

Ricardo Mendonça

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

**São Paulo**

**2007**

Ricardo Mendonça

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

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

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Elizabeth Höfling

São Paulo

2007

## Ficha Catalográfica

Mendonça, R.

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

104 p.

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

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

Comissão Julgadora:

---

Profª. Dra. Elizabeth Höfling

## Dedicatória

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

## Agradecimentos

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

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

# ÍNDICE

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

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

## RESUMO

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

## ABSTRACT

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

## **1. Introdução**

### **1.1 Ordem Notoungulata Roth, 1903**

#### **1.1.1 Caracterização, distribuição cronológica e geográfica**

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

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

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

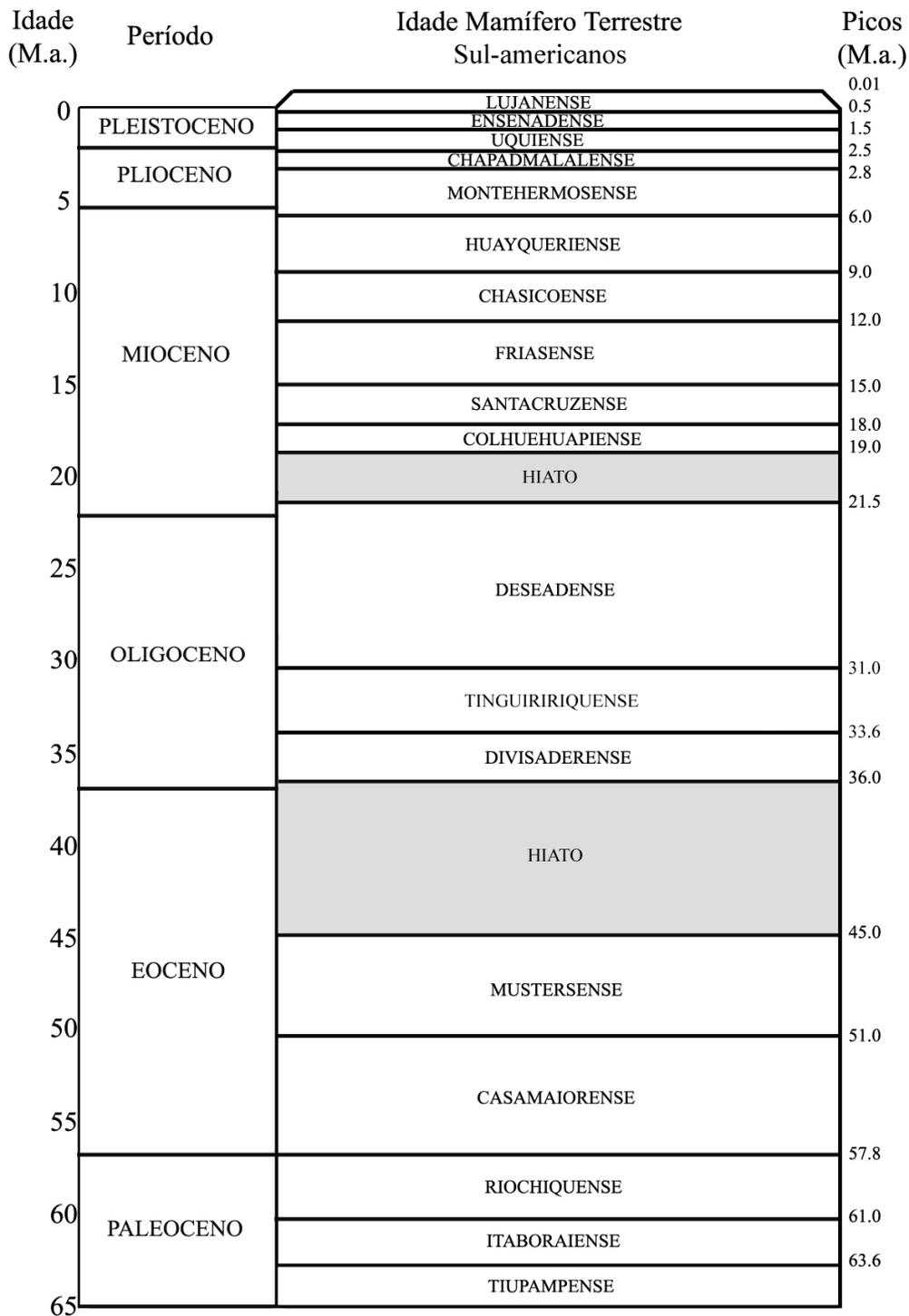
RIBEIRO (1994) observa que os notoungulados já estavam claramente diferenciados no Paleoceno Médio e poderiam, talvez, já estar presentes no Cretáceo Superior. Com segurança os notoungulados mais antigos estão bem representados no Paleoceno Médio a Superior da Formação Itaboraí do Estado do Rio de Janeiro,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

