TRATADO DE PALEOMASTOZOOLOGIA

Carlos de Paula Couto

ACADEMIA BRASILEIRA DE CIÊNCIAS
Rio de Janeiro, 1979

Introdução

O livro, aqui apresentado, é o primeiro Tratado de Paleomastozoologia a ser publicado em português e a ser editado na América Latina. É uma síntese geral dos atuais conhecimentos sobre a Paleontologia dos Mamíferos, tratada dentro da moderna sistemática.

Os dois primeiros capítulos são dedicados à estrutura esqueletal e dentária dos mamíferos, tendo como padrão – como de hábito em obras desta natureza – o esqueleto de um canídeo, aqui representado pelo "guará", o falso lobo brasileiro (Chrysocyon brachiurus)*, com desenhos especialmente feitos para esta obra. Os capítulos seguintes constituem cuidadoso estudo sistemático, geocronológico e evolutivo dos mamíferos de todas as ordens conhecidas, com ênfase especial sobre os grupos tipicamente sul-americanos, inclusive na parte ilustrativa, e também a respeito dos grupos alóctones ao continente sul-americano, mas que nele tiveram papel destacado, a partir principalmente do fim do Terciário.*

Procuramos sempre, em nossas pesquisas neste campo científico, mantermo-nos a par dos últimos e mais importantes conhecimentos aparecidos na literatura especializada, internacional, o que conseguimos, graças sobretudo ao intercâmbio de publicações com os especialistas e instituições especializadas, nacionais e estrangeiras.

A despeito de todos os cuidados, um trabalho de tal vulto pode apresentar, em alguns pontos, como amiúde acontece, deficiência de informação mais moderna. De modo geral, porém, esperamos ter sintetizado deforma precisa os modernos conhecimentos científicos a respeito de cada ordem considerada, principalmente no que concerne a seus aspectos mais importantes.

O livro, pela soma de conhecimentos que sintetiza e pelo destaque dado à Paleontologia dos Mamíferos sul-americanos, será de utilidade para os especialistas e estudantes em nível de pós-graduação, na América Latina, assim como a todos os que, em geral, se interessem pelo assunto em foco.

No Brasil, o estudo das Geociências, como o das ciências, em geral, tem sido incrementado notavelmente nas últimas décadas, a despeito das muitas falhas que ainda prejudicam o ensino universitário. Os currículos universitários brasileiros são geralmente de alto nível. No que se refere particularmente à Paleontologia, já se destacam, em algumas de nossas universidades; os programas de pós-graduação em Geociências, em que a Paleontologia aparece como disciplina auxiliar da Geologia Estratigráfica ou como ciência autónoma, em suas diversas especializações, sob a responsabilidade de professores de alto gabarito cultural-científico. No que concerne à Paleontologia de Vertebrados,

em nível de pós-graduação, a Universidade Federal do Rio Grande do Sul salienta-se como pioneira, isolada, até o presente momento, no ensino de tal disciplina, ali instalado em 1971, com excelentes resultados. Paralelamente a tais cursos, desenvolvem-se programas de pesquisa que se destinam à formação de bons pesquisadores científicos entre os melhores estudantes das modernas gerações. Muitos destes começam suas atividades de pesquisa científica com a elaboração de suas dissertações de mestrado, desenvolvidas sobre material inédito ou ainda não estudado com os detalhes desejáveis, mas há os que já exercem atividades de tal tipo desde seus primeiros passos nos cursos de graduação ou mesmo de antes.

Este livro será sobretudo útil, como obra de consulta, a tais estudantes, que se encaminham para o mestrado e doutorado nos campos das Geociências e Biociências, principalmente para os que tenham interesse maior nas disciplinas de Paleontologia e Zoologia de Vertebrados, com destino à especialização em mamíferos. Também os professores e pesquisadores encontrarão nele informações úteis a seus trabalhos.

Embora tenha sido escrito, há alguns anos, por encomenda do Instituto Nacional do Livro, para participar da série de obras que comporiam a ex-programada 'Enciclopédia Brasileira", que teria como padrão de organização a "Encyclopédie Française'\ constituída por monografias seriadas, fora da forma dicionarizada, com tratamento em verbetes, sua publicação só se tomou possível graças ao interesse da Academia Brasileira de Ciências, associado ao interesse do próprio Instituto Nacional do Livro, em ver aproveitados os originais respectivos. Mudanças de orientação de novas administrações do I.N.L. levaram o Instituto a dedicar-se, de preferência, à edição de obras de caráter didático mais geral, não apenas no campo da literatura, como no das humanidades, em geral, deixando de lado o interesse na edição de obras científicas especializadas, de feitura e composição demoradas e de custo elevado. De bom grado passou o I.N.L. à Academia Brasileira de Ciências os originais desta obra, para publicação.

O considerável lapso de tempo, decorrido desde a época da apresentação dos originais ao Instituto Nacional do Livro até agora, exigiu do autor revisão total dos manuscritos, para atualização da maioria dos capítulos, diversos dos quais foram integralmente refeitos, enquanto que outros foram acrescentados, de acordo com os mais recentes progressos dos conhecimentos científicos na especialidade.

A maioria das ilustrações foram redesenhadas de originais de diversos autores, aparecidas principalmente em periódicos de divulgação científica, com ou sem modificações, ou desenhadas de peças originais, especialmente para esta obra. A profusão das mesmas constitui complemento ilustrativo muito valioso para a melhor compreensão do texto que, assim, se cinge aos termos essenciais.

Esperamos que esta obra tenha entre os especialistas e institutos especializados do Brasil e do estrangeiro, assim como entre os professores e estudantes de nossas universidades e os leigos, porventura simpatizantes com a matéria em foco, a acolhida dos bem predestinados, visto que, para tal, não nos faltou empenho, paciência e cuidado meticuloso na consulta da mais atualizada informação científica sobre a matéria, coroando nosso interesse em dotar nossa literatura cientifica de algo importante, ainda inédito entre nós.

Rio de Janeiro, janeiro de 1978. O Autor.

Índice

Introdução		1
Capítulo I	Generalidades sobre o esqueleto	3
Capítulo II	Sistema Dentário	43
Capítulo III	Os Terápsidas e a Ancestralidade dos Mamíferos	55
Capítulo IV	OsParatheria	61
Capítulo V	Subclasse Theria Parker & Haswell, 1897	73
Capítulo VI	Infraclasse Metatheria Huxley, 1880	79
Capítulo VII	Subclasse Theria. Infraclasse Eutheria	123
Capítulo VIII	Coorte Unguiculata Linnaeus, 1766. Ordem Insectivora	125
Capítulo IX	Ordens Dermoptera e Chiroptera	141
Capítulo X	Ordem Primates Linnaeus, 1758	151
Capítulo XI	Ordens Tillodontia e Taeniodonta	185
Capítulo XII	Ordem Edentata Cuvier, 1798	189
Capítulo XIII	Ordem Pholidota Weber, 1904	241
Capítulo XIV	Ordem Rodentia Bowdich, 1821	247
Capítulo XV	Ordens Anagalida e Lagomorpha	287
Capítulo XVI	Coorte Mutica Linnaeus, 1766. Ordem Cetacea Brisson, 1762	299
Capítulo XVII	Ordem Creodonta Cope, 1875	311
Capítulo XVIII	Ordem Carnívora Bowdich, 1821	317
CapítuloXIX	Superordem Protungulata Weber, 1904	347
Capítulo XX	Ordens Litopterna, Astrapotheria e Trigonostylopoidea	363
Capítulo XXI	Ordem Notoungulata Roth, 1903	387
Capítulo XXII	Ordem Tubulidentata Huxley, 1872	419
Capítulo XXIII	Superordem Paenungulata Simpson, 1945	423
Capítulo XXIV	Ordens Pyrotheria e Xenungulata	437
Capítulo XXV	Ordem Proboscidea Illiger, 1811	445
Capítulo XXVI	Ordens Embrithopoda e Hyracoidea	471
CapítuloXXVII	Ordens Sirenia e Desmostylia	477
Capítulo XXVIII	Superordem Mesaxonia Marsh, 1884	485
Capítulo XXIX	Superordem Paraxonia Marsh, 1884	515
índice Taxonômico		565

Capítulo I

Generalidades sobre o esqueleto

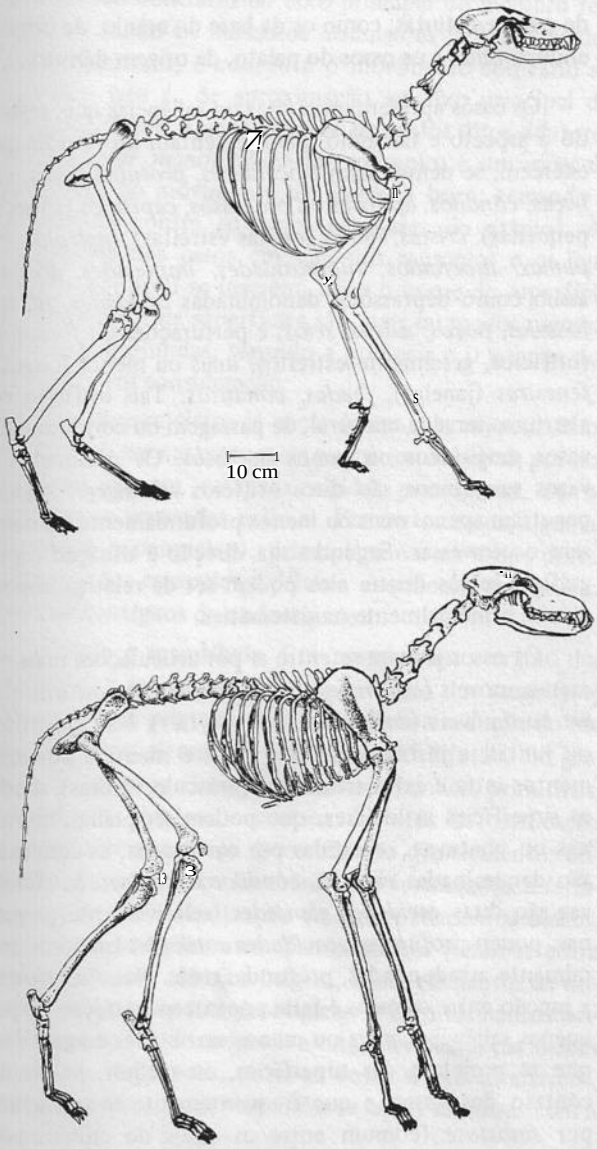


Fig. 1 – Esqueleto de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith.

O esqueleto dos mamíferos, mesmo o dos grupos menos evoluídos da classe, apresenta elevado índice de especialização. A despeito das variações morfológicas e, em menor grau, estruturais, que se notam de um grupo para outro, segundo o meio de vida respectivo, verifica-se no conjunto que seu plano estrutural se baseia num padrão comum, mais ou menos uniforme.

Relativamente à sua forma e volume, os ossos e cartilagens classificam-se em três categorias: *longos*, *curtos* e *chatos.*

Diferindo do que se observa nos répteis, cujos *ossos longos* têm suas extremidades articulares cobertas por cartilagem durante toda a vida individual, nos mamíferos, tais extremidades se ossificam desde cedo. As extremidades (epífises) originam-se, porém, de pontos de ossificação independentes, o mesmo acontecendo com a diáfise ou parte média, alongada. A princípio, ligam-se a esta por delgada camada de tecido cartilaginoso que, à medida que o animal evolve para a idade adulta, é substituído por osso, de modo que as epífises terminam por anquilosar-se com a diáfise, formando com esta uma só unidade estrutural. Isto dá grande eficiência funcional às articulações não afetadas pelo crescimento do osso. Os *ossos longos* são localizados nos membros locomotores e no tórax. Sua diáfise é formada por tecido mais ou menos compacto, que encerra freqüentemente um canal central ou *canal medular;* suas epífises são compostas por osso mais ou menos esponjoso.

Os ossos curtos, de forma arredondada, cúbica, piramidal ou achatada, presentes principalmente na coluna vertebral e nas extremidades dos membros locomotores, são geralmente de estrutura mais ou menos esponjosa, recoberta por fina camada de tecido ósseo compacto. Apresentam também, geralmente, epífises de tecido ósseo compacto que terminam por soldar-se ao corpo do osso (*centrum*, nas vértebras).

Quanto aos ossos *chatos* ou *planos*, localizam-se no crânio e na parte proximal das cinturas escapular e pél-

vica, servindo de elementos de ligação entre os membros locomotores e o tronco. São formados por duas camadas superficiais (externa e interna) de tecido ósseo denso, separadas entre si por tecido ósseo esponjoso, interior, que apresenta células aeríferas, mais ou menos desenvolvidas, às vezes amplas *(sinus* ou seios, neste caso, constituindo o que se chama de *diploé).* Tais células adquirem, às vezes, principalmente no crânio, desenvolvimento extraordinário, aumentando consideravelmente o volume do osso respectivo ou da parte anatômica de que este participa, sem acréscimo proporcional de seu peso.

A classificação dos ossos, segundo apenas sua morfologia externa, como acima foi feita, segue o formalismo da velha escola de anatomia descritiva, incluindo num mesmo grupo ossos muito heterogéneos quanto à sua estrutura histológica, funções e origem ontogênica (exemplo: *parietal*, osso de cobertura e proteção cerebral e origem ontogênica dérmica, de membrana, e *escápula*, osso de sustentação de cintura e membro locomotor e origem embriológica endocondral, ambos acima classificados como ossos planos).

De modo mais lógico, os ossos podem ser classificados segundo sua forma e estrutura, função e desenvolvimento ontogênico, simultaneamente, como o fez Privés:

I — Ossos tubulares
- A — longos
- B — curtos

II — Ossos esponjosos
- A — longos
- B — curtos
- C — sesamóides

III — Ossos planos
- ossos do crânio
- ossos das cinturas

IV — Ossos mistos.

Os ossos tubulares, de sustentação do corpo, proteção da ósteo-medula e de locomoção ou movimento, são de parede externa compacta e de estrutura haversiana, trabecular, protegendo a cavidade ósteo-medular, na diáfise, e estrutura esponjosa, nas epífises. São de origem endocondral, biepifisiários (ossos *longos* dos braços e pernas) ou monoepifisiários (ossos *curtos*, metapodiais e falanges).

Os ossos esponjosos são essencialmente de estrutura esponjosa, envolvida por delgada capa de *osso denso*, sem sistema de Havers, capa esta que é variação do osso esponjoso cujos interespaços foram reduzidos ao extremo, por adensamento. Podem ser, como os ossos tubulares, *longos* (costelas) e *curtos* (vértebras, esternebras, podiais), biepifisiários (vértebras) ou sem epífises. Os *sesamóides* (rótula, osso pisífonne, anexo ao carpo, sesamóides das articulações de mão e pé). São todos de origem endocondral.

Os ossos planos são também constituídos por estrutura esponjosa, intermediária, que forma o seu *diploé*, e por fina camada externa e interna de osso *denso*, e derivados de tecido conjuntivo, dénníco. Tais são os ossos de cobertura craniana e os ossos das cinturas escapular e pélvica, de proteção, sustentação e de fixação dos membros locomotores, todos de origem endocondral, isto é, de substituição de cartilagem.

Os ossos mistos, de morfologia indefinida, são de estrutura, desenvolvimento e funções diversas, formados de partes distintas, como os da base do crânio, de origem endocondral, e os ossos do palato, de origem dérmica.

Os ossos apresentam pontas ou saliências que, segundo o aspecto e tamanho que apresentam ou função que exercem, se denominam *rrocanteres, protuberâncias, cabeças, côndilos, apófises* ou *processos, capirulos* (cabeças pequenas), *cristas, linhas* (cristas estreitas), *maléolos, espinhas, tubérculos, tuberosidades, impressões, arestas;* assim como depressões, denominadas *cavidades, fossas, fossetas, poços, sulcos, seios;* e perfurações ou *foramina* (orifícios, geralmente estreitos, mais ou menos longos), *fenestras* (janelas), *fendas, conduios.* Tais orifícios ou aberturas servem, em geral, de passagem ou conduto para vasos sangüíneos ou ramos nervosos. Os destinados a vasos sangüíneos são ditos orifícios *:asculares.* Alguns penetram apenas mais ou menos profundamente no osso, sem o atravessar. Segundo sua direção e situação topográfica, certos dentre eles podem ser de relativa importância, principalmente na sistemática.

Os ossos juntam-se entre si por articulações mais ou menos móveis (*diartroses*), fixas (*sinartroses* ou *suturas)* ou semimóveis (*anfiartroses* ou *sínfises).* Nas diartroses ou juntas, a justaposição dos ossos é mantida por ligamentos intra e extra-articulares (músculos, fibras), sendo as superfícies articulares, que podem ser planas, convexas ou côncavas, revestidas por cartilagens; as convexas são denominadas *cabeças, côndilos* e *trócleas;* as côncavas são ditas *cavidades glenóides* (relativamente pequenas, pouco profundas), *cavidades cotilóides* (maiores, geralmente arredondadas, profundas), etc. Nas *sinartroses*, a junção entre os ossos é feita por interpenetração de pequenas saliências, mais ou menos serrilhadas e aguçadas, que se projetam das superfícies, ou melhor, linhas de contato dos ossos, e que frequentemente se obliteram por *sinostose* (comum entre os ossos do crânio, por exemplo). Nas *anfiartroses*, as superfícies articulares são planas e mais ou menos ásperas ou corrugadas, com in-

terposição de tecido fibro-cartilaginoso, que lhes permite sfguma mobilidade, que com a idade tende a se fixar por fusão interóssea (*anquilose*).

À parte da Anatomia que se dedica ao estudo ou úescrição das articulações dá-se os nomes de Artrologm (de *arthrodia* = junta ou articulação) ou de Sindesmologia (de *syndesmos* = ligamento). O primeiro destes nomes refere-se, mais propriamente, às articulações móveis, enquanto o último é mais aplicável ao caso das articulações com pequena possibilidade de movimento (*syndesmosis*), como as *anfiartroses*. Nas diartroses, os movimentos articulares fazem-se por deslocamento de amplitude variável entre um simples deslizamento de um osso contra o outro e as flexões, extensões e rotações. Relativamente a tais movimentos, *abdução* é o que se faz em sentido contrário ao eixo principal do membro respectivo, sendo os músculos distensores nele envolvidos iitos abdutores; e *adução é* o movimento contrário ao anterior; isto é, de aproximação ao eixo principal do mesmo, devido à contração de músculos ditos adutores o *adductor mandibulae*, por exemplo, é um músculo envolvido no movimento de fechar a boca, cerrando a mndíbula contra os ossos maxilares do crânio). Às superfícies dos ossos em que tais músculos e os ligamentos em geral se inserem, dá-se o nome de superfície ie inserção. Tais superfícies são mais ou menos rugosas, amplas e profundas, segundo a potência e o volume dos músculos em consideração.

No exoesqueleto, as peças ósseas (placas) articulam-se entre si, em carapaça mais ou menos dobrável, por imfncação ou em carapaça rígida, por sutura, ou se irresentam separadas entre si. Em certos casos, algumas rartes do exoesqueleto, principalmente na região dorsal i nas regiões escapular e pélvica, anquilosam-se com elementos contíguos do endoesqueleto.

Crânio e mandíbula. Comparado com o crânio dos •emebrados inferiores (Fig. 2), o crânio dos mamíferos úmtingue-se à primeira vista pela relativa redução do número de seus elementos ósseos, devido à fusão, em gru- i, de diversos elementos ósseos, vizinhos, primitivos, procedentes de tantos centros distintos de ossificação mantos são os centros de ossificação dos elementos origmmmente separados no crânio dos vertebrados inferiores. ou devido à eliminação de alguns elementos ósseos, pmmitivamente presentes. Tanto podem fundir-se entre :: elementos de idêntica origem, como elementos de origem cartilaginosa (condroesqueleto) com elementos origmados em meio conjuntivo. As diversas peças ósseas cranianas, definitivas, unem-se entre si por sinartroses, terminando em geral por soldar-se umas às outras com a mde.

O crânio (Figs. 3 a 8), pode ser dividido em duas reples distintas: a *região craniana*, propriamente dita (ce-

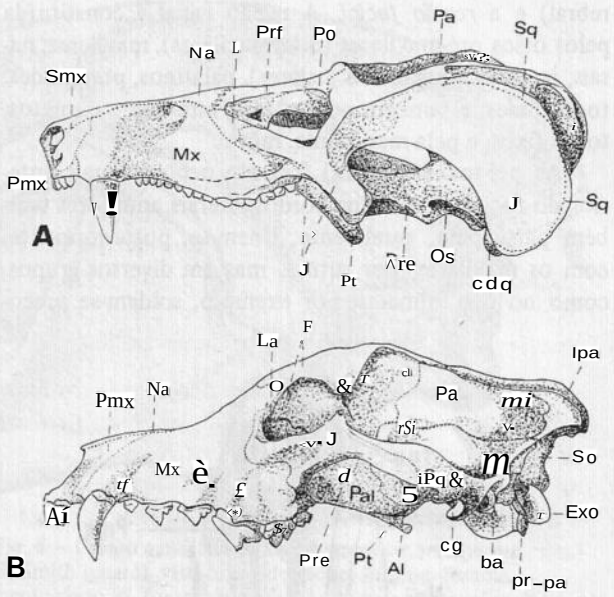


Fig. 2 – Crânios, vistos de perfil. *A, Diademodon*, réptil Cynodontia, do Triássico. *B, Canis*, mamífero recente. *Al*, alisfenóide; *ba*, bula auditiva; *Bs*, basiesfenóide; *cdq*, côndilo do quadrado; *cg*, cavidade glenóide; fixo, exocipital; *Fr*, frontal; *Ipa*, interparietal; /, jugal; Z, lacrimal; *Mx*, maxila; *Na*, nasal; *Os*, órbito-esfenóide; *Pa*, parietal; Pa/, palatino; *Pmx*, pré-maxila; *Po*, pós-orbitário; *Prf*, pré-frontal; *pr-pa*, processo parocipital; *Pre*, pré-esfenóide; *Pt*, pterigóide; *Smx*, septomaxilar; *So*, supra-ocipital; *Sq*, esquamosal (de Lessertisseur & Sigogneau).

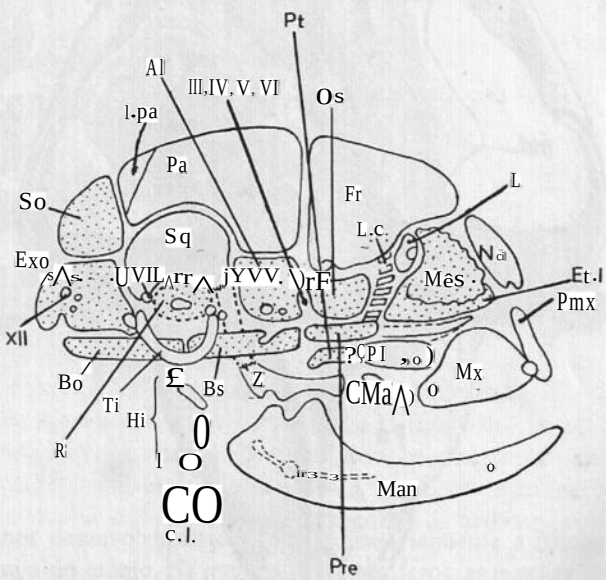


Fig. 3 – Arranjo típico dos ossos do crânio dos mamíferos. Os ossos de origem cartilaginosa estão pontilhados. *Bo*, basiocipital; *c.l.*, cartilagens da laringe; Er. *1.*, etmóide lateral; ///, conjunto hióide; *L.c.*, lâmina crivada do etmóide\ *Ma*, malar; *Man*, mandíbula; *Mes*, mesetmóide; P/, palatino; *R*, rochedo; *Ti*, timpânico; *Z*, arcada zigomáticâ (J + Sq). As outras letras como na fig. 2.1 a XII, saídas de nervos cranianos (III a VI, ocultas).

rebral) e a *região facial*. A região facial é constituída pelos ossos pré-maxilares (intermaxilares), maxilares, nasais, lacrimais, jugais (ou malares), palatinos, pterigóides, todos pares; e também pelo vômer, etmóide e cornetos, todos fixos, e pela mandíbula, móvel.

As pré-maxilas (Pmx) formam o bordo mais anterior do focinho, de cujos bordos laterais anteriores também participam, geralmente. Unem-se, posteriormente, com os maxilares, por sutura, mas em diversos grupos, como no dos Primates, por exemplo, soldam-se precocemente com os maxilares ou com o seu par, formando, no último caso, um osso único, às vezes chamado *osso incisivo* (nele se implantam os dentes incisivos, quando presentes), distinto dos ossos maxilares ou maxilas, e portador em sua linha média do orifício ou forame incisivo (ou nasoplatino). Os ossos pré-maxilares (ou pré-maxilas) apresentam frequentemente um ramo montante, em forma de lâmina vertical, dirigida para cima e para trás, a qual não só separa o orifício ou forame palatino

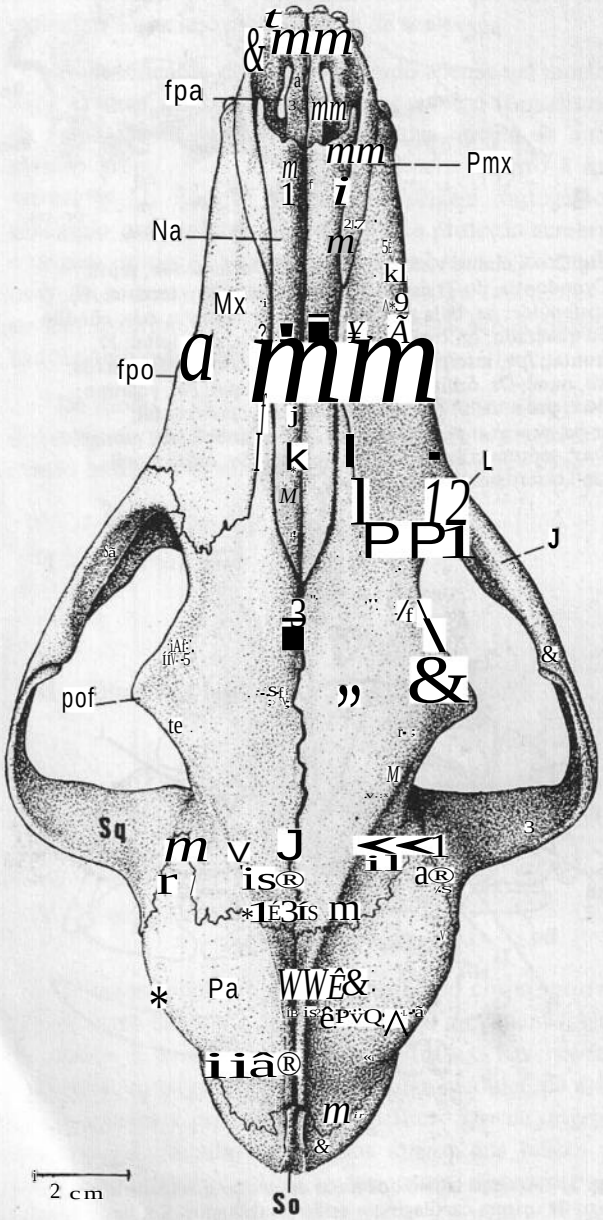


Fig. 4 – Crânio de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), visto de cima. *fpa*, forame palatino anterior; *fpo*, forame pré-orbitário; *pof*, processo pós-orbitário do frontal. As outras letras como nas figuras 2 e 3.

