# Graziella do Couto Ribeiro

Osteologia de *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 (Notoungulata, Leontiniidae) e de um novo Pyrotheria: dois mamíferos da Formação Tremembé, Brasil (SALMA Deseadense -Oligoceno Superior)

Osteology of *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 (Notoungulata, Leontiniidae) and of a new Pyrotheria: two mammals from Tremembé Formation, Brazil (SALMA Deseadense - Upper Oligocene)

> São Paulo 2015

# Graziella do Couto Ribeiro

Osteologia de *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 (Notoungulata, Leontiniidae) e de um novo Pyrotheria: dois mamíferos fósseis da Formação Tremembé, Brasil (SALMA Deseadense - Oligoceno Superior)

Osteology of *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 (Notoungulata, Leontiniidae) and of a new Pyrotheria: two fossils mammals from Tremembé Formation, Brazil (SALMA Deseadense - Upper Oligocene)

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

Orientadora: Profa. Dra. Elizabeth Höfling

Coorientador: Prof. Dr. Herculano Alvarenga

São Paulo 2015 Couto-Ribeiro, Graziella Osteologia de *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 (Notoungulata, Leontiniidae) e de um novo Pyrotheria: dois mamíferos fósseis da Formação Tremembé, Brasil (SALMA Deseadense - Oligoceno Superior) 149p. Tese (Doutorado) – 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).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Elizabeth Höfling

Orientadora

# Dedicatória

Aos meus grandes amores

Diogo e Walace

Diz-se que, mesmo antes de um rio cair no oceano ele treme de medo.

Olha para trás, para toda a jornada, os cumes, as montanhas, o longo caminho sinuoso através das florestas, através dos povoados, e vê à sua frente um oceano tão vasto que entrar nele nada mais é do que desaparecer para sempre.

Mas não há outra maneira. O rio não pode voltar.

Ninguém pode voltar. Voltar é impossível na existência. Você pode apenas ir em frente.

O rio precisa se arriscar e entrar no oceano.

E somente quando ele entra no oceano é que o medo desaparece.

Porque apenas então o rio saberá que não se trata de desaparecer no oceano, mas tornar-se oceano.

Por um lado é desaparecimento e por outro lado é renascimento.

Assim somos nós.

Só podemos ir em frente e arriscar.

Coragem! Avance firme e torne-se Oceano!

Osho (1931-1990)

# Agradecimentos

Dedico especial agradecimento aos meus grandes mestres, Profa. Dra. Elizabeth Höfling e Prof. Dr. Herculano Alvarenga, que com sabedoria souberam orientar meus passos para o alcance de meus objetivos. Muito obrigada pelo convívio durante todos esses anos, pela atenção, compreensão, amizade, confiança, auxílio e correções.

Meus sinceros agradecimentos ao Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), em nome do Dr. Herculano Alvarenga, pelo acolhimento e oportunidades a mim oferecidas. Sinto-me lisonjeada em participar da história do MHNT desde o seu início. Acredito que esta Instituição trilha um caminho de sucesso, pois realiza um trabalho sério, organizado e competente. Parabéns à gestão que valoriza, motiva, incentiva e entusiasma a sua equipe. O MHNT sempre terá meu apoio!

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq) pela bolsa concedida (142852/2011-2) durante o doutorado.

Às Empresas "Mineradora Aligra Indústria e Comércio de Argila Ltda." e "Sociedade Extrativa Santa Fé Ltda." pela colaboração nas coletas dos fósseis, em especial, ao Sr. Rubens Leite, diretor-gerente da mineradora Santa Fé, pelo apoio constante ao MHNT.

Ao coordenador do curso de pós-graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP), Prof. Dr. Marcelo Rodrigues de Carvalho e aos professores da USP pela contribuição de minha formação acadêmica ao longo da minha pós-graduação: Dra. Elizabeth Höfling, Dr. Luís Fábio Silveira, Dr. Mario de Vivo, Dr. Pedro Gnaspini Neto, Dra. Renata Pardini, Dr. Renato Gaban-Lima, Dr. Ricardo Pinto da Rocha, Dr. Manoel Oriosvaldo de Moura, Dr. Camilo de Mello Vasconcellos, Dra. Maria Isabel Pinto Ferreira Landim, Dr. Sérgio Antônio Vanin e Dr. Fernando Portella de Luna Marques.

Aos curadores e responsáveis pelas coleções das diversas Instituições nacionais (Museu de História Natural de Taubaté, MHNT; Museu Nacional do Rio de Janeiro, MN; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, MZUSP; Instituto Geológico de São Paulo, IG) e internacionais (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", MACN; Museo de La Plata, MLP; Museo Paleontologico Egídio Feruglio, MEF; American Museum Natural History, AMNH; Yale Peabody Museum Natural History, YPM), que disponibilizaram o material necessário para a realização desse trabalho e que me receberam com grande atenção.

Aos pesquisadores Dr. Bruce Shockey (AMNH), Dra. Kaori Tsukui (AMNH), Dra. Judith Galkin (AMNH), Dr. Daniel Brinkman (YPM) e Dr. Christopher Norris (YPM) que foram extremamente simpáticos e atenciosos comigo, em especial, ao Dr. Shockey e sua esposa Dra. Kaori que disponibilizaram grande parte seu tempo conversando e discutindo sobre os temas relacionados a este trabalho. Aos pesquisadores do Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Dra. Christine Argot e Dr. Guillaume Billet) por enviarem

importantes fotografias e referências, além do auxílio na manipulação do material para ser fotografado.

Ao Dr. Peter Gibbs (University of St. Andrews, Escócia) por, atenciosamente, auxiliar na elaboração do *Abstract*.

Novamente, ao Dr. Herculano Alvarenga e também, à amiga Jennifer Pacheco pelas muitas horas de dedicação no laboratório para a elaboração da reconstituição do *Taubatherium*.

À ilustradora Gabriela Carvalho do estúdio de arte e escola de mangá Acrópolis pela elaboração da reconstituição em vida do *Taubatherium* e à estagiária do MHNT, Tatiana Ferreira de Carvalho, pela elaboração dos desenhos dos ossos e auxílio na reconstituição do desenho do esqueleto de *Taubatherium*.

À minha família pelo apoio e incentivo, especialmente ao meu querido filho Diogo e meu marido Walace, que há doze anos continua me encantando e me surpreendendo a cada dia com seu incrível jeito de ser. Não há palavras para descrever o quão importante você foi durante toda minha jornada pela pós-graduação. Obrigada pelo companheirismo, pelo incentivo, pela paciência e por compreender e permitir que eu me entregue e vivencie o meu amor pelo museu e pela pesquisa.

Estendo os meus sinceros agradecimentos a todos os outros amigos e colegas que torceram por mim e que de alguma forma doaram um pouco de si para que a conclusão deste trabalho se tornasse possível. Não citarei nomes, pois tenho o receio de cometer a ingratidão e a indelicadeza de esquecer alguém, então saibam que sou grata a TODOS.

# Índice Geral

<ul> <li>Capítulo I</li> <li>1. Introdução</li> <li>1.1. História evolutiva dos mamíferos sul-americanos</li> <li>1.1. O isolamento da América do Sul</li> <li>1.1.2. Episódios ligados às imigrações extracontinentais</li> <li>1.2. A Bacia de Taubaté e sua importância na paleontologia sul-americana</li> <li>1.2.1. A Bacia de Taubaté: aspectos geológicos e paleontológicos</li> <li>1.2.2. Breve histórico das pesquisas em mamíferos fósseis da Bacia de Taubaté</li> </ul>	<b>02</b> 03 04 07 08 16
2. Objetivos	22
<ul> <li>3. Materiais e Métodos</li> <li>3.1. Abreviações</li> <li>3.2. Materiais de estudo</li> <li>3.3. Materiais de comparação</li> <li>3.4. Métodos de estudo</li> </ul>	<b>23</b> 23 23 25 26
Capítulo II Descrição do esqueleto de <i>Taubatherium paulacoutoi</i> Soria & Alvarenga, 1989 1. Introdução 2. Objetivo 3. Materiais e Métodos 4. Resultados e Discussão 5. Conclusões	<b>29</b> 32 32 35 93
Capítulo III Pyrotheria da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Brasil 1. Introdução 2. Objetivo 3. Materiais e Métodos 4. Resultados e Discussão 5. Conclusões	<b>95</b> 95 97 98 98 107
Conclusões Gerais	109
Resumo	111
Abstract	113
Referências Bibliográficas	115
Anexo 01. Relação do material fóssil procedente da Formação Tremembé	127
Anexo 02. Relação do material fóssil utilizado para comparação	144
Anexo 03. Relação do material fóssil utilizado para comparação por meio de fotografias	147

# **CAPÍTULO I**

02

1. Introdução	02
1.1. História evolutiva dos mamíferos sul-americanos	02
1.1.1. O isolamento da América do Sul	03
1.1.2. Episódios ligados às imigrações extracontinentais	04
1.2. A Bacia de Taubaté e sua importância na paleontologia sul-americana	07
<ol> <li>1.2.1. A Bacia de Taubaté: aspectos geológicos e paleontológicos</li> <li>1.2.2. Breve histórico das pesquisas em mamíferos fósseis da Bacia de</li> </ol>	80
Taubaté	16
2. Objetivos	22
3. Materiais e Métodos	23
3.1. Abreviações	23
3.2. Materiais de estudo	23
3.3. Materiais de comparação	25
3.4. Métodos de estudo	26

# CAPÍTULO I

# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1. História evolutiva dos mamíferos sul-americanos

Para abordar a história dos mamíferos sul-americanos, devemos retroceder na escala geológica, até o início da Era Mesozoica. A origem deste grupo deu-se no Triássico Superior, quando todos os continentes eram ainda conectados formando a Pangeia; existem registros fósseis de cinodontes (répteis mamaliformes), considerados "formas ancestrais" dos mamíferos, no Triássico de todos os continentes, inclusive no sul do Brasil (Lillegraven *et al.*, 1979; Couto-Ribeiro, 2010). Durante todo o Jurássico e Cretáceo os mamíferos eram representados por formas de pequeno porte, na maioria insetívora e de hábitos noturnos. Durante toda a Era Mesozoica viveram "à sombra" dos dinossauros, certamente dominados pelo sucesso desses Diapsida (Carvalho, 2011).

Há 65 milhões de anos o choque de um grande meteoro com o Planeta Terra marcou o fim da Era Mesozoica causando uma extinção em massa, especialmente dos grandes vertebrados. Essa teoria, inicialmente, proposta por Alvarez *et al.* (1984) é hoje comprovada por inúmeras pesquisas tornando-se um fato consagrado pela maioria dos geólogos e paleontólogos (Quinn & Signor, 1989; Alvarez *et al.*, 1990). Tal catástrofe levou muitos grupos de animais e vegetais à extinção e tornou-se um grande marco divisório na história dos vertebrados, colocando fim no domínio dos dinossauros, plesiossauros e outros grandes répteis, abrindo a oportunidade para a grande ascensão, diversificação e domínio dos mamíferos, que antes compunham um grupo pouco expressivo ou mesmo em evidente declínio. A partir deste evento, iniciou-se um processo de diversificação e ocupação de nichos vagos e no início do Terciário (Paleoceno-Eoceno) todas as ordens modernas de mamíferos já estavam estabelecidas.

Desta forma, podemos afirmar que os mamíferos tiveram sua origem no Triássico Superior junto aos cinodontes, mas apenas na Era Cenozoica tiveram uma grande explosão evolutiva em quantidade e diversidade por todo o planeta (O'Leary *et al.*, 2013).

Para compreender a história evolutiva deste grupo dependemos das informações de distintas áreas da ciência. A paleontologia é sem dúvida o caminho fundamental, uma vez que as evidências da origem e evolução não só dos mamíferos, mas também de diferentes grupos de seres vivos encontram-se, principalmente, nos fósseis. No caso da

história evolutiva da paleomastofauna sul-americana, o avanço do conhecimento se dá por meio dos estudos realizados no âmbito da paleontologia, paleoclimatologia, paleogeografia, paleobotânica, biogeografia, geologia e sistemática. O progresso nas pesquisas e a conexão entre os dados destas áreas permitem-nos reconstruir os ecossistemas e as formas de vida existentes no passado, além de formular novas hipóteses a respeito dos mecanismos de especiação, dispersão, extinção etc.

A história evolutiva dos mamíferos sul-americanos é rica em alguns aspectos, mas mal compreendida em outros. É possível apresentar um resumo dessa história citando os segmentos bem conhecidos e expondo os aspectos ainda obscuros. Tal história pode ser reconstituída por dois episódios fundamentais: o isolamento da América do Sul e os eventos ligados às imigrações extracontinentais.

# 1.1.1. O isolamento da América do Sul

Do ponto de vista geográfico há cerca de 110 milhões de anos completou-se a separação entre a América do Sul e a África (Storey, 1995; Sclater *et al.*, 1977; Parrish, 1993). No final do Cretáceo, há 65 milhões de anos, a América do Sul já estava totalmente separada do continente africano, porém ainda sem qualquer união com a América do Norte. Entretanto, no início da Era Cenozoica, a América do Sul manteve uma conexão terrestre com a Antártica e por consequência também com a Austrália, cuja confirmação se dá pelo conhecido intercâmbio faunístico e registros fósseis (Goin *et al.*, 1999; Bourdon *et al.*, 2009; Reguero *et al.*, 2014). Os atuais marsupiais australianos evoluíram de ancestrais que se dispersaram da América do Sul, via Antártica, certamente, no final da Era Mesozoica ou início da Cenozoica (Archer *et al.*, 1985).

Cabe lembrar, ainda, que os mamíferos que vieram a triunfar na Era Cenozoica, os denominados Theria (marsupiais e placentários), descendem de mamíferos do grupo tribosfênico, enquanto os não-tribosfênicos considerados mais basais, mais diversos e mais numerosos no Cretáceo entraram em franco declínio e se extinguiram no início da Era Cenozoica (Pascual, 1996; Carvalho, 2011).

Apesar dos Theria já estarem presentes no Cretáceo, diversificaram-se apenas a partir do Paleoceno. Os registros mais antigos de mamíferos Theria são procedentes de sedimentos do Cretáceo Inferior da China. Dados paleontológicos e morfológicos propõem uma origem asiática para os mamíferos do grupo tribosfênico e sugerem, ainda, que a divisão entre metatérios e eutérios teria acontecido no Cretáceo Inferior, antes de

125 milhões de anos. Assim, marsupiais e placentários seriam imigrantes na América do Sul, visto que esses grupos teriam tido sua origem na Laurásia (Pascual, *op. cit.*; Luo *et al.*, 2003).

O que importa destacar nessa história é que o isolamento da América do Sul, como uma ilha, permitiu que os mamíferos se diversificassem e ocupassem diferentes nichos, proporcionando a formação de diversos táxons autóctones da América do Sul (Simpson, 1950). A ligação entre América do Sul, Antártica e Austrália perdurou até há cerca de 35 milhões de anos, proporcionando alguns intercâmbios faunísticos e apenas a partir do Mioceno os três continentes separaram-se por completo (Zanazzi *et al.*, 2007).

#### 1.1.2. Episódios ligados às imigrações extracontinentais

Os registros fósseis de mamíferos cretácicos sul-americanos são, infelizmente, muito escassos. Existem pouquíssimos registros para o Cretáceo Superior da Argentina (Goin *et al.*, 1986), Brasil (Bertini *et al.*, 1993) e, possivelmente, Peru (Muizon & Cifelli, 2001). Para o melhor entendimento da história evolutiva dos mamíferos sul-americanos é necessário reconhecer os episódios ligados às imigrações extracontinentais (Simpson, *op cit.*). O registro e a reconstrução da diversidade de mamíferos do Paleoceno são possíveis pela análise dos materiais encontrados nas jazidas fossilíferas de Tiupampa, Bolívia (Paleoceno Inferior), Las Flores, Argentina (Paleoceno Médio) e Itaboraí, Brasil (Paleoceno Superior) (Paula Couto, 1952, 1954, 1970, 1978a, 1978b; Marshall, 1977; Muizon, 1994, 1998; Forasiepi *et al.*, 2003, 2006).

Alguns autores (Simpson, 1950, 1980; Paula Couto, 1979; Pascual, 1996) sugerem que os mamíferos sul-americanos tenham tido origem norte-americana, pois alguns grupos imigrantes da América do Norte foram registrados no Paleoceno Inferior e Médio da América Central e do Sul, indicando uma possível conexão entre as Américas no final do Cretáceo ou início do Paleoceno (Bonaparte, 1984, 1986; Muizon, 1991; Bonaparte *et al.*, 1993; Paula Couto, 1979). Porém, é possível imaginar que no Cretáceo Superior também ocorreram influências faunísticas africanas na América do Sul, pois apesar de separadas, as massas de terra gonduânicas ainda estavam bem próximas, uma vez que os dois continentes, América do Sul e África, se separaram por completo há cerca de 110 milhões de anos (Storey, 1995; Sclater *et al.*, 1977; Parrish, 1993).

A paleomastofauna que ocupou a América do Sul no início do Paleógeno e durante grande parte do Neógeno era composta por metatérios e ungulados herbívoros

tipicamente sul-americanos. Os metatérios eram representados pelos grupos Paucituberculata e Polydolopimorphia (frugívoros); Microbiotheria (insetívoros); Didelphimorphia (insetívoros/onívoros) e Sparassodonta (carnívoros), sendo esses últimos, juntamente com as aves Phorusrhacidae, os principais predadores da América do Sul durante tais tempos (Marshall, 1977; Alvarenga & Höfling, 2003; Forasiepi *et al.*, 2003, 2006). Já os ungulados nativos sul-americanos eram pertencentes às ordens Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Xenungulata e Pyrotheria todas elas incluídas em uma superordem denominada "Meridiungulata" McKenna, 1975 (Couto-Ribeiro, 2010). Essas ordens de herbívoros compreendem mamíferos que passaram por uma notável diversificação durante a Era Cenozoica (Billet *et al.*, 2009a, 2009b).

Diversos autores (Mourer-Chauviré, 1981, 1982, 2000; Peters, 1991, 1992; Storch, 1993) contastaram algumas coincidências de fauna continental da Europa com a da América do Sul durante o início do Terciário, tempo este que representa um momento de grande mudança climática no planeta, com uma queda significativa da temperatura global e do nível do mar (Pascual, 1984). Curiosamente, algumas aves comuns aos dois continentes incluem formas com reduzida (ou ausente) habilidade para o voo (Ratitas, Phorhusracidae e outras), como por exemplo, o gênero *Ameripodius* (Galliformes: Quercymegapodiidae) que foi descrito para os depósitos terciários da França e do Brasil (Bacia de Taubaté). Há hipóteses de que estas aves teriam se dispersado entre a Europa e a América do Sul através do oceano Atlântico por meio de pontes temporariamente emergentes no início do Terciário (Mourer-Chauviré, 2000); o mesmo tipo de dispersão poderia ter acontecido nesse tempo com alguns grupos de mamíferos, tais como primatas e roedores caviomorfos.

O conhecimento sobre as relações filogenéticas entre os diferentes táxons de "ungulados nativos sul-americanos" com outros mamíferos placentários ainda é obscuro. Na tentativa de elucidar tal questão, Agnolin & Chimento (2011), com base em caracteres osteológicos e dentários, apresentaram uma filogenia mostrando fortes afinidades dos táxons Notoungulata e Astrapotheria com grupos africanos (Afrotheria). Em oposição a este e a outros resultados previamente expostos na literatura, Welker *et al.* (2015) realizam um estudo com base em sequenciamentos moleculares de proteínas estruturais, mais especificamente relacionado ao sequenciamento de colágeno (COL1), no qual afirmam ter identificado potenciais sinapomorfias ligando os ungulados nativos sul-americanos (*Toxodo*n sp. e *Macrauchenia* sp.) aos Perissodactyla (*Equus, Tapirus* e *Ceratotherium*).

No final do Eoceno e início do Oligoceno (23 a 37 milhões de anos) um evento, também mal compreendido, promoveu a migração de um grupo de primatas (Platyrrhini) e roedores (Caviomorpha) da África para a América do Sul. O registro mais antigo de Caviomorpha para América do Sul é datado em 35 milhões de anos para os depósitos do Chile (Walton, 1995). Até pouco tempo, o primata sul-americano mais antigo conhecido era *Branisella*, um macaco procedente dos depósitos de La Salla (Bolívia), com cerca de 26 milhões de anos (Kay *et al.*, 1998). Entretanto, pesquisas recentes realizadas por Bond *et al.* (2015) descreveram um novo primata fóssil para a América do Sul, *Perupithecus ucayaliensis* procedente dos depósitos de Eoceno Superior do Peru (~35-36 Ma). Tal primata é o registro mais antigo do Novo Mundo, apresentando semelhanças quanto à morfologia dentária com primatas africanos.

O grande intercâmbio faunístico entre a América do Norte e a América do Sul iniciou-se há cerca de 10 milhões de anos com mamíferos capazes de atravessar grandes distâncias de água. Os primeiros mamíferos a migrar da América do Sul para a América do Norte foram as preguicas Mylodontidae e Megalonychidae (Morgan, 2008). Posteriormente, inúmeros outros Xenarthra (Pampatheriidae, Dasypodidae, Megatheriidae, Glyptodontidae, Myrmecophagidae), além de roedores (Erethizontidae e Hydrochoeridae) e de outros grupos, tais como Nothrotheriidae e Didelphidae (*Didelphis*) (Woodburne, 2010). Ainda antes do soerguimento do Ístmo do Panamá, um membro da família Procyonidae, Cyonasua dispersou-se para a América do Sul há cerca de 7,2 milhões de anos. Em seguida, chegaram os roedores Cricetidae (Sigmodontinae), os Tayassuidae (Platygonus) e os Camelidae (Lama). A partir do Plioceno (3 milhões de anos) há registros para a América do Sul de membros dos grupos Carnivora (Mustelidae e Canidae), Equidae (Hippidion e Onohippidium), Gomphoteriidae (Cuvieronius e Stegomastodon), Ursidae, Felidae, Machairodontidae, Cervidae, Camelidae e Tapiridae, todos vindos da América do Norte (Marshall et al., 1982; Woodburne, 2010).

No Plioceno, há cerca de três milhões de anos com o soerguimento do Istmo do Panamá, fica estabelecida uma verdadeira ponte terrestre entre a América do Norte com a América do Sul, terminando com o "esplêndido isolamento" (Simpson, 1980) da América do Sul e consagrando o notável intercâmbio faunístico conhecido pelo termo GABI (*Great American Biotic Interchange*) (Stehli & Webb, 1985).

A mudança Pleistoceno/Holoceno ocorreu há cerca de 13 mil anos, quando o planeta sofreu sua última grande glaciação e uma notável mudança climática assolou todo o globo, causando grandes extinções, promovendo nichos vagos e amplo

remanejamento de fauna. Devido, possivelmente, às glaciações, representantes de algumas ordens de mamíferos terrestres foram extintos na América do Sul, tais como Proboscidea, Litopterna e Notoungulata, sendo a primeira (Proboscidea) adaptada à América do Sul há cerca de 3 ou 5 milhões de anos, oriunda da América do Norte (Ficarelli *et al.*, 1997).

A composição da fauna atual de mamíferos terrestres da América do Sul compreende cerca de 11 ordens e 40 famílias, sendo alguns grupos considerados como endêmicos, tais como macacos Platyrrhini, morcegos Phyllostomidae, roedores Caviomorpha e Sigmodontinae (Patterson & Costa, 2012). Esta composição atual da fauna sul-americana é resultado de milhões de anos de evolução, intercalando fases de isolamento e conexão com a fauna de outros continentes. Como podem ser observados, os primórdios da história dos mamíferos na América do Sul são ainda bastante obscuros. Melhores esclarecimentos são necessários, sobretudo referentes ao início da Era Cenozoica, quanto à origem dos grupos basais e no Eoceno-Oligoceno com a importante migração africana dos Plathyrrini, Caviomorpha e, certamente, outros grupos de animais terrestres, tais como lagartos (Amphisbaenia e Gekkota) e aves (Ratitas e Opisthocomiformes).

Diante desta história, algumas afirmações podem ser estabelecidas: (1) dentre os mamíferos terrestres atuais, apenas marsupiais e xenarthras estão presentes na América do Sul desde o início da Era Cenozoica; (2) primatas Plathyrrini e roedores Caviomorpha estão na América do Sul desde o Eoceno/Oligoceno; (3) grande parte dos mamíferos terrestres atuais da América do Sul é oriunda da América do Norte, como os grupos Artiodactyla, Perissodactyla, Rodentia (Sciuridae) e Carnivora e (4) muitos grupos autóctones da América do Sul (Litopterna, Astrapotheria, Pyrotheria, Notoungulata, Sparassodonta, entre outros) entraram em declínio ao longo da Era Cenozoica e extinguiram-se por completo com o estabelecimento do GABI.

#### 1.2. A Bacia de Taubaté e sua importância na paleontologia sul-americana

Pela história evolutiva dos mamíferos sul-americanos torna-se evidente a importância dos estudos paleontológicos na Bacia de Taubaté, pois até o momento a Formação Tremembé é a única unidade litoestratigráfica brasileira com fósseis de mamíferos oligocênicos e por representar um momento singular da história da América do Sul, cuja paleomastofauna é composta por táxons autóctones. A comparação da fauna fóssil desta bacia com a de outras localidades melhor conhecidas permite novas

discussões sobre a história evolutiva dos mamíferos sul-americanos, bem como sobre a paleoclimatologia e a paleogeografia da América do Sul durante o Terciário.

## 1.2.1. A Bacia de Taubaté: aspectos geológicos e paleontológicos

Dentre as bacias sedimentares que compõem o *Rift* Continental do Sudeste do Brasil (RCSB) está uma das mais importantes bacias terciárias, a Bacia de Taubaté. Ela se localiza no Estado de São Paulo entre os municípios de Cachoeira Paulista e Jacareí (Fig. 01). Foi descoberta no século XIX e desde então muitos estudos já foram feitos sobre sua sedimentologia, estratigrafia e geomorfologia (Pissis, 1842; Derby, 1895; Washburne; 1930; Moraes-Rego, 1933; Setzer, 1955; Almeida, 1955; Suguio, 1969; Carneiro *et al.*, 1976; Brito, 1979; Leinz & Amaral, 1989; Riccomini *et al.*, 1991a; Saad, 1992).

São reconhecidas para a Bacia de Taubaté três unidades litoestratigráficas (Melo *et al.*, 1985; Riccomini, 1989; Riccomini *et al.*, 1991a, 1991b; Vicalvi, 1982; Tufano *et al.*, 2009), sendo apenas os depósitos sedimentares da Fm. Tremembé (Fig. 02), de especial importância neste trabalho. Tal formação é composta por sedimentos de origem lacustre, constituídos por folhelhos escuros que se intercalam com camadas de argilas montmoriloníticas esverdeadas, cada uma com vários metros de espessura e com profundidade total próxima de 700 metros (Riccomini *et al.*, 1987; Saad, 1992).

Devido, principalmente, aos estudos paleobotânicos e palinológicos realizados por Wickert (1974) e Lima et al. (1985), muitos esporos e pólens foram identificados para a Fm. Tremembé. Fitofósseis (restos de troncos, folhas e sementes) 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 e Sapindaceae (Couto-Ribeiro, 2010). Abranches et al. (in press) reconstituíram a paleopaisagem reconhecendo quatro diferentes ambientes que se transicionariam gradualmente: (a) um lago contendo em seu interior e borda uma associação de plantas aquáticas hidrófitas; (b) uma área de vegetação aberta que corresponderia à formação campestre; (c) uma associação mesofítica típica de Floresta Ombrófila Densa Submontana e (d) uma associação xerofítica típica de Floresta Ombrófila Mista. Estes diferentes ambientes foram propostos com base na correlação dos dados paleobotânicos previamente identificados para a Formação Tremembé (Tufano et al., 2009) com a diversidade de mamíferos ali registrados (Couto-Ribeiro,

2010), uma vez que há a presença de mamíferos de médio a grande porte, hidrófilos, herbívoros e de provável hábito pastador/rameador.



Fig. 01. Localização geográfica da Bacia de Taubaté. Modificado de Couto-Ribeiro (2010) utilizando imagens do *Google Earth*. As letras indicam a localização de cinco municípios do Vale do Paraíba: **A**=Jacareí, **B**=Taubaté, **C**=Tremembé, **D**=Pindamonhangaba e **E**=Cachoeira Paulista. A barra de escala (= 252 km) é válida apenas para a imagem central, as imagens superior e inferior estão sem escala.



Fig. 02. Frente de exploração da Fazenda Santa Fé (2011). Na foto é possível observar as camadas de folhelho que compõem a Formação Tremembé e abaixo dessas, entre as linhas amarelas, o nível visível que contém a argila montmorilonítica. As flechas indicam o limite entre o folhelho ("xisto", acima da primeira linha) e a argila maciça esverdeada.

O paleoclima foi bastante discutido entre os paleobotânicos (Lima *et al.*, 1985; Duarte & Mandarim-de-Lacerda, 1989a, 1989b, 1992; Yamamoto, 1995; Tufano et al., 2009). Estudos com base em registros de fitofósseis e palinomorfos sugerem um clima tropical/subtropical e alegam que os registros de elementos característicos de vegetação de clima frio estariam relacionados à proximidade com áreas montanhosas, ou seja, que as plantas e pólens que indicariam um clima temperado sejam provenientes de áreas de maior altitude. Paula Couto & Mezzalira (1971) acreditam que as duas fácies (folhelho e argila maciça) que compõem a Fm. Tremembé estejam relacionadas a diferenças climáticas, podendo as fácies de folhelho indicar uma fase úmida de rica precipitação pluvial e as fácies de argila indicar fases de clima mais seco, semi-árido. Chiappe (1988) sugere que o clima deveria ser frio devido ao tamanho pequeno do crocodiliano registrado.

A Fm. Tremembé é rica em fósseis, tanto em quantidade como em diversidade (Tab. 01, Gráfico 01). Entre os invertebrados foram descritos esponjas, crustáceos, 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). Também existem registros de coprólitos (Castro *et al.*, 1988) e icnofósseis como rastros e impressões atribuídas a anelídeos (Bergqvist & Ribeiro, 1998) ou pertencentes a larvas de mosquitos da família Chironomidae (Morraye, 2003).

Entre os fósseis de vertebrados, os peixes são os mais abundantes e procedem dos diversos níveis dos folhelhos pirobetuminosos, diferentemente dos outros vertebrados que são encontrados, principalmente, nas camadas de argilas esverdeadas (Couto-Ribeiro, 2010). 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). Também são conhecidos anfíbios, tartarugas, serpentes e jacarés (Chiappe, 1988; Kischlat, 1993; Capilla, 1994; Riff & Bergqvist, 1999; Araújo-Júnior & Moura, 2014). Entre as aves, são conhecidos representantes de famílias extintas como Phorusrhacidae, Quercymegapodiidae, Palaeolodidae, Teratornithidae e famílias atuais como Vulturidae, Opisthocomidae e Anhimidae (Alvarenga, 1982, 1985, 1988, 1990, 1993, 1995, 1999; Olson & Alvarenga, 2002; Mayr et al., 2011). Apesar dos mamíferos serem menos abundantes que os peixes, constituem o grupo mais diversificado (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; Couto-Ribeiro, 2010). Com exceção do fóssil de um morcego molossídeo, encontrado nos folhelhos pirobetuminosos, os demais mamíferos procedem das camadas de argila montmorilonítica.

O histórico das pesquisas sobre a idade geológica inferida para a Formação Tremembé foi tema de muita controvérsia (Silva Santos, 1950, 1970; Brito, 1979; Paula-Couto & Mezzalira, 1971; Lima *et al.*, 1985; Soria & Alvarenga, 1989; Alvarenga *et al.*, 2007). Atualmente, existe uma opinião quase unânime em atribuir os depósitos da Fm. Tremembé à SALMA (*South American Land Mammals Age*) Deseadense Superior. Entretanto, como o posicionamento da idade-mamífero-terrestre deseadense ainda é incerta entre muitos autores (Patterson & Pascual, 1968; Marshall *et al.*, 1983, 1985, 1986a; Lindenau, 2005; Billet *et al.*, 2009a, 2009b), os sedimentos da Fm. Tremembé devem oscilar entre Oligoceno Superior e Mioceno Inferior.

