Graziella do Couto Ribeiro

# Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil

Morphological, taxonomic and chronological evaluation of fossil mammals from the Tremembé Formation (Taubaté Basin), São Paulo State, Brazil

> São Paulo 2010

### Graziella do Couto Ribeiro

## Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil

Morphological, taxonomic and chronological evaluation of fossil mammals from the Tremembé Formation (Taubaté Basin), São Paulo State, Brazil

> Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para obtenção de Título de Mestre em Ciências, na área de Zoologia.

Orientadora: Profa. Dra. Elizabeth Höfling

São Paulo 2010 Couto-Ribeiro, Graziella Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil 112p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 1. Bacia de Taubaté 2. Formação Tremembé 3. Mamíferos fósseis I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

## Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Elizabeth Höfling

Orientadora

## Dedicatória

Aos meus pais e ao

meu grande companheiro Walace

A "caça" do fóssil é o mais fascinante dos desportos.

Apresenta algum perigo, suficiente para lhe dar interesse e provavelmente tanto como a caça grossa praticada por armas modernas; o perigo, no entanto, ameaça só o caçador.

Apresenta incerteza, emoção e todos os sentimentos de um jogo, sem nenhum dos seus vícios. O caçador nunca sabe o que é que vai trazer em seu bornal, talvez nada, talvez uma criatura nunca antes vista perante olhos humanos.

Requer saber, habilidade e uma certa resistência. E os seus resultados são muito mais importantes, mais úteis e mais duradouros do que nenhum outro desporto!

O caçador de fósseis não os mata: ressuscita-os.

*E o resultado desse desporto é acrescentado à soma dos prazeres humanos e aos tesouros do conhecimento da Humanidade.* 

George Gaylord Simpson (1902-1984)

### Agradecimentos

À minha orientadora, Profa. Dra. Elizabeth Höfling, meus agradecimentos mais que especiais, pela paciência, orientação, amizade e total atenção a mim dispensadas nestes anos. Muito obrigada pela hospitalidade com que me recebeu em sua casa, bem como pelo auxílio, sugestões e correções que foram fundamentais para a realização e conclusão deste trabalho.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela bolsa de Mestrado concedida por intermédio do curso de Pós-Graduação, área de Zoologia, do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo e à CAPES-Proap pela assistência financeira com a impressão. Tal apoio foi essencial para que este trabalho pudesse ser realizado e concretizado.

Ao Dr. Herculano Alvarenga, um exemplo profissional e pessoal a ser seguido, pelas oportunidades oferecidas, pela amizade, confiança, auxílio, correções e orientações. Admiro a paixão do Dr. Herculano à Ciência e sua extrema dedicação ao Museu de História Natural de Taubaté, sendo seu esforço tão intenso que contagia muitos a sua volta. Acredito na completa realização deste museu, pois tenho seu sonho também como meu. Muito obrigada!

Aos administradores e funcionários das Empresas de Mineração "Mineradora Aligra Indústria e Comércio de Argila Ltda." e "Sociedade Extrativa Santa Fé Ltda." pela colaboração mantida com o Museu de História Natural de Taubaté, sempre permitindo nossas visitas ao afloramento e por nos auxiliarem na coleta dos fósseis.

Aos coordenadores do curso de pós-graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Prof. Dr. Antônio Carlos Marques pelo excelente trabalho realizado, e Prof. Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho.

Aos professores das disciplinas de pós-graduação da Universidade de São Paulo pela contribuição em minha formação profissional: Dra. Elizabeth Höfling, Dr. Luís Fábio Silveira, Dr. Mario de Vivo, Dr. Pedro Gnaspini Neto, Dra. Renata Pardini, Dr. Renato Gaban-Lima e Dr. Ricardo Pinto da Rocha.

Aos curadores e responsáveis pelas coleções, que disponibilizaram o material necessário para a realização dessa dissertação e que me receberam com grande atenção: Dr. Alejandro Kramarz e sua aluna Laura do Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN); Dr. Marcelo Reguero e seu aluno Lucas do Museo de La Plata (MLP); Dr. Herculano Alvarenga do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT); Dra. Deise Dias Rêgo Henriques, Dr. Sérgio Alex Kugland de Azevedo, Dra. Luciana Barbosa de Carvalho e sua aluna Roberta do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MN); Dr. Mario de Vivo e sua aluna Juliana do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Dr. Fernando Cilento Fittipaldi, Dr. William Sallun Filho e Dra. Maria da Saudade Araújo Santos Maranhão do Instituto Geológico de São Paulo (IG).

Ao técnico argentino, Pablo Puerta (Museo Egídio Feruglio, Argentina) e às pesquisadoras Dra. Analía Forasiepi (Museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina) e Dra. Christine Argot (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris) por enviarem fotografias e referências que me foram de grande utilidade para a realização desta dissertação.

Aos pesquisadores Dr. Francisco Goin (Museo de La Plata, Argentina), Dr. Alejandro Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Argentina), por me orientarem a respeito de vários temas abordados neste estudo, assim como a Dra. Lílian Bergqvist (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil) pelos mesmos motivos, bem como pelos dias de estadia em sua casa no Rio de Janeiro.

Ao Dr. Peter Mann de Toledo (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Brasil) e ao Dr. Peter Gibbs (University of St. Andrews, Escócia) por, atenciosamente, auxiliarem com a elaboração do *Abstract*.

Aos amigos do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT) agradeço pelos momentos de convivência e pelas interessantes e, muitas vezes polêmicas, discussões a respeito de História Natural: Diana da Silva Ribeiro, Ricardo Mendonça, Rafael Migotto, Ana Carolina de Souza Passos da Silva, Fernanda Porcari Molena, Thiago Rodrigues Alves, Fernando Procorro Barros de Souza, Liliane Fernanda da Silva e Leila Diniz Abílio de Carvalho. Agradeço também às amigas Marília Alvarenga, Maria de Fátima Godoy Valério, Joana Alexandra de Moura Pereira e ao amigo Alex Juliano dos Santos Pereira pelo auxílio com a confecção e edição de algumas imagens exibidas neste trabalho.

Agradeço, especialmente, à Diana da Silva Ribeiro que durante todos estes anos de convivência mostrou-se uma grande amiga, uma confidente, uma pessoa especial que compartilhou comigo, em importantes momentos de minha vida, sua serenidade.

Ao amigo Jackson Coutinho que sempre torceu por mim, à pesquisadora Caroline Cotrim Aires do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo pelo auxílio com os Chiroptera e ao paleoartista Ariel Martini pela elaboração dos desenhos das reconstituições.

A minha família pelo apoio, incentivo e por compreender as minhas várias ausências nas festinhas familiares: Naide do Couto, Antônio Waldir Ribeiro, Andréia do Couto Assis, Luiz Henrique de Toledo, Thamires do Couto Toledo, Thiago Henrique do Couto Toledo e Laiza Cristina do Couto Boaris. Em especial, agradeço aos meus pais que sempre fizeram o possível para me ver feliz. Por último, não menos importante, ao meu esposo Walace, pela confiança, compreensão, carinho e incentivos depositados em mim nesses maravilhosos anos que temos percorrido juntos.

A todos os demais que, direta ou indiretamente, contribuíram para a execução desse trabalho.

## Índice

<ol> <li>Introdução</li> <li>1.1. Histórico sobre a Geologia e a Paleontologia da Bacia de Taubaté</li> <li>1.2. Farmação Taumambé</li> </ol>	<b>01</b> 01
<ol> <li>1.2. Formação Tremembe</li> <li>1.2.1. Vegetais fósseis e invertebrados fósseis da Formação Tremembé</li> <li>1.2.2. Paleoclima da Formação Tremembé</li> </ol>	05 05 07
1.2.2. Paleocima da Formação Tremembe 1.2.3. Idade geológica inferida para a Formação Tremembé	07
1.2.4.1. Grupos de mamíferos integrantes da paleofauna da Formação Tremembe	é 13
1.2.4.1.1. Metatheria Huxley, 1880 1.2.4.1.2. Cingulata Illiger, 1811	13 15
1.2.4.1.3. Chiroptera Blumenbach, 1779 1.2.4.1.4. Rodentia Bowdich, 1821	17 18
1.2.4.1.5. Litopterna Ameghino, 1889 1.2.4.1.6. Astrapotheria Lydekker, 1894	20 23
1.2.4.1.7. Notoungulata Roth, 1903	24
1.2.4.1.8. Pyrothena Amegnino, 1895 1.2.5. Situação atual da pesquisa na Formação Tremembé	28 30
2. Objetivos	31
3. Materiais e Métodos	<b>32</b>
3.2. Abreviações dentárias	32
3.3. Materiais de estudo	33
3.4. Métodos	33
4. Resultados e Discussão	36
4.1. Metatheria 4.1.1. Táxon 1	30
4.1.2. Táxon 2	40
4.1.3. Táxon 3	46
4.2. Cingulata	51
4.3. Chiroptera	57
4.4. Litopterna 4.5. Astropotheria	60 62
4.5. Astrapoliteria 4.6. Notoungulata	62 64
4.6.1. Leontiniidae	64
4.6.2. Notohippidae	77
4.7. Pyrotheria	83
5. Conclusões	87
6. Resumo	88
8. Referências Bibliográficas	89 90
Anexo I. Relação do material fóssil procedente da Formação Tremembé	100
<b>Anexo II.</b> Relação do material fóssil de outras instituições utilizado para comparação <b>Anexo III.</b> Relação do material osteológico de mamíferos atuais utilizado para	106
comparação	110

#### 1. INTRODUÇÃO

#### 1.1. Histórico sobre a Geologia e a Paleontologia da Bacia de Taubaté

Uma faixa longa e estreita com cerca de 800 km de extensão, entre as cidades de Curitiba (PR) e Barra de São João (RJ), conhecida como *Rift* Continental do Sudeste do Brasil (RCSB), engloba importantes bacias sedimentares de idade cenozóica. Nesta faixa situam-se cinco bacias principais (Curitiba, São Paulo, Taubaté, Resende e Volta Redonda) e outras mais reduzidas (Itaboraí e Barra de São João), além das depressões de Sete Barras e Guanabara que também parecem estar relacionadas a esta feição (Riccomini *et al.*, 1991a).

A Bacia Sedimentar de Taubaté está situada no leste paulista, estende-se desde Cachoeira Paulista até Jacareí com comprimento de cerca de 150 km no sentido NE-SW e 10 a 20 km de largura, atingindo 25 km entre Tremembé e Pindamonhangaba (Brito, 1979) (Fig.1). Apesar de se conhecer apenas os 200 metros superiores, dados geofísicos sugerem que a espessura dos sedimentos deve ultrapassar os 700 metros (Saad, 1992). Seus aspectos sedimentológicos, estratigráficos e geomorfológicos têm sido objeto de estudo desde a sua descoberta, no século XIX, com as primeiras descrições realizadas por Pissis (1842). Seus sedimentos compostos por folhelhos pirobetuminosos, cobertos por arenitos argilosos, preenchem parcialmente a fossa tectônica do Vale do rio Paraíba, que se encontra ladeada pela Serra da Mantiqueira e pela Serra do Mar. Este *graben* por onde corre o rio Paraíba, provavelmente, originou-se por um sistema de falhas normais que afetaram as rochas proterozóicas durante o Terciário (Leinz & Amaral, 1989) (Fig.2).

Somente a partir dos trabalhos de Derby (1895), com a elaboração de um mapeamento mais detalhado, é que a Bacia de Taubaté passa a ser melhor conhecida. Muitos foram os trabalhos que descreveram aspectos gerais de sedimentação, relação de idade entre os sedimentos e interpretações paleogeográficas. Washburne (1930) e Moraes-Rego (1933) foram os primeiros a sugerir a existência de pacotes sedimentares distintos compondo a Bacia de Taubaté, suposição corroborada, posteriormente, por Setzer (1955), Almeida (1955), Suguio (1969) e Carneiro *et al.* (1976), que identificaram claramente as diferenças litológicas entre as camadas.



Fig.1. Localização geográfica da Bacia de Taubaté.

Hoje, são reconhecidas para a Bacia de Taubaté três unidades estratigráficas, sendo um sistema de leques aluviais associados à planície aluvial de rios entrelaçados (*braided*), basal e lateral na Bacia (Formação Resende), um sistema *playa-lake* marcado por sedimentos predominantemente pelíticos, compostos por folhelhos pirobetuminosos com intercalações de areia e bolsões de argilas esverdeadas (Formação Tremembé) e um sistema fluvial meandrante (Formação Pindamonhangaba) (Riccomini, 1989; Riccomini *et al.*, 1991b).

A Formação (Fm.) Resende é uma unidade constituída por sedimentos eocenozóicos, contendo depósitos rudáceos formados de brechas e conglomerados e depósitos de material mais fino, constituídos, na maioria das vezes, por bancos que apresentam estratificação gradacional (de conglomerados a siltes argilosos) (Melo *et al.*, 1985). Foram registrados palinomorfos para estes sedimentos, porém a paleofauna ainda é desconhecida. Até o momento, o único registro de atividade biológica são as raras bioturbações presentes nos lamitos (Riccomini *et al.*, 1991a). Esta formação é basal e apresenta-se interdigitada com a Formação Tremembé.

Os depósitos sedimentares da Fm. Tremembé são de origem lacustre e constituídos por folhelhos escuros, bem laminados, papiráceos, betuminosos e piritosos, indicando uma fase úmida de rica precipitação pluvial, alternando-se diversas vezes na coluna geológica com argilas montmoriloníticas esverdeadas e maciças, que sugerem fácies de clima semi-árido (Paula Couto & Mezzalira, 1971; Riccomini *et al.*, 1987) (Fig.3). Esta formação encontra-se recoberta pela Formação Pindamonhangaba.

A Fm. Pindamonhangaba, de idade neocenozóica, corresponde aos depósitos de sistema fluvial meandrante, bem desenvolvidos na porção central da Bacia de Taubaté (região de Caçapava-Pindamonhangaba). Os sedimentos desta Formação apresentam impressões de folhas e pequenos caules (Melo *et al.*, 1985), seu conteúdo fitofossilífero é composto pelas famílias: Equisetaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Sapindaceae, Anacardiaceae, Sapotaceae, Symplocaceae, Styracaceae e Rubiaceae (Tufano *et al.*, 2009). Para a paleofauna, até a presente data, há somente um registro de Vicalvi (1982) de peixes characídeos atribuídos aos gêneros *Brycon* e *Triportheus*.



Fig.2. Representação do *graben* formado entre as Serras da Mantiqueira e do Mar. Retirado de Leinz & Amaral (1989).



Fig.3. Frente de exploração da Extrativa Santa Fé, em 2005. É possível observar na Fm. Tremembé os diferentes níveis de folhelhos (em azul), tendo na base a camada de argila esverdeada (em vermelho). Foto: H. Alvarenga.

#### 1.2. Formação Tremembé

A Fm. Tremembé é rica em fósseis, tanto em quantidade como em diversidade. Seus principais afloramentos estão localizados nas cidades de Taubaté, Tremembé e Pindamonhangaba nas quais são explorados comercialmente para obtenção de argila montmorilonítica. Alguns dos fósseis conhecidos para a Fm. Tremembé foram coletados em uma localidade pertencente à Mineradora Aligra Indústria e Comércio de Argila Ltda., localizada em Taubaté, SP, bem como em uma antiga área de propriedade da Empresa Petrobrás, conhecida como Mina Nossa Senhora da Guia (hoje desativada), localizada em Tremembé, SP. Porém, a grande maioria dos fósseis conhecidos para esta Formação procede de uma área pertencente à Sociedade Extrativa Santa Fé Ltda. (Fazenda Santa Fé). Esta jazida encontra-se localizada no município de Tremembé, bairro do Padre Eterno, cerca de 13 km ao norte da cidade de Taubaté.

#### 1.2.1. Vegetais fósseis e invertebrados fósseis da Formação Tremembé

Devido, principalmente, aos estudos palinológicos realizados por Wickert (1974) e Lima et al. (1985), muitos esporos e polens foram identificados para a Fm. Tremembé. Macrofósseis vegetais (restos de troncos, folhas e sementes) também constituem sua paleoflora. Fitofósseis de algas, pteridófitas, gimnospermas e angiospermas são conhecidos para esta Formação, sendo registradas as seguintes famílias: Nymphaeaceae, Lauraceae, Typhaceae, Phytolaccaceae, Myrtaceae, Fabaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Loganiaceae, Apocynaceae, Nelumbonaceae е Sapindaceae.

Tufano *et al.* (2009), com base nestes táxons acima descritos, realizaram uma reconstituição paisagística ao redor do paleolago, constituída por plantas flutuantes sobre as águas lênticas, tendo nas encostas uma vegetação de floresta ombrófila densa montana e em maiores altitudes uma floresta ombrófila mista.

Entre os invertebrados foram descritos esponjas, crustáceos (Decapoda, Isopoda e Ostracoda), insetos e moluscos (Ferreira, 1974; Wickert, 1974; Martins-Neto, 1989, 1997a, 1997b, 1998a, 1998b, 1998c, 1999, 2001; Martins-Neto & Mezzalira, 1991; Martins-Neto *et al.*, 1992a, 1992b, 1993) (Tabela 1). Também existem registros de

icnofósseis, tais como coprólitos diversos e rastros (impressões) atribuídos a anelídeos (Castro *et al.*, 1988; Bergqvist & Ribeiro, 1998).

#### Tabela 1. Paleofauna de invertebrados da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP.

PORIFERA	Trulaxia primula Martins-Neto, 1998
PORIFERA	Aetanonidae Tremembaetalion minutum Martins-Neto, 1998
Porifera indet	Tremembaetalion minutum Martins-Neto, 1990
	DIPTERA
	Hybotidae
MOLLUSCA	Archaeodrapetiops nefera Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992
	Archaeodrapetiops mezzalirai Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992
GASTROPODA	Archaeodrapetiops transversa Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992
Lymnaeidae	Archaeodrapetiops / elongata Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992
Lynnaca sp. Planorbidae	Eternia nanavaroi Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992
Biomphalaria sp.	Tabanidae
Bromphalana opt	Tabanus? tremembeensis Martins-Neto, 1997
	Empididae
CRUSTACEA	Taubatempis trompetilia Martins-Neto, 1999
	Taubatempis gracilis Martins-Neto, 1999
Podocopidae indet.	Taubatempis elongata Martins-Neto, 1999
I remembegiypta saadi Galego & Mesquita, 2000	Tipulidae
Proparaemon longispinata martins-ineto & Mezzalira, 1991	Inpular tremembeensis Martins-INeto, 1999 Holius2 oligoconicus Martins, Noto, 1999
Caridea	Diastatidae
Bechleia robusta Martins-Neto & Mezzalira 1991	Prodiastatinons pulchra Martins-Neto 1999
	Mycetophilidae
ISOPODA	Taubatemya oligocaenica Martins-Neto, 1999
Palaega tremembeensis Martins-Neto, 2001	Sackenia? elongata Martins-Neto, 1999
	Chironomidae
	Chironomidae indet.
INSECTA	HOMOPTERA
INCLOTA	Aetalionidae
LEPIDOPTERA	Tremembaetalion minutum Martins-Neto, 1998
Pyralididae	
Petisca dryellina Martins-Neto, 1998	TRICHOPTERA
Cossidae	Limnephilidae
Kleopathra noctodiva Martins-Neto, 1998	Indusia suguioi Martins-Neto, 1989
Kleopathra nemogypsia Martins-Neto, 1998	HYMENODTED A
Philodarchia cigana Martins-Neto 1998	Tenthredinidae
Nymphalidae	Tenthredinidae indet (Martins-Neto 1989)
Archaeolvcorea ferrerai Martins-Neto, 1989	Ichneumonidae
Archaeolycorea sp.	Taubatehymen minuta Martins-Neto, 1998
Neorinella garciae Martins-Neto, Kucera-Santos, Vieira & Fragoso, 1993	Paratilgidops praecursora Martins-Neto, 1998
Nepticulidae	
Nepticula? almeidae Martins-Neto, 1989	ORTHOPTERA
Phyllonoryctes? oliveirae Martins-Neto, 1989	Blattidae
HEMIDTERA	Diatticae Indet. (Martins-Neto, 1989)
Pentatomidae	
Taubatecoris guadratiformis Martins-Neto, 1997	Carabaeidae
Hebridae	Tremembecarabus rotundus Martins-Neto, 1998
Palaeohebrus tremembeensis Martins-Neto, 1997	Hydrophilidae
Corixidae	Hydrophilidae indet. (Martins-Neto, 1998)
Taubarixa macrocelata Martins-Neto, 1998	Curculionidae
Tauborixella santosae (Martins-Neto, 1989)	Curculioninae indet. (Martins-Neto, 1998)
Tauborixiellopsis breviclavata Martins-Neto, 1998	Psephenidae
Cicadelidae	Psephenella terreirai Martins-Neto, 1998
raubocicadeiiina breviptera Martins-Neto, 1998	Melolaae Misrobasis (ansists Martine Nata 1000

#### 1.2.2. Paleoclima da Formação Tremembé

Utilizando, principalmente, os registros paleobotânicos, vários autores fizeram inferências paleoclimáticas à Fm. Tremembé. Lima *et al.* (1985), com base na abundância de polens de coníferas, sugerem que o clima deveria ter sido frio e seco. Já Duarte & Mandarim-de-Lacerda (1989a, 1989b, 1992) descrevem espécies vegetais típicas de clima tropical/subtropical. Porém, os resultados obtidos por Yamamoto (1995), com base em palinomorfos, indicam um clima de subtropical a temperado quente. Já a contribuição do conhecimento de vertebrados para a paleoclimatologia da Fm. Tremembé é dada por Chiappe (1988) quando descreve um Alligatoridae para esta Formação e relaciona a presença de crocodilianos de pequeno porte a baixas temperaturas. Entretanto, hoje são conhecidos restos fósseis de crocodilianos de tamanho maior àqueles originalmente descritos, o que indica que indivíduos de maior porte habitavam a região e esta relação tamanho corpóreo/baixa temperatura deve ser reinterpretada.

Considerando a reconstituição paisagística de Tufano *et al.* (2009), que indica uma vegetação diferenciada ao longo da estrutura ambiental, pode-se inferir que o fator climático acompanha estas diferentes feições da vegetação, como proposto por Melo (2007) ao sugerir que os elementos característicos de clima frio estão relacionados às áreas montanhosas (de onde viria a grande quantidade de pólen de coníferas) e os elementos que indicam uma vegetação tropical/subtropical devem estar associados aos locais mais abertos e de menor altitude (margem do lago).

Além disso, diferentes condições paleoclimáticas devem ter se sucedido neste tempo. Paula Couto & Mezzalira (1971) sugerem que as condições ambientais, nas quais se formaram os folhelhos, deveriam ter permanecido por períodos mais longos do que aquelas que permitiram a formação das argilas e tais depósitos equivalem a fácies climáticas da mesma Formação.

#### 1.2.3. Idade geológica inferida para a Formação Tremembé

As unidades baseadas em mamíferos continentais, conhecidas como SALMA (South American Land Mammals Age), indicadoras da Idade-Mamífero-Terrestre na América do Sul, possuem a grande maioria das suas localidades tipo na Patagônia (Fig.4). Os nomes adotados provêem de sítios paleontológicos (principalmente argentinos) que são tidos como modelos, principalmente, pela abundância em



Fig.4. Cronologia das Idades-Mamíferos-Terrestres da América do Sul. Modificado de Marshall (1985), Billet *et al.* (2009a, 2009b).

documentação fóssil e sequenciamento cronológico, definindo as idades para o Paleógeno (Paleoceno ao Oligoceno) e Neógeno (Mioceno ao Pleistoceno) da América do Sul. Porém, agregam-se importantes seções de referência para Bolívia, Chile, Colômbia e Brasil, que permitem complementar melhor o conhecimento no âmbito continental em certos fragmentos da escala temporal do Cenozóico (Ubilla, 2004).

As seções tipo obtêm datações absolutas, geralmente, por meio de métodos que utilizam dados isotópicos, radimétricos e paleomagnetoestratigráficos (Marshall & Pascual, 1978; Macfadden *et al.*, 1985; Marshall *et al.*, 1986a, 1986b; Naser *et al.*, 1987). Estes métodos não podem ser aplicados aos sedimentos da Formação Tremembé, devido principalmente à ausência de elementos essenciais para a realização deste tipo de análise. Portanto, um método bastante utilizado para inferir datação a estes sedimentos é a comparação da fauna presente na Fm. Tremembé com outras paleofaunas conhecidas. Os mamíferos encontrados nas argilas destes sedimentos são característicos do Terciário da América do Sul. Pertencem às mesmas ordens e famílias encontradas em depósitos oligomiocênicos da Argentina, da Bolívia, da Colômbia, do Peru e do Uruguai.

Inicialmente, os depósitos da Fm. Tremembé foram identificados como pliocênicos (Silva Santos, 1950), pleistocênicos (Silva Santos, 1970) ou abrangendo desde o Cretáceo até o Holoceno (Brito, 1979). Entretanto, Paula-Couto & Mezzalira (1971), com base em fósseis de mamíferos notoungulados, atribuíram-na ao Oligoceno Inferior, sendo que esta hipótese foi corroborada por Lima *et al.* (1985) por meio de análises palinológicas. As controvérsias continuaram em um trabalho publicado por Soria & Alvarenga (1989), onde os autores consideram que esta Formação é de idade Deseadense Superior, chegando à conclusão que a Fm. Tremembé apresenta uma composição própria, com táxons autóctones. Por outro lado, observando as aves fósseis Alvarenga *et al.* (2007) levantam a hipótese de essa Formação ser do Mioceno Inferior.

Várias localidades de faunas deseadenses são conhecidas para a Argentina, entretanto a fauna deseadense tipo é a de La Flecha, apesar de Cabeza Blanca ter a fauna deseadense melhor conhecida, com uma grande diversidade de espécies. A idade-mamífero-terrestre Deseadense foi considerada durante um prolongado tempo como Oligoceno Inferior (Patterson & Pascual, 1968) e, posteriormente, com a obtenção de idades radiométricas para as seções tipo, alguns autores estenderam-na para o Oligoceno Superior e outros a colocaram entre o Oligoceno Superior e Mioceno Inferior (Fig.5) (Marshall *et al.*, 1983, 1985, 1986a; Lindenau, 2005; Billet *et al.*, 2009a, 2009b).

Este histórico mostra que a idade destes sedimentos ainda é incerta, mas provavelmente deve oscilar entre Oligoceno Superior e Mioceno Inferior. Esta unidade representa um momento muito singular para a fauna sul-americana de mamíferos, pois é durante tal tempo que ocorre uma grande mudança climática no planeta, com a queda drástica da temperatura global e do nível do mar (Pascual, 1984).



Fig.5. Diferentes interpretações cronológicas para a idade-mamífero-terrestre Deseadense.

#### 1.2.4. Vertebrados fósseis da Formação Tremembé

Dentre os vertebrados, os peixes são os fósseis mais abundantes e, em sua grande maioria, procedentes de diversos níveis dos folhelhos pirobetuminosos; para a paleoictiofauna da Fm. Tremembé foram descritos representantes das ordens Characiformes, Siluriformes e Perciformes (Woodward, 1898; Travassos & Silva Santos, 1955; Malabarba, 1998; Figueiredo & Costa-Carvalho, 1999; Malabarba, 2000; Malabarba & Lundberg, 2007) (Tabela 2). Os demais vertebrados encontram-se, predominantemente, nas argilas montmoriloníticas. Assim, são conhecidos anfíbios, tartarugas, serpentes e jacarés (Chiappe, 1988; Kischlat, 1993; Capilla, 1994; Riff & Bergqvist, 1999) e, entre as aves, são conhecidos representantes de famílias extintas como Phorusrhacidae, Quercymegapodiidae, Palaeolodidae, Teratornithidae e famílias atuais como Vulturidae e Anhimidae (Alvarenga, 1982, 1985, 1988, 1990, 1993, 1995, 1999; Olson & Alvarenga, 2002) (Tabela 2). Os mamíferos constituem o grupo mais diversificado, no entanto, bem menos abundantes que os peixes (Paula Couto, 1956; Soria & Alvarenga, 1989; Vucetich *et al.*, 1993; Oliveira *et al.*, 1997; Vucetich & Ribeiro, 2003; Alvarenga *et al.*, 2005; Couto-Ribeiro *et al.*, 2005). Com exceção do fóssil de um microquiróptero, encontrado nos folhelhos pirobetuminosos, os demais mamíferos procedem das camadas argilosas (Fig.6). A fauna de vertebrados da Formação Tremembé inclui formas que sugerem espaços abertos e disponibilidade de vegetação, ao menos, arbustiva.



Fig.6. Fóssil *in situ* de mandíbula de mamífero Leontiniidae (*Taubatherium paulacoutoi*), encontrado nas camadas de argila montmorilonítica da Formação Tremembé. Foto cedida por H. Alvarenga.

#### Tabela 2. Paleofauna de vertebrados da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP.

#### PEIXES

CHARACIFORMES Characidae Brycon avus (Woodward, 1898) Lignobrycon ligniticus (Woodward, 1898) Megacheirodon unicus (Travassos & Santos, 1955) Curimatidae Cyphocharax mosesi (Travassos & Santos, 1955) Plesiocurimata alvarengai Figueiredo & Costa-Carvalho, 1999

#### SILURIFORMES

Pimelodidae Steindachneridion iheringi (Woodward, 1898) Steindachneridion silvasantosi Figueiredo & Costa-Carvalho,1999 Loricariidae Taubateia paraiba Malabarba, 2007

PERCIFORMES Percichthyidae Santosius antiquus (Woodward, 1898) Cichlidae Tremembichthys pauloensis (Schaeffer, 1947)

<u>ANFÍBIOS</u>

ANURA Bufonoidea indet.

#### <u>RÉPTEIS</u>

TESTUDINES Chelidae Phrynops (Phrynops) (geoffroanus) sp.

**OPHIDIA** Ophidia indet.

CROCODYLOMORPHA Alligatoridae Caiman tremembeensis Chiappe, 1988

#### AVES

Terathornitidae Taubatornis campbelli Olson & Alvarenga, 2002

#### GRUIFORMES

Phorusrhacidae Paraphysornis brasiliensis (Alvarenga, 1982)

#### GALLIFORMES

Quercymegapodidae Taubacrex granivora Alvarenga, 1988 Ameripodius silvasantosi Alvarenga, 1995

#### PHOENICOPTERIFORMES

Phoenicopteridae Agnopterus sicki Alvarenga, 1990 Palaelodidae Palaelodus aff. ambiguus Alvarenga, 1990

FALCONIFORMES Vulturidae Brasilogyps faustoi Alvarenga, 1985

ANSERIFORMES Anhimidae Chaunoides antiquus Alvarenga, 1999

#### MAMÍFEROS

METATHERIA Metatheria indet. Hathliacynidae Hathliacynidae indet. Proborhyaenidae Proborhyaenidae indet.

Dasypodidae Ecocleophorus glyptodontoides Oliveira, Ribeiro & Bergqvist, 1997

CHIROPTERA Molossidae

Mormopterus (Neomops) faustoi (Paula Couto, 1956)

#### RODENTIA

Paulacoutomys paulista Vucetich, Cunha & Alvarenga, 1993 Sallamys? minutus Vucetich & Ribeiro, 2003

LITOPTERNA Proterotheriidae

Proterotheriidae indet.

ASTRAPOTHERIA Astrapotheria indet.

#### NOTOUNGULATA

Leontiniidae Leontiniidae indet. *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 Notohippidae *Rhynchippus brasiliensis* Soria & Alvarenga, 1989

**PYROTHERIA Pyrotheriidae** Pyrotheriidae indet.

#### 1.2.4.1. Grupos de mamíferos integrantes da paleofauna da Formação Tremembé

Entre os grupos representados na Formação Tremembé (Tabela 2), aqueles com registro no período Terciário em outras localidades da América do Sul e, portanto, com idade aproximada são relacionados a seguir.