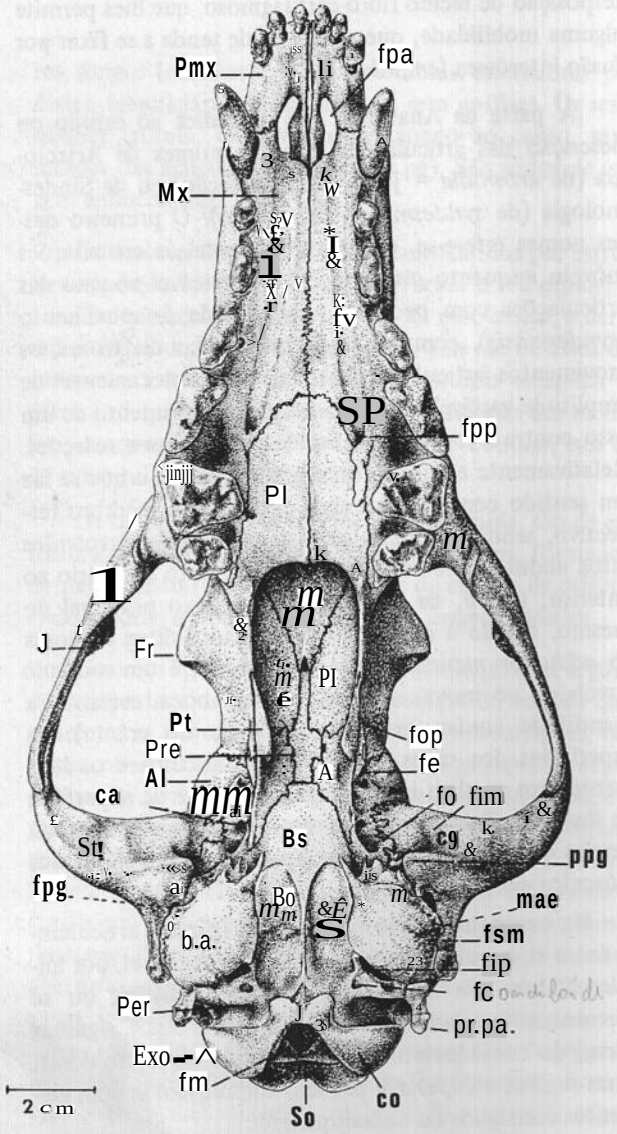


Fig. 5 – Crânio de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), visto de baixo. *ca*, canal do alisfenóide; *cg*, cavidade glenóide; *co*, côndilo ocipital; *fc*, forame condilóide, *fe*, fissura esfenoidal (forame lacerado anterior); *fim*, forame lacerado médio; *flp*, forame lacerado posterior; *fm*, forame magno; *fo*, forame oval; *fop*, forame óptico (fundido com *fia*, em *Canis*); *fpg*, forame pós-glenóide; *fpp*, forame palatino posterior; *fr*, forame redondo; *fsm*, forame estilo-mastóide; *mae*, meato auditivo externo; *Per*, periótico; *ppg*, processo pós-glenóide; Fo, vômer. Outras letras como nas figuras anteriores.

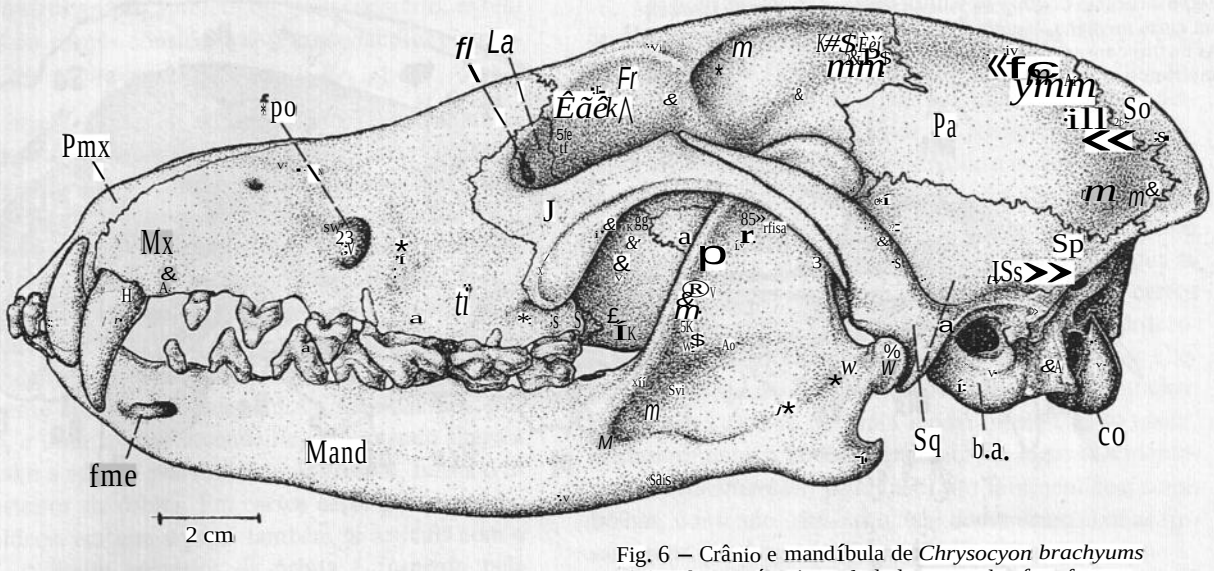


Fig. 6 – Crânio e mandíbula de *Chrysocyon brachyums* H. Smith (guará), vistos do lado esquerdo. *fme*, forame mentoniano; *l*, forame lacrimal. As demais convenções como nas figuras anteriores.

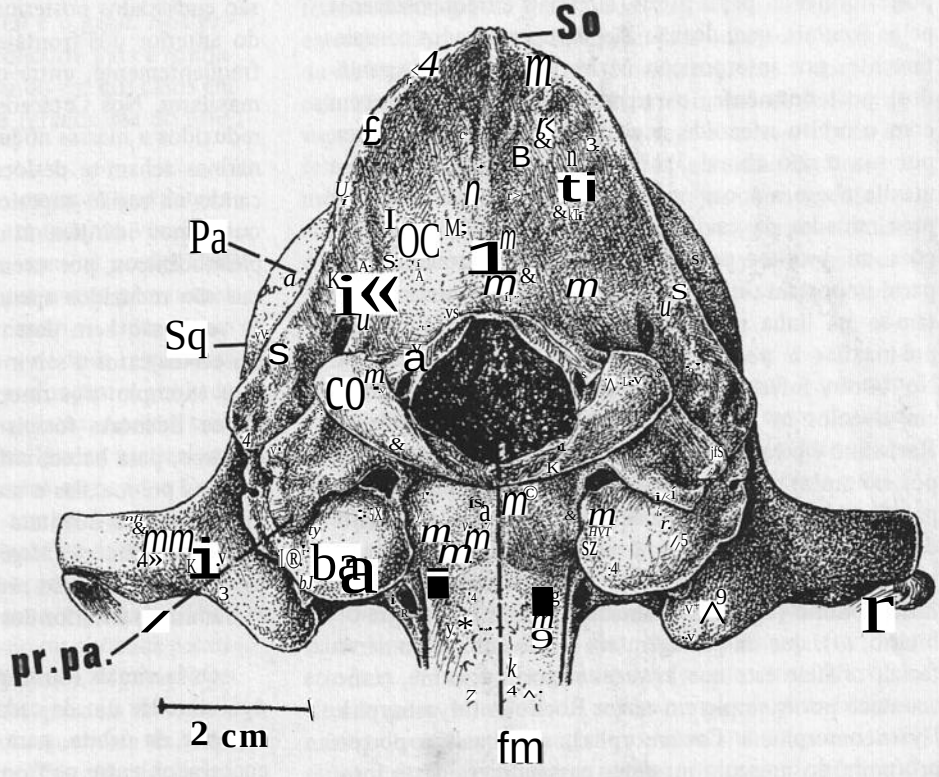


Fig. 7 – Crânio de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), em vista ocipital. Convenções como nas figuras anteriores.

em dois, como contribui, com o vômer, para a formação do tabique ósseo que separa as narinas. Expandindo-se também no sentido horizontal, em sua parte inferior, formam a região anterior do palato duro. O seu tamanho e aspecto variam muito nos diversos grupos de mamíferos.

Os ossos **maxilares** ou maxilas (Mx) formam, de cada lado, parte importante da face; de seu maior ou menor desenvolvimento depende essencialmente a Fisionomia do crânio. Na maioria dos mamíferos, as maxilas são muito desenvolvidas e mais ou menos alongadas, tornando o focinho saliente ou prognata, mas em muitos Primates, principalmente no Homem, elas são muito curtas, expandindo-se quase que unicamente no sentido vertical, do que resulta uma face curta, ortognata. Os ossos maxilares são limitados adiante, e freqüentemente também em parte de seu bordo superior, pelas pré-maxilas; em

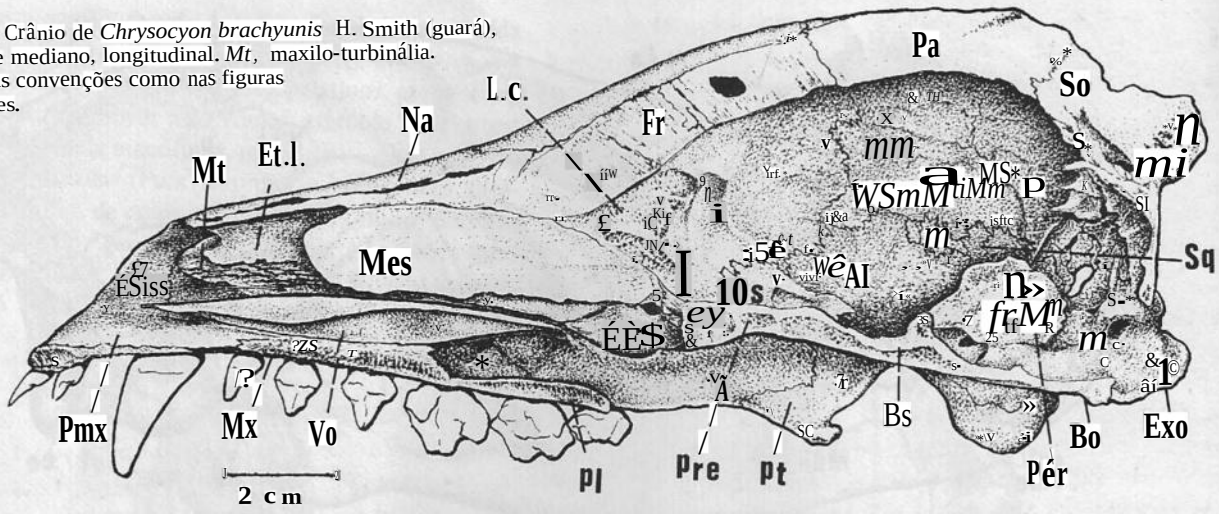


Fig. 8 – Crânio de *Chrysocyon brachyunis* H. Smith (guará), em corte mediano, longitudinal. *Mt*, maxilo-turbinália. As outras convenções como nas figuras anteriores.

todo o seu bordo superior ou em parte dele pelos ossos nasais, acontecendo às vezes não se limitarem com estes; posteriormente, pelos jugais, lacrimais e fréqüentemente pelos frontais, quando não são destes separados completamente, por interposição de lacrimais muito expandidos; posteriormente, os maxilares limitam-se também com o órbito-esfenóide, podendo participar igualmente, por sua região aboral, da cavidade orbitária; às vezes, a maxila chega a tocar posteriormente o esquamosal, nas proximidades da cavidade glenóide do último; as porções ou apófises palatinas dos maxilares, que tomam parte importante na formação da abóbada palatina, juntam-se na linha média, confinando-se adiante com as pré-maxilas e posteriormente com os ossos palatinos. No bordo inferior externo das maxilas, implantam-se em alvéolos os dentes caninos, pré-molares e molares. Raríssimo é o caso nos mamíferos (em certos Marsupiais, por exemplo) de achar-se o dente canino implantado na pré-maxila, logo adiante da sutura com a maxila. Adiante das órbitas e à distância variável destas, a maxila apresenta em sua face externa ou aboral, um orifício ou forame infraorbitário (também chamado suborbitário ou pré-orbitário, *io*), que dá passagem aos ramos laterais do nervo facial, orifício este que às vezes se torna enorme, como acontece por exemplo em certos Roedores (Myomorpha, Hystricomorpha e Caviomorpha), nos quais a porção profunda do músculo masseter passa através deste forame, para inserir-se no maxilar. No bordo posterior da maxila, acha-se a respectiva apófise zigomática, dirigida para fora e para trás, à qual se une o osso jugal. Frequentemente o osso maxilar apresenta cavidades ou seios (sinus) que podem comunicar-se com a cavidade nasal. Apresenta também em sua face interna uma crista que serve de suporte para o corneto inferior ou corneto maxilar (também chamado maxiloturbinal), participante do labirinto nasal.

Os ossos **nasais** constituem a cobertura superior das narinas. Acham-se articulados entre si, na linha média; são encaixados posteriormente numa reentrância do bordo anterior dos frontais, e compreendidos ainda, muito frequentemente, entre os lacrimais, os maxilares e pré-maxilares. Nos Cetáceos os nasais são muito atrofiados, reduzidos a massas nodulares, e as aberturas externas das narinas acham-se deslocadas muito para trás, desembocando na região superior do crânio, condição esta mais ou menos idêntica à que se observa nos Litopterna pleistocênicos, por exemplo. Nos Primates os ossos nasais são reduzidos apenas a simples concrescências; mas às vezes são bem desenvolvidos e alongados, chegando em certos casos a servir de suporte a um ou mais cornos (por exemplo: nos rinocerontes e *Arsinoitherium*). Em certos Edentata fósseis (*Glossotherium*), prolongam-se em arco, para baixo, unindo-se com a extremidade anterior das pré-maxilas e sendo apenas justapostos, na linha média. Alguns Edentata recentes (Bradypodidae ou Preguiças) e extintos (*Megatherium*) apresentam, além disto, um pequeno osso *pré-nasal*, par ou ímpar, situado na extremidade anterior dos nasais.

Os **lacrimais** (ou unguis) são ossos pequenos e delgados, situados um de cada lado da face, no bordo ântero-superior da órbita, para cuja formação concorrem; são encravados entre os frontais, maxilares, etmóide, palatinos, jugais e nasais, não chegando porém, às vezes, a entrar em contato com os jugais e nasais (em alguns Marsupiais, por exemplo). Em sua região infra-orbitrária, apresentam, próximo da entrada da órbita, o orifício de entrada do canal lacrimal, que vai desembocar na face interna do maxilar, dentro da fossa nasal. Em sua região extra-orbitária, às vezes existe uma saliência ou tubérculo lacrimal, mais ou menos saliente. Os lacrimais são ausentes em alguns grupos (nos Pinípedes, por exemplo),

mas em outros grupos apresentam, pelo contrário, extensão mais ou menos considerável (Perissodáctilos e Artiodáctilos, por exemplo).

Os jugais (*malares* ou *zigomáticos*) articulam-se anteriormente com a apófise zigomática do maxilar, e posteriormente com a apófise zigomática do esquamosal, com as quais concorrem para a formação da arcada zigomática, que constitui o limite inferior da órbita e da fossa temporal e que é às vezes interrompida (em diversos Desdentados, por exemplo) ou mesmo atrofiada (nos Monótremos, etc.). O jugal apresenta às vezes uma apófise descendente, mais ou menos forte (apófise massetérica), presente em certos Desdentados e Artiodáctilos, por exemplo, e uma apófise ascendente, que quando chega a unir-se com a apófise pós-orbitária do frontal, forma o limite posterior da órbita. Em certos casos porém, como nos eqüídeos, em que o jugal também se articula com o lacrimal, o limite posterior da órbita é formado pela junção da apófise pós-orbital do frontal com a extremidade anterior da apófise zigomática do esquamosal, que se intercala, neste caso, entre o frontal e o jugal. Nos Primates e em outros grupos, o jugal concorre para a formação do fundo ósseo da órbita, entrando em tais casos em contato também com o alisfenóide (grande asa do esfenóide).

Os palatinos são situados entre os ossos maxilares e articulam-se com o esfenóide, o etmóide, o vômer, o frontal e o pterigóide. Contribuem, com os pterigóides, para a limitação lateral das aberturas nasais posteriores (*choanae*). Em geral, os palatinos unem-se entre si, na linha média, pela junção, por sutura de suas respectivas apófises palatais que, neste caso, prolongam a abóbada palatina para além do limite dos maxilares. Apresentam, sobre a linha média de junção, uma lâmina vertical, na qual se insere o vômer, que em certos casos (nos Cetáceos, por exemplo), pode atingir também a superfície bucal da abóbada palatal ou palatina, inserindo-se entre os palatinos cujo bordo posterior projeta frequentemente na linha média do palato, uma espinha palatina posterior. Assim, pois, o palato ósseo ou abóbada palatina, que serve de base para as fossas nasais, é formado geralmente pelo conjunto das apófises palatais dos ossos pré-maxilares, maxilares e palatinos. Acontece às vezes ser o palato prolongado até próximo dos côndilos occipitais, pela união dos pterigóides, na linha mediana. A abóbada palatina apresenta também diversas outras perfurações pequenas, em forma de fenda alongada, longitudinal, situadas nos limites dos pré-maxilares com os maxilares e destinadas a dar saída ao nervo nasopalatino, que enerva a mucosa palatal, nas proximidades da sutura entre o maxilar e o palatino, perfurações estas que dão passagem a pequenos vasos sangüíneos e filetes nervosos que são particularmente numerosos nos Marsupiais.

Os pterigóides são ossos muito pequenos, laminares, de direção quase vertical, que limitam lateralmente a parte posterior das fossas nasais (*choanae*) e que se aplicam contra a face interna da crista palatina e da lâmina descendente ou apófise pterigóide do alisfenóide, encostando-se também contra o pré-esfenóide e basiesfenóide. Na maioria dos mamíferos, os pterigóides são independentes, mas nos Primates soldam-se com a apófise pterigóide do alisfenóide e com o basiesfenóide. Os pterigóides às vezes são rudimentares, mas acontece também em certos casos serem muito desenvolvidos, em extensão ântero-posterior e verticalmente. Como já dissemos, eles chegam, raras vezes (Monotremos, alguns Desdentados, Cetáceos) a unir-se na linha média, prolongando assim, posteriormente, a abóbada palatal. Em alguns Desdentados (*Nothrotherium, Bradypus*) são intumescidos, como bolhas, contendo câmaras que se comunicam com as fossas nasais, por abertura da parede lateral interna.

O vômer é, nos mamíferos, um osso ímpar, que forma o tabique de separação das fossas nasais e que se estende sobre a linha média da face superior ou aboral da abóbada palatina, desde a pré-maxila até o corpo do esfenóide. Apresenta em toda a extensão de seu bordo superior uma ranhura profunda, que recebe o bordo inferior da lâmina perpendicular do etmóide, dita mesetmóide ou *crista galli*, ranhura esta cujos bordos posteriores se expandem, formando as asas do vômer, que tocam o esfenóide, os palatinos e os pterigóides. O vômer é um osso geralmente pequeno, só atingindo comprimento considerável nos Cetáceos Delphinidae.

O etmóide, que se situa entre o frontal, o pré-esfenóide e o vômer, o último dos quais lhe serve de base, divide com este a cavidade nasal em duas fossas tubulares, formando o tabique ou septo nasal, que em geral é cartilaginoso, principalmente em sua parte anterior. Mas acontece freqüentemente que as partes principais da cartilagem etmoidal são substituídas por tecido ósseo, dando margem à formação da lâmina perpendicular, das duas lâminas crivadas e das duas massas laterais do etmóide. A lâmina perpendicular (ou mesetmóide) constitui a parte principal do septo ou parede divisória das narinas; seu bordo posterior, endocraniano, salienta-se numa crista etmoidal ou apófise *crista galli*, côncava, mais ou menos cortante, que é continuada ao alto pela crista sagital do frontal e que se solda em baixo com o pré-esfenóide. As lâminas crivadas fazem ângulo reto com a lâmina perpendicular, com a qual se soldam na base da apófise *crista galli*; formam o fundo das fossas nasais, separando-as da cavidade craniana ou cerebral, e ordinariamente são crivadas de orifícios (donde seu nome), através dos quais os nervos olfativos passam para a cavidade nasal. Sobre sua face nasal, convexa, soldam-se

as volutas e o corneto superior. As massas laterais são formadas por um conjunto de pequenos cornetos, muito frágeis, ou volutas (conchas olfativas) do etmóide. São situadas de cada lado da lamela perpendicular do etmóide, da qual são separadas por pequeno espaço, e são envolvidas do lado externo por delgada lamela óssea (lamela papirácea) que as separa dos seios frontal e maxilar. O conjunto de todos estes elementos forma o labirinto olfativo que é particularmente complicado nos mamíferos de olfato muito apurado, e que não existe nos Cetáceos e Sirenianos que perderam as volutas e os cornetos etmoidais. Os cornetos são delgadas lamelas ósseas, enroladas sobre si próprias, que se situam dentro de cada fossa nasal, e que juntamente com as volutas etmoidais parecem destinados principalmente a aumentar a superfície de exposição da membrana ou mucosa nasal, enrolando-a dentro do pequeno espaço da fossa nasal. O corneto superior ou etmoidal (*ethmoturbimiia*), também chamado corneto nasal (*nasoturbinalia*), é fixado por seu bordo superior à crista interna do osso nasal, prolongando-se para trás até atingir a lamina crivada do etmóide. O corneto inferior ou corneto maxilar (*maxillo-turbinalia*), menor que o superior, mas cuja parte cartilaginosa anterior é mais desenvolvida que a daquele, fixa-se por seu bordo inferior sobre a crista do osso maxilar, sendo enrolado em sentido inverso ao do cometo superior, não tendo relação com o etmóide. Nos Primates, o etmóide concorre também na formação da parede média da órbita, formando a *lâmina papirácea.*

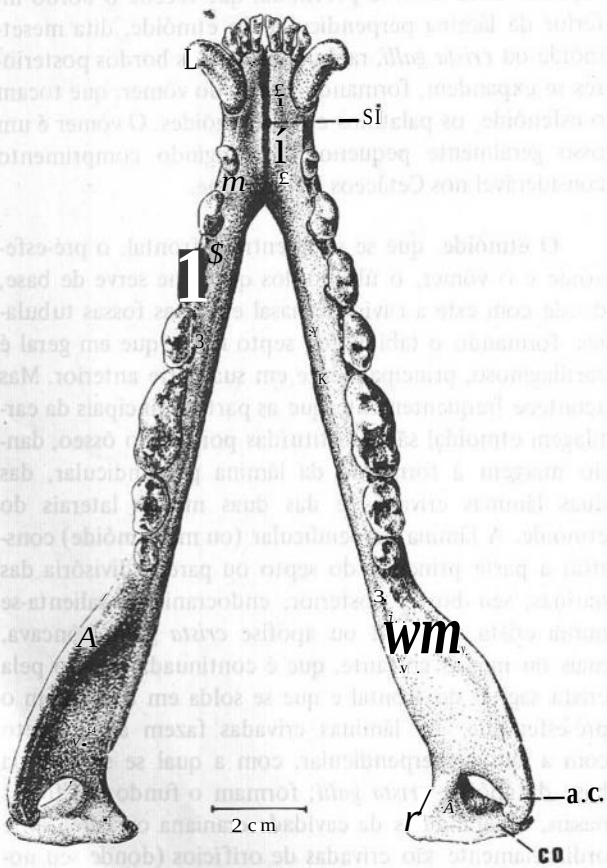


Fig. 9 – Mandíbula de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guaiá), vista de cima. *ac*, apófise coronóide; *co*, côndilo; *si*, sínfise.

A mandíbula (Figs. 6 e 9), impropriamente também denominada maxilar inferior, é uma peça móvel que se articula com a cavidade glenóide respectiva do esquamosal, por intermédio de um côndilo situado no bordo superior de cada um de seus ramos montantes, côndilo este que pode ser alongado transversalmente, semi-esférico, dirigido obliquamente para baixo ou mais alongado no sentido ântero-posterior que no transversal, segundo o modo de mastigação, e geralmente colocado em plano mais baixo que o bordo superior do ramo montante ou apófise coronóide, de que é separado por uma chanfradura, dita sigmóide. A mandíbula é constituída por dois ramos simétricos, achatados e alongados, divergentes na parte posterior, e convergentes na parte anterior, sob a linha média do crânio, onde se unem numa sínfise (*symphisis menti*) e onde cada qual apresenta uma superfície rugosa de contato, destinada à inserção do tecido conjuntivo que os fixa entre si, tecido este, que em certos grupos (Desdentados, Notoungulados, Litoptemos, Perissodáctilos, Primates, por exemplo) se ossifica com a idade, disto resultando uma anquilose ou soldadura completa dos ramos mandibulares, numa peça única em forma de *V* mais ou menos aberto. Em certos grupos a sínfise mandibular estende-se posteriormente, nos indivíduos velhos, até o penúltimo molar, como acontece nos Toxodontes cuja sínfise mandibular, nos indivíduos novos, não vai além do limite anterior do último pré-molar. No bordo superior ou bordo alveolar de cada ramo mandibular, frequentemente retilíneo, desembocam os alvéolos dos dentes inferiores. Logo atrás do último alvéolo, o bordo superior do ramo mandibular curva-se comumente para cima, continuando-se no bordo anterior do ramo montante da mandíbula, o que geralmente culmina numa apófise mais ou menos desenvolvida (apófise ou processo coronóide), que serve de ponto de inserção para o músculo temporal. O ramo montante forma com o ramo horizontal da mandíbula um ângulo mais ou menos obtuso, às vezes ligeiramente agudo (Gliptodontes, por exemplo). O bordo inferior ou bordo ventral dos ramos mandibulares é convexo, em geral de pouca espessura (nos Elefantes e afins sua espessura é considerável), sendo continuado pelo bordo posterior do ramo ascendente, com o qual forma no ponto de encontro um ângulo (*angulus mandibulae*) que é comumente prolongado por uma apófise mais ou menos saliente (*processus angularis*), que nos Marsupiais e em alguns Roedores é recurvada para dentro e dá inserção ao músculo pterigóide. Em certos grupos, este ângulo mandibular é, a rigor, inexis-

tente. Nos eqüídeos, mastodontes e elefantes, por exemplo, é substituído por uma curva alongada: Em alguns mamíferos extintos (*Dinictis, Hoplophoneus, Smilodon*, relídeos; *Hiylacosmylus*, marsupial; *Uintatherium*, ungulado amblípodo) o bordo inferior da mandíbula na regiIo sinflsiária é mais ou menos alongado e recurvado para baixo, em fortes apófises lameliformes, destinadas à inserção de poderosos músculos digástricos, abaixadores da mandíbula. A face externa de cada ramo mandibular é lisa ou apresenta uma cristã destinada à inserção do músculo masseter (cristã massetérica), cujo aspecto e simação variam de um grupo para outro e que às vezes é substituída por uma fossa mais ou menos extensa e profunda (fossa massetérica), fossa esta que pode esten-:er-se até uma certa altura do ramo montante. Na base da apófise coronóide, ou melhor, do ramo montante, no lado interno (em alguns Desdentados, no lado externo), acha-se um orifício alveolar posterior, entrada do canal alveolar, conduto de um vaso sangüíneo e do ramo mandibular do nervo trigêmino, que se ramificam para cada dente. O canal alveolar desemboca, anteriormente, no lado externo da região sinflsiária, num forame mentoniano, por onde saem novamente o vaso sangüíneo e o nervo mandibular, que vão alimentar e enervar as partes moles que recobrem a região. Na face interna de cada ramo mandibular nota-se, às vezes, um sulco pouco profundo (sulco milohióide), sempre acompanhado por uma cristã de inserção (linha milohióide), situada perto do bordo alveolar. Os alvéolos e os respectivos dentes apresentam-se em série contínua ou interrompida por intervalos de extensão variável, denominados *barras* ou *dias-:emas*, que se apresentam comumente entre os dentes incisivos e o canino e entre este e os pré-molares ou molares. Quando o canino é ausente, em geral há extenso diastema entre os incisivos e os pré-molares ou molares. Em alguns mamíferos (Tamanduás, *Orycteropus*, alguns Cetáceos) completamente desdentados, a mandíbula (como também a pré-maxila e a maxila) é completamente desprovida de alvéolos. Em outros (Desdentados, em geral), a ausência dos incisivos, caninos e pré-molares inferiores e superiores acarreta a falta dos respectivos alvéolos. Apenas os molares são presentes nestes grupos, mas em certos casos (Tatus) os alvéolos e os respectivos dentes, tanto superiores como inferiores, são multiplicados além do número normal. Também pode apresentar-se o caso de ser a pré-maxila desdentada, e portanto desprovida de alvéolos, enquanto a mandíbula é provida de incisivos e dos respectivos alvéolos (Artiodáctilos).

