

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**

Ficha Catalográfica

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 Wallace

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 Wallace, 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

Capítulo I	
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
1.2.1. A Bacia de Taubaté: aspectos geológicos e paleontológicos	08
1.2.2. Breve histórico das pesquisas em mamíferos fósseis da Bacia de 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 II	
Descrição do esqueleto de <i>Taubatherium paulacoutoi</i> Soria & Alvarenga, 1989	29
1. Introdução	29
2. Objetivo	32
3. Materiais e Métodos	32
4. Resultados e Discussão	35
5. Conclusões	93
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
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

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
1.2.1. A Bacia de Taubaté: aspectos geológicos e paleontológicos	08
1.2.2. Breve histórico das pesquisas em mamíferos fósseis da Bacia de 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) constataram 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, Phorusracidae 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 (*Toxodon* 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 preguiças 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 Istmo 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 *Onhippidium*), 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 Platyrrhini, 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 Platyrrhini 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 pólenes 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.

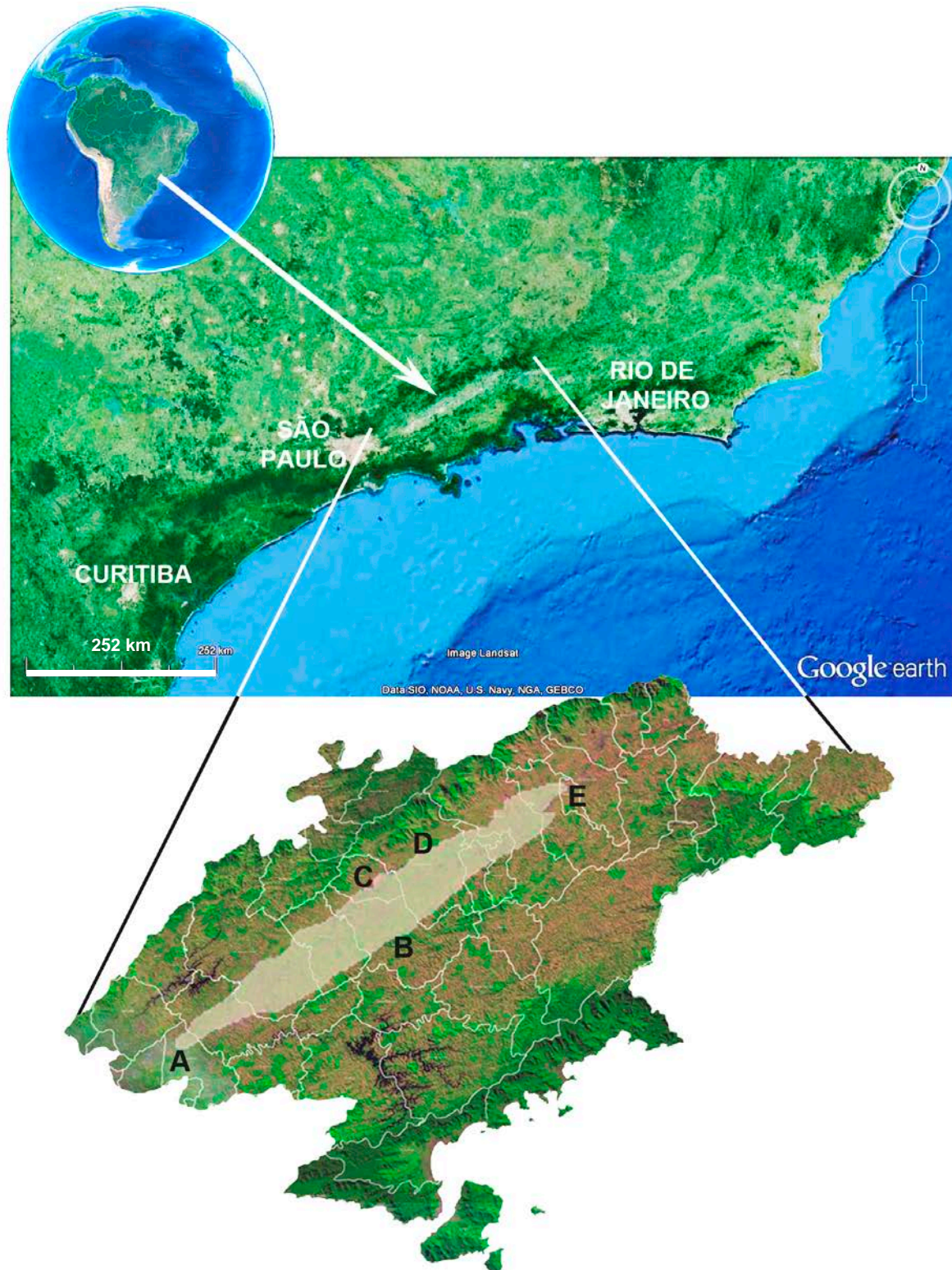


Fig. 01. Localização geográfica da Bacia de Taubaté. Modificado de Couto-Ribeiro (2010) utilizando imagens do *Google Earth*. As letras indicam a localização de cinco municípios do Vale do Paraíba: **A**=Jacareí, **B**=Taubaté, **C**=Tremembé, **D**=Pindamonhangaba e **E**=Cachoeira Paulista. A barra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