#### 1.2.4.1.1. Metatheria Huxley, 1880

Metatheria é um grupo diagnosticado, principalmente, por características craniodentais. Fazem parte deste clado os Deltatheroida (mamíferos cretácicos conhecidos para América do Norte e Ásia), os Marsupialia (marsupiais atuais, que representam os únicos metatérios viventes) e outros metatérios extintos relacionados (Rougier *et al.*, 1998, 2004; Wilson & Riedel, 2010) (Fig.7).



Fig.7. Cladograma simplificado, mostrando as relações filogenéticas entre os Metatheria. Modificado de Rougier *et al.* (1998).

Fósseis de Metatheria são conhecidos em todos os continentes. Até o momento, o registro mais antigo do grupo é feito para os sedimentos do Cretáceo Inferior da China (Luo *et al.*, 2003). Pelas evidências fósseis, parece que durante todo o Cretáceo Superior os metatérios habitaram, principalmente, o Hemisfério Norte (Eurásia e América do Norte).

Na América do Sul os registros fósseis de mamíferos cretácicos são muito escassos. Há somente registros de alguns espécimes para o Cretáceo Superior da Argentina (Goin *et al.*, 1986), Brasil (Bertini *et al.*, 1993) e, possivelmente, Peru (Muizon & Cifelli, 2001).

O registro e a reconstrução da diversidade de metatérios na América do Sul são feitos com segurança, apenas a partir do Paleoceno, principalmente, pela análise dos materiais encontrados nas jazidas fossilíferas de Tiupampa, Bolívia (Paleoceno Inferior), Las Flores, Argentina (Paleoceno Médio) e Itaboraí, Brasil (Paleoceno Médio).

O desenvolvimento de toda a mastofauna sul-americana (incluindo metatérios), a partir do Paleoceno, está intimamente relacionada com o isolamento deste continente durante o início do Cenozóico, fato este que permitiu que os metatérios se diversificassem e ocupassem diferentes nichos ecológicos. Esta extinta fauna de metatérios era composta, principalmente, pelos Paucituberculata e Polydolopimorphia (frugívoros), Didelphimorphia (insetívoros/onívoros) e Sparassodonta (carnívoros), sendo que estes últimos foram durante muito tempo os principais predadores da América do Sul, vivendo em completo isolamento dos grandes mamíferos carnívoros eutérios que ocupavam tal função nos demais continentes (Marshall, 1977; Forasiepi *et al.*, 2003, 2006).

A superfamília Borhyaenoidea, incluída na ordem Sparassodonta por Marshall *et al.* (1990), é composta por metatérios extintos que viveram do Paleoceno Inferior (Tiupampense; Muizon, 1994, 1998) até o Plioceno Inferior (Chapadmalalense; Goin & Pascual, 1987). Seis famílias compõem o grande grupo dos Borhyaenoidea: Hathliacynidae, Borhyaenidae (Borhyaeninae + Prothylacyninae), Proborhyaenidae, Thylacosmilidae, Hondadelphidae e Mayulestidae (Muizon, 1998; Case *et al.*, 2004).

Os Hathliacynidae destacam-se por seu tamanho pequeno, constituem a forma mais generalizada de marsupiais desta superfamília. Segundo sua anatomia craniomandibular e dentária as espécies do grupo sugerem ter tido hábitos alimentares mais onívoros-carnívoros do que, estritamente, carnívoros (Goin, 1995). Dados paleontológicos mostram que tiveram seu apogeu durante o Terciário Médio, porém não sobreviveram à idade Montehermosense. Provavelmente, o nicho que deixaram vago foi, posteriormente, ocupado por marsupiais didelfídeos, que segundo dados moleculares (Steiner *et al.*, 2005) tiveram sua grande radiação a partir do Mioceno Médio.

Já a família Proborhyaenidae (Casamaiorense-Deseadense) inclui imensos metatérios, os maiores dentre os Borhyaenoidea. São hipercarnívoros e representados por poucos espécimes, há somente quatro gêneros conhecidos para esta família: *Arminiheringia* que inclue *A. auceta, A. cultrate* e *A. contigua,* todos de idade Casamaiorense e provenientes dos depósitos da Patagônia argentina. *Callistoe vincei* da Província de Salta (Argentina), também de Eoceno Inferior, destaca-se por ser o mais completo e melhor preservado espécime de Proborhyaenidae até agora encontrado. *Proborhyaena gigantea* é registrada em sedimentos deseadenses da Argentina (Províncias de Chubut, Santa Cruz e Mendoza), da Bolívia e foi registrada, também, para a Formação Fray Bentos do Uruguai por Mones and Ubilla (1978) como *Proborhyaena* cf.

14

*gigantea*. Hoffstetter & Petter (1983) descreveram *Paraborhyaena boliviana* para o Deseadense de Salla (Bolivia).

Na Formação Tremembé, o primeiro registro de Metatheria foi dado a conhecer por Soria & Alvarenga (1989), com base em apenas um canino inferior esquerdo que os autores atribuíram a um Borhyaeninae. Posteriormente, Couto-Ribeiro *et al.* (2005) registraram a presença de três novos espécimes da mesma localidade, os quais foram, principalmente, analisados por meio de dentes e ossos tarsais.

#### 1.2.4.1.2. Cingulata Illiger, 1811

A ordem Cingulata é incluída na superordem Xenarthra Cope, 1889, devido, principalmente, à marcante característica de suas vértebras tóraco-lombares que, além de apresentarem articulações comuns, apresentam articulacões acessórias (denominadas xenartras), que também estão presentes em preguiças e tamanduás. Dentro do grupo dos Cingulata, a principal aguisição foi a carapaça dérmica que cobre o dorso e os flancos e, separadamente, o topo da cabeça e a cauda. Em alguns grupos esta carapaça apresenta-se em forma de escudo rígido, já em outros é dividida em faixas transversais que permitem certa flexibilidade, apesar das regiões escapular e pélvica serem imóveis. A carapaça óssea é recoberta por uma delgada lâmina córnea (Paula-Couto, 1979). Cingulados, são mamíferos endêmicos da região Neotropical e segundo McKenna & Bell (1997) compreendem duas linhagens: Glyptodontoidea (Glyptodontidae e Pampatheriidae) e Dasypodoidea (Dasypodidae e Peltephilidae), com os Dasypodidae divididos em três subfamílias e oito tribos: Dasypodinae (Stegotheriini e Dasypodini), Euphractinae (Utaetini, Eutatini, Euphractini e Chlamyphorini) e Tolypeutinae (Tolypeutini e Priodontini).

A família Dasypodidae é composta por animais desprovidos de dentes nas prémaxilas, possuem dentição "homodonte", com dentes sem esmalte, raiz aberta e a carapaça é dividida em parte anterior, média e posterior, sendo a parte média formada por um número variável de faixas móveis. Nesta família incluem-se todos os tatus atuais (cerca de oito gêneros e vinte espécies) e muitos outros táxons extintos. Dasypodinae e Euphractinae reúnem a maioria dos táxons descritos para a família, que é a única remanescente dos Cingulata, sendo conhecida do Paleoceno ao Recente na América do Sul, e do Plioceno? ao Recente na América do Norte (Abrantes & Bergqvist, 2006; Bergqvist *et al.*, 2004). A principal diferença apontada entre as duas principais subfamílias, Dasypodinae e Euphractinae, é quanto à cobertura dos osteodermos pelas escamas córneas. Nos Euphractinae as escamas córneas da cobertura da carapaça coincidem com a área contida em um único osteodermo; nos Dasypodinae as escamas córneas formam um desenho que recobre dois ou três osteodermos contíguos. Entretanto, Carlini *et al.* (2005) e Ciancio & Carlini (2008) revelam que a presença de escamas córneas que ocupam áreas parciais de outros osteodermos não é uma característica exclusiva dos Dasypodinae e a relacionam a uma condição primitiva dentro da família Dasypodidae.

Para a América do Sul, um dos registros mais antigos de Dasypodidae (*Riostegotherium yanei*) procede dos sedimentos do Paleoceno da Bacia de Itaboraí, RJ (Bergqvist *et al.*, 2004). Porém, a maioria dos fósseis sul-americanos de cingulados de idade Terciária é registrada para a Argentina, sendo que apenas de sedimentos de idade Deseadense são conhecidos cerca de 14 gêneros, todos integrantes da subfamília Eupractinae. Esta subfamília também é registrada para os sedimentos da Bolívia (possível Euphractini) e Uruguay (Eutatini) (Vizcaíno *et al.*, 2003; Bostelmann *et al.*, 2008; Ciancio *et al.*, 2008). Já os registros de Dasypodinae (Dasypodini) são feitos para as idades Plioceno-Pleistoceno da Argentina (*Propraopus e Dasypus*) e Mioceno da Colômbia (*Anadasypus*) (Carlini *et al.*, 1995).

Para a Formação Tremembé Oliveira *et al.* (1997) descreveram, com base em materiais compostos por osteodermos (placas) isolados de regiões móveis e fixas da carapaça dorsal, um novo gênero e uma nova espécie (*Eocoleophorus glyptodontoides*) de Cingulata. Embora as autoras mencionem similaridades morfológicas de *E. glyptodontoides* com diferentes linhagens de Cingulata (dasipodídeos, glyptodontídeos e pampatheriídeos), o novo táxon foi descrito como *incerta sedis* e como um possível "intermediário" entre os tatus e gliptodontes. Anos após, Abrantes *et al.* (2005) reestudaram o táxon com novos materiais, tornando *E. glyptodontoides* o representante conhecido mais antigo dentre os Dasypodini.

Para a descrição de *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira, Ribeiro & Bergqvist, 1997 foram utilizados elementos da carapaça óssea. O material-tipo é uma placa móvel (MN 4593-V) não associada a várias outras placas móveis e fixas que foram atribuídas à mesma espécie. O novo material apresentado por Abrantes *et al.* (*op. cit.*) é composto por várias placas fixas e móveis e, ainda, dois fragmentos de fêmur.

16

#### 1.2.4.1.3. Chiroptera Blumenbach, 1779

Chiroptera é um dos grupos de mamíferos mais diversificados do mundo; representam, atualmente, a segunda ordem em riqueza de espécies, sendo superados apenas pelos roedores. Este grupo é constituído por 18 famílias que são, tradicionalmente, divididas em duas subordens: Megachiroptera e Microchiroptera. Os Megachiroptera estão, atualmente, distribuídos na África, Índia, Ásia e Austrália, sendo que as 150 espécies que representam este grupo estão incluídas em uma única família, Pteropodidae. Já os Microchiroptera, muito diversificados, são, atualmente, compostos por 17 famílias e cerca de 930 espécies; com exceção das regiões polares, eles ocorrem em todos os continentes (apesar de serem mais diversos e abundantes nas regiões tropicais do planeta) e em, praticamente, todos os tipos de habitat (Reis *et al.*, 2007). Dentre as várias características peculiares do grupo, há uma complexa série de mudanças estruturais no esqueleto axial, cintura peitoral e, principalmente, membros anteriores especializados para o voo, que exibem os dígitos extremamente alongados para sustentar uma fina membrana (Simmons, 1994).

Algumas hipóteses (Pettigrew, 1986; Pettigrew *et al.*, 1989) demonstram o polifiletismo da ordem Chiroptera, relacionando os Megachiroptera aos primatas e dermopteras, que juntos formam um clado-irmão de Microchiroptera. De acordo com esta hipótese, este grupo compartilharia um ancestral não-voador e o mecanismo de vôo presente nos morcegos microquirópteros e megaquirópteros teria evoluído independentemente nas duas linhagens. Porém, a hipótese clássica para o relacionamento filogenético dos Chiroptera e aceita, atualmente, pela maioria dos autores, é que Chiroptera forma um grupo monofilético relacionado a todos os outros mamíferos, sendo este monofiletismo suportado por dados morfológicos reforçados pelas informações genéticas (Simmons, 1994; Murphy *et al.*, 2001; Gunnell & Simmons, 2005).

O registro fóssil do grupo pouco auxilia na compreensão dessas relações filogenéticas, bem como quanto a sua origem geográfica. Em geral, fósseis de morcegos são raros e mal conhecidos. Talvez, a dificuldade de conservação deste grupo no estado fóssil seja devido a hábitos de vida florestais e à grande fragilidade de seus ossos, visto que a maioria dos espécimes fósseis é conhecida apenas por meio de dentes ou elementos pós-cranianos isolados, com exceção de *Icaronycteris index* e *Onychonycteris finneyi* encontrados nos sedimentos de Eoceno da Formação Green River (Wyoming/Estados Unidos da América) e representados por esqueletos muito bem preservados, articulados e quase completos. Juntamente com os exemplares da Europa

17

(Messel/Alemanha), também do Eoceno, exibem grande quantidade de caracteres que os colocam como os representantes mais basais dentro dos Chiroptera (Simmons *et al.*, 2008). A representatividade fóssil dos megaquirópteros (registrados apenas para o Velho Mundo) é muito mais escassa do que a dos microquirópteros (Gunnell & Simmons, *op. cit.*).

Na América do Sul o registro fóssil de morcegos é escasso, especialmente para o período Terciário. Os sedimentos de Eoceno de Laguna Fria (Chubut, Argentina) e Santa Rosa (Peru) apresentam os mais antigos registros (Tejedor *et al.*, 2005), porém mal documentados. Apenas 10 gêneros sul-americanos (*Mormopterus, Notonycteris, Palynephyllum, Noctilio, Tonatia, Thyroptera, Eumops, Diclidurus, Mormopterus* e *Potamops*) são registrados para o Mioceno e, apenas, *Mormopterus* é também registrado para o Oligoceno. Em contraste, há registro para o Oligoceno de 13 gêneros de Microchiroptera para a Europa, quatro para a América do Norte e quatro para a África (Czaplewski, 1995; Gunnell & Simmons, 2005).

Curiosamente, o primeiro mamífero encontrado na Formação Tremembé, foi um microquiróptero da família Molossidae, identificado e descrito por Paula Couto (1956), originalmente, como *Tadarida faustoi*. Posteriormente, Legendre (1984) ao examinar uma réplica do espécime tipo, compara o material com vários gêneros/subgêneros fósseis e recentes, atribui o fóssil ao Oligoceno, propondo a mudança do gênero para *Momopterus*, atribuindo-lhe um novo subgênero (*Neomops*), designando-o como *Mormopterus* (*Neomops*) *faustoi*. Este é o molossídeo mais antigo da América do Sul e também o único mamífero procedente dos folhelhos pirobetuminosos da Formação Tremembé (os demais mamíferos todos procedem das camadas de argila); foi coletado na cidade de Tremembé, na antiga Mina Nossa Senhora da Guia.

#### 1.2.4.1.4. Rodentia Bowdich, 1821

Muitos estudos foram realizados com os roedores fósseis do Terciário da América do Sul, porém um dos mais intensos estudos do grupo foi feito por Wood & Patterson (1959) com os roedores dos depósitos oligocênicos da Argentina, onde os autores descrevem inúmeros gêneros de Caviomorpha Wood & Patterson, 1955 das típicas localidades deseadenses da Patagônia, principalmente de La Flecha e Cabeza Blanca. Rodentia é um grupo composto por inúmeros táxons extintos e atuais; McKenna & Bell (1997) distribuem os membros desta ordem em cinco subordens, sendo uma delas Hystricognatha Woods, 1976. Os Caviomorpha são roedores histricognatos conhecidos na América do Sul a partir do Oligoceno, sendo eles registrados para a Argentina, Bolívia, Brasil, Uruguai e, também, para os depósitos da Colômbia. A fauna de La Venta inclui vários táxons de roedores e dentre eles encontra-se *Mesocricetus auratus*, um dos menores caviomorfos conhecidos para o Mioceno da Colômbia. Apesar de a diversidade de roedores colombianos ser tão grande quanto a argentina, as localidades não compartilham as mesmas espécies, sendo *Mesocricetus* o único táxon de roedor presente na fauna de La Venta e nas faunas patagônicas de semelhante idade (Walton, 1995). Para a Fm. Fray Bentos (Uruguai) o roedor registrado é *Palmiramys waltheri*, descrito como sendo um possível Dasyproctidae (Ubilla, 2004).

Para a Formação Tremembé foram descritas duas espécies de roedores, *Paulacoutomys paulista* Vucetich *et al.*, 1993, atribuído (com dúvida) à família Echimyiidae; é conhecido por uma hemimandíbula esquerda com p4-m3 e porção intraalveolar do incisivo (Fig.8). Características como p4 molarizado, molariformes braquiodontes com largos lofos orientados transversalmente e outras características relacionadas à proporção de largura e comprimento dos molares, asseguram-no como um membro de Caviomorpha. O outro roedor, também um Caviomorpha, *Sallamys? minutus* Vucetich & Ribeiro, 2003 foi descrito com base em um pequeno p4 esquerdo (Vucetich *et al.*, 1993; Vucetich & Ribeiro, 2003). Estas espécies são conhecidas apenas por meio de seus holótipos (MN 4082-V e MN 5016-V), não havendo, até o momento, nenhum outro material que possa acrescentar conhecimento para a paleofauna de roedores da Formação Tremembé.

A morfologia dos molares de *P. paulista* (Fig.9) e *Sallamys? minutus* foram detalhadamente descritas nas publicações originais (Vucetich *et al., op. cit.*; Vucetich & Ribeiro, *op. cit.*), nas quais os autores compararam os espécimes a gêneros de roedores (caviomorfos) de outras localidades fossilíferas da América do Sul e encontraram, nestes espécimes, características dentárias similares àquelas de outros roedores oligocênicos, principalmente, dos sedimentos deseadenses da Bolívia, sendo *Sallamys? minutus* pela morfologia dentária, intimamente relacionado a *Sallamys pascuali* (La Salla). Porém, estas espécies são conhecidas apenas para a Formação Tremembé, afirmando os autores que apesar das semelhanças com outros gêneros, estes exemplares tratam-se seguramente de novos táxons. *Paulacoutomys* não axilia no esclarecimento da idade para a Bacia de Taubaté, pois se trata de um gênero sem representantes em outras localidades. Já *Sallamys? minutus*, devido à similaridade com a espécie de mesmo gênero da Bolívia, corrobora com a idade deseadense para os sedimentos da Fm. Tremembé. É esperado que novos materiais relacionados à ordem Rodentia apareçam

para auxiliar a complementar o conhecimento sobre essas duas espécies, assim como também aumentar o conhecimento da diversidade da paleofauna de roedores para a Bacia de Taubaté.



Fig.8. Vista lateral da hemimandíbula esquerda (Holótipo MN 4082-V) de *Paulacoutomys paulista*. O comprimento anteroposterior desta hemimandíbula é de 30.6mm. Foto cedida por H. Alvarenga.



Fig.9. Vista oclusal dos dentes (p4-m3) inferiores esquerdos de *Paulacoutomys paulista*. Modificado de Vucetich *et al.* (1993). Barra de escala=1cm.

#### 1.2.4.1.5. Litopterna Ameghino, 1889

Litopterna é uma ordem, juntamente com outras quatro, endêmica da América do Sul (Astrapotheria, Notoungulata, Pyrotheria e Xenungulata), todas elas incluídas em um grupo denominado Meridiungulata McKenna, 1975 (McKenna & Bell, 1997). Estas ordens compreendem extintos ungulados herbívoros tipicamente sul-americanos, que passaram por uma extraordinária diversificação durante a maior parte da Era Cenozóica (Fig.10) (Billet *et al.*, 2009a). Meridiungulata pode ter se originado na América do Sul a partir de um ancestral Condylarthra oriundo da América do Norte. A maior parte da evolução destes meridiungulados ocorreu em quase completo isolamento dos ungulados de outros continentes, sendo que as similaridades entre eles é um bom exemplo de convergência evolutiva (Paula Couto, 1979).



Fig.10. Distribuição temporal durante o Cenozóico dos grupos de ungulados tipicamente sulamericanos. Modificado de Lindenau (2005).

Os Litopterna do Paleógeno são, morfologicamente, semelhantes aos condilartras, já as formas do Neógeno adquiriram dentição semelhante à dos perissodáctilos; sofreram modificações em seus membros que se tornaram longos, delgados e com número reduzido de dígitos. mostrando notáveis convergências com os equídeos (Proterotheriidae) e camelídeos (Macraucheniidae) (Paula Couto, 1979). Extinguiram-se no Pleistoceno, muito provavelmente, devido ao grande intercâmbio faunístico que ocorreu entre a América do Norte e a América do Sul nos períodos Plio-Pleistoceno. Os registros mais antigos de litopternos da América do Sul são conhecidos por meio das poucas localidades de Paleoceno da Bolívia (Marshall & Muizon, 1988), Peru (Sigé, 1972) e Brasil (Paula Couto, 1978a; Cifelli, 1983a). Para os sedimentos da Formação La Meseta (Eoceno) da Ilha Seymour da Península Antártica existe o registro mais austral para o grupo, dos quais Bond et al. (2006) descrevem Notolophus arguinotiensis, um Macraucheniidae proximamente relacionado ao gênero Victorlemoinea do Paleoceno do Brasil e do Paleoceno-Eoceno da Argentina. Os litopternos são conhecidos fundamentalmente para os sedimentos fossilíferos da Patagônia argentina, sendo que o grupo passa a ser melhor documentado apenas a partir do Eoceno (Cifelli, 1993).

Assim como os outros grupos de ungulados sul-americanos e como, tradicionalmente, acontece na taxonomia de mamíferos, as características dentárias são utilizadas na maioria das vezes para classificar os táxons da ordem Litopterna, apesar do esqueleto pós-craniano deste grupo (principalmente dos Machraucheniidae) ser relativamente bem representado no registro fóssil. Cifelli (1983a, 1983b, 1993) assinala que para a classificação destes ungulados os elementos do esqueleto pós-craniano são mais diagnósticos do que os elementos dentais, pois os litopternos exibem notáveis modificações, principalmente, nos ossos do tarso.

McKenna & Bell (1997) dividem a ordem Litopterna em dois grandes grupos: a superfamília Macrauchenioidea Gervais, 1855, que abriga as famílias Macraucheniidae, Notonychopidae e Adianthidae e a superfamília Proterotherioidea Cifelli, 1983 composta por uma única família, Proterotheriidae Ameghino, 1887. Esta última família compreende litopternos que viveram do Paleoceno Superior ao Mioceno Superior (subfamília Anisolambdinae Cifelli, 1983) e do Oligoceno Superior ao Plioceno Superior (subfamília Proterotheriinae Ameghino, 1885). Nesta classificação os gêneros de litopternos *Miguelsoria, Asmithwoodwardia, Eoauchenia, Megamys* e *Protolipterna* não foram incluídos em nenhuma das famílias acima citadas.

A família Proterotheriidae é composta por pequenos litopternos que possuíam hábitos semelhantes aos dos equídeos de Terciário Médio da América do Norte (Cifelli, 1993). Apresentavam o pescoço curto em comparação com o comprimento dos membros locomotores, que eram estruturalmente tridáctilos, mas funcionalmente monodáctilos (Paula Couto, 1979). Os Proterotheriidae são reconhecidos por características dentárias ligadas, principalmente, à dentição superior (Cifelli, 1993). Os táxons melhor conhecidos da família pertencem ao Mioceno da Argentina (Santa Cruz) (Kramarz & Bond, 2005), já os representantes dos sedimentos de Oligoceno (Deseadense) são pobremente representados. Para o Oligoceno Superior da Argentina é assinalado um gênero de Anisolambdinae (Protheosodon Ameghino, 1897) e dois gêneros de Proterotheriinae (Deuterotherium Ameghino, 1895 e Eoproterotherium Ameghino, 1904), porém Deuterotherium pode não ser um Proterotheriidae e sim um Notohippidae. Para os sedimentos de La Salla (Bolívia) poucos são os litopternos conhecidos, dentre os quais há um molar isolado (Salladolodus) referido, com dúvidas, a um Proterotheriidae e alguns ossos tarsais (astrálago, cubóide, navicular e cuneiformes) e metatarsais referidos a um Proterotheriinae cf. Proterotherium (Shockey, 1999).

Para o Terciário Superior do Brasil, espécimes de Proterotheriidae de idade miocênica são registrados para a Formação Solimões, Bacia do Acre (Bergqvist *et al.*, 1998), com base em molares (superior e inferior) direitos isolados, fragmento de mandíbula direita com pré-molar e molares e dois calcâneos.

Na Fm. Tremembé, Soria & Alvarenga (1989) assinalaram um Proterotheriidae indeterminado, com base no registro de um calcâneo, um metatarso IV e um fragmento distal de fíbula, todos direitos e pertencentes ao mesmo indivíduo (DGM-1097-M), sendo o tamanho do espécime comparável ao gênero *Prolicaphrium* Ameghino, 1902 do Mioceno Inferior da Argentina.

#### 1.2.4.1.6. Astrapotheria Lydekker, 1894

Astrapotheria é uma ordem de mamíferos grotescos de grande porte, herbívoros que viveram entre o Paleoceno e o Mioceno. Possuíam os caninos bem desenvolvidos ("presas") e uma forte retração nasal, que sugere a presença de uma probóscide. Este grupo possui muitas características semelhantes às dos Notoungulata (Leontiniidae), principalmente em relação a sua dentição pós-canina.

Paula Couto (1979) apresenta para a ordem Astrapotheria apenas a família Astrapotheriidae Ameghino, 1887, sendo esta dividida em duas subfamílias (Albertogaudryiinae e Astrapotheriinae). Já McKenna & Bell (1997) reconhecem três famílias para a mesma ordem: Eoastrapostylopidae Soria & Powell, 1981 do Paleoceno Superior; Trigonostylopidae Ameghino, 1901 do Paleo-Eoceno e Astrapotheriidae Ameghino, 1887 muito mais diversa que as outras duas famílias anteriores, compreendendo gêneros do Eoceno ao Mioceno (*Scaglia, Albertograudrya, Astraponotus, Isolophodon, Maddenia, Xenastrapotherium, Parastrapotherium, Uruguaytherium, Astrapothericulus, Astrapotherium* e Monoeidodon).

Astrapotherium magnum do Mioceno (Santa Cruz, Argentina) é um dos táxons melhor conhecido da ordem, pois é representado por vários ossos cranianos e póscranianos que permitem a reconstrução quase completa de seu esqueleto (Riggs, 1935; Ubilla, 2004). A maioria dos registros de Astrapotheria é de material dentário, sendo sua classificação feita com base, principalmente, nos molares. Em sua grande maioria são animais de grande porte, sendo *Maddenia lapidaria* um dos menores astrapotérios conhecidos para o Oligoceno da Argentina (Formação Sarmiento/Chubut), espécie que foi descrita com base, principalmente, em pré-molares e molares (Kramarz & Bond, 2009).

O registro mais austral do grupo Astrapotheria é para os sedimentos da Formação La Meseta (Eoceno) da Ilha Seymour da Península Antártica (Bond *et al.*, 2006). Este grupo já foi registrado para o Peru, Equador, Colômbia, Venezuela, Brasil (Paleoceno de Itaboraí e Mioceno do Acre) e Uruguai (Fm. Fray Bentos); porém, assim como a grande maioria dos mamíferos Terciários (principalmente do Oligo/Mioceno), os Astrapotheria são conhecidos, fundamentalmente, pelos restos fósseis encontrados nos sedimentos da Patagônia argentina (principalmente Províncias de Chubut e Santa Cruz).

A ordem Astrapotheria foi assinalada para a Formação Tremembé por Soria & Alvarenga (1989), com base em um incisivo inferior direito isolado (DGM-1090-M) e um molar (M2) superior direito incompleto (DGM-1099-M). Posteriormente, Avilla *et al.* (2005) referem um canino inferior esquerdo, da mesma procedência, ao mesmo táxon e corrigem o dente molar superior (DGM-1099-M) como pertencente a um Leontiniidae.

#### 1.2.4.1.7. Notoungulata Roth, 1903

A ordem Notoungulata é composta por extintos mamíferos herbívoros que viveram do Paleoceno ao Pleistoceno da América do Sul. São os mais diversificados ungulados tipicamente sul-americanos (Madden, 1990). A abundância de fósseis conhecidos e atribuídos a esta ordem, pode representar não apenas a uma boa preservação, mas também seu domínio em termos de densidade populacional em relação a outros grupos seus contemporâneos.

Um dos registros mais antigos de Notoungulata é feito para os sedimentos da Formação Vilquechico em Laguna Umayo (Peru). O táxon descrito como *Perutherium altiplanense* foi, inicialmente, atribuído aos Condylarthra, mas tem sido redefinido com base na morfologia dos molares inferiores como um Notoungulata (Madden, *op. cit.*); entretanto, esta reidentificação é ainda bastante questionada. Com segurança, o registro mais antigo da ordem procede dos depósitos de Paleoceno da Formação Itaboraí (Rio de Janeiro, Brasil), sendo que as espécies registradas (*Colbertia magellanica, Itaboraitherium atavum e Camargomendesia pristina*), para esta localidade, foram definidas exclusivamente por meio de caracteres dentários (Paula-Couto, 1952, 1954, 1970, 1978b). Segundo Simpson (1948), a grande expansão evolutiva do grupo aconteceu nos primórdios do Terciário, provavelmente, entre o Paleoceno Superior e o Eoceno Inferior, com uma grande diversificação de formas e de grupos, sendo que tal diversidade declinou paulatinamente no decorrer do Cenozóico.

Dentre as várias características cranianas e pós-cranianas, levantadas por Simpson (*op. cit.*), Cifelli (1993) e Paula-Couto (1979) para a caracterização do grupo, está a dentição primitivamente completa, em série contínua, geralmente sem diastemas. Alguns

membros mais derivados do grupo mostram redução em sua fórmula dentária, observada em incisivos, caninos e/ou pré-molares anteriores (os molares nunca sofrem redução). Os pré-molares tendem a apresentar certo grau de molarização, principalmente os posteriores. Os molares superiores possuem ectolofo proeminente e protolofo mais longo em comparação ao metalofo. Entre as cristas principais dos molares superiores formamse pequenas cúspides acessórias, muitas vezes na bacia do trigono, resultando complicações peculiares dessas coroas nas várias linhagens de descendência. Já os molares inferiores apresentam o trigonido curto, bem menor quando comparado com o talonido. O isolamento do entocônido é outra característica própria dos notoungulados. Os dentes pós-caninos, primitivamente braquiodontes, tenderam a se tornar hipsodontes com a evolução e, em alguns membros mais derivados do grupo, também é verificada a hipselodontia.

A condição hipsodonte (e depois hipselodonte) desenvolve-se em seis famílias de notoungulados: Notohippidae, Toxodontidae, Interatheriidae, Mesotheriidae, Archaeohyracidae e Hegetotheriidae e, segundo Billet (2008), esta aquisição apareceu independentemente nas diferentes linhagens. Nestes grupos, a condição hipsodonte aparece entre o Eoceno Superior-Oligoceno Inferior, sendo que a hipselodontia torna-se bastante difundida a partir do Mioceno Inferior. A hipsodontia é uma especialização que visa prolongar a vida funcional do dente para resistir ao contato com alimentos abrasivos. O papel de dentes hipsodontes em notoungulados tem sido relacionado a hábitos pastadores, sendo talvez um dos primeiros grupos a se adaptar ao pastoreio (Billet *et al.*, 2009a).