A região craniana propriamente dita, é formada pelo conjunto de ossos chatos que envolvem o cérebro, o cerebelo e órgãos correlatos. Estes ossos são da parte anterior para a posterior e da parte dorsal para a ventral, os seguintes: frontais, parietais, órbito-esfenóides, alisfenóides, o pré-esfenóide, o basiesfenóide, o basiocipital, o supra-ocipital, os exocipitais e os esquamosais. A estes juntam-se na base do crânio as peças ósseas que circunscrevem o aparelho auditivo, assim como as que constituem o dito aparelho, que são as seguintes: o periótico, o mastóide, o rochedo, o osso timpânico e os três ossinhos do ouvido médio (bigorna, martelo e estribo). Às vezes está presente também um interparietal encaixado entre os parietais e o supra-ocipital.

Os ossos frontais são, na maioria das vezes, muito desenvolvidos, formando a abóbada craniana. Suturam-se na frente com os ossos nasais, e atrás com os parietais; e lateralmente, com o órbito-esfenóide e com o alisfenóide, chegando ou não a tocar o lacrimal, e participando da formação da parede interna das órbitas e das fossas temporais. Nos Primates e em outros grupos, os frontais soldam-se entre si na linha média. Sobre os ossos frontais situam-se os cornos dos Artiodáctilos ruminantes, dos Rinocerontes, etc. Sua apófise pós-orbitária marca o limite posterior da órbita, chegando às vezes a unir-se com a apófise ascendente do jugal, para formar com esta uma ponte óssea que limita a órbita na parte posterior. Nos Primates, além disso, uma extensão posterior e interior desses dois ossos em contato com o alisfenóide, separa completamente a órbita da fossa temporal, dizendo-se neste caso ser a órbita fechada posteriormente, em contraste com o que se vê nos outros grupos, cuja órbita é aberta. O tecido esponjoso, intermediário (diploé), dos frontais apresenta cavidades ou seios aeríferos, mais ou menos numerosos, que às vezes se desenvolvem também no diploé dos parietais e dos pré-esfenóides.

Os parietais completam a abóbada craniana, descendo outrossim para os lados da caixa cerebral. Suturam-se anteriormente com os frontais, pela sutura coronária, transversal ao eixo ântero-posterior do crânio, e posteriormente com os ocipitais ou melhor, com o supra-ocipital, pela sutura lambdóide, e entre si, na linha média, pela sutura sagital, onde às vezes se anquilosam um com o outro. Sua sutura com os esquamosais é dita sutura escamosa. Duas pequenas peças ósseas, os interparietais, originados de centros de ossificação distintos, insinuam-se, em alguns grupos, entre os parietais e o supra-ocipital, na linha média do crânio. Estes ossinhos soldam-se geralmente entre si, e também com o supra-ocipital (Primates, por exemplo) e com os parietais (como nos Roedores). Nos grupos dotados de caixa craniana pequena (Carnívoros, por exemplo), forma-se entre os parietais uma cristã sagital cujo maior ou menor desenvolvimento depende da força dos músculos mandibulares que nela se inserem. A cristã sagital bifurca-se anteriormente em *V*, cada ramo do qual se estende sobre os frontais lateral-

mente, em direção da respectiva apófise pós-orbitária, onde às vezes termina.

O **órbito-esfenóide** e o **alisfenóide**, também pares, como os anteriormente considerados, fecham a cavidade cerebral por sua face lateral inferior. Tocam acima, de cada lado do crânio, com os esquamosais e frontais e em baixo, com o pré-esfenóide e com o basiesfenóide, respectivamente, com os quais se anquilosam (nos Primates), formando com os últimos, também soldados entre si, uma peça óssea única, o *esfenóide* ("morcego" ou "borboleta") da anatomia humana, recebendo respectivamente a denominação de pequena e grande asa do esfenóide. O alisfenóide é considerado como derivado do epipterigóide dos vertebrados inferiores (vide adiante: Evolução do esqueleto....). O órbito-esfenóide, talvez derivado, com o pré-esfenóide a que se liga intimamente, do esfenoetmóide reptiliano, participa também da formação da parede posterior da órbita, apresentando, além do forame óptico, uma fenda esfenoidal situada em sua base.

O **pré-esfenóide**, que forma a maior parte do assoalho anterior da caixaf craniana, é precedido pelo vômer e seguido pelo basiesfenóide, suturando-se de cada lado com os órbito-esfenóides parietais e pterigóides.

O **basiesfenóide** ou esfenóide posterior situa-se entre o pré-esfenóide e o basiocipital, sendo limitado lateralmente pelos ossos externos do aparelho auditivo. Numa cavidade limitada por duas cristas salientes, denominada *sela túrcica* e situada em sua superfície intracraniana, aloja a glândula pituitária ou hipófise, diretamente correlacionada com o crescimento. Do rebordo inferior de suas asas temporais projetam-se apófises que se justapõem de cada lado, contra os pterigóides.

O **basiocipital**, que forma grande parte da base do crânio, encaixa-se entre o basiesfenóide e os exocipitais, formando com estes últimos os contornos inferior e lateral do orifício ocipital ou *forame magno*, de cujo contorno superior participa, em alguns casos, o supra-occipital, geralmente excluído de tal contorno pela expansão dos exocipitais até a linha média da região respectiva, onde se juntam, sob o supra-ocipital.

Os esquamosais (ou *temporais*), soldados com os ossos que se desenvolvem em torno da cápsula auditiva, com os quais formam de cada lado o *rochedo*, pela fusão com o proótico, o epiótico e o opistótico, limitam-se em cima, com o parietal, e às vezes também com o frontal, na frente com o alisfenóide, e atrás com o exocipital, participando da parede lateral da cavidade craniana. Dele projeta-se, lateralmente, forte apófise zigomática, recurvada para a frente e embaixo, na parte correspondente e posterior ao rochedo, uma saliência cónica projetada para baixo, a apófise mastóide. Na superfície inferior da base da apófise zigomática do esquamosal, situa-se uma cavidade glenóide (fossa glenóide), côncava, ântero-posteriormente, alongada, transversalmente, ou vice-versa, para a articulação do côndilo mandibular. Sua parede posterior projeta-se para baixo, num processo ou apófise pós-glenóide.

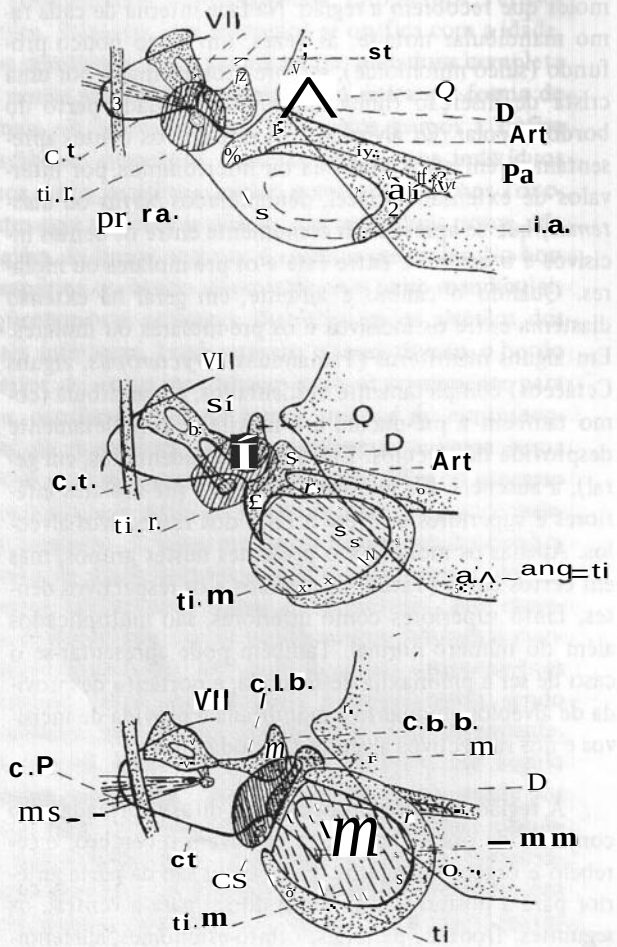


Fig. 10 – Evolução teórica da cavidade timpânica, desde os répteis Cynodontia (em cima) até os mamíferos (embaixo) (segundo Westoll). *ag.*, angular; *Art.*, articular; *c.b.b.*, *crus breve* da bigorna; *c.l.b.*, *crus longum* da bigorna; *c.P.*, cartilagem de Paaw; *cS.*, cartilagem de Spence; *c.t.*, corda do tímpano; *D*, dentário; *la.*, lâmina dobrada do angular; *m*, martelo; *mm.*, cabo do martelo; *ms.*, membrana de Shrapnell; *pa*, pré-articular; *rrra.*, processo retroarticular; *Q*, quadrado; *st*, estribo; *ti*, timpânico; *ti.m.*, tímpano do mamífero; *ti.r.*, tímpano do réptil (de Lessertisseur & Sigogneau).

O grande supra-ocipital, ímpar, forma a parte superior da região respectiva, limitando-se acima e na frente, com os parietais (sutura lambdóide), e embaixo com os exocipitais, e em certos casos com o orifício ocipital. Concorre com os exocipitais para a formação dos côndilos ocipitais (duplos, nos mamíferos), por intermédio dos quais o crânio se articula com a coluna vertebral.

Os exocipitais, compreendidos entre o supra-ocipital e o basiocipital, terminam por fechar a caixa craniana, posteriormente, ladeando o forame magno. De sua parte anterior salienta-se uma apófise paraocipital ou paramastóide, separada dos côndilos por profunda depressão, de inserção muscular.

Região auditiva (Figs. 10 a 12). Substituindo um conjunto cartilaginoso original, e resultando de três pontos de ossificação distintos, correspondentes ao proótico, epiótico e opistótico, forma-se um só osso, o *periôtico* ou rochedo, pesado e denso, que contém o conduto auditivo externo, a bula timpânica e o labirinto ósseo, e cuja parte anterior (parte petrosa ou pirâmide do rochedo) se acha oculta na cavidade cerebral, enquanto sua parte posterior (parte mastóide) aparece externamente, em contato com o exocipital, formando o processo ou região mastóide, cujo desenvolvimento é muito variável, às vezes rudimentar. O osso inferior, no lado externo do periótico, um tanto voltado para fora, é o *timpânico,* tido como originário do osso angular da mandíbula dos répteis, e que apresenta a forma de um anel incompleto, lembrando uma ferradura invertida nos indivíduos jovens, forma esta que persiste nos adultos de certos grupos primitivos (Monotremos, Marsupiais e alguns Insectívoros), e que nos outros mamíferos se completa num anel ósseo perfeito. O bordo externo deste anel ósseo cresce horizontalmente para o lado externo ou aboral, formando um conduto tubular, o meato auditivo externo, que é curto, enquanto sua superfície inferior e interna é coberta por uma placa óssea, que na maioria dos mamíferos se intumesce numa cápsula oca ou ocupada por tecido ósseo celular, a *bula* ou *caixa timpânica* que confma com a margem estema do basiocipital, e que se

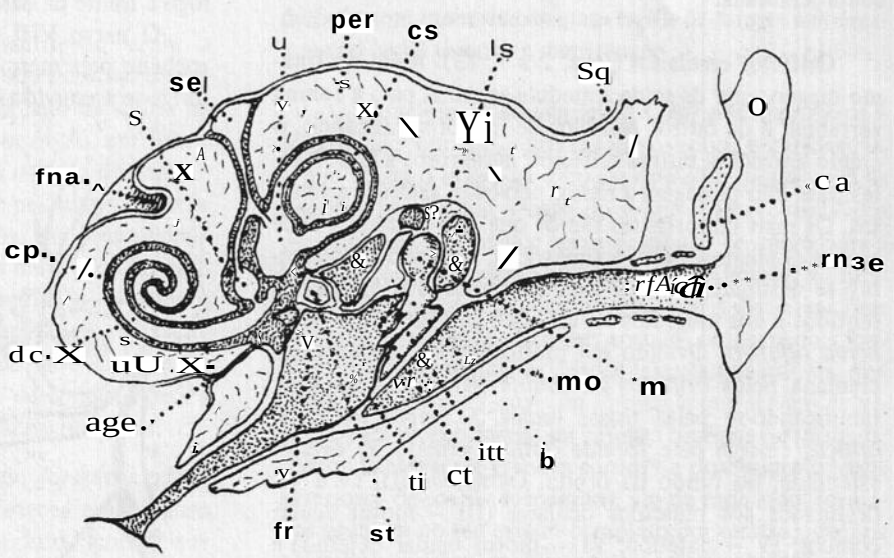


Fig. 11 – Diagrama do órgão auditivo de mamífero, em corte transversal. *age*, *aqueductus cochleae; b*, bigorna; *ca*, cartilagem; *cp*, cavidade perilinfática; *cs*, canal semicircular; *ct*, corda do tímpano; *dc*, dueto coclear; *fna*, forame para o nervo auditivo; *fr*, fenestra rotunda (forame redondo); *itt*, inserção do músculo tensor do tímpano; *ls*, ligamento suspensório; *m*, martelo; *mae*, meato auditivo externo; *mo*, meato ósseo; *o*, orelha; *per*, periôtico; *s*, *sacculus*; *sei*, saco endolinfático; *Sq*, esquamosal; *st*, estribo; *ti*, tímpano; *u*, utrículo (segundo Goodrich).

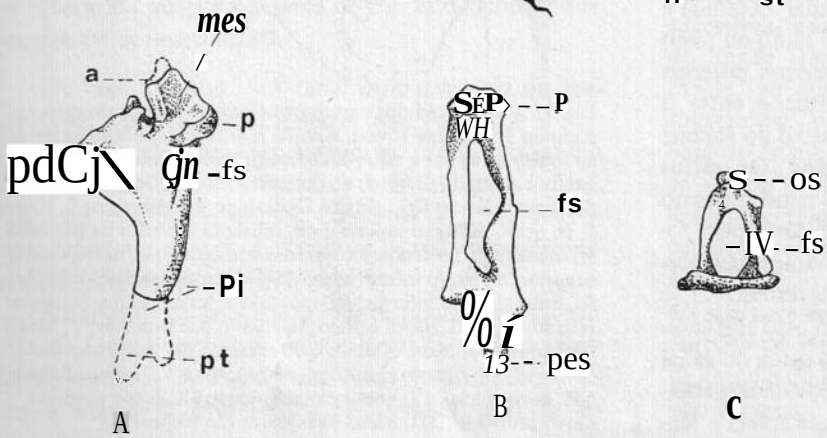


Fig. 12 – Estribo. *A*, *Dimetrodon*, réptil pehcossuro do Permiano (segundo Romer); *B*, *Scalenodon*, réptil cinodonte, do Triássico (seg. Parrington); *C. Myrmecophaga* ou Tamanduá bandeira (segundo Guth). *a*, apófise dirigida para o ouvido interno; *fs*, forame estapedial; *p*, platina; *pd.*, processo dorsal; *pes*, processo estapedial; *pi*, processo interno; *pt*, processo timpânico; *ol.*, osso lenticular; *mes*, extremidade mesial; *lat*, extremidade lateral (de Lessertisseur & Sigogneau).

funde com o petroso para formar o periótico. Um outro elemento ósseo, além do timpânico, é o *entotimpânico*, desenvolvido de uma lamela cartilaginosa distinta, que não tem correspondente nos répteis. Em certos grupos participa também da formação da bula timpânica. O timpânico apresenta freqüentemente (Ungulados e Primates) uma apófise estilóide dirigida para baixo. Entre a membrana do tímpano, do lado externo, e a cápsula ótica (que encerra o ouvido interno), situam-se, numa cavidade cheia de ar, mais comumente convertida na bula timpânica, os três ossinhos do ouvido médio, articulados em série, remanescentes do aparelho buco-branquial dos vertebrados inferiores, adaptados a uma nova função. Tais são, de fora para dentro: o *martelo*, resultante da migração do articular da mandíbula reptiliana para o interior do ouvido médio dos mamíferos, que recebe as vibrações do tímpano, transmitindo-as à *bigorna* e, por intermédio desta, ao *estribo*; a *bigorna*, derivada do quadrato do crânio reptiliano; o *estribo*, correspondente à columela reptiliana, derivada por sua vez, do opérculo dos anfíbios, e através deste, do hiomandibular dos peixes, que reforça a articulação mandibular e que corresponde, em última análise, à peça superior da cartilagem de Meckel, condrocraniana.

Orifícios cranianos (Figs. 2 a 7, 13). Além do forame magno, que dá saída à medula espinhal para a coluna vertebral, e de outros orifícios de menor significância, o crânio apresenta outros orifícios, numerosos e importantes, que dão passagem a ramos nervosos, arteriais e venosos. Os mais importantes são os que dão saída aos doze nervos cranianos, pares e simétricos, que vindos do cérebro se destinam, de cada lado do crânio, aos órgãos dos sentidos e aos músculos da cabeça e garganta. O nervo I, *nervo olfativo*, dividido em muitos filetes, sai da caixa craniana pelos *orifícios da lâmina crivosa* do etmóide, ramificando-se pelas fossas nasais. O nervo II, *nervo óptico*, emerge pelo *forame óptico*, situado no órbito-esfenóide, no fundo da órbita. Os nervos III, IV e VI, destinados aos músculos oculares (III — motor ocular comum; IV — patético; VI — motor ocular externo) e parte do grande nervo V (trigêmino — Io ramo ou ramo oftálmico) afloram através do *forame lacerum anterius* ou *esfencrbital*, ou ainda *esfenoidal*, situado entre o órbito-esfenóide e o alisienóide, atrás e abaixo *do forame* **óptico**, **amàa àentro da cavidade orWtâria.** Os **ràm** i:s ranis i: nervo V (trigêmino — 2º ramo ou ramo —axilar e 5º *zirzj* eu rmio mandibular) saem pelo *fo*-*rame rnr..ndum* ou reiccão *rniioi* (o 2° ramo), lue perfura o alisrgréir itris z oeno *ii* fenda esfenoidal, e pelo *zrrme rzl* t: 5º mu:. também no osso aiisfenói- ^ peiximo õe sui extremidade, mis ia saíia do canal v~ e do esqu v rz uu: da cavidkiz glenc- *m.* SiMim èB *tcBmmêm* (Arfiten*, Répteis e Mamíferos), o forame ou *fenestra ovalis* situa-se logo abaixo da extremidade interna da columela ou estribo, pondo o ouvido médio em comunicação com o ouvido interno e servindo de conduto, até este, das vibrações produzidas no tímpano pelas ondas sonoras e transmitidas até ali através da cadeia de ossinhos do ouvido médio, nos mamíferos, ou apenas da columela, nos outros tetrápodos e nas aves.

Em alguns casos, o *forame lacerum anterius*, o forame redondo maior e o forame óptico fundem-se, *exteriormente*, num só (nos Edentata-Megatherioidea, por exemplo). Em outros casos, o forame oval, situado muito próximo da bula timpânica, une-se com o *forame lacerum medius.*

Nos grupos providos de *canal alisfenóide*, que atravessa a apófise pterigóide do alisfenóide, servindo de conduto para a artéria carótida externa (Carnivora-Canidae, por exemplo), o forame redondo maior serve de desembocadura para o mesmo.

O nervo VII, *nervo facial*, penetra no rochedo pelo *porus acusticus intemus*, e depois de atravessar este osso, sai do crânio pelo *forame estilomastóide*, situado atrás da bula timpânica, entre o tímpano-hial e o mastóide, logo à frente da base da apófise parocipital.

O nervo VIII, *nervo acústico*, também penetra no rochedo pela mesma entrada, mas não sai do crânio, pois dirige-se ao ouvido interno.

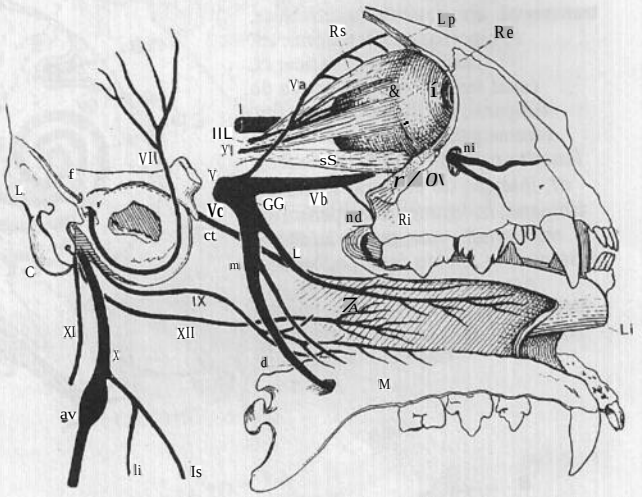


Fig. 13 — Diagrama dos nervos principais da cabeça do *gato*, *segundo St. George Mivait. Arcada zigomática e* bordo externo da órbita retirados e ramo mandibular direito volvido para baixo. *c*, côndilo ocipital; *ct*, corda do tímpano; d, nervo dentário inferior; *GG*, gânglio Gasseri; gv, gânglio vago; *L*, língua; *li*, *ls*, nervo laríngeo superior; *Lp*, músculo elevador da pálpebra; *M*, mandíbula invertida; *m*, nervo mandibular; «d, nervo dentário superior; *ni*, nervo infraorbitário; *Ói*, músculo oblíquo inferior; *Ri*, músculo reto inferior; *Rl*, músculo retolateral; *Rs*, músculo reto superior; II, nervo óptico; III, nervo óculo-motor; V, nervo trigêmino; *Va*, ramo oftálmico do mesmo; *Vb*, ramo maxilar áo mesmo: *Vc*, ramo mandibular do mesmo; VI, nervo abducens; MI, nervo facial; IX, nervo glossofaríngeo; X, nervo vago; XI, nervo icessório: XII, nervo hipoglosso (de Weber).

Os nervos IX, *nervo glossofaríngeo*, X, *nervo pneumogástrico* ou *vago*, o XI, *nervo espinhal*, juntamente com a veia jugular, saem através do *forame lacerum posterius* ou jugular, situado na base do crânio, entre o basiocipital e a cápsula auditiva.

O nervo XII, *nervo hipoglosso*, motor da língua, deixa o crânio pelo *forame precondyloideum* ou condilóide anterior, situado no exocipital, pouco adiante da margem inferior do respectivo côndilo, forame este, às vezes, duplo ou dissimulado na periferia do *forame lacerum posterius*, ou ainda a ele unido.

Na base do crânio, há ainda outros orifícios importantes.

A trompa de Eustáquio, que liga o ouvido médio à garganta, como conduto de ar, destinada a equilibrar a pressão interna com a externa, sai junto ao ângulo anterior da cápsula auditiva ou bula timpânica, sobre o *forame lacerum anterius* e ao lado externo do conduto da carótida interna. Resultou da evolução do conduto do espiráculo do peixe.

Um forame postglenoideum, conduto venoso, é às vezes presente na base da parede posterior da apófise pós-glenóide do esquamosal.

No palato da maioria dos mamíferos, entre a pré-maxila e a maxila, um par *deforames incisivos* ou *palatinos anteriores*, um forame de cada lado da sutura intermaxilar, serve para passagem de um órgão, em forma de bolsa, accessório nasal, destinado à olfação do conteúdo bucal. Sobre a sutura da apófise palatina da maxila com o osso palatino, há, de cada lado, um *forame palatino posterior*, às vezes multiplicado em vários forames menores, todos saídas de vasos sangüíneos. Do maior destes orifícios, parte para a frente um sulco ou cissura palatina, longitudinal, que termina do lado externo do forame palatino anterior e que serve de conduto para a artéria palatolabial e para o nervo palatino posterior.

O osso lacrimal é perfurado pelo *forame lacrimal* (ausente nos Sirenia, Proboscidea, Cetacea e em alguns Artiodactyla), abertura externa do conduto lacrimal, que penetra até as fossas nasais.

No osso maxilar, um *canal infra-orbitário* ou *pré-orbitário*, mais ou menos longo e mais ou menos afastado do bordo alveolar, dá passagem ao nervo maxilar e à artéria suborbitária, da cavidade orbitária para a face. Pequenos orifícios dentários, condutos de filetes nervosos e arteríolas dentários, abrem-se dentro ou nas proximidades do forame infra-orbitário.

No interior da cavidade orbitária, pouco acima e adiante do forame óptico, é frequente ver-se um *forame etmoidal*, entrada do nervo nasal, ramo do oftálmico, e da artéria etmoidal. Um *forame órbito-nasal*, entrada do nervo e da artéria esfenopalatinos para o interior da cavidade nasal, é presente às vezes sob o orifício óptico e bem adiante deste.

Um *canal alisfenóide*, conduto da artéria carótida externa, em certos grupos, atravessa longitudinalmente a base do osso do mesmo nome, entre o *forame rotundum* e o *forame oval*.

O forame lacerum médium, situado entre o rochedo e o alisfenóide, dá entrada na caixa craniana à artéria carótida interna, que leva suprimento sangüíneo ao cérebro, e que antes de penetrar por aquele forame, percorre o canal carotidiano, desde a extremidade posterior do crânio, sob o rochedo, até as proximidades do *forame lacerum posterius*.

Na mandíbula, do lado interno do ramo montante ou ascendente, pouco adiante e abaixo do côndilo, ao nível do rebordo alveolar ou abaixo deste, às vezes ao lado do último molar, surge o *forame dentário inferior*, entrada do nervo dentário inferior, ramo do trigêmino e da artéria dentária, os quais, depois de percorrer longitudinalmente o ramo horizontal da mandíbula, sob os dentes, enviando filetes nervosos e arterícolas a estes, saem no lado externo anterior da região sinfisiária ou mentoniana pelo *forame mentoniano*, para suprir de sangue e enervar a região labial inferior e mentoniana.

O esqueleto branquial (Fig. 3, *hí*) dos mamíferos é constituído por um conjunto de ossinhos e cartilagens, a que se dá o nome de *arco* ou *aparelho hióide*, que se une por ligamentos à base do crânio nas proximidades do osso mastóide, e que serve de ponto de apoio para a língua e para as cartilagens tiróides da laringe. O arco hióide é composto por numerosas peças distintas. Tem por base o corpo ou *basihial*, ao qual se ligam dois longos e delgados ramos ou cornos laterais posteriores, que compreendem cada qual um só osso, e que servem de suporte para as cartilagens da laringe (*tirohials* ou *urohials*, cornos tiroideanos, grandes cornos), e dois ramos laterais anteriores (arcos de suspensão), um de cada lado, formados cada um no seu estado completo por quatro ossinhos sucessivos, unidos por cartilagem e denominados ramos do hióide (*ceratohial*, o primeiro, ligado ao corpo do hióide, ao qual se seguem o *epihial*, o *estilohial* e o *timpanohial*, o último dos quais fixa o aparelho hióide à base do crânio. Alguns autores denominam de *ceratohial* ao *epihial* e de *apohial* ou *hipohial* ao *ceratohial*. No homem, o *timpanohial* solda-se com o *estilohial*, constituindo tal conjunto a apófise estilóide do aparelho hióide. A posição do aparelho hióide é geralmente oblíqua, do alto para baixo e de trás para diante. As formas e proporções de seus diversos elementos são muito variáveis de grupo para grupo. Nos macacos roncadores (*Alouatta*) por exemplo, o *basihial*, que se apresenta mais comumente sob a forma de uma plaqueta óssea, é avoluma-

do de modo descomunal e escavado em caixa de ressonância. O basihial apresenta às vezes um prolongamento anterior, lingual *(glossohial* ou *entoglosso).*

Evolução de estruturas crânio-mandibulares. A história do alisfenóide, do peixe ao primata, é muito instrutiva, sob o ponto de vista da evolução.

Este osso foi por muito tempo considerado como homólogo do *pleuroesfenóide* reptiliano, que ocupa no crânio dos répteis atuais mais ou menos o mesmo lugar relativo. Mas, como se sabe, o crânio original era limitado pela *dura mater*, a forte e mais externa das membranas fibrosas que envolvem o cérebro e a corda espinhal nos Vertebrados, devendo os elementos estruturais exteriores a ela, mesmo os situados na caixa craniana, ser considerados como de origem extracraniana.

No crânio reptiliano, o *cavum epiptericum*, cavidade aberta nas duas extremidades, que encerra a veia jugular, a artéria carótida interna, o gânglio de Gasser e seus filetes nervosos, etc., é externo à caixa craniana propriamente dita, sendo limitado internamente pelo pleuroesfenóide (ossificação da *dura mater)*, e extemamente por uma apófise vertical do palato-quadrato, denominada *epipterigóide*. No crânio dos mamíferos, esta cavidade, com seus elementos vasculares e nervosos, é intracraniana, limitada externamente pelo *alisfenóide*, com reabsorção de sua parede interna original (pleuroesfenóide) e formação de uma nova parede externa (alisfenóide).