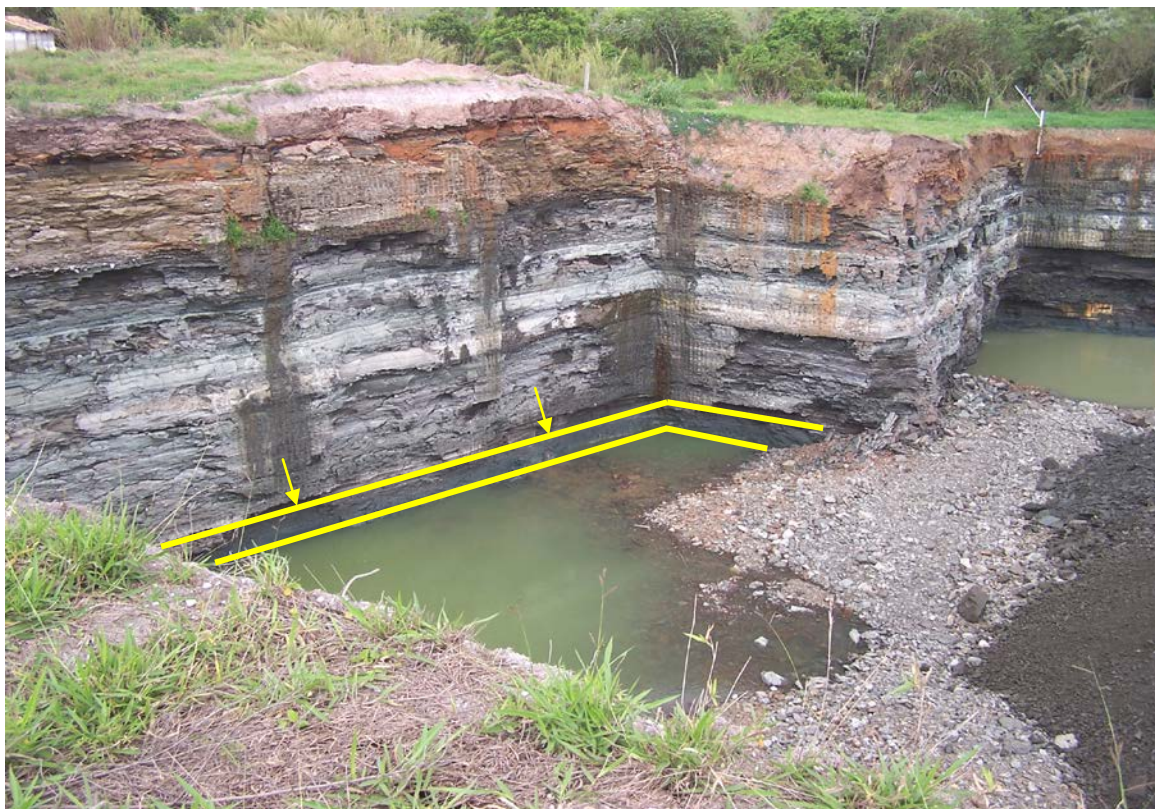


Fig. 02. Frente de exploração da Fazenda Santa Fé (2011). Na foto é possível observar as camadas de folhelho que compõem a Formação Tremembé e abaixo dessas, entre as linhas amarelas, o nível visível que contém a argila montmorilonítica. As flechas indicam o limite entre o folhelho ("xisto", acima da 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 palinórfos 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 pólenes 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 (Morrays, 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 & Mezzalana, 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	
	PORIFERA
Porifera indet.	
	MOLLUSCA
GASTROPODA	
Lymnaeidae	
<i>Lymnaea</i> sp.	
Planorbidae	
<i>Biomphalaria</i> sp.	
	CRUSTACEA
Podocopidae indet.	
<i>Tremembeglypta saadi</i> Galego & Mesquita, 2000	
DECAPODA	
Caridea	
Palaemonidae	
<i>Propalaemon longispinata</i> Martins-Neto & Mezzalira, 1991	
<i>Pseudocaridinella tremembeensis</i> (Beurlen, 1950)	
<i>Bechleja robusta</i> Martins-Neto & Mezzalira, 1991	
ISOPODA	
Cirolanidae	
<i>Palaega tremembeensis</i> Martins-Neto, 2001	
	INSECTA
LEPIDOPTERA	
Pyralidae	
<i>Petisca dryellina</i> Martins-Neto, 1998	
Cossidae	
<i>Kleopathra noctodiva</i> Martins-Neto, 1998	
<i>Kleopathra nemogypsia</i> Martins-Neto, 1998	
Noctuidae	
<i>Philodarchia cigana</i> Martins-Neto, 1998	
Nymphalidae	
<i>Archaeolycorea ferrerae</i> Martins-Neto, 1989	
<i>Archaeolycorea</i> sp.	