De acordo com a classificação de Simpson (1945), a ordem Notoungulata inclui quatro subordens: Toxodontia Owen, 1853 (Paleoceno Superior ao Pleistoceno); Tipotheria Zittel, 1892 (Paleoceno Superior ao Mioceno Superior); Notioprogonia Simpson, 1934 (Paleoceno Superior ao Eoceno) e Hegetotheria Simpson, 1945 (Paleoceno Superior ao Pleistoceno).

A subordem Toxodontia, de principal interesse neste estudo, é constituída por notoungulados de médio a grande porte (Mendonça, 2007) e inclui as famílias Isotemnidae (Riochiquense ao Deseadense), Homalodotheriidae (Deseadense ao Montehermosense), Leontiniidae (Tinguiririquense ao Friasense), Notohippidae (Mustersense ao Santacruzense) e Toxodontidae (Deseadense ao Lujanense). Paula-Couto (1979) considera como caráter diagnóstico desta subordem a divisão da região auditiva em três cavidades superpostas no sentido dorsoventral: o seio (*sinus*) epitimpânico, a cavidade timpânica e o seio hipotimpânico. Madden (1990) usa como definição do grupo várias outras sinapomorfias, utilizando, substancialmente, caracteres cranianos. O estudo das famílias Leontiniidae e Notohippidae tem se concentrado, principalmente, nas estruturas relacionadas à região auditiva, elementos carpais e tarsais, além dos caracteres dentários.

Leontiniidae é uma família tipicamente deseadense. Apresenta toda a dentição em série contínua, sem diastema. Os dentes são braquiodontes, com as raízes distintas das coroas e terminam em pontas cônicas e obliteradas. Os incisivos têm a coroa em forma triangular e, quando desgastados, trapezoidal. Os incisivos I1 ou I2 e i3 são geralmente diferenciados, grandes e de coroa pontiaguda (ditos caniniformes); já os caninos são reduzidos. Simpson (1945) sinonimizou muitos dos táxons de leontiniídeos descritos por Ameghino (1895), reconhecendo apenas quatro gêneros para a família Leontiniidae: *Leontinia* Ameghino, 1895, *Ancylocoelus* Ameghino, 1895, *Scarrittia*, Simpson, 1934 que ocorrem nas camadas deseadenses da Argentina, localizadas em sua maior parte, nas províncias de Chubut e Santa Cruz, assim como *Colpodon* Burmeister, 1885, um pequeno leontiniídeo de SALMA Colhuehuapiense (Mioceno Inferior), procedente do Vale do Rio Chubut, mais especificamente ao sul do lago Colhué-Huapí (Bordas, 1939). Anos mais tarde, dois novos gêneros foram incluídos nesta família: *Huilatherium* Villarroel & Diaz, 1985, do Mioceno da Colômbia e *Taubatherium* Soria & Alvarenga, 1989 da Formação Tremembé, Brasil.

Para os sedimentos do Mioceno (Friasense) de La Venta (Grupo Honda - Colômbia) a descrição de *Huilatherium pluriplicatum* deu-se com base em um fragmento de maxilar esquerdo com dentes decíduos de um indivíduo jovem. Porém, o táxon é hoje conhecido também pela dentição definitiva e por partes do crânio, mandíbula e outros ossos póscranianos (Colwell, 1965; Villarroel & Diaz, 1985; Villarroel & Danis, 1995), sendo até o momento o maior leontiniídeo já registrado.

Já os Notohippidae, de aspecto grácil, que compreendem os menores Toxodontia, também apresentam dentição completa, em série contínua. As formas primitivas são braquiodontes com tendência a hipsodontia nas formas mais derivadas do grupo. Os incisivos e caninos, tanto os superiores como os inferiores são de tamanhos equivalentes. Não apresentam "presas". Todos os dentes são incrustados por um forte depósito de cemento que, em indivíduos velhos, se estende também sobre a capa de esmalte. São registrados entre o Eoceno e o Mioceno da América do Sul. O gênero tipo é *Notohippus* (SALMA Santacruzense - Mioceno), descrito por Ameghino (1891) com base

em dois molares inferiores, que pela sua morfologia denominou Notohippus toxodontoides. Simpson (1945) separou os Notohippidae em duas subfamílias: Rhynchippinae (*Eomorphippus, Pseudostylops, Rhynchippus, Morphippus, Eurigenium* e *Pascualihippus*) registrada entre o Eoceno Superior e o Oligoceno Superior e Notohippinae (*Notohippus, Interhippus, Nesohippus, Argyrohippus, Stilhippus* e *Perhippidium*) registrada entre o Oligoceno Superior e o Mioceno Inferior, sendo que até o momento, os gêneros deseadenses (Oligoceno) que compõem a subfamília Rhynchippinae são: *Rhynchippus, Morphippus, Eurygenium, Pascualihippus* e *Moqueguahippus* (Marani & Dozo, 2008).

Assim como nos sedimentos argentinos, os notoungulados também são os fósseis predominantes da Fm. Fray Bentos (Uruguai). Dentre eles são conhecidos representantes das famílias Isotemnidae, Hegetotheriidae (*Prohegetotherium schiaffinoi*), Interatheriidae (*Eopachyrucus ranchoverdensis*), Oldfieldthomasiidae, Arqueohyracidae (*Bryanpattersonia* sp.), Notohippidae (Notohippinae indet.) e Leontiniidae (*Scarritia robusta*) (Reguero *et al.*, 2003; Ubilla, 2004). Apesar dos notoungulados também serem os mamíferos mais comuns encontrados nos sedimentos da Formação Moquegua (Oligoceno do Peru), os leontiniídeos ainda não foram registrados nesta Formação. Apenas duas famílias representam esta ordem: Mesotheriidae (*Trachytherus* sp.) e Notohippidae (*Moqueguahippus glycisma*). Outros restos de um pequeno animal hipsodonte foram encontrados e referidos ao gênero *Rhynchippus*, mas os autores não mencionam maiores detalhes destes materiais. A única informação é que este espécime deveria ter tamanho equivalente a *R. pumilus* da Argentina, ou ser ligeiramente maior que *R. brasiliensis* do Brasil (Shockey *et al.*, 2006).

Os depósitos de La Salla (Bolívia) assinalados em uma idade entre 27 e 25.8 Ma (Deseadense - Oligoceno Superior) acolhem notoungulados pertencentes aos seguintes grupos: Notohippidae, Hegetotheriidae, Leontiniidae, Interatheriidae (Hitz *et al.*, 2006; Billet *et al.*, 2008) e Archaeohyracidae (Billet *et al.*, 2009b). Os notohipídeos *Pascualihippus boliviensis* e *Eurygenium pacegnum* foram descritos com base em crânios quase completos, muito bem preservados (Shockey, 1997).

Na Fm. Tremembé são conhecidos fósseis de notoungulados desde a década de 70, que foi a primeira ordem extinta cujos representantes foram encontrados na Bacia de Taubaté. Estes primeiros restos fósseis foram, superficialmente, analisados e publicados equivocadamente como pertencentes a um tapir (*Tapirus*) (Silva Santos, 1970). Logo após esta publicação, Paula Couto & Mezzalira (1971) reestudam este exemplar e

mostram que se trata de um Notoungulata, família Leontiniidae e o atribuem a *Leontinia gaudry* Ameghino, 1895. Soria & Alvarenga (1989), com o auxílio de novos fósseis, confirmam esse material como pertencente à família Leontiniidae, atribuindo-o a um novo gênero e duas novas espécies: *Taubatherium paulacoutoi* e *Taubatherium major*. *Taubatherium* é conhecido, principalmente, por suas características dentárias, sendo o mamífero melhor representado na Fm. Tremembé e um dos menores táxons da família Leontiniidae. Entretanto, Ribeiro (1994) registra a ocorrência de *Ancylocoelus* Ameghino, 1895, baseando-se em fragmentos dentários que teriam sido, originalmente, atribuídos a *Taubatherium*, mas segundo a autora, apresentam diferenças significativas. Soria & Alvarenga (1989) por meio de um fragmento de mandíbula esquerda. Com apenas o talonido do m2 e o m3 completo, registraram também uma nova espécie de notohippídeo para a Fm. Tremembé, que nomearam de *Rhynchippus brasiliensis*, gênero previamente assinalado para a Argentina e, posteriormente, também para a Bolívia.

#### 1.2.4.1.8. Pyrotheria Ameghino, 1895

A ordem Pyrotheria é composta por bizarros herbívoros paleógenos (Casamaiorense ao Deseadense) endêmicos da América do Sul. Os pirotérios ou "bestas de fogo" (em referência à ocorrência de seus restos fósseis em cinzas vulcânicas) são os mais raros ungulados sul-americanos. Por serem portadores de características muito singulares, os pirotérios consistem em um dos mais misteriosos eutérios descritos. São mamíferos de grande porte, considerados os maiores ungulados nativos da América do Sul. São caracterizados pelo crânio alongado e estreito, no qual a abertura nasal é situada no topo, o que sugere o desenvolvimento de uma possível probóscide. Apresentam fórmula dentária reduzida, os incisivos são longos e fortes, com dois pares superiores e um par inferior, desenvolvidos em enormes "presas" e apresentando esmalte apenas na face labial. Os dentes pós-caninos possuem coroa baixa, são tetracuspidados (exceto P2 e p2 que são tricuspidados) e com tendência à bilofodontia (Paula-Couto, 1979), portanto, os pré-molares têm aspecto molariforme.

Desde a descrição do grupo, múltiplas hipóteses já foram levantadas a respeito de suas relações filogenéticas com outras ordens de mamíferos, principalmente placentários. Alguns autores propuseram o parentesco entre os pirotérios e proboscídeos, principalmente, devido à presença de dentição bilofodonte, dentes incisivos especializados em "presas" e morfologias do carpo e metacarpo (Ameghino 1895, 1897; Loomis 1914). Outros autores referem essas similaridades entre pirotérios e proboscídeos como convergências e sugerem seu relacionamento com os xenungulados
(Simpson 1945) ou marsupiais diprotodontes (Lydekker 1893; Loomis 1921). Recentemente, Billet (2010), com base em características craniodentais, propõe relações filogenéticas com os Notoungulata, mais especificamente com *Notostilops*, um notoungulado Casamaiorense (Eoceno), corroborando as idéias de Scott (1913) e Patterson (1977), que já haviam levantado as possíveis relações de parentesco entre Pyrotheria e Notoungulata.

Poucas são as espécies conhecidas pertencentes a este grupo. A família Pyrotheriidae foi criada com base no gênero *Pyrotherium* Ameghino, 1888 (Ameghino, 1889) e, praticamente, todos os estudos realizados sobre os membros desta família utilizam apenas as características dentárias. O gênero *Pyrotherium* é registrado para os sedimentos paleógenos da Argentina (*Pyrotherium romeroi*) e Bolívia (*Pyrotherium macfaddeni*) e tem sido encarado como o principal fóssil guia da idade deseadense (Marshall *et al.*, 1986a). A espécie tipo *Pyrotherium romeroi* foi proposta com base em um incisivo e dois pré-molares (P1-2) superiores. Posteriormente, diversos outros materiais dentários, cranianos (incluindo crânio e mandíbula praticamente completos) foram atribuídos ao gênero *Pyrotherium*. Porém, fósseis do esqueleto pós-craniano são mal conhecidos, sendo *P. romeroi* praticamente a única espécie da ordem com elementos do pós-crânio descritos, sendo o representante melhor conhecido da família Pyrotheriidae (Loomis, 1914).

Outros representantes do grupo, pobremente conhecidos, são: *Propyrotherium* Ameghino, 1901 (Mustersense da Patagonia), *Griphodon* Anthony, 1924 (Eoceno do Peru), *Baguatherium* Salas *et al.*, 2006 (Oligoceno Inferior do Peru), com dúvidas *Carolozittelia* Ameghino, 1901 (Eoceno da Patagônia), *Colombitherium tolimense* Hoffstetter, 1970 (Eoceno Superior da Colômbia) e *Proticia venezuelensis* Patterson, 1977 (Eoceno da Venezuela) (Sánchez-Villagra *et al.*, 2000; Billet *et al.*, 2010).

A ordem Pyrotheria foi assinalada para a Formação Tremembé com base em elementos pós-cranianos (principalmente vértebras cervicais associadas a fragmentos de fêmur e tíbia). Alvarenga *et al.* (2005) apresentam estes materiais como sendo de tamanho compatível aos de *Pyrotherium romeroi* e descrevem características que acreditam ser típicas da ordem Pyrotheria. Posteriormente, Couto-Ribeiro & Alvarenga (2009) registram um fragmento maxilar esquerdo contendo P4-M2 e um fragmento de maxilar direito contendo M3, tais materiais são provenientes dos mesmos sedimentos do material inicialmente atribuído à ordem.

### 1.2.5. Situação atual de pesquisa na Formação Tremembé

Atualmente, o sítio geológico/paleontológico Fazenda Santa Fé é o afloramento que recebe o maior número de estudantes e pesquisadores de várias universidades e instituições. Uma instituição que merece destaque é o Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), localizado a poucos quilômetros deste afloramento, pois tem se dedicado à coleta e pesquisa nestes sedimentos. Possui uma coleção paleontológica que reúne inúmeros materiais, principalmente de vertebrados, procedentes da Fm. Tremembé.

A iniciativa de criar esta coleção foi dada por Herculano Alvarenga (atual diretor do museu acima citado) que desde 1976 tem feito visitas regulares aos afloramentos da Bacia de Taubaté, reunindo e registrando por meio de publicações vários fósseis procedentes da Fm. Tremembé. Alvarenga também realizou um trabalho junto aos operários e administradores das mineradoras locais, motivando-os e ensinando-os sobre a importância da jazida fossilífera em que trabalham. Hoje, o MHNT além de receber o apoio dos membros da mineradora, conta com uma equipe que, periodicamente, realiza saídas de campo às localidades acima mencionadas.

Vale ressaltar que apesar de muito material ser perdido durante a exploração da argila é, principalmente, por meio da atividade dessas empresas extrativas que se tem acesso aos fósseis, visto que a utilização de máquinas pesadas é essencial para a retirada das camadas sedimentares. Seria praticamente inviável se a exploração do terreno tivesse por objetivo unicamente a pesquisa paleontológica, pois o tempo dispensado e os custos seriam altíssimos frente ao volume de fósseis obtidos.

Apesar dos numerosos estudos paleontológicos já realizados com o material fossilífero da Fm. Tremembé, muito ainda deve ser feito. Em relação ao conhecimento dos mamíferos, desde o mais abrangente trabalho sobre o grupo (Soria & Alvarenga, 1989), pouco foi acrescido sobre a mastofauna fóssil da Bacia de Taubaté, ainda que nos últimos anos têm sido encontrados nestes sedimentos restos de mamíferos. Estes novos achados contribuem para a discussão da idade e a relação de sua fauna, principalmente, com comunidades fósseis de mamíferos patagônicos e bolivianos. Ressalta-se ainda, a importância da Bacia de Taubaté por abrigar os únicos mamíferos de idade oligomiocênica conhecidos, até o momento, no Brasil.

# 2. OBJETIVOS

- Reavaliação dos materiais de mamíferos já descritos para a Fm. Tremembé, bem como o estudo e a descrição de materiais inéditos (recém-coletados), a fim de aprimorar a identificação de alguns grupos e ampliar o conhecimento da diversidade da fauna extinta da Bacia de Taubaté.
- Comparação da paleomastofauna da Fm. Tremembé com a fauna daquelas formações de idade equivalente na América do Sul, permitindo novas discussões sobre o paleoambiente e paleoclimatologia da Bacia de Taubaté.
- Acrescentar informações a respeito da datação da Fm. Tremembé. Discutir sua idade com base nos mamíferos encontrados nestes sedimentos, sendo que cada táxon presente contribui de alguma maneira para apurar a cronologia desta localidade.

# **3. MATERIAIS E MÉTODOS**

# 3.1. Abreviações Institucionais

DGM	Divisão de Geologia e Mineralogia do DNPM/Rio de Janeiro, Brasil
DNPM	Departamento Nacional da Produção Mineral/Rio de Janeiro, Brasil
IG	Instituto Geológico/São Paulo, Brasil
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"/Buenos Aires, Argentina
MHNT	Museu de História Natural de Taubaté/Taubaté, São Paulo, Brasil
MLP	Museo de La Plata/La Plata, Argentina
MN	Museu Nacional/Rio de Janeiro, Brasil
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo/São Paulo, Brasil
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeio/Rio de Janeiro, Brasil

Vários materiais analisados neste estudo encontram-se depositados no MN/UFRJ e comumente estes exemplares são citados na literatura com a sigla MNRJ, entretanto neste estudo, a sigla utilizada para designar estes materiais é MN, visto que a instituição na qual estão depositados é denominada apenas Museu Nacional.

# 3.2. Abreviações dentárias

Dentes	Dentes	
decíduos	permanentes	
Di1/di1	I1/i1	primeiro incisivo superior/primeiro incisivo inferior
Di2/di2	12/i2	segundo incisivo superior/segundo incisivo inferior
Di3/di3	I3/i3	terceiro incisivo superior/terceiro incisivo inferior
Dc/dc	C/c	canino superior/canino inferior
	P1/p1	primeiro pré-molar superior/primeiro pré-molar inferior
Dp2/dp2	P2/p2	segundo pré-molar superior/ segundo pré-molar inferior
Dp3/dp3	P3/p3	terceiro pré-molar superior/ terceiro pré-molar inferior
Dp4/dp4	P4/p4	quarto pré-molar superior/ quarto pré-molar inferior
	M1/m1	primeiro molar superior/ primeiro molar inferior
	M2/m2	segundo molar superior/ segundo molar inferior
	M3/m3	terceiro molar superior/ terceiro molar inferior

### 3.3. Materiais de estudo

Os materiais fósseis aqui estudados (Anexo I) foram coletados em sua grande maioria por Herculano Alvarenga em um dos afloramentos (Fazenda Santa Fé) da Bacia de Taubaté, mais precisamente a 590 metros de altitude, entre as coordenadas 22°57'S de latitude e 45°32'W de longitude. Encontram-se preparados e depositados nas coleções paleontológicas do DNPM, IG, MHNT e MN. Incluem poucos materiais póscranianos e inúmeros dentes (incisivos, caninos, pré-molares e molares), sendo alguns decíduos. Vários desses dentes encontram-se isolados, outros associados em séries dentárias anexadas a porções de mandíbula e/ou de maxila superior. A maioria, dos dentes está completa, podendo se observar a morfologia das cúspides.

### 3.4. Métodos

Os exemplares aqui estudados foram comparados com formas semelhantes de outras localidades de mesma idade (ou idades semelhantes) da América do Sul, especialmente da Argentina e Bolívia, por meio de comparações diretas com os fósseis depositados nas coleções paleontológicas do MACN e do MLP (Anexo II). Em alguns casos as comparações tiveram que ser feitas por meio de fotografias e desenhos da literatura. Também, foram utilizados para efeitos comparativos, esqueletos de diversos mamíferos atuais, especialmente marsupiais e cingulados, depositados na Coleção de Mamíferos do MHNT e do MZUSP (Anexo III).

Os materiais foram fotografados com dois modelos diferentes de câmera digital: Kodak DX 6490 e Olympus X-760 6.0 megapixel e, quando necessário, observados e fotografados em estereomicroscópio Opton modelo Tim-2T equipado com câmera digital DCM-35. Utilizou-se a impregnação de Cloreto de Amônio em alguns exemplares, a fim de melhorar a visualização do material para realizar as fotografias. As medições do material foram feitas com paquímetro digital de 0,1mm de precisão. Todas as medidas foram expressas em milímetros, sendo que nas tabelas aqueles valores apresentados entre parênteses referem-se a medidas aproximadas.

A nomenclatura taxonômica para os Metatheria segue Marshall *et al.* (1990) e Rougier *et al.* (1998), enquanto para os outros grupos de mamíferos seguem McKenna & Bell (1997). A terminologia utilizada na descrição da osteologia pós-craniana segue Muizon (1998) e Argot (2001, 2002, 2003a, b e c, 2004), sendo que a nomenclatura do tarso segue, principalmente, Szalay (1994). A terminologia para a orientação das faces dentárias (Fig.11) segue Smith & Dodson (2003). Já as estruturas dentárias (Fig.12) foram nomeadas de acordo com van Valen (1966), Madden (1990), Hand (1990) e Goin & Pardiñas (1996).

As dimensões referentes a *Cladosictis* PU 015046, PU 015702 e a *Sipalocyon* PU 015154 foram retiradas de Argot (2003b) e aquelas referentes a *Pyrotherium macfaddeni* foram retiradas de Shockey & Daza (2004).

Alguns exemplares originais de *Taubatherium paulacoutoi*, DGM-1093-M (fragmento maxilar direito com m2 muito incompleto); IG-370-V (fragmento de maxilar esquerdo com a porção basal de M1-2); MN 3897-V (fragmento de pré-maxilar direito com I3; fragmento de maxila esquerda com C, P1-2 e raízes de P3; fragmento de maxila direita com C-P1; fragmento de maxila direita com M1-2); MN 4111-V (fragmento de maxilar direito com M1-2); MN 4120-V (P1 esquerdo com raiz fraturada); assim como os exemplares de *Paulacoutomys paulista* (MN 4082-V) e *Sallamys? minutus* (MN 5016-V), não foram analisados diretamente, pois não foram localizados ou estavam indisponíveis nas coleções em que se encontram depositados. Sendo assim, as informações referentes a estes materiais foram retiradas da literatura. Entretanto, *Paulacoutomys paulista* foi analisado por meio de uma réplica do holótipo, existente no Museu de História Natural de Taubaté (MHNT-VT-1952).



Fig.11. Terminologia utilizada para orientação das faces dentárias. Modificado de Smith & Dodson (2003).



Fig.12. Representação esquemática com a terminologia utilizada para descrição dos dentes molares de Molossidae (A, superior e B, inferior) e Notoungulata (C, superior e D, inferior). Modificado de van Valen (1966), Hand (1990) e Madden (1990).

# 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram analisados todos os mamíferos fósseis conhecidos e provenientes da Formação Tremembé (com exceção daqueles materiais mencionados em Materiais e Métodos, p.34) e que estão relacionados no Anexo I. Além disso, foram também comparados a outros materiais provenientes de outras Formações fossilíferas da América do Sul que estão relacionados no Anexo II.

# 4.1. Metatheria

Os espécimes de metatérios procedentes da Fm. Tremembé (Bacia de Taubaté) apresentam diferentes morfótipos, que devem pertencer a três táxons distintos, seguramente novas espécies. Estes materiais aqui denominados táxon 1, táxon 2 e táxon 3 são reapresentados, comparados e descritos com mais detalhes.

# 4.1.1. Táxon 1



Representado por um canino superior direito (MHNT-VT-1400) associado a um fragmento de maxilar direito com M2 e M3 (MHNT-VT-1401) e mais um canino inferior esquerdo (DGM-1094-M), não associado aos materiais anteriores. Este material (Fig. 13 e 14) é aqui identificado como um Metatheria, Sparassodonta, Borhyaenoidea da família Proborhyaenidae Ameghino, 1894, gen. et sp. indet.

O canino superior direito (MHNT-VT-1400) e o canino inferior esquerdo (DGM-1094-M) são morfologicamente muito semelhantes. Ambos estão quase completos, apenas fragmentados na base de suas coroas. São muito curvos e pontiagudos, apresentam "ranhuras" longitudinais ao longo da coroa e, na face lingual, exibem um profundo sulco longitudinal, mais acentuado no canino inferior (Fig. 14A e B).

O fragmento de maxilar direito (MHNT-VT-1401) possui o M2 e o M3, perfeitamente, preservados e esses molares são extremamente similares entre si, porém o M3 é maior tanto em comprimento como em largura (Tabela 3) (Fig.14). No M2 é possível observar que as raízes são longas e muito robustas. Ambos os dentes são muito estreitos no sentido labiolingual e, quando comparados com o típico padrão tribosfênico, os molares são estruturalmente muito simplificados. O protocone é reduzido em M2 e

extremamente reduzido (quase ausente) em M3, porém, suas raízes são de fácil visualização em ambos os dentes. O paracone e o metacone são conectados em toda sua altura, separados apenas em suas porções mais apicais, sendo o metacone muito mais desenvolvido que o paracone. A cúspide estilar B é pequena e une-se ao paracone por uma pré-paracrista curta.

#### Tabela 3. Dimensões\* (mm) do táxon 1.

Comprimento mesiodistal do canino inferior (DGM-1094-M)	13.3
Largura labiolingual do canino inferior (DGM-1094-M)	9.2
Comprimento mesiodistal do canino superior (MHNT-VT-1400)	14.8
Largura labiolingual do canino superior (MHNT-VT-1400)	10.2
Comprimento mesiodistal do M2 (MHNT-VT-1401)	18.0
Largura labiolingual do M2 (MHNT-VT-1401)	8.7
Comprimento mesiodistal do M3 (MHNT-VT-1401)	19.3
Largura labiolingual do M3 (MHNT-VT-1401)	9.2

\* As medidas foram feitas na base da coroa de cada dente

Os caninos DGM-1094-M e MHNT-VT-1400, diferentemente daqueles dos Borhyaenidae, são muito mais curvos e pontiagudos; a região extra-alveolar é muito maior do que se pode observar, por exemplo, em *Borhyaena* e *Pharsophorus* (Fig.15). Goin (1995) descreve que algumas formas de Borhyaenidae desenvolveram adaptações a hábitos ossífagos. Esta adaptação com certeza deve estar relacionada ao ápice arredondado das coroas dos caninos (e também de outros dentes), ou seja, pouco pontiagudo. Assim como o exemplar de Tremembé, *Arminiheringia auceta* (um Proborhyaenidae proveniente dos depósitos de Casamaiorense da Patagônia argentina) também apresenta várias "ranhuras" ao longo da coroa de seus caninos e, na face lingual, um sulco profundo (Fig.16). Porém, as "ranhuras" presentes em *Arminiheringia* são mais conspícuas do que as observadas em DGM-1094-M e MHNT-VT-1400.

A presença deste sulco também pode ser observada em *Callistoi vincei* (um Proborhyaenidae proveniente dos depósitos da Província de Salta, Argentina). Marshall *et al.* (1990) e Babot *et al.* (2002) propõem algumas características dentárias diagnósticas para os Proborhyaenidae, dentre elas os caninos com raiz aberta e o sulco lingual presente. Nos exemplares de Tremembé não é possível constatar a abertura da raiz, pois os dentes estão quebrados na base de suas coroas, mas a impressão é de que esta característica também está presente.

A compressão no sentido labiolingual observada nos molares de MHNT-VT-1401 não é tão intensa quanto à observada em *Thylacosmilus* (família Thylacosmilidae). O paracone e o metacone mesmo separados em suas porções mais apicais, diferenciam-se dos de *Callistoi vincei* (Babot *et al.*, 2002) por apresentarem ambos os ápices em orientação vertical. Como é característico a todos os Borhyaenoidea (Muizon, 1999), hipercarnívoros, o espécime MHNT-VT-1401 também mostra modificações em seus dentes para adaptação a esta dieta, verificada em seus molares por meio da redução do protocone, paracone, plataforma estilar e cúspides estilares; da mesma forma, também, há tendência de fusão do paracone e metacone e o aumento no tamanho da pósmetacrista. Comparando os membros do grupo, nota-se que há diferenças notáveis no grau de redução do paracone nos diferentes táxons, porém o metacone é sempre mais desenvolvido que o paracone. Em MHNT-VT-1401, assim como ocorre em *Callistoi* (Babot *et al.*, 2002), a cúspide estilar B é pequena e une-se ao paracone por uma préparacrista curta.

Portanto, DGM-1094-M definido por Soria & Alvarenga (1989) como um Borhyaenidae (Borhyaeninae) é aqui designado, juntamente com MHNT-VT-1400 e MHNT-VT-1401, como pertencente à família Proborhyaenidae, devido à marcante presença do sulco lingual nos caninos e à grande simplificação dos molares superiores que mantêm quase somente as estruturas de corte.



Fig.13. Vista labial dos molares (A) e canino (B) superiores direitos de MHNT-VT-1400 e canino (C) inferior esquerdo de DGM-1094-M. Observar as setas brancas em C que mostram as várias "ranhuras" presentes na coroa. Barra de escala=1cm.



Fig.14. Vista lingual do canino (A) inferior esquerdo de DGM-1094-M; canino (B) e molares (C) superiores direitos de MHNT-VT-1400. Barra de escala=1cm.



Fig.15. Caninos inferiores direitos de *Borhyaena excavata*, MACN-A-649 (A) e MACN-A-651 (B). Canino inferior esquerdo de *Pharsophorus lacerans*, MACN-A-52-391 (C). Barra de escala=1cm.



Fig.16. *Arminiheringia auceta*. Canino superior esquerdo (A, MACN-A-10972) e mandíbula (B, MACN-A-10970) com caninos inferiores que exibem o conspícuo sulco lingual (indicado pela seta).

# 4.1.2. Táxon 2

Representado por duas vértebras, sendo uma lombar (L5?), associadas a uma tíbia e uma fíbula esquerdas, faltando a extremidade proximal de ambas, além do astrágalo e do calcâneo esquerdos completos e de seis falanges. Todos os ossos estão associados sob a sigla e o número MHNT-VT-1101 (Fig.17). Este material é aqui identificado como um Metatheria, Sparassodonta, Borhyaenoidea da família Hathliacynidae Ameghino, 1894; gen. et sp. indet.

O processo neural, a pré-zigapófise direita, ambas as pós-zigapófises e os processos transversos da vértebra lombar (L5?) não estão preservados. Pode-se observar, apenas, a base do processo transverso esquerdo que está localizado um pouco abaixo da junção do corpo vertebral com o pedículo da pré-zigapófise. Somente, a parte basal da anapófise está preservada, onde uma pequena projeção sugere uma estrutura muito reduzida. Verifica-se a presença de um conspícuo processo mamilar (Fig.17). O corpo vertebral, em vista lateral, apresenta a face ventral côncava, tendo suas extremidades cranial e caudal projetadas ventralmente. O canal neural, assim como o corpo vertebral possuem o diâmetro transverso maior que o diâmetro dorsoventral (Tabela 4). A outra vértebra pertencente a este indivíduo é um pouco menor que a vértebra anterior (Tabela 5). Por estar bastante fragmentada, poucas observações puderam ser feitas, pois praticamente todas as estruturas estão rompidas. O assoalho do canal neural desta vértebra é extremamente côncavo em vista anterior e, embora as superfícies articulares do corpo vertebral sejam anfiplanas, exibe uma característica incomum às vértebras de mamíferos, que é a presença de grandes forames laterais no corpo vertebral, dando impressão de forames pneumáticos, típicos de aves.

#### Tabela 4. Dimensões (mm) de L5? de MHNT-VT-1101.

Diâmetro transverso da faceta articular cranial do corpo vertebral = 8.4Diâmetro dorsoventral da faceta articular cranial do corpo vertebral = 6.5Diâmetro transverso da faceta articular caudal do corpo vertebral = 9.6Diâmetro dorsoventral da faceta articular caudal do corpo vertebral = 7.1Largura transversa do canal neural = 6.8Altura dorsoventral do canal neural = 3.8Comprimento craniocaudal da vértebra = 16.8



Fig.17. Exemplar MHNT-VT-1101, representado por duas vértebras, tíbia, fíbula, astrágalo e calcâneo, todos esquerdos e mais falanges, todos associados e pertencentes ao mesmo indivíduo. A seta indica o conspícuo processo mamilar, também conhecido em alguns Hathliacynidae. Barra de escala=1cm.