Paleontologicamente considerando, podemos acompanhar a evolução das estruturas cranianas de que tratamos, através dos períodos geológicos, desde o peixe até os mamíferos superiores. Assim, nos peixes Crossopterígios do Devoniano, de respiração dupla, como os Dipnoi modernos, o arco palato-quadrato apresentava uma apófise superior, vertical, idêntica à que se vê nos anfíbios labirintodontes Embolomeri, do Carbonífero, seus prováveis descendentes, e com relações vsculares e nervosas semelhantes às que se vêem no epipterigóide reptiliano.

Nos Therapsida-Dicynodontia, répteis mamaliformes do Permo-Triássico, um delgado epipterigóide limita externamente a cavidade epitérica *(cavum epiptericum)* extracraniana. Já nos Therapsida-Cynodontia, também permo-triássicos, ainda mais evoluídos no sentido dos mamíferos, o epipterigóide tendeu a aumentar em tamanho, de modo que em alguns representantes do mesmo grupo do Triássico inferior, o crânio apresentava, além da parede original látero-externa, formada pelo alisfenóide, outra parede secundária, externa àquela, formada pelo bem desenvolvido epipterigóide. Com a reabsorção da parede original nos últimos representantes conhecidos do mesmo grupo, no Triássico superior, o epipterigóide, muito desenvolvido, assumiu a mesma posição relativa que o alisfenóide dos mamíferos viria a apresentar, constituindo-se num dos elementos da parede lateral da

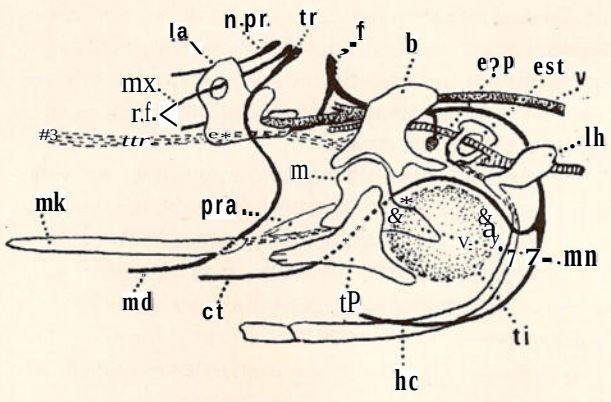


Fig. 14 – Diagrama, mostrando os dois primeiros arcos viscerais e suas relações com nervos e vasos sangüíneos num mamífero. Vista lateral esquerda. *b*, bigorna; *ct*, corda do tímpano; *esp*, posição da fenda fechada do espiráculo e de seu placóide; *est*, estribo; *f*, nervo facial; *hc*, corno do hióide; *la*, lâmina ascendente (cartilagem epipterigóide); *lh*, hial lateral, fundido com a cápsula auditiva; *m*, martelo; *md*, ramo mandibular do trigêmino; *mn*, manúbrio do martelo; *mk*, cartilagem de Meckel; *n.pr.*, nervo profundo; pra, pré-articular (processo anterior); *ti*, tímpano; *tp*, timpânico; *tr*, trigêmino; v, *vena capitis lateralis*. A artéria estapedial, ramo da carótida interna, passa através do estribo (tais artérias estão achuriadas) (modificado de Goodrich).

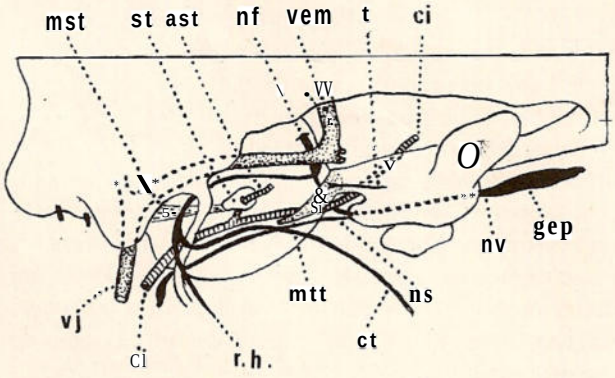


Fig. 15 – Reconstrução da região posterior do crânio de *Trichosurus vulpecola*, embrião (17 mm, comp.), *art*, artéria estapedial; *ci*, carótida interna; *ct*, corda do tímpano; *gep*, gânglio esfenopalatino; *mst*, músculo estapedial; *mtt*, músculo tensor do tímpano; *nf*, nervo facial; *ns*, nervo simpático do gânglio cervical superior; *nv*, nervo vidiano (união do simpático com o palatino); *rt*, ramo do nervo trigêmino; *st*, estribo (atravessado pela artéria estapedial); *vem*, veia cerebral mediana; *vj*, veia jugular (segundo Goodrich).

caixa craniana, com as mesmas conexões vasculares e, provavelmente, nervosas do alisfenóide dos mamíferos, de modo que nestes répteis, o *cavum epiptericum* já era intracraniano como nos mamíferos. Isto não obsta que alguns mamíferos de grupos de características primitivas, como os Prototheria-Monotremata, o pleuroesfenóide ainda seja parcialmente presente, e que diversos

Eutheria (placentários) apresentem nódulos cartilaginosos, vestígios desta mesma parede original reptiliana.

Embriologicamente falando, o alisfenóide é representado no condocrânio dos mamíferos placentários pela *lamina ascendem* da *ala temporalis* que, além desta lâmina, é formado ainda pelo *pars basilaris*, elemento trabecular, anexo à base do condrocrânio (caixa cerebral cartilaginosa dos Vertebrados inferiores e do embrião dos Vertebrados superiores). Assim, o alisfenóide é resultante de uma condrosteose (*chondrosteosis*) do elemento cartilaginoso de origem visceral, denominado *lamina ascendem* da *ala temporalis*, primeiro esboço craniano cartilaginoso do mamífero.

Mais instrutivo que o caso do alisfenóide na evolução dos vertebrados, do peixe para o mamífero, é o caso das transformações do aparelho buco-branquial até à formação do ouvido médio dos mamíferos (Figs. 14 a 19).

Nos Agnatha, que são os vertebrados mais primitivos que se conhece, com duas ordens extintas de pseudopeixes do Siluriano e Devoniano, e uma ordem recente, os arcos branquiais são constituídos por um conjunto de barras cartilaginosas pares, soldado dorsalmente ao esqueleto da região da cabeça, estendendo-se até à extremidade anterior da mesma região. O palato-quadrato, e a mandíbula primitiva ou cartilagem de Meckel ainda não se Tinham formado. O endoesqueleto era completamente cartilaginoso, sendo o exoesqueleto representado por placas ósseas dérmicas. De Agnatha mais evoluídos teriam derivado, nos tempos do Devoniano, os peixes ósseos (Osteichthyes).

Admite-se como certo que, com o processamento da evolução, a metade dorsal do primeiro arco de barras branquiais veio a constituir o palato-quadrato, enquanto seu segmento ventral, correspondente à cartilagem de Meckel, constituía a mandíbula primitiva. O segundo arco branquial (hióide) é composto também por um elemento dorsal e outro ventral, articulados entre si em forma de *V* bem aberto para a frente.

Com o aumento progressivo do volume do palato-quadrato (incluindo a maxila) e da mandíbula, o espaço branquial, posterior a eles, tornou-se mais apertado. Nos peixes estruturalmente mais primitivos, como os elasmobrânquios do grupo dos seláquios (tubarões e afins), a cavidade branquial comunica-se com o exterior por fendas verticais alongadas, típicas. Nos Placodermi, grupo extinto do Devoniano e Siluriano, a primeira fenda branquial ainda teria apresentado tal aspecto. Na maioria dos peixes (inclusive nas classes dos Chondrichthyes e dos Osteichthyes), a grande expansão posterior do palato-quadrato e da mandíbula provocou a íntima união destes elementos, resultantes da evolução do primeiro arco branquial com o arco seguinte (hióide), bloqueando o espaço correspondente à primeira fenda branquial, que se reduziu a uma pequena abertura correspondente à extremidade dorsal da fenda branquial original, abertura esta denominada *espiráculo* ou *evento*. Ao mesmo tempo, o principal elemento dorsal do arco hióide (o hiomandibular) assumia a nova função de elemento auxiliar da articulação da mandíbula com o crânio, fixando-se por sua extremidade anterior contra a região ótica interna, e por sua extremidade posterior ao osso articular da mandíbula.

Nos peixes, a região ótica ou auditiva é representada apenas pelo ouvido interno, completamente intracraniano. É um órgão destinado a registrar vibrações no meio líquido e à função de equilíbrio, função esta importante em todos os vertebrados, cuja sede localiza-se num par

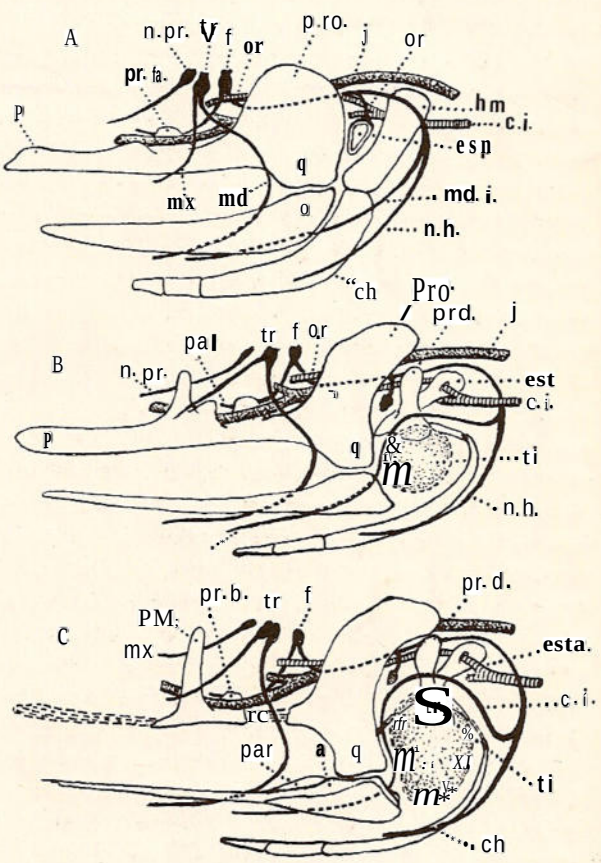


Fig. 16 – Diagramas, mostrando relações de nervos (em preto), artérias (achuriadas) e veias (sombreadas) com os *arcos viscerais* (em branco) esqueletais da mandíbula e hióide. *A*, peixe autostílico primitivo; *B*, tetrápodo primitivo; *C*, lacertílio primitivo. *a*, região articular; *ch*, ceratohial; *c.i.*, carótida interna; *esp*, espiráculo (fechado em *B* e *Q*\ *est*, estribo (base da columela); *esta.*, estapedial; *f*, facial; *hm*, hiomandibular; *j*, jugular (v. *capitis lateralis*); *md*, mandibular; *md.i.*, mandibular interno; *mx*, maxilar; *n.h.*, nervo hiomandibular; *n.pr.*, nervo profundo; *or*, orbital; *p*, região palatina do palato-quadrado; *pal*, palatino; *par*, osso pré-articular; *pr.a.*, processo ascendente; *pr.b.*, processo basal; *pr.d.*, processo dorsal; *pr.o.*, processo ótico; *q*, região do quadrado; *ti*, tímpano; *tr*, trigemino (modificado de Goodrich).

de bolsas e numa série de canais semicirculares, comumente em número de três, embora apenas dois, ou mesmo um, estejam presentes em certas formas primitivas.

Ao processar-se a evolução do peixe crossopterígio para o anfíbio, o órgão auditivo já estava apto a funcionar no novo meio, isto é, no ambiente atmosférico. O hiomandibular do peixe, liberado de sua primitiva função de suporte da mandíbula, adaptou-se a uma nova função. Deslocando-se para a parte média alargada do canal que ligava o espiráculo à região branquial (canal este cuja metade interna veio a constituir a trompa de Eustáquio nos vertebrados superiores), transformou-se no elemento que, com o nome de *osso estapedial* (ou columela), no anfíbio serve de transmissor das vibrações de um tímpano rudimentar, de neoformação, para o ouvido interno, constituindo-se assim o primeiro ouvido médio. O ouvido externo (orelha) é ainda ausente.

Nos répteis e aves, o ouvido médio ainda é praticamente do mesmo tipo, com um só osso, denominado columela ou estribo, derivado do opérculo do anfíbio, e perfurado em sua metade interna pelo orifício estapediano, osso este destinado a transmitir as vibrações do tímpano ao ouvido interno através da *fenestra ovalis*, como nos anfíbios. Nos répteis Synapsida mais evoluídos (Cinodontes e Ictidossauros, por exemplo) do Triássico superior, a columela que nos anfíbios ainda se dirige obliquamente para a parte dorso-posterior do crânio, onde se acha a abertura externa do ouvido médio (antigo orifício do espiráculo dos peixes) obliterada pelo tímpano, inclina-se para baixo, quase se justapondo, por sua extremidade distai encostada ao tímpano, aos dois ossos da articulação crânio-mandibular (quadrato e articular respectivamente, já muito reduzidos em tamanho, e praticamente inúteis como elementos articulares, com a expansão do dentário da mandíbula, que entra em contato com o esquamosal). Nos mamíferos, grupo em que a redução, em número, dos elementos esqueletais, principalmente no crânio e mandíbula, atingiu o máximo, seja por supressão de alguns ossos, seja pela aglutinação de diversos ossos dos grupos primitivos em peças ósseas únicas, com readaptação de função de outros elementos ósseos, o ouvido médio completou-se em sua estrutura definitiva com a inclusão de mais duas peças ósseas, o martelo e a bigorna, derivados respectivamente do osso quadrato do crânio, e do osso articular da mandíbula do réptil, deslocados, com nova função, para o ouvido médio do mamífero. Um ouvido externo, bem desenvolvido (orelha) é presente nos mamíferos cuja mandíbula reduziu-se apenas ao osso dentário, muito expandido, articulado com o esquamosal do crânio, num ponto mais lateral e mais anterior em relação ao réptil. Aliás, no ouvido médio dos mamíferos, a apófise anterior do martelo (gonial) e do timpânico constituem traços dos ossos dérmicos da região posterior da mandíbula, ligados ao angular dos répteis, que teria evoluído para o timpânico dos mamíferos.

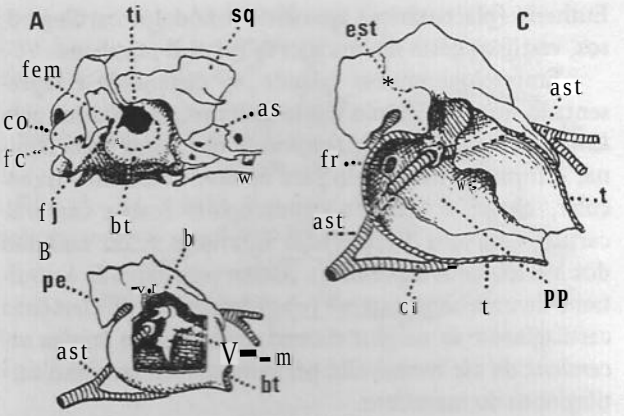


Fig. 17 – Região auditiva direita de *Mus decumanus*, mostrando a relação da *artéria estapedial* com o timpânico e ossinhos auditivos. *A*, vista externa; *B*, com janela cortada na cápsula auditiva; C, cavidade da cápsula mais exposta e com a bigorna e o martelo removidos. *B* e *C* mais aumentados que A. *as*, alisfenóide; *ast*, artéria estapedial; *b*, bigorna; *bt*, bula (cápsula) auditiva ou timpânica; *ci*, carótida interna; *co*, côndilo ocipital; *est*, estribo; *fc*, forame condilóide; *fen*, forame estdomastóide; *fj*, forame jugular; *fr*, fenestra rotunda; *m*, martelo; *pe*, periótico; *pp*, parede do periótico; *sq*, esquamosal; *t*, timpânico; *ti*, tímpano, limitado por linha pontilhada, em semicírculo e parcialmente oculto (modificado de Goodrich).

Sob o ponto de vista embriológico, o blastema do arco mandibular, isto é, o elemento de partida, embrionário, do arco branquial, precursor da mandíbula, dá origem a um elemento dorsal, relacionado com a cápsula auditiva, e a um elemento ventral, correspondente à cartilagem de Meckel, de cuja extremidade proximal se origina o osso articular da mandíbula reptiliana ou o martelo dos mamíferos, fato que nos permite afirmar que a articulação bigorna-martelo, no ouvido médio dos mamíferos, corresponde à articulação quadrato-articular nos répteis. Por outro lado, o blastema do arco hióide é o ponto de partida da columela dos répteis ou do estribo dos mamíferos, confirmando a homologia destes dois elementos nas classes em consideração (Figs. 20 a 22).

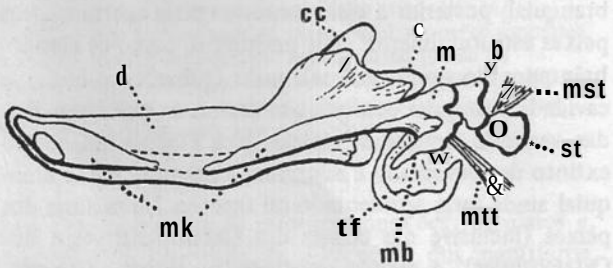


Fig. 18 – Ramo mandibular direito do embrião de *Erinaceus europaeus* (7,5 cm de comprimento). *b*, bigorna; *c*, cartilagem condilar; *cc*, cartilagem coronóide; *d*, dentário; *m*, martelo; *mb*, manúbrio; *mk*, cartilagem de Meckel; *mtt*, músculo tensor do tímpano; *mst*, músculo estapedial; *st*, estribo; *ti*, timpânico (modificado de Goodrich).

Anatomicamente, o nervo facial (sétimo par cerebral) dá origem a três ramos, um dos quais, a *chorda tympani* nos mamíferos, ramifica-se de seu tronco, ainda no canal facial, pouco antes que este atinja o forame estilomastóide, penetrando a seguir na cavidade timpânica, onde suas relações com o martelo, a bigorna e o estribo são idênticas às relações do mesmo ramo nervoso com o quadrado, o articular e a columela dos répteis, respectivamente.

O pequeno músculo *tensor tympani*, que se insere no martelo, é inervado pelo mesmo ramo do nervo trigêmino que o músculo pterigóide dos répteis, que tem ponto de inserção no articular.

No ouvido médio de certos grupos de mamíferos, um ramo da carótida interna, a artéria estapediana ou estapedial, passa através do estribo (Figs. 14 a 17), ao passo que nos répteis e anfíbios o mesmo ramo arterial atravessa a columela, de que derivou o estribo, como já vimos. A artéria estapedial, bem desenvolvida nos anfíbios e répteis, é porém reduzida ou ausente na maioria dos mamíferos, nos quais a maior extensão da carótida externa fornece nova e mais curta via de suprimento para as estruturas externas da cabeça, inclusive as da maior parte da área maxilomandibular, em substituição ao ramo estapedial.

Coluna vertebral (Figs. 23 a 30). A coluna vertebral, eixo do corpo, compreende cinco regiões: cervical, dorsal ou torácica, lombar, sacra e caudal, sendo a região sacra indefinida nos Cetáceos e Sirênios. A primeira vértebra cervical, articulada com o crânio, é o atlas. A primeira vértebra dorsal é a primeira vértebra ligada ao esterno por costelas (uma de cada lado). A primeira vértebra lombar é a primeira seguinte à última vértebra portadora de costelas. A primeira vértebra sacra é a primeira vértebra que se justapõe ao ílio. Às vértebras sacras seguem as da região caudal. As vértebras sacras são geralmente soldadas entre si, e às vezes (Edentata-Xenarthra) também ao ílio. Em certos grupos (Gliptodontes, por exemplo), as vértebras cervicais soldam-se num só conjunto, o mesmo podendo acontecer com as dorsais e lombares, dando-se às vezes o caso de união por anquilose entre as vértebras lombares, sacras e caudais.

As vértebras são formadas essencialmente por um arco superior ou arco neural e por um *centrum* ou corpo, inferior, apresentando outrossim diversas apófises.

O arco neural (neurapófise), resultante de centro de ossificação particular, solda-se ao corpo do osso por meio de pedículos. Falta apenas nas últimas vértebras caudais, e apresenta em sua face dorsal uma apófise espinhal, mais ou menos forte, cujo desenvolvimento máximo é observado nas vértebras da região lombar. Tal apófise *(processus spinosus)* reduz-se às vezes a uma simples excrescência ou desenvolve-se de modo mais ou menos

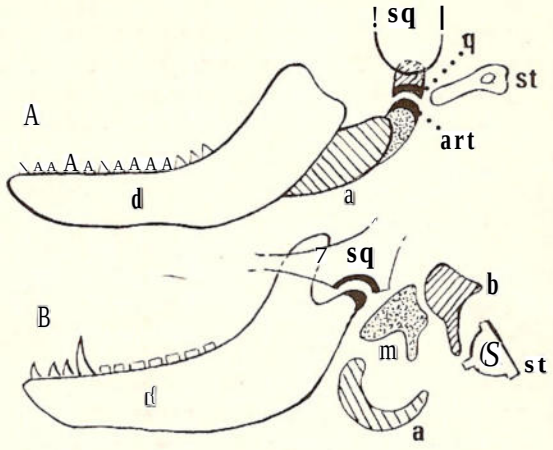


Fig. 19 – Desenhos esquemáticos, mostrando a homologia dos ossos pós-mandibulares e dos ossinhos ou ouvido médio nos répteis *(A)* e nossnamíferos (*B*) (segundo Boule & Piveteau). *a*, angular; *art*, articular; *b*, bigorna; *c*, columela; *d*, dentário; *sq*, esquamosal; *st*, estribo; *t*, timpânico. Articulação crânio-mandibular marcada em linha espessa (de Lessertisseur & Sigogneau).

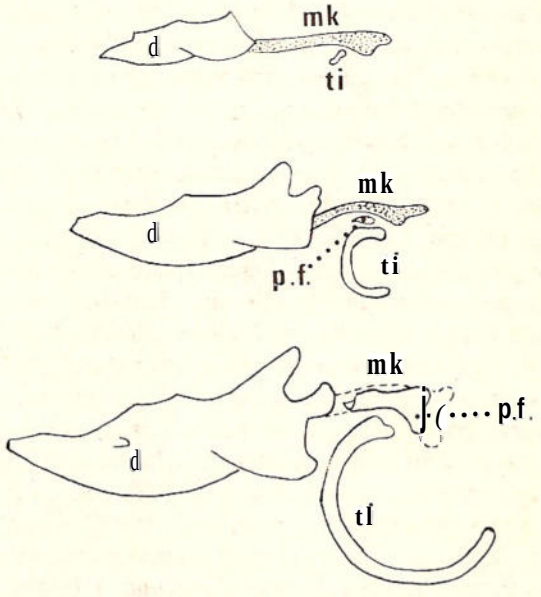


Fig. 20 – Desenvolvimento da mandíbula e do ouvido médio do rato (segundo Olson). *mk*, cartilagem de Meckel; *d*, dentário; p./, *processus folii; ti*, timpânico (de Lessertisseur & Sigogneau)

considerável, atrofiando-se frequentemente na região cervical e na região caudal.

Das extremidades anterior e posterior do arco neural projetam-se, de cada lado, apófises ditas *pré-zigapófises* (as anteriores) e *pós-zigapófises* (as posteriores), estruturas pares, auxiliares na articulação intervertebral. Nas pré-zigapófises, a faceta articular é voltada para cima e frequentemente para a frente, dando-se o contrário nas pós-zigapófises.

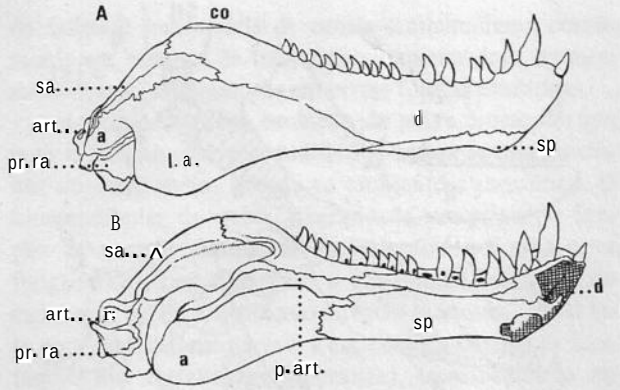


Fig. 21 – Mandíbula de *Dimetrodon*, réptil pelicossauro do Permiano (segundo Romer & Price). *A*, vista lateral-externa; *B*, vista lateral-interna. x 3/10 apr. *a*, angular; *art*, articular; *co*, coronóide; *D*, dentário; *l.a.*, lâmina curva do angular; *p.art.*, pré-articular. *pr.ra.*, processo retroartigular; *sa*, supra-angular; *sp*, esplenial (de Romer & Price, segundo Lessertisseur & Sigogneau).

O centram ou corpo vertebral é geralmente cilíndrico, prismático ou discoidal, provido em cada extremidade (exceto nos Cetáceos e Monotremos) de uma epífise discoidal, delgada, proveniente de centro de ossiflcação próprio, que termina por fundir-se com o corpo vertebral num só osso. As apófises vertebrais têm igualmente cada qual uma epífise em sua extremidade distai, que acaba, como as demais epífises, em geral, fundindo-se com o corpo do osso.

De cada lado do centro vertebral destaca-se uma apófise mais ou menos longa (*apófise transversa*), simples ou dupla (neste último caso, as superiores chamam-se *diapôfises*; as inferiores, *parapófises*). Apófises acessórias formam-se às vezes (principalmente nas vértebras lombares) no arco vertebral, entre a apófise espinhal e a apófise transversa: a anterior (*metapófise* ou *processus mamilaris*) dirige-se para cima e um tanto para fora, e a posterior (*anapófise*), fraca e situada em nível mais baixo, projeta-se para trás.

O centram ou corpo das vértebras nos mamíferos é geralmente do tipo anfiplatiano, isto é, suas extremidades anterior e posterior são planas, em vez de côncavas ou convexas, como nos répteis, ou em forma de sela, como nas aves. A articulação entre as vértebras faz-se através de discos cartilaginosos, um tanto elásticos, interpostos entre os respectivos *centra*, o que dá boa mobilidade à coluna vertebral. Em alguns grupos de mamíferos ungulados as vértebras cervicais têm excepcionalmente a extremidade anterior de seu centro convexa, sendo a posterior côncava (vértebras opistocélicas).

Arcos inferiores, comumente em forma de *V* ou de *Y* (*hemapôfises* ou *chevrons*) (Fig. 31), justapõem-se ao centro vertebral das vértebras caudais anteriores, vendo-se esporadicamente uma de tais apófises isolada, sob o *centrum* duma vértebra cervical ou lombar. As hemapófises soldam-se, às vezes, ao centro vertebral e destinam-se à proteção da corda dorsal e de vasos venosos, vindo da parte posterior do corpo.

O número total das vértebras anteriores às caudais é ordinariamente de trinta, mas tal número pode descer a vinte e seis (nos Chiroptera), ou ir até quarenta (*Choloepus*). Quanto às vértebras caudais, seu número varia consideravelmente de um grupo ou de um gênero para outro.

A região cervical é composta, regularmente, de sete vértebras, porém, com raríssimas exceções (alguns Sirenianos e Desdentados), tal número oscila entre seis (*Trichechus*, *Choloepus*) e nove (*Bradypus*, oito ou nove). Nestes casos, as últimas vértebras cervicais são providas de costelas curtas ou apresentam uma semifaceta articular, para uma costela, fato que nos permite supor que a variação em número das vértebras cervicais, em tais grupos, para aquém ou além do número normal (sete), se deva a modificações secundárias operadas nas últimas vértebras cervicais ou nas primeiras dorsais, e não propriamente à ausência ou presença de uma ou duas vértebras, das sete que compõem normalmente o pescoço. Nos mamíferos, diferentemente do que acontece nos

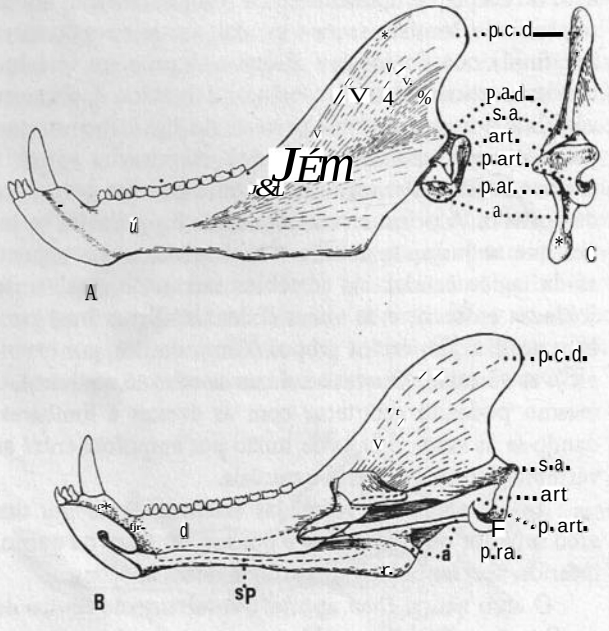


Fig. 22 – Mandíbula de *Diademodon*, réptil cinodonte do Triássico. *A*, vista lateral externa; *B*, vista lateral interna; *C*, vista posterior. *a*, angular; *art*, articular; *co*, coronóide; *d*, dentário: *p.a.d.*, processo articular do dentário; *p.art.*, pré-articular; *p.c.d.*, processo coronóide do dentário; *p.ra.*, processo retroarticular; *sa*, supra-angular; *sp*, esplenial (de Brink, segundo Lessertisseur & Sigogneau).

