sem procedência
MACN-12351	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de ramo mandibular esquerdo com 2 molares (juvenil)	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-13219	<i>Toxodon</i> sp.	Frag. de ramo mandibular esquerdo com M ₁₋₃	Entre Rios
MACN-14236	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula quase completa	Villa La Punta
MACN-14729	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula completa (juvenil)	Rio Luján
MACN-15000	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula quase completa	Peia de Buenos Aires
MACN-15132	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio e mandíbula completos	Sem procedência
MACN-15593	<i>Toxodon</i> sp.	Frag. de ramo mandibular direito com M ₁₋₃	Sem procedência
MACN-15968	<i>Toxodon</i> sp.	Frag. da região occipital e parte do palato	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-16604	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de ramo mandibular direito com 3 molares (juvenil)	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-16616	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio e mandíbula (juvenil)	Rio Carcaraña, Santa Fé
MACN-17385	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de crânio	Buenos Aires
MACN-19144	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio	Entre Rios
MACN-19235	<i>Toxodon</i> sp.	I ₃ esquerdo	Rio Luján

Tabela 7. Fósseis de toxodontes estudados no Museo de La Plata.

Nº Acervo	Espécie	Descrição	Procedência
MLP-12.1125	<i>Toxodon</i> sp.	Esqueleto quase completo	Arroyo Tapalqué, Buenos Aires
MLP-12.1126	<i>Toxodon platensis</i>	Mandíbula e esqueleto	Rio Arrecifes, Arrecifes
MLP-12.1127	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio	Rio Arrecifes, Arrecifes

MLP-12.1147	<i>Toxodon burmeisteri</i>	Mandíbula	Rio Luján
MLP-12.1153	<i>Toxodon</i> sp.	Fragmento de crânio com P ⁴ -M ³ esquerdo e P ² -M ³ direito	Sem procedência
MLP-12.1156	<i>Toxodon</i> sp.	Occipital	Arroyo Tapalqué, Buenos Aires
MLP-12.1160	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio incompleto	Sem procedência
MLP-12.1162	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula com P ₂₋₄ direito e P ₄ -M ₃ esquerdo	Rio Areco, Buenos Aires
MLP-12.1164	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula	Rio Arrecifes, Arrecifes
MLP-12.1186	<i>Toxodon</i> sp.	Ramo mandibular direito em corte longitudinal (juvenil)	Salto, Buenos Aires
MLP-12.1187	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio com P ₂ -M ₃ direito	Victoria, Entre Rios
MLP-12.1190	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio em corte longitudinal	Arroyo Chelforó, Buenos Aires
MLP-12.1191	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula	San Antonio de Areco
MLP-12.1192	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula	Salto, Buenos Aires
MLP-12.1194	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula	Salto, Buenos Aires
MLP-12.1195	<i>Toxodon</i> sp.	Mandíbula	San Antonio de Areco
MLP-12.2429	<i>Toxodon</i> sp.	Crânio e mandíbula fragmentados	San Lorenzo, Santa Fé

Os materiais DGM-471M, DGM-546M, DGM-579M e DGM-631M referentes à toxodontes coletados no Acre e descritos posteriormente por PAULA COUTO (1981, 1982) não foram encontrados na coleção do DNPM. Da mesma forma também não foi encontrado o exemplar MN-2393V depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro. Foram analisadas ainda, duas réplicas, crânio e mandíbula do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT-VT-1772 e MHNT-VT-1773), de *Toxodon platensis* provenientes do Uruguai depositados na coleção de Gustavo Lecuona.

De todo o material analisado (n=143) nos diversos museus, 52 (36,37%) está identificado como *Toxodon* sp. Aproximadamente 34% (n=48) dos exemplares são referentes a *Toxodon platensis* e cerca de 7% (n=10) estão classificados como

pertencentes a outras espécies, como *T. variegatus* (MACN-742), *T. burmeisteri* (MLP-12.1147, MACN- 2151 e MACN-5718), *T. paranensis* (MACN-4629 e MACN-8767), *T. carlesi* (MACN-5684), *Trigodonops lopesi* (DGM-55M), *Mesenodon juruaensis* (DGM-467M) e *Palaeotoxodon paranensis* (DGM-564M). Apenas um exemplar (0,7%) não possui nenhuma classificação taxonômica. Os exemplares do MHNT foram preliminarmente identificados como Toxodontidae. *Mesenodon juruaensis* e *Palaeotoxodon paranensis*, apesar de brasileiros, não são espécies que ocorreram durante o Pleistoceno e foram utilizados somente como base para o início dos trabalhos comparativos (Tabs. 3-7).

Foram analisados 19 crânios de toxodontes, sendo 57,9% (n=11) deles praticamente completos. Três destes crânios estavam expostos no museu argentino de La Plata (MLP) e, infelizmente, não puderam ter suas variáveis mensuradas, pela não disponibilidade de acesso. Entretanto, foi possível observar características quanto à crista sagital e dentição. Os outros 42,1% dos crânios apresentam as regiões do occipital e/ou de crista sagital muito bem preservadas. Com relação às séries dentárias, puderam ser estudados 17 espécimes que apresentavam a arcada superior, com dentes pré-molares e molares, parte destas séries maxilares compreende algumas que se encontravam preservadas nos crânios. Do mesmo modo foram analisados 38 exemplares de mandíbulas que apresentavam dentes incrustados, sendo que 34,2% (n=13) destes exemplares estavam completos, possibilitando o exame das diferenças e similaridades entre dentes de lados opostos das arcadas. Por fim, aproximadamente, 75 dentes isolados foram analisados para aprimorar os conhecimentos sobre as pequenas variações que podem vir a ocorrer neste grupo.

2.2 Métodos

2.2.1 Preparação e obtenção de dados

Os materiais provenientes de São Bento do Una, Pernambuco, foram triados por Herculano Alvarenga e tombados na coleção de fósseis do Museu de História Natural de Taubaté. Parte deste material, como o crânio MHNT-VT-1143, teve que receber reforços de massa epóxi para unir fragmentos isolados constituintes do crânio. Dentes que se quebravam devido à fragilidade do material, foram colados com adesivo instantâneo Loctite Super Bonder[®]. Ossos mais frágeis receberam tratamento com paralóide dissolvido em toluol. O exemplar MHNT-VT-1175 foi submetido a uma preparação química, com ácido acético a 5% para separação do arenito e do osso, tendo o material permanecido ainda com sedimentos incrustados. As mensurações foram realizadas com o auxílio de um paquímetro de metal da marca Vernier, de precisão 0,02 mm. Alguns dentes não puderam ter suas medidas exatas realizadas devido ao material dentário estar incrustado nos ramos mandibulares, sendo que quaisquer tentativas de limpeza ou separação dos materiais acarretariam em danos aos exemplares. Desta forma, optou-se por manter tais materiais intactos.

2.2.2 Nomenclatura e terminologia dentária

A classificação sistemática das espécies estudadas é baseada em MONES (1993), o qual realiza uma revisão dos primeiros autores a utilizar os nomes dos táxons supragenéricos, aplicando desta forma as normas internacionais de nomenclatura

zoológica para este grupo e de MCKENNA & BELL (1997) para a distribuição dos gêneros nas subfamílias.

A nomenclatura osteológica craniana possui grandes diferenças dependendo do grupo zoológico com o qual o estudo é realizado (WILSON, 2006). Portanto, em busca de uma maior uniformização da terminologia osteológica, a nomenclatura utilizada segue as obras de GABBERT (2004) e a quinta edição da NÔMINA ANATÔMICA VETERINÁRIA (2005).

Para orientação das faces dentárias é adotada a proposta de padronização de notações anatômicas e terminologia das dentações de vertebrados fósseis feita por SMITH & DODSON (2003) (Fig. 3).

Figura 3. Orientação das faces dentárias. Modificado de SMITH & DODSON (2003).

A morfologia dentária de Notoungulata e a nomenclatura específica utilizada para descrever os Toxodontidae seguem os trabalhos de SIMPSON (1980) e MADDEN (1990, 1997), como ilustrados na figura 4.

Figura 4. Morfologia dentária nos molares inferiores e superiores direito de Toxodontidae. A. Protoconido; B. Sulco de esmalte lingual; C. Esmalte lingual; D. Paraconido; E. Metaconido; F. Sulco Meta-Entoconido; G. Entoconido; H. Sulco Ento-Hipoconulido; I. Hipoconulido; J. Paracone; K. Metacone; L. Protocone; M. Hipocone; N. Sulco anterior; O. Sulco posterior; P. Metalof, Q. Protolofo; R. Ectolofo; as linhas duplas indicam a cobertura de esmalte.

2.2.2.1 Abreviaturas das séries dentárias

Para abreviatura das séries dentárias superiores e inferiores, foi seguido o proposto por SMITH & DODSON (2003).

I^{1-3} , C^1 , P^{1-4} , M^{1-3} : incisivos, caninos, pré-molares e molares superiores.

I_{1-3} , C_1 , P_{1-4} , M_{1-3} : incisivos, caninos, pré-molares e molares inferiores.

2.2.3 Associação dos materiais do MHNT

O exemplar MHNT-VT-1143 (Fig. 5), um crânio em excelente estado de conservação parece estar associado a diversos ossos de pós-crânio, como atlas, áxis, vértebras torácicas, lombares e caudais, bacia fragmentada, costelas, úmero direito, ulnas, rádios e tíbia. O suporte desta associação é feito, principalmente, pela coloração do material, bem como pelo perfeito encaixe articular entre os ossos.

Dos exemplares depositados no MHNT, é possível definir a presença de três indivíduos com base em ossos cranianos da região auditiva, MHNT-VT-1143 que representa um crânio completo de um indivíduo adulto, MHNT-VT-1144 que é constituído de crista sagital e região auditiva direita e MHNT-VT-1181 que também é uma região auditiva direita, porém pertencente a um indivíduo menor que os dois anteriores; no entanto, é possível definir pelo menos cinco indivíduos representados pelos materiais dentários MHNT-VT-1178, MHNT-VT-1168, MHNT-VT-1171, MHNT-VT-1165 e MHNT-VT-1159, todos correspondendo aos I₁ da arcada direita.

Também com relação a materiais cranianos, toda a morfologia e dimensões do fragmento (MHNT-VT-1147), que preserva a região auditiva esquerda, são compatíveis àquela de MHNT-VT-1144, constituindo certamente de parte do crânio de um mesmo indivíduo.

Toda sequência MHNT-VT-1145 (arcada maxilar direita com P¹⁻⁴), MHNT-VT-1146 (arcada superior direita com M²⁻³) e os dentes MHNT-VT-1154 e MHNT-VT-1155 (P³ e P⁴ esquerdos, respectivamente) certamente estão associados e são pertencentes ao mesmo indivíduo. O dente MHNT-VT-1154 apresenta o mesmo tamanho, morfologia e deposição de esmalte que seu relativo em MHNT-VT-1145. O mesmo ocorre com o pré-molar MHNT-VT-1155, o qual expõe as mesmas características morfológicas de P⁴ de MHNT-VT-1145.

O ramo mandibular direito MHNT-VT-1152, com M¹⁻³, está seguramente associado ao ramo mandibular esquerdo MHNT-VT-1151 (com M²⁻³), ambos são quase completos, apresentando semelhanças entre si em dimensões, coloração e morfologia dentária.

3. Resultados

3.1 Características cranianas

Os dois crânios depositados no Museu de História Natural de Taubaté (MHNT-VT-1143 e MHNT-VT-1144) possuem o tamanho relativamente idêntico, tanto na região auditiva quanto na distância entre a crista sagital e o arco zigomático, indicando que os dois indivíduos possuíam o mesmo porte físico. O espécime MHNT-VT-1143 apresenta uma crista sagital delgada e pouco elevada, o frontal é largo e aplainado, estendendo-se pouco à frente das órbitas. Estas últimas são um pouco mais baixas em relação ao teto craniano do que em outros exemplares de toxodontes. O diâmetro vertical das órbitas é, aproximadamente, o dobro do diâmetro transversal. O crânio possui morfologia piriforme, sendo que próximo à região nasal torna-se bem retilíneo, sem uma aparente abertura lateral dos pré-maxilares. O osso nasal é direcionado para cima, sendo que a porção mais anterior deste osso apresenta pequenas rugosidades, as quais poderiam suportar um pequeno corno, sendo diferente dos demais crânios analisados (Fig. 5).

Os ossos jugal e esquamosal formam um arco zigomático arredondado, diferindo sutilmente da mesma estrutura nos espécimes argentinos e uruguaios (Fig. 6). Na região occipital observa-se que a altura do crânio é bem menor do que a largura, sendo que a porção superior apresenta uma crista voltada para trás, dando o aspecto côncavo à parte caudal do crânio. Nos demais crânios analisados da Argentina e Uruguai, a região occipital apresenta uma morfologia ligeiramente distinta, cuja altura dorsoventral tem, aproximadamente, a mesma dimensão da largura (Fig. 9).

Não foi observada nenhuma variação significativa com relação à morfologia da região auditiva e porção ventral entre os crânios provenientes de São Bento do Una (MHNT-VT-1143, MHNT-VT-1144, MHNT-VT-1147 e MHNT-VT-1181) e aqueles analisados na Argentina (Figs. 8, 10, 11 e 12). Por outro lado, na região dorsal foi possível constatar algumas distinções entre os materiais. O crânio MHNT-VT-1143 possui uma crista sagital estreita, muito diferente daquelas dos exemplares MHNT-VT-1144 (3,90 cm) e MN-2392V (4,20 cm) que são muito mais largas. Em nota, SOUZA-CUNHA (1979) descreve o crânio de um toxodonte (MN-2392V) coletado no Morro do Chapéu, Bahia, e ressalta que o exemplar possui a série molar completa, faltando apenas o pré-maxilar e os incisivos. Tal descrição não confere com o exemplar tombado sob o mesmo número no MNRJ e aqui analisado, o qual apresenta apenas a região occipital e a crista sagital bem preservadas, sem nenhum dente associado. Consta no livro tomo do Museu Nacional, outro exemplar (MN-2393V), coletado na mesma data e localidade de MN-2392V, mas infelizmente o material é considerado como extraviado.

Os diversos crânios analisados no Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, em Buenos Aires, mostram uma variação considerável na largura mínima da crista sagital, porém nenhum deles com uma medida superior a dois centímetros. MACN-15132 (1,92 cm) e MACN-5684 (1,98 cm) possuem crista sagital pouco mais larga, sendo que o último, identificado como *Toxodon carlesi*, mostra ainda um discreto sulco que percorre toda sua extensão em sentido longitudinal, característica esta não observada em nenhum outro exemplar. Os exemplares MACN-5718 (0,57 cm), MACN-8598 (0,89 cm), MACN-19144 (0,97 cm) e MACN-11077 (1,09 cm) apresentam crista sagital relativamente delgada, próxima ou menor do que um centímetro, assim como ocorre no exemplar brasileiro MHNT-VT-1143 (0,84 cm). Os crânios MLP-12.1125 e MLP-12.1127, não puderam ter as medidas da crista sagital realizadas por se tratarem de peças dispostas na atual exposição do Museo de La Plata,

todavia é nítido que os dois crânios possuem tal estrutura estreita, com menos de dois centímetros de largura mínima. MLP-12.1187 também possui crista sagital delgada (1,80 cm) se comparado aos exemplares brasileiros MHNT-VT-1144 e MN-2392V do Museu Nacional do Rio de Janeiro, mas é muito semelhante àqueles do Museu de Buenos Aires (MACN-15132 e MACN-5684) (Figs. 6, 7 e 13). Apesar da variação nas cristas sagitais serem bem evidentes, os tamanhos relativos dos crânios não evidenciam grandes variações, tendo todos eles valores muito próximos, como mostrado na tabela 8.