# Tabela 5. Dimensões (mm) da vértebra (?) de MHNT-VT-1101.

Largura transversa da faceta articular cranial do corpo vertebral = (7.3)Altura dorsoventral da faceta articular cranial do corpo vertebral = 7.2 Largura transversa da faceta articular caudal do corpo vertebral = (7.7)Altura dorsoventral da faceta articular caudal do corpo vertebral = 7.4 Comprimento craniocaudal da vértebra = 15.6

A tíbia esquerda, na qual falta a extremidade proximal, apresenta a diáfise comprimida lateromedialmente e com curvatura sigmóide em vista anterior, adotando um formato triangular em corte transversal (Tabela 6). Possui uma crista anterior na parte distal da diáfise (crista tibial) bem evidente. Na extremidade distal o maléolo tibial é extremamente grande, com um evidente sulco posterior, certamente para a passagem do tendão do músculo tibial posterior (Fig.18B). A superfície que se articula com o astrágalo divide-se em duas facetas: faceta tibioastragalar medial e faceta tibioastragalar lateral. A primeira, junto ao maléolo tibial, é a mais ampla e articula-se com a face medial do astrágalo. A segunda faceta, que se articula com a tróclea do astrágalo, é bem menor que a anterior e forma um ângulo de guase 90º com ela (Fig.18B). Junto à face lateral do extremo distal da tíbia a articulação tibiofibular é, também, contígua com a tibioastragalina. É interessante observar a contiguidade das superfícies articulares fibular e astragalinas. A articulação tibiofibular distal ampla (Fig.18C) sugere uma grande amplitude de movimento tibiofibular de rotação, comparável à prono-supinação observada no antebraço de primatas. A fíbula esquerda (Tabela 7), na qual igualmente falta a porção proximal, apresenta-se como uma haste retilínea com secção triangular, formando uma forte crista medial.

	MHNT* VT-1101	Cladosictis PU 015046	Cladosictis PU 015702
Diâmetro anteroposterior da diáfise	5.7	7.6	9.4
Diâmetro transverso da diáfise	3.5	4.8	6.8
Largura transversa da epífise distal	7.8	10.6	11.3
Comprimento anteroposterior da epífise distal	6.9	13.1	12.8
Largura transversa do maléolo	4.2	4.7	6.5
Comprimento anteroposterior do maléolo	5.2	4.2	(5.5)

# Tabela 6. Dimensões (mm) da tíbia esquerda de MHNT-VT-1101.

### Tabela 7. Dimensões (mm) da fíbula esquerda de MHNT-VT-1101.

Diâmetro anteroposterior medido no centro da diáfise = 2.5 Diâmetro transverso medido no centro da diáfise = 3.5 Largura transversa da epífise distal em vista distal = 6.9 Comprimento anteroposterior da epífise distal em vista distal = 5.8

No astrágalo (Tabela 8) pode-se observar um alongamento anteroposterior da faceta astragalotibial lateral, a qual invade anteromedialmente o colo do astrágalo. Tal faceta além de ser convexa em vista medial ela é, praticamente, ortogonal à faceta astragalotibial medial, formando um ângulo agudo entre estas facetas (Fig.19A e C). Devido a este ângulo e à profundidade da faceta astragalotibial medial, forma-se uma grande área de contato para articulação com a faceta correspondente da tíbia. A faceta astragalotibial lateral forma um ângulo obtuso (~170°) com a faceta astragalofibular que é pequena e possui contorno triangular. Em vista dorsal a cabeça do astrágalo apresenta a faceta astragalonavicular oblíqua. Já na face plantar (Fig.19B) observa-se a presença de uma ampla faceta sustentacular que se estreita e dirige-se à tuberosidade medial plantar astragalar; a cabeça astragalonavicular é expandida e com uma ponta orientada dorsomedialmente (Fig.19C).

Tabela 8. Dimensões	(mm)	do astrágalo	de MHNT-VT-1101.
---------------------	------	--------------	------------------

	MHNT-VT-1101	Sipalocyon PU 015154
Comprimento total	10.4	13.3
Maior largura transversal	8.4	10.1
Largura da faceta tibioastragalar lateral	(2.6)	(2.7)
Comprimento da faceta tibioastragalar lateral	(6.6)	(7.4)

O calcâneo possui a faceta sustentacular com contorno retangular, sendo sua dimensão anteroposterior maior que a lateromedial (Tabela 9). A margem posterior desta faceta é voltada dorsalmente e a margem anterior chega a contatar a faceta

calcaneocubóide (Fig.20A e B). A faceta calcaneoastragalar é maior que a faceta calcaneofibular, sendo a primeira orientada anteromedialmente e a segunda posterolateralmente. Estas duas facetas são separadas da faceta sustentacular por um profundo sulco calcâneo. Observa-se, ainda, a presença de um processo peroneal dotado de um conspícuo sulco para o tendão do músculo *peroneus longus* (Fig. 20A e C).

Tabela 9. Dimensões (mm) do calcâneo de MHNT-VT-1101.	
---	--

	MHNT-VT-1101	Sipalocyon PU 015154	Cladosictis PU 015046
Comprimento total	16.9	20.7	23.0
Comprimento do tubérculo do calcâneo (até a faceta calcaneoastragalar)	(9.0)	(9.5)	(12.5)
Largura do tubérculo no comprimento médio	4.0	4.3	4.7
Altura do tubérculo no comprimento médio	4.5	6.3	7.0
Máxima largura entre as facetas calcaneoastraga e sustentacular	ılar 9.5	10.8	11.5

As seis falanges, sendo três proximais (Tabela 10) (duas completas e uma sem a extremidade distal), duas intermediárias (ambas fragmentadas) e uma distal (ungueal) comprimida mediolateralmente e, praticamente, retilínea. As falanges não são identificadas a que dedos pertencem.

# Tabela 10. Dimensões (mm) da maior falange proximal de MHNT-VT-1101.

Comprimento total = 9.0 Diâmetro transverso da faceta articular proximal = 3.8 Diâmetro dorsoventral da faceta articular proximal = 2.8



Fig.18. Vista posterior da fíbula e da tíbia (A e B) e lateral da tíbia (C) esquerdas de MHNT-VT-1101. Observar a ampla superfície articular tibiofibular distal. Barra de escala=1cm.



Fig.19. Astrágalo esquerdo em vista dorsal (A), plantar (B) e anterior (C) do exemplar MHNT-VT-1101. Abreviações: Atim, faceta astragalotibial medial; Atil, faceta astragalotibial lateral; AFi, faceta astragalofibular; AN, faceta astragalonavicular; Su, faceta sustentacular; Tmp, tuberosidade medial plantar. A seta branca em B e em C aponta o tubérculo distal, sendo que em C também é possível observar a projeção da faceta astragalonavicular e sua orientação dorsomedial. Sem escala; medidas ver tabela 5.



Fig.20. Calcâneo esquerdo (coberto com cloreto de amônio) em vista dorsal (A), plantar (B) e anterior (C) do exemplar MHNT-VT-1101. Abreviações: Su, faceta sustentacular; CaA, faceta calcaneoastragalar; CaFi, faceta calcaneofibular; CaCu, faceta calcaneocubóide; PP, processo peroneal. A seta branca em C mostra a orientação da faceta calcaneoastragalar. Sem escala; medidas ver tabela 6.

Embora a parte basal da anapófise esteja preservada, uma pequena projeção sugere ser ela bastante reduzida, mesma condição descrita para *Cladosictis*, cuja anapófise é claramente reduzida em L5 e ausente em L6. Outra similaridade com *Cladosictis* é a presença de um conspícuo processo mamilar (Argot, 2003b).

A diáfise tibial sigmóide, em vista anterior, como observada em MHNT-VT-1101 é uma característica conhecida para *Mayulestes ferox* e *Thylacosmilus atrox* dentre os Borhyaenoidea. Esta curvatura é muito peculiar entre os Didelphidae, Microbiotheriidae e Caenolestidae (Argot, 2004) e, em comparação com alguns didelfídeos atuais como *Monodelphis, Philander* e *Lutreolina*, o aspecto sigmóide da tíbia de MHNT-VT-1101

parece ser pouco acentuado. A faceta tibiofibular distal é muito ampla transversalmente o que sugere um potencial movimento de "prono-supinação", mesma condição que Szalay (1994) descreve para *Sipalocyon gracilis*, um hatliacinídeo miocênico de Santa Cruz (Argentina), marsupial que exibe a articulação tibiofibular distal consideravelmente móvel. Segundo Argot (2002) muitos marsupiais atuais possuem certo deslocamento entre a tíbia e a fíbula, tanto na articulação proximal quanto na distal, sendo que o maior grau de mobilidade entre estes ossos está relacionado com formas arborícolas. Para *Cladosictis*, Argot (2003b) sugere que a articulação tibiofibular distal permite um amplo movimento anteroposterior.

Uma característica comum a todos os borienóideos, a vários táxons de marsupiais paleocênicos de Itaboraí, observada em Pucadelphys (Szalay, 1994), e também presente no astrágalo de MHNT-VT-1101, é a formação de um ângulo agudo entre as facetas astragalotibial lateral e astragalotibial medial. Este ângulo somado à profundidade da faceta astragalotibial medial forma uma grande área de contato para articulação com a faceta correspondente da tíbia, exatamente como descrito por Argot (2003b) para Sipalocyon. A faceta astragalotibial lateral forma um ângulo obtuso (~170°) com a faceta fibuloastragalina que é pequena e possui contorno triangular. Já na face plantar uma condição observada em MHNT-VT-1101 e também presente em Sipalocyon, colocada por Szalay (1994) como comum às formas do Paleógeno, é a presença de uma ampla faceta sustentacular que se estreita e dirige-se em direção à tuberosidade medial plantar do astrágalo. A cabeça do astrágalo é ligeiramente oblígua em vista anterior e diferente, por exemplo, de Prothylacinus e, mais uma vez, concorda com a condição presente em Sipalocyon (Argot, 2003a); a faceta astragalonavicular, além de expandida medialmente, é dotada de um tubérculo distal astragalar, sendo, com uma ponta orientada dorsomedialmente, formada na faceta astragalonavicular, que, segundo Argot (2003b), é a principal característica do astrágalo de Sipalocyon. No calcâneo, diferentemente de Mayulestes, Lycopsis, Thylacosmilus e Borhyaena, a faceta calcaneoastragalar de MHNT-VT-1101, em vista anterior, é ligeiramente orientada dorsomedialmente (Fig.17C), exatamente como em Sipalocyon (Argot, 2004). Além das descrições feitas para o astrágalo de MHNT-VT-1101, outra condição presente neste exemplar e válida também para Sipalocyon e Cladosictis (Argot, 2003b) é a presença de um reduzido processo peroneal dotado de um conspícuo sulco para o tendão do músculo peroneus longus.

Assim, o exemplar MHNT-VT-1011 por seu tamanho e morfologia é aqui interpretado como pertencente à família Hathliacynidae, sendo muito próximo de *Sipalocyon gracilis*, principalmente, pela morfologia do astrágalo e do calcâneo.

# 4.1.3 Táxon 3

De tamanho pouco menor que o táxon 2, é representado por duas vértebras caudais associadas à tíbia e à fíbula direitas, nas quais faltam os extremos distais, uma tíbia esquerda, na qual falta apenas a epífise distal, além de uma falange (proximal?). Todos os ossos associados encontram-se sob a sigla e o número MHNT-VT-1055 (Fig.21). Este material é aqui identificado como um Metatheria Huxley, 1880, *incerta sedis*.



Fig.21. Exemplar MHNT-VT-1055, representado por duas vértebras caudais associadas à tíbia e à fíbula direitas, uma tíbia esquerda, além de uma falange (proximal?) e dois fragmentos de ossos não identificados. Todos os ossos são associados e pertencem ao mesmo indivíduo. Barra de escala=1cm.

As duas vértebras caudais associadas (sem epífises em ambas as extremidades) são referidas à porção posterior da cauda, sendo uma mais robusta que a outra (Tabela 11). Com certeza a vértebra menor pertence a uma localização mais distal na região posterior da cauda em relação à vértebra maior. Ambas são alongadas no sentido craniocaudal, possuem zigapófises e processos transversos extremamente reduzidos.

Na tíbia esquerda falta apenas a epífise distal, e na tíbia direita falta boa parte da extremidade distal. Ambas possuem diáfise pouco comprimida lateromedialmente com secção transversa triangular, praticamente retilínea em vista anterior e com a crista tibial

bem marcada na parte distal da diáfise (porém, menos intensa que no táxon 2) (Fig.22). Na extremidade proximal, a faceta articular lateral com o fêmur é maior que a medial (Tabela 12). Já a faceta articular proximal, que se articula com a fíbula, além de muito larga transversalmente é orientada lateroposteriormente (Fig.23).

Na fíbula direita falta a extremidade distal e a epífise proximal. A diáfise é igualmente retilínea, como a da tíbia descrita acima, e triangular em corte transversal devido ao desenvolvimento da crista interóssea que se estende em direção à tíbia.

A falange, supostamente proximal, é curva e forma uma concavidade ventral; a faceta articular proximal é plana e de formato circular (Tabela 13).



Fig.22. Vista anterior da tíbia esquerda do táxon 2 (A) em comparação com a tíbia esquerda do táxon 3 (B). Barra de escala=1cm.



Fig.23. Vista posterior (A) e vista proximal (B) da tíbia direita de MHNT-VT-1055. As setas indicam a faceta de articulação com a fíbula. Sem escala; medidas ver tabela 12.

# Tabela 11. Dimensões (mm) das vértebras caudais de MHNT-VT-1055.

	maior	menor
Menor medida dorsoventral do corpo vertebral	3.0	2.2
Menor medida transversa do corpo vertebral	2.7	2.1
Comprimento craniocaudal da vértebra	(15.4)	(13.5)

#### Tabela 12. Dimensões (mm) da tíbia de MHNT-VT-1055 em comparação com Cladosictis.

	MHNT*	Cladosictis	Cladosictis
	VT-1055	PU 015046	PU 015702
Comprimento da tíbia	62* *	96.4	(113.7)
Máxima largura transversa da epífise proximal	9.5	15.2	19.2
Máximo comprimento anteroposterior da epífise proximal	8.3	15.0	18.8
Diâmetro anteroposterior medido no centro da diáfise	4.3	7.6	9.4
Diâmetro transverso medido no centro da diáfise	3.3	4.8	6.8

\* Medidas somente da tíbia esquerda de MHNT-VT-1055

\*\* O comprimento da tíbia de MHNT-VT-1055 não é total (falta epífise distal)

#### Tabela 13. Dimensões (mm) da falange (proximal?) de MHNT-VT-1055.

Comprimento total = 13.8
Diâmetro transverso da faceta articular proximal = 3.9
Diâmetro dorsoventral da faceta articular proximal = 3.9

Apesar do tamanho similar, este táxon difere do táxon 2, especialmente pelas tíbias e fíbulas bastante retilíneas, bem como pelo discreto desenvolvimento da crista tibial que leva à secção transversa da tíbia ser menos triangular do que observado em MHNT-VT-1011.

A maioria dos didelfídeos atuais possui, aproximadamente, o tamanho da cauda igual ou um pouco maior que o comprimento de cabeça e corpo. O mesmo foi observado por Argot (2003a) em *Prothylacinus patagonicus* (Mioceno, Formação Santa Cruz, Patagônia), que segundo a autora deveria ter entre 25 a 30 vértebras caudais. É possível que MHNT-VT-1055 também obedecesse este padrão, mas como foram encontradas apenas duas vértebras caudais não sequenciais não é prudente fazer tal sugestão, tampouco inferir se a cauda era ou não preênsil.

A morfologia da diáfise tibial de MHNT-VT-1055 é muito semelhante àquela de *Cladosictis patagonica* (Mioceno, Formação Santa Cruz, Patagônia) e de *Prothylacinus*, dois borienóideos que possuem a tíbia, morfologicamente, muito similar. A faceta proximal correspondente com a fíbula, bastante larga transversalmente e orientada lateroposteriormente é outra característica presente nesses táxons (Argot, 2003a, b), o que também pode ser observado em MHNT-VT-1055 e nos didelfídeos atuais. A orientação e as medidas desta faceta dos outros borienóideos não são citadas na literatura. Devido à fragmentação dos poucos elementos ósseos do exemplar acima descrito, e por tratar-se de um material de pouco valor diagnóstico, Couto-Ribeiro *et al.* (2005), com base apenas no tamanho do espécime, atribuíram-no provisoriamente à família Didelphidae. Mas, o porte do exemplar também condiz com o dos membros da família Hathliacynidae.

Apesar da incerteza estar somente quanto à atribuição deste exemplar dentro de uma família, não há dúvidas que este espécime é um metatério devido, principalmente, à orientação da faceta tibiofibular proximal lateroposteriorizada. É plausível pensar que MHNT-VT-1055 seja um Hathliacynidae não apenas devido ao pequeno porte, mas também devido ao aspecto tibial similar ao de *Cladosictis*, apesar do tamanho muito mais diminuto. Mas, como dito anteriormente, estas não são evidências suficientes para alocar este espécime dentro desta família. Sendo assim, o táxon 3 é aqui atribuído a um Metatheria indeterminado.

#### Comentários

Apesar dos exemplares acima descritos exibirem várias características importantes, no momento não parece prudente a nomeação de novo(s) táxon(s) ou alocação dos espécimes em gênero(s) previamente descrito(s), pois ainda há a necessidade de observações diretas com a maioria dos fósseis com os quais foram aqui comparados, além de que estas características visuais, aqui levantadas, deverão ser colocadas, se possível, em um contexto filogenético a fim de auxiliar na obtenção de uma maior precisão taxonômica.

Há uma grande dificuldade em estudar e comparar estes esqueletos pós-cranianos dos metatérios da Fm. Tremembé com outros metatérios de mesma idade, ou de idade semelhante, pois embora os Sparassodonta sejam abundantemente representados em vários sedimentos fossilíferos, relativamente pouco se conhece sobre elementos póscranianos. Em geral, o grupo é registrado, principalmente, por dentes e/ou maxilas/mandíbulas isolados, sendo a morfologia dentária utilizada na maioria dos casos para determinar os táxons. Os poucos esqueletos pós-cranianos de borienóideos conhecidos e estudados são de *Callistoe vincei, Borhyaena tuberata, Cladosictis patagonica, Prothylacinus patagonicus, Pseudonotictis pusillus, Sipalocyon gracilis e Thylacosmilus atrox*, sendo que muitos deles são restos pobremente preservados, com exceção de *Callistoe vincei* cujo holótipo é incrivelmente completo (Szalay, 1994; Babot *et al.*, 2002; Argot, 2003a, b, c). A presença da família Hathliacynidae na Formação Tremembé, reforça a idéia de um paleoambiente lacustre onde uma grande oferta de peixes acontecia em períodos de estiagem, favorecendo a presença de animais oportunistas. Já os Proborhyaenidae deveriam ser os grandes predadores da paleofauna de Taubaté, conjuntamente com aves carnívoras previamente assinaladas na literatura, sendo provavelmente os notoungulados, os mamíferos mais abundantes da Bacia, suas principais presas. O registro deste táxon para a Bacia de Taubaté corrobora com uma SALMA Deseadense para a Fm. Tremembé, visto que esta família é conhecida apenas entre as idades Casamaiorense-Deseadense.

# 4.2. Cingulata

Para o presente estudo, foram examinados todos os materiais previamente estudados desta ordem, acrescido de mais um material inédito constando de dois dentes (MHNT-VT-1088 e MN 4615-V) e outros nove osteodermos.

Os dentes MHNT-VT-1088 e MN 4615-V são pouco fragmentados e de aspecto colunar. MHNT-VT-1088 é bem mais retilíneo em comparação a MN 4615-V, mas ambos apresentam linhas (anéis) de crescimento e possuem o comprimento mesiodistal (5.2mm para MN 4615-V e 6.0mm para MHNT-VT-1088) um pouco maior que a largura labiolingual (4.2mm para MN 4615-V e 4.9mm para MHNT-VT-1088) (Fig.24). É possível que MN 4615-V seja parte da série dentária superior, devido a sua maior curvatura, porém é difícil inferir qual a posição que estes dentes ocupavam, pois foram encontrados isolados e fora de alvéolos.



Fig.24. Dentes atribuídos a *Eocoleophorus glyptodontoides* (A e B, MHNT-VT-1088; C e D, MN 4615-V). Observar em B e D os "anéis de crescimento". Barra de escala=1cm.

As diversas placas atribuídas a este táxon diferem muito em tamanho. As placas móveis têm dimensões que variam entre 33.5mm e 38.5mm de comprimento e com largura de 14.5mm a 18.5mm; as placas fixas variam entre 13.4mm a 26.8mm de comprimento e 13.0mm a 23.5mm de largura (Tabela 14) (Fig.25). Esta variação de tamanho deve estar relacionada à presença de vários indivíduos e a diferentes localizações (posições) das placas na carapaça. Estas placas são morfologicamente muito similares as de outros Dasypodini, sendo as fixas (Fig.26A) de forma hexagonal ou pentagonal, com uma figura principal elevada que ocupa grande parte da superficie dorsal. Nos limites anterolaterais desta figura, pequenas outras figuras periféricas mais baixas (de quatro a seis) formam juntas uma fileira adicional (como em *Dasypus*, mas principalmente como ocorre em *Propraopus*). Tanto a figura principal quanto as periféricas são completamente rodeadas por conspícuos sulcos que apresentam vários orifícios, que variam em número (de 05 a 20 orifícios no sulco que rodeia a figura

principal) entre os exemplares (Fig.25A). A face ventral da placa fixa é ligeiramente côncava, lisa e com alguns pequenos orifícios isolados. A região da sutura lateral, assim como a presente nos tatus atuais, mostra um forte aspecto espicular para melhor conecção com a placa adjacente. Já as placas móveis (das cintas) (Fig.26B) são de forma retangular, com superficie de articulação lisa, bem desenvolvida e mais elevada, separada por um "degrau" da superfície que contém a figura principal. Nesta mesma face duas discretas depressões paralelas percorrem a superfície dorsal no sentido anteroposterior. A figura principal é delimitada por dois conspícuos sulcos que se encontram anteriormente e assumem um formato de "U" invertido, apresentando de cinco a sete orifícios de cada lado (um a dois em *Anadasypus*, três em *Propraopus* e quatro em *Dasypus*) (Carlini *et al.*, 1995), somando um total de 11 a 12 orifícios em cada placa. Na região anterior desta figura principal formam-se pequenas outras figuras secundárias (variando em número entre os espécimes) (Fig.25B), cada qual também rodeada por um sulco contendo pequenos outros orifícios. No extremo posterior e lateroposterior da placa



Fig.25. Diferentes exemplares de *Eocoleophorus glyptodontoides*, materiais cobertos com cloreto de amônio. (A) placas fixas (c, MN 4614-V; d, MN 4610-V; e, MN 4606-V; f, MN 4613-V; g, MHNT-VT-1955; h, MHNT-VT-1468; i, MHNT-VT-1398; j, MHNT-VT-1429; k, MN 4607-V; l, MHNT-VT-1541; m, MHNT-VT-1095; n, MHNT-VT-1395; o, MHNT-VT-1090; p, MHNT-VT-1092; q, MN 4602-V; r, MN 4605-V; s, MN 4609-V; t, MN 4604-V; u, MN 4612-V; v, MN 4601-V; y, MN 4603-V; x, MHNT-VT-1396; z, MHNT-VT-1442; aa, MHNT-VT-1093; bb, MN 4608-V) e (B) placas móveis (cc, MN 4593-V; dd, MN 4594-V; ee, MN 4597-V; ff, MN 4595-V; gg, MN 4611-V; hh, MN 4600-V; ii, MHNT-VT-1098; jj, MN 4596-V; kk, MN 1397-V; II, MN 4598-V; mm, MN 4599-V). Barra de escala=1cm.

	Comprimento	Largura	EP	NO	NFS
Placas Móveis					
MHNT-VT-1397		16.5	(4.9)		
MHNT-VT-1089		15.3			
MHNT-VT-1442		15.8	(4.9)		4
MN 4593-V	33.5	18.5	4.9	12	4
MN 4594-V	38.5	15.6	5.2	11	5
MN 4595-V		18.4	(5.0)	11	
MN 4596-V		14.7	(4.4)		
MN 4597-V		18.3	(4.4)		
MN 4598-V		17.9	(4.7)		
MN 4599-V		14.5	(5.4)		
MN 4600-V			(4.6)		
MN 4611-V		16.3	(4.0		
Placas Fixas					
MHNT-VT-1090		(18.7)	5.3		
MHNT-VT-1092			(6.3)		
MHNT-VT-1093		(19.3)	(5.8)		
MHNT-VT-1095	20.4	16.5	6.0	16	4
MHNT-VT-1395	24.9	20.7	5.8	9	4
MHNT-VT-1396	14.2	14.9	6.0	5	
MHNT-VT-1398	21.5	23.5	6.0	5	6
MHNT-VT-1429	20.2	20.9	5.7	20	6
MHNT-VT-1468	23.5	20.1	7.1	15	4
MHNT-VT-1442*	18.3	14.3	5.0	5	4
MHNT-VT-1541	16.9	21.7	5.2	9	4
MHNT-VT-1955	26.8	22.0	5.5	12	5
MN 4601-V	23.7	21.2	5.6	11	5
MN 4602-V	23.3	15.1	5.3	12	4
MN 4603-V	23.2	15.1	(5.0)		4
MN 4614-V			(5.9)		
MN 4608-V			(5.5)		
MN 4606-V		(15.6)	(6.3)	12	
MN 4607-V	16.2	16.2	8.0	14	5
MN 4609-V	16.7	16.7	6.6	7	5
MN 4604-V	19.2	15.1	6.2	14	4
MN 4605-V		17.9	6.9	9	
MN 4612-V	14.6	14.3	5.4	8	1
MN 4613-V	13.4	13.0	5.0	4	

Tabela 14. Dimensões (mm) de diversos osteodermos de Eocoleophorus glyptodontoides.

EP = espessura das placas

NO = número de orifícios presentes no sulco que circundam a figura principal

NFS = número de figuras secundárias

\*= este espécime é constituído por 17 placas (móveis e fixas); as medidas foram retiradas de apenas uma placa móvel e uma placa fixa, foram escolhidas as mais preservadas (menos fragmentadas)



Fig.26. Placas ósseas, móvel (A, MHNT-VT-1468) e fixas (B e D, MN 4593-V; C, MN 4594-V; E, MN 4597-V) de *Eocoleophorus glyptodontoides*, cobertas com cloreto de amônio. Sem escala, medidas tabela 14.

Os fragmentos de fêmur (MHNT-VT-559 e MHNT-VT-560) representam a primeira ocorrência nos sedimentos da Fm. Tremembé de material pós-craniano, além das placas, para o grupo Cingulata. Não há associação deste material com nenhuma placa ou dente de *Eocoleophorus glyptodontoides*, porém este material é aqui considerado como pertencente ao mesmo táxon, pois estes fragmentos foram comparados com os gêneros atuais de Dasypodidae (*Tolypeutes, Priodontes, Cabassous, Euphractus* e *Dasypus*) (Fig.27) e, assim como as placas ósseas, apresentam características muito similares àquelas dos Dasypodini.

Os fragmentos de fêmur (MHNT-VT-559 e MHNT-VT-560) pertencem a um indivíduo adulto, pois as epífises proximal e distal estão totalmente fusionadas. O fragmento proximal do fêmur esquerdo (Fig.28A e B) mostra uma fóvea larga e profunda, colo curto e trocanter maior muito desenvolvido (ultrapassando proximalmente a cabeça) e inclinado lateralmente, sendo sua superfície mais proximal plana e oblígua. Da borda anterior deste trocanter desce uma forte crista de cúlmen arredondado (diferente de Euphractus cuja crista é estreita e afilada) em direção à face medial da diáfise. Tal crista é pouco inclinada posterolateralmente em sua porção mais proximal, como ocorre em Dasypus. A fossa trocantérica é rasa e o trocanter menor, que tem início no colo logo abaixo da cabeça, é longo distalmente e tem sua borda dirigida posteriormente, sendo sua morfologia distinta daquela dos outros tatus atuais. Em vista posterior (Fig.28B) há uma depressão intertrocantérica mais discreta do que nos tatus atuais. Já no fragmento distal direito do fêmur (Fig.29), o côndilo medial é maior que o côndilo lateral, apesar do primeiro estar incompleto é possível perceber esta assimetria. O epicôndilo medial é mais desenvolvido que o epicôndilo lateral e, em vista distal, a superfície patelar tem formato de "V", sendo suas bordas altas e bastante projetadas anteriomente. Na face anterior a porção mais distal da diáfise é acentuadamente côncava. Na face posterior, a região poplítea exibe uma grande depressão lateral (local de origem do gêmeo externo) e um tubérculo aductório bem desenvolvido e alongado proximalmente. Essas estruturas, apesar de distintas morfologicamente das de *Eocoleophorus*, também foram observadas nos tatus atuais, porém são indefinidas nos indivíduos jovens e conspícuas nos adultos. Pode-se concluir que *Eocoleophorus glyptodontoides* é um Dasypodini ainda mal conhecido e necessita de que novos materiais auxiliem na sua diagnose como gênero e espécie.



Fig.27. Fêmur de diversos Dasypodidae (A e D) *Dasypus*, (B) *Tolypeutes*, (C) *Cabassous*, (E e F) *Euphractus*, em comparação com (G) fragmento proximal de fêmur de *Eocoleophorus glyptodontoides*. Barra de escala=1cm.



Fig.28. Fragmento proximal de fêmur esquerdo (A, vista anterior) e (B, vista posterior) de *Eocoleophorus glyptodontoides*, coberto por cloreto de amônio. Abreviações: GT, grande trocanter (ou trocanter maior); TM, trocanter menor. Barra de escala=1cm.



Fig.29. Fragmento distal de fêmur direito (A, vista anterior), (B, vista posterior) e (C, vista distal) de *Eocoleophorus glyptodontoides*, coberto por cloreto de amônio. Barra de escala=1cm.

### 4.3. Chiroptera

O material tipo de *Mormopterus faustoi* (MN 3000-V) está preservado em duas placas de folhelho, sendo molde e contramolde (Fig.30). O esqueleto está quase completo, porém faltam alguns ossos, principalmente do crânio. Parte da dentição superior foi preservada, incluindo P4-M3 direitos e um canino (possivelmente superior direito?) (Fig.31), um fragmento dentário esquerdo com parte da série dentária inferior (Fig.32) também está associado a este exemplar.

Como tentativa de implementar a descrição do exemplar é importante assinalar que os molares superiores M1 e M2 são de morfologia similar, apresentam a largura labiolingual (aproximadamente 2.38mm) maior que o comprimento mesiodistal (aproximadamente 1.47mm). Na dentição superior (Fig.31) o hipocone é uma cúspide cônica, elevada e isolada, pois não mantém nenhuma conecção com a pós-protocrista nem com o metacônulo e o protocone. O hipocone é muito mais baixo que o protocone e ambos não apresentam cíngulo basal. Já o parástilo, mesóstilo e metástilo são cúspides bem mais baixas que o paracone e o metacone. O parástilo é bem evidente e tem a forma de um "gancho" nos três molares, sendo que as cristas (pré-paracrista, pósparacrista, pré-metacrista e a pós-metacrista), em vista oclusal, assumem a típica forma de "W" dos dentes molares superiores dos molossídeos. Estas cristas, assim como o paracone e o metacone, não apresentam sinal de desgaste. A protofossa é estreita, profunda e fechada lingualmente por uma pós-protocrista. O M3 é bem mais reduzido que o M1 e o M2. De acordo com Paula Couto (1956), os molares superiores são mais alongados transversalmente do que nas espécies atuais, sendo estes subtriangulares e desprovidos de cíngulo basal interno. Nas espécies recentes o cíngulo basal interno está presente. Os dentes superiores não estão alocados nos seus respectivos alvéolos, diferentemente dos molares inferiores que estão associados a um fragmento de mandíbula esquerda. O ramo mandibular esquerdo (Fig.32) mede 13.27mm de comprimento e apresenta três molares (m1-3) incompletos. Nestes dentes, o paraconido e o metaconido são de tamanho equivalente, porém muito mais baixos que o protoconido, que é a cúspide mais desenvolvida do molar inferior. Todas as cúspides presentes estão orientadas verticalmente. A apófise coronóide e a apófise angular são fortes e muito alongadas; a fossa massetérica é profunda. Segundo Legendre (1984) a presença de molares inferiores miotodontes (com a crista posterior conectada ao entocônido) e apófise coronóide alta (altura igual ao comprimento do segmento m1-3, que é de aproximadamente 5.0mm) são elementos característicos do gênero Mormopterus.