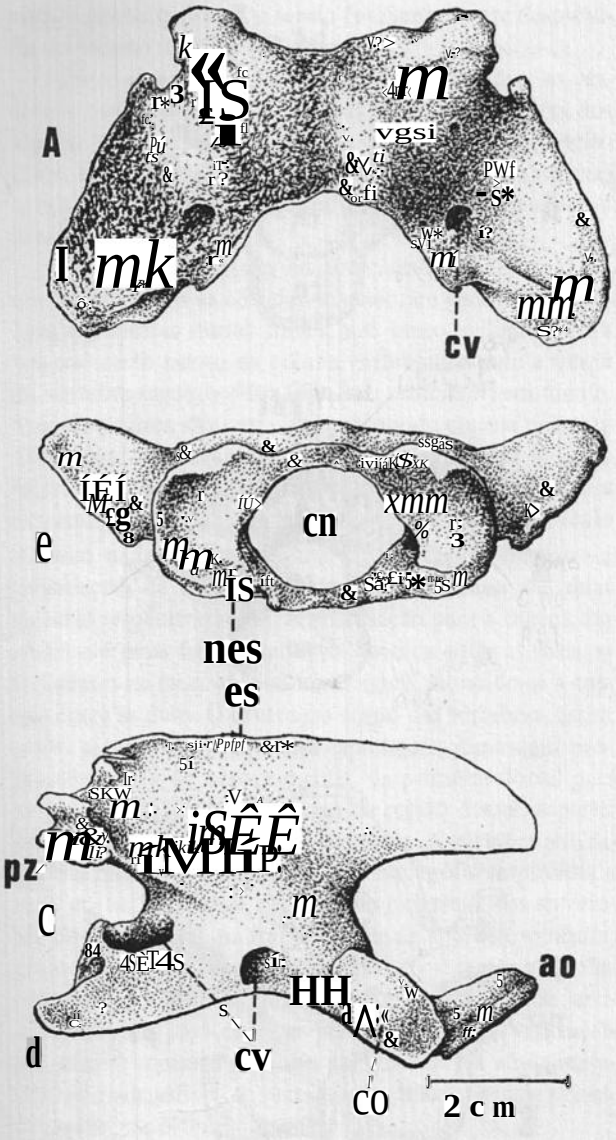


Fig. 23 – Atlas ou primeira vértebra cervical de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith, em vista dorsal *(A)* e de frente *(B)*. Áxis (O ou segunda vértebra cervical do mesmo, aspecto lateral direito; *ao*, apófise odontóide; *cn*, canal neural ou medular; *co*, côndilo articular para o atlas; *cv*, canal vértebro-arterial; *d*, diapófise; *es*, apófise espinhal (espinha neural); *nes*, forame para o primeiro nervo espinhal; *pz*, pós-zigapófise.

répteis, em que um maior alongamento do pescoço está sempre condicionado ao aumento em número das vértebras cervicais, o alongamento da mesma região é, sem exceção, conseqüência do alongamento individual das vértebras respectivas, cujo número se mantém praticamente constante. Quanto maior for o alongamento do pescoço, tanto maior é sua mobilidade e menos desenvolvidas são as apófises de suas vértebras. As extremidades distais das diapófises do arco neural de tais vértebras, ligeiramente recurvadas para baixo, soldam-se por intermédio de uma

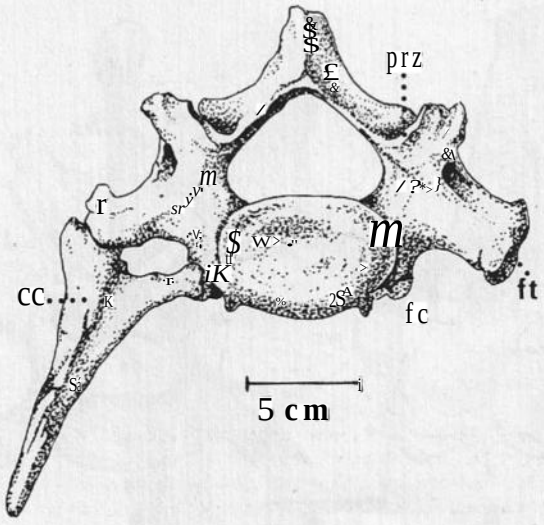


Fig. 24 – Sétima vértebra cervical de *Glossotherium* (*Paramylodon*) *harlani* (Owen), do Pleistoceno da Califórnia. *cc*, costela cervical; *fc*, faceta articular para o capitulum de costela cervical; *ft*, faceta articular para o tubérculo de costela cervical; prz, pré-zigapófise (zigapófise anterior) (segundo Stock).

peça óssea, rudimento da costela cervical do réptil ancestral, com as extremidades distais das parapófises de seu centro, deixando as ditas apófises junto à base da apófise transversa, que formam um orifício ou canal *(canalis vertebralis*), conduto da artéria cervical ou vertebral, canal este que falta geralmente na sétima vértebra cervical. Nos camelídeos (*Camelus*, *Lama* e seus afins), em alguns Litopterna (*Macrauchenia*) e no grande tamanduá *(Myrmecophaga*) o canal arterial atravessa o pedículo ou base do arco neural da segunda vértebra cervical, penetrando a artéria perpendicularmente, no canal medular, que passa a percorrer, até sair entre a sexta e a sétima vértebras cervicais. Da apófise transversa das vértebras cervicais parte às vezes, para baixo, uma lâmina óssea perpendicular, cujo desenvolvimento máximo se verifica na sexta vértebra cervical, sendo ausente na sétima.

As duas primeiras vértebras cervicais (*atlas* e *axis)* distinguem-se das demais por características morfológicas particulares, correlacionadas com a mobilidade da cabeça. O *atlas* (Fig. 23-A e B) é desprovido de centro ou corpo e de apófise espinhal, apresentando porém fortes e amplas apófises transversais, laminares e aliformes, projetadas dos lados do arco neural, que forma um anel, geralmente completo ou interrompido na base (em alguns marsupiais). Tais apófises são perfuradas anteriormente na base por orifícios *(foramina*), pelos quais passa o primeiro par de nervos espinhais, e às vezes também o segundo par (*Hydrochoerus* ou capivara, por exemplo), e atrás, igualmente na base, pelo canal arterial. Duas facetas articulares côncavas, para os côndilos ocipitais do crânio, são presentes, unia de cada lado, na face anterior do atlas e da base de cada apófise transversal. Às vezes

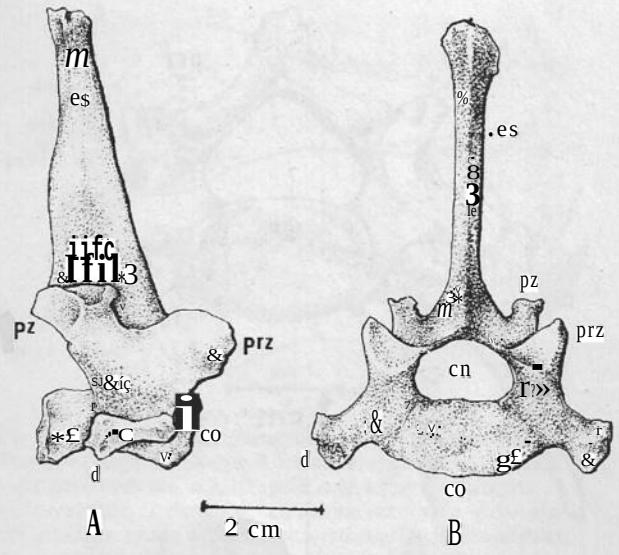


Fig. 25 – Primeira vértebra dorsal (torácica) de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vista de perfil (*A*) e de frente (*B*). ce, centro ou corpo da vértebra; *prz*, pré-zigapófise. As outras convenções como na fig. 23.

unem-se entre si na parte inferior. Um par de facetas articulares, um tanto convexas ou planas para o *axis*, situa-se na face posterior do atlas.

O axis ou epistropheus (Fig. 23-C) articula-se com o atlas por duas facetas articulares laterais da face anterior de seu centro, facetas estas, que em alguns grupos se unem entre si ventralmente. A extremidade anterior de seu centro é cilíndrica ou em forma de colher (apófise ou processo odontóide), considerada embriogeneticamente como o centro do atlas, deslocado, que se articula por uma faceta convexa de sua face ventral com a superfície superior do bordo ventral da primeira vértebra (atlas), em cujo canal rtiedular penetra. Um sulco, mais ou menos acentuado, para a inserção dos ligamentos que a fixam ao atlas, é visto na extremidade superior da mesma apófise.

O arco neural do axis é geralmente elevado, apresentando forte e longa apófise espinhal, embora relativamente baixa, para inserção do ligamento nucal. As apófises transversas são, pelo contrário, geralmente fracas e rudimentares, ou mesmo ausentes, embora em certos grupos se achem bem desenvolvidas. As zigapófises anteriores (pré-zigapófises) faltam, sendo as posteriores (pós-zigapófises) bem desenvolvidas e situadas de cada lado do bordo superior do arco medular ou de cada lado do bordo posterior da apófise neural.

As quatro vértebras cervicais seguintes, todas mais ou menos semelhantes entre si, são geralmente providas de apófises descendentes laterais, lemeliformes, mais desenvolvidas na sexta vértebra, situadas sob o forame interlateral.

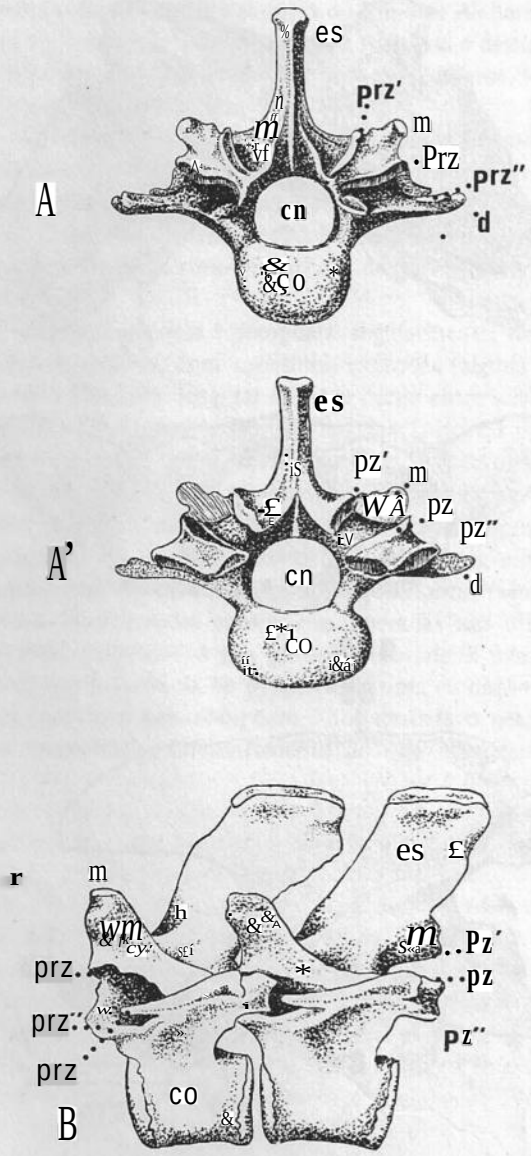


Fig. 26 – *A* e *A*\ terceira vértebra lombar de *Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus (tamanduá bandeira), vista de frente (*A*) e de trás (*A*0). *B*, segunda e terceira vértebras lombares do mesmo, vistas de perfil. *m*, metapófise; prz, *prz'* e *prz"*, pré-zigapófises; *pz*, *pz'* e *pz"*, pós-zigapófises. As outras convenções como nas figuras anteriores (de Zittel & Weber).

Em alguns Cetáceos e Desdentados (Glyptodontoidea), há anquilose parcial ou total das vértebras cervicais. Em alguns Didelphidae, o processo ou apófise neural da segunda, terceira, quarta e quinta vértebras cervicais são muito altos e muito expandidos ântero-posteriormente, compactos, intimamente aplicados uns contra os outros por superfícies achatadas de seus bordos anterior e posterior. A sétima vértebra cervical modifica-se um tanto, em forma, apresentando comumente ligeira semelhança

com a primeira dorsal, e sendo freqüentemente desprovida do forame vascular transversal.

Em certos grupos, como diversos ungulados, as vértebras cervicais são opistocélicas como as vértebras dos répteis. Nos grupos em que o ligamento cervical é muito forte, as duas últimas vértebras (às vezes apenas a última) cervicais têm a apófise neural ou espinhosa fortemente desenvolvidas.

As vértebras dorsais ou torácicas (Figs. 25 e 27), a que se articulam as costelas, apresentam geralmente apófises espinhosas muito fortes, um tanto inclinadas para trás até certo ponto da coluna vertebral, e para a frente da vértebra seguinte (dita, por isto, *anticlinal*) em diante. Suas diapófises são curtas, apresentando em sua extremidade distai, facetas articulares para o tubérculo das costelas. Seus centros são anfiplatianos, tendo em suas extremidades anterior e posterior, na base do pedículo do arco neural, uma ou duas facetas deprimidas para a articulação da cabeça (*capitulum*), de uma ou duas costelas respectivamente. A articulação para a cabeça das costelas é mais frequentemente dividida entre as fossetas articulares de duas vértebras contíguas, situando-se a costela entre as duas. O centro ou corpo das vértebras, assim como as respectivas apófises espinhosas, diminuem progressivamente de comprimento, da primeira dorsal para as posteriores, até certo ponto da região dorsal, a partir da qual tomam a tendência contrária. A vértebra anticlinal é a menor das dorsais, sendo sua apófise espinhosa a mais curta. De ambos os lados das extremidades anteriores do arco neural, na frente e atrás da apófise espinhosa, vêem-se as zigapófises de articulação intervertebral; as anteriores, ou pré-zigapófises, têm sua superfície articular dirigida para cima; as posteriores, ou pós-zigapófises, têm as mesmas dirigidas para baixo. Há ainda metapófises e anapófises, às vezes muito desenvolvidas, principalmente nas últimas dorsais.

O número de vértebras dorsais é comumente 13, embora haja oscilações entre 10 e 20. Nos gliptodontes, geralmente as vértebras dorsais, solidamente anquilosadas entre si e com as lombares, formam um conjunto vertebral único, que constitui caso ímpar, entre os mamíferos. As apófises espinhosas de tais vértebras, neste caso, também solidamente soldadas entre si, constituem uma lâmina óssea alta, que se continua com a do sacro.

As vértebras lombares (Figs. 26 e 28), desprovidas de costelas, como as cervicais e caudais, apresentam fortes apófises espinhosas, dirigidas obliquamente para a frente, e apófises transversas (diapófises) muito desenvolvidas. Seus centros são bem mais alongados que os das vértebras dorsais. Nas pré-zigapófises, as facetas articulares são dirigidas para cima e para dentro, dando-se o contrário com as das pós-zigapófises. Uma metapófise arredondada, um tanto espessa, salienta-se geralmente acima ou atrás da faceta articular da pré-zigapófise e uma anapófise ou prolongamento posterior, menos desenvolvido, do arco neural superior, encontra-se frequentemente sob ou um pouco adiante da faceta articular da pós-zigapófise. Apófises articulares acessórias encontram-se nas metapófises e anapófises das últimas vértebras dorsais e nas primeiras lombares dos Edentata-Xenarthra, nos quais a anapófise de uma vértebra articula-se com uma cavidade situada sob e um pouco adiante da metapófise da vértebra seguinte, articulando-se a última dorsal com a diapófise da primeira lombar, constituindo-se tais articulações acessórias caso excepcional entre os mamíferos (Xenarthra = *xenus*, estranho + *arthron*, articulação).

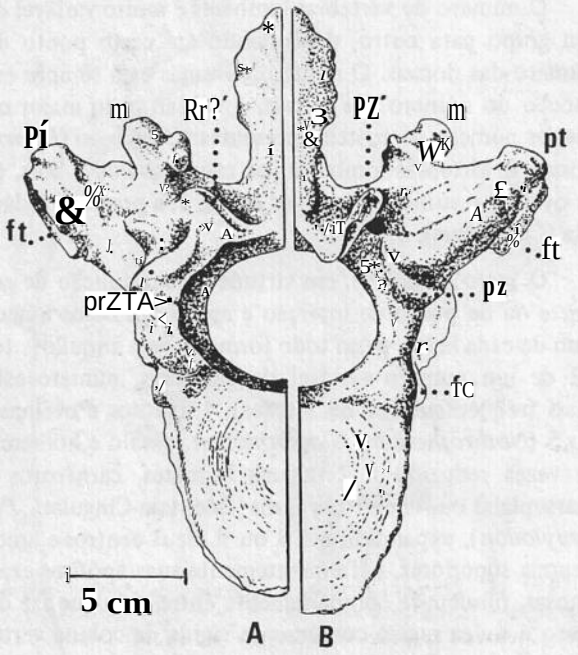


Fig. 27 – Vértebra torácica (XVa.) de *Glossotherium* (*Paramylodon*) *harlani* (Owen), do Pleistoceno da Califórnia. *pt*, processo transversal. As outras convenções como na fig. 26 e anteriores. *A*, metade anterior; *B*, metade posterior. (segundo Stock).

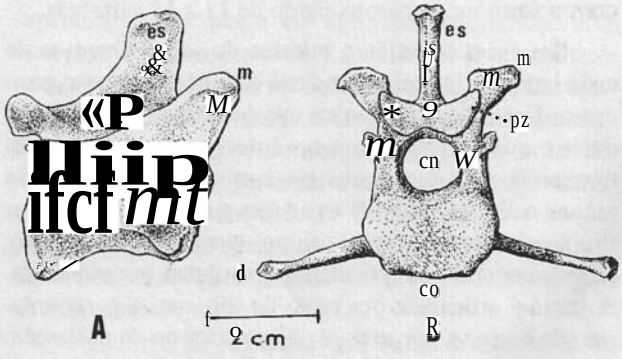


Fig. 28 – Primeira vértebra lombar de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vista lateral direita (*A*) e posterior (*B*). Letras como nas figuras anteriores.

O número de vértebras lombares é muito variável de um grupo para outro, dependendo até certo ponto do número das dorsais. O número de umas está sempre em função do número das outras, e portanto do maior ou menor número de costelas presentes. O teixugo *(Hyrax)* possui 8 vértebras lombares; os cães, cavalos e bois, 6; as ovelhas e suínos, 6 ou 7; os asnos, 5; a preguiça didáctila (*Choloepus*), 3.

O *sacro* (Fig. 29), em virtude de sua função de suporte ou de ponto de inserção e apoio dos ossos ilíacos (um de cada lado), é um todo formado pela anquilose total de um número variável de vértebras, número este mais frequentemente de 3 (cães); 4, (suínos e ovelhas), ou 5 (*Nothrotherium, Glossotherium*, cavalo e homem), às vezes reduzido a 2 (alguns Primates, carnívoros e marsupiais) ou, em outros casos (Edentata-Cingulata, *Paramylodon*), expandido até 8 ou 9. Seus centros e arcos neurais superiores, e frequentemente suas apófises espinhosas, fundem-se completamente entre si, o que faz do sacro a única região comumente rígida da coluna vertebral, que se afila progressivamente de diante para trás. Suas superfícies de união com os ilíacos (superfícies *auriculares)* são ásperas e bem espessas. Nos Edentata-Xenarthra, o sacro funde-se completamente com os ilíacos, formando um só conjunto com a bacia.

Com as vértebras sacras propriamente ditas, providas de apófises transversas (pleurapófises) independentes, separadas por sutura do corpo vertebral nos indivíduos jovens e correspondentes às costelas sacras dos répteis, anquilosam-se comumente com a idade, algumas das primeiras caudais modificadas (vértebras pseudo-sacras), as últimas das quais se unem às vezes com o ísquio, fechando em cima a depressão que separa o ílio da extremidade posterior do ísquio, para formar a janela sacro-esquiática. Às vezes a última vértebra lombar é soldada com a primeira sacra, pelo menos por seu arco neural *(Megalocnus*, por exemplo) ou, muito menos comumente (*Mylodon*), as lombares e até a última dorsal formam com o sacro um conjunto rígido de 11 a 15 vértebras.

Nas faces superior e inferior do sacro abrem-se de cada lado em linha longitudinal e, simetricamente, grandes orifícios de conjugação, que penetram no canal medular e que correspondem aos intervalos intervertebrais, disposição esta que se observa também entre a primeira sacra e a última lombar e entre esta e a penúltima lombar (no cavalo, por exemplo) sempre que as respectivas apófises transversas se articulem ou se unam por sinostose. A bacia é articulada por meio de ílio com a parte anterior do sacro, e por meio de ligamentos ou de coalescência sacro-esquiática (Edentata, *Tragulus)* com a parte posterior do mesmo. O sacro é indiferenciado do resto ia coluna vertebral nas baleias e sirenianos, desprovidos ie membros locomotores posteriores, por atrofia.

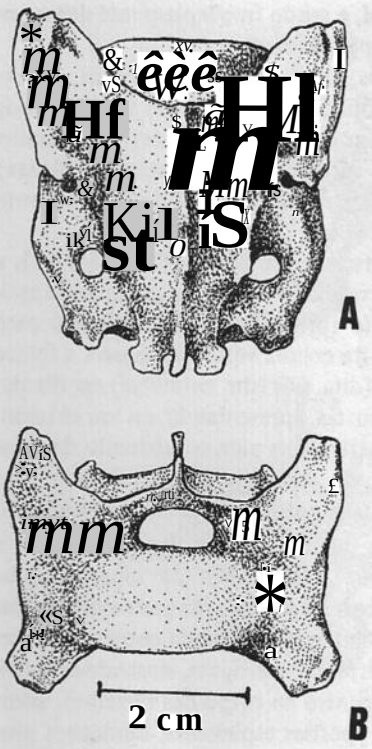


Fig. 29 – Sacro de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), visto de cima *(A)* e de frente (*B*), formado pela fusão de três vértebras.

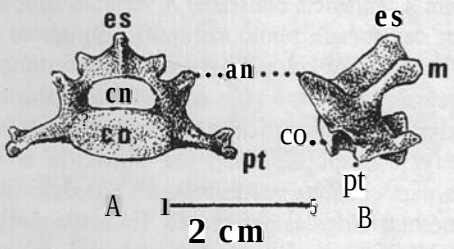


Fig. 30 – Primeira vértebra caudal de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vistas frontal *(A)* e lateral esquerda (*B*). *an*, anapófise. As outras letras como nas figuras anteriores.

As vértebras caudais (Fig. 30) variam muito em número e erp forma de um grupo para outro. As anteriores geralmente são completas, com arcos neurais bem desenvolvidos, apófises espinhosas, diapófises e zigapófises. À medida que se avança para o fim da cauda, as vértebras vão se modificando estruturalmente: seu arco neural e suas apófises atrofiam-se ou são completamente suprimidos, restando apenas o centro ou corpo da vértebra, alongado, e que nas últimas vértebras toma forma cilíndrica ou poliédrica, reduzindo-se às vezes a um simples tubérculo. As vértebras caudais anteriores, principalmente, são providas sob o seu centro de *hemapófises* ou *chevrons* (Fig. 31), que são dois ossos pares, geralmente anquilosados entre si em forma de *V* ou *Y* por sua ex-

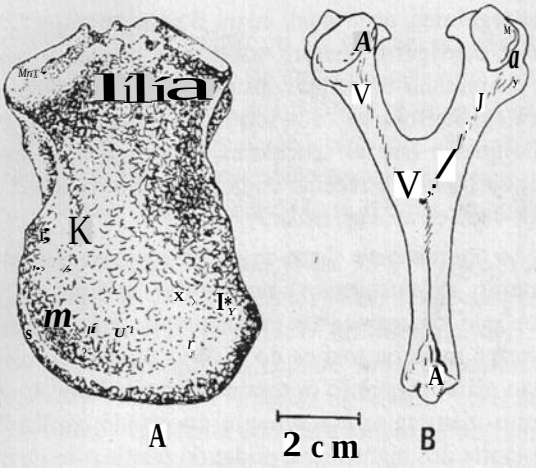


Fig. 31 – Chevron (hemapófise) de *Glossotherium* (*Paramylodon*) *harlani* (Owen), visto de perfil (*A*) e de frente (*B*) (segundo Stock).

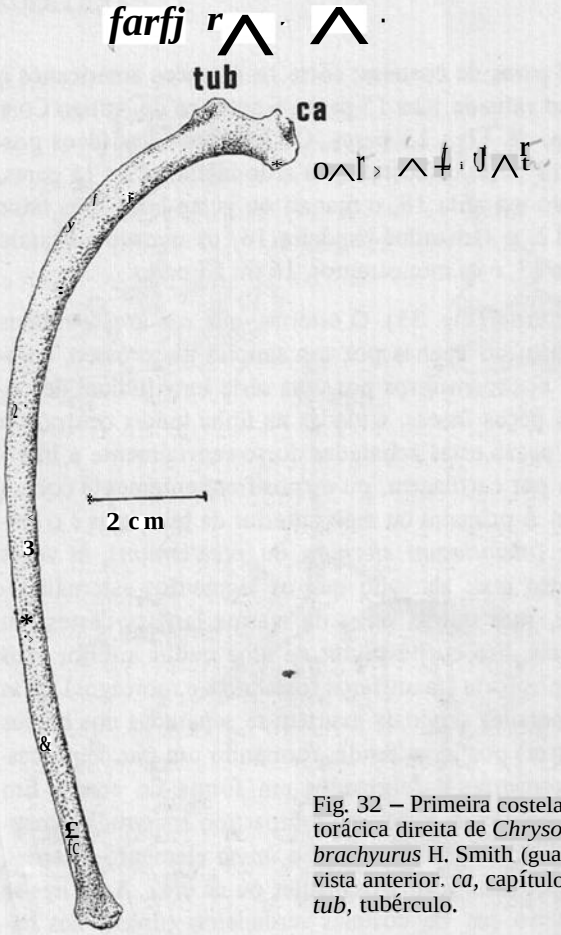


Fig. 32 – Primeira costela torácica direita de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vista anterior. *ca*, capítulo; *tub*, tubérculo.

tremidade distai, ou às vezes separados. As hemapófises apresentam-se soldadas sob o centro das vértebras, ou articulam-se a curtas apófises (hipapófises) que se projetam de cada lado da face inferior do centro vertebral. Sua função principal é a de proteger ramos nervosos e vasos sangüíneos destinados à inervação e alimentação d6s músculos e demais elementos caudais, servindo também de pontos de inserção muscular. Elas são muito desenvolvidas nos mamíferos providos de cauda possante, como os Edentata-Megatherioidea (*Megatherium, Eremotherium, Lestodon*, etc.).