Tabela 8. Dimensões dos crânios de toxodontes pleistocênicos brasileiros e argentinos, valores em centímetros.

Espécime	Comprimento total	Comprimento do crânio	Largura do arco zigomático	Largura da crista sagital
MHNT-VT-1143	80,81	65,55	45,04	0,84
MHNT-VT-1144	?	?	?	3,90
MN-2392V	?	?	?	4,20
MACN-5684	76,46	69,52	36,10	1,98
MACN-8598	76,70	73,96	40,23	0,89
MACN-11077	70,45	60,41	38,96	1,09
MACN-15132	84,82	73,20	46,78	1,92
MACN-19144	81,23	72,30	44,36	0,97
MLP-12.1187	?	?	29,18	1,80

Associado ao crânio MHNT-VT-1143 encontram-se dois incisivos (I^2) projetados para frente, P^3 e M^{1-3} direito. O terceiro pré-molar e os três molares superiores direitos têm algumas importantes características que merecem destaque. O P^3 não possui nenhum sulco de esmalte lingual, porém preserva duas faixas de esmalte nesta região do dente. MADDEN (1997) atribui tal característica à subfamília Haplodontheriinae, sendo que para Toxodontinae ambos P^{3-4} apresentariam o sulco. Por outro lado, M^{1-2} não possuem sulco médio bifurcado, característica típica atribuída à subfamília Toxodontinae (MADDEN, 1997).

O material craniano representado pelo exemplar MHNT-VT-1143, um dos mais completos crânios de toxodontes encontrados no Brasil, difere do exemplar craniano de *Mixotoxodon* (MNCR-CFM 846), principalmente em relação à extremidade rostral do crânio, que no espécime costarriquenho é bem mais estreita.

Os ramos mandibulares MHNT-VT-1151, MHNT-VT-1152 e MHNT-VT-1175 não possuem expansão lateral em sua região ventral, como observado nos Dinotoxodontinae *Pericotoxodon platignathus*, *Dinotoxodon paranensis*, *Gyrinodon quassus* e em *Mixotoxodon larensis*, mas sim morfologia típica como aquela vista nos exemplares de *Toxodon platensis* típicos de regiões argentinas e de *Trigodonops lopesi* (DGM-55M). Apesar dos ramos mandibulares MHNT-VT-1151 e MHNT-VT-1152 serem considerados como pertencentes ao mesmo indivíduo, não é possível estimar o ângulo formado entre os dois ramos mandibulares caudalmente à sínfise para melhor comparação com os fósseis argentinos.

3.2 Incisivos superiores e inferiores

Os incisivos MHNT-VT-1176 (Figs. 14-15A) e MHNT-VT-1178 (Figs. 14-15B) são dentes inferiores da arcada esquerda, respectivamente I_2 e I_1 , com forte associação ao I_2 direito MHNT-VT-1177 (Figs. 14-15C), tanto em relação métrica quanto em coloração. Os exemplares MHNT-VT-1168 (Figs. 14-15D), MHNT-VT-1171 (Figs. 14-15E), MHNT-VT-1165 (Figs. 14-15H), MHNT-VT-1159 (Figs. 14-15I), correspondem aos primeiros incisivos inferiores da arcada direita. Todos eles desprovidos de raízes fechadas, como definido por MADDEN (1997) para toxodontes não Nesodontinae.

Os primeiros incisivos apresentam um ângulo reto em sua porção mesial, diferente dos I_2 que possuem uma angulação obtusa. A deposição de esmalte é a mesma para todos estes dentes, revestindo toda a face labial, além de uma parte da face mesial, diferentemente do material dentário referido ao gênero Terciário, *Nesodon*, descrito por PAULA COUTO (1982). NASIF *et al.* (2000) apontam alguns caracteres de incisivos inferiores como característicos ao gênero *Toxodon*, sendo eles: seção de I_{1-2}

triangular e sem esmalte lingual; I_3 desenvolvido como uma presa (“*tusk*”) e com esmalte lingual podendo variar desde uma faixa contínua e ampla até mais estreita do que a faixa de esmalte labial. Estas características conferem com aquelas mostradas pelos incisivos de São Bento do Una/PE. Tais incisivos mostram características divergentes àquelas consideradas por VAN FRANK (1957) para *Mixotoxodon*, o qual possui o esmalte lingual reduzido a uma banda estreita nos I_{1-2} , do mesmo modo distingue-se quanto à morfologia em corte transversal, sendo os incisivos de *Mixotoxodon* muito mais largos lábio-lingualmente do que nos exemplares depositados no MHNT.

Como característica de Toxodontinae, os incisivos superiores são considerados lábio-lingualmente achatados e mésio-distalmente ovóides, assim como ocorre nos exemplares MN-2615, MN-2617 e MN-1630, e para Haplodontheriinae como ovóides e estreitos lateralmente. Os dois únicos incisivos superiores provenientes de São Bento do Una, estão supostamente associados ao crânio MHNT-VT-1143 e têm características semelhantes àqueles depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro. O exemplar MHNT-VT-1180 (Figs. 14-15G) corresponde a um I_3 , o qual não permite uma perfeita identificação quanto ao lado da arcada ao qual pertence. O dente possui três bandas estreitas de esmalte na região lingual, uma característica não observada em nenhum outro exemplar analisado, tanto em coleções brasileiras quanto naquelas argentinas. O exemplar que mais se aproxima morfologicamente a MHNT-VT-1180 é o MACN-15000, proveniente de Mercedes – Província de Buenos Aires, no qual existem os dois I_3 preservados e, morfologicamente, parecidos com o exemplar brasileiro, apesar de não apresentar nenhuma deposição de esmalte na região lingual.

Nos exemplares de *Toxodon* depositados em Buenos Aires e La Plata, é possível observar que alguns possuem claras diferenças nos terceiros incisivos inferiores. O exemplar MACN-15132 possui I_3 bem desenvolvido, em forma de presa,

semelhante ao MHNT-VT-1156 (Figs. 14-15F), da mesma maneira que em MLP-12.1191, 12.1194 e 12.1195. Este tipo de incisivo bem desenvolvido foi registrado em um desenho esquemático do Haplodontheriinae *Trigodon gaudryi* por PAULA COUTO (1954) e também de *Mixotoxodon larensis*, para o qual LAURITO (1993) observa a grande dimensão do terceiro incisivo inferior: “*Su tamaño duplica el de los incisivos anteriores*”. BURMEISTER (1866) descreve este mesmo padrão para *Toxodon platensis*, no qual os incisivos centrais tanto superiores quanto inferiores são menores do que os externos (I^2 e I_3) e distingue-se especificamente de *Toxodon owenii*, por este apresentar os incisivos superiores externos muito menores que os dentes centrais, o mesmo ocorrendo nos inferiores e acrescenta “*siendo este diente, em las dos mandíbulas de la primera especie, puntiagudo, y em la segunda especie redondo*” (pág. 17).

Os alvéolos referentes aos primeiros incisivos dos exemplares provenientes de São Bento do Una/PE, situam-se acima dos respectivos alvéolos dos dentes I^2 , assim como comumente ocorre em *Toxodon platensis*. No entanto, o fragmento MHNT-VT-1756 preserva estas regiões de crescimento dos dentes incisivos superiores, as quais permitem determinar que os dois I^1 posicionavam-se muito próximos e talvez até sobrepostos aos respectivos I^2 , diferentemente, do que é visto em MACN-15132.

3.3 Pré-molares superiores

Foram recuperados seis dentes pré-molares dos depósitos pleistocênicos de São Bento do Una, os quais apresentam evidentes distinções morfológicas e quanto à deposição de esmalte.

O P^3 direito de MHNT-VT-1143 possui uma faixa de esmalte contínua na face labial e duas faixas de esmalte na face lingual o que o diferencia de MHNT-VT-1169 quanto ao padrão de bandas de esmalte, todavia não se observa a presença do sulco de

esmalte lingual. Infelizmente, não há nenhum registro dos dentes P⁴ de MHNT-VT-1143, dentes estes considerados de grande importância na taxonomia do grupo (MADDEN, 1997). Dentre os pré-molares superiores analisados no MNRJ (MN-32V, MN-2164V, MN-3023V e MN-3033V), todos possuem um sulco profundo revestido de esmalte na região lingual. Esta mesma característica pôde ser observada nos dentes P³⁻⁴ dos crânios MACN-5684, MACN-11075, MACN-11077, MACN-12020, MACN-15132, MACN-17385, MLP-12.1160 e MLP-12.1187, tanto direito quanto esquerdo quando presentes, e no dente P³ isolado (MACN-9181). As medidas dos dentes estão listadas na tabela 9.

Tabela 9. Dimensões dos pré-molares superiores de toxodontes de São Bento do Una/PE. C=comprimento, L=largura, L_{pro}=largura do protocone, L_{met}=largura do metalofo; valores em centímetros.

Espécime	P ¹		P ²		P ³			P ⁴		
	C	L	C	L	C	L _{pro}	L _{met}	C	L _{pro}	L _{met}
MHNT-VT-1143	-	-	-	-	2,73	2,86	2,26	-	-	-
MHNT-VT-1145	1,18	1,17	1,76	1,86	2,56	2,01	1,88	2,95	2,25	1,96
MHNT-VT-1154	-	-	-	-	2,55	2,00	1,61	-	-	-
MHNT-VT-1155	-	-	-	-	-	-	-	2,88	2,21	1,52
MHNT-VT-1157	-	-	-	-	-	-	-	3,29	2,44	2,04
MHNT-VT-1169	-	-	-	-	-	1,94	2,09	-	-	-

No crânio MACN-8598 o terceiro pré-molar superior esquerdo não possui o sulco médio, assim como no P³ direito do espécime MLP-12.1153, entretanto os dentes seguintes (P⁴), de ambos os lados, apresentam o sulco, algo que é considerado comum para animais da subfamília Toxodontinae (VAN FRANK, 1957). PAULA COUTO (1982) ilustra um fragmento de terceiro pré-molar superior esquerdo, o qual também não apresenta esta característica. O exemplar está depositado no American Museum of Natural History (AMNH-55785), e foi classificado pelo paleontólogo brasileiro apenas como Toxodontidae *insertae sedis*.

Um dos pré-molares de MACN-5131, o qual, possivelmente, se trata do segundo direito (P²), está quebrado sem a face oclusal preservada, mas nota-se que o dente tem uma dobra, mas não um sulco na região lingual. Da mesma forma, o terceiro(?) pré-molar esquerdo do mesmo exemplar não possui sulco médio, mas tem

o que parece ser o início de uma dobra lingual. Apesar destas características, os dentes do exemplar MACN-5131 estão isolados, não sendo possível determinar com exatidão a posição de seus pré-molares. Essa característica é semelhante à observada no dente MACN-6311, que apesar de, aparentemente, não apresentar um sulco bem marcado, mostra uma pequena dobra em toda a sua extensão. Tanto em MACN-12207 quanto em MACN-16616 foram observados pré-molares sem a presença de um sulco de esmalte lingual, todavia estes fósseis são de indivíduos juvenis e tais dentes devem se tratar de dentes decíduos, não podendo ser diretamente comparados com os demais. Seria plausível hipotetizar que o sulco médio surgisse ao longo da ontogenia desses animais, podendo estar ausente apenas na primeira dentição e presente na seguinte, porém não evidente que esta característica seja variável em indivíduos adultos. Infelizmente, no espécime MHNT-VT-1143 o P⁴ direito não está presente, não sendo possível inferir se este dente possuía ou não o sulco médio.

O fragmento de maxila direito MHNT-VT-1145 apresenta P¹⁻⁴ bem desenvolvidos e preservados com desgaste na superfície oclusal (Figs. 16-17). O P¹ é cônico, com uma estreita faixa de esmalte (0,22 cm), disposta longitudinalmente na face labial (ectolofo). O P² tem forma aproximadamente quadrangular, com faixa de esmalte larga na região lingual anterior (protolofo), não apresentando nenhum tipo de sulco mediano. Parte do esmalte que reveste o protolofo foi fraturado durante o processo tafonômico, porém nota-se que a face labial é totalmente coberta por esmalte. Em MHNT-VT-1179, o P² direito não possui sulco médio na face lingual, sendo que a deposição de esmalte e o tamanho são compatíveis a MHNT-VT-1164, contudo os dois exemplares diferem discretamente em sua morfologia.

O conjunto MHNT-VT-1160 e MHNT-VT-1158 (respectivamente, P² e P³ direito) são menores do que a os respectivos dentes da sequência dentária de MHNT-VT-1145, indicando possivelmente um indivíduo mais jovem. O exemplar MHNT-

VT-1160 também não apresenta, assim como os demais segundos pré-molares analisados, sulco médio lingual, algo comum na maioria dos gêneros da família Toxodontidae. O P³ MHNT-VT-1158 é bem menor do que P³ de MHNT-VT-1145 e possui o sulco médio bem desenvolvido, mas infelizmente está quebrado e não apresenta superfície oclusal.

Os dentes P³ e P⁴ de MHNT-VT-1145 apresentam dois lobos na face lingual sendo que as faces mesiais deles são revestidas por esmalte. Um pequeno sulco de esmalte é observado tanto em P³ quanto em P⁴ na face lingual e todo o ectolofo é revestido por esmalte. Dentre as subfamílias pleistocênicas, apenas a Toxodontinae possui esta característica (MADDEN, 1997), o que pode indicar uma maior probabilidade de identificação destes exemplares ao gênero *Toxodon*. Os dentes do exemplar MHNT-VT-1146, quanto à deposição de esmalte, seguem o padrão descrito para a série pré-molar de MHNT-VT-1145. Há grande desgaste na dentina o que indica pertencer a um indivíduo adulto e, como já comentado, a julgar pelo tamanho e coloração do material, trata-se seguramente complementar ao exemplar MHNT-VT-1145.

O pré-molar superior MHNT-VT-1169 possui características distintas em relação ao MHNT-VT-1154, principalmente quanto à deposição contínua de esmalte na face lingual e ausência de sulco medial. O terceiro pré-molar superior direito de MHNT-VT-1143, assim como MHNT-VT-1169, não apresenta sulco medial, mas curiosamente observa-se o padrão de bandas de esmalte iguais aos dentes de MHNT-VT-1145 e MHNT-VT-1154 (Figs. 18-19). Exceto pelos exemplares MACN-8598 e MLP-12.1153, ambos P³, nenhum outro dente com tal característica foi observado nas coleções científicas do MACN e do MLP na Argentina, ressaltado novamente que todos os outros P³⁻⁴ analisados possuem o sulco medial bem marcado. MADDEN (1997) aponta a subfamília Haplodontheriinae e Xotodontinae como as únicas que não

apresentam esta característica, entretanto Toxodontinae também podem ter os terceiros pré-molares sem sulco medial.