A comparação da paleomastofauna terrestre presente na Formação Tremembé é um dos mecanismos fundamentais para inferir datação aos sedimentos dessa unidade litoestratigráfica, pois métodos de datações absolutas que utilizam dados radiométricos, paleomagnetoestratigráficos, entre outros, não podem ser aplicados nos sedimentos da Fm. Tremembé (Couto-Ribeiro, 2010).

Como mencionado anteriormente, essa unidade litoestratigráfica representa um momento muito particular para a paleomastofauna sul-americana, pois é durante tal tempo que ocorre uma grande transformação no planeta, relacionada principalmente a modificações climáticas (Pascual, 1984).

Tab. 01. Sumário atualizado da Paleofauna da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP.

INVERTEBRADOS
POPIEEPA
Porifera indet
MOLLUSCA
GASTROPODA
Lymnaeidae
Lymnaea sp.
Planorbidae
Biomphalaria sp.
CRUSTACEA
Podocopidae indet.
Tremembeglypta saadi Galego & Mesquita, 2000
DECAPODA
Caridea
Palaemonidae
Propalaemon longispinata Martins-Neto & Mezzalira, 1991
Pseudocaridinella tremembeensis (Beurlen, 1950)
Bechleja robusta Martins-Neto & Mezzalira, 1991
ISOPODA
Circlanidae Delegas tremembechneis Merting Note, 2001
Palaega tremembeensis martins-neto, 2001
Pyralidae
Petisca drvellina Martins-Neto, 1998
Cossidae
Kleopathra noctodiva Martins-Neto, 1998
Kleopathra nemogypsia Martins-Neto. 1998
Noctuidae
Philodarchia cigana Martins-Neto, 1998
Nymphalidae
Archaeolycorea ferrerai Martins-Neto, 1989
Archaeolycorea sp.
Neorinella garciae Martins-Neto, Kucera-Santos, Vieira & Fragoso, 1993
Nepticulidae
Nepticula? almeidae Martins-Neto, 1989
Gracillaridae
Phyllonoryctes? oliveirae Martins-Neto, 1989

**HETEROPTERA** Pentatomidae Taubatecoris quadratiformis Martins-Neto, 1997 Veliidae Palaeohebrus tremembeensis Martins-Neto, 1997 Corixidae Taubarixa macrocelata Martins-Neto, 1998 Tauborixella santosae (Martins-Neto, 1989) Tauborixiellopsis breviclavata Martins-Neto, 1998 DIPTERA **Hvbotidae** Archaeodrapetiops nefera Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992 Archaeodrapetiops mezzalirai Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992 Archaeodrapetiops transversa Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992 Archaeodrapetiops elongata Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992 Tremembella gracilis Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992 Eternia papaveroi Martins-Neto, Vieira, Kucera-Santos & Fragoso, 1992 Tabanidae Tabanus tremembeensis Martins-Neto, 1997 Empididae Taubatempis trompetilia Martins-Neto, 1999 Taubatempis gracilis Martins-Neto, 1999 Taubatempis elongata Martins-Neto, 1999 Tipulidae Tipula? tremembeensis Martins-Neto, 1999 Helius? oligocenicus Martins-Neto, 1999 Diastatidae Prodiastatinopsis pulchra Martins-Neto, 1999 Mycetophilidae Taubatemya oligocaenica Martins-Neto, 1999 Sackenia? elongata Martins-Neto, 1999 Chironomidae indet. AUCHENORRHYNCHA Aetalionidae Tremembaetalion minutum Martins-Neto, 1998 Cicadelidae Taubocicadellina breviptera Martins-Neto, 1998 Tremembellina microcelata Martins-Neto, 1998 Trulaxia primula Martins-Neto, 1998 TRICHOPTERA Limnephilidae Indusia suguioi Martins-Neto, 1989 **HYMENOPTERA** Tenthredinidae indet. Ichneumonidae Taubatehymen minuta Martins-Neto, 1998 Paratilgidops praecursora Martins-Neto, 1998 **ORTHOPTERA** Blattidae indet. COLEOPTERA Carabidae Tremembecarabus rotundus Martins-Neto, 1998 Hydrophilidae indet. (Martins-Neto, 1998) Curculioninae indet. (Martins-Neto, 1998) **Psephenidae** Psephenella ferreirai Martins-Neto, 1998 Meloidae Microbasis longinota Martins-Neto, 1998

# VERTEBRADOS

#### 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)

#### ANFÍBIOS

ANURA Bufonoidea indet.

#### RÉPTEIS

TESTUDINES Chelidae *Phrynops (Phrynops) (geoffroanus)* sp. 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 **OPISTHOCOMIFORMES** Opisthocomidae Hoazinavis lacustris Alvarenga, Mayr & Mourer-Chauviré, 2011 **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 indet. Proborhyaenidae indet. CINGULATA Dasypodidae Eocoleophorus 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 indet. ASTRAPOTHERIA indet. NOTOUNGULATA Leontiniidae Taubatherium paulacoutoi Soria & Alvarenga, 1989 Notohippidae Rhynchippus brasiliensis Soria & Alvarenga, 1989 **PYROTHERIA** Pyrotheriidae indet.



## Diversidade da Paleofauna conhecida da Formação Tremembé

Gráfico 1. Diversidade conhecida da paleofauna de invertebrados e vertebrados da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté).

# 1.2.2. Breve histórico das pesquisas sobre mamíferos fósseis da Bacia de Taubaté

• Ordem Chiroptera Blumenbach, 1779

*Tadarida faustoi* foi o primeiro mamífero encontrado na Fm. Tremembé, identificado e descrito por Paula Couto (1956) como um morcego da família Molossidae. Posteriormente, Legendre (1984) atribui essa espécie a um novo subgênero (*Neomops*) dentro do gênero *Mormopterus*, designando-o como *Mormopterus* (*Neomops*) *faustoi*. Apesar da presença de elementos pós-cranianos, as descrições da espécie restringiramse aos elementos dentários (Paula Couto, 1956; Legendre, 1984; Couto-Ribeiro, 2010). *Mormopterus* (*Neomops*) *faustoi* é o mais antigo molossídeo sul-americano, mas por se tratar de um gênero recente seu registro não contribui com a cronologia da Formação, mas auxilia a caracterizar o paleoambiente. Até o momento, é o único registro de mamífero procedente dos folhelhos pirobetuminosos da Formação Tremembé, pois os demais mamíferos procedem das camadas argilosas.

Família Molossidae Gervais, 1855

Gênero Mormopterus Peters, 1865

Subgênero Neomops Legendre, 1984

Especie tipo: Mormopterus (Neomops) faustoi (Paula-Couto, 1956)

Holótipo: (MN 3000-V); consiste em duas placas de folhelho papiráceo, sendo molde e contramolde. O esqueleto está quase completo, faltando alguns ossos, do crânio. Parte da dentição superior foi preservada, incluindo P4-M3 direitos e um canino (possivelmente superior direito?), todos associados a um fragmento dentário esquerdo com parte da série dentária inferior.

• Ordem Metatheria Huxley, 1880

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, foram registrados novos materiais constituídos por dentes e ossos tarsais (Couto-Ribeiro *et al.*, 2005; Couto-Ribeiro, 2010). Nesses últimos estudos, o canino (DGM-1094-M) que a princípio foi identificado por Soria & Alvarenga (*op. cit.*) como um Borhyaenidae (Borhyaeninae) foi designado, juntamente com um canino superior direito (MHNT-VT-1400) e um fragmento direito de maxila contendo dois molares, como pertencente à família Proborhyaenidae; tal atribuição foi feita devido à marcante presença do sulco lingual nos caninos e a grande simplificação dos molares superiores que mantêm afiadas estruturas de corte. Outros dois exemplares MHNT-VT-1011 e MHNT-VT-1055 constituídos por poucos elementos pós-cranianos também foram analisados; sendo que MHNT-VT-1011 por seu tamanho e principalmente, pela morfologia do astrágalo e do calcâneo foi atribuído à família Hathliacynidae, muito próximo do gênero *Sipalocyon*. Já o exemplar MHNT-VT-1055 foi identificado como um Metatheria *incerta sedis*.

Os Metatheria mencionados acima, provavelmente referem-se a três táxons distintos e em comparação com a fauna atual em que existem pequenos marsupiais que agem como predadores e oportunistas, os metatérios que compunham a paleofauna da Fm. Tremembé reforçam a ideia de um paleoambiente lacustre ideal para a presença de animais com tal comportamento, uma vez que a oferta de alimento, principalmente peixes, deveria ter sido grande (Couto-Ribeiro, 2010).

Família Proborhyaenidae Ameghino, 1894

gen. et sp. indet.

Material: 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.

Família Hathliacynidae Ameghino, 1894

gen. et sp. indet.

Material: Representado por duas vértebras lombares associadas a uma tíbia e fíbula esquerdas faltando o extremo proximal de ambas, mais o astrágalo e calcâneo esquerdos completos e mais seis falanges, todos associados sob sigla e número MHNT-VT-1101.

Metatheria indet.

Material: representado por duas vértebras caudais associadas a uma tíbia e fíbula direitas faltando o extremo distal de ambas, mais uma tíbia esquerda faltando apenas a epífise distal e mais uma falange (proximal?), todas associadas sob a mesma sigla e número MHNT-VT-1055.

Ordem Rodentia Bowdich, 1821
 Família Echimyidae Gray, 1825

Os roedores da Formação Tremembé são conhecidos por meio de duas espécies de Echimyidae, *Paulacoutomys paulista* e *Sallamys? minutus* (Vucetich *et al.*, 1993;

Vucetich & Ribeiro, 2003). A morfologia dos molares desses roedores foi detalhadamente descrita nas publicações originais, 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. O registro do gênero *Sallamys?* corrobora com a idade deseadense para os sedimentos da Fm. Tremembé, uma vez que este gênero também é registrado para os depósitos deseadenses da Bolívia. É esperado que novos materiais relacionados à ordem Rodentia apareçam para complementar o conhecimento sobre essas duas espécies e/ou aumentar o conhecimento da diversidade da paleofauna de roedores para a Fm. Tremembé (Couto-Ribeiro, 2010).

Gênero *Paulacoutomys* Vucetich, Cunha & Alvarenga, 1993 Espécie tipo: *Paulacoutomys paulista* Vucetich, Cunha & Alvarenga, 1993 Holótipo: (MN 4082-V); hemimandíbula esquerda com p4-m3 e porção intra-alveolar do incisivo.

Gênero Sallamys Hoffstetter e Lavocat, 1970 Especie tipo: Sallamys? minutus Vucetich & Ribeiro, 2003 Holótipo: (MN 5016-V); p4 esquerdo isolado.

• Ordem Cingulata Illiger, 1811

Oliveira *et al.* (1997) descreveram um Cingulata (*Eocoleophorus glyptodontoides*) para a Fm. Tremembé com base em materiais compostos por osteodermos isolados. Este táxon foi descrito como *incerta sedis*. Anos após, Abrantes *et al.* (2005) reestudaram o táxon fundamentando-se em novos materiais ósseos e o incluíram em Dasypodidae, tornando-o o representante mais antigo dentre os Dasypodini. A adição de novos fósseis referentes a este táxon e uma revisão de todo material já descrito de *E. glyptodontoides* foram realizadas por Couto-Ribeiro (2010) que corroborou em seu estudo com a atribuição da espécie na tribo Dasypodini. Porém, pode-se dizer que *E. glyptodontoides* é ainda mal conhecido e necessita de novos materiais que auxiliem na sua diagnose.

Família Dasypodidae Gray, 1821

Gênero *Eocoleophorus* Oliveira, Ribeiro & Bergqvist, 1997 Espécie tipo: *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira, Ribeiro & Bergqvist, 1997 Holótipo: (MN 4593-V); placa móvel da carapaça dorsal. Material referido: várias outras placas móveis e fixas que foram atribuídas à mesma espécie, dentes e dois fragmentos de fêmur.

Ordem Litopterna Ameghino, 1889

Soria & Alvarenga (1989) registraram um Litopterna para a Fm. Tremembé, com base principalmente na morfologia de um calcâneo. Os elementos atribuídos a este grupo apresentam a morfologia típica dos Proterotheriidae, sendo relativamente parecidos aos outros táxons da família, inclusive com o espécime registrado para a Bacia do Acre (Brasil) (Couto-Ribeiro, 2010). Os restos fósseis de Litopterna procedentes da Fm. Tremembé foram reanalisados, mensurados e figurados por Couto-Ribeiro (*op. cit.*) e apesar do tamanho ser comparável ao do gênero *Prolicaphrium* Ameghino, 1902 do Mioceno Inferior da Argentina a autora também corrobora com a hipótese de se tratar de um novo táxon.

Família Proterotheriidae Ameghino, 1887

gen. et sp. indet.

Material: Consta de um calcâneo, um metatarso IV e um fragmento distal de fíbula, todos direitos e pertencentes ao mesmo indivíduo (DGM-1097-M).

• Ordem Astrapotheria Lydekker, 1894

A ordem Astrapotheria foi assinalada para a Fm. Tremembé por Soria & Alvarenga (1989), com base em um incisivo e um molar (M2) incompleto. Posteriormente, Avilla *et al.* (2005) referem um canino inferior esquerdo, da mesma procedência, ao mesmo táxon e corrigem o dente molar superior como pertencente a um Leontiniidae. Couto-Ribeiro (2010), por meio do reestudo dos materiais de Astrapotheria registrados para a Fm. Tremembé e da comparação destes com diversos outros gêneros de astrapotérios, acredita que pelo tamanho e morfologia, os espécimes de Tremembé devem representar um único táxon, diferente daqueles já descritos.

Família Astrapotheriidae Ameghino, 1887

gen. et sp. indet.

Material: Consta de um incisivo inferior direito isolado (DGM-1090-M) e um canino inferior esquerdo isolado (MHNT-VT-883).

## • Ordem Notoungulata Roth, 1903

Na Fm. Tremembé, os primeiros restos fósseis de notoungulados foram 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 representantes conhecidos da família Leontiniidae. Entretanto, Ribeiro (1994) registra para a Fm. Tremembé a ocorrência de Ancylocoelus Ameghino, 1895, baseando-se em fragmentos dentários que teriam sido, originalmente, atribuídos a Taubatherium, mas segundo aquela autora, apresentam diferenças significativas. Soria & Alvarenga (1989) por meio de um fragmento de mandíbula registraram também uma nova espécie de notohipídeo para a Fm. Tremembé, que nomearam de Rhynchippus brasiliensis, gênero previamente assinalado para a Argentina e, posteriormente, para a Bolívia.

Couto-Ribeiro (2010) reestuda os materiais dentários já descritos previamente na literatura, comparando-os com outros membros do grupo e acrescenta novos exemplares ao conhecimento dos Notoungulata da Fm. Tremembé. Com base em materiais dentários reconhece *Taubatherium major* como sinônimo júnior de *Taubatherium paulacoutoi*.

Família Leontiniidae Ameghino, 1895
Gênero *Taubatherium* Soria & Alvarenga, 1989
Espécie tipo: *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989
Sinonímia: *Taubatherium major* Soria & Alvarenga, 1989
Holótipo: Fragmento de maxilar direito com P2-4 e alvéolos de P1 e de C (DGM-1087-M).
Material referido: listado e atualizado no anexo 01.

Família Notohippidae Ameghino, 1894 Gênero *Rhynchippus* Ameghino, 1897 Espécie tipo: *Rhynchippus brasiliensis* Soria & Alvarenga, 1989 Holótipo: (DGM 1092-M); fragmento de hemimandíbula esquerda, com talonido do m2 e m3 completo. Material referido: 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 de um incisivo inferior (i1?) direito (MHNT-VT-1070) e dois pré-molares superiores (P4) direitos (DGM 1096-M e MHNT-VT-1951).

# • Ordem Pyrotheria Ameghino, 1895

A ordem Pyrotheria foi notificada para a Fm. Tremembé com base em elementos pós-cranianos que Alvarenga *et al.* (2005) apresentaram como sendo de tamanho compatível aos de *Pyrotherium romeroi* e descreveram características que acreditaram ser típicas da ordem Pyrotheria. Posteriormente, Couto-Ribeiro & Alvarenga (2009) registram um fragmento maxilar esquerdo contendo P4-M2 e um fragmento maxilar direito contendo M3, provenientes da mesma localidade e dos mesmos sedimentos do material inicialmente atribuído à ordem. A apresentação da descrição e comparação do material dentário foi feita por Couto-Ribeiro (2010), onde a morfologia dentária do espécime de Tremembé é mostrada como divergente daquela conhecida para os outros pirotérios.

## Família Pyrotheriidae Ameghino, 1889

gen. et sp. indet.

Material referido atualizado (listado no anexo 01): Consta de um fragmento maxilar esquerdo contendo P4-M2 e um fragmento maxilar direito contendo M3, todos associados e tombados sob mesmo número e sigla (MHNT-VT-1846), além de outros ossos cranianos e pós-cranianos procedentes do mesmo local, porém coletados em datas diversas.

A Bacia de Taubaté mostra-se como uma grande fonte de informação da transição da fauna que ocorreu entre paleógeno-neógeno, uma vez que abriga os únicos mamíferos de idade oligocênica ou oligo-miocênica conhecidos até o momento no Brasil. A composição de sua paleomastofauna apresenta táxons distintos daqueles já registrados para outras localidades sul-americanas de idade semelhante. Após o trabalho de Soria & Alvarenga (1989), um estudo mais abrangente sobre os mamíferos da Fm. Tremembé (Bacia de Taubaté) foi feito por Couto Ribeiro (2010), com reavaliações morfológicas, taxonômicas e cronológicas. O conhecimento sobre a mastofauna fóssil da Bacia de Taubaté é aqui ampliado, principalmente, em relação aos grupos Leontiniidae e Pyrotheria, visto que o material até agora encontrado permite importantes considerações sobre os referidos táxons. Desta forma, no presente estudo, materiais inéditos dos dois grupos acima mencionados são descrito, figurados e analisados. Para os demais grupos, tais como, Cingulata, Chiroptera, Rodentia, Litopterna, Astrapotheria e Notohippidae, não há até o momento material adicional que permita ampliar significativamente o conhecimento sobre esses táxons.

# 2. OBJETIVOS

• Dar continuidade ao estudo dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé com aprimoramento na morfologia e identificação, buscando uma melhor caracterização dos táxons previamente conhecidos.

• Dar conhecimento da osteologia completa (ou quase completa) de *Taubatherium paulacoutoi* objetivando uma reconstituição completa do esqueleto e do animal em vida, incluindo hábitos alimentares e postura corporal.

• Formalizar a identificação do Pyrotheria da Bacia de Taubaté (Fm. Tremembé) por meio de comparações diretas com as outras duas espécies de *Pyrotherium* (*P. romeroi* e *P. macfaddeni*) previamente descritas na literatura.

• Comparar a paleomastofauna da Fm. Tremembé com a fauna fóssil de mamíferos de outras Formações de idade equivalente na América do Sul, especialmente as da Argentina, Bolívia, Uruguai e Peru, com o objetivo de oferecer uma melhor precisão na datação da Formação Tremembé.

# **3. MATERIAIS E MÉTODOS**

## 3.1. Abreviações

Abreviações institucionais: AMNH, American Museum of Natural History, Nova Iorque, Estados Unidos; 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; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França; MHNT, Museu de História Natural de Taubaté, São Paulo, Brasil; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MN, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil; UFRJ, Universidade Federal do Rio de Janeio, Rio de Janeiro, Brasil; YPM, Yale Peabody Museum of Natural History, Connecticut, Estados Unidos.

Abreviações dentárias: I/i = incisivo definitivo superior/ inferior; C/c = canino definitivo superior/inferior; P/p = pré-molar definitivo superior/inferior; M/m = molar definitivo superior/inferior; os números colocados ao lado das abreviações dentárias indicam a localização do dente na série dentária (exemplos M2 = segundo molar superior; p3 = terceiro pré-molar inferior). As abreviações dentárias quando precedidas da letra "d" indicam dentes decíduos, D = dente decíduo superior; d = dente decíduo inferior (exemplos Dp2 = segundo pré-molar superior decíduo; di2 = segundo incisivo inferior decíduo).

Abreviações na mensuração: Comp. CC = comprimento craniocaudal; CPD = comprimento proximodistal; CT = comprimento total; DAP = diâmetro anteroposterior; DCC = diâmetro craniocaudal; DDP = diâmetro dorsopalmar; DDV = diâmetro dorsoventral; DDT = diâmetro dorsoplantar; DT = diâmetro transversal (lateromedial); LL = largura labiolingual; MD = comprimento mesiodistal; as medidas não avaliadas estão representadas por um "traço". Todas as medidas expressas nas tabelas estão em milímetros; os valores entre parênteses representam medidas aproximadas e os valores com asterisco (\*) representam estimativas feitas com base em proporções (comparações) com medidas conhecidas.

# 3.2. Materiais de estudo

A maioria dos fósseis oriundos da Formação Tremembé foi coletada no sítio geológico/paleontológico pertencente à mineradora Fazenda Santa Fé (22º57'S de

latitude e 45°32'W de longitude), cujo local representa o afloramento mais importante da Bacia de Taubaté e vem sendo explorado há décadas por muitos pesquisadores, em especial, por Herculano Alvarenga, que coleta e estuda os fósseis desta localidade desde 1976. Alvarenga teve a iniciativa de montar uma coleção paleontológica no Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), entidade que idealizou e instituiu em 2000, onde é atualmente diretor. Desde a inauguração desta instituição, trabalhos de campo e laboratório são realizados regularmente pela equipe do MHNT e novos fósseis têm sido encontrados, preparados e estudados. Assim o conhecimento da paleontologia da Bacia de Taubaté progride de maneira contínua e com bastante objetividade. Para desenvolver este importante trabalho de resgate dos fósseis, a equipe do MHNT faz visitas periódicas aos afloramentos da Bacia de Taubaté, recebendo sempre o apoio dos funcionários das Instituições mineradoras.

A maioria dos fósseis procedentes da Formação Tremembé encontra-se preparada e depositada na coleção paleontológica do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT) e uma menor quantidade de material encontra-se depositada em outras instituições do Rio de Janeiro (Museu Nacional /MN e Departamento Nacional da Produção Mineral/DNPM) e de São Paulo (Instituto Geológico/IG). Tratam-se de dentes e elementos do esqueleto (cranianos e pós-cranianos), muitos dos quais foram encontrados isolados ou associados e às vezes com materiais dentários. Alguns dentes ou ossos encontram-se completos e bem preservados, apresentando informações relevantes para a análise paleontológica, mas na maioria, os elementos estão fragmentados e necessitam passar por um trabalhoso processo de restauro.

A restauração dos fósseis é um procedimento longo e demorado que exige muita dedicação e atenção de quem o faz. Por ser um trabalho minucioso requer destreza manual e conhecimento anatômico para realizar de maneira correta a colagem dos fragmentos. O restauro da maioria dos fósseis provenientes da Bacia de Taubaté foi realizado nas dependências do MHNT por Herculano Alvarenga com auxílio de sua equipe.

Excluindo os peixes, os vertebrados fósseis da Fm. Tremembé encontram-se, predominantemente, nas argilas montmoriloníticas. Com exceção do fóssil de um morcego que foi encontrado nos folhelhos pirobetuminosos, os demais mamíferos fósseis procedem das camadas argilosas e chegam ao laboratório do MHNT incrustados em blocos de argila. Desta forma, há a necessidade de preparar esses fósseis,

24

primeiramente retirando-os do sedimento que os envolvem e, posteriormente, iniciando o processo de triagem, limpeza e restauro (Fig. 03).

Os fósseis (inclusive os tipos) procedentes da Fm. Tremembé que foram utilizados neste estudo estão relacionados no anexo 01 e os materiais que foram utilizados para comparação estão relacionados nos anexos 02 e 03.



Fig. 03. **A**, Fóssil *in situ* de vértebra de mamífero Leontiniidae (*Taubatherium paulacoutoi*), encontrado nas camadas de argila montmorilonítica da Formação Tremembé; **B**, Bandeja com diversos fragmentos de fósseis coletados nas camadas argilosas da jazida Santa Fé (Formação Tremembé); **C**, Membros da equipe do MHNT (autora à esquerda, foto tirada em 2005) trabalhando na triagem, limpeza e restauração dos fósseis; **D**, Fêmur esquerdo de *Taubatherium paulacoutoi*, antes da restauração (imagem à esquerda) e após a restauração (imagem à direita), foto sem escala.

## 3.3. Materiais de comparação

O estudo comparativo dos mamíferos fósseis da Fm. Tremembé com mamíferos procedentes de outras localidades sul-americanas de idade semelhante foi realizado. Assim, foram feitas algumas visitas às coleções paleontológicas de museus argentinos, em especial, às coleções do Museo Paleontológico "Egidio Feruglio" (MPEF-PV), em

Trelew (Chubut); do Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN), em Buenos Aires (Buenos Aires) e do Museo de La Plata (MLP), em La Plata (Buenos Aires). Nos Estados Unidos, os materiais examinados e analisados encontramse depositados nas coleções paleontológicas do American Museum of Natural History (AMNH), em Nova Iorque (Nova Iorque) e do Yale Peabody Museum of Natural History (YPM), em New Haven (Cunnecticut).

Com o objetivo de analisar não só os aspectos morfológicos, mas também inferir tamanho, massa corpórea e definir postura para *Taubatherium*, também foram realizadas comparações com esqueletos de alguns mamíferos atuais, depositados na Coleção de Mamíferos do MHNT (Tab. 02).

Tab. 02. Relação do material osteológico de mamíferos atuais utilizado para comparação com os mamíferos fósseis procedentes da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP.

Instituição e número de tombo	Táxon
MHNT-M-01	Kobus ellipsiprymnus
MHNT-M-02	Hippotragus niger
MHNT-M-105	Ceratotherium simum
MHNT-M-129	Equus cabalus
MHNT-M-218	Tapirus terrestres
MHNT-M-219	Tapirus terrestres
MHNT-M-236	Equus guaqqa granti
MHNT-M-287	Tapirus terrestres
MHNT-M-302	Blastocerus dichotomus
MHNT-M-303	Hippopotamus amphibius
MHNT-M-502	Tapirus terrestres

## 3.4. Métodos de estudo

Além das comparações diretas realizadas com os materiais das coleções acima mencionadas, outros métodos de análise e obtenção de informações foram utilizados para a realização das considerações finais, tais como uso da literatura, réplicas de alguns exemplares e fotografias originais dos espécimes, como, por exemplo, aquelas do material pós-craniano de *Pyrotherium romeroi* depositado no *Muséum National d'Histoire Naturelle* (Paris, França), registradas pela Profa. Elizabeth Höfling e utilizadas nas comparações (anexo 03).

Os fósseis aqui estudados foram fotografados com uma câmera digital do modelo Kodak Easyshare max Z990 12.0 megapixel; as medições foram feitas com paquímetro digital de 0,1mm de precisão e a medição dos ângulos das amplitudes articulares foi feita com auxílio de um goniômetro. Algumas medidas utilizadas nas construções de tabelas e gráficos foram retiradas da literatura de acordo com a descrição referente a cada táxon: Scarrittia canquelensis (Chaffee, 1952), Scarrittia barranquensis (Ribeiro et al., 2010), Leontinia gaudry (Loomis, 1914) e Gualta cuyana (Cerdeño & Vera, 2014). Todas as medidas estão expressas em milímetros, sendo que nas tabelas os valores apresentados entre parênteses referem-se a medidas aproximadas e os valores seguidos da letra (e) referem-se a estimativas realizadas por meio de proporções com medidas conhecidas de outros exemplares.

As características osteológicas e dentárias foram utilizadas como fonte de informação para alcançar o objetivo mencionado. A nomenclatura taxonômica seguiu McKenna & Bell (1997). A terminologia anatômica para a descrição dos ossos cranianos e pós-cranianos seguiu a Nômina Anatômica Veterinária (2005) com modificações, pois consideramos para diversos detalhes as descrições anatômicas e os apontamentos de Szalay (1994), Argot (2001, 2002, 2003a, b e c, 2004), Shockey *et al.* (2012), Argot & Babot (2011), Cerdeño *et al.* (2012) e Cerdeño & Vera (2014). Os termos referentes a eixos, planos e cortes foram aplicados para cada elemento ósseo de acordo com Höfling *et al.* (1995).

A terminologia para orientação das faces dentárias baseia-se em Smith & Dodson (2003). Já as estruturas dentárias foram nomeadas de acordo com as referências relacionadas aos dois diferentes grupos, Leontiniidae (Paula Couto, 1979; van Valen, 1966; Madden, 1990; Villarroel & Danis, 1997) e Pyrotheria (Shockey & Daza, 2004; Salas *et al.*, 2006; Billet, 2010; Billet *et al.*, 2010). Todas as referências bibliográficas utilizadas encontram-se listadas no final do texto (p.115).

# **CAPÍTULO II**

de <i>Taubatherium</i>	paulacoutoi	Soria	&		
				29	
				29	
				32	
				32	
				35	
				93	
	Taubatherium	Taubatherium paulacoutoi	<i>Taubatherium paulacoutoi</i> Soria	<i>Taubatherium paulacoutoi</i> Soria &	
# CAPÍTULO II

## Descrição do esqueleto de Taubatherium paulacoutoi Soria & Alvarenga, 1989

# 1. INTRODUÇÃO

## PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Classe Mammalia Linnaeus, 1758 Ordem Notoungulata Roth, 1903 Subordem Toxodontia Owen, 1853 Família Leontiniidae Ameghino, 1895 Gênero *Taubatherium* Soria & Alvarenga, 1989 Espécie tipo: *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989

Sinonímia: Taubatherium major Soria & Alvarenga, 1989

Holótipo - fragmento de maxilar direito com P2-4 e alvéolos de P1 e de C (DGM-1087-M).

Material referido atualizado - listado no anexo 01.

Distribuição geográfica e estratigráfica - Brasil, Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), SALMA Deseadense (Oligoceno Superior).

Diagnose (Soria & Alvarenga, 1989) – variando de tamanho entre *Huilatherium pluriplicatum* (menor) e *Ancylocoelus frequens* (maior). P1 menor do que C. P2-4 com cíngulo anterolingual pouco desenvolvido. P3 sem paracônulo; com sulco aberto anteriormente. P4 com paracônulo muito associado ao ectolofo. M1-3 lembrando aos de *Leontinia gaudryi*.

Notoungulata é uma ordem de mamíferos herbívoros extintos, tipicamente sulamericanos. O registro mais antigo deste grupo procede dos depósitos da Formação Itaboraí (Rio de Janeiro, Brasil) com a descrição de dois membros da família Oldfieldthomasiidae (*Colbertia magellanica* e *Itaboraitherium atavum*) e um representante da família Henricosborniidae (*Camargomendesia pristina*) (Paula-Couto, 1952, 1954, 1970, 1978b). Segundo Simpson (1948), a grande expansão evolutiva do grupo aconteceu entre o Paleoceno Superior e o Eoceno Inferior, com uma enorme diversificação de formas e de grupos. A riqueza de fósseis conhecidos e atribuídos a esta ordem, pode representar seu domínio em termos de densidade populacional em relação a outros grupos seus contemporâneos.

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 é constituída por notoungulados de médio a grande porte 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).

A família Leontiniidae, de principal interesse neste estudo, tem seus registros conhecidos desde o Eoceno da Argentina (Bond & Lopes, 1995; Deraco *et al.*, 2008) até o Mioceno do Brasil e da Colômbia (Villarroel & Danis, 1997; Ribeiro & Bond, 2000; Shockey & Anaya, 2008; Ribeiro *et al.*, 2010). Porém, de acordo com os registros fósseis foi durante o Oligoceno Superior, SALMA Deseadense (Fig. 04), que este grupo apresentou sua maior diversificação e distribuição geográfica, sendo até o momento representada por 11 gêneros e 16 espécies: *Scarrittia canquelensis* (Argentina), *Scarrittia barranquensis* (Argentina), *Scarrittia robusta* (Uruguai), *Leontinia gaudryi* (Argentina), *Ancylocoelus frequens* (Argentina), *Taubatherium paulacoutoi* (Brasil), *Anayatherium fortis* (Bolívia), *Anayatherium ekecoa* (Bolívia), *Elmerriggsia fieldia* (Argentina), *Colpodon propinquus* (Argentina), *Martinmiguelia fernandezi* (Argentina), *Huilatherium pluriplicatum* (Colômbia) e *Gualta cuyana* (Argentina). *Taubatherium majo* é neste estudo considerada como sinônimo júnior de *T. paulacoutoi*, assim como *Henricofilholia* é também considerada sinônimo de *Ancylocoelus* (Soria & Alvarenga, 1989).