<i>Neorinella garciae</i> Martins-Neto, Kucera-Santos, Vieira & Fragoso, 1993	
Nepticulidae	
<i>Nepticula? almeidae</i> Martins-Neto, 1989	
Gracillariidae	
<i>Phyllonoryctes? oliveirae</i> Martins-Neto, 1989	

HETEROPTERA

Pentatomidae

Taubatecoris quadratiformis Martins-Neto, 1997

Veliidae

Palaeohebrus tremembeensis Martins-Neto, 1997

Corixidae

Taubarixa macrocelata Martins-Neto, 1998

Taaborixella santosae (Martins-Neto, 1989)

Taaborixiellopsis breviclavata Martins-Neto, 1998

DIPTERA

Hybotidae

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)

Megacheiroduon 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

Brasilogyys 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

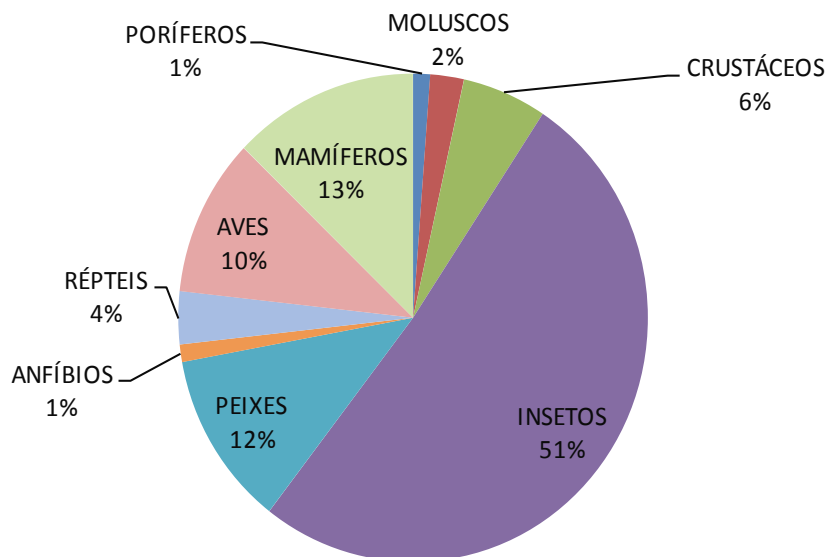


Gráfico 1. Diversidade conhecida da paleofauna de invertebrados e vertebrados da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté).

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 restringiram-se 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 às daquelas 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

Espécie 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 Protheroheriidae, 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 Protheroheriidae 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 notohípideo 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 descritos, 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. macfaddenii*) 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.