O exemplar MHNT-VT-1157 (32,9 mm de comprimento) é muito maior do que P⁴ de MHNT-VT-1145 (29,5 mm de comprimento), mostrando a face lingual ligeiramente convexa, no que difere de MHNT-VT-1145, onde ela é ligeiramente côncava. Estas pequenas diferenças podem indicar apenas variação individual. A variação no tamanho dos exemplares poderia ser esperada caso os grandes exemplares tivessem sido encontrados em regiões de maiores latitudes, corroboraria com a lei de Bergmann o que não é o caso. No entanto, este exemplar traz à memória a espécie descrita por Cope (1886) *T. expansidens*, a qual foi considerada por seu descobridor como uma espécie bem maior do que *T. platensis*, embora a maioria dos autores atuais os considere como sinônimos.

3.4 Molares superiores

Os três molares superiores direitos estão presentes em MHNT-VT-1143, porém com algumas de suas partes fragmentadas. Os dentes exibem toda a face lingual revestida por esmalte, assim como as áreas anteriores ao protofo e metalofo. O M¹ foi restaurado com massa epóxi na região anterior do protofo e expõe a região oclusal quebrada. O M² tem o mesmo padrão de deposição de esmalte de M¹, também com a região oclusal quebrada e restaurada. M³ apresenta face mesial e côndilo do protofo restaurados e a deposição de esmalte é semelhante à descrita para os demais molares. Todos os molares superiores depositados no MHNT (Tab. 10) possuem um metalofo bem formado, característica esta atribuída por VAN FRANK (1957) à família Toxodontidae.

Os molares M^{2-3} , de MHNT-VT-1146 (Figs. 16-17), compartilham a mesma morfologia apresentada nos respectivos dentes de MHNT-VT-1143. Nenhum dos molares de exemplares brasileiros analisados mostra alguma diferenciação morfológica taxonomicamente significativo quando comparados com os espécimes argentinos.

Tabela 10. Dimensões dos molares superiores de toxodontes de São Bento do Una/PE. C=comprimento, L=largura, Lpro=largura do protocone, Lmet=largura do metalofo, Lhip=largura do hipocone; valores em centímetros.

Espécime	M ¹				M ²				M ³			
	C	Lpro	Lmet	Lhip	C	Lpro	Lmet	Lhip	C	Lpro	Lmet	Lhip
MHNT-VT-1143	5,92	3,13	2,43	-	6,42	3,28	2,44	-	7,09	2,74	1,91	-
MHNT-VT-1146	-	-	-	-	6,33	2,53	1,75	-	7,35	-	1,64	-

Exceto pela ausência de M^1 , os fragmentos MHNT-VT-1145, preservando toda a série pré-molar, e MHNT-VT-1146 com M^{2-3} , formam toda a arcada superior direita de um mesmo indivíduo. Dentro dos grupos de toxodontes não-nesodontíneos tradicionalmente aceitos, este exemplar, segundo VAN FRANK (1957), também estaria relacionado certamente entre os Toxodontinae devido ao quarto pré-molar (P^4) possuir um sulco de esmalte lingual e M^{2-3} possuírem metalofo (no caso deste exemplar esta característica só pode ser observada no segundo molar). Por outro lado, baseando-se em outros caracteres reportados por MADDEN (1997) para distinguir as várias subfamílias de Toxodontidae, seria plausível a atribuição deste material dentre os Haplodontheriinae, por ser esta a única subfamília com tendência evolutiva a perder a bifurcação do sulco lingual e pela ausência do sulco distal a ele nos molares. Esta característica pode ser observada claramente em M^{2-3} (Figs. 16-17). Desta forma, uma hipótese alternativa seria a consideração de que os fragmentos MHNT-VT-1145 e MHNT-VT-1146 não representariam um mesmo indivíduo, mas sim duas espécies distintas, apresentando cada qual, características relativas às subfamílias Toxodontinae e Haplodontheriinae, respectivamente. A validação desta alternativa vai contra todos os elementos métricos, morfológicos e de tonalidade dos materiais, todos eles indicando claramente para uma forte associação entre os dois fragmentos fósseis.

Portanto, esta hipótese é aqui descartada, sendo que as diferenças entre os elementos dentários representam claramente variabilidade intra-específica.

Este fato pode indicar que o caráter, “presença de um sulco distal com relação ao profundo sulco lingual”, proposto por MADDEN (1997), não é seguro para a taxonomia desta subfamília, tratando-se somente de mais uma variável intra-específica entre os toxodontes. Desta forma, cabe ressaltar o problema da generalização de um caráter comumente utilizado para definição de um táxon supragenérico, visto que a ampla variabilidade que existe nestes animais pode acarretar em identificação errônea do material em estudo.

3.5 Pré-molares inferiores

Os dois únicos pré-molares inferiores recuperados em São Bento do Una/PE, do MHNT (MHNT-VT-1162 e MHNT-VT-1173) mostram algumas características bastante distintas. O exemplar MHNT-VT-1162 é pequeno, fragmentado, com um sulco lingual sem revestimento de esmalte e sua superfície oclusal não se encontra preservada. No entanto, ele preserva duas faixas de esmalte na sua face labial, característica observada apenas neste exemplar. MHNT-VT-1173 é morfologicamente distinto de MHNT-VT-1162 e também dos pré-molares do holótipo de *Trigodonops lopesi* (DGM-55M). MHNT-VT-1173 não possui nenhuma banda de esmalte na região lingual, nem mesmo qualquer indício de sulco na região labial, diferentemente do que ocorre em *Trigodonops lopesi*, o qual apresenta uma faixa de esmalte marcante na face lingual do P₄ (PAULA COUTO, 1979; 1982). Embora não apresentem qualquer indício de uma faixa de esmalte lingual, os exemplares provenientes de Pernambuco (MN-34V) e do Rio Grande do Sul (MN-2929V, MN-3015V e MN-3016V) mostram morfologia muito semelhante aos pré-molares do holótipo DGM-55M de *Trigodonops*,

quanto à presença de um sulco de esmalte labial. Todos estes exemplares que estão depositados no Museu Nacional estão identificados como pertencentes à espécie *Toxodon platensis*.

Ao descrever *Mixotoxodon larensis*, VAN FRANK (1957) ilustra os dentes pré-molares, os quais apresentam também sulco lingual. A presença de sulcos nos dentes pré-molares pode e certamente deve se tratar de variações intra-específicas ou até mesmo individuais neste grupo particular de mamíferos. Em MHNT-VT-1162, como já observado, não há um sulco de esmalte labial, entretanto ocorre uma pequena concavidade na parte mediana do dente. Ao analisar os dentes pré-molares dos toxodontes das instituições argentinas, observou-se uma grande variação morfológica, inclusive, em muitos casos, claras diferenças entre os ramos direito e esquerdo da mandíbula de um mesmo indivíduo. Exemplo disso é a mandíbula MACN-11077, conferida a *Toxodon*, onde o pré-molar (P_3) direito não apresenta nenhum tipo de concavidade, dobra ou sulco de esmalte na face labial, diferentemente do P_3 esquerdo, com uma dobra de esmalte como naqueles observados no MNRJ. Esta variação morfológica dos dentes inferiores, de um lado para o outro da mandíbula, é menos evidente nos exemplares MACN-15000, MLP-12.1192 e MLP-12.1194. Curiosamente, um rinoceronte branco (*Ceratotherium simum* – MHNT-M-105) também apresenta este tipo de variação. Tendo como base estas mandíbulas analisadas, podemos considerar que este caráter (presença de sulco médio nos pré-molares inferiores) também é inadequado para uma diferenciação interespecífica entre os toxodontes.

3.6 Molares inferiores

Dos diversos molares inferiores depositados no MHNT, a maioria está associada a fragmentos mandibulares. O ramo mandibular direito (MHNT-VT-1152)

possui os três dentes molares bem preservados (Fig. 20). O primeiro molar apresenta esmalte nos três lobos da face lingual, desde a parte média do hipoconulido até o metaconido, exceto no protoconido, assim como em M_2 . O esmalte está presente também em toda a face lingual dos três molares. O dente M_3 apesar de fragmentado, exibe toda sua morfologia e permite análises comparativas com outros materiais (Figs. 21-22). As medidas realizadas em M_3 estão indicadas como aproximadas por não permitirem a obtenção de dados exatos, o que se deve à dificuldade de mensuração da peça quebrada, que está inserida e presa ao último alvéolo dentário do ramo mandibular.

A coloração e o tamanho dos fragmentos MHNT-VT-1151 e MHNT-VT-1152 (Figs. 23 e 20, respectivamente) sugerem que os dois exemplares pertençam a um mesmo indivíduo. Uma pequena diferença métrica (Tab. 11) pode significar uma variação natural dos dentes em lados opostos da mandíbula.

Tabela 11. Dimensões dos molares inferiores de toxodontes de São Bento do Una/PE. C=comprimento, L=largura, Lpad=largura no paraconido, Lmet=largura do metaconido, Lent=largura do entoconido, Lhip=largura do hipoconulido; valores em centímetros.

Espécime	M ₁					M ₂					M ₃				
	C	Lpad	Lmet	Lent	Lhip	C	Lpad	Lmet	Lent	Lhip	C	Lpad	Lmet	Lent	Lhip
MHNT-VT-1151	-	-	-	-	-	4,56	-	1,19	1,49	1,57	6,59	1,89	1,23	1,56	1,20
MHNT-VT-1152	4,38	1,80	1,24	1,35	1,62	4,50	2,07	2,09	1,36	1,56	6,16	1,93	1,10	1,49	1,11
MHNT-VT-1163	-	-	-	-	1,53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MHNT-VT-1166	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,73	1,14	-	-
MHNT-VT-1174	3,93	1,61	0,91	1,23	1,87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MHNT-VT-1175	-	-	-	-	-	4,20	1,92	1,02	1,26	1,52	5,65	1,79	1,09	1,42	1,05

Diferentemente da morfologia esperada para os molares inferiores atribuídos ao gênero *Toxodon*, o segundo molar de MHNT-VT-1151 não possui o sulco meta-entoconido (Figs. 24-25). Em contrapartida, esta morfologia oclusal assemelha-se em muito com o segundo molar de *Trigodonops lopesi*, salvo pela região do trigonido, o qual não é tão alongado como o de DGM-55M. O terceiro molar de MHNT-VT-1151 não possui nenhum sulco de esmalte lingual, somente uma leve depressão na região do meta-entoconido e um rebaixamento do esmalte na região ento-hipoconulido. Outra característica que remete ao gênero *Trigodonops* é a extensão da sínfise mandibular até

próximo à metade do primeiro molar. Da mesma forma que em MHNT-VT-1151, a série de molares de MHNT-VT-1152 não apresenta qualquer sulco de esmalte labial anterior, sulco meta-entoconido.

Características morfológicas dos terceiro molares de ambas as arcadas são muito semelhantes às aquelas descritas por VAN FRANK (1957) para *Mixotoxodon larensis* (Figs. 29-30). Por outro lado, o primeiro molar preservado em MHNT-VT-1152, sem possuir o primeiro sulco de esmalte lingual (meta-entoconido) descarta qualquer possibilidade de associação com esta espécie. Da mesma forma, contraditoriamente ao que ocorre no holótipo de *Mixotoxodon*, o primeiro molar de MHNT-VT-1152 possui revestimento de esmalte em todo o talonido, que abrange toda a superfície dentária desde o início do metaconido até a base do hipoconulido, ao passo que em *Mixotoxodon*, a cobertura de esmalte em M_1 inicia-se apenas na base do sulco meta-entoconido.

Um pequeno fragmento mandibular direito (MN-25V), proveniente de Pernambuco (Município de Pesqueira), conferido a *Toxodon platensis* por VIDAL (1959), também possui o terceiro molar com características similares àqueles provenientes de São Bento do Una. A ausência dos sulcos de esmalte linguais e a constrição lateral na região do ento-hipoconulido é muito semelhante à morfologia apresentada pelos dentes homólogos preservados nos ramos mandibulares MHNT-VT-1151 e MHNT-VT-1152.

Outros três dentes molares MHNT-VT-1163, MHNT-VT-1166 e MHNT-VT-1174, não possuem o sulco meta-entoconido, que se trata de uma característica típica da subfamília Toxodontinae. O molar MHNT-VT-1163, que representa um M_1 , está fragmentado e evidencia apenas a região do talonido preservada. Apesar de não ser possível inferir o lado da arcada à qual este dente pertence devido à falta da superfície oclusal, este molar possui as mesmas dimensões de MHNT-VT-1174 e pode-se

observar o sulco ento-hipoconulido totalmente revestido por esmalte. O molar MHNT-VT-1174 é, certamente, um o M_1 direito, semelhante em sua morfologia oclusal com M_1 de DGM-55M, entretanto bem mais delgado do que o respectivo dente do holótipo de *Trigodonops* (Figs. 31, 32 e 33). O molar inferior esquerdo MHNT-VT-1166 não preserva parte da região distal do talonido, mas corresponde a um M_3 , devido a sua morfologia e dimensões serem similares ao terceiro molar de MHNT-VT-1151.

O fragmento mandibular MHNT-VT-1175 (Fig. 26) é de tonalidade marrom, diferentemente da coloração cinza-escuro de MHNT-VT-1151 e MHNT-VT-1152. Este fator deve-se claramente às condições mineralógicas do substrato nos quais os elementos foram fossilizados. Os dentes deste fragmento exibem morfologia e preservação perfeitas, principalmente o terceiro molar (Figs. 27-28). O segundo molar de MHNT-VT-1175, assim como todos os demais dentes provenientes da região de São Bento de Una/PE, só apresenta um sulco lingual – o ento-hipoconulido – evidenciado pela preservação do esmalte desta região. Este padrão característico da subfamília Haplodontheriinae também pôde ser observado em materiais depositados no MNRJ provenientes de Pesqueira/PE (MN-29V, Fig. 34) e Santa Vitória do Palmar/RS. No entanto, estão depositados nesta coleção outros materiais dentários (MN-3016V, MN-31V, MN-38V), provenientes destas mesmas regiões, e que apresentam o sulco meta-entoconido bem desenvolvido (Figs. 35, 36 e 37, respectivamente).

O terceiro dente molar de MHNT-VT-1175 também tem algumas características distintivas com relação aos M_3 de MHNT-VT-1151 e MHNT-VT-1152, tais como o entoconido arredondado e um pequeno sulco ento-hipoconulido esmaltado. A região do hipoconulido de MHNT-VT-1157 não possui nenhum tipo de constrição lateral como nos demais exemplares. Ao analisar fósseis de toxodontes

miocênicos provenientes da Formação Urumaco, Venezuela, BOND *et al.* (2006) consideram estes novos exemplares como Toxodontidae *insertae sedis*, afirmando ser um indivíduo adulto devido, exclusivamente, ao tamanho do M₃ (65,7 mm). Apesar dos autores preferirem não definir o gênero e a espécie para esses materiais até novas descobertas serem feitas, a dimensão daqueles materiais dentários apresentados é compatível com os dentes dos depositados no MHNT. Assim, pode se considerar que todos os exemplares relacionados a esses M₃, provenientes de Pernambuco e depositados no Museu de Taubaté, aqui analisados, também representam indivíduos adultos.