Há décadas o estudo paleontológico tem utilizado os dentes como fonte principal de informação para o conhecimento dos diversos grupos de mamíferos. Desta forma, as diagnoses dos diferentes gêneros e espécies de leontiniídeos foram feitas, principalmente, com base em informações da morfologia dentária. Villarroel & Danis (1997) foram os pioneiros a realizar um estudo filogenético do grupo, utilizando seis gêneros de leontiniídeos (*Leontinia, Scarrittia, Ancylocoelus, Taubatherium, Colpodon* e

30

*Huilatherium*), cuja filogenia foi construída com base, essencialmente, em caracteres dentários. Posteriormente, uma nova tentativa de filogenia do grupo foi realizada por Shockey (2005), que adicionou dois táxons (*Anayatherium ekecoa* e *Anayatherium fortis*) à análise e também utilizou apenas as estruturas dos dentes para a construção do novo cladograma. Em ambas as análises *Taubatherium* e *Huilatherium* aparecem como clados-irmãos, pertencentes a um ramo denominado "Tropical clade".





Anos mais tarde, Shockey *et al.* (2012) apresentam uma nova hipótese filogenética construída de forma inovadora, pois incluíram na análise características não só dos dentes, mas também do esqueleto. Da mesma forma, as pesquisas filogenéticas realizadas por Cerdeño & Vera (2014) para a família Leontiniidae, também se valeram de carateres esqueléticos, visto que as autoras usaram a matriz original de Shockey *et al.* (*op. cit.*) com modificações em relação ao número de táxons e caracteres. Diferentemente da maioria das pesquisas realizadas no passado, existe atualmente uma maior preocupação por parte de alguns pesquisadores, em incluir nas análises cladísticas dados dentários correlacionados a dados do esqueleto craniano e pós-craniano.

Apesar desta tendência em utilizar informações do esqueleto nas análises, a maioria dos táxons descritos para a família apresenta pouca ou nenhuma informação

sobre o pós-crânio. Dentre os Leontiniidae, *Scarrittia canquelensis* é a única espécie que tem o esqueleto completo bem descrito (Chaffee, 1952). Paula Couto (1983) descreveu e figurou material dentário e alguns elementos pós-cranianos (IG 211-V), procedentes da Formação Tremembé, como pertencentes a *Leontinia cf. L. gaudryi*. Entretanto, a atribuição mostrou-se equivocada, uma vez que esses materiais foram reidentificados e atribuídos a *Taubatherium paulacoutoi* por Soria & Alvarenga (1989).

Desde a descrição de Paula Couto (1983), nenhuma informação foi acrescentada para o conhecimento do esqueleto de *Taubatherium paulacoutoi*, pois todos os trabalhos referidos a esta espécie concentraram-se nos elementos dentários, inclusive o estudo de Couto-Ribeiro (2010) foi exclusivamente feito com base nos dentes. Assim, no presente trabalho a análise de todo o esqueleto, visa adicionar novas informações sobre *T. paulacoutoi*.

#### 2. OBJETIVO

Descrever a osteologia craniana e pós-craniana de *Taubatherium paulacoutoi* objetivando uma reconstituição completa do esqueleto e do animal em vida, incluindo hábitos alimentares e postura corporal.

## **3. MATERIAIS E MÉTODOS**

O presente estudo consiste em uma revisão de todo material previamente examinado por Couto-Ribeiro (2010) e uma análise de outros materiais (a maioria inéditos) procedentes da Formação Tremembé (anexo 01), somados à comparação com materiais de leontiniídeos de outras localidades (anexo 02).

As análises foram realizadas, principalmente, com base nas associações de materiais. Os números MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si, provavelmente, de um único indivíduo. O mesmo acontece com MHNT-VT-1443 que se trata de uma série de 11 vértebras (cervicais e torácicas), várias costelas e diversos segmentos ósseos, todos associados e procedentes de um único bloco de argila; outros exemplos de associações estão discriminados no anexo 01. Entretanto, existe uma grande quantidade de elementos do esqueleto que foram encontrados completamente isolados ou associados apenas com material dentário, que foram também estudados, comparados e são aqui atribuídos a *Taubatherium paulacoutoi*.

Em resumo, são mais de 490 elementos ósseos referidos a *T. paulacoutoi* (Quadro 01), muitos dos quais fragmentados, com epífises incompletas, porém outros em perfeito estado de conservação; vale dizer que independentemente do estado de preservação, importantes informações morfológicas puderam ser coletadas em todos os fósseis. Aqui, descrevemos o esqueleto de *Taubatherium paulacoutoi* com muitos detalhes e propomos uma provável reconstituição, uma vez que passamos a conhecer a morfologia de todas, ou de quase todas, as partes do esqueleto.

Os ossos aferidos referem-se a indivíduos de diversas idades, pois a análise de inúmeros ossos mostrou diferentes níveis de fusão das epífises. Epífises não fusionadas indicam indivíduos jovens, epífises parcialmente fusionadas indicam indivíduos subadultos e epífises totalmente fusionadas indivíduos plenamente adultos. Informações sobre a fase ontogenética também puderam ser obtidas com a observação da cortical óssea, uma vez que os indivíduos jovens apresentam a cortical repleta de marcas e ranhuras (Fig. 05), indicando que quando o animal estava vivo, aquele local era envolvido por um periósteo espesso e muito vascularizado. Em oposição, os adultos possuem superfície óssea mais lisa e livre de ranhuras, o que indica que o periósteo que recobria a superfície do osso era delgado, menos vascularizado e com menor atividade.

Elementos	Quantidade
(completos ou fragmentados)	(número mínimo de indivíduos)
Dentes + Crânio	84 (08)
Mandíbula	36 (11)
Vértebras	109 (?)
Costelas	22 (?)
Escápula	08 (05)
Úmero	23 (08)
Rádio	11 (08)
Ulna	12 (08)
Fêmur	36 (05)
Tíbia	12 (06)
Fíbula	08 (04)
Carpais + Metacarpais	59 (06)
Tarsais + Metatarsais	49 (07)
Falanges (proximais, médias e distais)	21 (?)

Quadro 01. Quantidade de elementos atribuídos a *T. paulacoutoi* e número mínimo de indivíduos com base em cada elemento do esqueleto.



Fig. 05. Extremidade proximal do fêmur esquerdo de um indivíduo jovem (subadulto) de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-2080). Observar as flechas que apontam a epífise não fusionada e cortical óssea repleta de "ranhuras". Foto sem escala.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### Descrição anatômica e comparativa de Taubatherium paulacoutoi

Nos estudos filogenéticos já realizados sobre leontiniídeos, algumas morfologias e proporções dos dentes e esqueleto apresentaram importância maior na construção dos cladogramas apresentados (Villarroel & Danis, 1997; Shockey *et al.*, 2012; Cerdeño & Vera, 2014). Infelizmente, a maior parte das informações referentes a *Taubatherium paulacoutoi* aparece nesses trabalhos como desconhecidas. O atual estudo, a fim de suprir a carência de dados sobre *T. paulacoutoi*, objetiva uma atenção especial àquelas morfologias destacadas nas análises realizadas pelos autores acima mencionados. Desta forma, as descrições dentárias e de partes do esqueleto são fundamentadas nos caracteres mais importantes analisados, especialmente, por Shockey *et al.* (2012).

#### Crânio e Dentes

Foram analisados 120 elementos dentários e cranianos, sendo 51 dentes superiores e inferiores isolados, não inclusos em alvéolos (22 incisivos/caninos e 29 póscaninos); 15 segmentos relacionados aos pré-maxilares e maxilares, a maioria com dentes diversos inclusos nos respectivos alvéolos; 10 fragmentos relacionados à região auditiva; 07 fragmentos referentes à região caudal do crânio (região occipital); 01 fragmento de arco zigomático isolado e 36 segmentos de mandíbulas, a maioria trata-se de fragmentos com dentes diversos inclusos nos próprios alvéolos.

As informações sobre a série e morfologia dentárias foram obtidas pela observação tanto de indivíduos jovens (Figs. 06 e 07) quanto adultos (Fig. 08). *Taubatherium paulacoutoi* possui dentição superior e inferior completa e sem diástema (Figs. 07 e 08), ou seja, com retenção de todos os incisivos, caninos, pré-molares e molares, cuja fórmula dentária é a mesma de *Scarrittia* e *Leontinia* (Fig. 09): <u>3.1.4.3</u>

#### 3.1.4.3

A análise dos dentes e de vários alvéolos presentes nos diversos fragmentos de pré-maxilares, maxilares e mandíbulas indicam que nenhum dente da série superior e inferior é hipertrofiado, sendo todos os incisivos e caninos de aspecto incisiviforme e de tamanho equivalente (Figs. 06, 07, 08 e 10). Todos os dentes, tanto superiores quanto inferiores, exibem a raíz fechada, ou seja, ela se forma após a formação da coroa,

demostrando que o crescimento é determinado. Nenhum dente da série apresenta cemento. Como a maioria dos incisivos e caninos foi encontrada fora dos alvéolos e não associada aos pré-maxilares e/ou mandíbulas, utilizamos a morfologia comparada para atribuir esses elementos a *Taubatherium paulacoutoi*; no caso dos incisivos as principais fontes de comparação foram os dentes decíduos de IG-211-V e os dentes de leontiniídeos de outras localidades sul-americanas. Outros aspectos que corroboraram para tal atribuição referem-se ao tamanho desses dentes, compatíveis com a dentadura de *Taubatherium*, e a abundância de material relacionado a este táxon, uma vez que em termos de número de espécimes *T. paulacoutoi* é o mamífero mais abundante da Formação Tremembé e com excessão de *Rhynchippus brasiliensis*, não existe nenhum registro até o momento de outro Toxodontia para esta Formação.

Incisivos e caninos (Fig. 10): Os incisivos superiores I1 e I2 parecem não apresentar hipertrofia em relação ao I3 e ao C, são dentes de morfologia semelhante, curvados, lingual e labiolingualmente, e comprimidos. Apresentam a superfície oclusal transversalmente plana e oblíqua e quando estão pouco desgastados torna-se evidente a presença de um sulco longitudinal no ápice da coroa. O cíngulo labial, quando presente, é pouco evidente. Da mesma forma que descrito para *Gualta cuyana* (Cerdeño & Vera, 2014), esses dentes possuem o ápice da coroa ampliado em relação à base, e são quase triangulares em secção transversal. Outros dentes como o I3 e o C são de tamanho e morfologia equivalentes, possuem a coroa triangular, espatulada e apresentam cíngulo labial variavelmente desenvolvido. Ainda são desconhecidas muitas informações referentes, principalmente, aos incisivos inferiores, tais como a orientação, a forma e a presença ou ausência de cíngulos, mas o tamanho dos alvéolos referentes a estes dentes sugere que i1 e i2 são de dimensões equivalentes e ambos um pouco menores que o i3 e o canino (Fig. 08-C).

*Taubatherium* difere dos demais gêneros da família, principalmente, em relação às medidas dos dentes (Gráficos 02 e 03) e ao grau de desenvolvimento dos cíngulos dos pré-molares e molares. Mas, de modo geral, os dentes pós-caninos são semelhantes aos de outros membros da família, seguindo o típico padrão de Leontiniidae. Estes dentes enquadram-se no padrão mesodonte e sofrem forte convergência anterior, de tal forma que a arcada dentária superior aparece em forma de "V" (Fig. 06).

Pré-molares (Figs. 08, 11 e 12): O primeiro pré-molar superior tem aspecto incisiviforme, muito diferente dos outros (P2-4) que são maiores e possuem aspecto

molariforme. No P1 o ectolofo é obliguamente orientado, sendo que o parástilo é distintivamente medial ao paracone. Analisando os três primeiros pré-molares superiores (P1-3) observa-se que o cíngulo do parástilo forma uma estrutura afiada, o "cíngulo" mesiolabial distinto que se extende desde a coroa até a base do dente e o cíngulo distolabial ("metástilo") está presente e forma uma borda distal afiada no ectolofo. A separação entre as cristas do ectolofo dos pré-molares superiores são muito superficiais e desaparecem rapidamente pelo desgaste. O protolofo de P2-4 é robusto, pois a base é inclinada e estendida para o extremo lingual do dente. Os cíngulos mesiolinguais, assim como os cíngulos distolinguais estão presentes e são variavelmente desenvolvidos. O cíngulo lingual intermediário não está presente, portanto não há conexão (união) entre o cíngulo mesiolingual e o cíngulo distolingual. Nos pré-molares superiores, o cíngulo labial está ausente no P4 e encontra-se pouquíssimo desenvolvido ou ausente nos outros prémolares (P1-3). Já nos pré-molares inferiores o cíngulo labial mostra-se presente em p1-3, mas ausente em p4. Na face lingual do protocone dos pré-molares superiores não há sulcos ou ranhuras verticais. Os pré-molares superiores apresentam culme na face mesiolingual do protolofo. Já os pré-molares inferiores têm aspecto retangular, pois possuem a largura labiolingual menor do que o comprimento mesiodistal. O metaflexido dos pré-molares inferiores tem bifurcações e o cingulido lingual não é distinto ao longo do dente.

Molares (Figs. 08, 11 e 12): Os molares superiores e inferiores aumentam progressivamente de tamanho do M1/m1 para o M3/m3 e variam muito de dimensão entre os espécimes. Os cíngulos labiais são ausentes em todos os molares superiores. A crista do ectolofo do molar superior é separada e persiste com o desgaste moderado; possui, ainda, pequenas reentrâncias no lado labial na linha do esmalte entre a maior fosseta e o ectolofo. Não há cristas dominantes nos molares superiores e o cíngulo posterior forma uma distinta fosseta oval com o uso. O cíngulo mesiolingual do M1 está presente e estende-se ao "pseudohipocone". Já os molares inferiores não apresentam cíngulos labiais, mas exibem uma fossétida no entolófido e um "pseudoparaconido" numa posição semelhante à de um paraconido. O metacônido forma uma crista simples e oblíqua e o hipoconulido é curto, pois se estende pouco além do entolófido.

Uma melhor descrição da morfologia dentária de *Taubatherium paulacoutoi* foi realizada por Couto-Ribeiro (2010), com ilustrações, mensurações e descrições das estruturas e acidentes morfológicos dos diversos dentes que compõem a série dentária da espécie em questão.

A composição da série dentária e a presença ou ausência de cíngulos em incisivos e pré-molares são as principais diferenças dentárias existentes entre os gêneros de Leontiniidae. Dentre os notoungulados leontiniídeos, apenas Scarrittia canquelensis, Leontinia gaudryi e Gualta cuyana possuem crânios bem conhecidos e descritos. Segundo os autores (Loomis, 1914; Chaffee, 1952; Cerdeño & Vera, 2014) esses táxons apresentam proporções e morfologia dos crânios bem parecidas. Por outro lado, pouco se sabe sobre a forma do crânio de *Taubatherium*, pois além de escassos, os elementos relacionados a esta região são fragmentados, dificultando muito a interpretação. O exemplar IG-211-V é um indivíduo jovem (Fig. 06) que representa o mais completo material craniano até agora conhecido. Tal material foi encontrado associado a uma mandíbula com alguns dentes e poucos ossos pós-cranianos. A primeira descrição de elementos do crânio de Taubatherium foi feita por Paula Couto (1983) com base no espécime acima mencionado, cuja ênfase foi dada na descrição da região auditiva. Adicionamos agora, informações obtidas por meio da reanálise de alguns fósseis previamente mencionados na literatura (Paula Couto, op. cit.; Ribeiro, 1994) e da análise de novos materiais (Fig. 13) que ampliam o conhecimento sobre a morfologia do crânio de Taubatherium. Com base nos exemplares disponíveis (fragmentos de maxilas, mandíbulas, dentes e poucos ossos cranianos) inferimos tentativamente, que o comprimento total do crânio de Taubatherium é de aproximadamente 35,5 cm, ou seja, menor que o crânio de Scarrittia canquelensis, Leontinia gaudryi e Gualta cuyana.

Os pré-maxilares são estreitos em relação ao plano sagital, a maxila aparenta ser elevada na lateral do crânio, formando um focinho estreito e alto; o forame infraorbital (*Foramen infraorbitale*) é grande e arredondado no nível do M1 e o processo zigomático é convexo com início no nível de M2 (Figs. 07, 11 e 13). O palato é arqueado e estreito, uma vez que as coroas dos dentes pós-caninos projetam-se medialmente (Fig. 06). A região auditiva de *Taubatherium paulacoutoi* foi bem descrita por Paula Couto (1983, p. 14), dispensando uma nova descrição. Segundo o autor, a região auditiva de *Taubatherium* é extremamente similar à de *Ancylocoelus frequens* e *Scarrittia canquelensis*, onde as bulas timpânicas são grandes, ocas e ligeiramente ovais. O exemplar MHNT-VT-383, um fragmento direito da região occipital do crânio, demonstra que os côndilos occipitais (*Condylus occipitalis*) são bem estreitos e diagonais; o forame magno (*Foramen magnum*) é mais largo do que alto e os processos paraoccipitais (*Processus paracondylaris*) são longos e finos (Fig. 14).

Na mandíbula, as apófises coronoides (*Processus coronoideus*) são elevadas e os côndilos (*Caput mandibulae*) possuem as superfícies articulares alongadas transversalmente e convexas no sentido rostrocaudal. O corpo mandibular é alto (Tab. 03) e a região sinfisária anquilosada, estreita e com alto grau de proclividade, formando um ângulo agudo de cerca de 40° com o plano horizontal (Fig. 15). Existem dois forames arredondados na face lateral da mandíbula (*Foramen mandibulae*), um no nível do p1 (*Forame mentale*) e outro menor no nível do m1 (Fig. 08). Não há registro de nenhum material relacionado aos ossos que compõem o aparelho hioide de *Taubatherium paulacoutoi*.

ALTURA DO CORPO MANDIBULAR NO NÍVEL DO M1-2								
Taubatherium paulacoutoi	MHNT-VT-1405	MHNT-VT-1406	MHNT-VT-2074					
	38,60	36,92	43,83					
Scarrittia canquelensis	AMNH 29578	AMNH 29580	AMNH 29584					
	61,00	75,5	74,42					
Scarrittia barranquensis	MPEF-PV6229 / MPE	F-PV6684 / MPEF-PV6	609 / MPEF-PV7730					
	54,00							
Leontinia gaudryi	MACN A-52-570							
	60,00-62,00							

Tab. 03. Comparação das medidas (mm) da altura do corpo mandibular no nível do m1-2 de diferentes gêneros de leontiniídeos.



Fig. 06. Indivíduo jovem (IG-211-V). A, vista oclusal da série dentária superior; B, vista oclusal da série dentária inferior. Barra de escala = 5 cm.



Gráfico 02. Comparações entre as medidas dos dentes pré-molares superiores de diferentes gêneros de leontiniídeos. MD = comprimento mesiodistal; LL = largura labiolingual. No eixo "Y" os valores estão expressos em milímetros (mm).



Gráfico 03. Comparações entre as medidas dos dentes molares superiores de diferentes gêneros de leontiniídeos. MD = comprimento mesiodistal; LL = largura labiolingual. No eixo "Y" os valores estão expressos em milímetros (mm).



Fig. 07. Indivíduo jovem de *Taubatherium paulacoutoi* (IG-2011-V) (vista lateral direita). No interior dos círculos destaque para o tamanho dos alvéolos dos incisivos superiores (vista lateral esquerda) e inferiores (vista oclusal). As flechas vermelhas apontam para os alvéolos dos incisivos I1-3 (círculo superior) e i1-3 (círculo inferior). Barra de escala = 5 cm.



Fig. 08. Hemimandíbula esquerda de um indivíduo adulto (MHNT-VT-2074) de *Taubatherium paulacoutoi*, contendo os alvéolos de i1-3 e os dentes p1-m3 em suas respectivas posições. **A**, vista lateral da hemimandíbula (vista labial para os dentes); **B**, vista medial da hemimandíbula (vista lingual para os dentes). As flechas vermelhas apontam para os alvéolos dos incisivos inferiores. Barra de escala válida para A e B = 5 cm; imagem C, sem escala.



Fig. 09. Observar a série dentária completa de *Scarrittia* e *Leontinia*. **A**, *Scarrittia* (AMNH-29581), barra de escala = 10 cm e **B**, *Leontinia* (MLP 94-XII-1-1).



Fig. 10. Vista labial (A-D) e vista oclusal (E-F) de diferentes dentes superiores pertencentes a *T. paulacoutoi.* **A** e **E**, MHNT-VT-555; **B** e **F**, MHNT-VT-810; **C** e **G**, MHNT-VT-820; **D** e **H**, MHNT-VT-874. Barra de escala=1 cm.



Fig. 11. Fragmentos de maxilas com dentes diversos em vista oclusal. **A**, fragmento esquerdo contendo P4-M3 (MN 4313-V); **B**, fragmento esquerdo contendo M1-3 (MHNT-VT-1403); **C**, Fragmento direito (invertido para facilitar a comparação) contendo P2-4 (DGM-1087-M); **D**, fragmento esquerdo contendo M2-3 (MHNT-VT-1769); **E**, fragmento direito (invertido para facilitar a comparação) contendo alvéolo do I3, raíz do canino e P1-2 (MHNT-VT-1475); **F**, fragmento direito (invertido para facilitar a comparação) contendo P3-M3 (MHNT-VT-1436). Barra de escala = 5 cm.



Fig. 12. **A**; Fragmento de maxila direita, invertido para facilitar a comparação (MHNT-VT-1399); **B**, Fragmento de maxila esquerda (MN 4313-V); **C**, Fragmento de maxila esquerda (MHNT-VT-1403) e **D**, Fragmento de maxila esquerda (MHNT-VT-1769). Barra de escala = 5 cm.



Fig. 13. Alguns ossos cranianos de *T. paulacoutoi.* **A**, região auditiva (MHNT-VT-1770); **B**, vista ventral da região occipital do crânio (MHNT-VT-383); **C**, vista ventral do processo paraoccipital esquerdo (MHNT-VT-414); **D**; vista ventral do côndilo occipital esquerdo (MHNT-VT-1759); **E**, vista lateral de fragmento de arco zigomático direito (MHNT-VT-1538); **F**, vista medial do processo paraoccipital direito (MHNT-VT-954). Barra de escala = 10 cm.



Fig. 14. Fragmento direito da região occipital do crânio (MHNT-VT-383). **A**, vista ventral e **B**, vista caudal. As partes mais claras representam áreas reconstituídas. **Parocc.Pr.**, processo paraoccipital; **Occ. Cond.**, côndilo occipital; **B-OOC**, basioccipital; **For. Mag.**, forame magno. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 15. Fragmento de mandíbula (região sinfisária) de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-491). **A**, vista ventral; **B**, vista dorsal; **C**, vista lateral direita. Barra de escala = 5 cm.

#### Esqueleto axial (Coluna Vertebral)

#### Vértebras

Identificamos mais de 100 segmentos de vértebras (coluna vertebral) de Taubatherium, são 86 elementos referentes a vértebras cervicais e torácicas e 23 referentes a vértebras pós-torácicas (lombares, sacrais e caudais). Esses materiais estão listados no anexo 01, mas cerca de 150 outros elementos, também analisados, não estão inclusos na lista de materiais estudados, por se tratar de fósseis muito fragmentados ou mal preservados. Dentre os materiais listados, algumas vértebras estão bastante incompletas, mas muitas outras estão completas ou quase completas e fornecem importantes características anatômicas. O número de vértebras que compõem a coluna vertebral de Taubatherium foi estabelecido pela comparação com esqueletos de outros leontiniídeos, bem como pela análise, principalmente, de vértebras associadas que representam três indivíduos distintos de T. paulacoutoi: primeiro espécime (MHNT-VT-1443); segundo espécime (MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585) e terceiro espécime (MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074). Sendo assim, a reconstituição total do esqueleto axial de Taubatherium foi realizada por meio da composição de vários indivíduos. A medida estimada da coluna vertebral (não incluindo o sacro) é de aproximadamente 132 cm de comprimento (do atlas até a última vértebra lombar). O comprimento de todos os corpos vertebrais, dispostos em sequência, das vértebras cervicais é de 48 cm, o que representa aproximadamente 36,5% do comprimento total da coluna.

A região cervical é o seguimento mais robusto da coluna vertebral, composta por sete vértebras bastante alongadas em relação às demais (Fig. 16, Tab. 04). Devido às características peculiares dessas vértebras, a região cervical é alongada, tal como ocorre em *Scarrittia canquelensis* que possui o pescoço mais longo do que o crânio (Chaffee, 1952) e diferencia-se de *Gualta cuyana*, cujo pescoço é praticamente idêntico em comprimento, ao total estimado para o crânio (Cerdeño & Vera, 2014). A morfologia e a inclinação das pré-zigapófises e pós-zigapófises das vértebras cervicais indicam que o pescoço de *Taubatherium* era capaz de realizar amplos movimentos, inclusive laterais.

O atlas (Fig. 17) é robusto; tem a largura transversal maior que o comprimento craniocaudal; o tubérculo dorsal (*Tuberculum dorsale*) é baixo; os processos transversals (*Processus transversus*) são estendidos lateral e ventralmente em forma de lâminas; as superfícies articulares craniais voltadas para os côndilos occipitais (*Fovea articularis*)

*cranialis*) são amplas, côncavas e completamente separadas; enquanto as superfícies articulares caudais voltadas para o áxis (*Fovea articularis caudalis*) são altas e praticamente planas. Em vista dorsal, os forames alares (*Foramen alare*) são grandes e arredondados. MHNT-VT-561 (Fig. 17-C e E) é o exemplar que melhor exibe a morfologia dos processos transversals.

O áxis (Figs. 18 e 19) apresenta o corpo vertebral (*Corpus vertebrae*) alongado com o processo odontoide robusto e proeminente, como em *Scarrittia* (Fig. 19-B). Em vista cranial, o canal neural tem o assoalho plano e tem dimensão dorsoventral maior do que a transversa. O processo espinhoso (*Processus spinosus*) é alto e os côndilos anteriores são amplos e convexos, já os processos transversals são delgados, caudalmente dirigidos e têm em suas bases um largo canal para a artéria vertebral (Forame vertebral lateral).

A terceira vértebra cervical (Fig. 20) possui as facetas articulares do corpo vertebral obliquamente direcionadas, tanto a faceta de articulação cranial quanto a faceta de articulação caudal. Os processos transversals são proeminentes e o processo espinhoso tem a altura um pouco menor à do áxis. O restante das vértebras cervicais (Fig. 16) segue o padrão da terceira, com poucas modificações. Um indivíduo adulto (MHNT-VT-564) de *Taubatherium* exibe uma vértebra cervical com a lamela inferior bastante desenvolvida ventralmente. Na maioria dos mamíferos esta estrutura é mais conspícua na sexta vértebra cervical, eventualmente na quinta vértebra. Sendo assim, identificamos tentativamente, esta vértebra como sendo a sexta cervical (Fig. 21), embora esta mesma estrutura seja citada por Chaffee (1952) para a quinta vértebra cervical de *Scarrittia*. Nos outros exemplares de *Taubatherium* a lamela inferior não pôde ser observada devido à fragmentação dos materiais.

As vértebras torácicas (Fig. 22) possuem o corpo vertebral quase quadrangular em vista lateral (Fig. 23-B), tornando-se mais retangular apenas nas últimas (que são mais alongadas); a região torácica foi, tentativamente, reconstituída com 14 vértebras anfiplanas. O canal neural é grande e arredondado e os forames transversais são circulares. Os processos espinhosos estão incompletos na maioria das vértebras, porém algumas exibem estas estruturas inteiras; esses processos não são muito altos, sendo os mais elevados direcionados caudalmente e presentes entre as vértebras T3?-T9?; a vértebra T10? apresenta o processo espinhoso dirigido verticalmente e mais baixo que os anteriores; as vértebras posteriores a esta apresentam os espinhos neurais de altura

uniforme e com uma leve inclinação cranial. As últimas torácicas e as primeiras lombares, ou seja, na região tóraco-lombar as vértebras apresentam as articulações entre as zigapófises bastante estáveis, sugerindo pouca movimentação nesta região. Este mesmo padrão de articulação interapofisária foi observado na região tóraco-lombar de alguns ungulados atuais (exemplo: *Equus* e *Tapirus*). Já as vértebras lombares (Fig. 24) possuem o corpo vertebral maior e os processos espinhosos menores que os das vértebras torácicas. Os processos transversais da última vértebra lombar parecem se conectar com os da primeira vértebra sacral, formando a transição lombo-sacra.

As vértebras sacrais (Fig. 25), assim como as vértebras caudais, possuem o corpo vertebral mais comprimido no sentido dorsoventral. Não pudemos precisar exatamente o número de vértebras sacrais, parecendo ser pelo menos cinco, ou talvez seis vértebras fusionadas; elas diminuem de tamanho no sentido craniocaudal e pela dimensão das últimas sacrais em alguns exemplares, a cauda deveria ser curta, provavelmente composta por três ou quatro vértebras livres e de pequeno tamanho. Chaffee (1952) descreve que *Scarrittia* deveria ter no mínimo oito vértebras compondo a cauda.



Fig. 16. Reconstituição em vista lateral esquerda da coluna cervical de *Taubatherium paulacoutoi*. Barra de escala = 10 cm.



Fig. 17. Primeira vértebra cervical (Atlas) de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista cranial (IG-211-V); **B**, vista dorsal (IG-211-V); **C**, vista cranial (MHNT-VT-561); **D**, vista dorsal (MHNT-VT-561) e **E**, vista caudal (MHNT-VT-561). Barra de escala = 5 cm.

		VÉRTE	BRAS				
	Atlas	Áxis	C3?	C4?	C5?	C6?	C7?
	VT-561	VT-1443	VT-1443	VT-1443	VT-2044	VT-2045	VT-1420
Comp. CC do corpo vertebral	-	84,00	73,88	65,61	100,47	93,34	40,80
DDV da faceta cranial	37,17	27,29	31,66	33,63	35,83	43,86	37,68
DT da faceta cranial	28,64	28,35	31,55	34,81	41,00	41,46	41,93
DDV da faceta caudal	35,78	29,04	28,69	31,64	40,37	38,47	33,55
DT da faceta caudal	26,76	40,87	44,58	46,97	50,40	54,08	62,24
	T1?	T2?	T3?	T4?	T5?	т6?	T7?
	VT-1443	VT-1443	VT-1443	VT-1443	VT-1443	VT-1443	VT-1443
Comp. CC do corpo vertebral	48,80	42,38	36,65	40,58	38,23	39,24	42,84
DDV da faceta cranial	32,39	33,21	30,38	25,97	27,81	30,18	27,30
DT da faceta cranial	35,54	32,09	31,55	34,22	37,07	39,40	34,90
DDV da faceta caudal	32,12	31,12	29,50	26,10	25,24	27,70	26,36
DT da faceta caudal	54,15	59,20	60,80	39,46	41,19	40,10	40,00
	T8?	Т9?	T10?	T11?	T12?	T13?	T14?
	VT-2053	VT-2048	VT-1443	VT-2051	VT-1488	VT-2054	VT-353
Comp. CC do corpo vertebral	32,79	40,00	52,68	44,21	47,33	43,90	47,70
DDV da faceta cranial	33,05	28,85	29,13	30,07	33,10	31,17	28,00
DT da faceta cranial	42,70	39,30	36,47	40,38	39,40	38,93	(38,50)
DDV da faceta caudal	31,63	29,18	29,41	30,48	32,20	30,60	31,60
DT da faceta caudal	44,30	35,65	43,22	(40,38)	54,29	50,16	40,85
	L1?	L2?	L3?	L4?	L5?		
	VT-1482	VT-1388	VT-349	VT-1082	VT-589		
Comp. CC do corpo vertebral	49,80	47,20	50,95	44,47	45 <i>,</i> 30		
DDV da faceta cranial	29,40	29,85	30,60	27,37	29,13		
DT da faceta cranial	36,72	34,40	37,26	35,31	42,85		
DDV da faceta caudal	31,06	30,45	32,40	(24,65)	30,75		
DT da faceta caudal	41,13	40,00	40,71	(38,10)	50,27		

|--|

**Comp. CC**=comprimento craniocaudal; **DDV**=diâmetro dorsoventral; **DT**=diâmetro transversal.



Fig. 18. Segunda vértebra cervical (Áxis) de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-1443). **A**, vista cranial; **B**, vista lateral direita; **C**, vista caudal e **D**, vista lateral esquerda. **Proc. trans**., processo transverso. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 19. **A**, Segunda vértebra cervical (Atlas) de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-23) e **B**, segunda vértebra cervical (Atlas) de *Scarrittia canquelensis* (AMNH 29595). Barra de escala = 5 cm.