Costelas (Fig. 32). As costelas são ossos longos, mais ou menos arqueados e alongados, relativamente finos, de seção transversal arredondada ou aproximadamente redonda ou achatada, que formam a caixa torácica, protetora dos órgãos internos mais importantes, articuladas por sua extremidade proximal ao corpo das vértebras dorsais. Formações homólogas às costelas encontram-se às vezes relacionadas com as vértebras cervicais posteriores (*Bradypus tridactylus*, monotremos) e com as vértebras sacras anteriores, a cujo corpo terminam por fundir-se. As costelas anteriores (costelas verdadeiras ou vertebrais) ligam-se ao esterno por meio de peças cartilaginosas, esternocostais (cartilagem costal) contínuas, por intercalação de tecido fibroso ou por juntas sinoviais. Tais peças cartilaginosas, incompleta ou completamente ossificadas (tatus e preguiças, por exemplo) de dentro para fora (endosteose) denominam-se costelas esternais. As costelas verdadeiras, a princípio cartilaginosas, sempre se ossificam completamente de fora para dentro (ectosteose), como todos os ossos longos. As costelas posteriores (falsas costelas) não atingem o esterno, ficando um tanto afastadas deste e flutuando nos músculos. Nas baleias apenas um par de costelas verdadeiras é presente; mas nos outros grupos seu número é maior e mais ou menos variável, superando na maioria das vezes o das falsas costelas. Cada costela verdadeira forma um arco costal, com o respectivo segmento ou cartilagem costal.

A articulação das costelas com a coluna vertebral faz-se por meio de duas cabeças articulares, denominadas *capítulo* a anterior e inferior ou ventral, e *tubérculo*, a posterior e superior ou dorsal, articulando-se comumente o capítulo com uma faceta deprimida da parte anterior do corpo da vértebra ou com a base (pedículo) do arco neural superior e sempre muito próxima da sutura neurocentral, enquanto que o tubérculo se articula por uma superfície quase plana ou ligeiramente convexa, com uma faceta pouco deprimida, situada sob a extremidade distai da diapófise. Às vezes, nas vértebras dorsais anteriores tal articulação faz-se metade numa faceta deprimida da parte posterior do corpo da vértebra, e metade numa faceta homóloga da parte anterior do corpo da vértebra imediatamente posterior. O capítulo é ausente nas costelas das baleias, enquanto o tubérculo falta nos monotremos e nas falsas costelas de diversos outros grupos de mamíferos.

O número de costelas varia entre o mínimo de 9 (*Hyperoodon*, a pequena baleia de nariz de garrafa) e o máximo de 24 pares (*Choloepus* ou Preguiça didáctila). O Gorila, o Chimpanzé e o Gibão têm 13, o Orangotan-

go, 12 pares de costelas; entre os macacos americanos o número varia de 12 a 15 pares, e entre os do Antigo Continente, de 11 a 13 pares. Os felídeos e canídeos possuem 13 pares de costelas, os artiodáctilos 12 a 15 pares, o cavalo e a anta 18, o manati ou peixe-boi 17, os tatus 10 a 12, o tamanduá-bandeira 16, os marsupiais quase sempre 13, e os monotremos, 16 ou 17 pares.

Esterno (Fig. 33). O esterno, que nas aves e répteis é constituído apenas por um simples disco ósseo, compõe-se nos mamíferos por uma série longitudinal de pequenas peças ósseas, situadas na linha média central do tórax, peças estas achatadas dorso-ventralmente e interligadas por cartilagem, ou menos freqüentemente coossificadas. A primeira ou mais anterior de tais peças é o *manúbrio* (*manubrium sternum* ou *prestemum*), às vezes um tanto mais alargado que os segmentos esternais seguintes, mas outras vezes da mesma largura destes, ou vice-versa, liso ou possuidor de uma quilha inferior mais ou menos forte (mamíferos fossadores e morcegos). Suas duas metades originais mantêm-se separadas nos bugios (*Alouatta*) por larga fenda, formando um par de processos divergentes e bifurcados em forma de corno. Em outros grupos, o manúbrio é bipartido longitudinalmente (cachalote). Nas baleias é o único elemento estemal, onde apresenta forma triangular ou de cruz. A ele liga-se o primeiro par de costelas verdadeiras (único, nas baleias). Nos monotremos é precedido por uma peça bem maior, a interclavícula ou *epistemum*, em forma de T.

Ao manúbrio seguem-se os segmentos de *mesosternum* (corpo do esterno ou gladíolo), composto de diversas peças ósseas, às vezes pares até certa idade do indivíduo, que podem anquilosar-se entre si, embora mais comumente mantenham sua individualidade, interligando-se por tecido fibroso ou por juntas sinoviais. O segundo par de costelas fixa-se sobre a sutura entre o manúbrio e o primeiro elemento do mesostemo, articulando-se os seguintes, cada qual, entre dois segmentos mesoesternais contíguos, sempre sobre seu ponto de junção. Nos tamanduás e nas grandes preguiças terrícolas extintas (Megatherioidea), cada segmento mesosternal é provido de quatro facetas articulares, côncavas, duas de cada lado, destinadas a receber cada qual uma das duas cabeças de cada costela estemal.

Ao mesostemo segue-se a última peça esternal, o xifisterno (*xiphistemum*) ou apófise xifóide, às vezes maior que os segmentos mesostemais, mas na maioria das vezes mais ou menos do mesmo tamanho daqueles, ou tão estreito quanto os mesmos e mais alongado. O xifisterno mantém-se comumente no estado cartilaginoso na maioria dos mamíferos, podendo ossificar-se de modo irregular e imperfeito, por endosteose, em alguns grupos (Homem, por exemplo), diferentemente do manúbrio e das peças mesostemais que se ossificam por ectosteose. Ao xifisterno não se articulam costelas. O xifisterno falta nas preguiças didáctilas (*Choloepus*) e nos monotremos.

O número de peças esternais, inclusive o manúbrio e o xifisterno, é variável de um grupo para outro. Nos macacos platirrinos, oscila entre 3 e 5; nos carnívoros, entre 8 e 9; em *Cervus elaphus*, tal número é de 7; jios suínos (*Sus scrofa*), de 6.

Cinturas e membros (Figs. 33-B a 59). As cinturas, conjuntos de peças ósseas, destinadas a articular os membros locomotores ao tronco do corpo, são duas: a *cintura escapular*, anterior ou superior, bem desenvolvida em todos os grupos de mamíferos, e a *cintura pélvica*, posterior ou inferior, que é atrofiada nos Cetáceos e Sirenianos.

Copiparativamente com a cintura escapular ou torácica dos tetrápodos inferiores, a dos mamíferos é reduzida quanto ao número de seus componentes ósseos. Em certos grupos constitui-se apenas da *escápula*, e nas formas que utilizam mais seus membros anteriores como

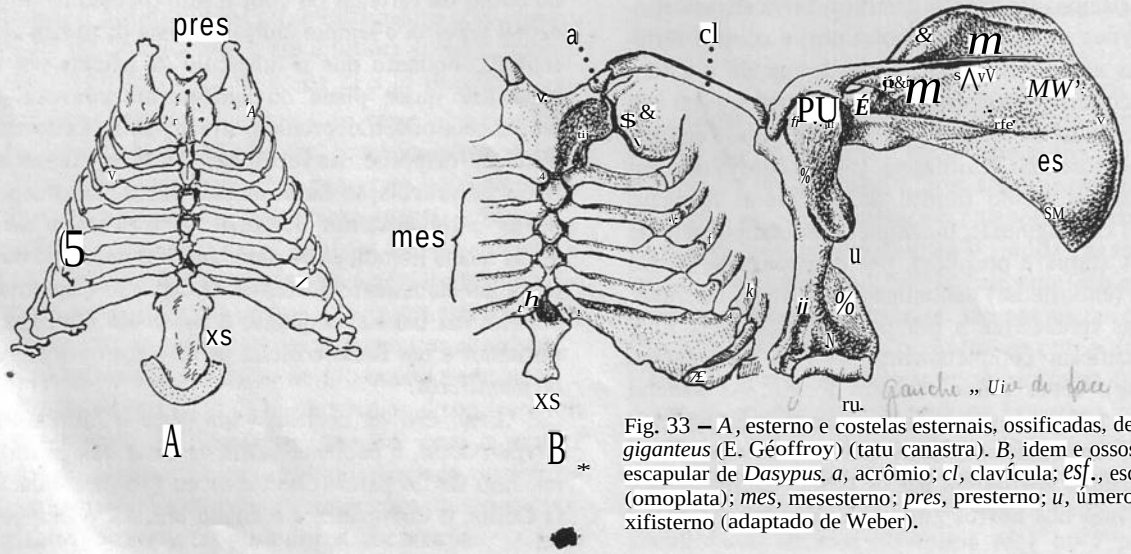


Fig. 33 – *A*, esterno e costelas esternais, ossificadas, de *Priodontes giganteus* (E. Géoffroy) (tatu canastra). *B*, idem e ossos da cintura escapular de *Dasypus*. *a*, acrômio; *cl*, clavícula; *esf.*, escápula (omoplata); *mes*, mesesterno; *pres*, presterno; *u*, úmero; *xs*, xifisterno (adaptado de Weber).

instrumentos de preensão ou de subida, se articula ao manúbrio por intermédio de uma clavícula, que falta comumente nos mamíferos adaptados à marcha. O *pré-coracóide* é presente apenas, ao certo, nos monotremos, sendo nos demais grupos muito pequeno e anquilosado com a escápula, sob a forma de uma *apófise coracóide.*

A escápula ou omoplata (Figs. 33 a 35), o elemento mus importante da cintura escapular, é um osso plano ou chato, relativamente grande, subtriangular-oval, originariamente cartilaginoso, deitado sobre as costelas anteriores, com seu bordo superior no mesmo nível da colura vertebral. Apresenta uma face externa e outra interne, e quatro bordos, respectivamente, superior, inferior, anterior e posterior. Sua face externa é dividida longitudinalmente ao meio ou quase ao meio por uma cristã óssea (espinha ou cristã da escápula), que se estende do berdo superior, onde é baixa, até o bordo inferior, onde é mais alta, terminando pela *apófise acromial* ou *acrômio*, que se articula à clavícula quando presente. A cristã divide a face externa da escápula em duas fossas: uma fossa anterior ou pré-escapular, e uma posterior ou pós-escapular (denominadas supra-espinhal e infra-espinhal, no homem), fossas estas de área muito variável, em relação recíproca, dando-se em certos grupos o caso de a fossa pós-escapular ocupar quase toda a área da face externa da escápula, apresentando outras cristas longitudinais, muitíssimo menos desenvolvidas que a cristã ou espinha da escápula. Às vezes, antes de sua extremidade inferior, a espinha da escápula apresenta uma apófise livre, dirigida para trás *(paraerômio)*, que em certos grupos é muito alongada e à qual, às vezes, se junta outra apófise, também retrodirigida *(metacrômio).* Nos tatus, o aerômio é largo, apresentando em certos casos uma fosseta articular para o úmero.

O bordo superior da escápula, freqüentemente orlado por uma extensão cartilaginosa, é ligeiramente arqueado, passando insensivelmente ao bordo anterior ou formando ângulo com o mesmo e com o bordo posterior. O bordo inferior, estreito e bem mais curto que o superior, alarga-se em sua parte média para formar a cavidade articular (cavidade ou fossa glenóide), para a cabeça do úmero, terminando anteriormente em curta *apófise coracóide*, resultante da anquilose de um osso independente *(epicoracóide)* com aquela parte da escápula, anquilose esta só realizada no estado adulto do animal, pois durante toda a juventude os dois elementos em consideração unem-se por sutura.

O bordo anterior ou coracóide, em geral também mais ou menos arqueado, termina inferiormente na apófise coracóide. O bordo posterior ou glenóide, menos convexo, às vezes quase retilíneo, ou mesmo um tanto côncavo, eleva-se comumente numa cristã que contorna a respectiva fossa. Entre a apófise coracóide e o bordo

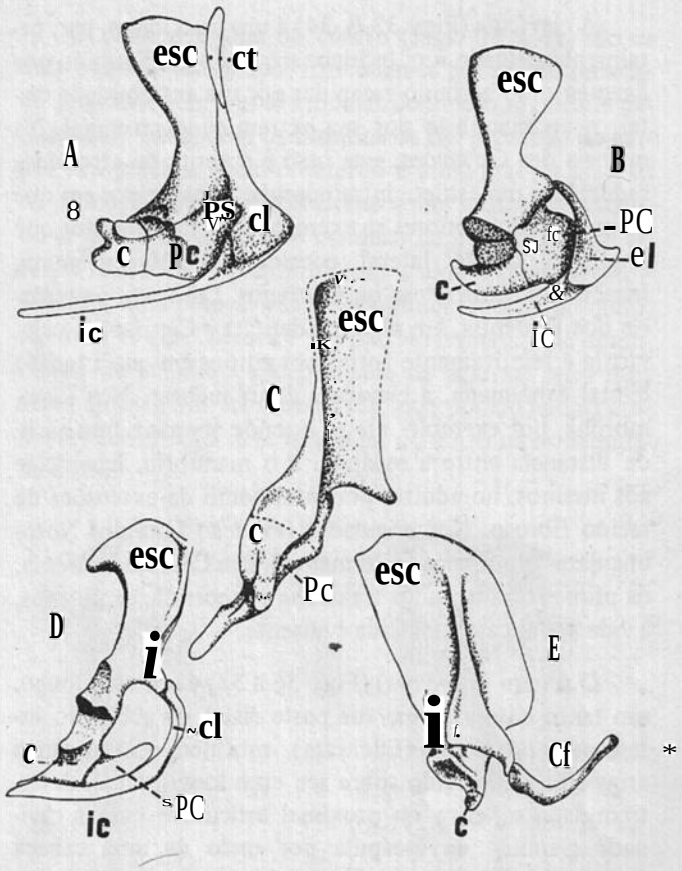


Fig. 34 – Evolução da cintura escapular dos répteis primitivos aos mamíferos. *A, Dimetrodon; B, Leavachia; C, Oligokyphus; D, Ornithorhynchus; E, Didelphis. c*, coracóide; *ct*, cleithrum; *ic*, interclavícula; *pc*, procoracóide; *esc*, escápula (omoplata). A clavícula e a interclavícula são desconhecidas em C (segundo Lessertisseur & Sigogneau).

anterior da escápula, observa-se uma *chanfradura coracoideana*, que nos Edentata-Pilosa recentes e extintos se abre num orifício característico.

Nos grupos em que uma forte musculatura se desenvolve para atender às necessidades decorrentes de hábitos trepadores, preensores e fossadores, a cristã e as apófises da escápula são particularmente bem desenvolvidas, acontecendo o inverso com os mamíferos adaptados à marcha ou à corrida. Nos Edentata, o aerômio adquire desenvolvimento fora do comum, chegando em certos grupos (preguiças arborícolas do gênero *Oioloepus*, atuais, e nas preguiças terrícolas ou Megatherioidea, extintas) a unir-se em ponte óssea (arco coraco-acromial) com o aerômio. Nos Edentata-Cingulata atuais e fósseis e nos tamanduás, uma segunda cristã, deprimida, forma-se em sua metade posterior.

Nos Monotremos, a escápula, mais complexa, apresenta caracteres primitivos, de aspecto nitidamente reptiliano. O coracóide, enormemente expandido, é formado por duas peças (coracóide, propriamente dito, e pré-coracóide ou epicoracóide), unindo-se à escápula por sutura, e chegando a tocar o esterno, como nos répteis.

A clavícula (Figs. 33-B, 34) é um osso longo, par, geralmente delgado e cilíndrico, arqueado em S, unido por ligamento ao acrômio escapular por sua extremidade distai, e ao manúbrio por sua extremidade proximal. Na maioria dos *Carnívora*, este osso é ausente ou atrofiado, reduzido a um estilete intramuscular. Nos grupos em que os membros anteriores se exercitam em movimentos que implicam tensão lateral considerável (Monotremata, Insectívora, Chiroptera ou morcegos, Primates, na maioria dos Rodentia, em alguns Edentata e Carnívora) a clavícula é relativamente forte; nos grupos em que a tensão lateral é pequena, a clavícula é rudimentar. Nos Lagomorpha, por exemplo, ela se estende apenas numa parte da distância entre a escápula e o manúbrio, ligando-se aos mesmos, no adulto, por intermédio de extensões de tecido fibroso. Nos ungulados (exceção feita dos Notoungulata-Typotheria, pelo menos), nos Cetacea e Sirenia, os primeiros adaptados à marcha e à corrida, os últimos, à vida aquática, a clavícula é ausente.

O úmero (*humerus*) (Figs. 36 a 38) é um osso longo, um tanto cilíndrico em sua parte distai, ou achatado ântero-posteriormente (Edentata), retilíneo ou um tanto arqueado e retorcido sobre seu eixo longitudinal. A extremidade superior ou proximal articula-se com a cavidade glenóide da escápula por meio de uma cabeça *(caput)* articular semi-esférica e espessa, destacada do resto do osso por um colo frequentemente séssil, e ladeada por protuberâncias ou tubérculos salientes (grande tuberosidade ou *tuberculum majus*, externo, e pequena tuberosidade ou *tuberculum minus*, interno, correspondentes ao troquiter e ao troquim, respectivamente, da anatomia humana), destinados à inserção muscular e separados por um sulco ou *fossa bicipital*, pela qual corre um tendão do músculo bíceps, ausente em alguns casos. Da grande tuberosidade desce geralmente até a metade inferior da face anterior da diáfise, ao longo do corpo do osso, larga cristã rugosa saliente (rugosidade ou impressão deltoideana, *cristã* ou *eminência deltoide*), à qual se insere o músculo deltoide. No lado externo da diáfise umeral, logo abaixo da cristã deltoide, há um canal sinuoso e oblíquo, mais ou menos assinalado (canalete de torsão ou canalete músculo-espiral), sendo limitado logo abaixo por uma cristã.

A extremidade inferior ou distai do úmero é mais desenvolvida no sentido transversal, sendo um tanto achatada ântero-posteriormente, e provida de ampla polé articular (tróclea) semicilíndrica, que se encaixa nas fossetas articulares côncavas, correspondentes de ambos os ossos do antebraço, e que se divide geralmente por uma depressão média ou por uma linha proeminente (cristã intertroclear), numa porção externa ou radial e numa porção interna ou ulnar. A faceta articular para o rádio, quando este osso se move sobre a ulna, expande-se num

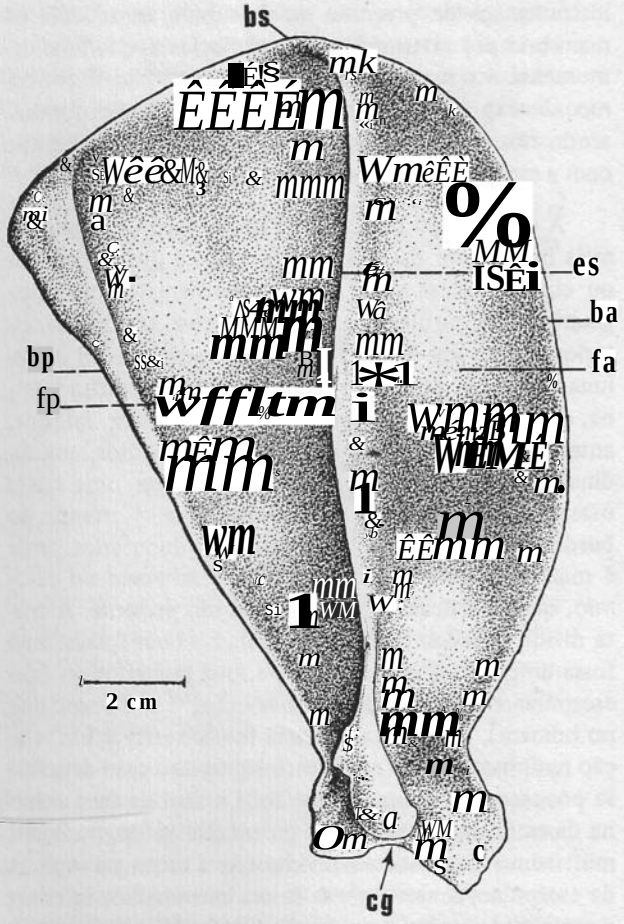


Fig. 35 – Escápula (omoplata) direita de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vista do lado externo. *a*, acrômio; *ba*, *bp*, bordos anteri & e posterior, respectivamente; *bs*, bordo superior; *c*, processo coracóide; *cg*, cavidade glenóide (dirigida para baixo); *es*, espinha; *fa*, *fb*, fossas anterior e posterior, respectivamente.

verdadeiro *côndilo (capitellum)*, o que permite à mão, movimentos de pronação e supinação, isto é, rodar de fora para dentro e vice-versa, como nos Primates. Quando o rádio é imóvel em relação à ulna, a respectiva faceta articular do úmero em vez de confinar-se apenas ao lado externo da tróclea, ocupa quase toda sua superfície anterior e os dois ossos do antebraço; não se colocam lado a lado, mas situam-se um após o outro (o rádio, anteriormente; a ulna, posteriormente), como nos Canidae e Cervidae. Outras alterações menores ocorrem na mesma articulação, em certos grupos. Do lado externo da polé articular, salienta-se sob a forma de uma apófise nodosa o côndilo externo (*epicôndilo*, *ectocôndilo* ou *ectepicôndilo*), e do lado interno da mesma, uma outra apófise semelhante (*epitróclea* ou *entepicôndilo)*, ambas bem desenvolvidas ou apenas uma delas. Como característica primitiva, existe no úmero de certos grupos (Felidae, alguns Edentata), logo acima do côndilo interno e do entepicôndilo, um orifício ou conduto entepicondilóide

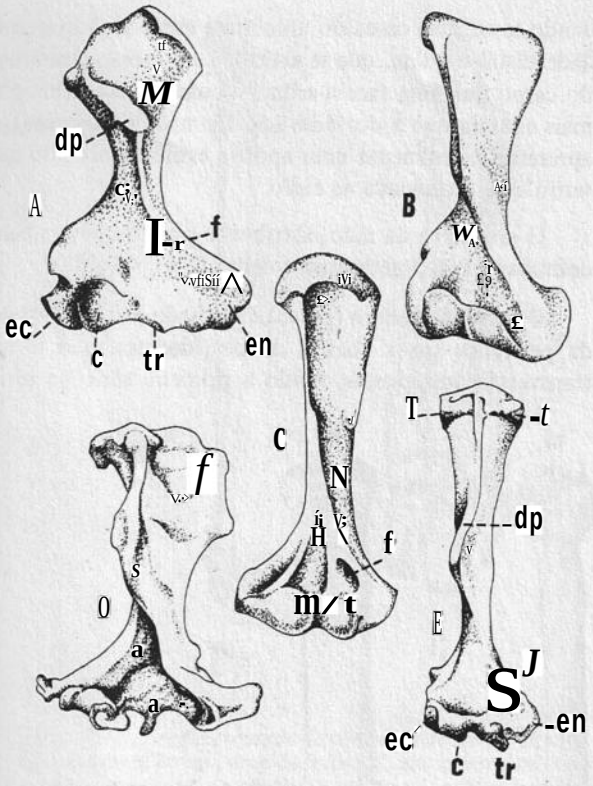


Fig. 36 – Evolução do úmero, dos répteis primitivos aos mamíferos (vista ventral, tornando-se anterior, com a evolução). *A, Dimetrodon; B, Diademodon; C, Oligokyphus; D, Ornithorhynchus; E, Didelphis. c*, côndilo; *dp*, cristã deltopeitoral; ec, ectepicôndilo; *en*, entepicôndilo (epitróclea); *f*, forame entepicondilóide (supra-condilóide ou supra-epitrocleano); *T*, grande tuberosidade; *t*, pequena tuberosidade troquim); *tr*, tróclea (segundo Lessertisseur & Sigogneau).

(*forame entepicondyloidcum* ou supracondilóide), que dá passagem a um ramo nervoso (nervo mediano) e a um vaso sangüíneo (artéria braquial). A partir do ectepicôndilo, sobe pelo bordo externo da diáfise uma cristã saliente (*cristã supinatória*), destinada à inserção da extremidade proximal do músculo supinador do antebraço e da mão, cristã esta que às vezes termina numa espinha ou apófise ao nível do canalete de torsão do úmero. Logo acima da polé articular, na face posterior do úmero, há uma fossa mais ou menos profunda (*fossa olecraniana* ou *anconeal*), destinada a receber a apófise olecraniana ou olécrano da ulna, quando o antebraço está distendido. Outra fossa menos profunda (*fosseta coronôide*), destinada a alojar a apófise coronôide do mesmo osso nos movimentos de flexão do antebraço, situa-se na face anterior do úmero imediatamente à frente da fossa olecraniana. Algumas vezes, a delgada parede óssea que separa as duas fossas em consideração acha-se perfurada em forma de um orifício assaz grande (*forame supratroclear*) (Marsupiais carnívoros, Primates, Rodentia, Artiodactyla, alguns Carnívora).

O rádio e a ulna ou cúbito (Figs. 39 a 41) são os dois ossos do antebraço. Articulam-se por sua extremidade proximal com a polé articular do úmero, e por sua extremidade distai com os ossinhos da fila proximal do carpo. Em geral, o rádio é externo à ulna, mas na posição de pronação o rádio atravessa-se sobre a ulna, articulando-se distalmente com os ossinhos da porção interna do carpo, dando-se o contrário com a ulna. Primitivamente porém a ulna colocava-se, provavelmente, atrás do rádio, como se vê nos Cetacea e Sirenia. No homem, que desenvolveu ao máximo a capacidade de agarrar, estes dois ossos apresentam tal mobilidade, que podem não só cruzar-se, como colocar-se um atrás do outro na extremidade distai.

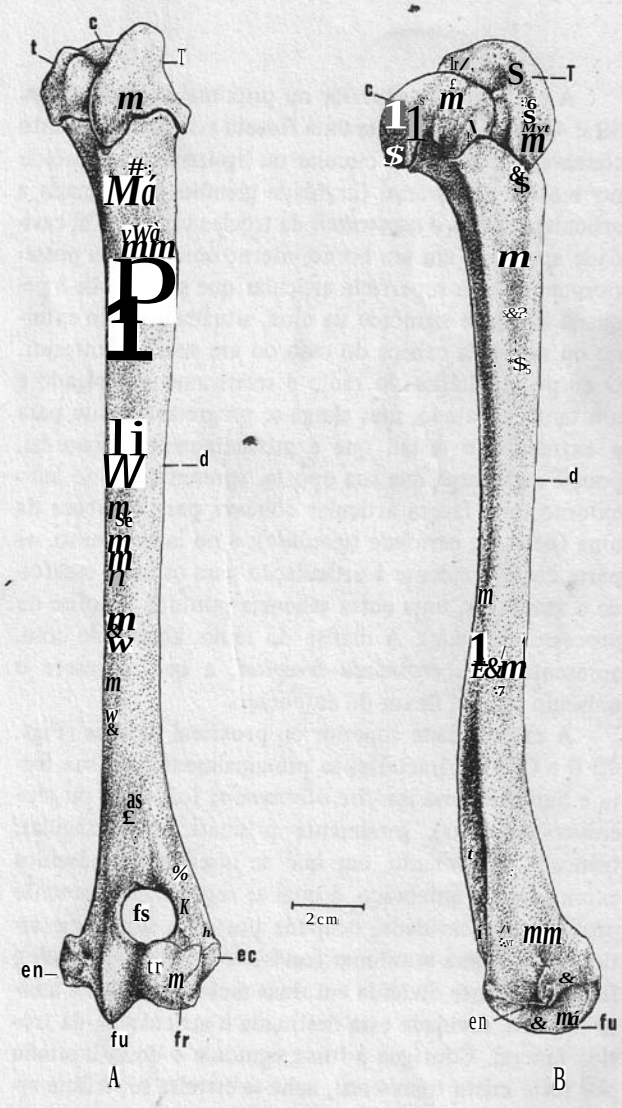


Fig. 37 – Úmero esquerdo de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), visto de frente (*A*) e do lado interno (*B*). *c*, côndilo ou caput (cabeça articular); *d*, diáfise; *fr*, faceta radial; *fs*, forame supratroclear (= anconeal); *fu*, faceta ulnar, *tr*, tróclea. As outras letras como na fig. 36.

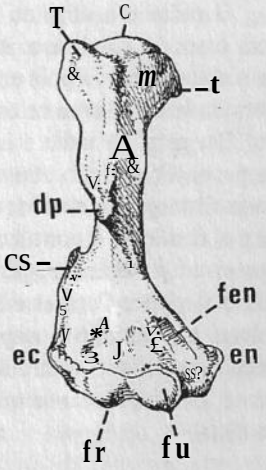


Fig. 38 – Cmero direito de *Phascolomys wombatus* (wombat), visto de frente. *cs*, crista supinatória. As outras convenções como nas figs. 36 e 37 (segundo Zittel).