4. Discussão

4.1 Considerações sobre os toxodontes pleistocênicos brasileiros

4.1.1 *Trigodonops lopesi*

Embora a presença de uma banda de esmalte na face lingual dos pré-molares inferiores seja considerada como um caráter diagnóstico para *Trigodonops* (KRAGLIEVICH, 1931), esta característica também pode ser observada em outros toxodontes não pleistocênicos *Pericotoxodon platignathus* Madden, 1997, do Mioceno do Grupo Honda na Colômbia. Todavia, esta característica é aqui mantida na diagnose desta espécie por ser considerada única entre os gêneros pleistocênicos de toxodontes.

Apesar de ter sido inicialmente descrito como uma espécie de *Toxodon* (ROXO, 1921), o material proveniente do Estado do Acre (DGM-55M, Figs. 31 a 33) foi, posteriormente, classificado como um gênero distinto por KRAGLIEVICH (1930), *Trigodonops*, por ter características distintivas clássicas com relação ao gênero *Toxodon*. A principal delas está na ausência de um dos dois sulcos de esmalte da região lingual nos dentes molares inferiores, o que o confere como um clássico exemplo de toxodontes haplodonteriíneos. Tal característica é passível de observar em todos os molares inferiores provenientes de Pernambuco e depositados no MHNT (MHNT-VT-1151, MHNT-VT-1152, MHNT-VT-1163, MHNT-VT-1174, MHNT-VT-1175).

Ao descrever pela primeira vez o material, ROXO (1921) ilustra os dentes molares de *Trigodonops lopesi*, onde o contorno do primeiro molar inferior curiosamente carece de esmalte na superfície do metaconido, presente em M₂. KRAGLIEVICH (1931), ao descrever mais detalhadamente os caracteres que o levaram à definição do novo gênero de toxodonte, reproduz a ilustração original de ROXO (1921) para o primeiro

molar e argumenta que, diferentemente do que foi apresentado por Roxo para a cobertura de esmalte em M₂, este também não teria o esmalte revestindo o metaconido. “*Debo hacer notar que el dibujo del contorno del m2 contiene, a mi juicio, una falsa prolongación de la doble línea que señala el esmalte de la cara lingual sobre el lóbulo anterior de esta cara, cosa que no he visto en ningún molar de los toxodóntidos (...) por este motivo creo que toda la cara lingual de ese lóbulo, debe carecer de tal revestimiento, como le falta el respectivo lóbulo del m1, según lo indica el dibujo del contorno de este diente*” (KRAGLIEVICH, 1931, pág. 620). No entanto, com base na observação direta do holótipo de *Trigodonops lopesi* (DGM-55M), é possível afirmar que ambos os molares de *T. lopesi* possuem o revestimento de esmalte em toda a face lingual, do metaconido até parte do hipoconulido, diferentemente do que foi exposto por ROXO (*op. cit.*) e julgado como certo por KRAGLIEVICH (*op. cit.*). Esta afirmação é corroborada pelas ilustrações publicadas por VAN FRANK (1957) e PAULA COUTO (1979) para o mesmo exemplar de *Trigodonops lopesi*.

O gênero *Trigodonops* possui ampla distribuição em território brasileiro, tendo sido resgatados componentes dentários e osteológicos referentes a ele nos Estados de Pernambuco, Bahia, Paraíba, Minas Gerais e Acre, e com possíveis ocorrências em Sergipe, Ceará e Piauí (CARTELLE, 2000; GOES *et al.*, 2002). FRAILEY (1986) relata a presença de *Trigodonops lopesi*, *Abothrodon pricei* e *Neotrigodon utoquineae* na região do Rio Acre, na Bacia Amazônica, e acredita que estas três formas de toxodontes tivessem sido endêmicas daquela região, embora tivessem vivido em Épocas distintas. Entretanto, CARTELLE (1992) constatou que *Trigodonops lopesi* e *Toxodon platensis*, ocorrem simpatricamente em território nacional, principalmente em jazidas do final do Pleistoceno da região Nordeste. Ao final da década de 90, CARTELLE (2000) considerou *Trigodonops lopesi* um táxon representante da fauna autóctone para as regiões Sudeste e Nordeste brasileiras, sendo *Toxodon platensis*, um dos representantes da fauna alóctone para estas mesmas regiões. GOES *et al.* (2002) apontam que *Trigodonops* e

Toxodon são diferenciáveis apenas pela região craniana rostral e pelos incisivos completos, não fazendo menção alguma a caracteres dos dentes molares ou pré-molares. Estes dois gêneros podem ser facilmente distinguíveis pela presença do sulco lingual meta-entoconido em *Toxodon*, ausente em *Trigodonops*. PAULA COUTO (1953) cita a existência de um material dentário e um fragmento de abóbada palatina depositados no Museu Paraense Emílio Goeldi, que se encontram descritos como *Toxodon*, e que podem ser relacionados à *Trigodonops* ou mesmo a *Abothrodon*.

A ocorrência do gênero *Trigodonops* para a região de São Bento do Una/PE é registrada aqui com base nos remanescentes fósseis de mandíbulas e molares inferiores. Os ramos mandibulares (MHNT-VT-1151, MHNT-VT-1152 e MHNT-VT-1175) contêm os dentes molares preservados *in loco*, os quais apresentam apenas o sulco ento-hipoconulido nos M_{1-2} e carecem de ambos os sulcos nos terceiros molares, características estas que são díspares à espécie *Toxodon platensis* (MENDONÇA & ALVARENGA, no prelo) e muito similares a *Trigodonops lopesi*. Da mesma maneira, ocorre no exemplar MN-25V, relacionado a *Toxodon platensis*, o qual merece ter reconsiderada sua classificação taxonômica.

Outros elementos fósseis, que também suportam a indicação do gênero *Trigodonops* para o Estado de Pernambuco, são os molares inferiores isolados (MHNT-VT-1163 e MHNT-VT-1174), os quais também não apresentam o sulco anterior (meta-entoconido).

Todos os elementos fósseis relacionados à espécie *Trigodonops lopesi* são fundamentados unicamente em remanescentes mandibulares ou de dentes inferiores. Os crânios MHNT-VT-1144 e MN-2392V, que se distinguem de qualquer outro crânio formalmente descrito para o gênero *Toxodon*, poderiam ter pertencido a indivíduos de *Trigodonops*, porém tal inferência não é possível de se concretizar devido

à ausência material, dentário ou osteológico, que diagnostiquem, de forma inequívoca, o gênero *Trigodonops*.

Sendo assim, apesar do crescente número de remanescentes fósseis descobertos nas últimas décadas faz-se necessário ressaltar que ainda hoje só é possível identificar a espécie *Trigodonops lopesi* por meio dos dentes molares inferiores. Por esta razão, não há elementos suficientes para que esta espécie seja considerada como pertencente a um gênero e até mesmo a uma subfamília distinta de *Toxodon*.

4.1.2 *Mixotoxodon larensis*

Esta espécie de toxodonte descrita por van Frank em 1957 (Figs. 29-30), tem características de duas das tradicionais subfamílias, Toxodontinae e Haplodontheriinae, fato que deu origem ao gênero. Inicialmente, o autor cogitou a possibilidade de o material tratar-se de uma nova espécie do gênero *Trigodonops*, descrito para o Brasil na década de 30 por Lucas Kraglievich, devido à grande semelhança entre os molares dos dois exemplares (PAULA COUTO, 1954). PAULA COUTO (1982) considera *Mixotoxodon* como um gênero muito próximo a *Trigodonops* na estrutura de seus pré-molares e molares conhecidos e considera que as diferenças utilizadas para distinguir estes dois animais são muito mais aparentes do que reais. Entretanto, diferentemente do que é visto em *Trigodonops lopesi*, o material tipo de *M. larensis* possui, além do sulco posterior (ento-hipoconulido), um sulco de esmalte lingual anterior (meta-entoconido) apenas no primeiro molar inferior. Esta característica, considerada típica da subfamília Toxodontinae, não está presente entre os Haplodontheriinae.

Outra característica distintiva entre *Mixotoxodon* e *Trigodonops* pode ser observada nos pré-molares inferiores, os quais não possuem esmalte em sua face

lingual no primeiro gênero, contrastando com os pré-molares do último, os quais apresentam sempre uma banda de esmalte na região lingual.

Apesar de diferir em diversos outros aspectos cranianos e dentários, *Mixotoxodon larensis* é comparável em tamanho a *Toxodon platensis*, e parece ter ocupado um nicho similar a ele. Estes dois gêneros são caracterizados por possuírem dentes hipsodontes e hipsedolontes (MACFADDEN, 2005). *Mixotoxodon* difere de *T. platensis* pelo focinho cilíndrico e mais afilado, bem diferente daquele focinho largo e muito similar ao de um hipopótamo, como ocorre em *Toxodon*. Esta morfologia sugere uma especialização a diferentes tipos de obtenção de alimentos por parte de *Mixotoxodon*, apesar de o hábito pastador, provavelmente, ter sido o mais comum (VAN FRANK, 1957). VALÉRIO (1939) ilustrou um crânio de *Mixotoxodon larensis*, embora não tenha realizado uma identificação mais apurada. LUCAS *et al.* (1997) reproduziram a fotografia do único crânio, praticamente completo, conhecido de *M. larensis*, o qual se encontra depositado na coleção de fósseis do Museu Nacional da Costa Rica.

PASCUAL (1965) ressalta que tanto *Mixotoxodon* quanto *Ocnerotherium*, um gênero do Plioceno Inferior da Argentina, não possuem os caracteres dentários ditos como diagnósticos para as três de subfamílias não-nesodontíneos propostas por ele, Toxodontinae, Xotodontinae e Haplodontheriinae, o que torna o posicionamento taxonômico destes dois gêneros bastante discutível. MADDEN (1990) corrobora esta idéia ao considerar *Mixotoxodon* como um gênero de afinidades incertas dentro dos Toxodontidae, por este táxon ser incompletamente conhecido. Cabe aqui ressaltar que até a metade do último século, a taxonomia deste gênero levava a algumas contradições até mesmo de Paula Couto, que considerou *Mixotoxodon* como pertencente à subfamília Toxodontinae. Esta visão foi reavaliada cerca de três anos depois quando o autor, admitindo seu equívoco, considera *Mixotoxodon* integrante da subfamília Haplodontheriinae, devido a sua sínfise mandibular muito alargada

(estendendo-se até M_1) e pela morfologia de seus pré-molares e molares, apesar do primeiro molar inferior apresentar o sulco meta-entoconido bem marcado (PAULA COUTO, 1982).

NASIF *et al.* (2000) reconhecem um clado que agrupa quatro táxons (*Mixotoxodon* (*Calchaquitherium* (*Xotodon*, *Nonotherium*))) por duas sinapomorfias (diástema após I_3 ausente e sulco paraconido-metaconido de M_{1-2} bem desenvolvido). Apesar disso, os autores consideram *Mixotoxodon*, assim como outros gêneros relacionados à Haplodontheriinae, Dinotoxodontinae e Xotodontinae como pertencentes a uma única subfamília, Toxodontinae.

Poucos são os registros conhecidos deste táxon para o Brasil. De acordo com RANCY (2000) são conhecidos relatos de *Mixotoxodon* apenas para os estados do Acre e de Rondônia. PAULA COUTO (1982) descreve diversos dentes coletados na região de Pedra Preta, na margem esquerda do Rio Juruá, entre os municípios de Triunfo e Gastão, os quais se assemelhavam aos respectivos dentes de *M. larensis*. Entretanto, muitos destes materiais dentários são de sedimentos Mio-Pliocênicos, e são, provavelmente, pertencentes a *Gyrinodon quassus*. Outros materiais coletados em localidades próximas estão relacionados a *Trigodonops lopesi*, apesar de uma aparente semelhança morfológica com *Mixotoxodon*. Dentre o material fóssil resgatado em São Bento do Una/PE e aqui analisados, nenhum apresenta alguma característica que pudesse ser indicativa da presença de *Mixotoxodon* na região.

4.1.3 *Toxodon platensis*

A espécie *Toxodon platensis* foi um dos primeiros e mais intrigantes mamíferos pertencentes à megafauna pleistocênica sul-americana a ser descrita. E tanto o é que recebeu um interessante comentário de Charles Darwin (1839) em seu relato sobre a

geologia e história natural dos países visitados pelo H.M.S. Beagle entre 1832 e 1836; “*Toxodon, perhaps one of the strangest animals ever discovered*”. OWEN (1837) fez a descrição detalhada desta espécie com base em materiais cranianos coletados nas margens do Rio Sarandis, um pequeno afluente do Rio Negro, a aproximadamente 193 km a noroeste de Montevidéu e por parte de uma mandíbula proveniente da região de Bahia Blanca, Uruguai (Fig. 38).

SIMPSON (1980), em um interessante relato acerca desta descoberta, conta que o crânio que Darwin comprou de fazendeiros no Uruguai (“*for eighteen pence, a significant sum then but nevertheless one of the great bargains of history*”), e sobre o qual OWEN (1840) descreveu *T. platensis*, não possuía os dentes preservados. Os filhos dos fazendeiros haviam batido os dentes sobre as rochas assim como relatou o próprio DARWIN (1839): “*knocked the teeth out with stones, and then set up the head as a mark to throw at*”. O dente que acompanhava o crânio fora coletado a cerca de 290 quilômetros de distância e colocado no crânio por se encaixar perfeitamente nos seus alvéolos (“*... found a perfect tooth, which exactly fits one of the sockets in this skull*”).

Inicialmente, OWEN (*op. cit.*) apresentou diversos argumentos que levariam a um posicionamento taxonômico de *Toxodon* dentre os Rodentia, Cetacea, Edentata ou Pachydermata (=Proboscidea). Somente em 1853, o próprio Richard Owen propôs uma nova ordem de mamíferos ungulados, os Toxodontia, a qual compreendia apenas os gêneros *Toxodon* e *Nesodon*, e de afinidades com os Artiodactyla e Perissodactyla.

Diversas espécies do gênero *Toxodon* já foram descritas até hoje, sendo muitas delas de validade incerta ou sinônimos da espécie tipo *T. platensis*. BURMEISTER (1966) relata a descrição de *T. angustidens* e de *T. paranensis*, esta última fundamentada em um úmero das barrancas do Rio Paraná. Este exemplar é o único com base em elementos do pós-crânio, e que atualmente é considerado como pertencente a um gênero distinto (*Palaeotoxodon paranensis*) (PASCUAL, 1965). Os materiais descritos por OWEN (1837)

para definir a espécie *T. platensis*, foram consideradas por BURMEISTER (*op. cit.*) como pertencente a dois diferentes táxons e, com base na mandíbula de Bahia Blanca, determinou uma nova espécie, à qual propôs o nome *T. darwini*.