Fig. 20. Terceira vértebra cervical (C3?) de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-1443). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral direita; **D**, vista cranial; **E**, vista caudal. **Sup. art. cran.**,superfície articular cranial e **Sup. art. caud.**, superfície articular caudal. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 21. Sexta vértebra cervical (C6?) de um indivíduo adulto de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-564). Observar a lamela inferior bastante desenvolvida. **A**, vista laterocranial; **B**, vista cranial. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 22. Reconstituição em vista lateral da caixa torácica de *Taubatherium paulacoutoi*. Barra de escala = 10 cm.



Fig. 23. Vértebra torácica (T2?) de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-1443). **A**, Vista cranial; **B**, Vista lateral direita; **C**, vista caudal. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 24. Vértebra lombar de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-1443). **A**, Vista cranial; **B**, Vista lateral esquerda; **C**, vista caudal. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 25. Fragmentos sacrais, em vista dorsal, de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista dorsal (MHNT-VT-1486) e **B**, vista dorsal (MHNT-VT-1494). Barra de escala = 5 cm.

#### Costelas

Da mesma forma que muitos fragmentos de vértebras não foram inclusos no catálogo de materiais estudados, cerca de 110 fragmentos de costelas também não estão listados no anexo 01. Apesar de terem sido analisados, eles se tratam de fragmentos muito pequenos e pouco significativos. Já as costelas aqui mencionadas e figuradas (Fig. 26) fazem parte de associações com as vértebras que compõem seguramente um indivíduo jovem (MHNT-VT-1443). As primeiras costelas estão praticamente completas e exibem bem sua morfologia: são mais largas, achatadas mediolateralmente e apresentam cabeça dupla, ao contrário das mais posteriores que apresentam cabeça simples e forma circular em secção transversal no 1/3 médio.

#### Cintura Escapular e Membros anteriores

#### Escápula (Scapula)

Os segmentos ósseos aqui identificados como escápulas tratam-se apenas de fragmentos da porção articular. São cinco fragmentos de escápula direita e três de escápula esquerda que juntos, indicam um número mínimo de cinco indivíduos. A cavidade glenoide (*Cavitas glenoidalis*) da escápula é de contorno levemente oval, com uma tuberosidade supraglenoide (*Tuberculum supraglenoidale*) desenvolvida (Fig. 27-B).

O processo coracoide (*Processus coracoideus*) é bem maior, distinto, de forma arredondada e medialmente direcionado, mas sem uma proeminência ("*beak*") como acontece em *Mesotherium* (Shockey *et al.*, 2012). O colo escapular (*Collum scapulae*) é largo e curto, devido à pequena distância existente entre a borda da cavidade glenoide e o início da formação do espinho escapular (*Spina scapulae*) (Tab. 05; Fig. 27). As fossas infraespinhosa (*Fossa infraspinata*) e supraespinhosa (*Fossa supraspinata*), o acrômio (*Acromion*) e o espinho escapular são estruturas que não foram preservadas em nenhum dos elementos. A clavícula é certamente ausente como em regra geral nos quadrúpedes marchadores (Paula Couto, 1979).



Fig. 26. Reconstituição do esqueleto de *Taubatherium paulacoutoi*: conjunto de costelas diversas, todas associadas e pertencentes a um único indivíduo (MHNT-VT-1443). **A**, vista lateral esquerda; **B**, Detalhe das duas primeiras costelas que compõem a caixa torácica; **C**, vista dorsal. As partes acinzentadas correspondem à região que foi reconstituída. Barra de escala = A (20 cm); B (sem escala) e C (30 cm).

ESCÁPULAS							
Direitas Esquerdas							erdas
VT-241 VT-242 VT-453 VT-500 VT-825						VT-1027	VT-1493
DDV da cavidade glenoide	67,60	-	96,67	-	-	-	-
DT da cavidade glenoide	45,20	52,61	59,25	34,34	41,66	46,35	41,72
DDV – Diâmetro dorsoventral: DT – Diâmetro transversal (lateromedial)							

Tab. 05. Medidas (mm) das escápulas de T. paulacoutoi



Fig. 27. Porção articular de escápula direita de Taubatherium paulacoutoi (MHNT-VT-453). A, vista lateral; B, vista articular da cavidade glenoide. Barra de escala = 5 cm.

## Úmero (Humerus)

O úmero é um osso robusto, porém com menor comprimento que a ulna e o rádio (Tab. 06). Na extremidade proximal (Fig. 28), o colo (Collum humeri) é curto, a cabeca (Caput humeri) projetada posteriormente e apresenta forma arredondada e convexa, correspondendo à cavidade glenoide da escápula. O tubérculo maior (Tuberculum majus) é amplo, desenvolvido e projetado proximalmente; em vista lateral ultrapassa em altura a cabeça do úmero e em vista proximal possui forma ovoide tanto na parte anterior (Pars cranialis) quanto na parte posterior (Pars caudalis). Um exemplar jovem (MHNT-VT-1364) possui a epífise proximal direita com a parte anterior (Pars cranialis) do tubérculo menor (Tuberculum minus) bem preservada, mostrando que esta estrutura, em vista medial, possui forma ovoide, com a superfície plana e as bordas livres projetadas anteriormente. Pela análise dos exemplares MHNT-VT-692 e MHNT-VT-1364 o espaço entre os tubérculos maior e menor parece ser relativamente amplo, com um encerramento aberto do sulco bicipital. Ainda na extremidade proximal é possível observar, em vista lateral, uma superfície plana e circular para inserção do músculo supraespinhoso.

O diâmetro anteroposterior da diáfise é maior que o diâmetro transversal, ou seja, o corpo do osso (*Corpus humeri*) é achatado lateromedialmente com secção oval na porção média da diáfise (Figs. 29 e 30). A tuberosidade deltoide (*Tuberositas deltoidea*) localiza-se lateralmente no terço superior da diáfise, já a tuberosidade do úmero está localizada na face anterior (*Facies cranialis*), mais distalmente. Ambas as tuberosidades são fortes, pronunciadas e interligadas por uma crista sigmoide (*Crista humeri*) que percorre grande parte do corpo umeral (Fig. 28-A). Em vista anterior a extremidade distal mostra-se maior que a proximal; já em vista lateral a extremidade proximal é mais larga que a distal. Desta forma, o osso possui uma grande torção entre ambas às epífises. Em vista medial, a tuberosidade do músculo redondo maior (*Tuberositas teres major*) é bem conspícua.

A extremidade distal (Figs. 29, 30 e 31) consiste de uma ampla articulação formada pela tróclea que se articula com a ulna e se estende posteriormente até a fossa do olécrano (Fig. 29-B e C). Em vista anterior a tróclea é praticamente contígua com o côndilo radial (ou capítulo), formando praticamente uma articulação única do úmero com o antebraço (rádio + ulna). O capítulo e a tróclea, juntos, formam uma superfície articular contínua, sem interrupções. O epicôndilo medial (Epicondylus medialis) é expandido e tem uma tuberosidade bem desenvolvida com o ápice projetado proximalmente, morfologia esta que delimita um sulco nesta região, certamente para a passagem do nervo cubital; tal epicôndilo separa-se bem da tróclea por uma larga superfície. Já o processo epicondilar lateral (Epicondylus lateralis) é bem reduzido. A crista supinadora (ver Shockey et al., 2012), aqui chamada de crista supracondilar lateral (Crista supracondylaris lateralis), é uma estrutura forte e bem delineada em alguns espécimes, mas em outros inconspícua; já a crista supracondilar medial (Crista supracondylaris medialis) sempre se mostra reduzida ou quase ausente. O forame entepicondilar (Foramen supracondylare) presente em alguns notoungulados como Colbertia magellanica, Anisotemnus distentus e Thomashuxleya externa, é ausente em Taubatherium. A fossa radial (Fossa radialis) é maior e mais profunda que a fossa coronoide (Fossa coronoidea), que são contíguas e localizam-se na região proximal dos côndilos (Condylus humeri). Na face posterior, a fossa do olécrano (Fossa olecrani) é grande, circular e profunda.

São 23 segmentos ósseos identificados como úmeros, sendo oito referentes a úmeros esquerdos e 15 referentes a úmeros direitos, com base apenas nos úmeros, temos um número mínimo de oito indivíduos. Até o momento, o úmero era um osso conhecido apenas para três gêneros de leontiniídeos: *Scarrittia*, *Leontinia* e *Gualta* (Loomis, 1914; Chaffee, 1952; Cerdeño & Vera, 2014). Aparentemente, os quatro táxons possuem morfologia similar, uma vez que para esses leontiniídeos também foram descritas características tais como ausência do forame entepicondilar e a morfologia da região articular do cotovelo. Porém, cabe ressaltar que o grau de desenvolvimento do processo epicondilar medial é diferente entre os táxons de leontiniídeos, parecendo ser mais desenvolvido em *T. paulacoutoi* do que em *Scarrittia* e *Leontinia*. O úmero mais completo é o exemplar MHNT-VT-2058, cujo comprimento total é de 31 cm. Com base neste indivíduo foi estimado o comprimento total para os demais fragmentos significativos e incompletos dos outros úmeros (Tab. 06), sendo que o comprimento total mínimo estimado foi de 22,7 cm e o máximo de 33,7 cm. O exemplar MHNT-VT-2083 é um indivíduo muito jovem, razão pela qual o valor do comprimento total é tão baixo, em comparação com os demais.

Tab. 06. Medidas (mm) dos úmeros de *T. paulacoutoi*. Os valores marcados com asterisco (\*) representam estimativas feitas por meio da comparação com o exemplar MHNT-VT-2058.

ÚMEROS										
			Direitos				Esquerdos			
	VT-208	VT-209	VT-1489	VT-2082	VT-2083	VT-692	VT-1323	VT-1387	VT-2058	
СТ	233,27*	296,05*	286,75*	227,85*	197,41*	-	276,93*	337,90*	310,00	
DAP	44,84	-	-	44,92	-	-	52,23	70,00	63,12	
DT	23,48	-	-	20,79	-	-	27,53	34,25	30,27	
DAPep	-	-	-	-	-	126,39	-	-	-	
DAPed	47,02	59,07	56,41	49,78	37,33	-	61,14	67,55	63,45	
DTed	76,65	95 <i>,</i> 03	93 <i>,</i> 65	74,57	65,68	-	-	-	95,84	

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no <sup>1</sup>/<sub>3</sub> médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no <sup>1</sup>/<sub>3</sub> médio; **DAPep**=diâmetro máximo anteroposterior da epífise proximal; **DAPed**=diâmetro máximo anteroposterior da epífise distal; **DTed**=diâmetro máximo transversal da epífise distal;



Fig. 28. Fragmento proximal de úmero esquerdo de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-692). **A**, vista lateral; **B**, vista proximal. A flecha indica a superfície de inserção do músculo supraespinhoso. Barra de escala = 2,5 cm.



Fig. 29. Úmero esquerdo de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-2058). **A**, vista anterior; **B**, vista medial; **C**, vista posterior e **D**, vista lateral. Barra de escala = 10 cm.



Fig. 30. Reconstituição (desenho) do úmero esquerdo de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista anterior; **B**, vista medial; **C**, vista posterior; **D**, vista lateral; **E**, vista proximal e **F**, vista distal.



Fig. 31. Vista anterior de extremidades distais de úmeros esquerdos de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, MHNT-VT-1323; **B**, MHNT-VT-1387; **C**, MHNT-VT-2058. A seta aponta a crista supracondilar lateral. Barra de escala = 5 cm.

## Esqueleto do antebraço

#### Ulna (Ulna) e Rádio (Radius)

A ulna e o rádio são ossos separados (não anquilosados) (Figs. 32 e 33), com largura e robustê equivalentes entre si (Tabs. 07 e 08), cujo comprimento total de ambos é maior que o do úmero. O braço de *Taubatherium* é cerca de 32-33% menor que o antebraço, tal estimativa foi feita com base nas medidas do úmero (comprimento entre a cabeça do úmero e o extremo distal do capítulo), do rádio e da ulna (comprimento entre o centro de rotação da articulação do cotovelo, da ulna e o início da articulação radiocárpica).

A diáfise ulnar (*Corpus ulnae*) é mediolateralmente comprimida e praticamente reta, apresentando secção triangular por todo corpo ulnar (Figs. 34 e 35). Em vista lateral, a diáfise tem uma fossa longa e rasa, provavelmente local de origem do músculo *abductor pollicis longus*; adjacente a esta área, levemente escavada, existe uma forte crista que percorre o osso delimitando a sua borda posterior. O olécrano (*Olecranon*) é grande e

forte, cujo comprimento representa cerca de 15% do comprimento da ulna; em vista anterior sua tuberosidade (*Tuber olecrani*) tem uma pequena inclinação medial, já em vista lateral o eixo do olécrano apresenta uma curvatura descendente de aproximadamente 32º em relação ao eixo do corpo ulnar (Figs. 33, 34 e 36). A incisura troclear (*Incisura trochlearis*) é uma ampla superfície articular côncava de forma sigmoide (= incisura sigmoide) que se limita, proximalmente, pelo processo anconeal (*Processus anconeus*), que se aloja na fossa olecraniana do úmero quando em sua extensão máxima (limita a extensão do cotovelo) (Figs. 33 e 34). No extremo distal desta incisura há uma faceta lateral para articulação com o rádio (*Incisura radialis*). Em vista anterior observa-se uma grande fossa rugosa e profunda localizada abaixo do processo coronoide, área que indica o local de inserção dos músculos bíceps e branquialis (*Mm. bíceps e branchialis*).

Na extremidade distal da ulna (Figs. 35 e 36-D) encontra-se o processo estiloide (*Processus styloideus*) com duas facetas articulares, sendo uma para o rádio e a mais distal para os ossos (cuneiforme e pisiforme) do carpo. A superfície articular para o rádio (*Circumferentia articularis*) é oval, pequena e localizada mais proximalmente do que as facetas articulares para os ossos do carpo (*Facies articularis carpea*), essas últimas correspondem a áreas de articulação para o pisiforme e o cuneiforme; juntas elas formam uma única superfície articular na extremidade distal do processo estiloide. A área de contato da ulna com o cuneiforme é maior do que a área de contato com o pisiforme, característica que difere de *Scarrittia*, pois na ulna de *S. canquelensis* não existe nenhuma evidência de faceta articular para o pisiforme (Chaffe, 1952).

O rádio articula-se proximolateralmente com a ulna e o úmero e, mediodistalmente, com o carpo e a ulna, ou seja, a posição dos ossos do antebraço de *T. paulacoutoi* estabelece uma articulação entre rádio/ulna em pronação fixa, ou seja, a articulação rádio-ulnar, tanto proximal quanto distal são de mobilidade praticamente nula (Figs. 33 e 36). A extremidade proximal do rádio (Fig. 37) consiste em uma cabeça (*Caput radii*) ovoide e comprimida anteroposteriormente; uma faceta articular côncava para o úmero (*Fovea capitis radii*), cuja depressão é ligeiramente ondulada; uma faceta lateral acessória e uma faceta articular menor e mais estreita para a ulna (*Circumferentia articularis*). O corpo do rádio (*Corpus radii*) é ligeiramente curvo (Figs. 3A e B), sendo que a metade proximal da diáfise apresenta secção transversal de forma ovoide e a metade distal com secção triangular, uma vez que a porção distal é menos estreita que a proximal. Distalmente à cabeça, observa-se o colo (*Collum radii*), uma tuberosidade (*Tuberositas radii*) para inserção do tendão do músculo bíceps braquial e uma superfície

com extensão rugosa, para fixação da ulna. Os rádios mais completos são os dos exemplares MHNT-VT-1496 e MHNT-VT-2057, cujo comprimento total de ambos é de aproximadamente 39,5 cm; com base nestes indivíduos foi estimado por meio de proporções, o comprimento total para os demais fragmentos de rádios avaliados (Tab. 08), sendo que o comprimento total mínimo estimado foi de 37,6 cm e o máximo de 48,9 cm.

Na epífise distal (Figs. 35 e 36) encontram-se o processo estiloide (*Processus styloideus*), que é desenvolvido e projetado distalmente, e as facetas articulares para a ulna (*Incisura ulnares*) e para o carpo. A faceta ulnar distal é pequena, de formato ovoide e posicionada medialmente; já a faceta articular para o carpo é ampla e consiste em uma área contínua que se articula com os ossos carpais lunar e escafoide. São 24 ossos identificados como pertencentes ao antebraço de *T. paulacoutoi*, sendo 11 referentes a rádios (03 esquerdos e 08 direitos) e 12 referentes a ulnas (05 esquerdas e 07 direitas), com base apenas nos rádios, temos um número mínimo de 08 indivíduos.

			ULI	NAS				
		Esquerdas		Direitas				
	IG-211-V	VT-1053	VT-1321	VT-450	VT-1320	VT-1487	VT-2056	
СТ	(350,00)	299,83*	341,44*	259,00*	334,25*	339,50*	(440,00)	
DAP	31,35	31,70	-	-	-	-	35,10	
DT	22,41	41,40	-	-	-	-	28,00	
Doc	81,88	83,78	73,90	96,52	-	83,50	-	
Dbbc	37,16	38,84	36,98	-	-	(35,39)	-	
Dpapc	47,51	43,63	50,05	-	-	46,66	-	
DTo	22,55	27,30	24,20	37,64	-	(26,66)	-	
DAPo	41,35	43,70	46,76	55,04	-	40,81	-	
DTst	21,39	25,33	22,52	27,13	-	24,55	-	
CPD	58,37	75,56	60,05	-	-	63,73	-	
DTpc	22,55	31,00	25,89	-	25,40	26,97	-	
DAPpc	15,20	16,15	13,17	-	14,64	11,20	-	
DAPdp	52,90	71,93	-	-	-	55,96	-	

Tab. 07. Medidas (mm) das ulnas de *T. paulacoutoi.* Os valores marcados com asterisco (\*) representam estimativas feitas por meio da comparação com os exemplares IG-211-V e MHNT-VT-2056.

**CT**=comprimento total; **DAP**=Diâmetro máximo anteroposterior da diáfise; **DT**=Diâmetro lateromedial (transversal) máximo da diáfise; **Doc**=Diâmetro entre o ápice do olécrano e o centro de rotação da articulação do cotovelo; **Dbbc**=Diâmetro entre a inserção do *Mm. Bíceps/brachialis* e o centro de rotação da articulação do cotovelo; **Dpapc**=Distância entre o ápice do processo anconeal e o ápice do processo coronoide; **DTo**=diâmetro transversal do olécrano; **DAPo**=diâmetro anteroposterior do olécrano; **DTst**=Diâmetro transversal da superfície troclear; **CPD**=Comprimento proximodistal da superfície troclear em vista medial; **DTpc**= Diâmetro transversal do processo coronoide; **DAPpc**=Diâmetro anteroposterior do diáfise ulnar no nível do processo coronoide.

RÁDIOS									
	Esquerdos					Dire	eitos		
	VT-1053	VT-1322	VT-1496	VT-211	VT-228	VT-989	VT-1077	VT-1771	VT-2057
СТ	376,83*	466,10*	(395,00)	(230,00)	470,05*	481,90*	485,85*	489,80*	(395,00)
DAPtb	24,11	20,42	22,64	18,03	19,37	22,10	22,39	17,66	-
DTtb	46,02	33,25	41,39	30,34	34,89	35,40	32,22	34,17	-
DAPc	35 <i>,</i> 02	29,43	35,50	-	28,95	30,48	28,07	-	-
DTc	63,34	-	61,51	-	49,80	49,32	50,28	-	-
DACtb	40,46	-	39 <i>,</i> 45	-	-	(29,27)	(27,86)	-	-
DTed	-	-	-	-	-	-	-	-	55,15
DAPed	-	-	-	-	-	-	-	-	45,98

Tab.08. Medidas (mm) dos rádios de *T. paulacoutoi*. Os valores marcados com asterisco (\*) representam estimativas feitas por meio da comparação com os exemplares MHNT-VT-1496 e MHNT-VT-2057.

**DAPtb**=Diâmetro anteroposterior da diáfise no nível da tuberosidade bicipital; **DTtb**=Diâmetro lateromedial (transversal) da diáfise no nível da tuberosidade bicipital; **DAPc**=Diâmetro anteroposterior da cabeça radial; **DTc**=Diâmetro lateromedial (transversal) da cabeça radial; **DACtb**=Distância entre o ápice e o centro da tuberosidade bicipital; **DTed**=Diâmetro máximo transversal da epífise distal; **DAPed**=Diâmetro máximo anteroposterior da epífise distal.

O antebraço de *Taubatherium paulacoutoi* foi, parcialmente, descrito e figurado pela primeira vez por Paula Couto (1983), porém outros notoungulados também possuem os elementos do antebraço conhecidos, inclusive *Leontinia* e *Scarrrittia* (Loomis, 1914; Chaffee, 1952). Todos possuem a ulna e o rádio como elementos separados, assim como os demais notoungulados conhecidos. Shockey & Flynn (2007) destacam que o processo do olécrano nesses gêneros sugere uma postura ereta, pois ele é direcionado ventralmente, assim como na maioria dos "Toxodontia avançados".



Fig. 32. Vista anterior do antebraço direito de *Taubatherium paulacoutoi*, rádio (MHNT-VT-2057) e ulna (MHNT-VT-2056), ambos incompletos. Faltam as porções proximais dos ossos. Barra de escala = 10 cm.



Fig. 33. Extremidades proximais dos ossos rádio e ulna, ambos esquerdos (tombados sob mesmo número MHNT-VT-1053). **A**, vista lateral; **B**, vista medial; **C**, vista anterior e **D**, vista anteroproximal (foto sem escala). Barras de escalas = 5 cm.



Fig. 34. Ulna esquerda de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-1053). **A**, vista lateral; **B**, vista anterior e **C**, vista medial. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 35. **A-D**, Ulna (MHNT-VT-2056) e **E-G**, Rádio (MHNT-VT-2057), ambos direitos de *Taubatherium paulacoutoi*, faltam as porções proximais. **A**, vista anterior; **B**, vista medial; **C**, vista posterior; **D**, vista lateral; **E**, vista anterior; **F**, vista medial e **G**, vista posterior. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 36. Articulação entre os ossos do braço e antebraço de *Taubatherium paulacoutoi*; úmero (MHNT-VT-2056), rádio (MHNT-VT-2056) e ulna (MHNT-VT-2056), todos esquerdos. **A**, vista medial da articulação do cotovelo; **B**, vista lateral da articulação do cotovelo; **C**, vista anterior da articulação do cotovelo; **D**, vista anterior da articulação distal entre o rádio e a ulna e **E**, vista distal do rádio e da ulna. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 38. Rádio de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista posterior MHNT-VT-1053; **B**, vista anterior MHNT-VT-1053 e **C**, vista proximal da cabeça do rádio MHNT-VT-1053. Barras de escalas = 5 cm.

#### Mão

A mão de *Taubatherium* é tetradáctila, uma vez que o Mc I está totalmente ausente. Os metacarpos possuem diáfises robustas e comprimidas dorsoplantarmente, sendo o Mc III o maior e o mais forte dentre os metacarpianos (Tabs. 13-18), responsável por suportar a maior carga da massa sobre as mãos. Os metacarpais II e IV são de tamanho e morfologia equivalentes, já o metacarpal V é bem menor e distinto dos demais (Fig. 39-A). Em geral, a mão de *Taubatherium* é similar à mão de *Scarrittia*, diferenciando-se principalmente quanto ao tamanho e a morfologia do Mc V (Fig. 40); em *Taubatherium* este dígito parece ser não funcional ou pouco funcional, já em *Scarrittia* é maior e talvez apresente maior funcionalidade (Figs. 40 e 41).

A mão de *T. paulacoutoi* é composta por oito ossos carpais (Figs. 39-B e 41): escafoide, lunar, cuneiforme, pisiforme, trapézio, trapezoide, magnum e unciforme. As mãos direita e esquerda puderam ser reconstituídas quase completas (Fig. 40-A).

Foram 59 elementos identificados como pertencentes aos ossos das mãos, incluindo carpais e metacarpais: 06 Mc II (03 direitos e 03 esquerdos); 13 Mc III (06 direitos e 07 esquerdos); 12 Mc IV (07 direitos e 05 esquerdos); 01 Mc V direito; 01 trapézio direito; 03 trapezoides (02 direitos e 01 esquerdo); 02 magnum (01 direito e 01 esquerdo); 04 unciformes (02 direitos e 02 esquerdos); 03 escafoides (02 direitos e 01 esquerdo); 07 lunares (05 direitos e 02 esquerdos); 05 cuneiformes (01 direito e 04 esquerdos) e 03 pisiformes (01 direito e 02 esquerdo). Analisando apenas os carpais, temos um número mínimo de quatro indivíduos e com base apenas nos metacarpianos o número mínimo é de seis indivíduos.

O escafoide (Figs. 39 e 40, Tab. 09) é o osso mais medial da fileira proximal do carpo, em vistas lateral e medial apresenta forma alongada, pois a medida dorsopalmar é maior que os diâmetros transversal e proximodistal. Em sua extremidade proximal existe uma superfície articular para o rádio que se mostra convexa palmodorsalmente e praticamente plana no sentido transversal, diferentemente do escafoide de *Scarrittia* que apresenta esta superfície ligeiramente côncava. Já na região distal existe uma faceta articular para o magnum e outra para o trapezoide. Na superfície lateral existem duas facetas articulares para o lunar, separadas entre si.

O lunar (Figs. 39 e 40, Tab. 09) é o osso central da fileira proximal, articula-se com o escafoide em sua superfície medial e com os ossos magnum e unciforme na extremidade distal. A maior faceta articular ocupa a extremidade proximal do osso e é dedicada ao contato com o rádio. A faceta de articulação rádio-lunar é ampla e fortemente convexa no sentido dorsopalmar. A superfície lateral parece não conter nenhuma faceta articular. Este osso tem forma triangular quando observado sob as vistas proximal e palmar.
O cuneiforme e o pisiforme (Figs. 39 e 40, Tab. 10) são os ossos mais laterais da fileira proximal do carpo, eles se articulam entre si e juntos se articulam com a ulna. O cuneiforme apresenta, em sua extremidade proximal, uma faceta articular ampla e ligeiramente côncava para a ulna, tal faceta é contínua com a área articular para o pisiforme, cuja superfície de articulação é plana, alongada transversalmente e posicionada na superfície palmar do osso. Na extremidade distal existe uma ampla faceta côncavo-convexa para articulação com o unciforme. Já o pisiforme é um osso alongado dorsoplantarmente e possui em sua extremidade dorsal apenas duas áreas articulares, uma superfície plana, alongada e dirigida distalmente para articulação com o cuneiforme e outra semicircular e côncava para articulação com a ulna.

O unciforme (Fig. 39, Tab. 11) é o maior osso carpal, ocupa a posição mais lateral da fileira distal do carpo e, em vista dorsal, tem forma quadrangular. Proximalmente, articula-se com o lunar e com o cuneiforme, já na superfície medial existe uma faceta plana e alongada para se articular com o magnum e em sua extremidade distal estão as áreas de articulação com o Mc V e com o Mc IV, tais facetas formam juntas um ângulo inferior a 30°. O magnum (Fig. 38, Tab. 11) ocupa a posição mais central da fileira distal do carpo e articula-se com seis ossos. Na região proximal com o escafoide, na superfície lateral com o lunar e unciforme, na extremidade distal com o Mc III e na superfície medial com o trapezoide e com o MCII.

O trapezoide (Fig. 39, Tab. 12) é o segundo menor osso do carpo; na superfície distal apresenta uma faceta articular para o Mc II, na superfície proximal a articulação é com o escafoide e na superfície medial existe uma pequena faceta de contato com o trapézio. Já o trapézio (Fig. 39, Tab. 11), que é o menor osso do carpo, apresenta-se achatado lateromedialmente e tem apenas duas pequenas facetas articulares, uma para contato com o Mc II.

	ESCAFOIDE	LUNAR						
	Direito	Direito Direitos Es					ierdos	
	VT-1333	VT-225	VT-583	VT-1332	VT-2067	VT-424	VT-2073	
Diâmetro transversal	21,44	30,89	30,23	29,75	31,04	29,32	33,34	
Diâmetro dorsopalmar	39,76	32,82	32,81	34,26	33,54	31,30	36,77	
Diâmetro proximodistal	20,90	(31,53)	(30,62)	34,20	32,89	29,00	33,50	

Tab. 09. Medidas (mm) dos ossos escafoide e lunar de T. paulacoutoi.

	CUNEIFORME						PISIFORME	
	Direito	Esquerdos				Direito	Esquerdo	
	VT-2070	VT-939	VT-1079	VT-2069	VT-1480			
Diâmetro transversal	28,65	31,10	31,74	32,93	31,31	29,88	35,25	
Diâmetro dorsopalmar	23,38	21,22	24,68	22,51	25,72	42,88	53,00	
Diâmetro proximodistal	20,70	18,88	19,35	19,36	20,29	21,78	24,30	

#### Tab. 10. Medidas (mm) dos ossos cuneiforme e pisiforme de T. paulacoutoi.

#### Tab. 11. Medidas (mm) dos ossos unciforme e magnum de T. paulacoutoi.

	UNC	MAGNUM	
	Direito	Esquerdo	Direito
	VT-582	VT-1084	VT-2068
Diâmetro transversal	44,50	47,70	24,73
Diâmetro dorsopalmar	24,84	27,86	37,88
Diâmetro proximodistal	(33,54)	33,39	28,63

#### Tab. 12. Medidas (mm) dos ossos trapezoide e trapézio de T. paulacoutoi.

	TRAPEZOID	E (direitos)	TRAPÉZIO (direitos)		
	VT-1337	VT-2072	VT-2070	VT-2071	
Diâmetro transversal	19,91	15,53	8,86	7,93	
Diâmetro dorsopalmar	26,76	25,55	20,33	19,94	
Diâmetro proximodistal	21,54 21,46		25,19	25,40	

#### Tab. 13. Medidas (mm) dos Mc II de T. paulacoutoi.

	1	Mc II - Direito	Mc II - Esquerdos			
	VT-904	VT-404	VT-639	VT-1031		
СТ	-	-	125,97	-	-	139,67
DAP	(14,73)	(15,01)	16,38	19,40	15,67	18,42
DT	(15,51)	(20,65)	15,23	12,32	22,77	20,09
DAP da epífise proximal	27,40	29,22	30,19	(25,60)	(27,76)	26,11
DT da epífise proximal	17,18	25,17	20,64	(20,10)	(25,74)	26,45
DAP da epífise distal	-	-	21,41	-	-	23,83
DT da epífise distal	-	-	24,08	-	-	26,68

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio.

		1	Mc III – Direito	)S	
	VT-218	VT-1336	VT-1391	VT-2065	VT-2095
СТ	-	130,98	-	135,20	
DAP	18,20	14,90	-	18,32	-
DT	26,25	22,44	-	20,11	-
DAP da epífise proximal	32,72	33,10	28,11	30,25	-
DT da epífise proximal	33,61	31,29	27,37	31,61	-
DAP da epífise distal	-	23,85	-	23,75	23,20
DT de exífice distal		24.01		22.22	22.20

#### Tab. 14. Medidas (mm) dos Mc III de T. paulacoutoi.

DT da epífise distal-34,91-32,7232,30CT=comprimento total;DAP=diâmetro anteroposterior da diáfise no 1/3 médio;DT=diâmetro transversal da diáfise no 1/3 médio.