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

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

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

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



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

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

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

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

## **1.2 Subordem Toxodontia (Owen, 1853)**

### **1.2.1 Caracterização e distribuição cronológica**

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

**Tabela 1.** Distribuição temporal das famílias de Toxodontia

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

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

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

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

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

### **1.3 Família Toxodontidae (Owen, 1845)**

#### **1.3.1 Caracterização**

A família Toxodontidae Owen, 1845 é caracterizada pelo crânio com meato auditivo em nível bastante elevado e dentes com coroa totalmente alta (hipsodontia completa). A região cervical é curta, ao contrário das regiões dorsal e lombar, o que confere um tórax longo aos animais. Dentição completa com I<sup>2</sup> e I<sub>3</sub>, transformados em colmilhos, canino pequeno, rudimentar ou ausente. Molares curvados para dentro e com esmalte desprovido de cobertura de cimento. Devido a características cranianas, como a altura do meato auditivo, tais animais são considerados semelhantes aos atuais hipopótamos quando em referência aos hábitos, sendo desta forma, associados a ambientes úmidos como rios e lagos (OWEN, 1897; PAULA COUTO, 1979; ZURITA & LUTZ, 2002). UBILLA (1985) considera o gênero tipo da família (*Toxodon*) como indicador de um ecossistema aberto e de planícies secas da Formação Sopa no

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

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

**Tabela 2.** Subfamílias e gêneros de Toxodontidae

| Subfamília                          | Gêneros                                             | Último Registro do Gênero |
|-------------------------------------|-----------------------------------------------------|---------------------------|
| Nesodontinae                        | <i>Adinotherium</i> Ameghino, 1887                  | Mioceno                   |
|                                     | <i>Nesodon</i> Owen, 1846                           | Plioceno                  |
|                                     | <i>Palyeidodon</i> Roth, 1898                       | Mioceno                   |
|                                     | <i>Posnanskytheium</i> Liendo Lazarte, 1943         | Plioceno                  |
|                                     | <i>Proadinotherium</i> Ameghino, 1895               | Mioceno Inferior          |
| Toxodontinae                        | <i>Alitoxodon</i> Rovereto, 1914                    | Plioceno                  |
|                                     | <i>Andinotoxodon</i> Madden, 1991                   | Mioceno Superior          |
|                                     | <i>Calchaquitherium</i> Nasif <i>et. al.</i> , 2000 | Mioceno                   |
|                                     | <i>Ceratoxodon</i> Ameghino, 1907                   | Pleistoceno               |
|                                     | <i>Chapmalodon</i> Mercerat, 1917                   | Plioceno                  |
|                                     | <i>Dinotoxodon</i> Mercerat, 1895                   | Plioceno                  |
|                                     | <i>Eutomodus</i> Ameghino, 1889                     | Plioceno                  |
|                                     | <i>Gyrinodon</i> Hopwood, 1928                      | Plioceno                  |
|                                     | <i>Hemixotodon</i> Cabrera & Kraglievich, 1931      | Mioceno                   |
|                                     | <i>Hoffstetterius</i> Sant-Andre, 1993              | Mioceno                   |
| <i>Hyperotoxodon</i> Mercerat, 1895 | Mioceno                                             |                           |