A extremidade superior ou proximal do *rádio* (Figs. 39 e 40-A e C) apresenta uma fosseta articular, um tanto côncava, de contorno circular ou ligeiramente elipsóide no sentido transversal (cavidade glenóide), destinada a articular-se com o *cagitellum* da tróclea umeral. Tal cavidade apresenta em seu bordo interno convexo, ou posteriormente, uma superfície articular que se justapõe à pequena cavidade sigmóide da ulna, situada do lado externo ou radial da cabeça do osso ou em sua face anterior. O corpo ou diáfise do rádio é relativamente delgado e um tanto achatado, mas alarga-se progressivamente para a extremidade distai, que é grosseiramente piramidal, pouco mais larga que sua oposta, apresentando no lado externo uma faceta articular côncava para a cabeça da ulna {*pequena cavidade sigmóide*); e no lado interno, na parte correspondente à articulação para os ossos escafóide e semilunar, uma curta saliência pontuda (apófise ou *processo estilóide).* A diáfise do rádio, abaixo do colo, apresenta a *tuberosidade bicipital*, a que se insere o músculo bíceps, flexor do antebraço.

A extremidade superior ou proximal da *ulna* (Figs. 40 B e C, 41) caracteriza-se principalmente por sua forte e muito espessa *apófise olecraniana (olécrano* ou *processus anconeus*), geralmente prismático-quadrangular, truncada distalmente, em que se inserem os músculos extensores do antebraço, à qual se segue imediatamente profunda concavidade, ocupada por uma superfície articular de forma semilunar (*cavidade* ou *fossa sigmóide),* frequentemente dividida em duas metades por uma aresta saliente, cavidade esta destinada à articulação da tróclea umeral. Contígua à fossa sigmóide e desta limitada por forte crista transversal, acha-se estreita superfície articular, quase vertical {*cavidade* ou *fossa lunar*) para o rádio. O corpo da ulna pode ser tão desenvolvido quanto o do rádio, mas frequentemente nos mamíferos adaptados à marcha (na maioria dos Artiodactyla e Perissodactyia, por exemplo) a metade distai da ulna atrofia-se, soldando-se os dois ossos do antebraço entre si. A extremidade distai da ulna, que se articula com o osso piramidal do carpo por uma faceta articular convexa, é geralmente mais estreita que a do rádio (exceto nos Proboscidea), e apresenta comumente uma apófise estilóide do lado externo livre ou soldada ao rádio.

O esqueleto da mão distribui-se por três partes bem definidas: carpo, metacarpo e dedos (Figs. 43 a 47).

O carpo ou punho (pulso) é formado por um castelo de pequenos ossos chatos, distribuídos em duas séries transversais justapostas, sendo a primeira série ou série

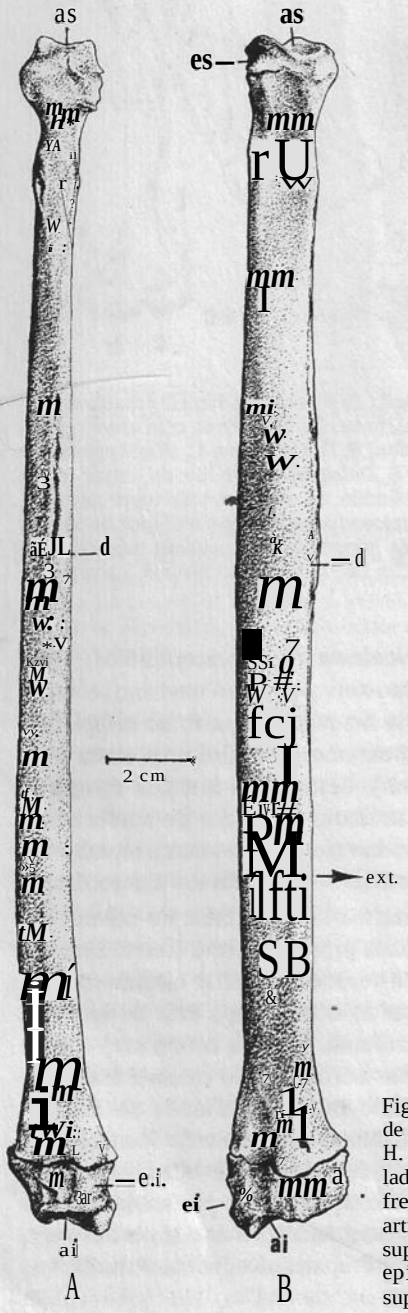


Fig. 39 – Rádio esquerdo de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), visto do lado externo {*A*) e de frente (*B*). *ai*, superfície articular inferior; as, idem, superior; *d*, diáfise; *ei*, epífise inferior; *es*, epífise superior.

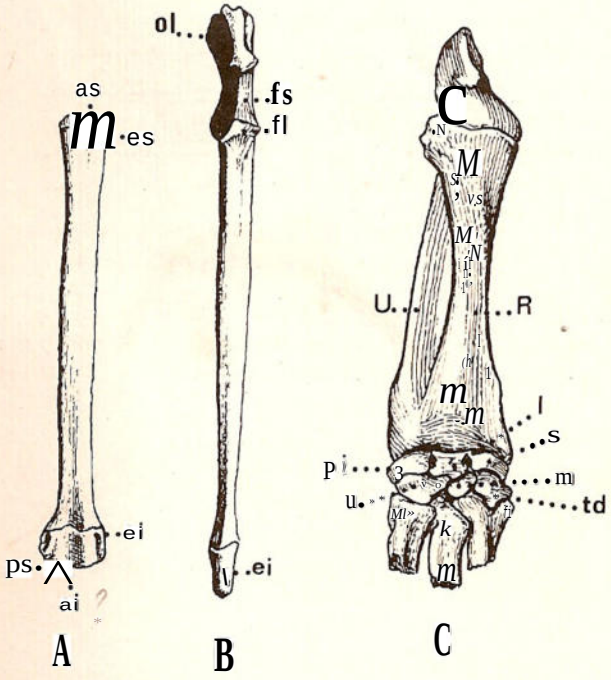


Fig. 40 — *A*, rádio esquerdo de cão, visto de frente. *B*, ulna esquerda do cão, vista de frente. *C*, antebraço direito de *Ancylotherium*. *e.s.*, epífise superior; *e.i.*, epífise inferior; *fs*, fossa sigmóide; *fl*, fossa lunar; *l*, semilunar; *m*, magno; *ol*, olécrano; *pi*, piramidal; *s*, escafóide; *td*, trapezóide; *u*, unciforme (de Zittel).

proximal articulada com os ossos do antebraço por sua extremidade proximal, e com os da segunda série carpal por sua extremidade distai; e a segunda série ou série distai, articulada por sua extremidade distai com os ossos do metacarpo. A primeira série ou fila proximal do carpo compõe-se principalmente de três ossinhos, sendo um interno (*escafóide* ou radial), um médio (*semilunar* ou lunar) e um externo (*piramidal, cuneiforme* ou ulnar), aos quais se agrega um quarto ossinho externo, um tanto dirigido para trás (o *piseiforme*), praticamente deslocado da articulação, e tido como um rudimento de um sexto dedo ou como um grande osso sesamóide. Da segunda série ou fila distai do corpo participam, do lado interno para o externo, o *trapézio*, o *trapezóide*, o *magno* ou grande osso, e o *unciforme*, os três primeiros geralmente articulados com o escafóide e o lunar da primeira fila e com os metacarpianos I, II e III; e o último, com o piramidal da fila proximal, e com os metacarpianos IV e V. Nos grupos de características primitivas em relação à estrutura do carpo pelo menos (Marsupialia, Creodonta, Insectivora, Primates inferiores, Condylarthra, Hyracoidea, nos Proboscidea jovens e, durante a fase embrionária, nos Carnivora), um *osso central*, pequeno, intercala-se entre as duas séries em apreço, como nos répteis, e nos grupos mais especializados (demais ungulados, Car-

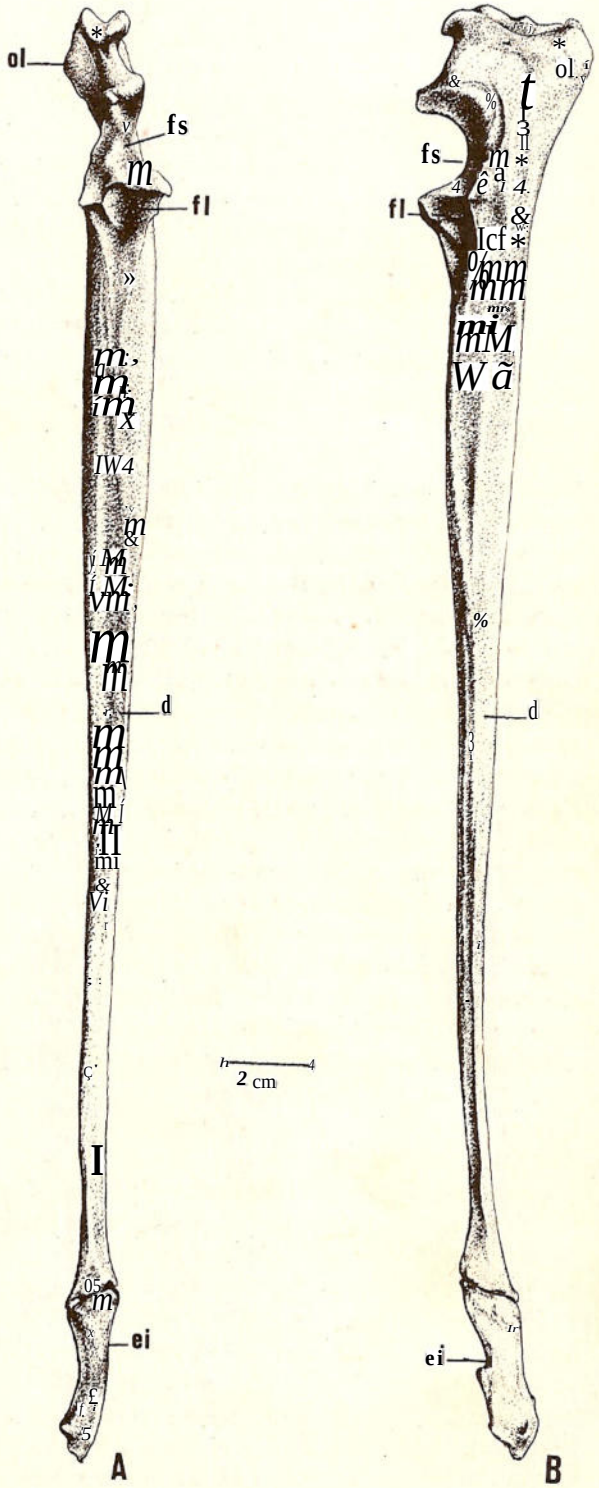


Fig. 41 — Ulna (cúbito) esquerda de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vista de frente (*A*) e do lado externo (*B*). *d*, diáfise; *ei*, epífise inferior; *fl*, fossa lunar; *fs*, fossa sigmóide; *ol*, olécrano.

nivora e Primates superiores) funde-se com um dos ossinhos da primeira série (escafóide) ou com um da segunda série (grande osso) do carpo.

A estrutura do carpo pode ser assim resumida (com os respectivos sinónimos entre parênteses):

Série proximal
- *Escafóide* (radial ou navicular)
- *Semilunar* (lunar, intermédio)
- *Piramidal* (cuneiforme, ulnar, *triquetrum*)

Intermediário: *Osso central*

Série distai
- *Trapézio* (*Multangulum majus*, carpal I)
- *Trapezôide* (*Multangulum minus*, carpal II)
- *Magno* (Grande osso, *capitatum*, carpal III)
- *Unciforme* (Osso "crochu", *hamatum, uncinatum*, carpal IV e V)

A estes ossinhos às vezes juntam-se dois ossos sesamóides: o *falciforme* ou *prehallux* (osso *faleatum*), posterior ao escafóide, e o *palmar*, situado entre o carpo e o metacarpo, na palma da mão. Ambos são, às vezes, muito desenvolvidos, adquirindo o falciforme tamanho considerável em certos Insectivora (Toupeira, por exemplo).

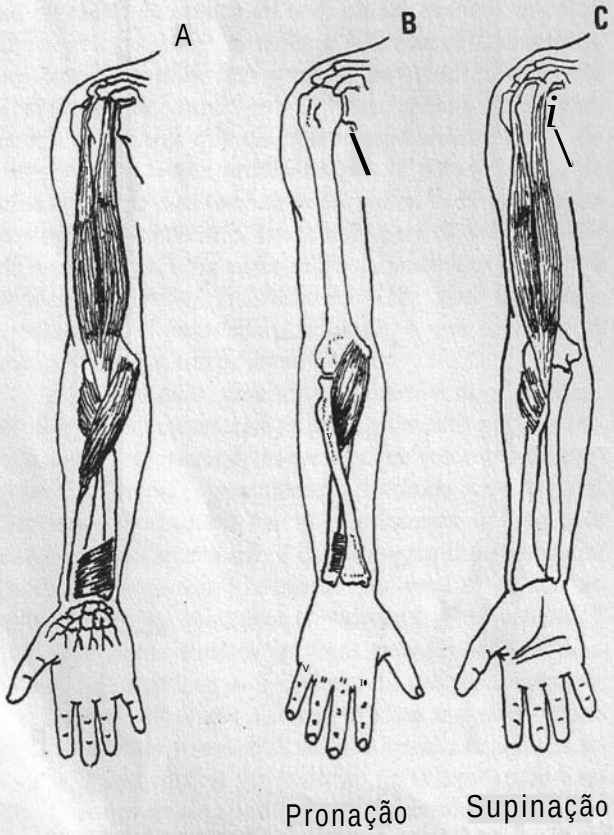


Fig. 42 – Pronação e supinação da mão e situação dos músculos envolvidos nas mesmas (segundo Millard & King).

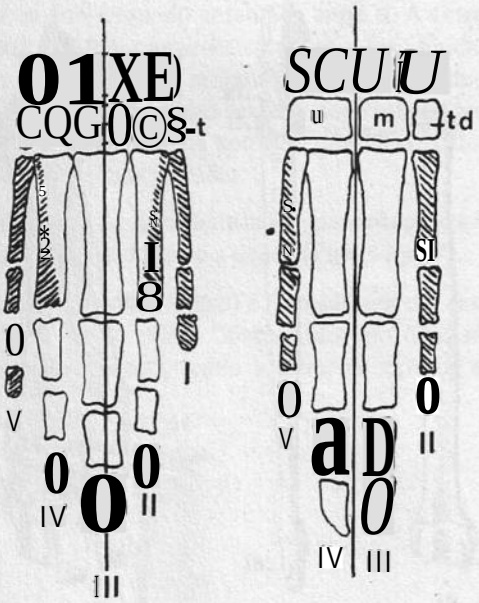


Fig. 43 – Diagrama dos ossos da pata anterior (mão) direita de um perissodáctilo (*Equus*) (*A*) e de um artiodáctilo (*Bos*) (*B*). As partes achuriadas são as que se perderam, com a evolução, na mão definitiva, a partir da mão primitiva, pentadáctila. O eixo das extremidades é representado pela linha reta, mediana (*A*, mão mesaxônica; *?*, mão paraxônica) de Flower segundo Weber).

O carpo dos grupos primitivos tem todos seus oito ou nove ossinhos permanentemente separados, individualizados, essencialmente dispostos em séries, não só transversais, como longitudinais, isto é, repousando em geral cada ossinho da série proximal sobre um ossinho da série distai. Tal disposição sofreu alterações diversas com a evolução, servindo a adaptações e finalidades também diversas. A fusão do escafóide e do semilunar, formando um osso escafolunar nos Carnivora mais especializados, em alguns Insectivora, nos Rodentia e Sirenia, aos quais se solda também em alguns Chiroptera o piramidal, deu maior solidez à primeira série carpal. A fusão do trapezóide com o magno nos Artiodactyla mais especializados, do unciforme com o magno, o trapezôide e o trapézio em alguns Sirenia e Edentata, concorre também para uma melhor consolidação da segunda série carpal, embora em detrimento de sua mobilidade. Nas diversas ordens de ungulados principalmente, há um deslocamento dos ossinhos da primeira fila carpal. Nos eqüídeos, a grande largura adquirida pelo magno produz efeito similar. De tal deslocamento lateral ou alargamento desigual dos ossos ou de ossos da fila distai do carpo, resulta comumente a eliminação sumária do trapézio, que desaparece completamente, ou se solda com o primeiro metacarpiano.

Ao carpo segue-se o *metacarpo*, constituído normalmente por cinco metacarpianos, numerados, a partir do lado interno para o externo, com os algarismos romanos I, II, III, IV e V. Os três primeiros articulam-se, respectivamente, com o trapézio, trapezóide e magno; os dois últimos, com o unciforme. Nem sempre estão todos presentes, pois há casos em que um ou mesmo dois dos metacarpianos faltam, começando a redução pelo metacarpiano I, para atingir o metacarpiano V, e caso prossiga, afeta o de número II, e por último o de número IV, ou a ambos a um tempo só. A princípio, as extremidades proximais articulares dos metacarpianos, comumente um tanto côncavas, achavam-se alinhadas num mesmo plano transversal, mas em geral o metacarpiano II ultrapassa tal linha, intrometendo-se um tanto pelo carpo e articulando-se diretamente com o trapezóide, e por uma apófise látero-externa, com o magno. O metacarpiano III, além de se articular diretamente com o magno, envia uma extensão lateral-externa, sob a qual se encosta em parte, à extremidade proximal interna do metacarpiano IV, que se articula com o ângulo lateral-interno inferior do unciforme. Quando o trapézio adquire grande desenvolvimento, com uma faceta articular distai côncava dirigida para o lado interno, para o metacarpiano I, o primeiro dado (polegar) torna-se oposto aos demais, podendo estender-se quase em ângulo reto com os outros, e adquirindo ampla liberdade de rotação, o que não acontece quando o trapézio é pequeno e deslocado para fora do carpo, justapondo-se à superfície látero-intema do metacarpiano II, disto resultando atrofia do polegar, que pode mesmo faltar completamente. A redução ou supressão do metacarpiano V é resultante do engrossamento dos dedos II, III e IV. Os metacarpianos podem ser alongados e estreitos (Felidae e Primates, por exemplo) ou curtos e maciços (Edentata), sendo sua extremidade distai, a que se articula à falange I de cada dedo, provida de uma quilha mediana longitudinal, que acompanha toda a curva da superfície articular convexa, ou que não se estende além da metade palmar da articulação. De cada lado de tal crista articular vêem-se comumente diminutos *ossos sesamóides*, semilunares, formados no tecido conjuntivo e quase sempre pares. Ossinhos sesamóides, de várias formas, são às vezes presentes também na face dorsal das falanges.

Nos Perissodactyla (cavalo e seus afins, por exemplo) (Figs. 43-A, 45-C, D), o metacarpiano III ou médio, eixo da mão (dita por isto *mesaxônica*), é o mais desenvolvido, sob a forma de um osso longo, suplantando os outros em força. Os metacarpianos I e V são completamente ausentes nos eqüídeos atuais, estando os II e IV reduzidos a simples estiletes ósseos, proximais, porém fias formas ancestrais mais primitivas (*Hyracotherium*) extintas, não só os metacarpianos II e IV eram bem desenvolvidos, como o V era ainda presente. Em diversos Artiodactyla (Ruminantia) (Figs. 43-B, 45-B), o metacarpiano II reduz-se ou chega mesmo a faltar, em decorrência do aumento de volume do magno, com deslocamento lateral-interno do trapezóide; os III e IV são os mais desenvolvidos, no mesmo grau, chegando a sol-

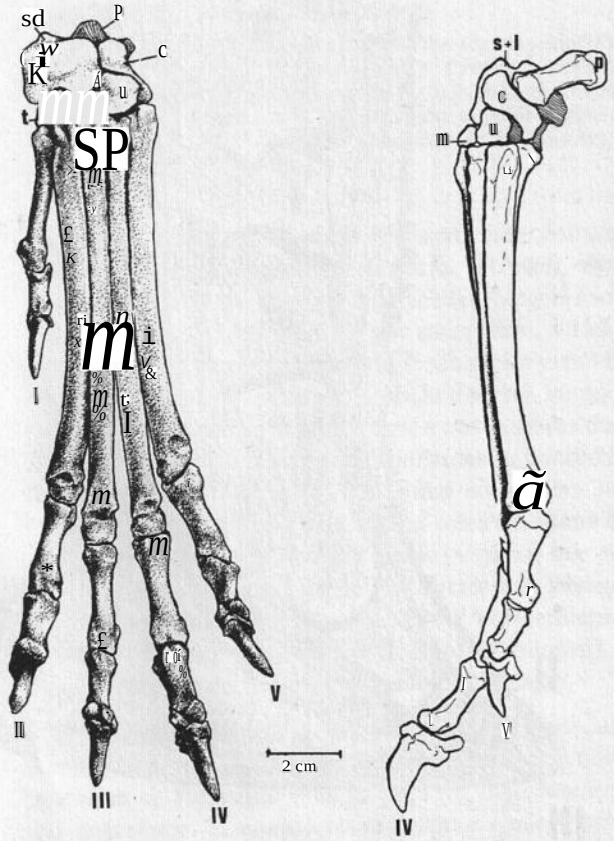


Fig. 44 – Pata anterior (mão) esquerda de *Chrysocyon brachyúms* H. Smith (guará), vista de frente *(A)* e do lado externo (*B*). *c*, cuneiforine (piramidal); *m*, magno; *p*, pisciforme; s + *1*, escafo-lunar; *t*, trapézio; *td*, trapezóide; *u*, unciforme. I a V, dedos e respectivos metacarpianos.

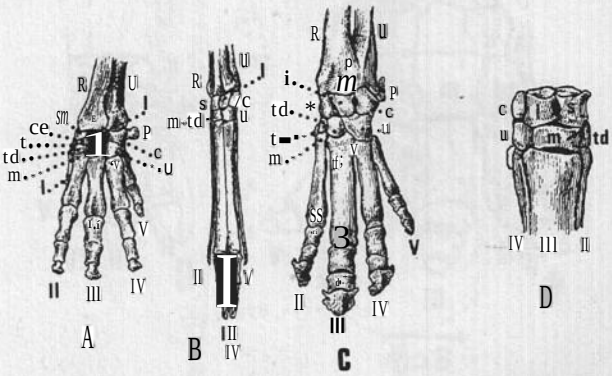


Fig. 45 – *A*, *B* e C, patas anteriores esquerdas de *Dendrohyrax arboreus* (hiracóide arborícola), *Tragulus kanchil* (artiodáctilo) e *Tapirus terrestris* (perissodáctilo). *ce*, central; *R*, rádio; *U*, ulna. As demais letras como nas figs. 40 a 44. *D*, carpo do cavalo (*Equus*), com o magno (*m*) muito alargado e trapézio atrofiado (de Zittel).

dar-se num só osso mediano (*canon*), embora conservando suas extremidades distais articulares separadas. O eixo do membro passa entre estes dois metacarpianos (III e IV) (mão *paraxônica*). Os metacarpianos laterais, II e V, que faltam nos camelídeos, são atrofiados nos cervídeos, girafídeos, bovídeos e seus afins. Nos cervídeos, a atrofia dos metacarpianos II e V pode produzir-se em sua metade proximal (*plesiometacarpalia*) ou em sua metade distai (*telemetacarpialia*). Nos Edentata há, às vezes, fusão de elementos do metacarpo com elementos do carpo, contíguos.

Os ossos do metacarpo sofrem, além de redução ou supressão, diversas diferenciações, de um grupo para outro, relacionadas com o maior ou menor grau de alongamento ou espessamento que apresentem, diferenciações estas que influem na importância fisiológica dos membros anteriores e que fornecem elementos valiosos para a sistemática de cada grupo.

Os dedos, designados também com os algarismos romanos I, II, III, IV e V, a contar do interno para o externo, são os elementos terminais dos membros. Na mão ou pata anterior, o dedo I ou interno chama-se polegar (*pollex*), o II, indicador (*index*), o III, médio (*medius*), o IV, anular (*annularis*, pelo menos no homem) e o V ou externo, mínimo (*minimus*). O número máximo de falanges em cada dedo é de três (exceto nos Cetáceos, em que o número de falanges, nos dedos II e III, chega a ser de nove a quinze), mas no polegar mais comumente, e às vezes no mínimo, uma ou mesmo duas falanges se atrofiam, indo até a supressão em certos grupos. As falanges são numeradas de I a III, a contar da proximal (articulada com o metacarpiano), para a distai, dita *ungueal* (portadora da unha, garra ou casco). Em alguns casos (Edentata), duas falanges de um mesmo dedo soldam-se entre si. Nos Chiroptera (morcegos), há um alongamento descomunal dos metacarpianos e das respectivas falanges, para sustentação da membrana alar. A extremidade proximal das falanges apresenta superfície articular um tanto côncava, sendo além disso a da primeira falange, que se articula com o metacarpiano, provida de um sulco mediano ântero-posterior, destinado a receber a saliência, em quilha, da superfície articular distai do meta-

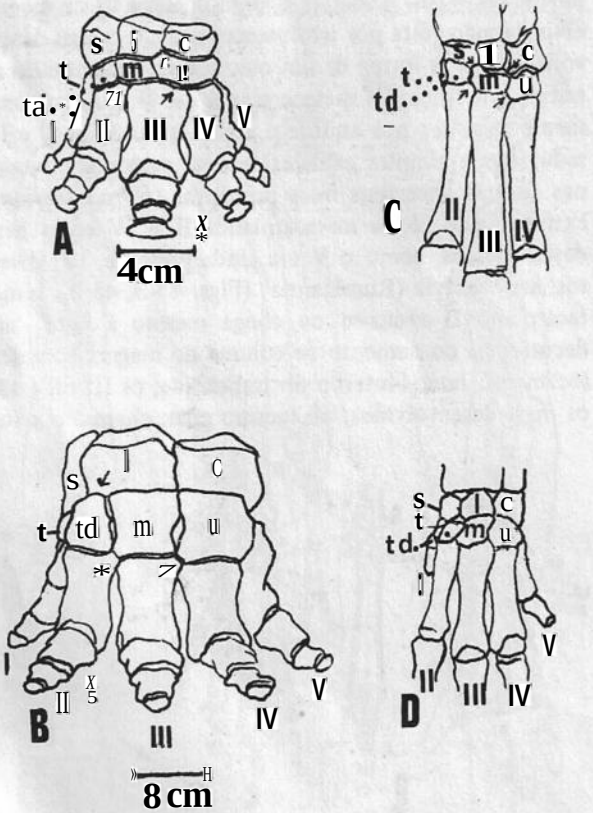


Fig. 46 – Esquemas de mãos de ungulados, para demonstração do deslocamento dos ossos do carpo e metacarpo, na direção indicada pelas setas (de Osborn, segundo Weber). *A – Coryphodon; B, Mastodon; C, Macrauchenia; D, Dendrohyrax*. Convenções como nas figs. 44 e 45.

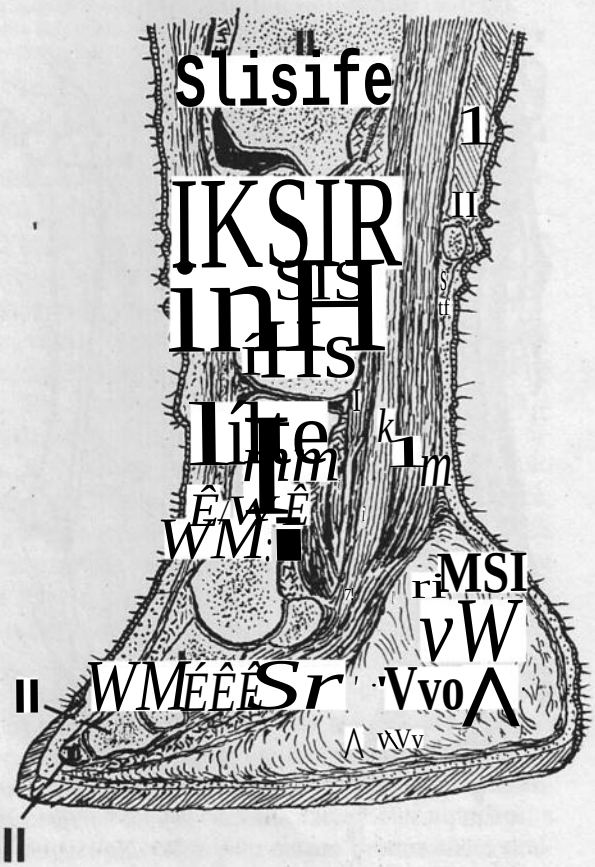


Fig. 47 – *Elephas maximus*. Corte longitudinal através de uma mão congelada. *E*, almofada de tecido elástico. Na extremidade distai do metacarpiano IIIo (MIII), prende-se um osso sesamóide; atrás, situam-se os músculos de flexão. Na parte anterior, os tendões dos músculos extensores (segundo Weber).