BURMEISTER (1866), durante uma reunião da Sociedade Argentina de Paleontologia, também apresentou uma outra espécie de toxodonte, à qual sugeriu o nome de *T. owenii*, caracterizada pelos incisivos superiores externos maiores que os medianos. Ao menos mais oito espécies são conhecidas para o gênero na América do Sul, mas sem registros de ocorrência no Brasil. *Toxodon burmeisteri*, *T. chapadmalalensis*, *T. ensenadensis*, *T. gezi*, *T. variegatus*, *T. carlesi*, *T. aguirrei* e *T. gracilis*, apesar de possuírem uma origem estratigráfica bastante ampla (Plioceno-Pleistoceno), podem ter sido fundamentadas com base em variações individuais (BOND *et al.*, 1995). HERBST & ALVAREZ (1972) apontam algumas dificuldades para identificar, em nível específico, os exemplares do gênero *Toxodon*, pois muitos materiais-tipo, como de *T. platensis* e *T. burmeisteri*, estão depositados em coleções européias, outros são dados como perdidos (*T. ensenadensis*) e, por fim, devido à grande parte dos materiais estar classificadas somente como *Toxodon* sp.

NASIF *et al.* (2000) consideram o gênero *Toxodon* como grupo-irmão de *Andinotoxodon* do Equador, caracterizados pela borda ventrocaudal do ramo caudal da mandíbula ter aspecto arredondado e pela presença de um sulco ento-hipoconulido marcado nos terceiros molares inferiores. Esta última característica não é observada em nenhum M₃ procedente de São Bento do Una/PE. Os autores também reconhecem um clado agrupando *Toxodon* a outros táxons do Mioceno ((*Toxodon*, *Andinotoxodon*)(*Gyrinodon* (*Hoffstetterius*, *Ocnerotherium*))) da Bolívia, Venezuela e Brasil e suportados por duas características: pré-maxilar expandido lateralmente e borda alveolar da sínfise mandibular reta. Estas características diferem sutilmente dos caracteres observados nos materiais cranianos e mandibulares provenientes do Estado

de Pernambuco. CIFELLI (1993), ao analisar as relações filogenéticas dos ungulados sul-americanos, apresenta um cladograma compreendendo três gêneros de toxodontes ((*Toxodon*, *Gyrinodon*) *Xotodon*), apesar de não destacar quais caracteres suportam este clado.

O primeiro material coletado no Brasil (*T. expansidens*) foi entregue a E. D. Cope pelo professor Orville A. Derby, então diretor da Seção Geológica do Museu Nacional do Rio de Janeiro, e foi considerado como distinto de *Toxodon platensis* e *T. burmeisteri*, principalmente quanto à morfologia dos incisivos superiores. PAULA COUTO (1953, 1979) não corrobora estas diferenças e considera *T. expansidens* como sinônimo de *T. platensis*. Infelizmente, COPE (1886) não mencionou o número de tombo do material descrito, da mesma forma como não foi possível encontrar informações sobre o referido material nos arquivos da coleção do Museu Nacional para uma análise mais detalhada. Desta forma, a única espécie de toxodontes relativa ao gênero *Toxodon* encontrada no Brasil é reconhecida como *T. platensis*.

Em 1959, SOUZA-CUNHA descreveu a presença de *Toxodon platensis* para os municípios gaúchos de Santa Vitória do Palmar, Rio Pardo, Osório, São Gabriel e Uruguaiana, todos com base apenas em dentes completos ou fragmentados. Poucas décadas mais tarde, PAULA COUTO (1975) registra *Toxodon platensis* para a região Sudeste, em cavernas de Lagoa Santa/MG e em cavernas calcárias de São Paulo. Até a descoberta dos materiais cranianos provenientes de São Bento do Una/PE, o crânio coletado no Brasil e considerado mais completo, formalmente descrito até o momento, foi recuperado em 1955 pelo Dr. João Moojen de Oliveira nas proximidades do Morro do Chapéu/BA, e descrito por SOUZA-CUNHA (1979). O exemplar adulto, provavelmente de idade avançada devido ao grande desgaste dos dentes pré-molares e molares, foi registrado no Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional sob o número 2392V, possuía porte semelhante ao

de *Toxodon platensis*. Registros de *T. platensis* também já foram anotados para os estados do Acre, Bahia, Sergipe, Ceará, Rio Grande do Norte, Rondônia, Rio Grande do Sul e para região da Bacia Amazônica (PAULA COUTO, 1982, 1983; FRAILEY, 1986; ABUHID *et al.*, 1998; GOES *et al.*, 2002; SCHERER *et al.*, 2003; DANTAS *et al.*, 2005).

Toxodon platensis possuía tamanho semelhante ao do rinoceronte asiático *Rhinoceros unicornis* e habitava, principalmente, áreas ao sul do Brasil, invadindo o Norte-Nordeste apenas ao final do Pleistoceno, durante a última expansão glacial (CARTELLE, 2000). Este tipo de conceito é facilmente suportado com base em correlações faunísticas/cronológicas, principalmente pela presença dos gêneros *Cavia*, *Nothotherium*, *Arctodus*, *Blastocerus* e *Equus* (*Amerhippus*) em grande parte das cavernas calcárias de São Paulo, Minas Gerais e outras localidades do Nordeste brasileiro, representando desta forma um estrato relacionado ao Lujanense (Pleistoceno Superior). A fauna de Alvarez Machado/SP, a qual conta com a presença de *Toxodon platensis*, sem dúvida também corresponde ao Lujanense, o mesmo podendo ser dito quanto aos fósseis do Rio Grande do Sul, Ceará, Paraíba e Pernambuco (PAULA COUTO, 1975).

Fica aqui registrada para o Estado do Pernambuco a presença da espécie *Toxodon cf. platensis* com base nos elementos dentários superiores da série pré-molar (MHNT-VT-1145, MHNT-VT-1154 e MHNT-VT-1155, MHNT-VT-1157, MHNT-VT-1160) e, ainda, quanto aos molares (MHNT-VT-1146 e MHNT-VT-1167).

Como já comentado anteriormente, o material MHNT-VT-1144, apesar de possuir uma crista sagital distinta da grande maioria dos crânios de *Toxodon* descritos, não apresenta diferenças significativas, que possam designá-lo a uma classificação que não a de *Toxodon aff. platensis*. Portanto, a crista sagital larga neste indivíduo, bem como no exemplar MN-2392, pode representar a retenção de um caráter juvenil em um

adulto de *Toxodon*. Deste modo, o desenvolvimento da crista sagital em toxodontes pleistocênicos pode ser encarado como um elemento de variabilidade morfológica.

O outro exemplar craniano MHNT-VT-1143, apesar de apresentar silhueta um pouco distinta dos demais materiais cranianos das coleções argentinas, é considerado como *Toxodon aff. platensis*, principalmente, com base nos molares superiores e nas características osteológicas da região occipital, do basicrânio (também MHNT-VT-1153) e da região auditiva (idem MHNT-VT-1147 e MHNT-VT-1181), as quais não possuem distinções significativas com relação aos exemplares mais austrais. O crânio MHNT-VT-1143 apresenta uma variação interessante na região da pré-maxila, a qual, diferentemente de outros crânios referidos a *T. platensis*, não possui uma acentuada expansão lateral. Esta característica, assim como a presença de um dente pré-molar superior sem sulco em sua face lingual, revela-se como uma variação intra-específica. Devido a outros exemplares também apresentarem pequenas variações nos pré-molares superiores, tanto em relação à deposição de esmalte quanto à presença de um sulco lingual, estes caracteres não são aqui considerados importantes para a taxonomia do grupo. Portanto, são considerados também os pré-molares MHNT-VT-1158 e MHNT-VT-1169 como *Toxodon aff. platensis*.

4.2 Variações inter e intra-específicas em grandes mamíferos

MACFADDEN (2000) aponta que diversas adaptações dentárias destinadas à herbivoria são observadas em ungulados da América do Sul a partir do Oligoceno. Evidências de isótopo de carbono de dentes de herbívoros fósseis indicam que plantas C3 predominavam até o Mioceno. A maior diversidade de plantas C4, as quais possuem grande abundância de fitólitos (microscópicos corpos de sílica), está diretamente relacionada ao desenvolvimento de novos grupos de mamíferos

herbívoros que apresentam dentições hipsodonte, com coroa alta e, em geral, de crescimento contínuo como ocorre em notoungulados. Este tipo de dentição não costuma apresentar modificações na morfologia oclusal relacionada a qualquer tipo de desgaste.

Os dentes são, em geral, os elementos melhor preservados entre os remanescentes fósseis, são duráveis e facilmente identificam um táxon, além de representarem peças centrais em estudos de mamíferos fósseis (DAYAN *et al.*, 2002). Observa-se, portanto, que os dentes são utilizados em uma variedade de estudos ecológicos e evolutivos de mamíferos e, de maneira especial, em herbívoros extintos e atuais. Desta forma, as variações das séries dentárias são as mais utilizadas na definição de novas espécies, principalmente, de mamíferos extintos como os notoungulados.

Como, em geral, a taxonomia de mamíferos baseia-se em caracteres dentários, o entendimento da variabilidade dentária e sua correta interpretação pode gerar implicações importantes na sistemática de um grupo. Por definição, quando há variabilidade em caracteres diagnósticos é julgado como sendo interespecífico, ao invés de intra-específico, desta forma um grande número de novas espécies é reconhecido (ROTH, 1992). Há, entretanto, problemas inerentes no estudo taxonômico dos notoungulados. Primeiramente, diversos erros de classificação podem ocorrer caso os caracteres que apresentam variações intra-específicas sejam utilizados na definição de novos táxons. Segundo, muitas análises que envolvem grupos fósseis são dependentes do nível de preservação e da abundância de material dentário e osteológico referente ao táxon e, além da carência de representantes atuais deste grupo, que dificulta comparações e interpretações ecológicas (MENDOZA *et al.*, 2002).

Para suprir grande parte desses problemas, foram realizadas comparações com grupos atuais e extintos que apresentam caracteres variáveis semelhantes. Por exemplo, em uma pesquisa sobre fósseis de rinocerontes miocênicos (*Teleoceras major*)

de Nebraska nos Estados Unidos, reportada por MEAD (2000), observou-se grande variabilidade morfológica em materiais mandibulares, dentários, cranianos e pós-cranianos destes animais. Neste caso, a característica mais variável encontrada refere-se ao diâmetro do segundo incisivo inferior, sendo que nos machos tais dentes são maiores que nas fêmeas. Da mesma forma MADDEN (1997) registrou um dimorfismo sexual dentro da família Toxodontidae, na forma e na área do corte transversal dos segundos incisivos superiores na espécie colombiana de La Venta *Pericotoxodon platignathus* e interpretou como sendo os machos detentores dos dentes de maior tamanho.

Em 14 das 18 ordens atuais de mamíferos placentários, o grau de dimorfismo sexual externo mostrado pela maioria das espécies é pequeno ou moderado. Quando o dimorfismo ocorre, os machos são maiores que as fêmeas, exceto em Mysticeti, Lagomorpha e em Chiroptera, nos quais é mais comum o tamanho maior das fêmeas em relação aos machos. A maioria dos casos extremos ocorre em quatro ordens atuais: Primates, Carnivora, Proboscidea e Artiodactyla, onde o dimorfismo favorece tamanhos maiores em machos (RALLS, 1977). Nestas quatro ordens referidas por RALLS (*op. cit.*) o dimorfismo é mais acentuado em animais de médio a grande porte, tais como gorilas, morsas, leões-marinhos, elefantes e bovinos.

No entanto, pode-se destacar que, tanto com relação aos toxodontes quanto aos rinocerontes, destacados por MADDEN (1997) e MEAD (2000) respectivamente, caso estes materiais não tivessem sido encontrados com tamanha abundância ou não estivessem todos correlacionados, estas diferenças expostas pelos exemplares poderiam ter sido interpretadas como características distintas entre mais de uma espécie. Os Toxodontidae, por representarem um grupo de mamíferos de grande porte, as variações morfológicas, observadas nas séries dentárias e osteológicas de *Toxodon* e dos demais toxodontes pleistocênicos brasileiros, permitem diferenciar os

espécimes por sexo assim como feito pelos autores acima citados ou como é observado em grupos atuais.

Como pôde ser observado nos fósseis de toxodontes brasileiros e argentinos, é elevado o grau de variação morfológica da superfície de oclusão dentária e dos ossos cranianos. Como base para comparações, a grande variabilidade em diversos caracteres foram também constatadas em mamíferos herbívoros extintos e atuais. Exemplos de notoungulados (*Taubatherium paulacoutoi*), antas (*Tapirus terrestris*), cavalos (*Equus caballus*) e rinoceronte (*Ceratotherium simum*), apresentam grande variação morfométrica dos dentes e dos ossos cranianos.

Não foram encontradas diferenças significativas na morfologia dentária em um mesmo indivíduo de *Tapirus terrestris* nem em *Equus caballus*, quando comparadas às arcadas direita e esquerda, como foi possível observar em alguns toxodontes. As discretas diferenças nos dentes de arcadas opostas que foram encontradas, tratam-se apenas de um maior ou menor grau de desgaste, de acordo com a mastigação dos animais.

Em contrapartida, em um crânio de *Ceratotherium simum*, um grande rinoceronte branco adulto (MHNT-M-105), é possível observar uma diferenciação entre os correspondentes dentes pré-molares inferiores, em cada lado da mandíbula. Esta característica corrobora o que foi observado em *Toxodon platensis* e em outros exemplares relacionados ao gênero *Toxodon*, depositados nos museus argentinos (MACN-15000 e MACN-11077, Fig. 39), nos quais ocorre uma variação evidente entre os pré-molares inferiores de lados opostos de uma mesma mandíbula.

Devido à condição braquiodonte, presente em grande parte dos grandes herbívoros, fósseis e atuais, a morfologia dentária está sujeita aos diferentes tipos de variações ao longo da vida do animal. Isto pôde ser observado nas séries dentárias nos

crânios e mandíbulas das antas. O espécime MHNT-M-119, notoriamente representa o indivíduo mais senil dentre todos os analisados. Neste exemplar, as séries dentárias superiores e inferiores estão completas, porém com um nível avançado de desgaste. Estas características também são encontradas no exemplar MHNT-M-221, com dentes proporcionalmente mais robustos que no MHNT-M-119, que é representado por um crânio bem menor. Como os dois espécimes mostram características de um animal adulto, estas diferenças podem estar relacionadas ao sexo, apesar de não haver informações sobre esta variável.

Os crânios MHNT-M-218, 219 e 220 são de antas potencialmente mais jovens do que os anteriormente citados, pois ainda possuem dentes não totalmente irrompidos. Nestes exemplares, o quinto molariforme tem todas as cúspides bem desenvolvidas, sem muita deterioração. Está claro que estas variações na morfologia dos dentes nesta espécie ocorrem devido ao progressivo desgaste, o que representa uma condição intra-específica relacionada à faixa etária do animal, da mesma maneira como o que ocorre nos notoungulados mais basais.

Ao contrário dos tapirídeos que possuem dentes de coroa baixa, os cavalos possuem a dentição hipsodonte (coroa alta) o que é atribuído a animais de hábitos pastadores. Embora esta seja uma característica similar à que ocorre nos toxodontes, em Equidae o crescimento dos molares não é constante (hipseledontia) e suas raízes são fechadas, diferentemente dos dentes de toxodontes. Assim como nas antas, nenhuma variação dentária foi constatada nos molariformes de *Equus caballus* que não fosse diretamente relacionado ao progressivo desgaste da coroa. Em um indivíduo juvenil de *E. caballus*, não catalogado, observa-se que a largura mésio-distal dos três primeiros molariformes é maior do que o observado nos adultos. Apesar desta diferenciação, os dentes dos juvenis possuem a mesma morfologia, quanto às cristas da região oclusal, daqueles dos exemplares adultos que tiveram pouco desgaste.