	Mc III – Esquerdos								
	VT-26	VT-88	VT-476	VT-618	VT-1058	VT-1324	VT-2096		
СТ	-	-	-	-	-	129,93	-		
DAP	16,83	-	-	-	14,41	14,61	16,00		
DT	25,00	-	-	-	(20,70)	22,20	21,59		
DAP da epífise proximal	-	30,20	-	-	-	-	-		
DT da epífise proximal	-	28,10	-	-	-	-	-		
DAP da epífise distal	25,16	-	21,35	30,55	32,94	35,13	-		
DT da epífise distal	33,29	-	(38,61)	21,95	21,99	24,58	-		

#### Tab.15. Medidas (mm) dos Mc III de T. paulacoutoi.

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio.

#### Tab. 16. Medidas (mm) dos Mc IV de T. paulacoutoi.

		Mc IV – Direitos								
	VT-393	VT-464	VT-475	VT-581	VT-1021	VT-1335	VT-1422			
СТ	-	-	-	124,14	116,18	117,25	-			
DAP	20,10	16,93	17,98	18,47	17,24	17,02	22,61			
DT	20,88	20,30	16,34	17,30	19,98	17,25	26,31			
DAP da epífise proximal	29,96	-	(26,46)	26,83	26,18	29,78	13,03			
DT da epífise proximal	30,80	-	(29,75)	27,97	27,87	31,16	19,00			
DAP da epífise distal	-	21,83	-	23,35	23,50	23,26	-			
DT da epífise distal	-	27,30	-	25,52	29,49	25,20	-			

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no  $\frac{1}{3}$  médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no  $\frac{1}{3}$  médio.

	Mc IV – Esquerdos								
	VT-246	VT-1338							
СТ	-	-	-	-	-				
DAP	22,11	17,69	-	16,30	-				
DT	21,06	17,30	-	17,57	-				
DAP da epífise proximal	-	26,11	27,37	30,68	30,45				
DT da epífise proximal	-	27,77	26,01	29,97	30,83				
DAP da epífise distal	27,43	-	-	22,53	-				
DT da epífise distal	29,09	-	-	25,31	-				

#### Tab. 17. Medidas (mm) dos Mc IV de T. paulacoutoi.

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no  $\frac{1}{3}$  médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no  $\frac{1}{3}$  médio.

	Tab. 18	. Medidas	(mm) de	o Mc V de	T. pa	aulacoutoi.
--	---------	-----------	---------	-----------	-------	-------------

	Mc V – Direito (VT-1029)
Comprimento total	40,60
Diâmetro anteroposterior da diáfise (DAP) no $^{1}\!/_{3}$ médio	9,72
Diâmetro transversal da diáfise (DT) no <sup>1</sup> / <sub>3</sub> médio	16,00
DAP da epífise proximal	16,84
DT da epífise proximal	28,62

## Articulação do cotovelo e punho

O estudo da articulação do cotovelo e do punho de *Taubatherium* foi realizado principalmente com base nos seguintes segmentos: MHNT-VT-1053; MHNT-VT-1496; MHNT-VT-2056; MHNT-VT-2057; MHNT-VT-2058 e todos os ossos que reconstituem a mão direita descrita acima. A articulação do cotovelo é muito estável e em extensão máxima na vista anterior mostra o eixo do úmero praticamente coincidente com o eixo do antebraço (rádio e ulna), ou seja, não há angulação medial nem lateral do cotovelo. Sendo a cabeça do rádio em vista proximal

A amplitude articular do cotovelo está entre 60º na máxima flexão e 130º na maior extensão (Figs. 40-A e B), ou seja, a capacidade de movimentação do cotovelo é de aproximadamente 60-70º. Já a amplitude articular do punho é perto de 180º na máxima extensão palmar e 140º na máxima dorsoflexão (Fig.40-C e D), ou seja, a movimentação radiocárpica é relativamente pequena, aproximadamente de 40º. Essas estimativas foram realizadas com base nas dimensões das superfícies articulares dos ossos envolvidos nessas articulações, bem como pela experimentação de articular esses elementos (Fig. 41). As facetas articulares distais dos metacarpos sugerem uma grande amplitude na articulação entre os metacarpais e as falanges proximais (Fig. 42), esta informação associada à presença de sesamoides nas extremidades distais dos metacarpos, permite sugerir um apoio digitígrado para as mãos. Já as facetas articulares proximais demonstram uma movimentação carpo-metacárpica extremamente pequena ou quase nula.



Fig. 39. Mão direita de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista dorsal dos carpos e metacarpos que compõem a mão de *Taubatherium paulacoutoi*; **B**, Vista dorsal da região do punho, mostrando a articulação dos ossos do antebraço com os ossos carpais. **Cn**=cuneiforme (MHNT-VT-2070); **Lu**=lunar (MHNT-VT-2067); **Sc**=escafoide (MHNT-VT-1333); **Unc**=unciforme (MHNT-VT-1334); **Mg**=magnum (MHNT-VT-2103); **Td**=trapezoide (MHNT-VT-2072); **Tz**=trapézio (MHNT-VT-2071); **Mc II**=metacarpo II (MHNT-VT-2064); **Mc III**=metacarpo III (MHNT-VT-1336); **Mc IV**=metacarpo IV (MHNT-VT-1335) e **Mc V**=metacarpo V (MHNT-VT-1029). Barra de escala = 5 cm.



Fig. 40. Carpos e metacarpos que compõem a mão direita de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista lateral; **B**, vista proximal e **C**, vista medial. **Cn**=cuneiforme (MHNT-VT-2070); **Lu**=lunar (MHNT-VT-2067); **Sc**=escafoide (MHNT-VT-1333); **Ps**=pisiforme (MHNT-VT-2069); **Mc II**=metacarpo II (MHNT-VT-2064) e **Mc IV**=metacarpo IV (MHNT-VT-1335). Barra de escala = 3 cm.



Fig. 41. **A** e **B**, Mão direita de *Taubatherium paulacoutoi*; **B** e **C**, Mão esquerda de *Scarrittia canquelensis* (AMNH 29585) (invertida para facilitar a comparação). **C**, desenho retirado de Shockey *et al.* (2012). Barra de escala = 10 cm.



Fig. 42. Articulação do cotovelo e do punho de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, máxima flexão do cotovelo; **B**, máxima extensão do cotovelo; **C**, máxima flexão do punho e **D**, máxima extensão do punho. Fotos sem escalas.



Fig. 43. Amplitude articular da movimentação radiocárpica de *Taubatherium paulacoutoi*, rádio direito (MHNT-VT-2057) e lunar direito (MHNT-VT-2067). **A**, máxima dorsoflexão e **B**, máxima extensão palmar. Foto sem escala.

#### Cintura pélvica e Membros Posteriores

#### Pelve

São analisados oito fragmentos (significativos) relacionados à pelve de *Taubatherium*. O exemplar melhor preservado é o MHNT-VT-451 que exibe grande parte da morfologia desta região (Fig. 44). A fossa glútea é relativamente ampla e orientada lateralmente e o colo ilíaco é alongado. O acetábulo é de contorno circular e não é completamente fechado, apresentando uma ampla incisura posteroventral e uma margem superior côncava em vista dorsal (Fig. 45); a faceta articular é arredondada em seu contorno. O púbis não foi preservado em nenhum dos exemplares. Apesar do sacro ser representado por pelo menos cinco vértebras (Fig. 25), o exemplar MHNT-VT-451 (Fig.45) mostra que apenas duas vértebras sacrais articulam-se com o ilíaco.



Fig. 44. Vista lateral esquerda da cintura pélvica de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-451). A flecha indica a orientação proeminente do ilíaco em relação ao ramo dorsal do ísquio. Barra de escala = 10 cm.



Fig. 45. Alguns segmentos ósseos da região pélvica de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista dorsal (MHNT-VT-451); **B**, vista lateral esquerda (MHNT-VT-451); **C**, vista lateral esquerda de um fragmento de pelve de um indivíduo adulto (MHNT-VT-501); **D**, vista lateral do acetábulo (MHNT-VT-455). Barra de escala = 10 cm.

#### Fêmur (*Femur*)

O fêmur (Figs. 46 e 47) é o maior osso do membro posterior. Possui a cabeça (*caput ossis femoris*) esférica e proeminente, distinta do colo que é relativamente curto. O trocânter maior (*trochanter major*) atinge altura equivalente à da cabeça femural (Fig. 46-D). A fóvea é bem marcada, de forma circular e ligeiramente posteriorizada. Em vista anterior, a região proximal da diáfise é plana e no  $\frac{1}{3}$  médio a diáfise femural (*corpus ossis femoris*) é de secção oval, sendo o diâmetro transversal maior que o anteroposterior. O trocânter menor (*trochanter minor*) é bem pronunciado, assim como o terceiro trocanter (*trochanter tertius*) na região lateral. Em vista posterior, a fossa trocantérica é grande, oval e profunda.

Na região distal, a tróclea patelar medial (*tuberculum trochleae ossis femoris*) é maior e se estende mais proximalmente que a tróclea patelar lateral (Fig. 46-C). Em vista distal, ambas as trócleas apresentam cristas acentuadas que constituem juntas um sulco troclear profundo formado por um ângulo pouco maior que 90°; o côndilo medial (*condylus medialis*) é maior e projeta-se mais distalmente que o côndilo lateral (*condylus lateralis*) (Fig. 46-F). As superfícies articulares dos côndilos e das trócleas patelares são contiguas, ininterruptas. Com base em proporções dos exemplares MHNT-VT-2080 e MHNT-VT-2081, a estimativa do comprimento total do fêmur de *Taubatherium* é de 40 cm, podendo oscilar entre uma medida mínima de 35 cm e máxima de 47 cm.

#### Patela

São identificadas 10 patelas, sendo 07 direitas e 03 esquerdas, representando um número mínimo de 07 indivíduos. A patela (Fig. 48, Tab. 18) é um osso sesamoide alongado com função de ampliar as funções do quadríceps (múculo anterior da coxa que sustenta a firmeza da perna). A superfície posterior possui a faceta articular para o fêmur dividida em duas metades longitudinais que formam um ângulo (transversal) próximo de 90º (coincidente com o sulco patelar do fêmur).



Fig.46. Fêmures esquerdos (A, B, D e F) e direitos (C e F) de *Taubatherium paulacoutoi*. A, vista anterior (MHNT-VT-2080); B, vista posterior (MHNT-VT-2080); C, vista anterior (MHNT-VT-2081); D, vista anterior (MHNT-VT-01); E, vista proximal (MHNT-VT-01) e F, vista distal (MHNT-VT- 863). **GT**= grande trocânter; Barra de escala = 5 cm.



Fig. 47. Reconstituição (desenho) do fêmur esquerdo de *Taubatherium paulacoutoi*. **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista proximal; **D**, vista distal. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 48. Patela esquerda de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-1353). **A**, vista lateral; **B**, vista posterior; **C**, vista medial e **D**, vista anterior. Barra de escala = 3 cm.

#### Tíbia (Tibia) e Fíbula (Fibula)

São 20 ossos ou fragmentos de ossos identificados como pertencentes à perna, sendo 12 referentes a tíbias (04 esquerdas e 08 direitas) e 08 referentes a fíbulas (03 esquerdas e 05 direitas), com base apenas nas tíbias e fíbulas, temos um número mínimo de 06 indivíduos.

A tíbia (Figs. 49 e 50, Tab. 19) tem a porção proximal mais expandida que a distal; a diáfise é praticamente retilínea em vista anterior e comprimida lateromedialmente, especialmente no 1/3 proximal. A face lateral da diáfise tibial possui uma evidente crista da membrana interóssea com a fíbula. Na extremidade proximal, os côndilos medial (*Condylus medialis*) e lateral (*Condylus lateralis*) são de tamanhos equivalentes; ambos possuem o comprimento anteroposterior da faceta articular maior que a sua largura transversal e desenvolvem expansões convergentes que resultam na formação dos tubérculos intercondilares medial (*Tuberculum intercondylare mediale*) e lateral (*Tuberculum intercondylare laterale*), que também são de proporções semelhantes. A faceta articular proximal para a fíbula (*Facies articularis capiti fibulae*) é plana e paralela à superfície articular do côndilo lateral da tíbia (Figs. 49 e 51).

A articulação tíbio-fibular proximal de *Taubatherium* pode ou não ser anquilosada, já a distal é sempre separada. O exemplar MHNT-VT-984 trata-se de um adulto pleno que mostra, claramente, que a superfície articular tíbio-fibular proximal não era anquilosada, pois tal superfície é completamente livre, plana e lisa (Figs. 51-A e B). Em

oposição a esta condição, o exemplar MHNT-VT-885 que se refere a um subadulto, demonstra anquilose já estabelecida na articulação tíbio-fibular proximal. É interessante ressaltar que neste caso a anquilose entre as porções proximais da tíbia e da fíbula aconteceu antes do fechamento do disco fisário proximal fibular (Figs. 51-C e D).

Na extremidade distal, o maléolo tibial (*Malleolus medialis*) abriga a superfície que se articula com a face medial do astrágalo, que por sua vez é contínua com uma superfície mais ampla (*Cochlea tibial*) para articulação com a tróclea astragalar; alguns exemplares exibem uma faceta articular tíbio-fibular inferior (*Incisura fibularis*) (Fig. 52). O comprimento total estimado para a tíbia que compõe a reconstituição de *Taubatherium* é de 35,6 cm, com base nos outros fragmentos a estimativa é que o comprimento total máximo seja de 40,2 cm.

A fíbula (Figs. 50 e 52, Tab. 20) apresenta-se como uma haste retilínea com secção triangular, formando uma forte crista anterior e uma leve crista interóssea voltada em direção à tíbia. Na extremidade proximal possui uma superfície articular plana que tende a se anquilosar com a tíbia. Na extremidade distal tem duas facetas articulares, sendo uma medial para articulação com a faceta lateral do astrágalo e outra distal para articulação com o calcâneo.

PATELAS										
		Direitas								
	VT-257	/T-257 VT-259 VT-662 VT-860 VT-1098 VT-1425 VT-								
Diâmetro transversal	36,57	30,85	41,50	39,99	33,01	39,14	42,38			
Diâmetro anteroposterior	35,69	27,94	41,20	40,64	36,22	43,77	43,80			
Diâmetro proximodistal	-	-	70,33	-	64,79	(75 <i>,</i> 68)	(76,00)			
		Esquerda	S	_						
	VT-592	VT-1054	VT-1353	_						
Diâmetro transversal	37,20	31,34	36,83							
Diâmetro anteroposterior	37,10	34,40	40,00							
Diâmetro proximodistal	-	-	67,08							

#### Tab. 18. Medidas (mm) da patela de T. paulacoutoi.

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no 1/3 médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no 1/3 médio.



Fig. 49. **A**, Tíbia direita articulada com a fíbula direita de *Taubatherium paulacoutoi*, ambas em vista anterior (MHNT-VT-2060); **B**, vista medial; **C**, vista posterior e **D**, vista lateral. **f Tif** = faceta de articulação tíbio-fibular proximal. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 50. Tíbia e fíbulas, todas esquerdas, de *Taubatherium paulacoutoi*. Com exceção da imagem inferior esquerda, todas as outras estão em vista anterior. **A**, tíbia (MHNT-VT-2059); **B**; fíbula (MHNT-VT-2060) e **C**, fíbula (MHNT-VT-284).



Fig. 51. Porção proximal de tíbia esquerda de *Taubatherium paulacoutoi*. **A** e **B** exemplar **adulto** MHNT-VT-984 (vistas posterior e posterodistal): a faceta articular com a fíbula (fTiF) demonstra uma não anquilose. O mesmo pode ser observado nas figuras 49-A e 52-A e B. O exemplar MHNT-VT-885, **ainda jovem**, aqui visto em **C** e **D**, mostra o fechamento do disco fisário proximal da fíbula, porém a articulação tibiofibular proximal já anquilosada.



Fig. 52. A (vista lateral) e B (vista medial), fíbula direita (MHNT-VT-2060) de *Taubatherium paulacoutoi*; C, D e E, reconstituição (desenho) da tíbia e fíbula esquerdas de *Taubatherium* (figuras sem escala).

TIBIAS							
	Esqu	erdas					
	VT-1427	VT-2061	IG-211-V	VT-33	VT-505	VT-1026	VT-2059
СТ	360,90*	(356,00)	366,64*	356,63*	373,78*	402,78*	(356,00)
DAP	-	32,43	-	-	-	-	32,60
DT	-	21,32	-	-	-	-	20,68
DAP da epífise proximal	-	-	-	-	-	-	(70,80)
DT da epífise proximal	-	-	-	-	-	-	80,03
DAP do côndilo lateral	-	-	-	-	-	-	56,92
DT do côndilo lateral	-	-	-	-	-	-	38,52
DAP do côndilo medial	-	-	-	-	-	-	57 <i>,</i> 39
DT do côndilo medial	-	-	-	-	-	-	38 <i>,</i> 98
DAP da epífise distal	37,64	39,60	43 <i>,</i> 53	42,74	40,67	49,32	42,76
DT da epífise distal	44,03	40,79	43,75	41,49	45,96	48,63	40,03
DPD do maléolo	17,66	17,46	20,52	18,97	19,02	20,08	19,57

Tab. 19. Medidas (mm) da tíbia de *T. paulacoutoi*. Os valores marcados com asterisco (\*) representam estimativas feitas por meio da comparação com os exemplares MHNT-VT-2059 e MHNT-VT-2061.

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no  $\frac{1}{3}$  médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no  $\frac{1}{3}$  médio; **DPD**=diâmetro proximodistal.

**Tab. 20. Medidas (mm) da fíbula de** *T. paulacoutoi.* Os valores marcados com asterisco (\*) representam estimativas feitas por meio da comparação com os exemplares MHNT-VT-284 e MHNT-VT-2062.

FÍBULAS						
	VT-254	VT-284	VT-1768	VT-2062		
СТ	318,04*	(365,00)	323,65*	(322,00)		
DAP	-	24,74	-	20,60		
DT	-	18,83	-	13,52		
DAP da epífise proximal	-	-	-	-		
DT da epífise proximal	-	-	-	-		
DAP da epífise distal	39,57	45,97	41,16	34,19		
DT da epífise distal	29,13	33,03	28,97	25,08		
			Direitas			
	IG-211-V	VT-29	VT-938	VT-1767	VT-2060	
СТ	-	-	-	-	(322,00)	
DAP	-	-	-	-	19,00	
DT	-	-	-	-	13,44	
DAP da epífise proximal	-	-	-	-	(44,94)	
DT da epífise proximal	-	-	-	-	26,19	
DAP da epífise distal	37,18	36,04	35,88	41,86	-	
DT da epífise distal	27,52	24,61	28,78	30,60	-	

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio; **DPD**=diâmetro proximodistal.

#### Pés

Muitos autores (Cifelli, 1983a, 1983b, 1993; Argot, 2003a, 2003b; Shockey & Daza, 2004; Shockey & Flynn, 2007; Argot & Babot, 2010; Shockey *et al.*, 2012) têm utilizado e reconhecido a importância dos ossos pós-cranianos, principalmente dos tarsais, nos estudos taxonômicos e filogenéticos. O astrágalo e o calcâneo são tidos como ossos bastante diagnósticos e requerem uma descrição mais atenta e detalhada a fim de expor de forma clara a morfologia das diferentes estruturas.

Foram identificados 49 ossos como pertencentes ao pé, incluindo tarsais e metatarsais: 04 Mt II (03 direitos e 01 esquerdo); 05 Mt III (01 direito e 04 esquerdos); 08 Mt IV (01 direito e 07 esquerdos); 02 Mt V direitos; 02 ectocuneiformes (01 direito e 01 esquerdo); 03 cuboides (02 direitos e 01 esquerdo); 04 naviculares (01 direito e 03 esquerdos); 08 astrágalos (04 direitos e 04 esquerdos); 12 calcâneos (06 direitos e 06 esquerdos) e 01 mesocuneiforme direito.

Os pés dos leontiniídeos são estruturalmente pentadáctilos, porém com as evidências de redução anatômica e perda funcional dos dígitos I e V tornam-os, funcionalmente tridáctilos (Fig. 53). Em *Taubatherium*, os metatarsianos II, III e IV são equivalentes em tamanho e morfologia, porém o metatarsal V é bem menor, menos funcional que os outros, ou até mesmo não funcional (Tabs. 21 e 22). Já o metatarsal I, provavelmente, trata-se um dígito vestigial e não funcional, uma vez que o Mt II exibe uma superfície de contato para o dígito I do tipo sindesmose, isto é, uma área de juntura fibrosa que permite pouquíssima movimentação (Fig. 54) e sugere atrofia do osso ali articulado. Os metatarsais são relativamente menos alongados em comparação com os metacarpais. Os pés de *T. paulacoutoi* foram quase completamente reconstituídos, assim descrevemos aqui os metatarsos II, III, IV e V e os tarsais: calcâneo, astrágalo, navicular, cuboide e ectocuneiforme.

O astrágalo (Fig. 56) é um osso subquadrangular que se articula proximalmente com a tíbia, lateralmente com a fíbula, distalmente com o navicular e plantarmente com o calcâneo por meio de duas articulações subastragalinas como de regra entre os mamíferos. O forame astragalar plantar pode ou não estar presente, já o forame astragalar superior é sempre ausente. A fossa do tendão flexor *hallicus longus* está unida à troclea astragalar como um componente plantar. Em vista dorsal, a faceta astrágalo-tibial lateral mostra-se mais alongada anteroposteriormente do que a faceta astrágalo-

tibial medial; já em vista anterior e posterior tais facetas possuem cristas acentuadas e assimétricas em altura, sendo o culme troclear lateral nitidamente superior ao medial. A cabeça do astrágalo é convexa e apresenta uma superfície articular (com o navicular) de forma oval que ocupa praticamente toda a face distal do osso, a cabeça localiza-se muito perto do corpo astragalar devido ao colo ser curto. Na face medial localiza-se a faceta de articulação com o maléolo tibial. Na face plantar um sulco profundo separa as duas facetas de articulação com o calcâneo, sendo uma lateral e outra medial denominada faceta sustentacular.

O calcâneo (Fig. 55, Tab. 23) é o osso mais robusto do pé e possui um robusto tubérculo posterior onde se insere o *Triceps sural*, conjunto de músculos que sustentam uma postura digitígrada ou ungulígrada. Em vista dorsal, a faceta calcâneo-fibular é grande, convexa e alongada anteroposteriormente com forma de cunha, pois a largura posterior é maior do que a anterior. Na adjacência medial desta faceta, estão as duas superfícies articulares calcâneo-astragalar, uma lateral ("faceta ectal") e outra mais medial (faceta sustentacular). Em vista anterior, a faceta calcâneo-navicular está presente e é bem desenvolvida; a faceta calcâneo-cuboide é ampla, côncava e obliquamente direcionada. Em vista plantar é evidente a presença de um sulco para a passagem de um forte tendão entre o corpo do calcâneo e o *sustentaculum tali*, que indica a passagem do tendão *flexor hallucis longus*.

O cuboide (Fig. 53) é um osso grande, equivalente em tamanho ao astrágalo, cuja superfície articular para articulação com a face anterior do calcâneo é ampla e fortemente convexa. Em vista lateral apresenta forma de "meia lua", devido a uma grande tuberosidade plantar. Na face medial estão duas pequenas superfícies articulares, uma mais posterior para contato com o navicular e outra mais anterior para contato com o ectocuneiforme. Já na face anterior uma faceta ampla e côncava articula-se com a extremidade proximal do Mt IV, não existindo evidência de uma superfície para contato com o Mt V.

O navicular (Fig. 53) é um osso pequeno e comprimido anteroposteriormente, cuja maior faceta articular está localizada na face posterior do osso (articulação com o astrágalo); adjacente a esta faceta encontra-se uma pequena superfície de articulação para o calcâneo. Na face lateral existe uma faceta de contorno ovoide para articulação com o cuboide, enquanto na face anterior ocorrem duas facetas, uma maior e mais plana,

81

para contato com o ectocuneiforme, e outra menor para articulação com o mesocuneiforme.

O ectocuneiforme é maior que o mesocuneiforme e tem forma triangular em vistas anterior e posterior (Fig. 53). Ele se articula com cinco ossos, cujas maiores facetas articulares encontram-se nas faces anterior e posterior, para contato respectivamente com o Mt III e com o navicular; lateralmente articula-se com o cuboide e medialmente com o Mt II e com o mesocuneiforme. Este último por sua vez, é o menor osso do tarso e na face anterior articula-se com o Mt II, enquanto na face lateral há uma pequena faceta articular para o ectocuneiforme e na face posterior localiza-se a faceta de articulação com o navicular. Não há evidência de uma superfície de contato para articulação com o Mt I.



Fig. 53. Vista dorsal do pé esquerdo de *Taubatherium paulacoutoi*. As partes cinzas correspondem a reconstituições em resina. Barra de escala = 10 cm.



Fig. 54. Metatarsos direitos de *Taubatherium*. **A**, vista dorsal dos Mt V (MHNT-VT-1484) e Mt IV (MHNT-VT-1473); **B**, vista dorsal do Mt II (MHNT-VT-1478) e **C**, vista medial do Mt II (MHNT-VT-1478). A flecha indica a área de contato do Mt II com o Mt I. Barra de escala = 5 cm.



Fig. 55. Astrágalo direito de *Taubatherium paulacoutoi* (MHNT-VT-1011). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista dorsal; **D**, vista plantar; **E**, vista medial e **F**, vista lateral. Abreviações: **f tib med** = faceta articular tibial medial; **f tib lat** = faceta articular tíbio lateral; **f nav** = faceta articular com o navicular; **f ect** = faceta ectal; **f sus** = faceta sustentacular; **f fib** = faceta articular fibular; **s flx** = sulco para o tendão do flexor *hallucis longus*; Barra de escala = 3 cm.



Fig. 56. Calcâneo direito de *Taubatherium* paulacoutoi (MHNT-VT-967). **A**, vista dorsal; **B**, vista plantar; **C**, vista medial; **D**, vista lateral e **E**, vista anterior. Abreviações: **CaA**, faceta articular calcâneo-astragalar; **CaFi**, faceta articular calcâneo-fibular; **Su**, faceta articular sustentacular; **CaCu**, faceta articular calcâneo-cuboide e **CaNa**, faceta articular calcâneo-navicular. Barra de escala = 3 cm.

		Mt III - Direito				
	VT-248	VT-260	VT-777	VT-1327	VT-1424	VT-2060
СТ	-	-	-	-	77,32	-
DAP	12,74	13,09	13,25	13,48	13,61	15,36
DT	20,20	18,96	17,83	21,50	19,12	21,12
DAP da epífise proximal	21,16	25,15	-	-	21,20	32,00
DT da epífise proximal	27,54	23,76	-	-	23,74	24,75
DAP da epífise distal	-	-	19,70	22,51	19,87	-
DT da epífise distal	-	-	23,64	29,68	27,04	-

#### Tab. 21. Medidas (mm) dos Mt III de T. paulacoutoi.

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no  $^{1}/_{3}$  médio.

Tab. 22. Medidas (mm	) dos Mt IV de	T. paulacoutoi.
----------------------	----------------	-----------------

	Mt IV – Esquerdos						
	VT-274	VT-496	VT-1423	VT-1326	VT-1060		
СТ	-	-	79,77	81,26	-		
DAP	14,70	-	15,11	15,32	14,81		
DT	21,96	-	18,13	18,85	18,96		
DAP da epífise proximal	27,69	27,23	23,00	27,47	27,37		
DT da epífise proximal	29,68	33,46	27,95	29,46	29,82		
DAP da epífise distal	-	-	20,65	22,14	-		
DT da epífise distal	-	-	23,62	25,00	-		

**CT**=comprimento total; **DAP**=diâmetro anteroposterior da diáfise no 1/3 médio; **DT**=diâmetro transversal da diáfise no 1/3 médio.

## Tab. 23. Medidas (mm) dos calcâneos de T. paulacoutoi.

	CALCÂNEOS			
	IG-211-	VT-	VT-	VT-
	V	380	853	1491
Comprimento total	96,33	89,70	96,32	105,00
Comprimento do tubérculo do calcâneo	44,07	50,26	50,25	53,00
Largura do tubérculo no comprimento médio	29,15	25,92	22,12	27,80
Altura do tubérculo no comprimento médio	38,33	32,15	33,66	40,23
Máxima largura entre as facetas calcâneoastragalar e				
sustentacular	40,85	47,07	39,08	47,63

## Articulações do joelho e tornozelo

O estudo da articulação do joelho e do tornozelo de *Taubatherium*, assim como a análise em relação às proporções entre os ossos dos membros posteriores foram realizados com base nos mesmos princípios utilizados nas apreciações referentes aos

membros anteriores. O fêmur de *Taubatherium* é um pouco maior em comprimento do que os ossos da perna (tíbia e fíbula), ou seja, é aproximadamente 16-18% maior. Essa estimativa foi feita com base nas medidas do fêmur (comprimento entre a cabeça do fêmur e o extremo distal da articulação do joelho), da tíbia e da fíbula (comprimento entre o extremo distal da articulação do joelho e o início da articulação tibiotársica).

A amplitude articular do fêmur está entre 70º na máxima flexão e 170º na maior extensão, ou seja, a capacidade de movimentação do joelho é de aproximadamente 100º (Fig. 57). Já a amplitude articular do tornozelo é perto de 140º na máxima extensão plantar e 90º na máxima dorsoflexão, ou seja, a movimentação tibiotársica é um pouco maior do que a movimentação radiocárpica, aproximadamente de 50º (Fig. 58). Assim como foi feito na análise dos membros anteriores, essas estimativas foram realizadas com base nas dimensões das superfícies articulares dos ossos envolvidos nessas articulações, bem como pela experimentação de articular esses elementos. Assim como nos metacarpos, as facetas articulares distais dos metatarsos apresentam maior amplitude na articulação com as falanges proximais, sugerindo um apoio digitígrado para os pés. Já as facetas articulares proximais dos metatarsos demonstram uma movimentação tarso-metatársica muito pequena ou quase nula.



Fig. 57. Vista medial do joelho de *Taubatherium paulacoutoi.* Fragmento de fêmur (MHNT-VT-863) articulado com tíbia (MHNT-VT-2059). **A**, máxima flexão; **B**, máxima extensão. Foto sem escala.



Fig. 58. Vista medial do tornozelo direito de *Taubatherium paulacoutoi*. Fragmento de tíbia (MHNT-VT-2059) articulada com réplica em resina do pé direito. **A**, máxima extensão plantar; **B**, máxima dorsoflexão. Foto sem escala.

### Falanges (mãos e pés)

Foram identificados 31 ossos referentes a falanges, sendo 10 proximais, 11 médias (intermediárias) e 10 distais (ungueais) (Fig. 59). As falanges proximais possuem aspecto retangular em vista dorsal, apresentam a superfície articular proximal côncava e a superfície anterior plana e oblíqua; as falanges intermediárias têm forma quadrangular, a superfície posterior aplanada e a superfície anterior de articulação é fortemente convexa; já as falanges ungueais são alargadas e com um entalhe mediano na extremidade distal (superfície dorsal), sugerindo a presença de pequenos cascos revestindo os dígitos. A articulação dos dígitos das mãos e dos pés que apresenta menor amplitude articular situa-se entre a falange proximal e a falange média.



Fig.59. **A-D**; Falanges de *Taubatherium paulacoutoi.* **B**, Falange proximal em vista proximal; **C** e **D**, conjunto de falanges proximal, média e distal em vista dorsal; **E**, conjunto de falanges proximal, média e distal em vista lateral direita. Abreviações: **Prox.**=Falange proximal; **Med.** = Falange média e **Ung.** = Falange ungueal. Barra de escala = 4 cm.