---

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

---

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

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

A **subfamília Haplodontheriinae** Ameghino, 1907 é caracterizada por seus representantes possuírem o crânio provido de protuberâncias ósseas, dentes hipsodontes (de coroa alta) e hipselodontes (com raiz aberta). I<sup>1-2</sup> comprimidos na grande maioria dos casos, P<sup>3-4</sup> sem sulco lingual de esmalte, ainda que às vezes com

um pequeno sulco. Molares superiores com metalofo em forma de coluna saliente e o sulco de esmalte lingual sem ramo posterior. Sínfise mandibular muito estendida, chegando às vezes até ao nível de  $M_2$ . Molares inferiores com o sulco meta-entoconido atrofiado ou ausente, sendo o segundo (endo-hipoconulido) presente e profundo, ou com ambos sulcos ausentes, como em *Abothrodon* (PAULA COUTO, 1954b; PASCUAL, 1965; PATTERSON & PASCUAL, 1968).

Os membros da **subfamília Toxodontinae** Owen, 1845 apresentam o crânio com nasais altos, proporcionalmente curtos, sem protuberâncias ósseas para a implantação de cornos e com sua porção rostral espessa e rugosa. Forâmen infra-orbitário grande, situado atrás de um sulco muito destacado, órbitas com o diâmetro dorsoventral aproximadamente o dobro do rostroventral. Borda rostral das órbitas, freqüentemente, com uma apófise à frente ao lacrimal, região dos frontais plana e triangular, crista sagital curta, muito marcada nos animais adultos. Occipital com o diâmetro dorsoventral bem menor do que o lateral, com uma crista superior projetada caudalmente. Cêndilos occipitais grandes, apófise posglenóide rudimentar, apófises paraoccipitais largas, cavidade glenoidal muito larga transversalmente, palato triangular. Dentes totalmente hipsodontes e hipselodontes. Incisivos superiores fortemente arqueados e achatados,  $I^3$  ausente,  $C^1$  geralmente ausente,  $P^1$  geralmente presente só nas espécies mais basais e nos indivíduos jovens das mais derivadas, de secção circular e separado por um curto diastema de  $P^2$ ;  $P^{3-4}$  sempre com um sulco lingual de esmalte, menos marcado no  $P^3$ . Molares superiores sempre com um sulco posterior ao profundo sulco lingual, e com as faces externas geralmente côncavas. Região da sínfise mandibular larga e expandida lateralmente a partir do  $P_4$ . O  $C_1$  em geral, está presente, porém separado do  $I_3$ ,  $P_1$  ausente ou muito pequeno. Molares apresentando uma expressiva simplificação em sua estrutura, geralmente com dois sulcos linguais, porém o sulco meta-entoconido em algumas raras formas é reduzido a um simples sulco superficial. (COPE, 1897; PASCUAL, 1965; PATTERSON & PASCUAL,

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

### 1.3.2 Distribuição cronológica e geográfica

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

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

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

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

### 1.3.3 Gêneros de toxodontes pleistocênicos brasileiros e suas relações

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

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

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

## 1.4 Sistemática paleontológica

1.4.1. Subfamília TOXODONTINAE Owen, 1845

1.4.1.1 Gênero *Toxodon* Owen, 1837

*Toxodon platensis* Owen, 1837

Distribuição estratigráfica: do Plioceno ao final do Pleistoceno.

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

Diagnose revisada: P<sup>3-4</sup> com sulco médio de esmalte lingual. M<sup>1-3</sup> com ectolofó desprovido de cúspides, face lingual apenas com o protolofó e o metalofó separados por sulco, podendo se apresentar de maneira simples ou bifurcado em forma de “Y”. Os dentes M<sub>1-2</sub> são providos de duas dobras de esmalte lingual, delimitando o entoconido em posição mediana (OWEN, 1837).