Em *Equus caballus* nota-se uma grande variação com relação à dimensão dos incisivos inferiores. Estes dentes podem variar deste os que apresentam a distância lábio-lingual maior do que o plano méso-distal até aqueles com dimensões opostas, ou seja, mais largos mesio-distalmente do que na extensão lábio-lingual. MENDOZA *et al.* (2002) indicam diferenças nos dentes incisivos (I_1 e I_3) entre animais pastadores e rameadores, sendo que em animais pastadores estes dentes têm tamanhos similares, visto que naqueles rameadores os I_1 são mais largos que o I_3 . Um argumento semelhante a este foi utilizado para a descrição da espécie *Toxodon burmeisteri*, a qual foi baseada em diferenças entre seus incisivos com àqueles de *Toxodon platensis*.

Com base em variações dentárias e cranianas de carnívoros modernos, DAYAN *et al.* (2002) relatam que os dentes são geralmente mais variáveis do que os caracteres cranianos. Desta forma, em termos de sua variabilidade, os dentes não são considerados por estes autores como os melhores caracteres taxonomicamente diagnósticos ao nível de espécie, ao menos para este grupo de mamíferos.

Ao contrário das poucas características distintivas que são observadas nas séries dentárias, algumas variações morfológicas podem ser ressaltadas nos ossos do crânio de grandes mamíferos herbívoros atuais, como *Tapirus terrestris*. A presença de uma crista sagital proeminente em diversos animais é associada ao aumento do músculo *temporalis*, como por exemplo, em mamíferos carnívoros. Por outro lado, na maioria dos herbívoros a crista sagital é pouco desenvolvida, relacionada a uma musculatura temporal reduzida, sendo maior o músculo adutor da mandíbula, o *masseter*. A presença de uma crista sagital proeminente é pouco comum em herbívoros, principalmente em ungulados (HOLBROOK, 2002). Em espécimes de *Tapirus terrestris*, nota-se que a crista sagital é claramente maior nos indivíduos mais velhos, sendo proporcionalmente mais alta e ligeiramente larga. Observou-se que a espessura mínima da crista destes animais pode variar entre 1,17 cm e 0,6 cm nos exemplares analisados

(respectivamente MHNT-M-219 e 580 do Departamento de Zoologia – IBUSP), refletindo neste caso, possivelmente o estágio ontogenético do indivíduo. HOLANDA (2007) menciona que nos espécimes atuais de *Tapirus terrestris* e *Tapirus pinchaque* e nas espécies fósseis *Tapirus cristatellus* e *Tapirus veroensis* observa-se a crista sagital bem marcada, típica, diferenciando-se marcadamente das demais espécies, *Tapirus indicus* e *Tapirus bairdii*, as quais possuem duas cristas para-sagitais bem desenvolvidas (HOLBROOK, 2002).

Nos diferentes crânios de *Toxodon* analisados, também foi possível observar uma grande variação na crista sagital, principalmente, nos exemplares brasileiros. A mais marcante foi observada nos exemplares MHNT-VT-1144 e MN-2392V, os quais se distinguem de todos os demais toxodontes analisados por possuírem duas cristas para-sagitais muito separadas. Esta é a primeira vez que se registra formalmente a variação desta característica para o gênero *Toxodon*, visto que todos os demais exemplares possuem poucas diferenças quanto a este caráter. A julgar pela ausência de suturas não fusionadas e pelo tamanho relativo ao dos demais crânios de toxodontes estudados, os materiais MHNT-VT-1144 e MN-2392V tratam-se de exemplares adultos. Desta forma, descartam-se quaisquer hipóteses de variações ontogenéticas quanto ao desenvolvimento da crista sagital e são aqui considerados como distintos da morfologia típica da espécie *Toxodon platensis*.

Por outro lado, em outros exemplares de *Toxodon*, como MACN-5684, é possível observar uma união entre as duas cristas para-sagitais, sendo evidenciadas por um sulco mediano ao longo de toda a região sagital. A presença destas duas cristas também é observada nos indivíduos MACN-15132 e MACN-8598, onde a crista sagital diverge em duas cristas secundárias, tanto anterior quanto posteriormente e nos indivíduos MHNT-VT-1143, MACN-11077 e MLP-12.1187 nos quais a crista diverge apenas em sua porção rostral. HOLBROOK (2002) também expõe esta característica

para um exemplar de *Tapirus pinchaque*, acrescentando que nesta espécie a formação da crista sagital única ocorre pela fusão das duas cristas para-sagitais, as quais aparecem isoladas em juvenis. As demais variações observadas nas cristas sagitais não podem ser consideradas como diferenças interespecíficas ou supra-genéricas, visto que as pequenas distinções morfológicas dos diversos crânios de *Toxodon* coletados na Argentina e no Brasil representam apenas variações intra-específicas ou tafonômicas.

O osso nasal apresenta diferenças morfológicas intra-específicas marcantes com base em exemplares do gênero *Tapirus*. A forma do osso nasal varia no prolongamento da região rostral do osso, podendo ser mais longa ou bastante reduzida. Notam-se diferenças na crista frontal, na região acima da órbita, delimitando um sulco mais raso ou profundo entre os ossos frontal, maxilar, lacrimal e nasal. Este sulco não obedece nenhum padrão dentro da espécie. Outra variação presente no crânio de *Tapirus terrestris* está no osso lacrimal, onde podem ser encontradas duas apófises que variam de tamanho independentemente da idade do indivíduo. Estas pequenas variações, assim como o que ocorre em alguns fósseis de toxodontes (como a inclinação do nasal com relação ao frontal), podem estar relacionadas a fatores intra-específicos, associados a possíveis anomalias que poderiam ter sido adquiridas, por causas mecânicas ou por fatores funcionais ligados à alimentação, como dieta ou distúrbios das glândulas endócrinas, como ocorre em algumas espécies de primatas (DELLA SERRA, 1957), e até mesmo por fatores tafonômicos no caso dos toxodontes. Nos exemplares de toxodontes pleistocênicos observou-se uma pequena variação na angulação do osso nasal em relação ao comprimento do crânio e quanto à posição da órbita com relação ao teto craniano, porém ambos os caracteres podem estar sujeitos a deformações tafonômicas e são tratados, também, como amostras de variabilidade dentro do gênero *Toxodon*.

De uma maneira geral, as espécies fósseis são reconhecidas com base sobretudo em similaridades, continuidade de variação morfológica e continuidade de distribuição geográfica. Sendo assim, a variação morfológica ao longo de um gradiente geográfico pode ser muito grande, mas a soma desta variação torna-se menos importante quando há continuidade na distribuição de uma população. Normalmente, a descontinuidade geográfica separa espécies atuais umas das outras, da mesma forma que padrões de crescimento e reprodução são importantes quando aparecem em associação a outros estágios de desenvolvimento, como em espécies dimórficas ou polimórficas (GINGERICH, 1985). Entretanto, a morfologia e os padrões de variação morfológica ainda são os critérios primários usados na delimitação de espécies.

Outro fator de importância na variabilidade encontrada em diversos grupos de grandes mamíferos atuais, corresponde à distribuição geográfica destes grupos. Tendo como base a distribuição dos achados fósseis de toxodontes pleistocênicos no Brasil (Fig. 40), depara-se, portanto com mais duas questões fundamentais na análise dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e de seu paleoambiente. 1) O paleoambiente da região Nordeste suportaria mais de duas espécies de toxodontes? e 2) Como era a fauna de grandes mamíferos herbívoros que estavam presentes na região?

A resposta para a primeira questão pode ter uma interpretação baseada na distribuição de grandes mamíferos herbívoros atuais, tais como rinocerontes e elefantes. Trabalhos macroecológicos (FERNÁNDEZ & VRBA, 2005) apontam um padrão de ampla distribuição em espécies de mamíferos de grande porte. Em Proboscidae atuais são relatados dois gêneros de elefantes atuais, *Loxodonta* e *Elephas*, cada qual com apenas uma espécie (VAUGHAN, 1985; FELDHAMMER *et al.*, 1999). O primeiro, *Loxodonta*, representa os elefantes africanos com distribuição ao Sul do deserto do Saara, tanto em áreas abertas (*Loxodonta africana africana*) quanto florestais

(*L. a. cyclotis*). Já *Elephas* ocorre na Índia (*Elephas maximus bengalensis*), Ceilão (*E. m. maximus*), Sumatra (*E. m. sumatrensis*) e Malásia (*E. m. bisutus*).

A distribuição para os quatro gêneros e cinco espécies atuais de rinocerontes que são reconhecidas também exibe um padrão alopátrico, exceto pelo rinoceronte negro (*Diceros bicornis*) e o rinoceronte branco (*Ceratotherium simum*) encontrados na região ao sul do Saara e leste da África, que podem ocupar o mesmo território. O rinoceronte indiano (*Rhinoceros unicornis*) ocorre no Paquistão e nordeste da Índia, o de Java (*Rhinoceros sondaicus*) ao leste da Índia até o Vietnã e ilha de Java. Por fim, a espécie sumatrense ou rinoceronte peludo (*Dicerorhinus sumatrensis*) que se distribui nas regiões sudeste da Ásia, Sumatra e Bornéu.

Dentre os hipopótamos, as duas únicas espécies atuais diferem significativamente no tamanho e distribuição geográfica. *Hippopotamus amphibius* pode chegar a quatro toneladas e meia e ocorre ao sul do Deserto do Saara e ao longo do Rio Nilo. Já o hipopótamo pigmeu (*Choeropsis liberiensis*) é restrito a regiões costeiras do oeste africano da Guiné até a Nigéria, atingindo cerca de 250 quilos.

No continente americano, as antas que se destacam como os maiores mamíferos herbívoros atuais pertencentes ao gênero *Tapirus*. Três espécies, *T. terrestris*, *T. pinchaque* e *T. bairdii*, possuem distribuição Neotropical e apenas uma espécie, *T. indicus*, ocorre fora das Américas.

MACFADDEN (1998) contribui para o entendimento de como grandes mamíferos herbívoros poderiam ocupar um mesmo território, ao analisar os radioisótopos de dois rinocerontes extintos (*Aphelops* e *Teleoceras*) do Neógeno da Flórida, Estados Unidos. Inicialmente, estes dois gêneros eram interpretados como animais que ocupavam habitats distintos: *Aphelops*, cujos membros eram mais longos e dentes com coroa mais baixa, recebia status de rameador terrestre; e *Teleoceras*

representaria animais de hábitos possivelmente muito próximos aos dos hipopótamos atuais. Após os estudos dos isótopos de oxigênio presentes nos dentes destas espécies, MACFADDEN (1998) observou que nenhum dos dois possuía hábitos predominantemente aquáticos, mas que eram animais tipicamente terrestres análogos a dois rinocerontes atuais que ocorrem simpatricamente na África. *Aphelops* teria o hábito rameador semelhante ao moderno rinoceronte negro (*Diceros bicornis*) e que *Teleoceras* ocuparia um nicho similar ao do rinoceronte branco (*Ceratotherium simum*), um típico pastador terrestre.

Este tipo de cenário paleoecológico pode ser aplicado também para os toxodontes no nordeste brasileiro (*Toxodon platensis* e *Trigodonops lopesi*), os quais poderiam obviamente viver simpatricamente, mas ocupando nichos distintos como nos exemplos mostrados acima. Assim, torna-se necessária a análise de isótopos de oxigênio e de carbono dos dentes destes animais brasileiros, para um melhor entendimento da paleoecologia do grupo.

A fauna associada aos toxodontes no Nordeste brasileiro, especificamente para a região de São Bento do Una, PE, é composta de vários animais de grande porte, especialmente herbívoros. Foram encontrados diversos fragmentos de carapaças e dentes de gliptodontídeos, eqüinos, cervídeos, camelídeos e felinos, além de um rico material osteológico e dentário de mastodontes conferidos a *Haplomastodon* sp., e de preguiças gigantes (*Eremotherium laurillardii*). Todo este material revela uma fauna típica de ambiente quente e seco, com vegetação rasteira e arbustos típicos de um grande cerrado, a qual era ocupada por grandes manadas formadas, principalmente, por toxodontes, mastodontes e preguiças. É possível que dentre os toxodontes, *Trigodonops lopesi* e *Toxodon platensis* possuísem hábitos distintos, assim como os rinocerontes atuais, apesar das grandes semelhanças morfológicas e funcionais de seus remanescentes dentários e osteológicos.

4.3 Variações dentárias em notoungulados

Para efeito de comparações foram analisados dentes de outros mamíferos herbívoros já extintos, os quais possibilitaram uma maior clareza quanto à variabilidade morfológica dentária observada entre os toxodontes. O material refere-se a um gênero mais basal de Notoungulata (*Taubatherium*, Leontinidae) e a análise destes materiais possibilitou um melhor entendimento dos padrões de desgaste e alterações que podem ocorrer nos dentes ao longo da vida de um indivíduo.

Estes pequenos notoungulados datam do Oligoceno Superior, há cerca de 23 milhões de anos, e são bem representados por diversos dentes e ossos associados. SORIA & ALVARENGA (1989) reportam duas espécies para a Formação Tremembé (*Taubatherium paulacoutoi* e *Taubatherium major*), que foram sinonimizadas posteriormente por RIBEIRO (1994), com o argumento que as diferenças restringir-se-iam apenas ao tamanho dos animais.

Os materiais dentários destes notoungulados terciários que estão depositados em várias instituições brasileiras esboçam uma grande variabilidade morfológica devido, claramente, a um contínuo desgaste ocorrido pela ingestão de alimentos abrasivos. Tendo como base os exemplares MHNT-VT-1405 e MHNT-VT-1406, que correspondem a dois fragmentos mandibulares associados e muito bem preservados, com $M_{2,3}$ esquerdo e $M_{1,2}$ direito, respectivamente. Os molares presentes nestes materiais preservam a morfologia oclusal típica do gênero *Taubatherium*, sendo que estes não apresentam um grau de desgaste muito elevado.

Quando comparado com outros espécimes, observa-se claramente que a morfologia oclusal dos dentes molares pode sofrer diversas modificações devido ao maior ou menor nível de desgaste. Isto é possível de se observar em MHNT-VT-864,

no qual o sulco para-metaconido é mais discreto do que em MHNT-VT-1406. Em MN-4123V nota-se uma pequena diferença morfológica na forma da fosseta posterior do M₂, com relação ao mesmo dente do espécime MHNT-VT-1405. Todas essas diferenças retratam apenas pequenas variações dentárias, as quais podem ser facilmente julgadas como variações intra-específicas.

Casos mais extremos de variações, como o observado nos espécimes DGM-1091V e MHNT-VT-1064, permitem elucidar melhor como estas modificações da morfologia dentária estão intimamente relacionadas à idade do animal e, conseqüentemente, ao maior desgaste dos dentes. Em DGM-1091V é possível ver que novas estruturas, como fossetas, podem existir a partir do progressivo desgaste dos dentes. Nota-se que, devido ao intenso desgaste, ocorreu a união do metaconido com o entoconido, surgindo desta forma uma ponte meta-entoconido e a formação de um sulco anterior, não observado nos demais espécimes.