				F	ALANGES				
					Proxim	nais			
	VT-55	VT-57	VT-588	VT-861	VT-835	VT-1000	VT-1340	VT-1492	VT-2097
СТ	24,81	23,62	18,15	22,33	14,50	14,18	18,69	20,84	21,34
DDP	23,66	22,39	17,40	17,65	14,92	11,65	18,39	19,19	19,98
DT	29,50	29,61	21,60	22,73	16,48	16,50	22,51	23,85	21,94
DDPep	23,61	23,50	18,28	19,15	15,09	12,35	19,17	20,69	21,01
DTep	29,50	29,61	21,60	22,71	16,48	16,50	22,51	23,85	21,00
DDPed	14,69	14,82	12,28	12,51	10,26	8,30	13,38	14,27	13,92
DTed	24,83	25,07	17,18	17,93	14,41	12,25	19,28	19,91	18,71
				Mé	dias (Inter	mediárias)			
	VT-16	VT-72	VT-421	VT-587	VT-604	VT-1017	VT-1343	VT-1498	VT-1764
СТ	18,53	15,12	15,61	13,11	16,30	14,15	15,98	16,88	16,87
DDP	16,15	14,03	13,11	13,09	13,09	13,01	13,64	13,11	11,29
DT	29,76	23,64	21,09	22,25	23,13	25,09	22,77	21,81	20,98
DDPep	17,91	15,70	14,79	14,64	14,19	14,87	15,04	13,78	12,65
DTep	25,55	22,60	19,36	20,89	21,03	21,35	19,26	20,29	18,10
DDPed	17,19	13,60	13,98	13,57	12,81	13,95	13,82	12,90	10,67
DTed	29,76	23,64	19,81	19,97	19,50	20,71	19,90	21,06	18,62
					Distais (Un	gueais)			
	VT-78	VT-471	VT-631	VT-900	VT-1052	VT-1344	VT-1345	VT-1499	VT-2091
СТ	24,20	27,41	18,13	23,46	26,76	20,60	26,63	19,63	27,75
DDP	14,52	15,66	11,37	(14,76)	15,00	10,61	15,41	10,94	14,19
DT	29,50	27,00	14,78	25,68	20,38	14,50	24,41	13,53	26,41
DDPep	14,52	15,66	11,37	(14,76)	15,00	11,09	11,57	10,94	11,27
DTep	22,20	18,47	10,25	19,98	15,70	10,59	18,77	10,95	20,27

Tab. 24. Medidas (mm) das falanges de T. paulacoutoi.

**CT**=comprimento total; **DDP**=diâmetro dorsopalmar; **DT**=diâmetro transversal; **DDPep**=diâmetro dorsopalmar da epífise proximal; **DTep**=diâmetro transversal da epífise proximal; **DDPed**=diâmetro dorsopalmar da epífise distal; **DTed**=diâmetro transversal da epífise distal.

#### Tamanho e massa corpórea

Dentre os 11 gêneros e 16 espécies que compõem a família Leontiniidae (ver página 29), *Taubatherium* é um dos menores representantes do grupo, sendo bem menor que *Scarrittia canquelensis* (Fig. 60). Apresenta grande variação de tamanho entre os indivíduos (Fig. 61); observamos indivíduos adultos (com epífises totalmente fusionadas) de diferentes tamanhos, inclusive alguns bem menores que determinados jovens (com epífises não-fusionadas) (Fig. 62).

Vale ressaltar que *Taubatherium* é o leontiniídeo mais rico em detalhes anatômicos conhecidos, pois é representado por quase todo o esqueleto, embora nenhum completo por um único indivíduo. Apesar do esqueleto de *S. canquelensis* ser conhecido por vários indivíduos praticamente completos, o esqueleto de *Taubatherium* encontra-se melhor preservado, pois exibe de forma clara a morfologia das estruturas, visto que não há deformação dos ossos; importante lembrar que o estado de conservação dos segmentos fósseis provenientes dos sedimentos da Formação Tremembé é excelente, praticamente sem deformações (exceto raros casos). Já *Scarrittia*, tem a maioria dos segmentos ósseos deformados por grandes intemperismos "*post mortem*".

*Taubatherium paulacoutoi* media cerca de 1,80 m de comprimento total (cabeça + corpo, exceto cauda), a cauda era muito curta e não devia ultrapassar uns 30 cm de comprimento; media cerca de 80 cm de altura no nível da cintura escapular, tendo os membros anteriores (ulna + rádio + metacarpos) equivalentes em comprimento aos membros posteriores (fêmur + tíbia + metatarsos) (Figs. 63 e 64). Era um animal de apoio digitígrado e de provável hábito rameador, apresentava certa facilidade em permanecer com a cabeça elevada por longo tempo, tendo assim capacidade de alcançar e força para arrancar folhas e galhos para sua alimentação (Fig. 65). Os caracteres que sugerem e corroboram esta hipótese estão relacionados à morfologia dos dentes, ao palato estreito, ao formato afilado da região anterior do crânio, à presença de um pescoço longo e forte e a presença de membros anteriores e posteriores longos.

A presença de processos espinhosos não muito altos nas vértebras torácicas de *Taubatherium* sugere que ele deveria manter a cabeça normalmente elevada. Herbívoros atuais que mantêm a cabeça elevada por longos períodos possuem os processos espinhosos das vértebras torácicas mais reduzidos em relação àqueles que permanecem com a cabeça baixa por longos períodos.

Como um rameador, *Taubatherium* deveria certamente apoiar-se nos galhos ou troncos com os membros anteriores, alcançando folhas até uns 2 a 2,5 metros de altura. Por meio da anatomia comparada com *Scarrittia* e com alguns mamíferos atuais (Tab. 22), sua massa foi estimada entre 280 a 350 kg, o equivalente a massa corpórea de uma zebra (*Equus quagga*) e/ou de um cavalo (*Equus cabalus*) de médio porte (Gráficos 04 e 05).



Fig. 60. Comparação do esqueleto de *Scarrittia* (A, C, E e G) com *Taubatherium* (B, D, F e H). A, Úmero esquerdo, à esquerda (vista anterior) e à direita (vista posterior); B, Úmero esquerdo de *T. paulacoutoi* em vista anterior; C, Ulna de *Scarrittia*, à esquerda (vista lateral) e à direita (medial); D, Ulna esquerdo de *T. paulacoutoi* em vista lateral; E, Fêmur de *Scarrittia*, à esquerda (vista anterior) e à direita (vista posterior); F, Fêmur esquerdo de *T. paulacoutoi* em vista anterior; G, Tíbia e fíbula de *Scarrittia*, à esquerda (vista anterior) e à direita (vista posterior); F, Fêmur esquerdo de *T. paulacoutoi* em vista anterior; G, Tíbia e fíbula de *Scarrittia*, à esquerda (vista anterior) e à direita (vista posterior); F, Fêmur esquerdo de *T. paulacoutoi* em vista anterior; G, Tíbia e fíbula de *Scarrittia*, à esquerda (vista anterior) e à direita (vista posterior); H, Tíbia e fíbula direitas de *T. paulacoutoi* em vista anterior. Barra de escala = 20 cm.

	s de
mamíferos.	

	Úmero	Rádio	Fêmur	Tíbia
Blastocerus dichotomus (MHNT-VT-302)	20,5	23,5	28,0	32,3
Tapirus terrestris (MHNT-VT-218)	21,5	19,0	28,5	24,0
Tapirus terrestris (MHNT-VT-502)	24,5	21,5	31,5	26,5
Hippotragus niger (MHNT-VT-02)	24,0	31,0	32,8	34,0
Equus quagga (MHNT-VT-236)	24,8	28,5	32,0	31,5
Kobus ellipsiprimnus (MHNT-VT-01)	26,5	27,2	35,0	39,0
Equus cabalus (MHNT-VT-129)	29,5	34,2	38,0	37,5
Taubatherium paulacoutoi	29,6	39,5	40,0	35,6
Scarrittia canquelensis (AMNH 29581)	48,3	48,6	53,9	49,8



Fig. 61. Vista anterior de dois úmeros de *Taubatherium*. Trata-se de indivíduos subadultos de mesma fase ontogenética, porém de tamanho bastante diferente. **A**, (MHNT-VT-2081) e **B**, vista (MHNT-VT-1485). Barra de escala = 5 cm.



Fig. 62. Extremos distais de fêmures de *Taubatherium*. Notar a diferença de tamanho e as distintas fases ontogenéticas entre os indivíduos. **A**, Vista anterior (MHNT-VT-2081); **B**, vista posteror da epífise distal do fêmur (MHNT-VT-1485) e C, vista posterior (MHNT-VT-863). Barra de escala = 5 cm.



Gráfico 04. Comparação entre as medidas (cm) dos ossos de *T. paulacoutoi* com outros táxons de mamíferos.



Gráfico 05. Comparação entre o menor diâmetro da diáfise do úmero (MDH) e o menor diâmetro da diáfise do fêmur (MDF) dos ossos de *T. paulacoutoi* com outros táxons de mamíferos. Medidas em centímetros (cm).



Fig. 63. Reconstituição do esqueleto de *Taubatherium paulacoutoi*. As partes cinza e o crânio são reconstituições em isopor e resina. Foto sem escala.



Fig. 64. Reconstituição (desenho) do esqueleto de Taubatherium paulacoutoi.



Fig. 65. Reconstituição de Taubatherium paulacoutoi em vida. Sem escala.

## 5. CONCLUSÕES

*Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 é um táxon válido e constitui a única espécie do gênero *Taubatherium* na família Leontiniidae. *Taubatherium major* Soria & Alvarenga, 1989, fundamentada apenas pelo tamanho maior de um molar superior é aqui considerada sinônimo júnior de *T. paulacoutoi*.

Taubatherium paulacoutoi foi um mamífero herbívoro, certamente rameador, de médio porte (280 a 350 kg de massa) e com hábitos gregários, que viveu há cerca de 24 milhões de anos (Deseadense Superior) no Sudeste do Brasil; compreende o maior componente da paleomastofauna da Fm. Tremembé, sendo este gênero e espécie exclusivos desta Formação.

Seus principais predadores, certamente, deveriam ter sido os marsupiais Sparassodonta e aves Phorusrhacidae (*Paraphysornis brasiliensis*), possivelmente outras aves de menor porte (*Taubatornis campbelli*, *Brasilogyps faustoi*) e marsupiais carnívoros Hathlyacinidae que habitavam a mesma localidade com intenções de predar filhotes, enfermos e animais desgarrados do bando.

Taubatherium paulacoutoi mostra-se polimórfico para os caracteres dentários e esqueléticos, ou seja, é muito provável que as diferenças morfológicas encontradas estejam relacionadas a variações intraespecíficas, possivelmente, dimorfismo sexual e/ou fases ontogenéticas.

O conhecimento aqui levantado dos dados morfológicos possibilitará novas pesquisas com diferentes enfoques e aplicações de outros procedimentos, tais como estudos de biomecânica, filogenia, etc, que no futuro possam aprimorar o conhecimento do táxon.

# **CAPÍTULO III**

Pyrotheria da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Brasil	95
1. Introdução	95
2. Objetivo	97
3. Materiais e Métodos	98
4. Resultados e Discussão	98
5. Conclusões	107

## **CAPÍTULO III**

Pyrotheria da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Brasil

## 1. INTRODUÇÃO

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA Classe Mammalia Linnaeus, 1758 Ordem Pyrotheria Ameghino, 1895 Família Pyrotheriidae Ameghino, 1889 gen. et sp. indet.

Material atribuído - fragmento maxilar esquerdo contendo P4-M2, fragmento de maxilar direito contendo M3 associado aos ossos palatinos direito e esquerdo (MHNT-VT-1846); atlas (MHNT-VT-193); áxis (MHNT-VT-195); vértebra cervical incompleta (C3?) (MHNT-VT-197); fragmento de vértebra cervical (MHNT-VT- 198); fragmento de arco neural de vértebra cervical (?) (MHNT-VT-203); corpo vertebral incompleto de vértebra torácica (?) (MHNT-VT-202); extremidade distal de ulna esquerda (apenas epífise) (MHNT-VT-194); fragmento de côndilo femural (?) (MHNT-VT-196); tíbia esquerda incompleta (faltando epífises proximal e distal) (MHNT-VT-191); fragmento proximal de fíbula esquerda (?) (MHNT-VT-201); fragmento distal de fíbula esquerda (MHNT-VT-199) e outros segmentos pouco significativos.

Distribuição geográfica e estratigráfica – Brasil, Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), SALMA Deseadense (Oligoceno Superior).

Pyrotheria é uma ordem de mamíferos herbívoros extintos, de grande porte, que viveram na América do Sul durante o paleógeno (Eoceno Médio - Casamaiorense ao Oligoceno Superior - Deseadense). Seus restos fósseis são registrados para Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Peru e Venezuela (Tab. 23). Os representantes deste grupo apresentam incisivos superiores e inferiores proeminentes formando grandes "defesas", dentes pré-molares e molares bilofodontes e grandes membros graviportais (Macfadden & Frailey,1984). Esses mamíferos apresentam características bastante peculiares, o que fazem dos pirotérios uma das mais enigmáticas criaturas já existentes. Os primeiros restos fósseis deste grupo foram coletados em depósitos de cinzas vulcânicas na Patagônia Argentina (Billet, 2010). Dentre as ordens de mamíferos ungulados tipicamente

sul-americanos (Litopterna, Astrapotheria, Notoungulata, Pyrotheria e Xenungulata), os Pyrotheria, juntamente com os Xenungulata, são considerados os mais raros ungulados nativos da América do Sul (Paula-Couto, 1979).

A ordem Pyrotheria, assim como a família Pyrotheriidae foram criadas com base no gênero *Pyrotherium*, no qual *Pyrotherium romeroi* é a espécie tipo. As características dentárias de apenas três dentes (um incisivo e dois pré-molares superiores) embasaram as descrições originais da espécie, do gênero, da família e da ordem. Porém, logo após as descrições, novos materiais fantásticos (incluindo crânio e mandíbula praticamente completos) serviram para conferir outras particularidades ao gênero *Pyrotherium* e mesmo à ordem Pyrotheria.

Conforme mencionado previamente (Couto-Ribeiro, 2010), muitas hipótese foram levantadas sobre as relações filogenéticas de Pyrotheria com outros táxons de mamíferos, os incisivos em forma de "defesas" e os dentes pré-molares e molares bilofodontes evocaram uma associação de Pyrotheria com proboscídeos (Ameghino 1895, 1897; Loomis 1914) e até mesmo com marsupiais diprotodontes (Lydekker, 1893; Loomis, 1921). Posteriormente, Simpson (1945) e Cifelli (1983) sugeriram o relacionamento dos pirotérios com os xenungulados. Entretanto, Billet (2010) propõe relações filogenéticas com os Notoungulata, mais especificamente com *Notostilops*, um notoungulado Casamaiorense (Eoceno), corroborando com as ideias anteriores de Osborn (1910), Loomis (1913), Scott (1913) e Patterson (1977). Pelas características bastante exóticas presentes neste grupo, as controvérsias continuam com Agnolin & Chimento (2011) que relacionam os Pyrotheria à fauna Africana (Afrotheria). Até o momento não há como definir, seguramente, um grupo-irmão para Pyrotheria, sendo este frequentemente considerado como Mammalia *incerta sedis* de afinidades desconhecidas (Gaudry, 1909; Cifelli, 1993; Shockey & Daza, 2004).

Atualmente, a ordem Pyrotheria é representada por sete gêneros e oito espécies (Tab. 23), sendo *Pyrotherium romeroi* o membro melhor conhecido do grupo (Loomis, 1914), inclusive pelo conhecimento de parte do esqueleto pós-craniano (Sánchez-Villagra *et al.*, 2000; Billet *et al.*, 2010). Os estudos realizados com os outros membros desta família restringem-se praticamente às características dentárias ou craniodentárias, uma vez que a maioria dos táxons é representada unicamente por dentes. O gênero *Pyrotherium*, de interesse especial neste trabalho, tem sido encarado como o principal fóssil guia da idade Deseadense ("*Pyrotherium beds*") (Marshall *et al.*, 1986) e até o

momento, é registrado para os sedimentos da Argentina (*Pyrotherium romeroi*) e da Bolívia (*Pyrotherium macfaddeni*).

Táxon	Localidade	Idade
Propyrotherium Ameghino, 1901	Argentina	Eoceno
Carolozittelia Ameghino, 1901	Argentina	Eoceno
Griphodon Anthony, 1924	Peru	Eoceno
Proticia venezuelensis Patterson, 1977	Venezuela	Eoceno
Colombitherium tolimense Hoffstetter, 1970	Colômbia	Eoceno Superior
Baguatherium Salas et al., 2006	Peru	Oligoceno Inferior
Pyrotherium romeroi Ameghino, 1888	Argentina	Oligoceno Superior
Pyrotherium macfaddeni Shockey & Daza, 2004	Bolívia	Oligoceno Superior
gen. et sp. indet. <i>(</i> Pyrotheria - Fm. Tremembé)	Brasil	Oligoceno Superior
gen. et sp. indet. (Pyrotheria - Fm. Tremembé)	Brasil	Oligoceno Superior

Tab. 23. Táxons incluídos na ordem Pyrotheria.

A presença de Pyrotheria na Fm. Tremembé (Bacia de Taubaté) foi registrada pela primeira vez por Alvarenga *et al.* (2005), com base em restos do esqueleto pós-craniano. Posteriormente, um fragmento maxilar esquerdo contendo P4-M2 e um fragmento de maxilar direito contendo M3 foram também atribuídos ao mesmo táxon e mesmo indivíduo, uma vez que diversos segmentos foram emendados aos coletados anteriormente; tais materiais são provenientes da mesma localidade daquele previamente descrito (Couto-Ribeiro & Alvarenga, 2009; Couto-Ribeiro, 2010). Como resultado da continuidade das pesquisas, o presente trabalho, reanalisa estes mesmos materiais já assinalados na literatura com melhores descrições e comparações de outros exemplares.

O material de pirotério aqui descrito procede das camadas argilosas extraídas pela mineração, exatamente do mesmo nível estratigráfico da fauna previamente descrita para a maioria dos mamíferos (Paula Couto, 1956; Soria & Alvarenga, 1989; Vucetich *et al.*, 1993; Oliveira *et al.*, 1997; Vucetich & Ribeiro, 2003; Couto-Ribeiro *et al.*, 2005), aves (Alvarenga, 1985, 1993, 1999; Olson & Alvarenga, 2002) e répteis (Chiappe, 1988; Kischlat, 1993; Capilla, 1994).

## 2. OBJETIVO

Uma nova descrição do Pyrotheria da Bacia de Taubaté com comparações diretas com as outras duas espécies de *Pyrotherium* (*P. romeroi* e *P. macfaddeni*).

## **3. MATERIAIS E MÉTODOS**

O material fóssil do Pyrotheria aqui estudado (anexo 01) foi encontrado 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. A coleta do material ocorreu em dois momentos: no ano de 1981 foram encontrados os ossos póscranianos e outra coleta em 2008 revelou os materiais dentários.

Apesar da diferença na data da coleta, esses ossos e dentes pertencem a um único indivíduo, uma vez que os exemplares foram escavados na mesma localidade, a uma distância muito próxima uns dos outros. Não há repetição dos ossos e houve a colagem de fragmentos que foram encontrados.

Os ossos e dentes de Pyrotheria da Fm. Tremembé foram comparados diretamente com outras formas de piroteriídeos de outras localidades da América do Sul (anexo 02 e 03), especialmente da Argentina e Bolívia, por meio de comparações diretas com os fósseis depositados nas coleções paleontológicas do American Museum Natural History (AMNH); Yale Peabody Museum Natural History (YPM); Museo de La Plata (MLP); Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN). Comparações indiretas (via fotografias) também foram feitas com o material depositado no Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) (ver anexos 02 e 03).

#### 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

## Descrição anatômica e comparativa de um Pyrotheria (gen. et sp. indet.) da Formação Tremembé

#### Dentes

O material dentário aqui analisado confirma a presença de um Pyrotheria para a Formação Tremembé, assegura o espécime na família Pyrotheriidae e certamente representa um novo táxon. Os dentes pré-molares (P4 direito) e molares superiores (M1-3 esquerdos) são os únicos dentes conhecidos para este pirotério. Tais dentes apresentam características gerais muito similares àquelas de *Pyrotherium romeroi* e de *Pyrotherium macfaddeni* (Figs. 66 e 67).



Fig. 66. Pré-molar e molares do pirotério da Fm. Tremembé (MHNT-VT-1846). A (vista labial), B (vista lingual) e E (vista oclusal), fragmento de maxila esquerda contendo P4-M2; C (vista lingual), D (vista labial) e F (vista oclusal), fragmento de maxila direita com M3 e osso palatino associado.



Fig. 67. Reconstituição da vista ventral do crânio e de parte da série dentária superior do pirotério da Fm. Tremembé (MHNT-VT-1846). A reconstituição foi feita com base em duplicações invertidas do material existente (P4 direito e M1-3 esquerdos).

Os dentes são quadrangulares e bilofodontes, cujos lofos são paralelamente orientados no sentido mesiodistal, sendo que as extremidades dos seus ápices tendem a se dirigir distalmente, principalmente em M3. O pré-molar (P4) possui aspecto molariforme e os dentes aumentam progressivamente de tamanho do quarto pré-molar ao último molar. A coroa é completamente coberta por esmalte com exceção dos ápices dos lofos desgastados e como em *Pyrotherium*, o esmalte é relativamente mais espesso

na face mesial dos lofos. Da mesma forma que ocorre em *Baguatherium* e *Pyrotherium*, o palato é estreito, cuja distância média entre as séries dentárias esquerda e direita ( $\approx$  47 mm) é menor do que a largura labiolingual do P4 (53 mm). Os pré-molares e molares direitos e esquerdos são quase paralelelos com convergência rostral. Os lofos desgastados possuem as facetas de oclusão planas e oblíquas (mesialmente direcionadas), formando um ângulo de aproximadamente 40° com o eixo axial do dente, assim como ocorre no gênero *Pyrotherium*. Em vista oclusal, os lofos são bulbosos na fase labial e praticamente retos na fase lingual. A base da coroa de cada dente é rodeada por uma pequena crista nas faces mesial, distal e lingual (ausente na labial), chamada por muitos autores de "rodete de esmalte", estes formam os cíngulos mesial e distal que são muito discretos. As raízes exibem os ápices obliterados, indicando que o crescimento do dente era determinado (Fig. 66). As medidas dos dentes do exemplar MHNT-VT-1846 (P4-M2 esquerdos e M3 direito) revelam que o pirotério da Fm. Tremembé é de tamanho intermediário entre *P. romeroi* e *P. macfaddeni* (Fig. 68, Tab. 22, Gráfico 06).

As diferenças morfológicas de importância taxonômica que foram observadas nos dentes entre os táxons em questão são: (1) a extremidade labial do lofo anterior do P4 de P. macfaddeni é fortemente curvada e orientada distalmente, diferentemente do Pyrotheria da Fm. Tremembé, cujo lofo é mais retilíneo (Fig. 69); (2) o lofo posterior do M3 de P. macfaddeni é muito mais curvado do que em MHNT-VT-1846 (Fig. 70); (3) crenulações e cíngulos robustos são observados nos dentes de P. macfaddeni e P. romeroi, principalmente nas extremidades dos "vales" que separam os lofos anteriores dos posteriores, em P. romeroi tais crenulações são muito melhor definidas no lado lingual do "vale", sendo elas muito evidentes em P3-4 e menos evidentes em M1. Já em P. macfaddeni mostram-se conspícuas no M3. Enquanto que no exemplar MHNT-VT-1846, os cíngulos são muito reduzidos e as crenulações ausentes (Fig. 71); (4) Em P. romeroi o esmalte que recobre o dente é muito rugoso (com muitas ranhuras) (Fig. 71-A), enquanto que no exemplar MHNT-VT-1846 o esmalte é liso (Fig. 71-C); (5) em vista oclusal o contorno dos dentes de MHNT-VT-1846 é bastante bulboso na face labial (Fig. 72), diferente de P. romeroi e P. macfaddeni; (6) o envoltório de esmalte presente na base dos dentes é muito mais desenvolvido em P. macfaddeni e P. romeroi do que em MHNT-VT-1846 (Fig. 68-A e C).


Fig. 68. Comparação de tamanho. **A**, holótipo de *Pyrotherium macfaddeni* (YPM PU 20693); B, pirotério da Formação Tremembé (MHNT-VT-1846) e **C**, holótipo de *Pyrotherium romeroi*. As flechas apontam para os cíngulos mesiais conspícuos nos dentes de *P. romeroi* e *P. macfaddeni*.

Táxon	P3 (MD)	P3 (LL)	P4 (MD)	P4 (LL)	
P. macfaddeni (YPM-PU 20693) Esquerdos	-	-	33,60	39,48	
P. macfaddeni (YPM-PU 20693) Direitos	31,96	37,69	34,95	40,00	
gen. et sp. indet. (MHNT-VT-1846)	-	-	43,50	53,00	
P. romeroi (A52.601)	-	-	49,90	60,00	
	M1 (MD)	M1 (LL)	M2 (MD)	M2 (LL)	M3 (MD)
P. macfaddeni (YPM-PU 20693) Esquerdos	35,86	40,00	42,42	46,64	49,60
P. macfaddeni (YPM-PU 20693) Direitos	34,76	39,68	39,66	47,25	50,40
gen. et sp. indet. (MHNT-VT-1846)	44,00	57,00	53,70	64,00	57,60
P. romeroi (A52.601)	54,40	63,90	73,80	77,10	67,10

Tab 22.	Dimensões	dos	dentes	(mm)	do	exemplar	MHNT-VT-1846	em	comparação	com	as	de	Р.
romeroi	e de P. macf	adde	ni.										

MD = comprimento mesiodistal; LL = largura labiolingual



P. macfaddeni (YPM-PU 20693) 🔺 gen. et sp. indet. (Fm. Tremembé) • P. romeroi (A52.601)

Gráfico 06. Dimensões dos dentes (mm) do exemplar MHNT-VT-1846 em comparação com as de *P. romeroi* e de *P. macfaddeni*.



Fig. 69. **A**, P4 direito do pirotério de Tremembé (MHNT-VT-1846) e **B**, P4 esquerdo do holótipo (YPM PU 20693) de *Pyrotherium macfaddeni*. Observar a curvatura da extremidade labial do lofo anterior do dente de *P. macfaddeni*. Sem escala.



Fig. 70. **A**, M3 esquerdo do pirotério de Tremembé (MHNT-VT-1846) e **B**, M3 esquerdo do holótipo (YPM PU 20693) de *Pyrotherium macfaddeni*. Observar a curvatura mais acentuada no lofo posterior do dente de *P. macfaddeni*. Sem escala.



Fig. 71. Dentes pré-molares e molares em vista oclusal de três diferentes pirotérios. **A**, P3-4 esquerdos de *Pyrotherium romeroi* (MACN-A-11747); **B**, M1-3 direitos e esquerdos de *Pyrotherium macfaddeni* (YPM PU 20693) e **C**, P4-M2 esquerdos e M3 direito do pirotério da Formação Tremembé (MHNT-VT-1846). Observar as crenulações presentes nos dentes de P. romeroi e *P. macfaddeni*. Sem escala.



Fig. 72. **A**, P4-M2 esquerdos e M3 direito (invertido para facilitar a comparação) do pirotério da Formação Tremembé (MHNT-VT-1846) e **B**, P4-M3 esquerdos do holótipo de *Pyrotherium macfaddeni* (YPM-PU-20693). Observar a face labial bastante bulbosa de MHNT-1846.

Na coluna cervical, o atlas (MHNT-VT-193) está bem preservado. As superfícies atlanto-occipitais são amplas, separadas ventralmente e fortemente côncavas (Fig. 73). Em vista caudal, as superfícies articulares interapofisárias estão posicionadas praticamente no mesmo plano, diferentemente de *P. romeroi* onde tais superfícies formam um ângulo de 90° entre si. Essas facetas articulares caudais do atlas em MHNT-VT-193 têm contorno mais arredondado do que em *P. romeroi*, cujas facetas são de forma oval e a medida lateromedial é maior do que a dorsoventral (Fig. 73).

A articulação atlas-áxis é feita por uma longa e extensa superfície de contato, devido a uma grande área articular ventral para o processo odontoide, que se estende até as superfícies articulares interapofisárias, formando praticamente uma única estrutura de contato atlanto-axial (Fig. 73).

No áxis é possível observar que no processo odontoide, as superfícies articulares pré-zigapofisárias são contínuas com a superfície articular do processo odontoide, o qual por sua vez tem morfologia bilobada, diferentemente de *P. romeroi*, cujo processo odontoide não é bilobado (Fig. 74). Em vista dorsal, o corpo vertebral do axis (MHNT-VT-195) apresenta duas cristas paralelas bem evidentes. A continuidade das superfícies articulares de tais vértebras também é observada para o gênero *Pyrotherium* e tida como uma característica típica da ordem Pyrotheria (Loomis, 1914) (Fig. 74).

O exemplar MHNT-VT-197 é uma vértebra cervical incompleta, que mostra apenas as estruturas de sua porção superior, tais como o processo transverso direito, parte do processo neural e parte do corpo vertebral (Fig. 75). Ambas as pré-zigapófises, assim como grande parte do corpo vertebral não estão preservados. O processo transverso é curto, o processo neural é bifurcado, o assoalho do canal neural é plano em vista anterior e as superfícies articulares do corpo vertebral são anfiplanas, em vista lateral. O canal neural possui o diâmetro transverso maior que o diâmetro dorsoventral (Tab. 23). Outros dois fragmentos vertebrais (MHNT-VT-202 e MHNT-VT-203) foram coletados associados a este material, mas por estarem bastante fragmentados, poucas observações puderam ser feitas, já que praticamente, todas as estruturas estão rompidas.

Outros três elementos pós-cranianos são aqui, tentativamente, identificados como um fragmento de ulna distal esquerda (MHNT-VT-194), uma tíbia direita incompleta (MHNT-VT-191) e dois fragmentos de fíbula direita, um proximal e outro distal (MHNT-VT-199) (Fig. 75). A tíbia apresenta a diáfise robusta (sem curvatura) e adota uma forma triangular em corte transversal. A crista anterior da diáfise (crista tibial) não é pronunciada e o comprimento próximo-distal da diáfise tibial é de aproximadamente 27 cm (sem epífises).

#### Tab. 23. Dimensões (mm) de C3? MHNT-VT-197.

Largura transversal do canal neural = (145,38) Altura dorsoventral do canal neural = 54,30 Comprimento craniocaudal do corpo vertebral = 61,31



Fig. 73. Atlas de pirotérios. Pirotério da Formação Tremembé **(A-C**, MHNT-VT-193); *Pyrotherium romeroi* (**D-E**, MNHN-DES 144). **A** e **D**, vista cranial; **B** e **E**, vista caudal; **C** e **F**, vista dorsal.



Fig. 74. Áxis de pirotérios em vista dorsal (**A** e **C**) e vista cranial (**B** e **D**). Pirotério da Formação Tremembé (**A** e **B**, MHNT-VT-195); *Pyrotherium romeroi* (**C** e **D**, MNHN-DES 141).



Fig. 75. Elementos pós-cranianos do pirotério da Formação Tremembé. **A-B**, vértebra cervical incompleta (MHNT-VT-197): **A** (vista cranial) e **B** (vista caudal); **C-G**, fragmento distal de ulna esquerda (MHNT-VT-194): **C** (vista lateral), **D** (vista medial), **E** (vista anterior), **F** (vista lateral) e **G** (vista distal); **H**, vista anterior de fragmento distal de fíbula esquerda (MHNT-VT-199) e **I**, vista anterior de tíbia esquerda incompleta (faltam as epífises proximal e distal) (MHNT-VT-191).

## **5. CONCLUSÕES**

Os dentes do pirotério da Fm. Tremembé diferem dos de outros pirotérios previamente descritos. Associado ao material dentário, o átlas e o axis também exibem diferenças significativas com os ossos homólogos das espécies conhecidas. Tais diferenças são suficientes para se afirmar que o pirotério da Fm. Tremembé realmente pertence a um novo táxon, provavelmente, um novo gênero ainda a ser formalmente descrito. Algumas evidências sugerem uma maior proximidade morfológica do pirotério de Tremembé com *P. macfaddeni* e uma diferença maior de *P. romeroi.* Este registro contribui ainda e de forma muito significante para discussão da idade da Fm. Tremembé, uma vez *Pyrotherium macfaddeni* procedente de sedimentos datados de 27 a 24 milhões de anos na Bolívia (La Salla).