57

Por se tratar do registro mais antigo de molossídeo para a América do Sul, este fóssil é peça importante na interpretação da história evolutiva e biogeográfica desta família. *Mormopterus (Neomops) faustoi* não contribui com a cronologia da Formação Tremembé, visto que é um gênero recente, porém demonstra que no Oligoceno os molossídeos já estavam bem diferenciados.



Fig.30. Material-tipo de *Mormopterus* (*Neomops*) *faustoi* (MN 3000-V). As setas apontam vértebras e impressões de vértebras da longa cauda deste molossídeo. Barra de escala=1cm.



Fig.31. Parte da série dentária superior direita (canino mais p4-m3) de *Mormopterus* (*Neomops*) *faustoi* (MN 3000-V). Barra de escala=1mm.



Fig.32. Hemimandíbula esquerda de *Mormopterus* (*Neomops*) faustoi (MN 3000-V). (A) vista medial e (B) vista lateral. A seta em B aponta o cíngulo labial presente nos molares. O comprimento anteroposterior do ramo mandibular é de 13.27mm e a altura da apófise coronóide à apófise angular é de 6.3mm.

Este morcego Molossidae, insetívoro, certamente aproveitava-se dos inúmeros insetos que pairavam sobre o lago e a presença de outros grupos similares aos atuais, como tatus (Dasypodidae) e roedores (Echymiidae), são animais pertencentes a famílias atuais e podem ser utilizados como caracterizadores do ambiente, partindo do princípio que podemos assumir similaridades entre a fauna atual e a fauna fossilífera. Estes táxons permitem reconhecer ambientes semelhantes e admitem, no mínimo, uma fauna subtropical presente no Brasil no meio do Terciário.

Apesar da presença de ossos tais como vértebras, úmero, rádio, metacarpos, fêmur, tíbia, falanges etc., a descrição original da espécie restringiu-se aos elementos dentários (Paula Couto, 1956), portanto estes ossos pós-cranianos ainda carecem de estudos e, com certeza, são importantes fontes de informações.

# 4.6. Litopterna



O material de Litopterna aqui estudado consta de um calcâneo, um metatarso IV e um fragmento distal de fíbula (Fig.33), todos direitos e pertencentes ao mesmo indivíduo (DGM-1097-M). A família Proterotheriidae foi assinalada para a Formação Tremembé com base no registro destes ossos e até o momento não há material adicional atribuído a esta ordem.

A fíbula possui a diáfise comprimida lateromedialmente (diâmetro anteroposterior de 6.6mm e largura de 4.0mm) e de secção transversa triangular, sendo ligeiramente côncava na face lateral onde um profundo sulco distal está presente; no extremo distal (Fig.33A) as facetas para articulação com o calcâneo e com o astrágalo, são muito alongadas no sentido anteroposterior. O metatarso IV (Fig.33B) é comprimido lateromedialmente, com secção transversal elíptica (Tabela 15), apresentando ligeira concavidade ventral e uma quilha distal (articular) bem desenvolvida. O calcâneo (Fig.33C e D) é comprimido no sentido lateromedial (Tabela 15); o tubérculo é longo com um conspícuo sulco em sua face lateral; a faceta fibular do calcâneo tem o eixo maior oblíquo, é convexa e estende-se desde a porção mais anterior do tubérculo até a mais posterior do colo; a faceta sustentacular é ovóide, espessa, ligeiramente côncava e com seu maior comprimento no sentido anteroposterior; a faceta calcaneoastragalar é bem desenvolvida e estende-se distalmente pelo tubérculo; o colo do calcâneo é longo e a faceta calcaneocubóide é côncava e fortemente oblíqua.

	DGM-1097-M	
Calcâneo		
Comprimento total	66.3	
Comprimento anteroposterior do tubérculo do calcâneo	33.6	
(até a faceta calcaneoastragalar)		
Largura lateromedial do tubérculo no comprimento médio	8.8	
Altura dorsoventral do tubérculo no comprimento médio	16.9	
Máxima largura entre as facetas calcaneoastragalar e sustentacular	21.1	
Espessura da faceta sustentacular	6.5	
Metatarso IV		
Comprimento total	57.3	
Largura lateromedial no meio da diáfise	5.6	
Altura anteroposterior no meio da diáfise	7.2	
Largura lateromedial da quilha distal	5.2	

# Tabela 15. Dimensões (mm) de DGM-1097-M.



Fig.33. Fragmento de (A) fíbula distal em vista lateral; (B) metatarso IV em vista lateral; (C) calcâneo em vista dorsal e (D) calcâneo em vista dorsolateral, todos direitos e pertencentes a um mesmo indivíduo (DGM-1097-M). Abreviações: Su, faceta sustentacular; CaA, faceta calcaneoastragalar; CaFi, faceta calcaneofibular; CaCu, faceta calcaneocubóide.

Até o momento estes são os únicos restos fósseis que representam a ordem Litopterna para a Formação Tremembé. Dentre este material, o calcâneo é o osso mais diagnóstico, pois apresenta a morfologia típica dos Proterotheriidae, sendo relativamente parecido a outros espécimes da família, inclusive com o Proterotheriidae registrado para a Bacia do Acre (Brasil), cujo tamanho também é comparável ao do gênero *Prolicaphrium* Ameghino, 1902 do Mioceno Inferior da Argentina. No futuro, novos registros fósseis de Litopterna para a Formação Tremembé poderão somar importantes informações para o conhecimento deste grupo no Terciário do Brasil.

# 4.7. Astrapotheria



O registro de Astrapotheria para a Formação Tremembé é restrito a um incisivo inferior direito (DGM-1090-M) e um canino inferior esquerdo (MHNT-VT-883), não tendo até o momento nenhum material adicional atribuído a esta ordem.

O incisivo (DGM-1090-M) é bilobado e pequeno em comparação ao dos outros astrapotérios, com cíngulos labial e lingual muito discretos, quase ausentes (Fig.34). Um sulco largo está presente no centro da coroa na face lingual do dente, dividindo-a em duas metades. A altura basoapical da coroa é de 17.1mm, sendo a largura labiolingual de 10.5mm e o comprimento mesiodistal de 17.0mm. A morfologia dos incisivos dos Astrapotheria é bastante característica, não restando dúvidas quanto a sua identificação em nível de ordem.

O canino inferior esquerdo (MHNT-VT-883) também é pequeno em comparação com o de muitos outros representantes da ordem (Fig.35 e 36). É curvo e desgastado, com esmalte presente apenas nas faces laterais do dente. Este tipo de desgaste é típico dos indivíduos adultos de Astrapotheria, pois em um estado mais jovem os dentes possuem esmalte que recobre toda a coroa (Fig.37). A face labial é levemente convexa, ao contrário da face lingual que é plana e apresenta uma leve depressão que percorre a coroa no sentido basoapical. Além de muito menor, também apresenta secção distinta dos Astrapoteriidae argentinos transversal daquela analisados (ex. Astrapothericulus, Astrapotherium e Parastrapotherium). O comprimento total deste dente é de 73.4mm, sendo o diâmetro labiolingual de 18.1mm e o mesiodistal de 24.5mm.

Estes dentes registram com segurança a ordem Astrapotheria para a Formação Tremembé, pois o padrão é típico do grupo. Segundo alguns autores (Scott, 1937; Johnson & Madden, 1997; Kramaz, 2009), as variações de tamanho e morfologia dos caninos em algumas espécies de Astrapotheria, pode ser produto de dimorfismo sexual, devendo ser interpretadas mais como diferenças dimórficas do que taxonômicas. Já o tamanho e a morfologia dos espécimes de Tremembé, que certamente devem representar um único táxon, quando comparados aos diferentes gêneros de astrapotérios, poderiam ser utilizados como diagnósticos em nível genérico.



Fig.34. (A) vista labial e (B) vista lingual do dente incisivo de DGM-1090-M. (C) vista labial e (D) vista lingual do dente incisivo de um Astrapotheriidae patagônico. A seta em vermelho chama a atenção para o diferente desenvolvimento do cíngulo lingual. Barra de escala=1cm.



Fig.35. (A) vista labial, (B) vista lingual do canino inferior esquerdo MHNT-VT-883. Barra de escala=1cm.



Fig.36. Diversos Astrapotheriidae patagônicos (A, B, D e E) comparados com o exemplar de Tremembé (C). Barra de escala=1cm.



Fig.37. Dente canino de um Astrapotheria (Argentina), com pouco desgaste, exibindo esmalte em quase toda a região extra-alveolar. Barra de escala=1cm.

# 4.8. Notoungulata

#### 4.8.1. Leontiniidae Ameghino, 1895



No presente estudo, foi feita uma revisão de todo material previamente examinado e uma análise de novos exemplares procedentes da Fm. Tremembé (Anexo I), somada à comparação de elementos dentários de leontiniídeos de outras localidades (Anexo II).

A maioria do material atribuído a *Taubatherium* é representada por fragmentos não associados de maxilares/mandíbulas ou dentes isolados. O mais completo material craniano até agora conhecido é de um indivíduo jovem (IG-211-V) (Fig.38), constituído de pré-maxilares e maxilares muito fragmentados, com dentes decíduos e definitivos, uma mandíbula com a presença de alguns dentes, além de poucos ossos pós-cranianos associados a este material dentário.



Fig.38. Indivíduo juvenil (IG-211-V). (A) Vista lateral da maxila e da mandíbula, (B) vista oclusal da série dentária superior, (C) vista oclusal da série dentária inferior e (D) vista labial dos dentes superiores (I3-P2) direitos. Barra de escala=1cm.

Os dentes decíduos de *Taubatherium paulacoutoi* são, fundamentalmente, conhecidos com base no exemplar acima mencionado. Os incisivos foram preservados em seus respectivos alvéolos, sendo Di1 muito côncavo lingualmente e Di3 com forma triangular. O canino apresenta aspecto incisiviforme e, em vista labial, é semelhante a Di3 e até mesmo ao P1. Os cíngulos basais na face labial são conspícuos em P1 e Dp2 e
menos evidentes em Di3 e Dc (Fig.38A, B e D). Dp2-4 são dentes molariformes de forma quadrangular, que aumentam progressivamente de tamanho do primeiro (Dp2) ao último (Dp4), apresentam parástilo bastante projetado mesiolabialmente e cíngulo mesial muito discreto (Fig.38B). Partindo do pressuposto de que o padrão comum para os mamíferos é que os primeiros pré-molares superiores (P1) e inferiores (p1) não possuem precursores decíduos, assim como os molares definitivos (Paula-Couto, 1979; Novacek, 1986; Ribeiro, 1994), os dentes Dp2, Dp3 e Dp4 são, certamente, os antecessores dos prémolares superiores definitivos. Na mandíbula foram preservados apenas alguns dos prémolares decíduos e os permanentes m1 e m2 direitos (Fig.38C), o restante da série dentária inferior, inclusive os caninos, é conhecida apenas pelos alvéolos. Os dentes decíduos inferiores são de forma retangular, cujos cíngulos linguais estão ausentes, e aumentam, progressivamente, de tamanho de dp2 a dp4. O talonido e o trigonido são de tamanho, praticamente, equivalente em dp2, sendo este dente, morfologicamente, semelhante aos pré-molares inferiores definitivos, visto que os outros, principalmente dp4, assumem aspectos que os assemelham mais aos molares. O hipofléxido é bem marcado em todos os dentes, sendo o entalhe oblíguo em dp2-3 e em dp4 vertical; um fraco cíngulo labial pode ser observado apenas em dp2. DGM-1103-M (fragmento mandibular direito com dp2-3 e o dp4, parcialmente, erupcionado) e MHNT-VT-824 (fragmento mandibular esquerdo com dp2-3 e alvéolo de dp4) também são de indivíduos imaturos (Fig.39) e permitem maiores observações, pois estão em melhores condições de preservação.



Fig.39. Indivíduos jovens. (A) Fragmento mandibular direito com dp2-3 e dp4 e (B) fragmento mandibular esquerdo com dp2-3; ambos em vista labial.

O exemplar IG-211-V preserva Di1, Di3 e Dc direitos em seus respectivos alvéolos, porém os dentes incisivos e caninos definitivos preservados em alvéolos estão presentes apenas no exemplar MN 3897-V. Por meio da observação de segmentos de ossos prémaxilares, maxilares e mandibulares com vários alvéolos presentes (MHNT-VT-491; MHNT-VT-495; MHNT-VT-541; MHNT-VT-871; MHNT-VT-911; MHNT-VT-1086; MHNT-VT-1761; MHNT-VT-1475), pode-se afirmar que *Taubatherium* possui dentição sem

diastema e com retenção de todos os incisivos e caninos. A morfologia e o tamanho destes alvéolos somados à morfologia do incisivo e do canino de MN 3897-V indicam que tanto os incisivos definitivos superiores, quanto os inferiores de *Taubatherium* são de aspecto incisiviforme e não caniniforme, como acontece na maioria dos gêneros da família Leontiniidae. No canino superior de MN 3897-V não ocorrem cíngulos em nenhuma das faces da coroa, apesar de a raiz ser grande e forte em comparação com as raízes dos incisivos e do primeiro pré-molar superior; a coroa é pequena, curvada lingualmente e com superfície de desgaste plana. Esta morfologia e o tamanho são equivalentes a I3. A forte raiz do canino também pode ser observada no exemplar MHNT-VT-1475 (Fig.40A).

Em relação aos dentes pós-caninos definitivos, o cíngulo labial é ausente ou pouco desenvolvido e os cíngulos mesial e distal estão sempre presentes em todos os prémolares superiores. Porém, são mais desenvolvidos em alguns espécimes do que em outros (Fig.40A-Q). O primeiro pré-molar superior tem aspecto incisiviforme, muito diferente dos outros pré-molares, tanto na morfologia quanto no tamanho, cuja coroa, em vista oclusal, tem forma quase circular e a bacia do trigono é aberta mesialmente, independentemente, do grau de desgaste do dente (Fig.40C e D). Os outros pré-molares superiores (P2-4) têm forma retangular, possuem a largura labiolingual maior do que o comprimento mesiodistal (Tabela 16) e são, acentuadamente, côncavos na face lingual. Em P2-3 não há paracônulo e a bacia do trigono é aberta mesialmente (Fig.41A). Porém, nestes dentes, quando bastante desgastados, o ectolofo liga-se ao cíngulo mesial formando uma única crista que fecha mesialmente a abertura da fossa central (Fig.40B, G, H e I). Em P4 o paracônulo está presente e associado mesialmente ao ectolofo (Fig. 40O e 41A).

	Comprimento mesiodistal			Largura labiolingual		
	P2	P3	P4	P2	P3	P4
DGM-1087-M	(12.5)	(15.8)	(16.2)	17.4	20.0	21.8
DGM-1095-M		17.2			22.0	
DGM-1096-M			10.6			14.9
MHNT-VT-944			(19.2)			26.9
MHNT-VT-997			(17.0)			(21.7)
MHNT-VT-1433			17.8			21.5
MHNT-VT-1475	(15.4)					
MN 4113-V			(15.7)			21.8

Tabela 16. Dimensões (mm) dos pré-molares superiores de Taubatherium paulacoutoi.



Fig.40. Pré-molares e molares superiores de *Taubatherium paulacoutoi*, mostrando variações nos indivíduos, tanto no tamanho quanto na morfologia. Os dentes (A, E, F, J, M, P e Q estão em vista labial; os demais estão em vista oclusal). Os dentes sem indicação de barra de escala têm como referência a barra de escala central (em azul). Barra de escala=1cm.

Os molares superiores (Fig.40) têm forma quadrangular, aumentam progressivamente de tamanho do M1 para o M3 e variam muito de tamanho entre os espécimes (Tabela 17). A base da coroa do M3 é mais larga do que o ápice, ou seja, conforme aumenta o desgaste oclusal também aumenta seu comprimento mesiodistal, porém o inverso acontece com M1 e M2. O parástilo é bem evidente e fortemente isolado do paracone. O hipocone diminui, progressivamente, de tamanho do M1 ao M3. A bacia do trigono no M3, independentemente do grau de desgaste, é sempre fechada. O metacônulo é mais evidente em M2 do que em M1. Há pequenas variações nos dentes em relação ao número de cristas presentes na borda labial da bacia do trigono (Fig.40). Com o desgaste do dente estas cristas tendem a formar fossétidas na porção lingual do ectolofo, sendo que elas variam em número, tamanho, configuração, espessura do esmalte e profundidade que penetram no ectolofo. O cíngulo mesial é muito reduzido e não há cíngulos na face lingual nem labial. A superfície labial do esmalte é convexa e a superfície lingual é basalmente bulbosa em alguns espécimes.

	Comprimento mesiodistal			Largura labiolingual			
	M1	M2	M3	M1	M2	M3	
DGM-1099-M			(31.1)			29.8	
DGM-1100-M			35.1			32.2	
DGM-1102-M		(29.1)			27.2		
MHNT-VT-973			39.4			34.2	
MHNT-VT-1403		30.7	28.3		28.3	28.9	
MHNT-VT-1404			31.0				
MHNT-VT-1407		(32.9)			32.1		
MHNT-VT-1408			26.0			32.8	
MHNT-VT-1434	(26.6)			(24.3)			
MHNT-VT-1435		34.5			33.6		
MHNT-VT-1769		(32.3)	28.1		27.9	28.7	
MN 4113-V			31.4			28.5	

Tabela 17. Dimensões (mm) dos molares superiores de Taubatherium paulacoutoi.

Os pré-molares inferiores (Fig.42) têm aspecto retangular, possuem a largura labiolingual menor do que o comprimento mesiodistal (Tabela 18), porém o trigonido e o talonido são, praticamente, equivalentes em tamanho. No talonido ocorrem, ou não, crenulações centrais. O hipofléxido constitui-se em um sulco oblíquo e mais profundo que nos molares, já os sulcos linguais são pouco marcados e os cíngulos labiais e linguais variam de muito discretos a ausentes.



Fig.41. (A) fragmento de maxilar direito com P2-4, holótipo de *Taubatherium paulacoutoi* e (B) molar superior direito (M2), holótipo de *Taubatherium major* (=*Taubatherium paulacoutoi*). Barra de escala=1cm.

Tabela 18. D	Dimensões (mn	) dos pré-molares	inferiores de	Taubatherium paulacoutoi.
--------------	---------------	-------------------	---------------	---------------------------

	Comprimento mesiodistal			Largura labiolingual			
	P2	P3	P4	P2	P3	P4	
DGM-1088-M			17.7			13.5	
DGM-1091-M			17.7			11.5	
VT-814			16.6			11.9	
VT-1065		11.5	17.5		10.0	11.5	

Os molares inferiores (Fig.42), assim como os superiores, aumentam progressivamente de tamanho do m1 para o m3 e não apresentam cíngulos nas faces lingual e labial (Tabela 19).

Tabela 19. Dimensões (mm) dos molares inferiores de <i>Taubatherium paulac</i>	outoi.
--	--------

	Comprimento mesiodistal			Largura labiolingual		
	m1	m2	m3	m1	m2	m3
DGM-1091-M	(24.0)			(10.5)		
DGM-1101-M			(33.0)			(11.3)
VT-814	(24.0)	(29.0)	(35.5)	12.0	13.0	12.4
VT-864		(23.8)			12.6	
VT-1013	(24.2)			11.0		
VT-1064	23.6			12.6		
VT-1383	(23.0)	(27.7)		11.2	12.5	
VT-1405		(28.7)	(34.5)		11.7	10.8
VT-1406	(22.9)	(28.6)		11.3	11.9	
VT-1477	23.8			10.1		
MN 4117-V			(30.7)			(11.3)

Nestes molares inferiores, o hipoconulido voltado para a face lingual é mais acentuado em m1-2 do que em m3. O sulco lingual do trigonido, a dobra meta-entocônido e a dobra ento-hipocônido são bem marcadas, sendo mais profundas e abertas de m1 a m3. Assim como nos molares superiores, a base da coroa de m1 e m2 é mais estreita do que a base da coroa de m3, sendo assim, conforme aumenta o desgaste oclusal, o comprimento mesiodistal de m1 e m2 diminui e o de m3 aumenta.



Fig.42. Pré-molares e molares inferiores de *Taubatherium paulacoutoi* (A-E, vista lingual e F-J, vista labial), mostrando variações nos indivíduos, tanto no tamanho quanto na morfologia. Barra de escala=1cm.

A morfologia dos molares de *Taubatherium* é do típico padrão Leontiniidae (Fig.43), muito semelhante àquela dos molares de outros membros da família (Fig.44). As principais diferenças dentárias entre os gêneros de Leontiniidae parecem estar restritas à composição da fórmula dentária, à forma dos incisivos e pré-molares, principalmente no que se diz respeito à presença e ao desenvolvimento dos cíngulos (mesial, labial e lingual). Há diferenças quanto ao tamanho: *Leontinia* e *Scarrittia* são muito maiores que *Taubatherium* e este, por sua vez, equivalente a *Ancylocoelus* (Fig.44).



Fig.43. Representação esquemática da morfologia dos molares de várias famílias de Notoungulata em comparação com os molares superiores esquerdos (MN 4113-V) e inferiores direitos (MHNT-VT-1406) de *Taubatherium paulacoutoi*. Modificado de Madden (1990). Barra de escala=1cm.



Fig.44. Molares superiores direitos de diferentes gêneros de Leontiniidae. (A) M1-3 de *Leontinia* (MLP 94-XII-1-1) comparado com molde dos molares M2-3 de *Taubatherium*. (B) M1-3 de *Ancylocoelus* (MACN-A-52-561). (C) M1-3 de *Scarrittia* (MLP 73-VII-1-3). (D) M2-3 de *Taubatherium paulacoutoi* (DGM-1099-M). Barra de escala=1cm.

Os materiais originalmente utilizados para a descrição de *Taubatherium paulacoutoi* (Fig.41A) e *Taubatherium major* (Fig.41B), além de outros materiais dentários atribuídos ao gênero *Taubatherium* são muito semelhantes em morfologia, sendo a divergência de tamanho dos espécimes, assim como as pequenas diferenças observadas nas estruturas

dentárias, aqui interpretadas como sendo variações individuais e/ou sexuais e/ou ontogenéticas. Portanto, *T. major* é neste estudo aceito como sinômino júnior de *T. paulacoutoi*, de acordo com a proposta de Ribeiro (1994). Ressalta-se que os diferentes níveis de desgaste oclusal dos dentes nos diferentes espécimes e, principalmente, a orientação (posição) em que ocorre este desgaste leva ao aparecimento e/ou desaparecimento de estruturas que alteram completamente a morfologia da coroa.

Como proposto por Ávilla *et al.* (2005) o dente molar (M2) superior direito (DGM-1099-M) é aqui também interpretado como pertencente a um Leontiniidae, seguramente *Taubatherium paulacoutoi*, sendo este associado ao molar (M3) superior direito, tombado com o mesmo número (DGM-1099-M) (Fig.45).



Fig.45. Molares (M2-3) superiores direitos (DGM-1099-M), o segundo molar (M2, apontado pela seta) foi equivocadamente atribuído a um Astrapotheriidae por Soria & Alvarenga (1989), no entanto, pertence a um Notoungulata Leontiniidae (*Taubatherium paulacoutoi*). Barra de escala=1cm.

Pela observação de alguns dentes e segmentos de ossos pré-maxilares, maxilares e mandibulares com vários alvéolos presentes (MHNT-VT-491; MHNT-VT-495; MHNT-VT-541; MHNT-VT-871; MHNT-VT-911; MHNT-VT-1086; MHNT-VT-1761; MHNT-VT-1475), pode-se afirmar que *Taubatherium* possui uma dentição sem diastema com a retenção de todos os incisivos e caninos, assim como *Leontinia* e *Scarrittia*, porém difere de *Huilatherium*, pois este possui apenas um par de incisivos superiores (I2?) e um par de incisivos inferiores (i3); a ausência dos demais incisivos, caninos e do p1 (Villarroel & Danis, 1995) forma um diastema entre I2? e P1 e outro entre o i3 e p2. *Colpodon* e *Ancylocoelus* são outros leontiniídeos que também sofreram redução em sua fórmula dentária, pois não apresentam caninos (Colwell, 1965).

Diferentemente de Leontinia, Scarrittia e Huilatherium que possuem incisivos transformados em "presas", os incisivos de Taubatherium não são hipertrofiados. Os

incisivos superiores de *Leontinia*, *Scarrittia* e *Ancylocoelus* possuem um conspícuo cíngulo basal na face labial, que está ausente, ou é pouco evidente, nos dentes aqui identificados, tentativamente, como pertencentes a *Taubatherium* (Anexo I). Segundo Villarroel & Danis (1995) este cíngulo também não é observado nos incisivos de *Huilatherium* e *Colpodon*.

Ribeiro (1994) menciona que o P2 de *Taubatherium* diferencia-se daquele das espécies patagônicas, *Scarritia canquelensis* e *Leontinia gaudryi*, por apresentar abertura mesial, independentemente do seu grau de desgaste, devido à ausência de paracônulo. Porém, esta abertura mesial no P2 também é observada em alguns táxons argentinos, em maior ou em menor grau (Fig.46), além do que alguns exemplares de *Taubatherium* (MHNT-VT-1475 e MN 4112-V) demonstram que esta abertura mesial pode se fechar nos indivíduos com alto grau de desgaste oclusal (Fig.40B), da mesma maneira que ocorre em P2 e P3 de outros leontiniídeos.



Fig.46. Pré-molares superiores direitos de (A) *Scarrittia* (MLP 73-VII-1-3) apresentando abertura mesial no P2 e (B) *Ancylocoelus* (MACN-A-52-561) demonstrando que devido ao desgaste oclusal a abertura do P2 tende a se fechar, da mesma forma que ocorre em *Taubatherium*. Barra de escala= 1cm.

Diferentemente do que já mencionado na literatura, pode-se observar no P3 de *T. paulacoutoi*, apesar de tênue, a presença de um cíngulo labial em pelo menos um dos exemplares analisados (MHNT-VT-1436). Ribeiro (*op. cit.*) atribui MHNT-VT-997 ao gênero *Ancylocoelus*, devido ao fato de apresentar um sulco na sua face labial. Mas, como descrito por Ameghino (1895), os pré-molares deste gênero, além do sulco, possuem fortes cíngulos labiais (Fig.47A), que no exemplar em questão estão totalmente ausentes. Portanto, este dente não deve pertencer a *Ancylocoelus*. Aparentemente, o exemplar MHNT-VT-997 também diverge da morfologia de *Taubatherium* por sua face labial acentuadamente bilobada, porém esta pode ser uma impressão falsa pelo fato da

região do parástilo estar fragmentada. Outro espécime atribuído a *Ancylocoelus* pela mesma autora é MN 4111-V. Esta atribuição é feita com base na presença de um sulco que penetra o ectolofo do M3 pelo limite lingual da sua borda. Realmente, alguns exemplares de *Ancylocoelus* possuem uma forte invaginação na região central do ectolofo, um sulco que emerge da bacia do trigono em direção à borda externa deste lofo, que pode estar presente em todos os dentes pós-caninos da série superior. Porém, esta característica parece não ser constante, pois não ocorre, ou é discreta, em alguns indivíduos (Fig.47B e C). Em alguns exemplares de *Taubatherium* há evidências de um início de formação deste sulco (Fig.47D e E), porém esta característica pode ser outra variação intraespecífica presente neste táxon.



Fig.47. (A) Vista labial dos pré-molares de *Ancylocoelus* (MACN-A-52-561): as setas apontam os cíngulos labiais desenvolvidos. (B e C) Molares de *Ancylocoelus* em vista oclusal: o conspícuo sulco que invagina no ectolofo de B (MACN-A-52-561) é mais discreto em C (MACN-A-52-552). (D e E) Um discreto sulco aparece no ectolofo de alguns exemplares de *Taubatherium paulacoutoi*, porém é muito provável que ele seja resultado do desgaste oclusal das cristas presentes na borda lingual do ectolofo. Barra de escala= 1cm.

Em Ancylocoelus, Leontinia e Scarrittia os pré-molares superiores possuem cíngulos basais, tanto na face labial quanto na face lingual, sendo o cíngulo da face labial muito mais evidente. Tais cíngulos são robustos nos primeiros dentes e diminuem, progressivamente, de tamanho aos últimos. Assim como nos pré-molares de Huilatherium (Villarroel & Danis, 1997), a presença ou a ausência do cíngulo labial em Taubatherium é, individualmente, variável. Já o cíngulo lingual não é frequente, pelo menos nos pré-molares inferiores (Fig.42), diferemente de Huilatherium, cujo cíngulo lingual está sempre presente em p3. Já os molares superiores não possuem cíngulo labial em nenhum dos leontiniídeos analisados. Mas, diferentemente de Taubatherium e Huilatherium, o cíngulo

mesial dos molares superiores de *Leontinia*, *Scarritia* e *Ancylocoelus* são fortemente desenvolvidos, avançando continuamente para a face lingual e formam muitas vezes, uma única e contínua crista com o cíngulo lingual (Fig.47C).

Villarroel & Danis (1995) constroem uma filogenia na qual utilizam, fundamentalmente, caracteres dentários de seis gêneros de leontiniídeos (*Leontinia*, *Scarrittia*, *Ancylocoelus*, *Taubatherium*, *Colpodon* e *Huilatherium*) e apresentam *Taubatherium* e *Huilatherium* como clados-irmãos, compartilhando quatro sinapomorfias: incisivos hipertrofiados, depressão Leontiniidae dupla e incompletamente separada nos pré-molares superiores, cíngulo mesial ausente no molar superior e cíngulo labial ausente no molar inferior. Porém, algumas destas sinapomorfias deveriam ser revisadas.

Pode-se observar que a diagnose da família Leontiniidae, assim como dos gêneros e espécies pertencentes a este grupo, são feitas principalmente com base em caracteres dentários, porém uma comparação do esqueleto pós-craniano deveria ser utilizada entre estes leontiniídeos e outros Toxodontia. Dentre os Leontiniidae, *Scarrittia canquelensis* é a única espécie que tem um esqueleto pós-craniano bem conhecido, nos outros gêneros ele não é conhecido ou é pouco estudado. *Taubatherium paulacoutoi* tem um excelente material pós-craniano, ainda não estudado e, também não incluído neste trabalho, que deveria ser analisado e comparado com estes leontiniídeos de mesma idade, ou semelhante, a fim de levantar caracteres que possam se somar aos dentários já conhecidos e, dentro de um contexto filogenético, possam elucidar a posição sistemática dos táxons, inclusive de *Taubatherium* dentro da família.