O exemplar DGM-1091V torna-se o exemplo mais explícito de como a morfologia dos dentes pode sofrer variações ao longo da vida de um indivíduo. O dente está com um nível de desgaste tão elevado que não é possível verificar muitas das estruturas, tais como sulcos e fossetas típicas do contorno original dos dentes.

Ao analisar fósseis de um primitivo notoungulado (*Henricosbornia lophodonta* Ameghino, 1901 – Notoungulata, Notioprogonia), SIMPSON (1980) observou que Florentino Ameghino outrora classificara os remanescentes desta espécie em outras 16, de oito gêneros, quatro famílias e três ordens distintas, com base em variações da morfologia dentária, demonstrando uma forte evidência de que estas variações poderiam ocorrer com grande frequência em indivíduos de notoungulados basais.

É importante frisar que apesar dos gêneros *Taubatherium* e *Henricosbornia* pertencerem à mesma ordem dos toxodontes, eles pertencem às famílias Leontinidae e

Henricosbornidae, nas quais todos seus representantes possuem dentes braquiodontes com raiz fechada, diferentemente dos Toxodontidae, considerada uma das famílias mais derivadas da ordem Notoungulata, além de outras características, pelo fato de apresentarem dentes com raiz aberta (hipselodontia completa). Nos notoungulados mais derivados, como é o caso dos toxodontes pleistocênicos brasileiros, observa-se que a morfologia da região oclusal permanece sempre a mesma, independentemente do nível de desgaste que o dente tenha sofrido. Desta forma, fica evidente que o desgaste dos dentes em toxodontes não-nesodontíneos exerce pouca influência no aspecto morfológico geral da região oclusal ao longo da vida de um animal. Mais um aspecto que corrobora com esta afirmativa, é o padrão oclusal típico de *Toxodon* observado no molar inferior esquerdo, possivelmente descíduo, MN-3016, o qual apresenta os sulcos meta-entoconido e ento-hipoconulido (Fig. 35). A interpretação sobre uma reposição dentária deste dente por um permanente sem o primeiro sulco lingual poderia ir de encontro com esta afirmativa, porém ainda não existem elementos suficientes para suportar esta hipótese. Por outro lado, a presença de marcante variação observada na silhueta oclusal de outros dentes (*e.g.*, pré-molares superiores e inferiores) de vários indivíduos de toxodontes, tais como a presença de um sulco ou um revestimento de esmalte, indica apenas diferenciações intra-específicas neste grupo de megaherbívoros.

Apesar de diversas espécies terem sido descritas para o gênero *Toxodon* no Pleistoceno da América do Sul (BOILINI & BOND, 2004), é importante ressaltar que esta Época geológica estende-se cronologicamente por cerca de dois milhões de anos. Tal período foi marcado por sucessivas glaciações, culminando com o último grande glacial, popularmente denominada como Era do Gelo, há 18 mil anos (CLIMAP, 1976). A distribuição geográfica das populações de toxodontes, assim como outras guildas de grandes mamíferos, foi fortemente influenciada por estas oscilações climáticas e, desta forma, tiveram sua área de distribuição em constante expansão e retração entre a

região Pampeana e o Brasil. CARTELLE (1992) considera que a simpatria entre *Toxodon platensis* e *Trigodonops lopesi* no Nordeste brasileiro tenha sido ocasionada devido a este último grande glacial.

5. Conclusões

Por ser *Toxodon platensis* uma espécie que ocupou a América do Sul durante os últimos dois milhões de anos, considera-se este espaço cronológico como mais do que suficiente para que variações anagenéticas fossem expressas no registro fóssil. Além disso, esta espécie sofreu grandes mudanças em seu nicho durante as severas glaciações que ocorreram durante o Pleistoceno.

Considera-se de grande importância para sistemática da família Toxodontidae, não somente a observação de seus caracteres morfológicos, mas também da distribuição geocronológica de seus fósseis.

O gênero *Toxodon* é um táxon extremamente polimórfico para diversos caracteres osteológicos cranianos e dentários.

Destacam-se, nas formas brasileiras pleistocênicas de Toxodontidae, como caracteres polimórficos: a morfologia da região occipital e do arco zigomático; largura dos nasais e da crista sagital; distribuição dos incisivos superiores na pré-maxila; morfologia e deposição de esmalte dos pré-molares superiores e inferiores; morfologia dos molares superiores e do terceiro incisivo inferior. Em vista desta grande variabilidade considera-se problemática a definição de novos gêneros e espécies suportados por tais caracteres.

A morfologia dos molares inferiores representa um caráter relevante para sistemática dos toxodontes pleistocênicos, visto que é possível observar um padrão de deposição de esmalte e sulcos linguais. A presença dos dois padrões morfológicos de molares inferiores sincrônicos e simpátricos, no material fóssil de São Bento do Una/PE, indica forte evidência de que ao menos duas espécies de toxodontes

ocupavam o Nordeste brasileiro – *Toxodon platensis* e *Trigodonops lopesi*. Em vista dos poucos caracteres cranianos e dentários distintivos desta última espécie, não se considera que ela possa ser alocada em um gênero distinto, mas sim denominada *Toxodon lopesi*, como definido por ROXO (1921). *Mixotoxodon larensis* tem distribuição geográfica restrita ao extremo norte do Brasil, tendo sua distribuição em território nacional, provavelmente, limitada pelas duas outras espécies de toxodontes pleistocênicos brasileiros. Poucos fósseis de *M. larensis* foram descobertos até hoje no Brasil, o que restringe maiores conclusões sobre este gênero pleistocênico.

Análises de isótopos de oxigênio e datações absolutas dos dentes destes toxodontes poderão elucidar se *T. platensis* e *T. lopesi*, apesar de simpátricas, exploravam ou não o mesmo nicho, bem como a real distribuição cronológica destes mamíferos brasileiros.

5. Figuras de 5 a 40

A

B

Figura 5. Crânio de *Toxodon aff. platensis* (MHNT-VT-1143) A. Vista dorsal; B. Vista Ventral.

Figura 6. Comparação dos crânios analisados em vista dorsal onde se observa uma variação na dimensão da crista sagital. A. MHNT-VT-1143, B. MHNT-VT-1144, C. MACN-5684, D. MACN-8598, E. MACN-11077, F. MACN-15132, G. MACN-19144, H. MLP-12.1187. Escala = 10 cm.

Figura 7. Comparação dos crânios analisados em vista lateral direita. A. MHNT-VT-1143, B. MHNT-VT-1144, C. MACN-5684, D. MACN-8598, E. MACN-11077, F. MACN-15132, G. MACN-19144, H. MLP-12.1187. Escala = 10 cm.

Figura 8. Comparação dos crânios analisados em vista ventral. A. MHNT-VT-1143, B. MHNT-VT-1153; C. MACN-5684, D. MACN-8598, E. MACN-11077, F. MACN-15132, G. MACN-19144, H. MLP-12.1187. Escala = 10 cm.

Figura 9. Comparação dos crânios analisados em vista caudal. A. MHNT-VT-1143, B. MN-2392V, C. MACN-5684, D. MACN-8598, E. MACN-11077, F. MACN-15132, G. MACN-19144, H. MLP-12.1187. Escala = 10 cm.

Figura 10. MHNT-VT-1147. Vista lateral da região auditiva esquerda.
Escala = 10 cm

Figura 11. MHNT-VT-1147. Vista lateral da região auditiva esquerda.
Escala = 10 cm.

Figura 12. MHNT-VT-1144. Vista dorsocaudal do crânio.
Escala = 10 cm.

Figura 13. MHNT-VT-1144. Vista laterocaudal direita do crânio.
Escala = 10 cm.

Figura 14. Comparação dos dentes incisivos em vista labial, provenientes de São Bento do Una/PE. A. MHNT-VT-1176, B. MHNT-VT-1178, C. MHNT-VT-1177, D. MHNT-VT-1168, E. MHNT-VT-1171, F. MHNT-VT-1156, G. MHNT-VT-1180, H. MHNT-VT-1165, I. MHNT-VT-1159. Escala = 10 cm.

Figura 15. Comparação dos dentes incisivos em vista lingual, provenientes de São Bento do Una/PE. A. MHNT-VT-1176, B. MHNT-VT-1178, C. MHNT-VT-1177, D. MHNT-VT-1168, E. MHNT-VT-1171, F. MHNT-VT-1156, G. MHNT-VT-1180, H. MHNT-VT-1165, I. MHNT-VT-1159. Escala = 10 cm.

Figura 16. Fragmentos da maxila superior direita em vista labial, provenientes de São Bento do Una/PE. A. MHNT-VT-1146, B. MHNT-VT-1145. Escala = 10 cm.

Figura 17. Fragmentos da maxila superior direita em vista oclusal, provenientes de São Bento do Una/PE. A. MHNT-VT-1146, B. MHNT-VT-1145. Escala = 10 cm.

Figura 18. Comparação entre os pré-molares superiores em vista oclusal, provenientes de São Bento do Una/PE. A. MHNT-VT-1169, B. MHNT-VT-1154, C. MHNT-VT-1155, D. MHNT-VT-1157, E. MHNT-VT-1145. Escala = 10 cm.

Figura 19. Comparação entre os pré-molares superiores em vista lingual, provenientes de São Bento do Una/PE. A. MHNT-VT-1169, B. MHNT-VT-1154, C. MHNT-VT-1155, D. MHNT-VT-1157, E. MHNT-VT-1145. Escala = 10 cm.

Figura 20. MHNT-VT-1152. Vista lingual do ramo mandibular direito com M_{1-3} , proveniente de São Bento do Una/PE. Escala = 10 cm.

Figura 21. MHNT-VT-1152. Superfície oclusal de M_{1-3} . Escala = 10 cm.

Figura 22. MHNT-VT-1152. Contorno da superfície oclusal de M_{1-3} . Escala = 10 cm.

Figura 23. MHNT-VT-1151. Vista lingual do ramo mandibular esquerdo com M_{2-3} e região da sínfise, proveniente de São Bento do Una/PE. Escala = 10 cm.

Figura 24. MHNT-VT-1151. Superfície oclusal de M_{2-3} . Escala = 10 cm.

Figura 25. MHNT-VT-1151. Contorno da superfície oclusal de M_{2-3} . Escala = 10 cm.

Figura 26. MHNT-VT-1175. Vista lingual do ramo mandibular esquerdo com $M_{2,3}$, proveniente de São Bento do Una/PE. Escala = 10 cm.

Figura 27. MHNT-VT-1175. Superfície oclusal de $M_{2,3}$. Escala = 10 cm.

Figura 28. MHNT-VT-1175. Contorno da superfície oclusal de $M_{2,3}$. Escala = 10 cm.

Figura 29. *Mixotoxodon larensis* (AMNH 48854). Modificado de VAN FRANK (1957).

Figura 30. *Mixotoxodon larensis*. Contorno da superfície oclusal (AMNH 48852 - $M_{1,2}$ e AMNH 48851 - M_3 invertido). Modificado de VAN FRANK (1957).

Figura 31. *Trigodonops lopesi* (DGM-55M) em vista lateral. Escala = 10 cm.

Figura 32. *Trigodonops lopesi* (DGM-55M) em vista ventral. Escala = 10 cm.

Figura 33. *Trigodonops lopesi* (DGM-55M). Contorno da superfície oclusal de M_{2-3} . Escala = 10 cm.

Figura 34. A. Vista oclusal do molar inferior esquerdo de *Toxodon platensis* (MN-29V), proveniente de Pesqueira-PE. B. Contorno da superfície oclusal de MN-29V. Escala = 3 cm.

Figura 35. A. Vista oclusal do molar inferior direito decíduo de *Toxodon platensis* (MN-3016V), onde é possível observar a presença do sulco meta-entoconido. B. Contorno da superfície oclusal de MN-3016V. Escala = 2 cm.

Figura 36. A. Vista oclusal do molar inferior direito de *Toxodon platensis* (MN-31V), proveniente de Pesqueira-PE. B. Contorno da superfície oclusal de MN-31V. Escala = 3 cm.

Figura 37. A. Vista oclusal do molar inferior direito de *Toxodon platensis* (MN-38V), proveniente de Pesqueira-PE. B. Contorno da superfície oclusal de MN-38V. Escala = 3 cm.

Figura 38. *Toxodon platensis*. A. Vista ventral, B. Vista lateral, C. Vista dorsal, D. Ramo mandibular. Modificado de OWEN (1837). Sem escala.

A

B

Figura 39. Vista oclusal da região mandibular destacando variação dentária individual (com e sem sulco lingual de esmalte) presente em toxodontes. Setas indicam os dentes pré-molares com e sem sulco de esmalte lingual em lados opostos de uma mesma mandíbula. A. MACN-15000, B. MACN-11077. Escala = 10 cm.

Figura 40. Distribuição atual de toxodontes brasileiros.

6. Referências bibliográficas

- ABUHID, V. S. CARVALHO, L. A.; AZEVEDO, M. A. 1998. Estudo dos toxodontídeos (Notoungulata, Toxodontia) na coleção de paleomastozoologia do Museu de Ciências Naturais da PUC Minas. *In*: XII Jornada de Biologia. Resumo 34.
- ANDRADE, A. P. U. 2003. Levantamento geológico, arqueológico e paleontológico do Rio Grande do Norte. *In*: Resumos da Paleo 2003 – Nordeste (Natal – RN). p. 6.
- BAFFA, O.; BRUNETTI, A.; KARMANN, I.; NETO, C.M.D. 2000. ESR dating of a toxodon tooth from a Brazilian karstic cave. **Applied Radiation and Isotopes**, 52:1345-1349.
- BERGQVIST, L. P.; ABUHID, V. S.; GIUDICE, G. M. L. 2004. Mamíferos. *In*: Carvalho, I. (ed.). **Paleontologia**. 2ªed. p. 833-861. Rio de Janeiro. Ed Interciência.
- BERGQVIST, L. P.; GOMIDE, M.; CARTELLE, C.; CAPILLA, R. 1997 Faunas locais de mamíferos pleistocênicos de Itapipoca/Ceará, Taperoá/Paraíba e Campina Grande/Paraíba. Estudo comparativo, bioestratigráfico e paleoambiental. **Revista Universidade de Guarulhos – Geociências**, 2(6): 23-32.
- BOILINI, A. R. M.; BOND, M. 2004. Contribución al conocimiento del género *Toxodon* (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de la Provincia de Corrientes, Argentina. Universidad Nacional del Nordeste. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas.
- BOND, M.; CERDEÑO, E. P.; LÓPEZ, G. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. *In*: Alberdi, M. T.; Leone, G.; Tonni, E. P. (eds.). **Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el mediterráneo occidental**. p. 259-275. Madrid, Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- 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 Paleontology**, 4(3): 285-291.
- BURMEISTER, G. 1866. Sobre el género *Toxodon*. **Anales de La Sociedad Paleontológica de Buenos Aires**, 16-17.
- CARTELLE, C. 1992. **Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, BA, Brasil)**. Minas Gerais, 301 p. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais.
- CARTELLE, C. 1994. **Tempo passado: mamíferos do Pleistoceno de Minas Gerais**. Belo Horizonte, Editora Palco. 131p.
- CARTELLE, C. 2000. Pleistocene mammals of the cerrado and caatinga of Brazil. *In*: Eisenberg, J. F.; Redford, K. H. (eds.). **Mammals of the neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**. p. 27-48. Chicago, University of Chicago Press.
- CIFELLI, R. L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. *In*: Szalay, F. S.; Novacek, M. J.; McKenna, M. C. (eds.). **Mammals phylogeny: Placentals**. p.195-216. New York, Verlag.