**Conclusões Gerais** 

# **CONCLUSÕES GERAIS**

- A paleomastofauna conhecida para a Bacia de Taubaté assemelha-se aquela conhecida para outras localidades sul-americanas de idade semelhante, sendo relacionada principalmente aos depósitos sedimentares de La Salla (Bolívia). Entretanto, a composição da fauna de mamíferos fósseis da Formação Tremembé é própria e representada por formas endêmicas. Tais registros corroboram com uma SALMA Deseadense Superior (Oligoceno Superior ou Mioceno Inferior) para a Fm. Tremembé, sendo que tais depósitos representam um momento singular na história da América do Sul.
- Os dois mamíferos herbívoros aqui estudados, *Taubatherium paulacoutoi* (Notoungulata, Leontiniidae) e Pyrotheria, compõem a paleomastofauna da Bacia de Taubaté (Formação Tremembé) juntamente, com os outros mamíferos herbívoros (Litopterna, Notohippidae e Astrapotheria). A presença de mamíferos de médio e grande porte corrobora com a hipótese de um paleoambiente formado por áreas abertas e indica que o lago era um grande atrativo de alimento para todos estes grupos.

# Resumo

#### RESUMO

O presente estudo aborda a descrição osteológica e a análise taxonômica dos fósseis de Taubatherium paulacoutoi (ordem Notoungulata: família Leontiniidae) e de um novo táxon (ainda não descrito) da ordem Pyrotheria, ambos procedentes da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), com idade ao redor de 24 milhões de anos. A análise inclui todo material disponível, a maioria não estudada previamente. Comparações desses materiais foram feitas com esqueletos de mamíferos fósseis, das mesmas ordens e famílias de outras localidades da América do Sul de idade semelhante. A maioria dos fósseis procedentes da Fm. Tremembé, bem como os esqueletos de mamíferos atuaisencontram-senas coleções do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT). Os fósseis procedentes de outros países sul-americanos foram examinados e analisados em coleções paleontológicas de museus da Argentina e dos Estados Unidos. Foram mais de 490 segmentos (dentes e ossos) analisados e referidos a T. paulacoutoi, sendo alguns fragmentados, mas outros praticamente completos e em ótimo estado de conservação. Com o objetivo de ampliar o conhecimento de Taubatherium paulacoutoi foi realizada a descrição anatômica e comparativa do esqueleto, bem como a reconstituição completa do esqueleto e do animal em vida, incluindo hábitos alimentares e postura corporal. Os resultados revelaram que Taubatherium é um mamífero de médio porte, com aproximadamente 1,80 m de comprimento, 80 cm de altura e cerca de 280-350 kg de peso, comparável em tamanho e massa corpórea a uma espécie moderna de Equus (Equidae), cujas características corroboram a hipótese de ter sido um mamífero herbívoro rameador, de hábitos gregários, que vivia em bandos à beira do paleolago. Para uma melhor caracterização do Pyrotheria da Formação Tremembé foram realizadas comparações dos dentes e dos ossos pós-cranianos com os de outros membros da família Pyrotheriidae, especialmente com Pyrotherium romeroi (Argentina) e Pyrotherium macfaddeni (Bolívia). A presença da ordem Pyrotheria foi confirmada para a Fm. Tremembé. Contudo, as características morfológicas observadas nos materiais o diferem dos táxons previamente descritos para a familia; o pirotério da Fm. Tremembé mostra semelhancas com os do gênero Pyrotherium, porém se trata, seguramente, de um gênero e de uma espécie distinta ainda a ser descrita. A paleomastofauna conhecida para a Bacia de Taubaté tem composição própria, representada por espécies endêmicas. Tais registros corroboram com a SALMA Deseadense Superior (Oligoceno Superior ou Mioceno Inferior) para a Fm. Tremembé, cujos depósitos representam um momento singular na história da América do Sul.

Abstract

#### Abstract

The present study comprises an osteological description and taxonomic analysis of fossil mammal remains of Taubatherium paulacoutoi (order Notoungulata: family Leontiniidae) and also of a new taxon (undescribed) of the order Pyrotheria, both from the Tremembé Formation (Taubaté Basin), aged around 24 mya. The analysis included all available material, most of which had not been studied previously. Comparisons were made with fossil mammals of the same orders and families of similar age from other localities in South America. Most fossil remains from Tremembé Formation and current mammalian skeletons are housed in the collections of Museu de História Natural de Taubaté (MHNT). Fossils from other South American countries were analyzed in paleontological collections from museums in Argentina and the United States. The studied material included more than 490 bone and teeth fossils referable to T. paulacoutoi, some of which were fragmented, but others almost complete and in excellent condition. We made a complete reconstruction of the skeleton, with anatomical and comparative descriptions, and propose body posture and likely eating habits. The results revealed that Taubatherium was a medium-sized mammal, around 1.80 m long, 80 cm high, and about 280-350 kg weight, comparable in size to the body mass of a modern Equus species (Equidae), and its features support the hypothesis of a herbivorous rameador mammal of gregarious habits that lived in herds around the paleo-lake. To characterize the new taxon of Pyrotheria from the Tremembé Formation, comparisons were made of teeth and post-cranial bones with other members of Pyrotheriidae, especially with Pyrotherium romeroi (Argentina) and P. macfaddeni (Bolivia). The presence of the order Pyrotheria in the Tremembé Formation is confirmed. However, the morphological characteristics observed in the fossil samples differ from all previously described taxa for the family; our fossil material from the Fm. Tremembé resembles the genus Pyrotherium, but is sufficiently distinct to warrant recognition as a new species in a distinct genus. The paleomastofauna known for the Taubaté Basin has a distinctive composition and is represented by endemic species. Such records corroborate with the SALMA Upper Deseadense (Upper Oligocene and Lower Miocene) at Fm. Tremembé, and these deposits represent a unique period in the history of South America.

Referências Bibliográficas

### **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Abranches, C.T.S.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Couto-Ribeiro, G. (*in press*). Ambientes paleógenos da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté) com base em registros paleobotânicos e de mamíferos. *In*: Boletim de Resumos XXIV Congresso Brasileiro de Paleontologia.
- 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.
- Agnolin, F.L. & Chimento, N.R. 2011. Afrotherian affinities for endemic South American "ungulates". *Mammalian Biology*, 76: 101-108.
- 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. & Höfling, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 43(4): 55-91.
- 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.
- Alvarez, W.; Alvarez, L.W.; Asaro, F. & Michel, H.V. 1984. The end of the Cretaceous: sharp boundary or gradual transition?. *Science*, New Series, 223 (4641): 1183-1186.
- Alvarez, W; Asaro, F. & Montanari, A. 1990. Iridium Profile for 10 Million Years Across the Cretaceous-Tertiary Boundary at Gubbio (Italy). *Science*, New Series, 250 (4988): 1700-1702.

- 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.
- Araújo-Júnior, H.I. & Moura, G.J.B. 2014. Anuros (Amphibia, Anura) do Pleistoceno Final-Holoceno Inicial de Itapipoca, Estado do Ceará, Brasil: Taxonomia, Paleoecologia e Tafonomia. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(3): 373-388.
- Archer, M.; Flannery, T.F.; Ritchie, A. & Molnar, R. 1985. First Mesozoic mammal from Australia an Early Cretaceous monotreme. *Nature*, 318: 363-366.
- 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.
- Argot, C. & Babot, J. 2011. Postcranial morphology, functional adaptations and palaeobiology of *Callistoe vincei*, a predaceous metatherian from the Eocene of Salta, North-Western Argentina. *Palaeontology*, 54(2): 447-480.
- 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.
- 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.
- 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. 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.; 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.
- Bonaparte, J.F. 1984. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre America del Sur y del Norte a fines del Cretacico. *Memoria III Congreso Latinoamericano de Paleontologia*, 438-450.
- Bonaparte, J.F. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. *In*: IV Congreso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafia (Mendoza, 23-27 noviembre 1986). Simposio "Evolución de los vertebrados mesozoicos" (J. Bonaparte, Organizador), 2: 63-95.
- Bonaparte, J.F.; van Valen, L.M. & Kramarz, A. 1993. La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno Inferior, de la Provincia del Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs*, 14: 1-61.
- Bond, M. & López, G. 1995. Los mamíferos de la formación Casa Grande (Eoceno) de la Provincia de Jujuy, Argentina. *Ameghiniana*, 32(3): 301-309.
- Bond, M.; Tejedor, M.F.; Campbell Jr, K.E.; Chornogubsky, L.; Novo, N. & Goin, F. 2015. Eccene primates of South America and the African origins of New World monkeys. *Nature*, DOI:10.1038/nature14120.
- Bourdon, E., Ricqlès, A. & Cubo, J. 2009. A new transantarctic relationship: morphological evidence for a Rheidae-Dromaiidae-Casuariidae clade (Aves, Paleognathae, Ratitae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 641-663.
- 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.
- 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.
- Carvalho, I. S. 2011. Paleontologia: paleovertebrados, paleobotânica. Vol.3. Rio de Janeiro, Interciência, 448p.
- 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.
- Cerdeño, E.; Vera, B. Schmidt, G. I.; Pujos, F. & Mamamí Quispe, B. 2012. An almost complete skeleton of a new Mesotheriidae (Notoungulata) from the late Miocene of Casira, Bolivia. *Journal* of Systematic Palaeontology, 10: 341-360.
- Cerdeño, E. & Vera, B. 2014. A new Leontiniidae (Notoungulata) from the Late Oligocene beds of Mendoza Province, Argentina. *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI 10.1080/14772019.2014.982727.

- Chaffee, R.G. 1952. The Deseadan vertebrate fauna of the Scarritt Pocket, Patagonia. Bulletin of the American Museum of Natural History, 98(6): 503-562.
- 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.
- 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.
- Couto-Ribeiro, G. 2010. Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo. 112p.
- 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.
- Deraco, M.V.; Powell, J.E. & López, G. 2008. Primer leontínido (Mammalia, Notoungulata) de la Formación Lumbrera (Subgrupo Santa Bárbara, Grupo Salta-Paleógeno) del noroeste argentino. *Ameghiniana*, 45: 83-91.
- 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.
- Ferreira, 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.
- Ficarelli, G.; Azzaroli, A.; Bertini, A.; Coltorti, M.; Mazza, P.; Mezzabotta, C.; Moreno-Espinosa, M.; Rook, L. & Torre, D. 1997. Hypothesis on the cause of extinction of the South American mastodonts. *Journal of South American Earth Sciencies*, 10(1): 29-38.
- 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.

Gaudry, A. 1909. Fossiles de Patagonie: le Pyrotherium. Annales de Paléontologie 4:1-28.

- 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., Case, J., Woodburne, M., Vizcaino, S., & Reguero, M. 1999. New discoveries of "opossum-like" marsupials from Antarctica (Seymour Island), Medial Eocene. *Journal of Mammalian Evolution*, 6, 335-365.
- Höfling, E.; Oliveira, A.M.S.; Rodrigues, M.T.; Trajano, E. & Rocha, P.L.B. 1995. Chordata Manual para um curso prático. São Paulo, Edusp, 242p.
- Kay, R.F.; MacFadden, B.J.; Madden, R.H.; Sandeman, H. & Anaya, F. 1998. Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American land Mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 189-199.
- 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.
- 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.

- Lillegraven, J.A.; Kraus, M.J. & Brown, T.M. 1979. Paleogeography of the world of the Mesozoic. *In*: Mesozoic Mammals, University of California Press. Berkeley, (9) 4720: 277-308.
- Lima, M.R.; Salard-Cheboldaeff, M. & Suguio, K. 1985. Etude palynologique de la Formation Tremembé, Tertiaire du Bassin de Taubaté (Etat de São Paulo, Brésil) 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. 1913. Hunting Extinct Animals in the Patagonial Pampas. Dodd, Mead and Co, New York.
- 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. & Frailey, C.D. 1984. *Pyrotherium*, a large enigmatic ungulate (*Mammalia, incertae sedis*) from the Deseadan (Oligocene) of Salla, Bolívia. Palaeontology 27:867-874.
- 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.
- Marshall, L.G. 1977. Cladistic analysis of borhyaenoid, dasyuroid, didelphoid and thylacinid (Marsupialia: Mammalia) affinity. *Systematic Zoology*, 26 (4): 410-425.
- Marshall, L.G.; Webb, S.D.; Sepkoski, J.J.Jr. & Raup, D.M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215(4538): 1351-1357.
- 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. 1986. Vertebrate paleontology, geology and geochronology of the Tapera de Lópes and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal* of *Paleontology*, 60(4): 920-951.
- 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.
- Mayr, G.; Alvarenga, H. & Mourer-Chauviré, C. 2011. Out of Africa: fossils shed light on the origin of the hoatzin, an iconic Neotropic bird. *Naturwissenschaften*, DOI 10.1007/s00114-011-0849-1.
- McKenna, M.C. & Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York, Columbia University Press, 631p.
- 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.
- Moraes-Rego, L.F. 1933. As formações geológicas do Estado de São Paulo. Anuário da Escola Politécnica de São Paulo, 2: 231-267.
- Morgan, G.S. 2008. Vertebrate fauna and geochronology of the Great American Biotic Interchange in North American. *In*: Lucas, S.G.; Morgan, G.S.; Spielmann, J.A. & Prothero, D.R. Neogene Mammals. *Bull New Mexico Mus Nat Hist Sci*, 44: 93-140.
- Morraye, M.A. 2003. Icnofósseis de Chironomidae (Diptera) da Formação Tremembé (Oligoceno), Bacia de Taubaté. *In*: Paleo 2003 - Congresso Brasileiro de Paleontologia, Paleontologia em destaque, 44: p.27.
- Mourer-Chauviré, C. 1981. Première indication de la présence de Phorusrhacidés, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire européen: *Ameghinornis* nov.gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France. *Geobios*, 14,637-647.
- Mourer-Chauviré, C. 1982. Les oiseaux fossiles des phosphorites du Quercy (Eocène supérieur à Oligocène supérieur): implications paléobiogégraphiques. *In*: Buffetaut, E.; Janvier, P.; Rage, J.C. and Tassy, P. (eds). Phylogénie et paleobiogéographie. Livre jubilaire em l'honneur de Robert Hoffstetter. Geobios, Mémoire Spécial, 6, 413-426.
- Mourer-Chauviré, C. 2000. A new species of *Ameripodius* (Aves: Galliformes: Quercymegapodiidae) from the lower Miocene of France. *Paleontology*, 43: 481-493.

- Muizon, C. 1991. La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno Inferior, Formación Santa Lucia), Bolívia. In: Fosiles y facies de Bolivia – Vol. Vertebrados (R. Suarez-Soruco, ed.), Rev. Tecn. YPFB, 12(2-4): 575-624. Santa Cruz, Bolivia.
- Muizon, C. 1994. A new carnivorous marsupial from the Palaeocene of Bolivia and the problem of marsupial monophyly. *Nature*, 370: 208-211.
- 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.
- 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.
- O'Leary, M.A.; Bloch, J.I.; Flynn, J.J.; Gaudin, T.J.; Giallombardo, A.; Giannini N.P.; Goldberg, S.L.; Kraatz, B.P.; Luo, Z.X.; Meng, J.; Ni, X.; Novacek, M.J.; Perini, F.A.; Randall, Z.S.; Rougier, G.W.; Sargis, E.J.; Silcox, M.T.; Simmons, N.B.; Spaulding, M.; Velazco, P.M.; Weksler, M.; Wible, J.R. & Cirranello, A.L. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science*, 339: 662–667.
- Osborn, H. F. 1910. The age of Mammals in Europe, Asia, and North America. The MacMillan Company, New York, 635 pp.
- Parrish, J.T. 1993. The paleogeoghaphy of the opening South Atlantic. *In:* George, W. & Lavocat, R. (eds.). The Africa-South America Connection. Oxford, vol 2, pp. 8-27. Clarendon Press.
- 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.
- Pascual, R. 1996. Late Cretaceous-Recent land-mammals. An approach South American *Geobiotic Evolution*. Sarem.
- Patterson, B. & Pascual, R. 1968. Evolution of mammals on Southern continents. V- The fossil mammal fauna of South America. *Quarterly Review of Biology*, 43: 409-451.
- Patterson, B. 1977. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of Northwestern Venezuela. *Fieldiana Geol.*, 33: 397–421.
- Patterson, B.D. & Costa, L.P. 2012. Bones, clones and biomes: the history of geography of recente neotropical mammals. London, *University of Chicago Press*: 419p.
- 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. 1983.Geochronology and Paleontology of the basin of Tremembé-Taubaté, State of São Paulo. Iheringia, S' Geolica, 8,5-31.
- 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.
- Peters, D.S. 1991. Zoogeographical relationships of the eocene avifauna from Messel (Germany). Acta XX Congressus Internationalis Ornithologica, Christchurch, 2-9 December 1990, 1, 572-577.
- Peters, D.S. 1992. Messel birds: a land-based assemblage. 135-151. *In*: Schaal, S. & Ziegler, W. (eds). *Messel-na insight into the history of life and of the Earth*. Oxford, Clarendon Press, 322p.
- 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.
- Quinn, J.F. & Signor, P.W. 1989. Death stars, ecology and mass extinctions. *Ecology*, 70(4): 824-834.
- Reguero, M; Gelfo, J.N.; López, G.M.; Bond, M.; Abello, A.; Santillana, S.N. & Marenssi, S.A. 2014. Global and Planetary Change,123: 400-413.
- 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.
- Ribeiro, A. M & Bond, M. 2000. New data about the Notoungulata (Leontiniidae and Notohippidae) from Tertiary of Acre State, Brazil, Geociências, 5,47 53.
- Ribeiro, A.M.; López, G.M. & Bond, M. 2010. The Leontiniidae (Mammalia, Notoungulata) from the Sarmiento Formation at Gran Barranca, Chubut Province, Argentina. *In*: Madden, R.M.; Carlini, A.A.; Vucetich, M.G. & Kay, R.F (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca*, pp. 171-181. New York, Cambridge University Press.
- 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.
- 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.
- Salas, R.; Sánchez, J. & Chacaltana, C. 2006. A new pre-Deseadan pyrothere (Mammalia) from northern Peru and the wear facets of molariform teeth of Pyrotheria. *Journal Vertebrate of Paleontology*, 26:760-769.
- 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.
- Sclater, J.G.; Hellinger, S. & Tapscott, C. 1977. The paleobathyrnetry of the Atlantic Ocean from the Jurassic to the Present. *Journal of Geology*, 85: 509-552.
- Scott, W.B. 1913. A history of land mammals in the Western Hemisphere. New York, Macmillan Co.
- Setzer, J. 1955. Os solos do município de São Paulo (Primeira parte). Boletim Paulista de Geografia, São Paulo, 20: 3-30.
- Shockey, B. J. 2005. New leontiniids (Class Mammalia, order Notoungulata) from the Salla beds of Bolívia (Deseadan, late Oligocene). Bulletin of the Florida Museum of Natural History, 45, 249-260.
- 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. & Flynn, J.J. 2007. Morphological diversity in the postcranial skeleton of Casamayoran (?Middle to Late Eocene) Notoungulata and foot posture in Notoungulates. *American Museum Novitates*, 3601: 26p.
- Shockey, B.J. & Anaya, F. 2008. Postcranial osteology of mammals from Salla, Bolivia (Late Oligocene): Form, Function, and Phylogenetic Implications. *In*: Sargis, E.J. & Dagosto, M. 2008. Mammalian Evolutionary Morphology: a tribute to Frederick S. Szalay, 135-157.
- Shockey, B.J.; Flynn, J.J.; Croft, D.A.; Gans, P. & Wyss, A.R. 2012. New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. *American Museum Novitates*, 3737: 01-64.
- 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. *Mineralogia Metalurgia*, 51(301): 10.
- 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.

Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. American Scientist, 38:261-389.

- Simpson, G.G. 1980. Splendid isolation. The curious history of South American mammals. New Haven and London, Yale University Press. 266p.
- 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.
- Stehli, F.G. & Webb, S.D. 1985. The Great American Biotic Interchange. Vol.4 Topics in Geobiology. New York, Plenum Press, 17-48.
- Storch, G. 1993. "Grube Messel" and African-South faunal connections. pp.76-86. In: George, W. & Lavocat, R. (eds). The Africa-South American connection. Oxford Monographs in Biogeography, 7, Oxford, Clarendon Press, 166p.
- Storey, B.C. 1995. The role of mantle plumes in continental break-up: case histories from Gondwana-land. *Nature*, 377: 301-308.
- Suguio, K. 1969. Contribuição à geologia da Bacia de Taubaté. *Boletim. Esp. Faculdade de Filogenia Ciências e Letras* São Paulo, 106p.
- Szalay, F.S. 1994. Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters. Cambridge University Press. 481p.
- 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.
- van Valen, L. 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. American Museum Novitates 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. & Danis, J.C. 1997. 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.
- 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.
- Vucetich, M.G.; Souza Cunha, F.L. & Alvarenga, H.M.F. 1993. Un roedor Caviomorpha de la Formación Tremembé (Cuenca de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 65(3): 247-251.
- 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.

- Welker, F.; Collins, M.J.; Thomas, J.A.; Wadsley, M.; Brace, S.; Cappellini, E.; Turvey, S.T.; Reguero, M.; Gelfo, J.N.; Kramarz, A.; Burger, J.; Thomas-Oates, J.; Ashford, D.A.; Ashton, P.D.; Rowsell, K.; Porter, D.M.; Kessler, B.; Fischer, R.; Baessmann, C.; Kaspar, S.; Olsen, J.V.; Kiley, P.; Elliott, J.A.; Kelstrup, C.D.; Mullin, V.; Hofreiter, M.; Willerslev, E.; Hublin, J.J.; Orlando, L.; Barnes, I. & MacPhee, R.D.E. 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature*, DOI:10.1038/nature14249.
- 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.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal Mammal Evolution*, 17: 245-264.
- 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.
- Zanazzi, A; Kohn, M.J.; MacFadden, B.J. & Terry, D.O. 2007. Large temperature drop across the Eoceno-Oligoceno transition in Central North America. *Nature*, 445: 639-642.

Anexos 1, 2 e 3

# ANEXO 01

Relação do material fóssil estudado procedente da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. Classificado por ordem alfabética crescente das Instituições, em seguida pela sequência crescente do número de tombo.

Instituição e número de tombo	Táxon	MATERIAL DENTÁRIO	Data da Coleta
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)	T. 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
DGM-1103-M	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento mandibular direito com dp2-3 e dp4, parcialmente, erupcionado	1977-1978
IG-211-V	Taubatherium paulacoutoi	Indivíduo jovem. 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 pós-cranianos 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-452	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de diáfise distal de fêmur?	
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
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	P1 esquerdo 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
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 pré-maxilar/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
MHNT-VT-1846	Pyrotheriidae	Fragmento de maxilar esquerdo com P4-M2 + fragmento de maxilar direito com M3 + fragmento de osso palatino esquerdo	set/2008
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
Instituição e número de tombo	Táxon	MATERIAL CRANIANO (EXCETO DENTES) E PÓS-CRANIANO	Data da Coleta
IG-211-V	Taubatherium paulacoutoi	Indivíduo jovem. Vértebras incompletas (torácicas, lombares e caudal), fragmento de pelve esquerda, vértebra cervical incompleta (C1 – Atlas), fragmento proximal de rádio esquerdo, ulna esquerda quase completa (falta epífise distal), porção distal de tíbia e fíbula direita, calcâneo direito completo, astrágalo esquerdo incompleto, fragmento proximal de Mc II, fragmento distal de Mc ou Mt, cuneiforme esquerdo e patela direita + dentes e outros ossos cranianos.	

MHNT-VT-01	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de fêmur esquerdo	1977
MHNT-VT-07	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1977
MHNT-VT-15	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1977
MHNT-VT-16	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	1977
MHNT-VT-19	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de diáfise de úmero direito	1978
MHNT-VT-20	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo medial)	1º sem/1978
MHNT-VT-21	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1º sem/1978
MHNT-VT-23	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C2 – Áxis)	1º sem/1978
MHNT-VT-24	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de diáfise de úmero direito	1º sem/1978
MHNT-VT-26	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de metacarpal III esquerdo incompleto (falta metade proximal)	1º sem/1978
MHNT-VT-29	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fíbula direita	1º sem/1978
MHNT-VT-33	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de tíbia direita	1º sem/1978
MHNT-VT-38	Taubatherium paulacoutoi	Astrágalo direito incompleto	1º sem/ 1978
MHNT-VT-55	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	1º sem/1978
MHNT-VT-57	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	1º sem/1978
MHNT-VT-69	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento da região auditiva	1º sem/1978
MHNT-VT-72	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	1º sem/1978
MHNT-VT-78	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	1º sem/1978
MHNT-VT-84 e 85	Taubatherium paulacoutoi	Fragmentos de pelve direita, provavelmente compõem o mesmo indivíduo	2º sem/1978
MHNT-VT-88	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade proximal de metacarpal III esquerdo incompleto (falta metade distal)	2º sem/1978
MHNT-VT-89	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C2 – Áxis)	2º sem/1978
MHNT-VT-109	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal II direito incompleto	09.julho.1978
MHNT-VT-110	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de tíbia direita	09.julho.1978
MHNT-VT-135	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	28.janeiro.1979
MHNT-VT-137	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	18.nov.1979
MHNT-VT-149	Taubatherium paulacoutoi	Navicular direito completo	13.abril.1979
MHNT-VT-156	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de rádio direito	1979
MHNT-VT-171	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C1 – Atlas)	fevereiro/1980

MHNT-VT-177	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	fevereiro/1980
MHNT-VT-181	Taubatherium paulacoutoi	Ectocuneiforme esquerdo completo	fevereiro/1980
MHNT-VT-190	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra caudal	março/1980
MHNT-VT-191	Pyrotheriidae	Diáfise de tíbia esquerda, faltando ambas as epífises (proximal e distal)	1981
MHNT-VT-193	Pyrotheriidae	Vértebra cervical (atlas) quase completa	1981
MHNT-VT-194	Pyrotheriidae	Epífise distal de ulna esquerda	1981
MHNT-VT-195	Pyrotheriidae	Vértebra cervical (áxis) incompleta	1981
MHNT-VT-196	Pyrotheriidae	Fragmento de côndilo femural (?)	1981
MHNT-VT-197	Pyrotheriidae	Vértebra cervical incompleta	1981
MHNT-VT-198	Pyrotheriidae	Fragmento de vértebra cervical	1981
MHNT-VT-199	Pyrotheriidae	Fragmento distal de fíbula esquerda	1981
MHNT-VT-201	Pyrotheriidae	Fragmento proximal de fíbula esquerda (?)	1981
MHNT-VT-202	Pyrotheriidae	Fragmento de corpo vertebral de vértebra torácica	1981
MHNT-VT-203	Pyrotheriidae	Fragmento de arco neural de vértebra cervical (?)	1981
MHNT-VT-206	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de pelve direita	1981
MHNT-VT-207	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de diáfise de fêmur esquerdo	1981
MHNT-VT-208	Taubatherium paulacoutoi	Úmero direito incompleto (falta epífise proximal) Indivíduo subadulto – associado ao número MHNT-VT-211	1981
MHNT-VT-209	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de úmero direito	1981
MHNT-VT-211	Taubatherium paulacoutoi	Rádio direito incompleto (falta epífise distal e parte da epífise proximal) Indivíduo subadulto – associado ao número MHNT-VT-208	1981
MHNT-VT-214	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1981
MHNT-VT-218	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal III direito incompleto (falta extremidade distal)	1981
MHNT-VT-219	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo medial)	1981
MHNT-VT-220	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1981
MHNT-VT-221	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1981
MHNT-VT-222	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1981
MHNT-VT-223	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo medial)	1981
MHNT-VT-224	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo lateral)	1981
MHNT-VT-225	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur esquerdo (côndilo medial)	1981

MHNT-VT-226	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise distal de úmero esquerdo	1981
MHNT-VT-228	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de rádio direito	1981
MHNT-VT-241	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula direita	1981
MHNT-VT-242	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula direita	1981
MHNT-VT-246	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal IV esquerdo incompleto (falta porção proximal)	1981
MHNT-VT-247	Taubatherium paulacoutoi	Epífise distal de ulna direita (processo estiloide)	1981
MHNT-VT-248	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal III esquerdo incompleto (falta porção distal)	1981
MHNT-VT-250	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo medial)	1981
MHNT-VT-254	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fíbula esquerda	1981
MHNT-VT-255	Taubatherium paulacoutoi	Lunar direito completo	1981
MHNT-VT-257	Taubatherium paulacoutoi	Patela direita incompleta	1981
MHNT-VT-258	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise distal de úmero esquerdo	1981
MHNT-VT-259	Taubatherium paulacoutoi	Patela direita incompleta	1981
MHNT-VT-260	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de metatarsal III esquerdo	1981
MHNT-VT-268	Taubatherium paulacoutoi	Trapezoide completo esquerdo	1981
MHNT-VT-269	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de calcâneo esquerdo	1981
MHNT-VT-274	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de metatarsal IV esquerdo	1981
MHNT-VT-275	Taubatherium paulacoutoi	Escafoide esquerdo completo	1981
MHNT-VT-284	Taubatherium paulacoutoi	Fíbula esquerda quase completa (falta apenas porção proximal)	1981
MHNT-VT-287	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise distal de úmero direito	1981
MHNT-VT-344	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	1981
MHNT-VT-345	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C3? ou C4?)	1981
MHNT-VT-346	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (corpo vertebral incompleto de C3)	1981
MHNT-VT-347	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C4?)	1981
MHNT-VT-348	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-349	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	1981
MHNT-VT-350	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C4?)	1981
MHNT-VT-351	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981

MHNT-VT-352	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C6?)	1981
MHNT-VT-353	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-354	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-355	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-356	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-357	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-358	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-359	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1981
MHNT-VT-361	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C2 – Áxis)	1981
MHNT-VT-380	Taubatherium paulacoutoi	Calcâneo esquerdo quase completo (falta apenas a epífise do tubérculo)	julho/1982
MHNT-VT-381	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de pelve direita	1982
MHNT-VT-382	Taubatherium paulacoutoi	Calcâneo esquerdo incompleto	julho/1982
MHNT-VT-383	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de occipital	1982
MHNT-VT-384	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1982
MHNT-VT-386	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1982
MHNT-VT-387	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra quase completa (C7? ou T1?)	1982
MHNT-VT-388	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1982
MHNT-VT-389	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo medial)	1982
MHNT-VT-390	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo lateral)	1982
MHNT-VT-393	Taubatherium paulacoutoi	Metade proximal de metacarpal IV direito incompleto (falta porção distal)	1982
MHNT-VT-404	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal II esquerdo incompleto (falta porção distal)	1982
MHNT-VT-406	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C2 – Áxis)	1982
MHNT-VT-421	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	1982
MHNT-VT-422	Taubatherium paulacoutoi	Região auditiva incompleta	1982
MHNT-VT-423	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1982
MHNT-VT-424	Taubatherium paulacoutoi	Lunar esquerdo completo	1982
MHNT-VT-427	Taubatherium paulacoutoi	Cuboide esquerdo completo	1982
MHNT-VT-431	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C2 – Áxis)	1982