## Informações adicionais

Os dentes incisivos (MHNT-VT-874; MHNT-VT-901; MHNT-VT-909; MHNT-VT-1014; MHNT-VT-1072; MHNT-VT-1432; MN 4121-V) são aqui também atribuídos à família Leontiniidae (Fig.48). Estes dentes são, morfologicamente, muito diferentes dos de Notohippidae, pois possuem a coroa espatulada, alguns deles com forma triangular, como os decíduos de IG-211-V e de alguns gêneros de leontiniídeos argentinos (Tabela 20). É muito provável que estes dentes pertençam a *Taubatherium paulacoutoi*, porém esta confirmação taxonômica e a certeza de identificação em relação à posição destes dentes na série dentária dar-se-á apenas como o conhecimento de novos materiais.

	Comprimento mesiodistal	Largura labiolingual
MHNT-VT-901	9.1	6.0
MHNT-VT-909	10.3	5.5
MHNT-VT-1072	11.8	6.9
MHNT-VT-1432	10.9	7.4

Tabela 20. Dimensões (mm) de alguns dentes incisivos atribuídos, tentativamente, a *Taubatherium paulacoutoi*?

Novo material composto por cinco dentes pós-caninos superiores (MHNT-VT-1437 a MHNT-VT-1431) é aqui colocado como *incertae sedis* dentro da família Leontiniidae (Fig.49). Eles são associados entre si, mas não relacionados a fragmentos de maxila, ou seja, foram todos encontrados fora de alvéolos (Tabela 21).



Fig.48. Diversos dentes atribuídos tentativamente a *Taubatherium paulacoutoi*. Barra de escala=1cm.



Fig.49. Dentes superiores Dp2?-4? direitos e Dp2?-3? esquerdos de um Leontiniidae de pequeno porte. Barra de escala=1cm.

	Comprimento mesiodistal	Largura labiolingual
MHNT-VT-1438 (Dp4?)	20.3	20.5
MHNT-VT-1439 (Dp2?)	15.2	15.3
MHNT-VT-1440 (Dp2?)	15.1	15.3
MHNT-VT-1441 (Dp3?)	15.5	(17.7)

#### Tabela 21. Dimensões (mm) de alguns dentes superiores de Leontiniidae indet.

Estes são considerados dentes decíduos de algum leontiniídeo de pequeno porte, pois além da morfologia oclusal ser muito simplificada (talvez pelo alto estágio de desgaste), as raízes em sua grande maioria foram perdidas (fraturadas principalmente na base, e não fossilizadas junto à coroa), cujas características sugerem tratar-se de dentes imaturos. Estes dentes estão muito desgastados, com superfícies de oclusão, praticamente, planas. São muito menores e, morfologicamente, distintos dos dentes decíduos conhecidos de *Taubatherium* e dos outros gêneros argentinos. Foram identificados, com dúvidas, como Dp2-4? direitos e Dp2-3? esquerdos e, certamente, pertencem ao mesmo indivíduo. Eles têm aspecto geral daquele encontrado em leontiniídeos, com parástilo e metástilo evidentes, face lingual bulbosa e discreto cíngulo mesial, sendo um pouco mais evidentes em Dp2-3?. Este cíngulo limita mesialmente uma depressão (que lembra a típica depressão Leontiniidae, presente nos pré-molares superiores definitivos dos membros desta família).

#### 4.8.2. Notohippidae Ameghino, 1894



O material aqui atribuído a *Rhynchippus brasiliensis* trata-se de um fragmento de hemimandíbula esquerda, com talonido do m2 e m3 completo (holótipo DGM 1092-M) (Fig.50); um fragmento mandibular esquerdo, com alvéolos e raízes de p4-m2 e m3, quase completo (DGM-1089-M) que foi, originalmente, assinalado como um Notohippidae indeterminado por Soria & Alvarenga (1989); além um incisivo inferior (i1?) direito (MHNT-VT-1070) e dois pré-molares superiores (P4) direitos (DGM 1096-M e MHNT-VT-1951).

MHNT-VT-1070 é um dente incisivo inferior (Fig.51) quase completo, fragmentado apenas em parte de sua face labial. É pequeno e levemente comprimido no sentido mesiodistal (5.4mm), quando comparado à largura labiolingual (6.4mm); sua superfície oclusal é desgastada e plana. Na face lingual está presente um conspícuo cíngulo basal, sendo que na face labial não existe cíngulo.



Fig.50. (A) Vista lateral e (B) vista medial do holótipo de *Rhynchippus brasiliensis* (DGM-1092-M): fragmento mandibular esquerdo com parte do m2 e m3 completo. Barra de escala=1cm.



Fig.51. (A) Vista labial e (B) vista lingual do incisivo inferior (MHNT-VT-1070) atribuído a *Rhynchippus brasiliensis*. A seta em B aponta o cíngulo labial bem desenvolvido. Barra de escala=1cm.

Os pré-molares superiores (ambos P4) (DGM-1096-M e MHNT-VT-1951), em vista oclusal, apresentam aspecto retangular, sendo a largura labiolingual maior (DGM-1096-M =13.2mm) que o comprimento mesiodistal (DGM-1096-M =10.4mm); são dentes muito côncavos labialmente e as raízes são curtas em comparação com a altura da coroa. A face lingual desses pré-molares é quase plana, diferentemente dos dentes pós-caninos superiores de Leontiniidae que possuem a face lingual bulbosa. Em ambos os dentes, nos quais quase não ocorrem cristas na borda lingual do ectolofo, o paracone é muito mais desenvolvido que o parástilo e está presente um forte cíngulo mesial. O grau de desgaste observado em DGM-1096-M é maior do que aquele presente em MHNT-VT-1951 e a maneira com que estes desgastes ocorreram também difere entre os espécimes. Devido ao desgaste o cíngulo mesial de DGM-1096-M levou à formação de uma fossétida, e o protocone uniu-se mesial e distalmente ao ectolofo, formando uma fossa estreita e oblíqua no centro da superfície de oclusão.

Os molares dos Notohippidae, principalmente os inferiores, são muito similares morfologicamente aos dos Leontiniidae, dificultando muito a identificação do material ainda mais quando ele se encontra fragmentado e isolado. Pode-se ressaltar que uma das principais diferenças entre os molares inferiores nestas famílias é a maior "delicadeza" ou o menor tamanho, bem como o maior grau de hipsodontia nos dentes dos Notohippidae. Os molares inferiores de DGM-1089-M (Fig.52) e DGM 1092-M apresentam grau de hipsodontia maior em relação aos de Leontiniidae e, em ambos os exemplares, a altura do dentário é menor na face labial do que na face lingual, sendo que nesta última a base da coroa dos molares encontra-se, em parte, coberta por cemento.



Fig.52. Vista labial do molar inferior (m3) esquerdo de DGM-1089-M. Barra de escala=1cm.

Em DGM 1092-M o m2 encontra-se fragmentado, com o trigonido incompleto. Neste dente a fosseta posterior é arredondada e forma-se próximo à borda labial do hipolófido. Além disso ocorre uma fossétida profunda como resultado do desgaste oclusal que levou à união do entocônido com o metacônido. Já o m3 encontra-se em perfeito estado de conservação, apresentando o comprimento mesiodistal (20.0mm) maior que a largura labiolingual (7.3mm), cujas dimensões são compatíveis às de DGM-1089-M com respectivamente, 22.5mm e 7.1mm. O paralófido deste dente é mais desenvolvido e amplo do que o metalófido; o sulco lingual do trigonido está presente, porém tende a desaparecer com o aumento do desgaste oclusal. O trigonido e o talonido são separados por um hipofléxido bem evidente. Com o aumento do desgaste oclusal, o entocônido tende a se unir ao metacônido, formando uma fossétida como a do m2 do holótipo. As dobras linguais (meta-entocônido e ento-hipocônido) estão presente e, assim como a fossétida posterior, variam em relação a orientação, tamanho e profundidade.

A morfologia dos molares acima descritos é muito similar à morfologia dos molares das outras duas espécies conhecidas para o gênero. *Rhynchippus brasiliensis* é

diagnosticada pelo tamanho intermediário entre *R. equinus* e *R. pumilus* (Soria & Alvarenga, 1989). Porém, de acordo com Ribeiro (1994) o tamanho intermediário de *R. brasiliensis* entre as outras duas espécies conhecidas para o gênero (*R. equinus* e *R. pumilus*) foi a mesma utilizada por Ameghino (1901) para descrever *R. medianus* (espécie colocada em sinonímia de *R. pumilus* por Patterson em 1952) e, desta forma, *R. brasiliensis* necessita de melhor diagnose.

Pelas medidas fornecidas por Ameghino (1901), *R. medianus* é 15% maior que *R. pumilus* e 35% menor que *R. equinus*. Ribeiro (*op. cit.*) propõe a ampliação da diagnose de *R. brasiliensis* para: cerca de 35% maior que *R. pumilus* e 25% menor que *R. equinus*, sendo a altura do dentário ao nível do talonido do m2 com cerca de 25mm na face lateral e com cerca de 28,5mm na face medial. Mas, as proporções de medidas apontadas por Ribeiro (*op. cit.*) não parecem cabíveis, pois *R. brasiliensis* é bem maior que *R. pumilus* e esta divergência de tamanho parece ser significativa (Shockey, 1997).

O incisivo MHNT-VT-1070 possui a face labial convexa, assim como descrito originalmente para o gênero *Rhynchippus*, mas não apresenta o forte cíngulo de esmalte na base desta face. De acordo com Ameghino (1897) a ausência deste cíngulo nos incisivos, caninos e primeiros molares inferiores é característica de *Coresodon* e *Morphippus*. Porém, comparações diretas foram feitas com espécimes de *Rhynchippus* argentinos e esta característica não foi observada nos exemplares. Portanto, deve ser desconsiderada a presença "obrigatória" deste cíngulo mencionada por Ameghino (1897) como uma das características diagnósticas para tal gênero.

DGM-1096-M e MHNT-VT-1951 foram, também, comparados com outros notohipídeos e observou-se que diferentemente de *Eurigenyum*, que perde o cíngulo mesiolingual nos pré-molares (Marani & Dozo, 2008), os exemplares analisados de *Rhynchippus* o apresentam, assim como o espécime atribuído a *Rhynchippus cf. brasiliensis* encontrado na Bolívia (Shockey, 1997). A morfologia dos pré-molares dos exemplares de Tremembé é semelhante àquela observada em *R. pumilus* (MACN-A-5261), sendo que estes divergem apenas em relação ao grau de desenvolvido do cíngulo mesial e ao tamanho do dente, pois em *R. brasiliensis* ele é um pouco maior. Os dentes molares dos espécimes DGM-1092-M (holótipo de *R. brasiliensis*) e DGM-1089-M também possuem caracteres semelhantes àqueles observados nas duas espécies de *Rhynchippus* argentinos, principalmente em *R. pumilus*. Em DGM-1089-M é possível notar a grande semelhança morfológica com MLP 95-III-10-57. As variações entre o tipo de *R. brasiliensis* e o exemplar DGM-1089-M, referentes à profundidade e à orientação

do sulco lingual do trigonido, às dobras meta-entocônido e ento-hipocônido, são seguramente variações individuais, visto que assim como os Leontiniidae, os Rhynchippinae analisados apresentam-se muito polimórficos.

#### Informações adicionais

Novos materiais (não citados anteriormente) relacionados a dentes incisivos definitivos de notoungulados foram coletados na Fm. Tremembé, porém todos os espécimes foram encontrados isolados (fora de alvéolos) e não associados a pré-maxilas e/ou mandíbulas (Fig.53). São dentes que variam em tamanho (Tabela 22). Os dentes identificados como 11 e 12 (primeiro e segundo incisivos superiores) (MHNT-VT-331; MHNT-VT-555; MHNT-VT-810; MHNT-VT-817; MHNT-VT-820; MHNT-VT-1430; MHNT-VT-1431; MN 4118-V; MN 4119-V) são de morfologia semelhante, curvados lingualmente e apresentam a face oclusal muito oblígua quando desgastados. Estes dentes são, morfologicamente, bastante diferentes dos I1 e I2 observados em Leontinia e Scarritia. De acordo com Loomis (1914) os incisivos de Rhynchippus são caracterizados pela presença de um sulco longitudinal no ápice da coroa de cada dente, o qual com o uso torna-se uma fossa (rasa) que, em seguida, nos indivíduos mais velhos, tende a desaparecer, formando uma superfície de oclusão completamente plana. Esta característica também pode ser observada nesses materiais. Embora sejam conhecidos vários destes dentes, fósseis de Rhynchippus são raros nos sedimentos de Tremembé. Assim, parece prudente não atribuir tais dentes a nenhum táxon, pois há necessidade de obter informações mais precisas. Apenas quando materiais como estes forem encontrados dentro de alvéolos associados a outros materiais previamente já conhecidos será possível determinar com segurança a posição taxonômica de tais exemplares.



Fig.53. (A) Diversos dentes superiores (I1? ou I2?) pertencentes a um Notoungulata indet. (B e C) Vista oclusal mostrado a pós-fosseta em B e a superfície plana em C. Barra de escala=1cm.

	Comprimento mesiodistal	Largura labiolingual
MHNT-VT-433	(8.2)	(10.8)
MHNT-VT-555	11.8	8.6
MHNT-VT-810	12.0	6.9
MHNT-VT-817	9.9	7.7
MHNT-VT-820	11.2	7.0
MHNT-VT-901	9.1	6.0
MHNT-VT-909	10.3	5.5
MHNT-VT-1072	11.8	6.9
MHNT-VT-1431	10.6	7.3
MHNT-VT-1432	10.9	7.4
MN 4118-V	10.5	8.2
MN 4119-V	9.3	7.5

Tabela 22. Dimensões (mm) dos dentes incisivos de Notoungulata indet.

## Comentários

Com base em materiais dentários é reconhecido seguramente em nível de espécie, apenas *Taubatherium paulacoutoi* como representante de Leontiniidae para a Formação Tremembé, Bacia de Taubaté. *Rhynchippus brasiliensis* é um táxon certamente válido, porém pobremente representado na Fm. Tremembé, quando comparado a *Taubatherium paulacoutoi*. Para consolidar a diagnose feita para a espécie é necessário, ainda, mais material e elementos do esqueleto pós-craniano, que ainda são desconhecidos. Esses dentes devem possuir, além das informações morfológicas aqui levantadas, inúmeras outras características, relacionadas a microestruturas de esmalte etc., que também devem ser exploradas.

Em termos de número de espécimes, os notoungulados leontiniídeos compreendem o maior componente da fauna da Formação Tremembé. *Taubatherium paulacoutoi* é o mamífero herbívoro melhor representado e mostra-se, extremamente, polimórfico para os caracteres dentários. A fauna de grandes herbívoros é mais representativa do que a fauna conhecida de micromamíferos, porém esta história deve se reverter quando novas técnicas de escavação forem aplicadas nos sedimentos da Fm. Tremembé. A utilização de outros métodos de coleta pode aumentar não só o conhecimento dos fósseis de pequenos mamíferos, mas também de microvertebrados em geral. Por analogia, a fauna de marsupais, roedores, ou seja, de pequenos mamíferos deveria ser superior em riqueza de espécies e abundância do que a de grandes mamíferos, durante o Oligoceno.

#### 4.9. Pyrotheria Ameghino, 1895



É apresentada a descrição e a comparação de um novo material recentemente coletado na Formação Tremembé, representado por um fragmento maxilar esquerdo contendo P4-M2 e um fragmento de maxilar direito contendo M3, todos associados e pertencentes à coleção de Paleontologia do MHNT (MHNT-VT-1846) (Fig.54). Esse é o primeiro material dentário atribuído a um Pyrotheriidae encontrado na Fm. Tremembé.

Os dentes são de morfologia simplificada, com a coroa baixa e de contorno quadrangular, são bilofodontes com lofos transversos (anteriores e posteriores) bem desenvolvidos. No fragmento de maxilar direito é possível observar as raízes de M3, que são relativamente longas, fortes e com ápices obliterados (Fig.54 e 55). Estes dentes apresentam-se desgastados e com as facetas de oclusão mesialmente direcionadas (oblíquas), sendo os lofos separados um do outro por um sulco profundo. Na base da coroa a face labial de cada lofo é bulbosa e as extremidades dos seus ápices tendem a se dirigir distalmente, principalmente, em M3. Toda a coroa é coberta por uma capa lisa e contínua de esmalte (exceto no ápice dos lofos que exibem dentina descoberta). P4 possui aspecto molariforme e o tamanho dos dentes aumentam progressivamente do prémolar ao último molar. Na base da coroa de cada dente há um rodete de esmalte, formando os cíngulos mesial e distal que são muito discretos. A comparação direta de MHNT-VT-1846 foi feita com materiais depositados nos museus da Argentina (Anexo II). O material dentário aqui exposto confirma a presença do grupo Pyrotheria para a Formação Tremembé, pois estes dentes exibem caracteres diagnósticos de Pyrotheriidae. Apresentam, também, diferenças na morfologia dentária em relação aos outros membros da família, inclusive quanto a *P. romeroi*.

Os molares deste espécime possuem características similares àquelas das espécies do gênero *Pyrotherium*, inclusive quanto ao tamanho, sendo MHNT-VT-1846 intermediário entre *P. romeroi* e *P. macfaddeni* (Tabela 23). Este espécime é aqui atribuído a um Pyrotheriidae indeterminado, certamente, pertencente a uma nova espécie e, possivelmente, a um novo gênero de pirotério.

	P4		M1		M2		M3	
Espécimes	MD	LL	MD	LL	MD	LL	MD	LL
P. macfaddeni (PU 20693)	33.0	36.7	35.2	38.4	42.3	46.0		
MHNT-VT-1846	43.5	53.0	44.0	57.0	53.7	64.0	57.6	79.7
P. romeroi (A52.601)	49.9	60.0	54.4	63.9	73.8	77.1	67.1	82.7

Tabela 23. Dimensões dos dentes (mm) de MHNT-VT-1846 em comparação com as de *P. romeroi* e de *P. macfaddeni*.

Os dentes de *P. romeroi* e *P. macfaddeni* são semelhantes entre si, porém diferem dos dentes de MHNT-VT-1846 por apresentar crenulações bem definidas no lado lingual do vale que separa o lofo anterior do posterior, sendo elas muito evidentes em P3-4 e menos evidentes em M1 (Fig.56A). *P. macfaddeni* também diferencia-se de MHNT-VT-1846 por mostrar o lofo anterior transverso do P4 curvado para a direção posterior na face labial do dente. Outra divergência é que em *P. romeroi* o esmalte que recobre o dente é muito rugoso (com muitas ranhuras), enquanto em MHNT-VT-1846 o esmalte é liso (Fig.55). Crenulações e cíngulos robustos são observados nos dentes de *P. macfaddeni* e *P. romeroi* (Fig.56), enquanto no exemplar MHNT-VT-1846 os cíngulos são muito reduzidos e as crenulações ausentes.



Fig.54. Fragmentos maxilares de MHNT-VT-1846. (A) Fragmento maxilar esquerdo, que inclui P4-M2 e (B) fragmento maxilar direito com M3.



Fig.55. Fragmentos maxilares de MHNT-VT-1846 em vista oclusal: (A) fragmento maxilar esquerdo contendo P4-M2 e (B) fragmento maxilar direito contendo M3.



Fig.56. Dentes superiores de *Pyrotherium romeroi*. (A) P3-4 esquerdos de MACN-A-11747, a seta aponta as crenulações presentes na face lingual do dente. (B e C) M3 do exemplar MLP-95-III-10-43, com o cíngulo mesial muito desenvolvido neste dente. Barra de escala=1cm.

Os elementos pós-cranianos (principalmente, vértebras cervicais associadas a fragmentos de fêmur e tíbia) foram os primeiros registros da ordem Pyrotheria para a Formação Tremembé. Estes materiais são de tamanho compatível aos de *Pyrotherium romeroi* (Alvarenga *et al.*, 2005) e apresentam características que parecem ser típicas da ordem Pyrotheria. As superfícies articulares pré-zigapofisárias do axis (MHNT-VT-195) são contínuas com a superfície articular do processo odontóide; no atlas (MHNT-VT-193) a faceta articular da pós-zigapófise também é contínua com a articulação para o processo odontóide do axis, cuja superfície articular é bilobada. Esta continuidade das superfícies articulares de tais vértebras também é descrita por Loomis (1914) para o gênero *Pyrotherium*. Entretanto, novas descrições e comparações deste material ainda se fazem necessárias.

#### Comentários

Os molares do pirotério da Formação Tremembé possuem algumas divergências morfológicas dos de outros pirotérios conhecidos e, certamente, devem se referir a um novo táxon. É provável que este material seja associado ao material pós-craniano (MHNT-VT-191 a MHNT-VT-205) referido a Pyrotheria (Alvarenga et al., 2005): ambos procedem da mesma jazida e, foram desenterrados a uma distância inferior a 200 metros um do outro. Portanto, a morfologia dentária deve ser associada a um estudo do material pós-craniano em busca de uma melhor caracterização do táxon. Além de que comparações diretas com os dentes de P. macfaddeni deverão ser realizadas para melhor elucidar a questão. Entretanto, este registro contribui significativamente para a discussão da idade da Formação Tremembé, visto que este espécime é, apesar das divergências, proximamente relacionado a P. romeroi e P. macfaddeni com base na morfologia dentária. Estes dois táxons são diagnósticos para idade Deseadense, uma vez que Pyrotherium romeroi é uma forma clássica conhecida como representante da Idade (SALMA) Deseadense da Patagônia argentina e Pyrotherium macfaddeni procedente de sedimentos datados de 27 a 24 milhões de anos na Bolívia (La Salla). Por outro lado, o exemplar da Formação Tremembé, embora próximo, não é exatamente igual a nenhum dos dois, podendo ser pouco mais antigo ou mais recente que as espécies referidas. Este roedores e material associado ao restante da paleomastofauna (marsupiais, notoungulados) registrada para a Bacia de Taubaté, auxilia a estreitar cada vez mais as relações desta fauna com comunidades patagônicas e, principalmente, bolivianas.

Em relação ao paleoambiente, os mamíferos herbívoros de médio e grande porte (Litopterna, Astrapotheria, Notoungulata e Pyrotheria) sugerem hábitos em áreas abertas, como os que ocorrem em Santa Cruz na Argentina. A presença de dentição hipsodonte é uma adaptação para dieta abrasiva que ocorre, mais frequentemente, em habitats abertos e está presente em *Rhynchippus brasiliensis*. A paleomastofauna de Tremembé demonstra que existia uma área com vegetação esparsa, ou no mínimo mista, e que o lago era um grande atrativo de alimento para todos estes grupos.

# 5. CONCLUSÕES

1 – Materiais inéditos de Metatheria, Cingulata, Notoungulata e Pyrotheria foram apresentados e identificados na Formação Tremembé. Três táxons distintos de metatérios foram reconhecidos, sendo os materiais dentários DGM-1094-M, MHNT-VT-1400 e MHNT-VT-1401 pertencentes a um representante da família Proborhyaenidae e o material pós-craniano do espécime MHNT-VT-1101 identificado como um Metatheria Hathliacynidae, morfologicamente próximo de *Sipalocyon*, do Mioceno de Santa Cruz, Argentina. Para a ordem Pyrotheria, um novo exemplar constituído por P4-M2 esquerdos e M3 direito (MHNT-VT-1846) foi reconhecido como um membro da família Pyrotheriidae, cujos dentes apresentam caracteres próximos aos do gênero *Pyrotherium*.

2 – Reavaliações de materiais previamente estudados dos grupos Cingulata, Litopterna, Astrapotheria e Notoungulata foram feitas a fim de implementar o conhecimento dos espécimes e confirmar a identificação dos táxons. O fragmento dentário (DGM-1089-M) é aqui atribuído a *Rhynchippus brasiliensis* que, como *Taubatherium paulacoutoi*, parece ser uma espécie polimórfica quanto aos caracteres dentários. Com base em materiais dentários, *Taubatherium paulacoutoi* é o único Leontiniidae seguramente descrito para a Formação Tremembé, embora um novo material pertencente a esta família seja aqui apresentado, porém não identificado em nível específico.

3 – A apuração da idade geológica e a reconstituição do paleoambiente com base na comparação dos fósseis relacionados indica idade Deseadense Superior para os sedimentos da Formação Tremembé, provavelmente, Oligoceno tardio ou com menor probabilidade Mioceno Inferior, ou seja, ao redor de 23,5 a 24 milhões de anos. A paleomastofauna analisada colabora para reforçar a idéia de um paleoambiente ligado a uma região de beira de lago e sugere que existia uma vegetação aberta ou mista, possivelmente, relacionada a um clima subtropical.

#### 6. RESUMO

Com base em novos fósseis de mamíferos coletados na Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil e na reavaliação dos materiais anteriormente estudados e coletados nesta mesma localidade, é apresentado um panorama da paleomastofauna desta Formação. Foram feitas redescrições de materiais de alguns grupos, melhorando o conhecimento anatômico de alguns espécimes. A ampliação da diversidade conhecida de mamíferos fósseis deve-se a materiais inéditos coletados no afloramento da Fazenda Santa Fé (Tremembé) e depositados no Museu de História Natural de Taubaté (MHNT). As comparações foram feitas com materiais de outras localidades da América do Sul, de idade igual ou semelhante, que confirmam a identificação de diversos táxons, contribui com a reconstituição do paleoambiente e a determinação da idade dos sedimentos da Formação Tremembé. Três novos táxons de metatérios são reconhecidos, sendo dois deles representados por material de excelente valor diagnóstico. São reconhecidos um Proborhyaenidae de médio porte (no lugar de um suposto Borhyaenidae) e um Metatheria da família Hathliacynidae (próximo de Sipalocyon) de tamanho semelhante ao de um gambá atual (Didelphis). A presença de um material dentário de Pyrotheriidae, juntamente com material pós-craniano, também contribui com características diagnósticas de um táxon distinto de outros membros da família. O fragmento dentário até então identificado como de um Notohippidae indeterminado é aqui atribuído a Rhynchippus brasiliensis que, como Taubatherium paulacoutoi, parece ser uma espécie polimórfica quanto aos caracteres dentários. Com base em materiais dentários, Taubatherium paulacoutoi é o único Leontiniidae seguramente descrito para a Formação Tremembé. Entretanto, um novo material pertencente a esta família é aqui apresentado, porém com dados insuficientes para uma melhor identificação. Os materiais analisados reforçam, para a Formação Tremembé, a idade Deseadense Superior, ou ainda, sugerem idade Oligoceno Superior ou, com menor probabilidade, Mioceno Inferior, ou seja, ao redor de 23,5 a 24 milhões de anos. Os mamíferos colaboram também para reforçar a idéia de um paleoambiente ligado a uma região de beira de lago, com grande oferta de peixes, principalmente, durante as estações de estiagem, que atraía um grande número de animais oportunistas.

#### 7. ABSTRACT

This study presents a comprehensive panorama of the fossil mammal fauna of the Tremembé Formation, Taubaté Basin, São Paulo State, Brazil based on recently collected materials, and revaluation of previous specimens collected from the same fossil quarries. We improved our understanding of previously examined material by making new descriptions, and our appreciation of the diversity of fossil mammals in this area was further enhanced by studies on hitherto unpublished collections from outcrops at the Fazenda Santa Fé (Tremembé) that are now deposited in the Museu de História Natural de Taubaté (MHNT). Comparisons were made with fossil collections of the same or similar age from other localities in South America. The comparisons helped confirm the identity of diverse taxa, and contributed to a reconstruction of the palaeoenvironment, and to the determination of the age of the sediments in the Tremembé Formation. Three new Metatheria taxa were recognised, two of which were based on material with excellent diagnostic features: they comprise a medium sized Proborhyaenidae (previously identified as a supposed Borhyaenidae), and a Metatheria of the family Hathliacynidae (a close relative of Sipalocyon) that was similar in size to the recent opossum (Didelphis). A dental and also post-cranial material of the Pyrotheriidae provided diagnostic characters for a new taxon distinct from other members of the pyrotheriids. Another dental fragment previously identified as an undetermined Notohippidae, we attribute to Rhynchippus brasiliensis which, like Taubatherium paulacoutoi, seems to be a rather polymorphic species with regard to dental features. Taubatherium paulacoutoi is the only Leontiniidae that has been identified with confidence for Tremembé, and whilst we assign the new material to this family, the data are insufficient for a more positive identification. The analysed materials reinforce the view that the Tremembé Formation belongs to the Upper Deseadense, or perhaps the Upper Oligocene, or more unlikely the Lower Miocene, i.e. around 23.5-24 mya. These mammal fossils also support the idea of a palaeoenvironment that was a lakeside habitat, with the occurerence of many fish, mainly, in the dry season, that may have attracted a large number of opportunistic animals.

# 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrantes, E.A.L.; Avilla, L.S. & Vizcaino, S.F. 2005. New material of the enigmatic cingulate *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira, Ribeiro & Bergqvist, 1997 (Mammalia: Cingulata) from Taubaté Basin, São Paulo State, Brazil. *In*: Boletim de Resumos II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados. p.14-16. Rio de Janeiro, Museu Nacional/UFRJ.
- Abrantes, E.A.L. & Bergqvist, L. P. 2006. Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). In: Gallo, V.; Brito, P.M.; Silva, H.M.A. & Figueiredo, F.J. (eds.). Paleontologia de vertebrados: grandes temas e contribuições científicas, p.261-274. Rio de Janeiro, Interciência.
- Almeida, F.F.M. 1955. As camadas de São Paulo e a tectônica da Serra da Cantareira. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia,* São Paulo, 4(2): 23-40.
- Alvarenga, H. 1982. Uma gigantesca ave fóssil do Cenozóico brasileiro: *Physornis brasiliensis* sp. n. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54(4): 697-712.
- Alvarenga, H. 1985. Notas sobre os Cathartidae (Aves) e descrição de um novo gênero do Cenozóico brasileiro. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 57(3): 349-357.
- Alvarenga, H. 1988. Ave fóssil (Gruiformes: Rallidae) dos folhelhos da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 60(3): 321-328.
- Alvarenga, H. 1990. Flamingos fósseis da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil: descrição de nova espécie. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 62(4): 335-345.
- Alvarenga, H. 1993. Paraphysornis novo gênero para Physornis brasiliensis Alvarenga, 1982 (Aves: Phorusrhacidae). Anais da Academia Brasileira de Ciências, 65(4): 403-406.
- Alvarenga, H. 1995. Um primitivo membro da ordem Galliformes (Aves) do Terciário Médio da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67(1): 33-44.
- Alvarenga, H. 1999. A fossil screamer (Anseriformes: Anhimidae) from the Middle Tertiary of Southeastern Brazil. In: Olson, S.L. (ed.). Avian Paleontology at the close of the 20th Century: Proceedings of the 4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution. p.223-230. Washington, Smithsonian Contributions to Paleobiology.
- Alvarenga, H.; Mendonça, R.; Avilla, L.S. & Bergqvist, L.P. 2005. A Pyrotheria (Mammalia) from the Taubaté Basin, São Paulo State, Brazil. *In*: Boletim de Resumos – II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados. Museu Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro. p.19-20.
- Alvarenga, H.; Couto-Ribeiro, G. & Silva, D. 2007. Contribution of fossil birds to the age determination of the Tremembé Formation, Taubaté Basin, Brazil. *In*: Libro de Resúmenes. p.1. XXIII Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados. Trelew, Patagonia Argentina.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Academia de Ciencias de Córdoba*, Actas 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 240-328.
- Ameghino, F. 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium. Boletín del Instituto Geográfico Argentino, Buenos Aires*, 15: 603-660.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine (Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18: 406-521.
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur les mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba, 16: 349-426.
- Argot, C. 2001. Functional-adaptative anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus. Journal of Morphology*, 247: 51-79.