CAPÍTULO II

Descrição do esqueleto de <i>Taubatherium paulacoutoi</i> Soria & Alvarenga, 1989	29
1. Introdução	29
2. Objetivo	32
3. Materiais e Métodos	32
4. Resultados e Discussão	35
5. Conclusões	93

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 cingulo 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 sul-americanos. 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 *Itaboraiterium 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), *Colpodon antucoensis* (Chile), *Colpodon distinctus* (Argentina), *Coquenia bondi* (Argentina), *Martinmiguelia fernandesi* (Argentina), *Huilatherium pluriplicatum* (Colômbia) e *Gualta cuyana* (Argentina). *Taubatherium major* 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

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”.

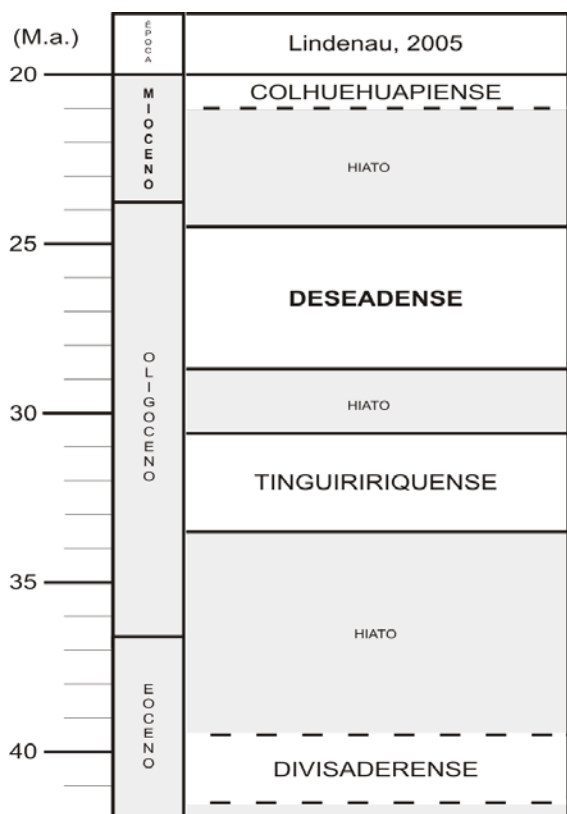


Fig. 04. Cronologia das Idades-Mamíferos-Terrestres da América do Sul com base em Lindenau (2005). Modificado de Couto-Ribeiro (2010).

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 caracteres 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 perióstio espesso e muito vascularizado. Em oposição, os adultos possuem superfície óssea mais lisa e livre de ranhuras, o que indica que o perióstio que recobria a superfície do osso era delgado, menos vascularizado e com menor atividade.

Elementos (completos ou fragmentados)	Quantidade (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.

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 predação 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); tibia 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 - Casamaiorensense 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 hipóteses 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 macfaddenii*).

Tab. 23. Táxons incluídos na ordem Pyrotheria.

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

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. macfaddenii*).

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. macfaddenii* e uma diferença maior de *P. romeroi*. Este registro contribui ainda e de forma muito significativa para discussão da idade da Fm. Tremembé, uma vez *Pyrotherium macfaddenii* procedente de sedimentos datados de 27 a 24 milhões de anos na Bolívia (La Salla).

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

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 atuais encontram-se nas 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 macfaddenii* (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 família; o pirotério da Fm. Tremembé mostra semelhanças 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

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 ruminator 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. macfaddenii* (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

- 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 Marília 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 Paleontología*, 438-450.
- Bonaparte, J.F. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. In: IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (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. Eocene 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 Liptopterna (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 Lumbra (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 Sciences*, 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 tardío 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-Chebouldaëff, M. & Suguio, K. 1985. Etude palynologique de la Formation Tremembé, Tertiaire du Bassin de Taubaté (Etat de São Paulo, Brésil) d'après les échantillons 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 López 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 Janeiro, 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. & Mezzalana, 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: Satirinae) 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 Neotropical 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 tectogênicas 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 America. 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.
- Morrays, 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 Phorusrhacids, 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 paléobiogéographiques. In: Buffetaut, E.; Janvier, P.; Rage, J.C. and Tassy, P. (eds). *Phylogénie et paléobiogéographie*. 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-Sorucu, 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 paleogeography 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 sucesión de las edades-mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos 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 recent 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 Itaboraí, 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' Geologica*, 8,5-31.
- Paula-Couto, C. & Mezzalana, 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 terrains de la partie australe du Brésil, et sur les soulèvements 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. & Marensi, 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 paleobathymetry 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.
- Vivalvi, 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 Eocene-Oligocene transition in Central North America. *Nature*, 445: 639-642.