- CLIMAP, Project Members. 1976. The surface of the Ice-Age Earth. **Science**, 191(4232): 1131-1137.
- COPE, E. D. 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, 23(121): 1-21.
- COPE, E. D. 1891. Ameghino on the extinct Mammalia of Argentina. **American Naturalist**, 25(296): 725-727.
- COPE, E. D. 1897. Toxodontia. **American Naturalist**, 31(366): 485-492.
- DANTAS, M. A. T.; ANDRADE, L.; ZUCON, M. A.; TEODÓSIO, C. 2003. Novo achado da megafauna do Pleistoceno final de Sergipe - Fazenda Elefante, Gararu. *In*: Boletim de Resumos XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Brasília, p.115.
- DANTAS, M. A. T.; ZUCON, M. H.; RIBEIRO, A. M. 2005. Megafauna pleistocênica da Fazenda Elefante, Gararu, Sergipe, Brasil. **Geociências (UNESP)**, 24(3): 277-278.
- DARWIN, C. 1839. Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy from 1832 to 1836. London, Colbum.
- DAYAN, T.; WOOL, D.; SIMBERLOFF, D. 2002. Variation and covariation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals. **Paleobiology**, 28(4): 508-526.
- DELLA SERRA, O. 1957. Singular anomalia maxilo-dental em um bugio (*Alouatta nigerrima* – Primates, Mammalia). **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, 13(3): 45-49.
- FELDHAMER, G. A.; DRICKAMER, L. C.; VESSEY, S. H.; MERRITT, J. F. 1999. **Mammalogy: adaptation, diversity and ecology**. WCB McGraw-Hill, Boston. 563p.
- FERNÁNDEZ, M. H.; VRBA, E. S. 2005. Body size, biomic specialization and range size of African large mammals. **Journal of Biogeography**, 32: 1243-1256.
- FLYNN, J. J.; WYSS, A. R. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. **Trends Ecology and Evolution**, 13(11): 449-454.
- FRAILEY, C. D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. **Contributions in Science**, 374:1-46.
- FRANCISCO, B. H. R.; SOUZA CUNHA, F. L. 1978. Geologia e estratigrafia da Bacia de São José, Município de Itaboraí, RJ. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 50(3): 381-416.
- GABBERT, S. L. 2004. The basicranial and posterior cranial anatomy of the families of the Toxodontia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 285: 177-190.
- GINGERICH, P. D. 1985. Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions. **Paleobiology**, 11(1): 27-41.
- GINGERICH, P. D.; ROSE, K. D. 1977. Preliminary report on the American Clark Fork mammal fauna, and its correlation with similar faunas in Europe and Asia. **Geobios**, 1: 39-45.

- GOES, F. A. S.; CARTELLE, C.; ZUCON, M. H.; VIEIRA, F. S. 2001. Ocorrência da preguiça terrícola *Catonix* (Xenarthra, Sceledotheriinae) no Pleistoceno final de Sergipe, Brasil. *In: Boletim de Resumos do XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio Branco, UFAC. p. 174.
- GOES, F.A.S.; VIEIRA, F.S.; ZUCON, M.H.; CARTELLE, C.; TEODÓSIO, C. 2002. Ocorrência de mamíferos pleistocênicos em Sergipe, Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, 60(3): 199-206.
- HENRIQUES, D. D. R.; AZEVEDO, S. A. K.; CARVALHO, L. B.; CARVALHO, A. B.; GALLO, V. 2002. Catálogo de fósseis-tipo da coleção de paleovertebrados do Museu Nacional – Rio de Janeiro. **Publicações Avulsas do Museu Nacional**, 81:1-25.
- HERBST, R.; ALVAREZ, B. B. 1972. Nota sobre los toxodontes (Toxodontidae, Notoungulata) del Cuartario de Corrientes, Argentina. **Ameghiniana**, 9(2): 149-158.
- HOLANDA, E. C. 2007. **Os Tapiridae (Mammalia, Perissodactyla) do Pleistoceno Superior do Estado de Rondônia, Brasil**. Porto Alegre, 79p. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- HOLBROOK, L.T. 2002. The unusual development of the sagittal crest in the Brazilian tapir (*Tapirus terrestris*). **Journal Zoology of London**, 256: 215-219.
- KAY, R. F.; MACFADDEN, B. J.; MADDEN, R. H., SANDEMAN, H.; ANAYA, F. 1998. Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American Land Mammal "Age". **Journal Vertebrate Paleontology**, 18(1): 189-199.
- KRAGLIEVICH, L. 1930. Reivindicação de *Carolibergia* de Mercerat por Miranda Ribeiro. **Revista Sociedad Argentina Ciencias Naturales**, 35: 227-228.
- KRAGLIEVICH, L. 1931. Sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo) Kraglievich. **Revista Sociedad Amigos Arqueologia**, 5: 81-89.
- LAURITO, C.A. 1993. Análisis topológico y sistemático del toxodonte de Bajo de Los Barrante, Provincia de Alajuela, Costa Rica. **Revista Geologica de América Central**, 16: 61-68.
- LUCAS, S. G.; ALVARADO, G. E.; VEGA, E. 1997. The Pleistocene mammals of Costa Rica. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 17(2): 413-427.
- MACFADDEN, B. J. 1998. Tale of two rhinos: isotopic ecology, paleodiet, and niche differentiation of *Aphelops* and *Teleoceras* from the Florida Neogene. **Paleobiology**, 24(2): 274-289.
- MACFADDEN, B. J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31: 33-59.
- MACFADDEN, B. J. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. **Quaternary Research**, 64: 113-124.
- MADDEN, R. H. 1990. **Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile**. 410p. PhD. Thesis. Duke University.

- MADDEN, R. H. 1997. A new toxodontid notoungulate. *In*: Flynn, J. J.; Madden, R. H.; Cifelli, R. (eds.). **Vertebrate paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia**. p. 345-354. Smithsonian books.
- MARSHALL, L. G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. *In*: Stehli, F. G.; Webb, S. D. (eds.). **The great American biotic interchange**. Plenum Press, New York.
- MATTHEW, W. D.; GRANGER, W. 1925. Fauna and correlation of the Gashato Formation of Mongolia. **American Museum Novitates**, 189: 1-12.
- MCKENNA, M. C.; BELL, S. K. 1997. **Classification of mammals: above the species level**. New York, Columbia University Press. 631p.
- MEAD, A. J. 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. **Paleobiology**, 26(4): 689-706.
- MENDONÇA, R.; ALVARENGA, H. no prelo. New records of *Toxodon* (Notoungulata, Toxodontidae) of Brazil. Resúmenes del XXIII Jornadas Argentinas de Paleovertebrados, 2007, Trelew, Chubut, Argentina. **Ameghiniana**.
- MENDOZA, M.; JANIS, C. M.; PALMQVIST, P. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. **Journal of Zoology of London**, 258: 223-246.
- MIRANDA RIBEIRO, A. 1927. Reivindicação de *Carolibergia* de Mercerat. **Archivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, 29.
- MONES, A. 1993. Breve nota sobre la familia Toxodontidae Owen, 1845 (Notoungulata: Mammalia) y su clasificación. **Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo**, 24(2): 61-64.
- NAESER, C. W., MCKEE, E. H., JOHNSON, N. M., MACFADDEN, B. J. 1987. Confirmation of a Late Oligocene-Early Miocene Age of the Deseadan Salla beds of Bolivia. **Journal of Geology**, 95: 825-828.
- NASCIMENTO, E. R.; PORTO, A. S.; HOLANDA, E. C.; LIMA, F. G.; COZZUOL, M. A. 2003. A fauna local de mamíferos pleistocênicos das localidades de Araras/Periquitos e Taquara, Rondônia. *In*: Boletim de Resumos XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Brasília, p. 206.
- 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(3): 591-600.
- NOMINA ANATOMICA VETERINARIA. 2005. Prepared by the International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature and authorized by the General Assembly of the World Association of Veterinary Anatomists, Knoxville, Tennessee, U.S.A., Fifth Edition, 166p.
- OWEN, R. 1837. 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 the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. **Proceedings of Geological Society of London**, 2: 541-542.

- OWEN, R. 1853. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary group (Toxodontia) of hoofed quadrupeds, to which that genus is referable. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, 143: 291-310.
- PASCUAL, R. 1965. Los Toxodontidae (Toxodonta, Notoungulata) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno Inferior) de la Provincia de Buenos Aires. Características Geológicas. **Ameghiniana**, 4(4): 101-132.
- PATTERSON, B.; PASCUAL, R. 1968. The fossil mammal fauna of South American. **Quarterly Review of Biology**, 43(4): 409-451.
- PAULA COUTO, C. 1944. Notícia preliminar sobre um novo toxodonte do Cenozóico do Território do Acre, *Abothrodon pricei*. **Boletim do Museu Nacional**, 3: 1-4.
- PAULA COUTO, C. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil – Notoungulata. **American Museum Novitates**, 1568: 1-16.
- PAULA COUTO, C. 1954a. On a notostyloid from the Paleocene of Itaboraí, Brazil. **American Museum Novitates**, 1693: 1-5.
- PAULA COUTO, C. 1954b. Sobre os toxodontes Haplodontheriinae. **Notas Preliminares e Estudos**, Divisão de Geologia e Mineralogia – DNPM, 82: 1-15.
- PAULA COUTO, C. 1970. Novo notoungulado no Riochiquense de Itaboraí. **Iheringia**, 3: 77-86.
- PAULA COUTO, C. 1975. Mamíferos fósseis do Quaternário do Sudeste brasileiro. **Boletim Paranaense de Geociências**, 33: 89-132.
- PAULA COUTO, C. 1978. Ungulados fósseis do Riochiquense de Itaboraí, RJ, Brasil - III Notoungulata e Trigonostylopoidea. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 50(2): 219-226.
- PAULA COUTO, C. 1979. **Tratado de paleomastozoologia**. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências. 590p.
- PAULA COUTO, C. 1980. Fossil Pleistocene to sub-recent mammals from northeastern Brazil. I. Edentata Megalonychidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 52(1): 143-151.
- PAULA COUTO, C. 1982. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, V. Notoungulata Nesodontinae (II), Toxodontinae and Haplodontheriinae, and Litopterna and Astrapotheria (II). **Iheringia**, 7: 5-43.
- PAULA COUTO, C. 1983. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, VII Miscellanea. **Iheringia, Séries Geológicas**, 8: 101-120.
- PORPINO, K. O.; SANTOS, M. F. C. F. 2003. Paleovertebrados das assembléias fossilíferas do Quaternário potiguar. *In*: Resumos da Paleo 2002 – Nordeste (Aracajú – SE), p.16.
- RALLS, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. **American Naturalist**, 111(981): 917-938.

- RANCY, A. 2000. Fossil mammals of the Amazon as a portrait of a Pleistocene environment. *In*: Eisenberg, J. F.; Redford, K. H. **Mammals of the Neotropics**: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. v.3. p. 20-26. Chicago, University of Chicago Press.
- REGUERO, M. A.; CASTRO, P. V. 2004. Un nuevo Trachytheriinae (Mammalia, Notoungulata) del Deseadense (Oligoceno Tardío) de Patagonia, Argentina: implicancias en la filogenia, biogeografía y bioestratigrafía de los Mesotheriidae. **Revista Geológica de Chile**, 31(1): 45-64.
- RIBEIRO, A.M. 1994. **Leontinídeos e notohipídeos (Toxodontia, Notoungulata) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil**. Porto Alegre, 152 p. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- ROXO, M. G. O. 1921. **Note on a new species of *Toxodon* Owen, *T. lopesi* Roxo**. Rio de Janeiro, Empresa Brasil Editora.
- ROTH, S. 1903. Los ungulados sudamericanos. **Anales del Museo de La Plata**, Sección de Paleontología, 5: 5-33.
- ROTH, V.L. 1992. Quantitative variation in elephant dentitions: implications for the delimitation of fossil species. **Paleobiology**, 18(2): 184-202.
- SCHERER, C. S.; ROSA, A. A. S.; NETO, L. W.; UBILLA, M.; AURÉLIO, P. L. P. 2003. Novos materiais de mamíferos do Pleistoceno de Pântano Grande, RS, Brasil - Resultados preliminares. **Paleontologia em Destaque**: 44-54.
- SIMPSON, G. G. 1980. **Splendid isolation. The curious history of South American mammals**. New Haven and London, Yale University Press. 266p.
- SILVA, F. M.; BARRETO, A. M. F.; SÁ, B. F.; SILVA, A. C. B. L. 2003. Levantamento das ocorrências dos fósseis de megafauna pleistocênica do Estado de Pernambuco. *In*: Resumos da Paleo 2003 – Nordeste (Natal – RN), p.7.
- SMITH, J. B.; DODSON, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 23(1): 1-12.
- SORIA, M. F.; ALVARENGA, H. M. F. 1989. Nuevos restos de mamíferos de la Cuenca de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 61(2): 157-174.
- SOUZA CUNHA, F. L. 1959. Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Rio Grande do Sul - I Ungulados. **Boletim do DNPM/DGM**, 202: 1-47.
- SOUZA CUNHA, F. L. 1966. Explorações paleontológicas no Pleistoceno do Rio Grande do Norte. **Arquivos do Instituto de Antropologia Câmara Cascudo**, 2(1-2): 75-116.
- SOUZA CUNHA, F. L. 1979. Um *Toxodon* do Pleistoceno da Bahia. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 51(4): 779.
- SOUZA CUNHA, F. L.; SUAREZ, J. M. 1986. Notícias sobre mamíferos pleistocênicos do município de Alvarez Machado, Estado de São Paulo. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 58(1): 174-175.
- SZALAY, F. S.; MCKENNA, M. C. 1971. Beginning of the Age of Mammals in Asia: The Late Paleocene Gashato Fauna, Mongolia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 144(4): 269-318.

- UBILLA, M. 1985. Mamíferos fosiles, geocronologia y paleoecologia de la Fm. Sopas (Pleistoceno Sup.) del Uruguay. **Ameghiniana**, 22(3-4): 185-195.
- VAN FRANK, R. 1957. A fossil collection from Northern Venezuela 1. Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata). **American Museum Novitates**, 1850: 1-38.
- VAUGHAN, T. A. 1986. **Mammalogy**. 3th ed. Arizona, Dryden Press. 576 p.
- VILLAFANE, A. L.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, E.; BOND, M. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. **Estudios Geológicos**, 62(1): 155-166.
- WILSON, J. A. 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standarized terms or 'Lingua Franca'? **Journal Vertebrate Paleontology**, 26(3): 511-518.
- ZURITA, A. E.; LUTZ, A. I. 2002. La fauna pleistocenica de la formación Tropí em la Provincia de Corrientes (Argentina). **Mastozoologia Neotropical/Journal Neotropical Mammal**, 9(1): 47-56.