- Argot, C. 2002. Functional-adaptative analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*, 253: 76-108.
- Argot, C. 2003a. Functional adaptations of the postcranial skeleton of two Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria), *Borhyaena* and *Prothylacinus*, from South America. *Paleontology*, 46(6): 1213-1267.
- Argot, C. 2003b. Postcranial functional adaptations in South American Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria): *Cladosictis, Pseudonotictis* and *Sipalocyon. Alcheringa*, 27: 303-356.
- Argot, C. 2003c. Functional-adaptative anatomy of the axial skeleton of the some extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus. Journal of Morphology*, 255: 279-300.
- Argot, C. 2004. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140: 487-521.
- Avilla, L.S.; Bergqvist, L.P.; Alvarenga, H. & Mendonça, R. 2005. Systematic revision of the Astrapotheria (Mammalia: Ungulata *incertae sedis*) from Tremembé Formation (Deseadan SALMA, Late Oligocene – Early Miocene), Taubaté Basin, São Paulo State, Brazil. *In*: Boletim de Resumos – II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados. Museu Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro. p.40-41.
- Babot, M.J.; Powell, J.E. & Muizon, C. 2002. *Callistoe vincei*, a new Proborhyaenidae (Borhyaenoidea, Metatheria, Mammalia) from the Early Eocene of Argentina. *Geobios*, 35: 615-629.
- Bergqvist, L.P. & Ribeiro, A.M. 1998. A paleomastofauna das Bacias eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das Bacias de Itaboraí e Taubaté. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, 5: 19-34.
- Bergqvist, L.P.; Ribeiro, A.M. & Villanueva, J.B. 1998. Primata, roedores e litopternas do Mio/Plioceno da Amazônia Sul-Ocidental (Formação Solimões, Bacia do Acre), Brasil. *Geología Colombiana*, 23: 19-29.
- Bergqvist, L.P.; Abrantes, E.A.L. & Avilla, L.S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26(2): 323-337.
- Bertini, R.J.; Marshall, L.G. & Brito, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marilia formations (upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 188: 71-101.
- Billet, G. 2008. La faune de notongulés (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Salla (Bolivie): phylogénie et affinités d'un groupe d'ongulés endémiques du Tertiaire d'Amérique du Sud. Ph.D. diss., Paris, 430p.
- Billet, G. 2010. New observations on the skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and new phylogenetic hypotheses on South American ungulates. *Journal Mammal Evolution*, 17: 21–59.
- Billet, G.; Muizon, C. & Quispe, B.M. 2008. Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152: 153–200.
- Billet, G.; Blondel, C. & Muizon, C. 2009a. Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 274: 114–124.
- Billet, G.; Patterson, B. & Muizon, C. 2009b. Craniodental anatomy of late Oligocene archaeohyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypotheses. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 458–509.
- Billet, G.; Orliac, M.; Antoine, P.O. & Jaramillo, C. 2010. New observations and reinterpretation on the enigmatic taxon Colombitherium (?Pyrotheria, Mammalia) from Colombia. *Paleontology*, 53(2): 319–325.
- Bond, M.; Reguero, M.A.; Vizcaíno, S.F. & Marenssi, S.A. 2006. A new 'South American ungulate' (Mammalia: Litopterna) from the Eocene of the Antarctic Peninsula. *The Geological Society of London*. 163-176p.
- Bordas, A. 1939. Algunos mamíferos de las capas con *Colpodon* del Valle del Rio Chubut (República Argentina). *Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales*, 14: 413-436.

- Bostelmann, E.T.; Rinderknecht, A. & Lecuona, G. 2008. Los Eutatini (Mammalia, Dasypodidae) del Uruguay. *In*: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, Patagonia Argentina. p.28.
- Brito, I.M. 1979. Bacias sedimentares e formações pós-paleozóicas do Brasil. Rio de Janeiro, Editora Interciência Ltda., 179p.
- Capilla, R. 1994. Um ofídio da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 66(2): 253.
- Carlini, A.A.; Vizcaíno, S.F. & Scillato-Yané, G.J. 1995. Armored xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene fauna of La Venta, Colombia. p. 213-226. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Carlini, A.A.; Ciancio, M.R.; Scillato-Yané, G.J.; Wyss, A. & Flynn, J.J. 2005. Nuevos y primitivos Euphractinae (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) del Tinguiririquense (Oligoceno) de Chile. Su importancia evolutiva y bioestratigráfica regional. *Ameghiniana*, 42(4 suplemento): 19R.
- Carneiro, C.D.R.; Hasui, Y. & Giancursi, F.D. 1976. Estrutura da Bacia de Taubaté na região de São José dos Campos. *In*: Anais do 29º Congresso Brasileiro de Geologia, SBG, Ouro Preto, 4: 247-256.
- Case, J. A., Goin, F. J. & Woodburne, M. O. 2004. "South American" marsupials from the Late Cretaceous of North America and the origin of marsupial cohorts. *Journal of Mammalian Evolution*, 11(3/4): 223-255.
- Castro, A.C.J.; Fernandes, A.C.S. & Carvalho, I.S. 1988. Coprólitos de aves da Bacia de Taubaté, SP. *In*: Anais do 35º Congresso Brasileiro de Geologia, SBG, Belém, 6: 2358-2370.
- Chiappe, L.M. 1988. Un nuevo *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. *Paula-Coutiana*, (3): 49-66.
- Ciancio, M.R. & Carlini, A.A. 2008. Cambios en el patrón morfológico de los osteodermos de Dasypodidae (Xenarthra, Mammalia). *In*: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, Patagonia Argentina. p.58.
- Ciancio, M.R.; Carlini, A.A. & Scillato-Yané, G.J. 2008. Un armadillo del Oligoceno de Salla (Bolivia) con un conjunto de caracteres peculiares. *In*: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, Patagonia Argentina. p.59.
- Cifelli, R.L. 1983a. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates*, n. 2761: 1-31.
- Cifelli, R.L. 1983b. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates*, n. 2772: 1-49.
- 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.
- Colwell, J. 1965. A new notoungulate of the family Leontiniidae from the Miocene of Colombia. Tese de Doutorado da Universidade da California, Berkeley. 73p.
- Couto-Ribeiro, G.; Vieira, M.R. & Alvarenga, H. 2005. Marsupiais fósseis da Bacia de Taubaté, Formação Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. *In*: Boletim de Resumos II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados. Museu Nacional/UFRJ. Rio de Janeiro. p.19-20.
- Couto-Ribeiro, G. & Alvarenga, H. 2009. Primeiro registro de dentes de Pyrotherium para a Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. In: Paleo 2009 – Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia: Núcleo São Paulo, São Paulo, UNG. p21.
- Czaplewski, N.J. 1995. Chiroptera. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene fauna of La Venta, Colombia. p. 410-431. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Derby, O.A. 1895. A denominação "Serra da Mantiqueira". *Revista do Instituto Histórico e Geográfico*, São Paulo, 1: 3-15.

- Duarte, L. & Mandarim-de-Lacerda, A.F. 1989a. Flora cenozóica do Brasil: Fm. Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. II: Luehea nervaperta n. sp. (Tiliaceae). In: Congresso Brasileiro de Paleontologia. SBP, Curitiba. p.383-394.
- Duarte, L. & Mandarim-de-Lacerda, A.F. 1989b. Flora cenozóica do Brasil: Fm. Tremembé, Bacia de Taubaté, São Paulo. III: Frutos (Phytolaccaceae e Leguminosae). *In*: Congresso Brasileiro de Paleontologia. SBP, Curitiba. p.395-410.
- Duarte, L. & Mandarim-de-Lacerda, A.F. 1992. Flora cenozóica do Brasil: Fm. Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. I: Celastraceae, Loganiaceae e Typhaceae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 64(1): 29-41.
- Fereira, C.S. 1974. Gastrópodes pulmonados de água doce da Formação Tremembé, São Paulo. Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 46: 663-666.
- Figueiredo, F.J. & Costa-Carvalho, B.C.M. 1999. *Plesiocurimata alvarengai* gen. et sp. nov. (Teleostei: Ostariophysi: Curimatidae) from the Tertiary of Taubaté Basin, São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 71(4-II): 885-893.
- Forasiepi, A.; Goin, F.J. & Martino, V. 2003. Una nueva especie de *Lycopsis* (Metatheria, Prothylacyninae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno Tardío) de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 40(2): 249-253.
- Forasiepi, A.; Sánchez-Villagra,M.; Goin, F.J.; Kay, R.; Madden, R. & Takai, M. 2006. A new Hathliacynidae (Metatheria, Sparassodonta) from the Middle Miocene of Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3): 670-684.
- Goin, F. J. 1995. Los Marsupiales. In: Alberdi, M.A.; Leone, G. & Tonni, E.P. (eds.). Capítulo 7, Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 423p.
- Goin, F.J., Carlini, A.A. & Pascual, R. 1986. Un probable marsupial del Cretácico tardio del norte de Patagonia, Argentina. *In*: IV Congreso de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, 2: 43-47.
- Goin, F.J. & Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (late Tertiary of Argentina). Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires, 39: 219-246.
- Goin, F. J. & Pardiñas, U.F.J. 1996. Revisión de las especies del género Hyperdidelphys Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el Neógeno del Cono Sur Sudamericano. Estudios Geológicos, 52: 327-359.
- Gunnell, G.F. & Simmons, N.B. 2005. Fossil evidence and the origin of bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1/2): 209-246.
- Hand, S.J. 1990. First Tertiary molossid (Microchiroptera: Molossidae) from Australia: its Phylogenetic and Biogeographic implications. *Memoirs of the Queensland Museum*, 28(I): 175-192.
- Hitz, R.B.; Flynn, J.J. & Wyss, A.R. 2006. New basal Interatheriidae (Typotheria, Notoungulata, Mammalia) from the Paleogene of Central Chile. *American Museum Novitates*, n. 3520: 1-32.
- Hoffstetter, R. & Petter, G. 1983. Paraborhyaena boliviana et Andinogale sallensis, deux marsupiaux (Borhyaenidae) nouveaux du Déséadien (Oligocène Inférieur) de Salla (Bolivie). Académie des Sciences de Paris, 296: 205-208.
- Johnson, S.C. & Madden, R.H. 1997. Uruguaytheriine astrapotheres of Tropical South America. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene fauna of La Venta, Colombia. p. 355-381. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Kischlat, E.E. 1993. *Quélidas: Chelonii, Pleurodira da Bacia de Taubaté, Cenozóico do Estado de São Paulo, Brasil.* Tese de Mestrado. Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 241p.
- Kramarz, A.G. 2009. Adiciones al conocimiento de *Astrapothericulus* (Mammalia, Astrapotheria): anatomía cráneo-dentaria, diversidad y distribución. Revista Brasileira de Paleontologia, 12(1): 55-66.

- Kramarz, A.G. & Bond, M. 2005. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia. Ameghiniana, 42(3): 611-625.
- Kramarz, A.G. & Bond, M. 2009. A new Oligocene Astrapothere (Mammalia, Meridiungulata) from Patagonia and a new appraisal of astrapothere phylogeny. Journal of Systematic Paleontology, 7(1): 117-128.
- Legendre, S. 1984. Identification de deux sous-genres fossiles et compréhension phylogénique du genre *Mormopterus* (Molossidae, Chiroptera). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 298(16): 715-720.

Leinz, V. & Amaral, S.E. 1989. Geologia geral. 11ed. São Paulo, Editora Nacional. 399p.

- Lima, M.R.; Salard-Cheboldaeff, M. & Suguio, K. 1985. Etude palynologique de la Formation Tremembé, Tertiaire du Bassin de Taubaté (Etat de São Paulo, Bresil) d'après les echantillons du sondage n.42 du CNP. *In:* VIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. p.378-3938. Rio de Janeiro, Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, DNPM, Série Geologia, n.27, Seção Paleontologia, n.2.
- Lindenau, C. 2005. Zahnschmelzmikrostrukturen südamerikanischer Huftiere. Dissertation Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Bonn. 244p.
- Loomis, F.B. 1914. The Deseado Formation of Patagonia. *Eigth Amherst Expedition: Massachusetts, Amherst College*. 252p.
- Loomis, F.B. 1921. Origin of South American faunas. Bulletin Geological Society of America, 32: 187–196.
- Luo, Z.X; Ji, Q.; Wible, J.R. & Yuan, C-X. 2003. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*, 302: 1934-1940.
- Lydekker, R. 1893. Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina: a study of the extinct ungulates of Argentina. *Anales Museo de La Plata*, 2: 1–91.
- MacFadden, B.J.; Campbell, K.E.; Cifelli, R.L.; Siles, O.; Johnson, N.M.; Naeser, C.W & Zeitler, P.K. 1985. Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Deseadan (Late Oligocene-Early Miocene) Salla Beds of Northern Bolivia. *The Journal of Geology*, 93(3): 223-250.
- Madden, R.H. 1990. *Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile.* PhD. Thesis, Duke University. 410p.
- Malabarba, M.C.S.L. 1998. Phylogeny of fossil Characiformes and paleobiogeography of the Tremembé Formation, São Paulo, Brazil. In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M. & Lucena, C.A.S. (eds.). Phylogeny and classification of Neotropical fishes. p. 69-84. Porto Alegre, Edipucrs.
- Malabarba, M.C.S.L. 2000. Os peixes da Formação Tremembé e paleobiogeografia da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Universidade de Guarulhos: Geociências*, São Paulo, 5(6): 36-46.
- Malabarba, M.C.; Lundberg, J. 2007. A fossil loricariid catfish (Siluriformes: Loricarioidea) from the Taubaté Basin, eastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5(3): 263-270.
- Marani, H. & Dozo, M.T. 2008. El cráneo más completo de *Eurygenium latirostris* Ameghino, 1895 (Mammalia, Notoungulata), un Notohippidae del Deseadense (Oligoceno Tardío) de la Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*. 45(3): 619-626.
- Marshall, L.G. 1977. Cladistic analysis of borhyaenoid, dasyuroid, didelphoid and thylacinid (Marsupialia: Mammalia) affinity. *Systematic Zoology*, 26 (4): 410-425.
- 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*, p.49-85. New York, Plenum Press.
- Marshall, L.G. & Pascual, R. 1978. Una escala temporal radiometrica preliminar de las edades-mamifero del Cenozoico Medio y Tardio sudamericano. *Centenario del Museo de La Plata*, 5: 11-28.
- Marshall, L.G.; Hoffstetter, R. & Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata, Memoire Extraordinaire*, 1-93.
- Marshall, L.G.; Hoffstetter, R. & Pascual, R. 1985. Drifting continents, mammals, and time scales: current developments in South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5(2): 169-174.

- Marshall, L.G.; Cifelli, R.L.; Drake, R.E. & Curtis, G.H. 1986a. Vertebrate paleontology, geology and geochronology of the Tapera de Lópes and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 60(4): 920-951.
- Marshall, L.G.; Drake, R.E.; Curtis, G.H.; Butler, R.F.; Flanagan, K.M. & Naeser, C.W. 1986b. Geochronology of type Santacrucian (Middle Tertiary) land mammal age, Patagonia, Argentina. *The Journal of Geology*, 94: 449-457.
- Marshall, L.G. & Muizon, C. 1988. The dawn of the age of mammals in South America. *Nat. Geogr. Res.*, 4: 23-55.
- Marshall, L.G., Case, J.A. & Woodburne, M.O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. *In:* Genoways, H.H. (ed.). *Current mammalogy*. p.433-505. New York, Plenum Press.
- Martins-Neto, R.G. 1989. Novos insetos Terciários do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, 19(3): 375-386.
- Martins-Neto, R.G. 1997a. A paleoentomofauna da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté) Oligoceno do Estado de São Paulo: descrição de novos hemípteros (Insecta). *Revista Universidade de Guarulhos: Geociências*, São Paulo, 2(6): 66-69.
- Martins-Neto, R.G. 1997b. Dípteros (Insecta) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Oligoceno do Estado de São Paulo. III-Família Tabanidae. *Acta Geológica Leopoldensia*, Rio de Janeiro, 44(20): 51-57.
- Martins-Neto, R.G. 1998a. A paleoentomofauna da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté) Oligoceno do Estado de São Paulo: novos hemípteros, Auchenorrhyncha, Hymenoptera, Coleoptera e Lepidoptera (Insecta). *Revista Universidade de Guarulhos: Geociências*, São Paulo, 3(6): 5-21.
- Martins-Neto, R.G. 1998b. A paleoentomofauna da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté) Oligoceno do Estado de São Paulo: descrição de novos lepidópteros (Insecta). *Acta Geológica Leopoldensia*, Rio de Janeio, 21(46/47): 75-82.
- Martins-Neto, R.G. 1998c. Novos aportes ao conhecimento sobre a morfologia de *Bechleja robusta* Martins-Neto & Mezzalira, 1991, crustáceo carídeo da Formação Tremembé, Oligoceno do Estado de São Paulo. *Revista Universidade de Guarulhos: Ciências Exatas e Tecnológicas*, São Paulo, 3(4): 62-65.
- Martins-Neto, R.G. 1999. Dípteros (Insecta) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Oligoceno do Estado de São Paulo. II - Famílias Mycetophilidae, Empididae e Tipulidae. *Revista Universidade de Guarulhos: Geociências*, São Paulo, 4(6): 116-129.
- Martins-Neto, R.G. 2001. Review of some Insecta from Mesozoic and Cenozoic Brazilian deposits with descriptions of new taxa. *Acta Geológica Leopoldensia*, São Paulo, 24(52/53): 115-124.
- Martins-Neto, R.G. & Mezzalira, S. 1991. Revisão dos paleomonídeos terciários brasileiros (Crustacea, Caridea) com descrição de novos taxa. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 63(4): 361-367.
- Martins-Neto, R.G; Vieira, F.R.M.; Kucera-Santos, J.C. & Fragoso, L.M.C. 1992a. Dípteros (Insecta, Empidoidea) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Oligoceno do Estado de São Paulo. I - Família Hybotidae. Acta Geológica Leopoldensia, Rio de Janeiro, 36(15): 31-48.
- Martins-Neto, R.G; Kucera-Santos, J.C.; Vieira, F.R.M. & Fragoso, L.M.C. 1992b. Dípteros (Insecta) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Oligoceno do Estado de São Paulo, II - Famílias Tipulidae, Empididae e Chironomidae. Boletim de resumos expandidos, 37º Congresso Brasileiro de Geologia, São Paulo, 2: 494-496.
- Martins-Neto, R.G; Kucera-Santos, J.C.; Vieira, F.R.M. & Fragoso, L.M.C. 1993. Nova espécie de borboleta (Lepidoptera: Nymphalidae: Satirynae) da Formação Tremembé, Oligoceno do Estado de São Paulo. *Acta Geológica Leopoldensia*, Rio de Janeiro, 37(16): 5-16.
- McKenna, M.C. & Bell, S.K. 1997. Classification of mammals above the species level. New York, Columbia University Press, 631p.
- Melo, D.J. 2007. Significado paleoambiental da fauna preservada na Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 197p.

- Melo, M.S.; Riccomini, C.; Hasui, Y.; Almeida, F.F. & Coimbra, A.M. 1985. Geologia e evolução do sistema de Bacias trafogênicas continentais do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 15(3): 193-201.
- Mendonça, R. 2007. Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e considerações sobre Trigodonops lopesi (Roxo, 1921) (Notoungulata, Toxodontidae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 104p.
- Mones, A. & Ubilla, M. 1978. La edad Deseadense (Oligoceno Inferior) de la Formación Fray Bentos y su contenido paleontológico, con especial referencia a la presencia de *Proborhyaena* cf. gigantea (Marsupialia: Borhyaenidae) en el Uruguay. Nota preliminar. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo* de Historia Natural de Montevideo, 7(1): 151-158.
- Moraes-Rego, L.F. 1933. As formações geológicas do Estado de São Paulo. *Anuário da Escola Politécnica de São Paulo*, 2: 231-267.
- Muizon, C. 1994. A new carnivorous marsupial from the Palaeocene of Bolivia and the problem of marsupial monophyly. *Nature*, 370: 208-211.
- Muizon, C. 1998. *Mayulestes ferox*, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia. Phylogenetic and palaeobiologic implications. *Geodiversitas*, 20(1): 19-142.
- Muizon, C. 1999. Marsupial skulls from the Deseadan (Late Oligocene) of Bolivia and phylogenetic analysis of the Borhyaenoidea (Marsupialia, Mammalia). *Geobios*, 32 (3): 483–509.
- Muizon, C & Cifelli, R.L. 2001. A new basal "didelphoid" (Marsupialia, Mammalia) from the early Paleocene of Tiupampa (Bolívia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(1): 87-97.
- Murphy, W.J.; Eizirik, E.; Johnson, W.E.; Zhang, Y.P.; Ryder, O.A. & O'Brien, S.J. 2001. Molecular phylogenetics and the origin of placental mammals. *Nature*, 409: 614.
- 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.
- Oliveira, E.V.; Ribeiro, A.M. & Bergqvist, L.P. 1997. A new Oligocene cingulate (Mammalia: Xenarthra) from the Taubaté Basin, Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 69(4): 461-470.
- Olson, S.L. & Alvarenga, H. 2002. A new genus of small teratorn from the Middle Tertiary of the Taubaté Basin, Brazil (Aves: Teratornithidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 115(4): 701-705.
- Pascual, R. 1984. La sucesion de las edades-mamifero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozóico: fenomenos concurrentes. Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires, 36: 15-37.
- Patterson, B. 1977. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of Northwestern Venezuela. *Fieldiana Geol.*, 33: 397–421.
- Patterson, B. & Pascual, R. 1968. Evolution of mammals on Southern continents. V- The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology*, 43: 409-451.
- Paula-Couto, C. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil Notoungulata. *American Museum Novitates*, n.1568: 1-15.
- Paula-Couto, C. 1954. On a notostylopid from the Paleocene of Itaborai, Brazil. *American Museum Novitates*, n.1693: 1-5.
- Paula-Couto, C. 1956. Une chauve-souris fossile des argiles feuilletées Pléistocènes de Tremembé, Etat de São Paulo (Brésil). *In*: Actes du IV Congrès International du Quaternaire, Rome, 1: 343-347.
- Paula-Couto, C. 1970. Novo notoungulado no Riochiquense de Itaboraí. Iheringia. Sér. Geol., 3:77-86.
- Paula-Couto, C. 1978a. Ungulados fósseis do Riochiquense de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. II Condylarthra e Litopterna. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 50(2): 209-218.
- Paula-Couto, C. 1978b. Ungulados fósseis do Riochiquense de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, 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. & Mezzalira, S., 1971. Nova conceituação geocronológica de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 43(suplemento): 473-488.
- Pettigrew, J.D. 1986. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science*, 231: 1304.
- Pettigrew, J.D., Jamieson, B.G.M.; Robson, S.K.; Hall, L.S.; McAnally, K.I. & Cooper, H.M. 1989. Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates (Mammalia: Chiroptera and Primates). *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, 325: 489.
- Pissis, A. 1842. Mémoire sur la position géologique des terraines de la partie australe du Brésil, et sur les soulevements qui à divers époques ont changé le relief de cette contrée. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 14: 1044-1046.
- Reguero, M; Ubilla, M & Perea, D. 2003. A new species of *Eopachyrucos* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the Late Oligocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2): 445–457.
- Reis, N.R.; Peracchi, A.; Pedro, W.A. & Lima, I.P. 2007. Morcegos do Brasil. Londrina, 253p.
- Ribeiro, A.M. 1994. Leontinídeos e notohipídeos (Toxodontia, Notoungulata) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 152p.
- Riccomini, C. 1989. O rift continental do Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 256p.
- Riccomini, C.; Appi, C.J.; Freitas, E.L. & Arai, M. 1987. Tectônica e sedimentação no sistema de rifts continentais da Serra do Mar (Bacias de Volta Redonda, Resende, Taubaté e São Paulo). *In*: 1º Simpósio de Geologia Regional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. p. 253-298.
- Riccomini, C.; Suguio, K.; Alvarenga, H.M.F. & Fittipaldi, F. 1991a. Estratigrafia e ambientes de sedimentação da porção central da Bacia de Taubaté, SP. *In: Roteiro de excursões: Bacia do Paraná I, Bacia do Paraná II e Bacia de Taubaté*. XII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 1-29.
- Riccomini, C.; Coimbra, A.M.; Suguio, K.; Mihály, P. & Maturana, E.C. 1991b. Nova unidade litoestratigráfica Cenozóica da Bacia de Taubaté, SP: Formação Pindamonhangaba. *Bol. IG-USP*, Publicação Especial, 9: 141-149.
- Riff, D. & Bergqvist, L.P. 1999. Primeira ocorrência de anura na Bacia de Taubaté, SP: Oligoceno Superior. *In*: Boletim de Resumos - Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato/CE. 16: 90-91.
- Riggs, E.S. 1935. A skeleton of Astrapotherium. Geological Series of Field Museum of Natural History, 6(13):167-177.
- Rougier, G.W.; Wible, J.R. & Novacek, M.J. 1998. Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history. *Nature*, 396: 459-463.
- Rougier, G.W.; Wible, J.R. & Novacek, M.J. 2004. New specimen of *Deltatheroides cretacicus* (Metatheria, Deltatheroida) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 5: 311-330.
- Saad, A.R. 1992. Potencial econômico da Bacia de Taubaté (Cenozóico do Estado de São Paulo, Brasil) nas regiões de Jacareí, Taubaté, Tremembé e Pindamonhangaba. *Geociências*, São Paulo, 11(2): 228-229.
- Sánchez-Villagra, M.R.; Burnham, R.J.; Campbell, D.C.; Feldmann, R.M.; Gaffney, E.S.; Kay, R.F.; Lozsa, N.R; Purdy, R. & Thewissen, J.G.M. 2000. A new near-shore marine fauna and flora from the Early Neogene of Northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology*, 74: 957-968.

Scott, W.B. 1913. A history of land mammals in the Western Hemisphere. New York, The Macmillan Co.

Scott, W.B. 1937. "The Astrapotheria". Proceedings of the American Philosophical Society, 77(3): 300-393.

- Setzer, J. 1955. Os solos do município de São Paulo (Primeira parte). Boletim Paulista de Geografia, São Paulo, 20: 3-30.
- Shockey, B.J. 1997. Two new Notoungulates (family Notohippidae) from the Salla Beds of Bolivia (Deseadan: Late Oligocene): systematics and functional morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(3): 584-599.
- Shockey, B.J. 1999. Postcranial osteology and functional morphology of the Litopterna of Salla, Bolivia (Late Oligocene). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(2): 383-390.
- Shockey, B. & Daza, F.A. 2004. *Pyrotherium macfaddeni*, sp. nov. (Late Oligocene, Bolivia) and the pedal morphology of pyrotheres. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2): 481-488.
- Shockey, B.J.; Salas, R.; Quispe, R.; Flores, A.; Sargis, E.J.; Acosta, J.; Pino, A.; Jarica, N.J. & Urbina, M. 2006. Discovery of Deseadan fossils in the upper Moquegua Formation (Late Oligocene - ?Early Miocene) of Southern Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(1): 205-208.
- Sigé, B. 1972. La faunule de mammifères de Cretacé Supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). Bulletin Muséum National d'Histoire Natural, Paris, 3(19): 375-408.
- Silva Santos, R. 1950. Vestígio de ave fóssil nos folhelhos betuminosos de Tremembé, S. Paulo. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 22(4): 7-8.
- Silva Santos, R. 1970. Nova evidência paleontológica da idade pleistocênica dos extratos da Bacia do Paraíba. *Miner. Metalurgia*, 51(301): 10.
- Simmons, N.B. 1994. The case for Chiropteran Monophyly. American Museum Novitates, n. 3103: 54p.
- Simmons, N.B.; Seymour, K.L.; Habersetzer, J. & Gunnell, G.F. 2008. Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature*, 451: 818-822.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a new classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of the Natural History*, New York, 85(1/16): 1-350.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Introduction, systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioprogonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91: 1-232.
- 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): 157-175.
- Steiner, C.; Tilak, M; Douzery, E.J.P & CatzaXis, F.M. 2005. New DNA data from a transthyretin nuclear intron suggest an Oligocene to Miocene diversification of living South America opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35: 363–379.
- Suguio, K. 1969. Contribuição à geologia da Bacia de Taubaté. *Bol. Esp. Fac. Fil. Ciênc. Letr.*, São Paulo, 106p.
- Szalay, F.S. 1994. Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters. Cambridge University Press. 481p.
- Tejedor, M. F.; Czaplewski, N.; Goin, F. J. & Aragón, E. 2005. Oldest South American bats. Journal of Vertebrate Paleontology, 25(4): 990-993.
- Travassos, H. & Silva Santos, R. 1955. Caracídeos fósseis da Bacia do Paraíba. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 27(3): 297-322.
- Tufano, P.; Carvalho-Veiga, E. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2009. Avanços no conhecimento das sucessões macroflorísticas paleógenas (Formação Tremembé) e neógena (Formação Pindamonhangaba) da Bacia de Taubaté, SP, Brasil. *In*: Paleo 2009 – Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia: Núcleo São Paulo, São Paulo, UNG. p29.
- Ubilla, M. 2004. La Formación Fray Bentos (Oligoceno Tardío) y los mamíferos más antiguos de Uruguay. *In: Cuencas Sedimentarias de Uruguai, Capítulo IV.* p.83-104. Dirac. Faculdad de Ciencias.

- van Valen, L. 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 132(1): 1-126.
- Vicalvi, M.A. 1982. O primeiro registro de peixes fósseis na Formação Caçapava do Estado de São Paulo. Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 54(2): 351-354.
- Villarroel, A.C. & Diaz, J.G. 1985. Un nuevo y singular representante de la familia Leontiniidae? (Notoungulata, Mammalia) en el Mioceno de La Venta, Colombia. *Geologia Norandina*, 9: 35-40.
- Villarroel, A.C. & Danis, J.C. 1995. A new leontiniid notoungulate. *In*: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene fauna of La Venta, Colombia.* p.303-318. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Vizcaíno, S.F.; Milne, N. & Bargo, S. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Paleobiological implications. *Ameghiniana*, 40(1): 89-101.
- Vucetich, M.G.; Souza Cunha, F.L. & Alvarenga, H.M.F. 1993. Un roedor Caviomorpha de la Formación Tremembé (Cuenca de Taubate), Estado de São Paulo, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 65(3): 247-251.
- Vucetich, M.G. & Ribeiro, A.M. 2003. A new and primitive rodent from the Tremembé Formation (Late Oligocene) of Brazil, with comments on the morphology of the lower premolars of caviomorph rodents. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5: 73-82.
- Walton, A. 1995. Rodents. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. p. 392-409. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Washburne, C.W. 1930. Petroleum geology of the State of São Paulo, Brazil. Comissão Geográfica e Geológica de São Paulo, São Paulo, 22: 28.
- Wichert, W.Q. 1974. Contribuição ao estudo da Paleontologia da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado em Geociências. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 69p.
- Wilson, G.P. & Riedel, J.A. 2010. New specimen reveals deltatheroidan affinities of the North American Late Cretaceous mammal *Nanocuris. Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3): 872-884.
- Wood, A.E. & Patterson, B. 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 120(3): 282-422.
- Woodward, A.S. 1898. Considerações sobre alguns peixes terciários dos schistos de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Museu Paulista*, 3: 63-70.
- Yamamoto, I.J. 1995. Palinologia das bacias tafrogênicas do Sudeste (Bacias de Taubaté, São Paulo e Resende): análise bioestratigráfica integrada e interpretação paleoambiental. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, SP. 239p.