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

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

#### 1.4.2 Subfamília HAPLODONTHERIINAE

##### 1.4.2.1 Gênero *Abothrodon* Paula Couto, 1944

##### *Abothrodon pricei* Paula Couto, 1944

Compreendendo uma única espécie, é baseada em um molar inferior esquerdo (M<sub>2</sub>?) e é considerada como uma das formas de Haplodontheriinae mais típicas por não possuir nenhum sulco de esmalte lingual. O gênero ainda permanece sem uma clara origem estratigráfica, apesar ter sido considerado, inicialmente, como um gênero do Plioceno Superior ou Pleistoceno, por associação com outros animais coletados nas proximidades, tais como gliptodontes, mastodontes e megatérios oriundos da região do Alto Rio Juruá, Acre (PAULA COUTO, 1944). No entanto, *Abothrodon*, atualmente, é considerado como pertencente ao horizonte Montehermosense Superior a Chapadmalalense (Plioceno) (PAULA COUTO, 1954b, BOND *et al.*, 1995).

##### 1.4.2.2 Gênero *Mixotoxodon* van Frank, 1957

##### *Mixotoxodon laensis* van Frank, 1957

Distribuição estratigráfica: Plioceno Superior? ao Pleistoceno.

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

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

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

#### 1.4.2.3 Gênero *Trigodonops* Kraglievich, 1931

*Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921)

Distribuição estratigráfica: Plioceno ao Pleistoceno Superior.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## 5. Conclusões

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

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

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

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

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

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

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

## 6. Referências bibliográficas

- ABUHID, V. S. CARVALHO, L. A.; AZEVEDO, M. A. 1998. Estudo dos toxodontídeos (Notoungulata, Toxodontia) na coleção de paleomastozoologia do Museu de Ciências Naturais da PUC Minas. *In: XII Jornada de Biologia*. Resumo 34.
- ANDRADE, A. P. U. 2003. Levantamento geológico, arqueológico e paleontológico do Rio Grande do Norte. *In: Resumos da Paleo 2003 – Nordeste (Natal – RN)*. p. 6.
- BAFFA, O.; BRUNETTI, A.; KARMANN, I.; NETO, C.M.D. 2000. ESR dating of a toxodon tooth from a Brazilian karstic cave. **Applied Radiation and Isotopes**, 52:1345-1349.
- BERGQVIST, L. P.; ABUHID, V. S.; GIUDICE, G. M. L. 2004. Mamíferos. *In: Carvalho, I. (ed.). Paleontologia*. 2ªed. p. 833-861. Rio de Janeiro. Ed Interciência.
- BERGQVIST, L. P.; GOMIDE, M.; CARTELLE, C.; CAPILLA, R. 1997 Faunas locais de mamíferos pleistocênicos de Itapipoca/Ceará, Taperoá/Paraíba e Campina Grande/Paraíba. Estudo comparativo, bioestratigráfico e paleoambiental. **Revista Universidade de Guarulhos – Geociências**, 2(6): 23-32.
- BOILINI, A. R. M.; BOND, M. 2004. Contribución al conocimiento del género *Toxodon* (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de la Provincia de Corrientes, Argentina. Universidad Nacional del Nordeste. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas.
- BOND, M.; CERDEÑO, E. P.; LÓPEZ, G. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. *In: Alberdi, M. T.; Leone, G.; Tonni, E. P. (eds.). Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el mediterráneo occidental*. p. 259-275. Madrid, Monografías del Museo de Ciências Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- BOND, M.; MADDEN, R. H.; CARLINI, A. A. 2006. A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco Formation (Upper Miocene) of Venezuela. **Journal of Systematic Paleontology**, 4(3): 285-291.
- BURMEISTER, G. 1866. Sobre el género *Toxodon*. **Anales de La Sociedad Paleontológica de Buenos Aires**, 16-17.
- CARTELLE, C. 1992. **Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ouroândia, BA, Brasil)**. Minas Gerais, 301 p. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais.
- CARTELLE, C. 1994. **Tempo passado: mamíferos do Pleistoceno de Minas Gerais**. Belo Horizonte, Editora Palco. 131p.
- CARTELLE, C. 2000. Pleistocene mammals of the cerrado and caatinga of Brazil. *In: Eisenberg, J. F.; Redford, K. H. (eds.). Mammals of the neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. p. 27-48. Chicago, University of Chicago Press.
- CIFELLI, R. L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. *In: Szalay, F. S.; Novacek, M. J.; McKenna, M. C. (eds.). Mammals phylogeny: Placentals*. p.195-216. New York, Verlag.