MHNT-VT-436	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C2 – Áxis)	1982
MHNT-VT-450	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de ulna direita	1982
MHNT-VT-451	Taubatherium paulacoutoi	Pelve quase completa, associada a duas vértebras sacrais	1982
MHNT-VT-453	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula direita	1982
MHNT-VT-454	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	1982
MHNT-VT-455	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de pelve direita	1982
MHNT-VT-456	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C7?)	1982
MHNT-VT-463	Taubatherium paulacoutoi	Navicular esquerdo completo	dezembro/1982
MHNT-VT-464	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal IV direito incompleto (falta porção proximal)	dezembro/1982
MHNT-VT-467	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise proximal (cabeça do úmero) direita	dezembro/1982
MHNT-VT-471	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	dezembro/1982
MHNT-VT-475	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de metacarpal IV direito (falta metade distal)	dezembro/1982
MHNT-VT-476	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de metacarpal III esquerdo incompleto	dezembro/1982
MHNT-VT-485	Taubatherium paulacoutoi	Astrágalo esquerdo completo	1982
MHNT-VT-490	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de pelve direita	agosto/1983
MHNT-VT-496	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de metatarsal IV esquerdo	1983
MHNT-VT-500	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula direita	1983
MHNT-VT-501	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de pelve esquerda	1983
MHNT-VT-505	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de tíbia direita	agosto/1983
MHNT-VT-507	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1983
MHNT-VT-513	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise proximal de rádio direito	1983
MHNT-VT-515	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C4?)	1983
MHNT-VT-528	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de calcâneo esquerdo	agosto/1982
MHNT-VT-546	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de metacarpal IV esquerdo (falta porção distal)	1985
MHNT-VT-556	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de metacarpal IV esquerdo (falta porção distal)	1985
MHNT-VT-561	Taubatherium paulacoutoi	Atlas quase completo (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-562	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C7?) (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-563	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical quase completa (C5) (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados	janeiro/1986
		entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
-------------------	--------------------------	--	--------------
MHNT-VT-564	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical quase completa (C6) (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-565	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica quase completa (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-566	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica quase completa (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-567	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica quase completa (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-568	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica quase completa (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-569	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica quase completa (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-570	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C7? ou T1?) (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-571 a 577	Taubatherium paulacoutoi	Conjunto de costelas, algumas completas e outras fragmentadas (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-579	Taubatherium paulacoutoi	Osso esterno (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-580	Taubatherium paulacoutoi	Escápula incompleta (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-581	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal IV direito completo (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-582	Taubatherium paulacoutoi	Unciforme direito completo (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-583	Taubatherium paulacoutoi	Lunar direito completo (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-584	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de tíbia esquerda (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-585	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur esquerdo (côndilo medial) (os números de MHNT-VT-561 a MHNT-VT-585 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	janeiro/1986
MHNT-VT-587	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	20.set.1986
MHNT-VT-588	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	20.set.1986
MHNT-VT-589	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	20.set.1986
MHNT-VT-591	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C2 – Áxis)	20.set.1986
MHNT-VT-592	Taubatherium paulacoutoi	Patela esquerda incompleta	20.set.1986
MHNT-VT-604	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	20.set.1986
MHNT-VT-605	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de metatarsal II direito	20.set.1986

MHNT-VT-607	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C2 – Áxis) – apenas processo odontoide	20.set.1986
MHNT-VT-611	Taubatherium paulacoutoi	Região auditiva	20.set.1986
MHNT-VT-616	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) incompleta	20.set.1986
MHNT-VT-617	Taubatherium paulacoutoi	Fêmur esquerdo incompleto (faltam epífise proximal e extremidade distal)	25.out.1986
MHNT-VT-618	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de metacarpal III esquerdo incompleto (falta metade proximal)	27.junho.1987
MHNT-VT-624	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de calcâneo direito	27.julho.1987
MHNT-VT-631	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	27.julho.1987
MHNT-VT-632	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (corpo vertebral incompleto de C3?)	agosto/1987
MHNT-VT-634	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur direito (côndilo medial)	agosto/1987
MHNT-VT-639	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal II esquerdo incompleto (falta porção distal)	agosto/1987
MHNT-VT-662	Taubatherium paulacoutoi	Patela direita	setembro/1987
MHNT-VT-692	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de úmero esquerdo	setembro/1987
MHNT-VT-777	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de metatarsal IV esquerdo	dezembro/1987
MHNT-VT-778	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal II esquerdo completo	dezembro/1987
MHNT-VT-799	Taubatherium paulacoutoi	Epífise distal de metatarsal IV esquerdo	março/1988
MHNT-VT-825	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula direita	fev-mar/1989
MHNT-VT-835	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	fev.mar/1989
MHNT-VT-846	Taubatherium paulacoutoi	Navicular esquerdo completo	julho/1989
MHNT-VT-848	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	julho/1989
MHNT-VT-853	Taubatherium paulacoutoi	Calcâneo direito completo	agosto/1989
MHNT-VT-860	Taubatherium paulacoutoi	Patela direita incompleta	agosto/1989
MHNT-VT-861	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	agosto/1989
MHNT-VT-863	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fêmur direito	setembro/1989
MHNT-VT-885	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de tíbia esquerda	fevereiro/1990
MHNT-VT-900	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	jun-jul/1990
MHNT-VT-904	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal do metacarpal II direito	setembro/1990
MHNT-VT-918	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fêmur esquerdo	20.outubro.1990
MHNT-VT-922	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur esquerdo (côndilo medial)	dezembro/1980

MHNT-VT-929	Taubatherium paulacoutoi	Região auditiva	março/1991
MHNT-VT-938	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fíbula direita	13.julho.1991
MHNT-VT-939	Taubatherium paulacoutoi	Cuneiforme esquerdo completo	13.julho.1991
MHNT-VT-941	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C6)	20.julho.1991
MHNT-VT-942	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C7? ou T1?)	20.julho.1991
MHNT-VT-949	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra torácica	20.julho.1991
MHNT-VT-951	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de pelve esquerda	27.julho.1991
MHNT-VT-953	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra lombar	27.julho.1991
MHNT-VT-955	Taubatherium paulacoutoi	Escafoide direito completo	27.julho.1991
MHNT-VT-956	Taubatherium paulacoutoi	Astrágalo direito completo	27.julho.1991
MHNT-VT-957	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra lombar (apenas corpo vertebral)	27.julho.1991
MHNT-VT-958	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C1 – Atlas)	27.julho.1991
MHNT-VT-964	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (C1 – Atlas)	27.julho.1991
MHNT-VT-966	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de cabeça femural	27.julho.1991
MHNT-VT-967	Taubatherium paulacoutoi	Calcâneo direito completo	agosto/1991
MHNT-VT-980	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur esquerdo (côndilo lateral)	outubro/1991
MHNT-VT-984	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de tíbia esquerda	16.nov.1991
MHNT-VT-988	Taubatherium paulacoutoi	Região auditiva	14.dez.1991
MHNT-VT-989	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de rádio direito	14.dez.1991
MHNT-VT-993	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur esquerdo (côndilo lateral)	21.dez.1991
MHNT-VT-998	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	janeiro/1992
MHNT-VT-1000	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	abril/1992
MHNT-VT-1007	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula esquerda	junho/1992
MHNT-VT-1011	Taubatherium paulacoutoi	Astrágalo esquerdo completo	julho/1992
MHNT-VT-1015	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise distal de fêmur esquerdo	1998-1999
MHNT-VT-1016	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C4?)	1998-1999
MHNT-VT-1017	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	1998-1999
MHNT-VT-1018	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra cervical (corpo vertebral incompleto de C3)	1998-1999

MHNT-VT-1019	Taubatherium paulacoutoi	Calcâneo direito incompleto (falta tubérculo)	1998-1999
MHNT-VT-1020	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical quase completa (C3)	1999
MHNT-VT-1021	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal IV direito completo	1999
MHNT-VT-1423	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal IV esquerdo completo	1998
MHNT-VT-1426	Taubatherium paulacoutoi	Astrágalo esquerdo quase completo	1988
MHNT-VT-1024	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal do metacarpal II direito	1999
MHNT-VT-1026	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de tíbia direita	1999
MHNT-VT-1027	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula esquerda	1999
MHNT-VT-1028	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de úmero direito – Indivíduo jovem	1999
MHNT-VT-1029	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal V direito completo	1999
MHNT-VT-1030	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de tíbia direita	1999
MHNT-VT-1031	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal II esquerdo completo	1999
MHNT-VT-1052	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	2000
MHNT-VT-1053	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de ulna esquerda e de rádio esquerdo	1999
MHNT-VT-1054	Taubatherium paulacoutoi	Patela esquerda	1998-1999
MHNT-VT-1058	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de metacarpal III esquerdo incompleto (falta metade proximal)	1995
MHNT-VT-1060	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de metatarsal IV esquerdo	1995
MHNT-VT-1061	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	1995
MHNT-VT-1062	Taubatherium paulacoutoi	Mesocuneiforme direito completo	1995
MHNT-VT-1067	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal incompleta de úmero direito (falta parte da epífise)	1994
MHNT-VT-1077	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de rádio direito	1996
MHNT-VT-1079	Taubatherium paulacoutoi	Cuneiforme esquerdo completo	1996
MHNT-VT-1081	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de fêmur esquerdo (côndilo medial)	março/1996
MHNT-VT-1082	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta (apenas corpo vertebral)	março/1996
MHNT-VT-1084	Taubatherium paulacoutoi	Unciforme esquerdo completo	março/1084
MHNT-VT-1096	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento da região auditiva	1995
MHNT-VT-1097	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de metacarpal III direito	1995
MHNT-VT-1098	Taubatherium paulacoutoi	Patela direita	1995

MHNT-VT-1100	Taubatherium paulacoutoi	Cuboide direito completo	1995
MHNT-VT-1317	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de diáfise de ulna direita?	1999-2000
MHNT-VT-1320	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de ulna direita – os números de MHNT-VT-1320 a MHNT-VT-1323 são segmentos associados	1999-2000
MHNT-VT-1321	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de ulna esquerda – os números de MHNT-VT-1320 a MHNT-VT-1323 são segmentos associados	1999-2000
MHNT-VT-1322	Taubatherium paulacoutoi	Rádio incompleto (falta porção distal) – os números de MHNT-VT-1320 a MHNT-VT-1323 são segmentos associados	1999-2000
MHNT-VT-1323	Taubatherium paulacoutoi	Úmero esquerdo incompleto (falta porção proximal e parte da epífise distal) – os números de MHNT-VT-1320 a MHNT- VT-1323 são segmentos associados	1999-2000
MHNT-VT-1324	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal III esquerdo quase completo (falta apenas parte da porção proximal)	1999-2000
MHNT-VT-1325	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal IV esquerdo completo	1999-2000
MHNT-VT-1326	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal IV esquerdo completo	1999-2000
MHNT-VT-1327	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de metatarsal III esquerdo	1999-2000
MHNT-VT-1328	Taubatherium paulacoutoi	Pisiforme esquerdo incompleto	1999-2000
MHNT-VT-1329	Taubatherium paulacoutoi	Magnum esquerdo incompleto	1999-2000
MHNT-VT-1330	Taubatherium paulacoutoi	Unciforme esquerdo incompleto	1999-2000
MHNT-VT-1331	Taubatherium paulacoutoi	Cuneiforme esquerdo completo	1999-2000
MHNT-VT-1332	Taubatherium paulacoutoi	Lunar direito completo	1999-2000
MHNT-VT-1333	Taubatherium paulacoutoi	Escafoide direito completo	1999-2000
MHNT-VT-1334	Taubatherium paulacoutoi	Unciforme direito incompleto	1999-2000
MHNT-VT-1335	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal IV direito completo	1999-2000
MHNT-VT-1336	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal III direito completo	1999-2000
MHNT-VT-1337	Taubatherium paulacoutoi	Trapezoide direito completo	1999-2000
MHNT-VT-1338	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de metacarpal IV esquerdo	1999-2000
MHNT-VT-1340	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	1999-2000
MHNT-VT-1343	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	1999-2000
MHNT-VT-1344	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	1999-2000
MHNT-VT-1345	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	1999-2000
MHNT-VT-1346	Taubatherium paulacoutoi	Epífise distal de ulna esquerda (processo estiloide)	1999-2000
MHNT-VT-1353	Taubatherium paulacoutoi	Patela esquerda	1999-2000
MHNT-VT-1354	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de astrágalo direito	1999-2000

MHNT-VT-1358	Taubatherium paulacoutoi	Calcâneo esquerdo incompleto	1999-2000
MHNT-VT-1362	Taubatherium paulacoutoi	Epífise distal de ulna esquerda (processo estiloide)	1999-2000
MHNT-VT-1363	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de diáfise de úmero esquerdo	1999-2000
MHNT-VT-1364	Taubatherium paulacoutoi	Epífise proximal incompleta de úmero direito (indivíduo jovem)	1999-2000
MHNT-VT-1367	Taubatherium paulacoutoi	Epífise proximal incompleta de úmero esquerdo (indivíduo jovem)	1999-2000
MHNT-VT-1373	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise distal de fêmur esquerdo	1999-2000
MHNT-VT-1374	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de epífise distal de úmero direito	1999-2000
MHNT-VT-1375	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	1999-2000
MHNT-VT-1381	Taubatherium paulacoutoi	Ulna direita incompleta	1999-2000
MHNT-VT-1382	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	2000
MHNT-VT-1384	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	2000
MHNT-VT-1386	Taubatherium paulacoutoi	Astrágalo esquerdo incompleto	2000
MHNT-VT-1387	Taubatherium paulacoutoi	Úmero esquerdo incompleto (falta porção proximal e parte da epífise distal)	2000
MHNT-VT-1388	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	1998
MHNT-VT-1389	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	1998
MHNT-VT-1390	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1998
MHNT-VT-1391	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de metacarpal II direito incompleto (falta metade distal)	1997
MHNT-VT-1420	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra incompleta (C7? ou T1?)	1998
MHNT-VT-1422	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal IV direito incompleto (falta porção distal)	1998
MHNT-VT-1424	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal III esquerdo completo	1998
MHNT-VT-1425	Taubatherium paulacoutoi	Patela direita	1998
MHNT-VT-1427	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de tíbia esquerda	1998
MHNT-VT-1428	Taubatherium paulacoutoi	Cuneiforme esquerdo completo	1998
MHNT-VT-1443	Taubatherium paulacoutoi	Áxis quase completo (falta processo odontoide), C3 quase completa, C4 quase completa, vérteba torácica quase completa (T1), sete vértebras torácicas.	agosto/1999
MHNT-VT-1473	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal V direito completo	1º sem/2006
MHNT-VT-1474	Taubatherium paulacoutoi	Astrágalo direito completo	1º sem/2006
MHNT-VT-1478	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal II direito completo	1º sem/2006
MHNT-VT-1479	Taubatherium paulacoutoi	Navicular esquerdo incompleto	1º sem/2006

MHNT-VT-1480	Taubatherium paulacoutoi	Pisiforme esquerdo completo	1º sem/2006
MHNT-VT-1482	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta	1º sem/2006
MHNT-VT-1483	Taubatherium paulacoutoi	Cuboide direito completo	1º sem/2006
MHNT-VT-1484	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal IV direito completo	1º sem/2006
MHNT-VT-1485	Taubatherium paulacoutoi	Epífise distal de fêmur esquerdo	1º sem/2006
MHNT-VT-1486	Taubatherium paulacoutoi	Sacro incompleto (três vértebras sacrais anquilosadas)	1º sem/2006
MHNT-VT-1487	Taubatherium paulacoutoi	Porção proximal de ulna direita	1º sem/2006
MHNT-VT-1488	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	1º sem/2006
MHNT-VT-1489	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de úmero direito	1º sem/2006
MHNT-VT-1492	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	1º sem/2006
MHNT-VT-1493	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento distal de escápula esquerda	1º sem/2006
MHNT-VT-1494	Taubatherium paulacoutoi	Sacro incompleto (três vértebras sacrais anquilosadas)	1º sem/2006
MHNT-VT-1495	Taubatherium paulacoutoi	Ectocuneiforme direito completo	1º sem/2006
MHNT-VT-1496	Taubatherium paulacoutoi	Rádio esquerdo quase completo (falta epífise distal)	1º sem/2006
MHNT-VT-1498	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	1º sem/2006
MHNT-VT-1499	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	1º sem/2006
MHNT-VT-1539	Taubatherium paulacoutoi	Patela direita	2º sem/2006
MHNT-VT-1760	Taubatherium paulacoutoi	Lunar direito incompleto	2007
MHNT-VT-1762	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C2 – Áxis)	2007
MHNT-VT-1763	Taubatherium paulacoutoi	Região auditiva	2007
MHNT-VT-1764	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	2007
MHNT-VT-1767	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fíbula direita	2007
MHNT-VT-1768	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fíbula esquerda	2007
MHNT-VT-1770	Taubatherium paulacoutoi	Região auditiva	20.08.2006
MHNT-VT-1771	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de rádio direito	2007
MHNT-VT-2018	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C3?)	dezembro/2002
MHNT-VT-2044	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical (C5) quase completa (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	2011
MHNT-VT-2045	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical quase completa (C4? anômala ou C5) (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	2011

MHNT-VT-2046	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra incompleta (C6?) (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2047	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2048	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2049	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica (T1?) (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2050	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de vértebra torácica (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2051	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2052	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2053	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2054	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2056	Taubatherium paulacoutoi	Ulna direita incompleta – porção distal (falta extremidade proximal) (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074	2011
		são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2057	Taubatherium paulacoutoi	Rádio direito incompleto – extremidade distal (Falta porção proximal) (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074	2011
		são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2058	Taubatherium paulacoutoi	Úmero esquerdo (quase completo) (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre	2011
		si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2059	Taubatherium paulacoutoi	Tíbia direita – porção proximal e distal (falta 1/3 de diáfise para emendar) (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-	2011
		2074 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2060	Taubatherium paulacoutoi	Fíbula direita – ½ proximal (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2061	Taubatherium paulacoutoi	Tíbia esquerda – ½ distal (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2062	Taubatherium paulacoutoi	Fíbula esquerda – 2/3 distais (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2063	Taubatherium paulacoutoi	Úmero direito – 2 fragmentos não emendados (porção proximal com epífise incompleta e fragmento de diáfise) (os	2011
		números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao	
		mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2064	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal II direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2065	Taubatherium paulacoutoi	Metacarpal III direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2066	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal III direito incompleto (extremidade proximal) (os números de MHNT-VT-2044 à MHNT-VT-2074 são	2011
		segmentos relacionados entre si, provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	

MHNT-VT-2067	Taubatherium paulacoutoi	Lunar direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2068	Taubatherium paulacoutoi	Magnum direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2069	Taubatherium paulacoutoi	Pisiforme direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2070	Taubatherium paulacoutoi	Cuneiforme direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2071	Taubatherium paulacoutoi	Trapézio direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2072	Taubatherium paulacoutoi	Trapezoide direito completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
		provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2073	Taubatherium paulacoutoi	Pisiforme esquerdo completo (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si,	2011
	,	provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	
MHNT-VT-2074	Taubatherium paulacoutoi	Hemimandíbula esquerda (os números de MHNT-VT-2044 a MHNT-VT-2074 são segmentos relacionados entre si.	2011
-	,	provavelmente pertencentes ao mesmo indivíduo)	-
MHNT-VT-2080	Taubatherium paulacoutoi	Fêmur esquerdo incompleto (falta porção distal)	2011
			2011
MHN1-V1-2081	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de femur direito	2011
MHNT-VT-2082	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de úmero direito	2011
MHNT-VT-2083	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de úmero direito (indivíduo jovem)	2011
MHNT-VT-2084	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fêmur esquerdo	2009
MHNT-VT-2085	Taubatherium paulacoutoi	Extremidade distal de fêmur direito	2010
MHNT-VT-2086	Taubatherium paulacoutoi	Cabeça femural	2008
MHNT-VT-2087	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento proximal de ulna direita	2000
MHNT-VT-2088	Taubatherium paulacoutoi	Calcâneo direito quase completo	2014
MHNT-VT-2089	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal quase completa	2014
MHNT-VT-2091	Taubatherium paulacoutoi	Falange distal (ungueal) completa	2014
MHNT-VT-2093	Taubatherium paulacoutoi	Falange média (intermediária) completa	Fev/2015
MHNT-VT-2094	Taubatherium paulacoutoi	Metatarsal V direito completo	Fev/2015
MHNT-VT-2095	Taubatherium paulacoutoi	Porção distal de metacarpal III direito (falta metade proximal)	1999
MHNT-VT-2096	Taubatherium paulacoutoi	Fragmento de metacarpal III esquerdo? (Faltam as extremidades proximal e distal)	1999
MHNT-VT-2097	Taubatherium paulacoutoi	Falange proximal completa	2015
MHNT-VT-2098	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra lombar incompleta – indivíduo jovem	2015

MHNT-VT-2099	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	2015
MHNT-VT-2100	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	2015
MHNT-VT-2101	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	2015
MHNT-VT-2102	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra torácica incompleta	2015
MN-4115-V	Taubatherium paulacoutoi	Vértebra cervical incompleta (C1 – Atlas)	

## **ANEXO 02**

Relação do material fóssil utilizado para comparação direta; procedente de outras localidades da América do Sul. Classificado por ordem alfabética crescente das Instituições, em seguida pela sequência crescente do número de tombo.

Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Procedência
AMNH 35A	Pyroterium romeroi	P4 superior direito	Argentina
AMNH 171	Scarrittia canquelensis	Incisivo (I2) superior esquerdo	Argentina
AMNH 3207	Pyrotherium romeroi	Réplica de crânio completo	Argentina
AMNH 9167	Thoatherium sp.	Fragmento de palato e pos-crânio	Argentina
AMNH 11727	Pyrotherium romeroi	Réplica de mandíbula, dentes, astrágalo e calcâneo	Argentina
AMNH 14148	Pyrotherium romeroi	Ramo mandibular esquerdo sem dentes	Argentina
AMNH 14486	Thoatherium crepidatum	Réplica de crânio e mandíbula	Argentina
AMNH 29612	Scarrittia canquelensis	Mandíbula	Argentina
AMNH 29613	Scarrittia canquelensis	Palato	Argentina
AMNH 29614	Scarrittia canquelensis	Crânio	Argentina
AMNH 29615	Scarrittia canquelensis	Dentição superior direita e esquerda	Argentina
AMNH 29616	Scarrittia canquelensis	Dentes superiores, dentes inferiores e ossos tarsais	Argentina
AMNH 29619	Scarrittia canquelensis	Molar superior	Argentina
AMNH 29624	Scarrittia canquelensis	Fragmentos dentários e ossos do pé	Argentina
AMNH 29625	Scarrittia canquelensis	Dentes superiores pós-caninos	Argentina
AMNH 29626	Scarrittia canquelensis	Elementos tarsais	Argentina

AMNH 29627	Scarrittia canquelensis	Fragmentos de mandíbula	Argentina
AMNH 29628	Scarrittia canquelensis	Mandíbula com p4-m3	Argentina
AMNH 29629	Scarrittia canquelensis	Dentição superior	Argentina
AMNH 29630	Scarrittia canquelensis	Dentes	Argentina
AMNH 107609	Scarrittia canquelensis	Fragmento de maxila direita	Argentina
AMNH 107662	Colombitherium tolinense	Réplica do tipo – fragmento de maxila direita com P3-M3	Colômbia
AMNH FM 29595	Scarrittia canquelensis	Vértebra e dois ossos do ouvido	Argentina
AMNH FM11727	Pyrotherium sorondoi	Réplica de mandíbula, presas, astrágalo e calcâneo	Argentina
AMNH FM11728	Pyrotherium romeroi	Réplica de incisivo inferior	Argentina
AMNH FM11729	Pyrotherium romeroi	Réplica de pé	Argentina
AMNH FM29553	Pyrotherium sorondoi	Mandíbula inferior esquerda com c, m1-3; fragmento direito; c, m	Argentina
AMNH FM29567	Scarrittia canquelensis	Fragmento de mandíbula	Argentina
AMNH FM29568	Scarrittia canquelensis	Fragmento de mandíbula	Argentina
AMNH FM29569	Scarrittia canquelensis	Dois molares	Argentina
AMNH FM29581	Scarrittia canquelensis	Crânio	Argentina
AMNH FM29582	Scarrittia canquelensis	Ossos tarsais e metatarsais	Argentina
AMNH FM29583	Scarrittia canquelensis	Vários ossos associados ao mesmo indivíduo: vértebras cervicais, dorsais, parte da escápula, crânio e mandíbula	Argentina
AMNH FM29584	Scarrittia canquelensis	Crânio	Argentina
AMNH FM29585	Scarrittia canquelensis	Vários ossos associados ao mesmo indivíduo: Ossos do pé, vértebras, fragmentos pós-crânio, costelas, escápula, fêmur	Argentina
AMNH FM29592	Scarrittia canquelensis	Parte da mandíbula	Argentina
AMNH FM29593	Scarrittia canquelensis	Pálato	Argentina
AMNH FM29594	Scarrittia canquelensis	Pálato	Argentina
AMNH FM29598	Scarrittia canquelensis	Carpo e Tarso	Argentina
AMNH FM29599	Scarrittia canquelensis	Parte da dentição superior e inferior	Argentina
MACN-10-903	Propyrotherium	Pré-molar e incisivo	Argentina
MACN-52-286	Pyrotherium romeroi	Molar inferior direito (m2)	Argentina
MACN-52-299	Pyrotherium romeroi	Pré-molar inferior bastante fragmentado	Argentina
MACN-A-11-119	Scarrittia?	Molar inferior direito (m3)	Chubut/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-A-52-531	Ancylocoelus lentus	Molar superior direito (M3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-544	Leontinia gaudryi	Incisivo caniniforme	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-551	Ancylocoelus minor	Molares superiores (M2 e M3 direitos e M3 esquerdo)	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
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-52-562	Ancylocoelus frequens	Fragmento mandibular esquerdo com P3-M3 e hemimandíbula direita com P3-M3	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-562	Ancylocoelus frequens	Molar inferior direito (m3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-563	Ancylocoelus frequens	Fragmento mandibular esquerdo com P2-M3	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-565	Ancylocoelus frequens	Molar superior esquerdo (M2)	Argentina
MACN-A-52-570	Leontinia gaudryi	Fragmento mandibular esquerdo com vários dentes preservados	Chubut/Argentina
MACN-A-52-573	Leontinia gaudryi	Crânio completo com toda a série dentária superior	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-52-576	Colpodon distinctus	Molares superiores esquerdos (Dm2-4)	Chubut/Argentina
MACN-A-52-577	Homalodotherium? tertiaria	Pré-molar	Chubut/Argentina
MACN-A-52-578	Homalodotherium? tertiaria	Pré-molar	Chubut/Argentina
MACN-A-52-593	Ancylocoelus frequens	Incisivos superiores	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-599	Ancylocoelus frequens	Molar inferior esquerdo (M3)	Santa Cruz/Argentina
MACN-A-52-601	Pyrotherium romeroi	Mandíbula completa com todas séries dentárias (direita e esquerda)	Argentina
MLP-54-VIII-16-7	Ancylocoelus sp.	Fragmento de maxilar direito com P3?-4?	Santa Cruz/Argentina
MLP-55-VIII-10-30	Ancylocoelus?	Fragmento de maxilar esquerdo com P2?-3? ou P3?-4?	Chubut/Argentina
MLP-73-VII-1-3	Scarrittia sp.	Fragmento de crânio com P2-M3 esquerdos	Chubut/Argentina
MLP-93-XI-20-14	Leontiniidae indet.	Fragmento mandibular direito com m3	Argentina
MLP-93-XI-21-48	Ancylocoelus sp.	Pré-molar superior direito bastante fragmentado	Chubut/Argentina
MLP-94-XII-1-1	<i>Leontinia</i> sp.	Crânio com séries dentárias quase completas (tanto direita como esquerda)	Chubut/Argentina

MLP-95-III-10-43	Pyrotherium romeroi	Molar superior (M3) e pré-molar inferior direito (p3)	Argentina
MLP-95-III-10-54	Leontiniidae indet.	Incisivo inferior direito (i3) e um incisivo superior esquerdo (i2? ou i3?)	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

## **ANEXO 03**

Relação do material fóssil comparado por meio de fotografias; procedente de outras localidades da América do Sul. Classificado por ordem alfabética crescente das Instituições, em seguida pela sequência crescente do número de tombo.

Instituição e número de tombo	Táxon	Material	Procedência
MNHN DES 127	Pyrotherium romeroi	Tíbia esquerda	Argentina
MNHN DES 131	Pyrotherium romeroi	Diáfise de rádio	Argentina
MNHN DES 133	Pyrotherium romeroi	Extremidade distal de úmero esquerdo	Argentina
MNHN DES 134	Pyrotherium romeroi	Ulna esquerda	Argentina
MNHN DES 135	Pyrotherium romeroi	Ulna direita incompleta	Argentina
MNHN DES 136	Pyrotherium romeroi	Epífise distal de úmero direito	Argentina
MNHN DES 137	Pyrotherium romeroi	Epífise distal de úmero esquerdo	Argentina
MNHN DES 139	Pyrotherium romeroi	Vértebra lombar	Argentina
MNHN DES 140	Pyrotherium romeroi	Axis	Argentina
MNHN DES 141	Pyrotherium romeroi	Axis	Argentina
MNHN DES 142	Pyrotherium romeroi	Atlas	Argentina
MNHN DES 143	Pyrotherium romeroi	Atlas	Argentina
MNHN DES 144	Pyrotherium romeroi	Atlas	Argentina
MNHN DES 145	Pyrotherium romeroi	Atlas	Argentina
MNHN DES 146	Pyrotherium romeroi	Fragmento de mandíbula esquerda	Argentina
MNHN DES 1181	Pyrotherium romeroi	Cuboide	Argentina

MNHN DES 1160	Pyrotherium romeroi	Patela esquerda incompleta	Argentina
MNHN DES 1163	Pyrotherium romeroi	Réplica de astrágalo esquerdo incompleto	Argentina
MNHN DES 1166	Pyrotherium romeroi	Piramidal esquerdo	Argentina
MNHN DES 1169	Pyrotherium romeroi	Piramidal esquerdo	Argentina
MNHN DES 1170	Pyrotherium romeroi	Navicular	Argentina
MNHN DES 1171	Pyrotherium romeroi	Patela direita	Argentina
MNHN DES 1172	Pyrotherium romeroi	Astrágalo incompleto esquerdo	Argentina
MNHN DES 1174	Pyrotherium romeroi	Astrágalo esquerdo	Argentina
MNHN DES 1177	Pyrotherium romeroi	Semilunar	Argentina
MNHN DES 1178	Pyrotherium romeroi	Falange	Argentina
MNHN DES 1179	Pyrotherium romeroi	Patela esquerda incompleta	Argentina
MNHN DES 1180	Pyrotherium romeroi	Patela esquerda incompleta	Argentina
MNHN DES 1181	Pyrotherium romeroi	Cuboide	Argentina
MNHN DES 1182	Pyrotherium romeroi	Patela esquerda incompleta	Argentina
MNHN DES 1187	Pyrotherium romeroi	Epífise distal da tíbia	Argentina
MNHN DES (em número)	Pyrotherium romeroi	Astrágalo esquerdo incompleto	Argentina
MNHN DES (sem número)	Pyrotherium romeroi	Antebraço (rádio e ulna) direito incompleto	Argentina
MNHN DES (sem número)	Pyrotherium romeroi	Antebraço (rádio e ulna) incompleto	Argentina
MNHN DES (sem número)	Pyrotherium romeroi	Astrágalo esquerdo incompleto	Argentina
MNHN DES (sem número)	Pyrotherium romeroi	Antebraço (rádio e ulna) direito incompleto	Argentina
YPM-PU 168 (v-3)	Pyrotheria	Ossos de pós-crânio todos misturados e não identificados, fragmento de fêmur distal	Bolívia
YPM-PU 2308 (v-1)	Pyrotheria	Fragmento de fêmur distal (direito ?)	Bolívia
YPM-PU 1821	Pyrotheria	Pisiforme?	Bolívia
YPM-PU 2307 (V-12/3)	Pyrotheria	Porção proximal de tíbia direita	Bolívia
YPM-PU 5532	Pyrotheria	Corpo vertebral cervical?	Bolívia
YPM-PU 5531	Pyrotheria	Corpo vertebral	Bolívia
YPM-PU 5534	Pyrotheria	Corpo vertebral	Bolívia
YPM-PU 5820	Pyrotheria	Corpo vertebral	Bolívia

YPM-PU 2134 (v-12/3)	Pyrotheria	Astrágalo direito incompleto	Bolívia
YPM-PU 24992	Pyrotheria	Astrágalo esquerdo completo	Bolívia
YPM-PU 5852 (V-31)	Pyrotheria	Fragmento distal de tíbia esquerda	Bolívia
YPM-PU 5527	Pyrotheria	Porção distal de rádio e ulna fusionados	Bolívia
YPM-PU 20693 (TIPO)	Pyrotherium macfaddenni	Palato + dentes	Bolívia
YPM-PU 21989	Pyrotheria	Fragmento de maxila superior com P2-P3 direitos, P3 esquerdo e apenas as raízes de P2 aparecem dentro dos alvéolos	Bolívia
YPM-PU 20684	Pyrotheria	Ramo mandibular direito com sínfise mandibular contendo os dois incisivos inferiores + p3-m3 direitos e fragmento mandibular esquerdo com m1-m3 e dente p3 esquerdo solto do fragmento + fragmento de incisivo superior	Bolívia
YPM-PU 20683	Pyrotheria	Pré-maxila com dentes superiores incisivos	Bolívia