# **ANEXO I** – Relação do material fóssil estudado procedente da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP.

Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Data da Coleta
DGM-1094-M	Proborhyaenidae indet.	Canino inferior esquerdo	1977-1978
MHNT-VT-1400	Proborhyaenidae indet.	Canino superior direito	1998
MHNT-VT-1401	Proborhyaenidae indet.	Fragmento de maxilar direito com M2 e M3	1998
MHNT-VT-1055	Metatheria indet.	Tíbia esquerda quase completa (falta apenas epífise distal), tíbia direita fragmentada (falta extremidade distal), fíbula direita fragmentada (falta extremidade distal e epífise proximal), duas vértebras caudais (sem epífises em ambas extremidades) e uma falange (proximal?)	1994
MHNT-VT-1101	Hathliacynidae indet.	Tíbia esquerda fragmentada (falta extremidade proximal), fíbula esquerda fragmentada (falta porção proximal), astrágalo esquerdo completo, calcâneo esquerdo completo, uma vértebra lombar fragmentada (L5?), uma vértebra (somente corpo vertebral) de duvidosa associação com o restante do material, duas falanges completas, três falanges fragmentadas e uma falange ungueal completa, todas referentes ao pé esquerdo.	2004
MHNT-VT-559	Eocoloeophorus gliptodontoides	Fragmento proximal de fêmur esquerdo (indivíduo adulto)	1977
MHNT-VT-560	Eocoloeophorus gliptodontoides	Fragmento distal de fêmur direito (indivíduo adulto)	1977
MHNT-VT-1088	Eocoloeophorus gliptodontoides	Dente molariforme (possível associação com as placas MHNT-VT-1089, 1090, 1092, 1093 e 1095)	1995
MHNT-VT-1089	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1995
MHNT-VT-1090	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1995
MHNT-VT-1092	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1995
MHNT-VT-1093	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1995
MHNT-VT-1095	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1995
MHNT-VT-1395	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1997
MHNT-VT-1396	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1997
MHNT-VT-1397	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1997
MHNT-VT-1398	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1997
MHNT-VT-1429	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1998
MHNT-VT-1442	Eocoloeophorus gliptodontoides	17 placas (fixas e móveis) da carapaça dorsal – todas inscritas sob mesmo número	2003
MHNT-VT-1468	Eocoleophorus glyptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	2005
MHNT-VT-1541	Eocoleophorus glyptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	2004
Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Data da Coleta
----------------------------------	--------------------------------	--------------------------------	-------------------
MHNT-VT-1542	Eocoleophorus glyptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	2004
MHNT-VT-1955	Eocoleophorus glyptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	2009
MN 4115-V	Eocoleophorus glyptodontoides	Dente molariforme (superior?)	1977-1978
MN 4593-V (TIPO)	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4594-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4595-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4596-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4597-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4598-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4599-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4600-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4601-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4602-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4603-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4604-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4605-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4606-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4607-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4608-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4609-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4610-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4611-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa móvel da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4612-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4613-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4614-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Placa fixa da carapaça dorsal	1977-1978
MN 4615-V	Eocoloeophorus gliptodontoides	Dente molariforme (superior?)	1986
MN 3000-V (TIPO)	Mormopterus (Neomops) faustoi	Esqueleto quase completo	1954

Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Data da Coleta
MHNT-VT-1952	Paulacoutomys paulista	Hemimandíbula esquerda com p4-m1 (Réplica do Tipo MN 4082-V)	1977-1978
DGM-1097-M	Proterotheriidae indet.	Calcâneo, metatarso IV e porção distal da fíbula, todos direitos	1977-1978
DGM-1090-M	Astrapotheria indet.	Incisivo completo, apenas ápice da raiz fragmentado	1977-1978
MHNT-VT-883	Astrapotheria indet.	Canino inferior esquerdo	fev/1990
MHNT-VT-331	Notoungulata indet.	Incisivo superior direito (I1? ou I2?)	1981
MHNT-VT-555	Notoungulata indet.	Incisivo superior direito (I1? ou I2?)	1985
MHNT-VT-810	Notoungulata indet.	Incisivo superior direito (I1? ou I2?)	09.04.1988
MHNT-VT-817	Notoungulata indet.	Incisivo superior esquerdo (I1? ou I2?)	jan/1989
MHNT-VT-820	Notoungulata indet.	Incisivo superior esquerdo (I1? ou I2?)	jan/1989
MHNT-VT-1430	Notoungulata indet.	Incisivo superior esquerdo (I1? ou I2?)	1998
MHNT-VT-1431	Notoungulata indet.	Incisivo superior esquerdo (I1? ou I2?)	1998
MN 4118-V	Notoungulata indet.	Incisivo superior esquerdo (I1? ou I2?)	1977-1978
MN 4119-V	Notoungulata indet.	Incisivo superior direito (I1? ou I2?)	1977-1978
MHNT-VT-1437	Leontiniidae indet.	Dp3? direito, muito fragmentado (material associado de MHNT-VT-1437 a MHNT-VT-1441)	1998
MHNT-VT-1438	Leontiniidae indet.	Dp4? direito, fragmentado (material associado de MHNT-VT-1437 a MHNT-VT-1441)	1998
MHNT-VT-1439	Leontiniidae indet.	Dp2? esquerdo (material associado de MHNT-VT-1437 a MHNT-VT-1441)	1998
MHNT-VT-1440	Leontiniidae indet.	Dp2? direito (material associado de MHNT-VT-1437 a MHNT-VT-1441)	1998
MHNT-VT-1441	Leontiniidae indet.	Dp3? esquerdo (material associado de MHNT-VT-1437 a MHNT-VT-1441)	1998
DGM-1087-M (TIPO)	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento maxilar direito com P2-4 e alvéolos de C e P1	1977-1978
DGM-1088-M	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com pré-molar (p4)	1977-1978
DGM-1091-M	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com p4-m1 (m1 incompleto)	1977-1978
DGM-1093-M	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito, com raízes de m1 e m2, bastante fragmentado	1977-1978
DGM-1095-M	Taubatherium paulacoutoi	Pré-molar superior direito (P3)	1977-1978
DGM-1099-M	Taubatherium paulacoutoi	Molares superiores direitos (M2-3) incompletos	1977-1978
DGM-1100-M (TIPO)	Taubatherium major (=T. paulacoutoi)	Molar superior direito (M2)	1977-1978
DGM-1101-M	Taubatherium paulacoutoi	Molar inferior direito (m3) quase completo e pouco desgastado	1977-1978
DGM-1102-M	Taubatherium paulacoutoi	Molar superior esquerdo quase completo (M2)	1977-1978

Instituição e	Táxon	Material	
número de tombo			Coleta
DGM-1103-M	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito com dp2-3 e dp4, parcialmente, errupcionado	1977-1978
IG-211-V	Taubatherium paulacoutoi	Pré-maxilar direito com Di1 e Di3; fragmento de maxilar direito com Dc, P1, Dp2-4, M1 e M2; fragmento de maxilar esquerdo com P1 e Dp2-4 e alvéolos de M1 e M2; fragmento mandibular direito com alvéolos de di1-3, dc e p1, dentes dp2-4, sendo o último incompleto, m1 incompleto e m2 em erupção e fragmento mandibular esquerdo com dp2-3 + outros ossos associados	
MHNT-VT-28	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com alvéolos de pré-molares	1978
MHNT-VT-341	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de molar superior esquerdo (M2)	1981
MHNT-VT-433	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo inferior direito (i1?)	1982
MHNT-VT-482	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de M1 esquerdo	dez/1982
MHNT-VT-491	Taubatherium paulacoutoi	Sínfise mandibular com alvéolos de incisivos e caninos	1983
MHNT-VT-495	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo	1983
MHNT-VT-540	Taubatherium paulacoutoi	Molar inferior esquerdo (m3) incompleto	1984
MHNT-VT-541	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo (indivíduo jovem?) com raízes de pré-molares	1984
MHNT-VT-814	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com p4-m3 (m3 incompleto)	21.01.1989
MHNT-VT-815	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito com m1 bastante fragmentado	jan/1989
MHNT-VT-822	Taubatherium paulacoutoi	Pré-molar superior esquerdo (P3) incompleto	jan/1989
MHNT-VT-824	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com dp2-3 e alvéolo de dp4	fev-mar/1989
MHNT-VT-864	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com raízes de p4 e molares (m1-m2); o m2 bastante fragmentado	set/1989
MHNT-VT-866	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito muito incompleto, com raízes de m1-3	set/1989
MHNT-VT-871	Taubatherium paulacoutoi	Sínfise mandibular bastante fragmentada	set/1989
MHNT-VT-874	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo? quase completo, desgastado	set/1989
MHNT-VT-875	Taubatherium paulacoutoi	Incisivo superior direito (I2?)	set/1989
MHNT-VT-901	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo com coroa completa e desgastada	jun-jul/1990
MHNT-VT-909	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo completo, pouco desgastado	set/1990
MHNT-VT-911	Taubatherium paulacoutoi	Sínfise mandibular incompleta com alvéolos de incisivos e caninos	13.08.1990
MHNT-VT-916	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar direito com M2-3 (ambos incompletos)	20.10.1990
MHNT-VT-944	Taubatherium paulacoutoi	Pré-molar superior esquerdo incompleto (P4) bastante desgastado	20.07.1991
MHNT-VT-959	Taubatherium paulacoutoi	Molar superior esquerdo muito fragmentado (M2?)	27.07.1991

Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Data da Coleta
MHNT-VT-971	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de pré-molar superior esquerdo (P4?)	ago/1991
MHNT-VT-973	Taubatherium paulacoutoi	M3 superior direito (certamente associado a MHNT-VT-981)	set/1991
MHNT-VT-976	Taubatherium paulacoutoi	Molar superior esquerdo muito fragmentado (M2)	out/1991
MHNT-VT-981	Taubatherium paulacoutoi	Molar superior direito incompleto (M2) (certamente associado a MHNT-VT-973)	02.11.1991
MHNT-VT-997	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar esquerdo com pré-molar (P4) incompleto	jan/1992
MHNT-VT-1013	Taubatherium paulacoutoi	Molar inferior esquerdo (m1)	1979
MHNT-VT-1014	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo? bastante fragmentado	1979
MHNT-VT-1015	Taubatherium paulacoutoi	Pré-molar superior esquerdo (P1) quase completo e muito desgastado	1998-99
MHNT-VT-1064	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito com m1 bastante desgastado	1995
MHNT-VT-1065	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com p2-m1 (sendo p2 e m1 incompletos)	1998-99
MHNT-VT-1072	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo completo, pouco desgastado	dez/1995
MHNT-VT-1086	Taubatherium paulacoutoi	Sínfise mandibular muito fragmentada com alvéolos de alguns incisivos e caninos	março/1996
MHNT-VT-1099	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar esquerdo com um molar (M2) muito fragmentado	1995
MHNT-VT-1383	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito com m1-2	2000
MHNT-VT-1399	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar direito com M2-3 (ambos incompletos)	1998
MHNT-VT-1403	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar esquerdo com M1-3 (M1 incompleto)	1998
MHNT-VT-1404	Taubatherium paulacoutoi	M3 superior esquerdo bastante fragmentado (material associado de MHNT-VT-1404 a MHNT-VT-1408)	1998
MHNT-VT-1405	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo incompleto com m2 e m3 (material associado de MHNT-VT-1404 a MHNT-VT-1408)	1998
MHNT-VT-1406	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito incompleto com m1 e m2 (material associado de MHNT-VT-1404 a MHNT- VT-1408)	1998
MHNT-VT-1405-6	Taubatherium paulacoutoi	Pré-molar superior esquerdo (P1) bastante desgastado (material possivelmente associado ao conjunto MHNT-VT-1404 -MHNT-VT-1408)	1998
MHNT-VT-1407	Taubatherium paulacoutoi	M2 superior esquerdo incompleto (material associado de MHNT-VT-1404 a MHNT-VT-1408)	1998
MHNT-VT-1408	Taubatherium paulacoutoi	M3 superior esquerdo incompleto (material associado de MHNT-VT-1404 a MHNT-VT-1408)	1998
MHNT-VT-1432	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo completo, não desgastado	1998
MHNT-VT-1433	Taubatherium paulacoutoi	Pré-molar superior direito (P4)	1998
MHNT-VT-1434	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar esquerdo com dP3? incompleto e alvéolo de dP4?	1998
MHNT-VT-1435	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxila direita com M2 incompleto	1998

Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Data da Coleta
MHNT-VT-1436	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar direito com P2-M2 (todos os dentes muito fragmentados)	1998
MHNT-VT-1475	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de prémaxilar-maxilar direitos com alvéolo de I3, raiz do C, P1 muito fragmentado e P2 incompleto	1ºsem/2006
MHNT-VT-1477	Taubatherium paulacoutoi	Molar inferior direito (m1)	1ºsem/2006
MHNT-VT-1761	Taubatherium paulacoutoi	Sínfise mandibular muito fragmentada com raízes de dois incisivos esquerdos	2007
MHNT-VT-1769	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar esquerdo com M2-3	20.08.2006
MN 4112-V	Taubatherium paulacoutoi	Pré-molar superior direito fragmentado (P2?)	1977-1978
MN 4113-V	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de maxilar esquerdo com P4-M3 (M1 e M2 incompletos)	1977-1978
MN 4114-V	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de molar superior direito (M3)	1977-1978
MN 4117-V	Taubatherium paulacoutoi	Molar inferior esquerdo (m3) incompleto	1977-1978
MN 4121-V	Taubatherium paulacoutoi?	Incisivo? bastante fragmentado e desgastado	1977-1978
MN 4123-V	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular esquerdo com raízes de m1 e m2-3 incompletos	1977-1978
DGM-1089-M	Rhynchippus brasiliensis	Fragmento mandibular esquerdo com m3 quase completo e raízes de p4-m2	1977-1978
DGM-1092-M (TIPO)	Rhynchippus brasiliensis	Fragmento mandibular esquerdo com m2 (incompleto) e m3.	1977-1978
DGM-1096-M	Rhynchippus brasiliensis	Pré-molar superior direito (P4?)	1977-1978
MHNT-VT-1070	Rhynchippus brasiliensis	Incisivo inferior direito quase completo (i1? ou i2?)	dez/1995
MHNT-VT-1951	Rhynchippus brasiliensis	Fragmento de maxilar esquerdo com pré-molar (P4?) incompleto	07.08.2010
MHNT-VT-193	Pyrotheriidae indet.	Vértebra cervical (atlas)	1977-1978
MHNT-VT-195	Pyrotheriidae indet.	Vértebra cervical (áxis)	1977-1978
MHNT-VT-1846	Pyrotheriidae indet.	Fragmento de maxilar com três molares + fragmento de maxilar com um molar	set/2008

ANEXO II – Relação do material fóssil utilizado para comparação; procedente de outras localidades da América do Sul.

Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Procedência
MACN-A-666	Sipalocyon pusillus	Fragmento mandibular direito com alvéolos dentários e dois dentes pouco conservados	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-5962	Sipalocyon curtus	Fragmento mandibular direito com três dentes (c-p2) + vários fragmentos de dentes e outros ossos + uma vértebra caudal mal preservada	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-667	Sipalocyon mixtus	Fragmento mandibular direito com três dentes bem preservados (c-p2)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-5963	Sipalocyon mixtus	Fragmento mandibular direito com alvéolos de c, p1, p3 e m2 + três dentes preservados (p2, m1 e m3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-5965	Sipalocyon longus	Fragmento mandibular direito com cinco dentes muito bem preservados (p2-m3) + alvéolos do c, p1 e m4	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-2079	Cladosictis trouessarti	Crânio quase completo (série dentária esquerda bem preservada)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-5950-51	Cladosictis lateralis	Crânio muito bem preservado com série dentária quase completa + porção distal de um úmero direito	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-383	Cladosictis externa	Maxilas com dentição quase completa. Maxila direita com alvéolos de C, P1 e M4 + série P2-M2 muito bem preservada. Maxila esquerda com P3-M3 muito bem preservados. Osso do crânio (temporal) + astrálago direito	Chubut/Argentina
MACN-A-649	Borhyaena excavata	Canino inferior direito	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-651	Borhyaena excavata	Canino inferior direito	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-653 à 660	Borhyaena tuberata	Canino inferior direito + três fragmentos mandibulares (que unidos compõem a série p2-m3) + outros ossos fragmentados	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-5922	Borhyaena zitteli	Crânio (parte posterior e maxilas bem preservadas). Grande parte da série dentária superior presente.	Santa Cruz/Argentina
MHNT-VT- 1954	Arctodictis	Esqueleto completo – (Réplica)	Argentina
MACN-A-52-391	Pharsophorus lacerans	Fragmento mandibular esquerdo com dentição quase completa, faltando apenas o p1	Argentina
MACN-A-52-368	Notogale mitis	Fragmento mandibular com dois dentes mal preservados	Argentina
MACN-A-52-382	Proborhyaena gigantea	Fragmento mandibular direito incompleto com quatro dentes (c-p3)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-532	Proborhyaena? antiqua	Canino inferior esquerdo	Argentina
MACN-A-10324	Arminiheringia auceta	Molar inferior direito (m3?)	Chubut/Argentina
MACN-A-10970	Arminiheringia auceta	Mandíbula muito bem preservada com série dentária quase completa	Chubut/Argentina
MACN-A-10972	Arminiheringia auceta	Crânio quase completo. Dentição superior bem preservada, porém faltam alguns incisivos e pré-molares.	Chubut/Argentina
MHNT-VT- 1953	Thylacosmilus atrox	Crânio incompleto e hemimandíbula – (Réplica)	Argentina
MLP-95-III-10-19	Astrapotheriidae	Molar superior esquerdo (M2?) + dois dentes incisivos	Santa Cruz/Argentina
MLP-95-III-10-74	Astrapotheriidae	Vários dentes (incisivos e caninos)	Santa Cruz/Argentina

Instituição e	Táxon	Material	Procedência
número de tombo			
MLP-95-III-10-103	Astrapotheriidae	Canino inferior direito	Santa Cruz/Argentina
MLP-95-III-10-79	Leontiniidae indet.	Vários dentes incisivos e caninos	Santa Cruz/Argentina
MLP-95-III-10-88	Leontiniidae indet.	Pré-molar inferior direito (p?1)	Santa Cruz/Argentina
MLP-95-III-10-54	Leontiniidae indet.	Incisivo inferior direito (i3) e um incisivo superior esquerdo (i2? ou i3?)	Santa Cruz/Argentina
MLP-93-XI-20-14	Leontiniidae indet.	Fragmento mandibular direito com m3	Argentina
MLP-94-XII-1-1	Leontinia sp.	Crânio com séries dentárias quase completas (tanto direita como esquerda)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-570	Leontinia gaudryi	Fragmento mandibular esquerdo com vários dentes preservados	Chubut/Argentina
MACN-A-52-575	Leontinia gaudryi	Fragmento mandibular esquerdo com P3-4 e M2-3 preservados + raízes do i3 preservadas	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-573	Leontinia gaudryi	Crânio completo com toda a série dentária superior	Chubut/Argentina
MACN-A-52-544	Leontinia gaudryi	Incisivo caniniforme	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-558	Leontinia gaudryi	Série dentária superior esquerda (P2-M3)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-559	Leontinia gaudryi	Molares superiores direitos (M1-3)	Chubut/Argentina
MLP-55-VIII-10-30	Ancylocoelus?	Fragmento de maxilar esquerdo com P2?-3? ou P3?-4?	Chubut/Argentina
MLP-54-VIII-16-7	Ancylocoelus sp.	Fragmento de maxilar direito com P3?-4?	Santa Cruz/Argentina
MLP-93-XI-21-48	Ancylocoelus sp.	Pré-molar superior direito bastante fragmentado	Chubut/Argentina
MACN-A-52-531	Ancylocoelus lentus	Molar superior direito (M3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-551	Ancylocoelus minor	Molares superiores (M2 e M3 direitos e M3 esquerdo)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-561	Ancylocoelus frequens	Fragmento de maxilar direito com P1-M3 e fragmento de maxilar esquerdo com P3-M3 (todos os dentes muito bem preservados, exceto P3 esquerdo)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-599	Ancylocoelus frequens	Molar inferior esquerdo (M3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-593	Ancylocoelus frequens	Incisivos superiores	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-565	Ancylocoelus frequens	Molar superior esquerdo (M2)	Argentina
MACN-A-52-562	Ancylocoelus frequens	Fragmento mandibular esquerdo com P3-M3 e hemimandíbula direita com P3-M3	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-563	Ancylocoelus frequens	Fragmento mandibular esquerdo com P2-M3	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-562	Ancylocoelus frequens	Molar inferior direito (m3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-578	Homalodotherium? tertiaria	Pré-molar	Chubut/Argentina
MACN-A-52-577	Homalodotherium? tertiaria	Pré-molar	Chubut/Argentina

Instituição e	Táxon	Material	Procedência
número de tombo			
MACN-A-52-576	Colpodon distinctus	Molares superiores esquerdo (Dm2-4)	Chubut/Argentina
MACN-A-11-119	Scarrittia?	Molar inferior direito (m3)	Chubut/Argentina
MLP-73-VII-1-3	Scarrittia sp.	Fragmento de crânio com P2-M3 esquerdos	Chubut/Argentina
MLP-95-III-10-10	Notohippidae indet.	Molar inferior direito (m2) pouco desgastado	Santa Cruz/Argentina
MLP-95-III-10-57	Notohippidae indet.	Molar inferior direito (m3)	Santa Cruz/Argentina
MLP-95-III-10-38	Rhynchippus sp.	Molar inferior esquerdo (m3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-31	Rhynchippus equinus	Mandíbula (com série dentária completa) + molar superior direito (M3)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-49	Rhynchippus equinus	Crânio com dentição quase completa (12 direito fragmentado e C esquerdo ausente)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-51	Rhynchippus equinus	Fragmento mandibular direito com m2-3	Chubut/Argentina
MACN-A-52-52	Rhynchippus equinus	Fragmento mandibular esquerdo com i2-m1	Chubut/Argentina
MACN-A-52-53	Rhynchippus equinus	Pré-molar superior esquerdo (P2)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-54	Rhynchippus equinus	Incisivo superior esquerdo (I1)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-55	Rhynchippus equinus	Molar inferior direito (m2)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-56	Rhynchippus equinus	Molar inferior direito (m2)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-58	Rhynchippus equinus	Pré-molar inferior esquerdo (p3) + dois incisivos superiores (I?1 e I?2 esquerdos)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-61	Rhynchippus equinus	Crânio com dentição quase completa (faltam apenas alguns incisivos)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-80	Rhynchippus equinus	p4 e m1 direitos pertencentes a um indivíduo jovem	Argentina
MACN-A-52-81	Rhynchippus equinus	Fragmento mandibular esquerdo de um indivíduo jovem com 4 dentes (dois não erupcionados)	Argentina
MACN-A-52-82	Rhynchippus equinus	Molar inferior esquerdo (m1) + incisivos superiores (i?1esquerdo e i?1direito) + vários outros fragmentos de dente. Indivíduo jovem.	Chubut/Argentina
MACN-A-52-62	Rhynchippus pumilus	Fragmento mandibular esquerdo com três molares	Chubut/Argentina
MACN-A-52-63	Rhynchippus pumilus	Fragmento mandibular direito com di3-m1	Chubut/Argentina
MACN-A-52-64	Rhynchippus pumilus	Molar inferior esquerdo (m2) e p?4 ou m?1 direito	Chubut/Argentina
MACN-A-52-65	Rhynchippus pumilus	Incisivos superiores isolados	Chubut/Argentina
MACN-A-52-67	Rhynchippus pumilus	Fragmento mandibular esquerdo com M1-3	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-68	Rhynchippus pumilus	Molar superior direito (M3)	Chubut/Argentina
MHNT-VT- 1779	Rhynchippus cf. R. brasiliensis	Fragmento mandibular esquerdo (com toda série dentária) + sínfise mandibular completa (Réplica de UF149202)	La Salla/Bolívia

Instituição e	Táxon	Material	Procedência
número de tombo			
MHNT-VT-1780	Rhynchippus cf. R. brasiliensis	Fragmento mandibular esquerdo (com toda série dentária) – (Réplica de UF 149201)	La Salla/Bolívia
MACN-A-52-83 (TIPO)	Morphyppus complicatus (=R. equinus)	Fragmento maxilar direito com P4-M2	Chubut/Argentina
MACN-Pv-19202	Pascualihippus boliviensis	Crânio quase completo (réplica do holótipo MNHN-Bol-V-003642).	La Salla/Bolívia
MLP-95-III-10-43	Pyrotherium romeroi	Molar superior (M3) e pré-molar inferior direito (p3)	Argentina
MACN-10-903	Propyrotherium	Pré-molar e incisivo	Argentina
MACN-A-52-601	Pyrotherium romeroi	Mandíbula completa com todas séries dentárias (direita e esquerda)	Argentina
MACN-A-11747	Pyrotherium romeroi	Série dentária superior direita e esquerda	Argentina
MACN-A-399	Pyrotherium romeroi	Pré-molar inferior direito (p3)	Argentina
MACN-A-400	Pyrotherium romeroi	Molar inferior (m3?)	Argentina
MACN-52-299	Pyrotherium romeroi	Pré-molar inferior bastante fragmentado	Argentina
MACN-52-286	Pyrotherium romeroi	Molar inferior direito (m2)	Argentina

**ANEXO III** – Relação do material osteológico de mamíferos atuais utilizado para comparação com os materiais fósseis procedentes da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP.

Instituição	Exemplar	Grupo	Táxon	Sexo
MZUSP	29174	Metatheria	Marmosops incanus	macho
MHNT	M-094	Metatheria	Gracilinanus microtarsus	indet.
MHNT	M-132	Metatheria	Monodelphis sorex	fêmea
MZUSP	32232	Metatheria	Thylamys karimii	fêmea
MZUSP	32238	Metatheria	Thylamys karimii	fêmea
MZUSP	17023	Metatheria	Metachirus nudicaudatus	fêmea
MHNT	M-240	Metatheria	Lutreolina crassicaudata	indet.
MHNT	M-092	Metatheria	Philander frenatus	indet.
MZUSP	29210	Metatheria	Philander frenatus	fêmea
MZUSP	21310	Metatheria	Philander oposum	macho
MHNT	M-087	Metatheria	Didelphis aurita	fêmea
MHNT	M-238	Metatheria	Caluromys lanatus	indet.
MHNT	M-006	Metatheria	Macropus giganteus	macho
MHNT	M-045	Metatheria	Macropus fuliginosus	fêmea
MZUSP	13801	Cingulata	Dasypus novemcinctus	indet.
MZUSP	19985	Cingulata	Dasypus novemcinctus	indet.
MZUSP	20189	Cingulata	Dasypus novemcinctus	indet.
MZUSP	10431	Cingulata	Dasypus novemcinctus	macho
MZUSP	19984	Cingulata	Dasypus septemcinctus	indet.
MHNT	M-205	Cingulata	Chaetophractus villosus	indet.
MZUSP	13735	Cingulata	Euphractus sexcinctus	indet.
MZUSP	13802	Cingulata	Euphractus sexcinctus	indet.
MHNT	M-011	Cingulata	Euphractus sexcinctus	indet.
MZUSP	3134	Cingulata	Tolypeutes tricinctus	indet.
MZUSP	3136	Cingulata	Tolypeutes tricinctus	indet.
MZUSP	7665	Cingulata	Cabassous tatouay	indet.
MZUSP	13798	Cingulata	Cabassous tatouay	macho
MZUSP	13492	Cingulata	Priodontes maximus	indet.
MHNT	M-329	Vermilingua	Myrmecophaga jubata	macho
MHNT	M-122	Vermilingua	Tamandua tetradactyla	indet.
MHNT	M-274	Vermilingua	Tamandua tetradactyla	indet.
MHNT	M-291	Vermilingua	Cyclops didactylus	indet.
MHNT	M-186	Vermilingua	Cyclops didactylus	indet.
MHNT	M-330	Insectivora	Erinaceus europaeus	indet.
MHNT	M-058	Insectivora	Atelerix albiventer	fêmea
MHNT	M-004	Lagomorpha	Sylvilagus brasiliensis	indet.
MHNT	M-183	Rodentia	Sciurus ingrami	indet.
MHNT	M-128	Rodentia	Dolichotis patagona	indet.

Instituição	Exemplar	Grupo	Táxon	Sexo
MHNT	M-013	Rodentia	Cavia aperea	indet.
MHNT	M-014	Rodentia	Cavia aperea	indet.
MHNT	M-015	Rodentia	Cavia aperea	indet.
MHNT	M-010	Rodentia	Miocastor coypus	fêmea
MHNT	M-091	Rodentia	Cuniculus paca	fêmea
MHNT	M-100	Rodentia	Cuniculus paca	fêmea
MHNT	M-115	Rodentia	Dasyprocta agouti	macho
MHNT	M-203	Rodentia	Sphygurus villosus	indet.
MHNT	M-017	Rodentia	Holochilus brasiliensis	indet.
MHNT	M-096	Carnivora	Nasua nasua	indet.
MHNT	M-275	Carnivora	Galictis vittata	indet.
MHNT	M-178	Carnivora	Eira barbara	indet.
MHNT	M-097	Carnivora	Lutra longicaudis	indet.
MHNT	M-101	Carnivora	Pteronura brasiliensis	indet.
MHNT	M-204	Carnivora	Pteronura brasiliensis	indet.
MHNT	M-098	Carnivora	Leopardus wiedii	indet.
MHNT	M-222	Carnivora	Herpailurus yagouaroundi	indet.
MHNT	M-286	Carnivora	Leopardus pardalis	indet.
MHNT	M-290	Carnivora	Leopardus pardalis	indet.
MHNT	M-209	Carnivora	Leopardus pardalis	indet.
MHNT	M-009	Carnivora	Lynx lynx	indet.
MHNT	M-114	Carnivora	Uncia uncia	indet.
MHNT	M-118	Carnivora	Panthera pardus melas	macho
MHNT	M-120	Carnivora	Panthera tigris	indet.
MHNT	M-257	Carnivora	Panthera tigris	indet.
MHNT	M-270	Carnivora	Panthera tigris	indet.
MHNT	M-289	Carnivora	Panthera tigris	indet.
MHNT	M-008	Carnivora	Panthera leo	fêmea
MHNT	M-099	Carnivora	Chrysocyon brachyurus	indet.
MHNT	M-138	Carnivora	Chrysocyon brachyurus	indet.
MHNT	M-133	Carnivora	Chrysocyon brachyurus	indet.
MHNT	M-280	Carnivora	Cerdocyon thous	indet.
MHNT	M-202	Carnivora	Cerdocyon thous	indet.
MHNT	M-102	Carnivora	Cerdocyon thous	indet.
MHNT	M-267	Carnivora	Speotos venaticus	indet.
MHNT	M-199	Chiroptera	Molossus rufus	indet.
MHNT	M-207	Chiroptera	Artibeus lituratus	indet.
MHNT	M-276	Chiroptera	Artibeus lituratus	indet.
MHNT	M-038	Primata	Brachyteles arachnoides	macho
MHNT	M-039	Primata	Brachyteles arachnoides	fêmea
MHNT	M-057	Primata	Brachyteles arachnoides	fêmea
MHNT	M-104	Primata	Callithrix jacchus	indet.

Instituição	Exemplar	Grupo	Táxon	Sexo
MHNT	M-223	Primata	Leontopithecus chrysomelas	indet.
MHNT	M-224	Primata	Leontopithecus chrysomelas	indet.
MHNT	M-225	Primata	Leontopithecus chrysomelas	indet.
MHNT	M-103	Primata	Leontopithecus rosalia	indet.
MHNT	M-095	Primata	Cebus apella	macho
MHNT	M-140	Primata	Cebus macrocephalus	macho
MHNT	M-134	Primata	Ateles belzebuth	fêmea
MHNT	M-217	Primata	Alouatta fusca	macho
MHNT	M-060	Primata	Papio cynocephalus	macho
MHNT	M-237	Primata	Pongo pygmaeus	indet.