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

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

- MADDEN, R. H. 1997. A new toxodontid notoungulate. *In*: Flynn, J. J.; Madden, R. H.; Cifelli, R. (eds.). **Vertebrate paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia.** p. 345-354. Smithsonian books.
- MARSHALL, L. G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. *In*: Stehli, F. G.; Webb, S. D. (eds.). **The great American biotic interchange.** Plenum Press, New York.
- MATTHEW, W. D.; GRANGER, W. 1925. Fauna and correlation of the Gashato Formation of Mongolia. **American Museum Novitates**, 189: 1-12.
- MCKENNA, M. C.; BELL, S. K. 1997. **Classification of mammals: above the species level.** New York, Columbia University Press. 631p.
- MEAD, A. J. 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. **Paleobiology**, 26(4): 689-706.
- MENDONÇA, R.; ALVARENGA, H. no prelo. New records of *Toxodon* (Notoungulata, Toxodontidae) of Brazil. Resúmenes del XXIII Jornadas Argentinas de Paleovertebrados, 2007, Trelew, Chubut, Argentina. **Ameghiniana**.
- MENDOZA, M.; JANIS, C. M.; PALMQVIST, P. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. **Journal of Zoology of London**, 258: 223-246.
- MIRANDA RIBEIRO, A. 1927. Reivindicação de *Carolibergia* de Mercerat. **Archivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, 29.
- MONES, A. 1993. Breve nota sobre la familia Toxodontidae Owen, 1845 (Notoungulata: Mammalia) y su clasificación. **Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo**, 24(2): 61-64.
- NAESER, C. W., MCKEE, E. H., JOHNSON, N. M., MACFADDEN, B. J. 1987. Confirmation of a Late Oligocene-Early Miocene Age of the Deseadan Salla beds of Bolivia. **Journal of Geology**, 95: 825-828.
- NASCIMENTO, E. R.; PORTO, A. S.; HOLANDA, E. C.; LIMA, F. G.; COZZUOL, M. A. 2003. A fauna local de mamíferos pleistocênicos das localidades de Araras/Periquitos e Taquara, Rondônia. *In*: Boletim de Resumos XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Brasília, p. 206.
- NASIF, N. L.; MUSALEM, S.; CERDEÑO, E. 2000. A new toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 20(3): 591-600.
- NOMINA ANATOMICA VETERINARIA. 2005. Prepared by the International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature and authorized by the General Assembly of the World Association of Veterinary Anatomists, Knoxville, Tennessee, U.S.A., Fifth Edition, 166p.
- OWEN, R. 1837. A description of the cranium of the *Toxodon platensis* a gigantic extinct mammiferous species referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. **Proceedings of Geological Society of London**, 2: 541-542.

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

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

- UBILLA, M. 1985. Mamíferos fosiles, geocronología y paleoecología de la Fm. Sopas (Pleistoceno Sup.) del Uruguay. **Ameghiniana**, 22(3-4): 185-195.
- VAN FRANK, R. 1957. A fossil collection from Northern Venezuela 1. Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata). **American Museum Novitates**, 1850: 1-38.
- VALERIO, J. 1939. Informe rendido a la Secretaría de Educación Pública sobre la labor realizada en 1938. **Serie de Historia del Museo Nacional**, 1:17-18.
- VAUGHAN, T. A. 1986. **Mammalogy**. 3<sup>th</sup> ed. Arizona, Dryden Press. 576 p.
- VILLAFANE, A. L.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, E.; BOND, M. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. **Estudios Geológicos**, 62(1): 155-166.
- WILSON, J. A. 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or 'Lingua Franca'? **Journal Vertebrate Paleontology**, 26(3): 511-518.
- ZURITA, A. E.; LUTZ, A. I. 2002. La fauna pleistocénica de la formación Tropí en la Provincia de Corrientes (Argentina). **Mastozoología Neotropical/Journal Neotropical Mammal**, 9(1): 47-56.