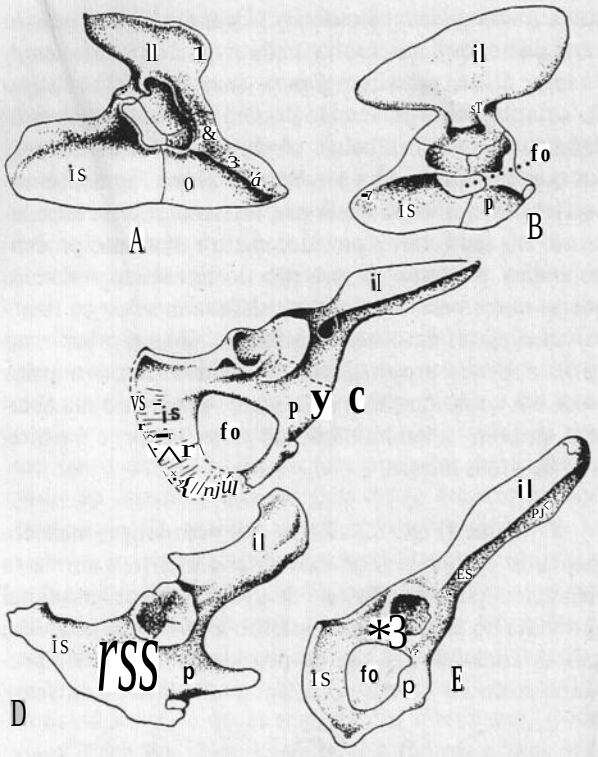


Fig. 48 – Evolução da cintura pélvica dos répteis primitivos aos mamíferos. *A*, *Dimetrodon; B*, *Cynidiognathus; C*, *Oligokyphus; D*. *Orhithorhynchus; E*, *Didelphis*. *fo*, forame obturador; *il*, ílio; *is*, ísquio; p, púbis (segundo Lessertisseur & Sigogneau).

carpiano. A extremidade distai apresenta face articular convexa, um tanto escavada no centro. Às vezes, algumas falanges, de tão curtas e atarracadas (Megatherioidea, por exemplo), reduzem-se, por assim dizer, a nódulos. As falanges terminais ou ungueais são muito variáveis em forma, podendo ser largas, maciças e curtas, longas e retas, curtas e mais ou menos curvas e comprimidas dorso-ventralmente ou lateralmente, rombudas ou pontudas, fendidas ou não na ponta, e providas ou não em sua parte proximal (base) de uma bainha óssea em forma de gola, suporte da bainha córnea (unha ou garra) que envolve ou cobre sua parte distai. Nos Cetáceos as falanges não são articuladas, mas ligadas entre si por cartilagem ou tecido fibroso. Em algumas baleias (Mystacoceti), o dedo III, em vez do I, é ausente, por especialização.

A cintura pélvica (Figs. 48 a 51) é, de cada lado, um complexo de três ossos, mais freqüentemente anquilosados entre si, formando uma só peça (os *innominatum*) nos mamíferos. É ausente ou rudimentar e não funcional, flutuante na intimidade dos tecidos, nos Cetacea e Sirenia, desprovidos de membros posteriores.

Os três ossos componentes da *bacia* ou *pélvis*, que se juntam na cavidade cotilóide ou acetábulo, de articulação femural, situada lateralmente, são, de cada lado, os seguintes: *ílio* (*ileum*, osso ilei ou osso das ilhas) que se articula com a coluna vertebral na região sacra; o *ísquio* (*ischium*, osso ischii), situado posteriormente, e às vezes articulado com o pseudo-sacro (Edentata, por exemplo); e o *pubis*, o mais inferior, que se une com o seu homónimo do lado oposto, na linha média longitudinal da região ventral do corpo, pela sínfise pubiana, onde a ligação entre as duas metades opostas da bacia se dá por ligamentos ou por soldadura. Um osso acetabular ou cotilóide, que cedo se solda com o ílio e com o pubis, é distinguível durante a fase embrionária ou durante a juventude, principalmente nos Camivora, e um osso chato, baculiforme (osso marsupial ou epipubis), acha-se presente, de cada lado da bacia, no bordo anterior do pubis dos Marsupiais e Monotremos, sendo que nestes últimos todos os ossos componentes da bacia permanecem unidos apenas por suturas durante toda a vida. O ísquio e o pubis unem-se em sua outra extremidade por uma ponte óssea, circunscrevendo o grande forame obturador (foramen obturatório ou thyroideum), ocupado por músculos e tecido conjuntivo. O íleo é às vezes extenso e estreito? muito desenvolvido posteriormente, e expandido para fora, apresentando quatro bordos, a saber: o bordo anterior ou *crista ilíaca*, começada e terminada numa espinha ou ângulo ilíaco, anterior e posterior respectivamente; o bordo acetabular, púbico e isquiático; uma superfície corrugada por seu lado interno, unida ao sacro; um bordo ilíaco, de inserção para o músculo homónimo, e uma superfície externa ou glútea, que corresponde ao músculo do mesmo nome. O ísquio termina posteriormente

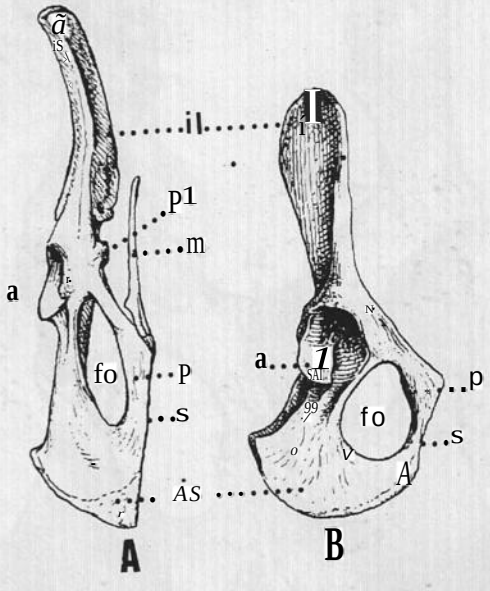


Fig. 49 – *A*, metade esquerda da bacia (pélvis) do canguru. *B*, idem, do cão, vista do lado interno. *a*, acetábulo; *m*, osso marsupial; pt, apófise pectínea; *s*, sínfise. As demais letras como na Fig. 48 (de Zittel).

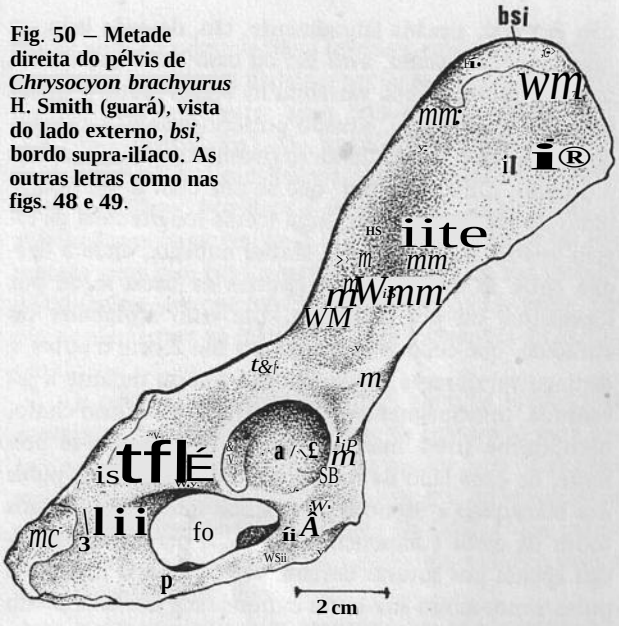


Fig. 50 – Metade direita do pélvis de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vista do lado externo, *bsi*, bordo supra-ilíaco. As outras letras como nas figs. 48 e 49.

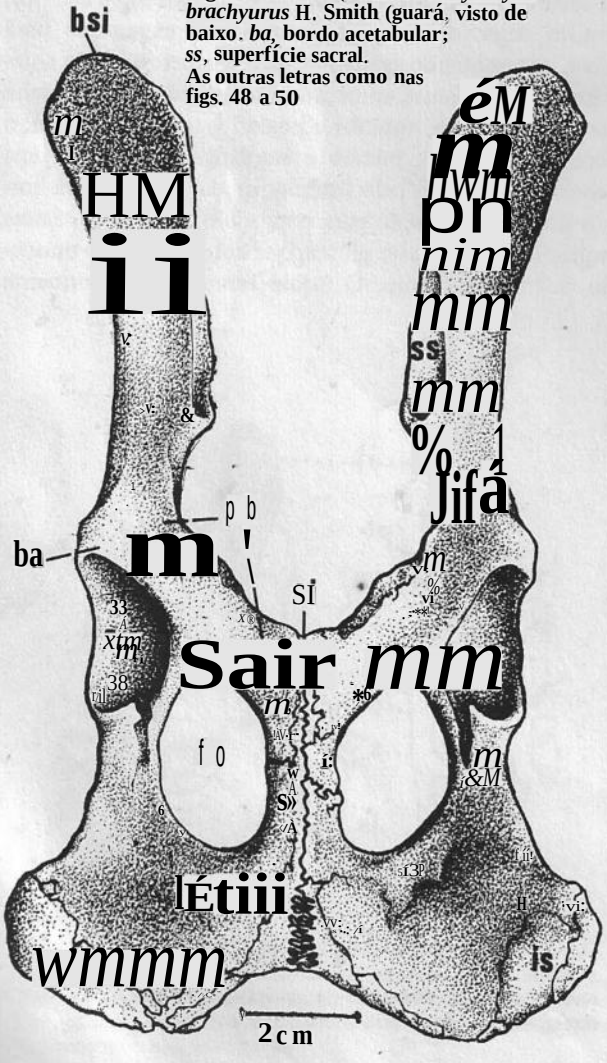


Fig. 51 – Pélvis (bacia de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará, visto de baixo. *ba*, bordo acetabular; *ss*, superfície sacral. As outras letras como nas figs. 48 a 50

numa *tuberosidade isquiática*. Quando unido com a parte posterior do sacro, ou melhor, com o pseudo-sacro, dá lugar à formação dum *forame sacro-isquiático*, limitado anteriormente pela união do íleo com o sacro. A cavidade cotilóide (acetábulo), côncava, em forma de taça, em que se articula com a cabeça do fémur, apresenta superfície em forma de meia lua, interrompida no lado interno; em seu fundo, um sulco curto e um tanto profundo indica o ponto de inserção do ligamento redondo, que se insere pela outra extremidade num sulco ou fosseta semelhante, da cabeça do fémur. O termo bacia ou pélvis aplica-se propriamente, à cavidade limitada pelos ossos em consideração e pelo sacro, dando-se à sua abertura anterior a denominação de *pélvis maior*, e à posterior, de *pélvis menor.*

O fémur (Figs. 52 a 54) é um osso longo, mais comumente cilíndrico, convexo anteriormente, e um tanto achatado, posteriormente. Sua extremidade proximal apresenta no ângulo súpero-interno uma cabeça articular, semi-esférica (*caput*), lisa ou provida de um curto e profundo sulco ou de um poço, em que se insere a extremi-

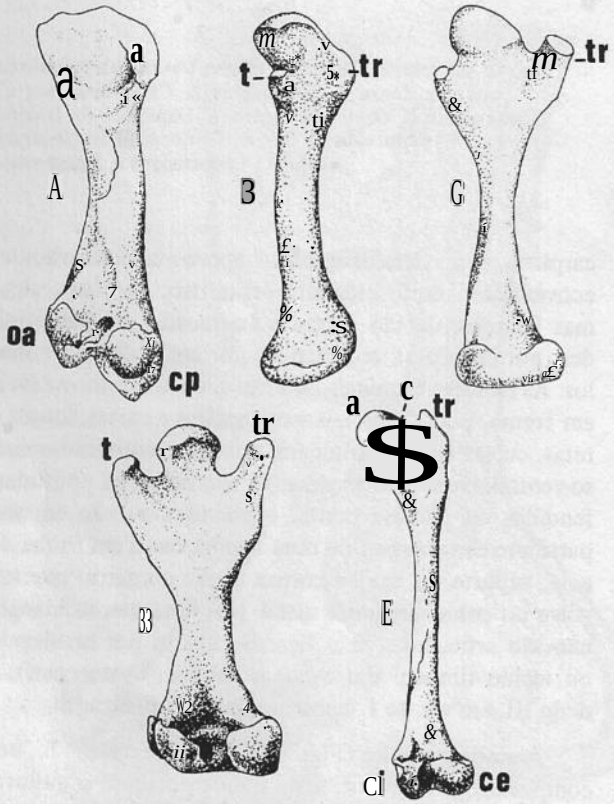


Fig. 52 – Evolução do fémur, dos répteis primitivos aos mamíferos (vista ventral, tornando-se anterior, com a evolução). *A*, *Dimetrodon; B*, *Cricodon* (segundo Parrington); *C*, *Oligokyphus; D*, *Ornithorhynchus; E*, *Didelphis*. *a*, articulação proximal (cabeça); *c*, colo, *ca*, côndilo anterior, tornando-se *ci*, côndilo interno da tróclea; *çp*, côndilo posterior, tornando-se *ce*, côndilo externo da tróclea; *tr*, grande trocanter; *t*, pequeno trocanter (de Lessertisseur & Sigogneau).

dade distai do ligamento redondo ou ligamento teres, que o prende à cavidade cotilóide da bacia. O *caput é* separado do corpo do osso propriamente dito por uma depressão *(colo* do fémur). Uma cristã longitudinal áspera, pouco saliente *(linha áspera*), caracteriza sua face posterior. O ângulo oposto, isto é, o súpero-extemo da mesma extremidade proximal, é ocupado por forte apófise ou *grande trocanter (trochanter majus*), tão ou menos elevado que o *caput* e de espessura variável na face posterior, limitado por uma fossa mais ou menos profunda (cavidade digital ou trocantérica). A diáfise, geralmente cilíndrica, apresenta em seu bordo interno anterior, logo abaixo do *caput*, um pequeno tubérculo cónico ou *trocanter menor (trochanter minus),* às vezes um tanto deslocado para a face posterior da diáfise e ligado ao grande trocanter pela *cristã intertrocantérica*, que passa diagonalmente sob a *fossa trocantérica*. Um terceiro trocanter *(trochanter tertius*), um tanto forte ou reduzido a simples expansão áspera, é às vezes presente no bordo póstero-interno, sob o grande trocanter e à distância variável deste. Seu maior desenvolvimento é notado no fémur de alguns ungulados (Condylarthra, Perissodactyla) e no da maioria dos Insectívora, Rodentia e Edentata. Nos Lagomorpha (lebres e seus afins) reduz-se à condição de um pequeno processo, situado logo abaixo do grande trocanter. Em certos grupos de mamíferos, a diáfise, ou praticamente todo o fêmur, é achatado ântero-posteriormente, e excepcionalmente alargado (Edentata-Megatherioidea, por exemplo). Sua extremidade distai contém a polé articular, muito espessa, estreitada anteriormente, e limitada de cada lado por uma cristã saliente. Um par de côndilos *(condylus medialis* ou entocôndilo e *condylus lateralis* ou ectocôndilo), sob a forma de cabeça articular, nodosa e arredondada, separados entre si por profunda e larga fossa *(fossa* ou *chanfradura intercondilóide)*, e unidos na face anterior, logo acima da fossa intercondilóide, pela *faceta rotuliana (fácies patellaris*), com que se articula a rótula. Os côndilos apresentam, comumente, igual desenvolvimento, mas o interno às vezes pode ser mais volumoso e mais saliente que seu oposto e mais convexo que o mesmo, tranversalmente. Uma *fosseta suprapatelar* é presente, acima dos côndilos.

Os dois ossos da pema, *tíbia* e *fíbula* ou perónio (Fig. 55), o último externo e ligeiramente posterior à tíbia, geralmente são separados um do outro, mas podem vir a soldar-se por sua extremidade proximal (*Toxodon*) ou por ambas as extremidades (gliptodontes, alguns Megatherioidea, *Macrauchenia).* A tíbia é mais forte que a fíbula, articulando-se com o fémur por sua extremidade proximal, volumosa e subtriangular, dividida no alto em duas metades articulares côncavas *(anticondylus medialis* e *lateralis),* tendo às vezes a superfície externa plana, mas sempre separada de sua homóloga por uma sali-

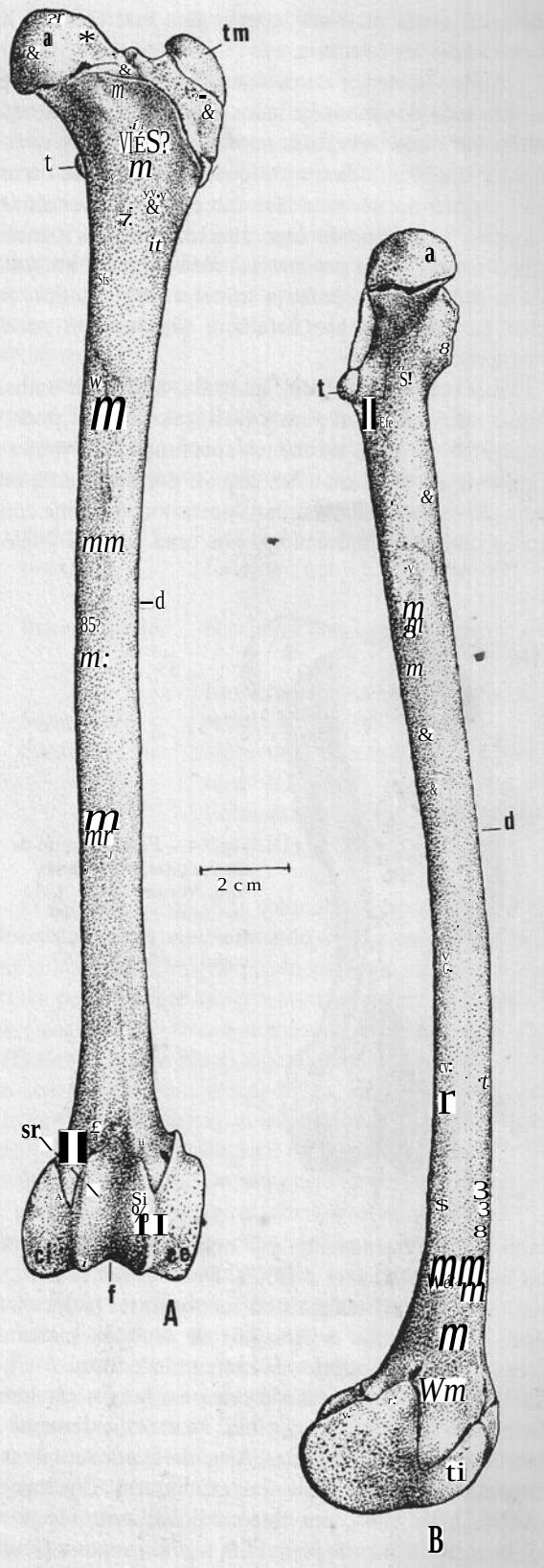


Fig. 53 – Fémur esquerdo de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), visto de frente *(A)* e dó lado interno (*B*). /, fossa intercondilóide. As outras letras como na fig. 52.

ência ou crista mediana áspera, para inserção dos ligamentos cruciais da rótula.

A face posterior da diáfise tibial é, geralmente, plana, limitada de ambos os lados por uma aresta, apresentando em cima uma *fossa poplítea* ladeada por uma ou mais cristas longitudinais oblíquas, para inserção do músculo do mesmo nome; a face anterior é transversalmente convexa, apresentando logo abaixo de sua extremidade superior uma *crista procnemial*, mais ou menos cortante, sobre a qual se encontra a tuberosidade anterior, para inserção do ligamento rotuliano *(ligamentum patellae médium)*.

A extremidade distai, alargada, apresenta embaixo ampla face articular para o astrágalo, a qual pode ser aplainada, ou mais ou menos aprofundada, dividida comumente em duas metades laterais por uma crista ou ligeira elevação mediana ântero-posterior, de cume convexo, e limitada internamente por uma apófise *{maléolo interno)*, e externamente por uma faceta articular, mais ou menos plana, para a fíbula. Diversos sulcos oblíquos, limitados por cristas mais ou menos fortes (sulcos tendinosos), destinados a passagens de tendões, marcam as faces anterior e posterior da extremidade distai.

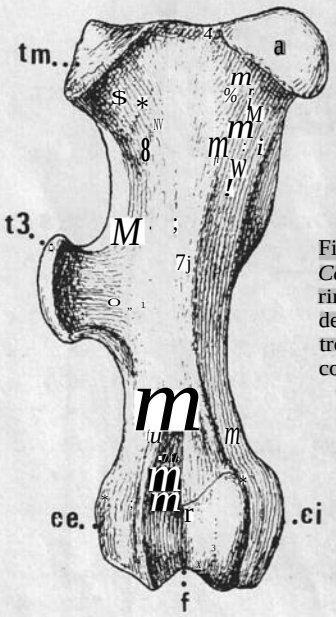


Fig. 54 – Fémur direito de *Coelodonta antiquitatis*, rinoceronte extinto, visto de frente. *t3*, terceiro trocanter. As outras letras como nas figs. 52 e 53.

A fíbula ou perónio é um osso longo, geralmente bem mais delgado que a tíbia, às vezes rudimentar, de secção transversa triangular. Articula-se por suas duas extremidades com a face lateral externa, ligeiramente posterior, da tíbia, por intermédio de uma faceta articular mais ou menos plana. Em alguns grupos a fíbula se anquilosa, por uma ou ambas as extremidades, com as epífises tibiais. Sua extremidade distai prolonga-se embaixo, para articular-se com a superfície externa do astrágalo, onde é limitada por uma saliência que constitui o *maléolo externo* da tíbia, oposto ao maléolo interno. Nos Perissodactyla e Artiodactyla, a fíbula reduz-se, geralmente, a um estilete ósseo distai, ou menos frequentemente, proximal. Nos Monotremata, sua extremidade superior prolonga-se numa apófise olecraniforme, assim chamada, por assemelhar-se ao olécrano da ulna.

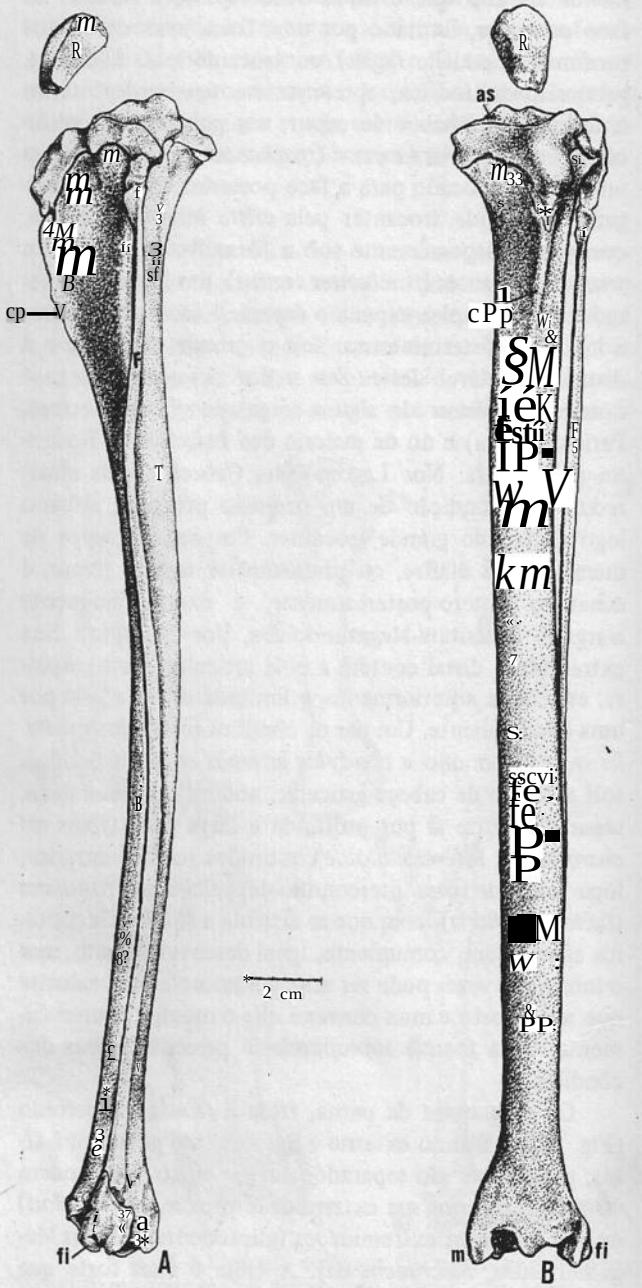


Fig. 55 – Rótula e fíbula (perôneo) e tíbia de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vistas do lado externo *(A)* e de frente *(B)*. *as*, superfície articular superior ou proximal; *cp*, crista procnemial; *F*, fístula; *f*, faceta inferior da fíbula; *m*, maléolo interno; *R*, rótula; *T*, tíbia.

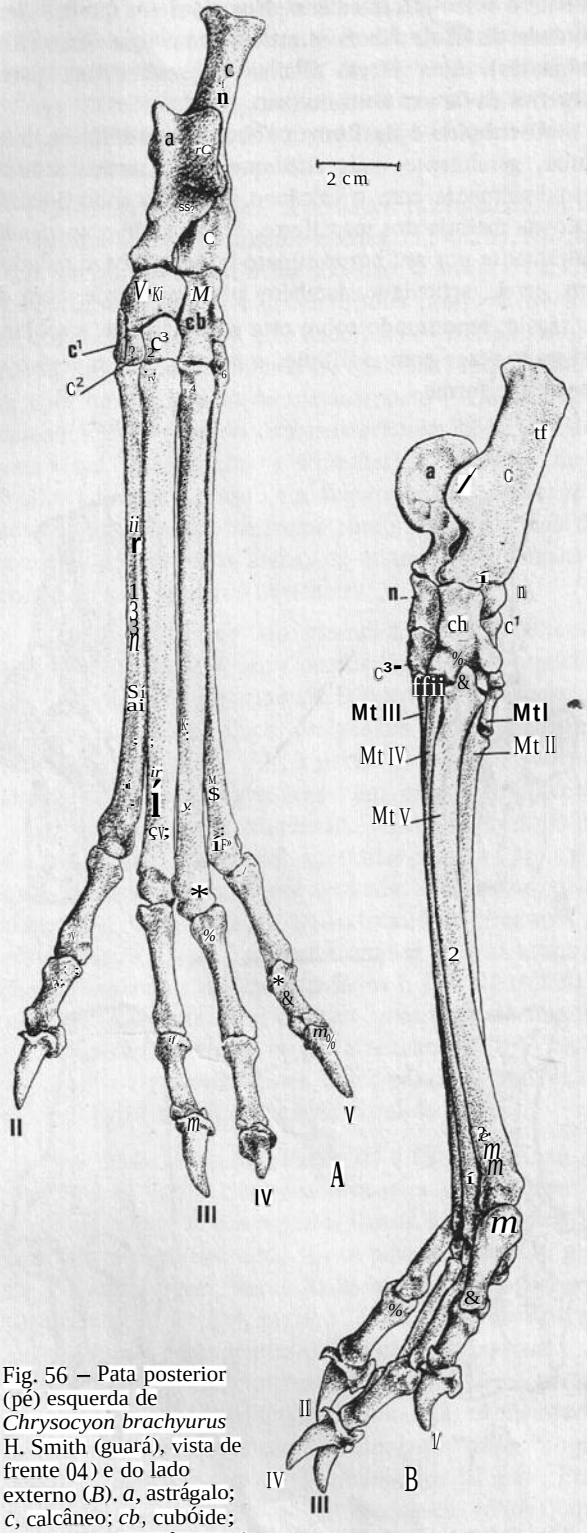


Fig. 56 – Pata posterior (pé) esquerda de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará), vista de frente (*A*) e do lado externo (*B*). *a*, astrágalo; *c*, calcâneo; *cb*, cubóide; *c1*, *c2* e *c3*, cuneiformes 1, 2 e 3 (ento-, meso- e ectocuneiformes); *I – Mt V*, metatarsianos I a V (o I muito atrofiado, escondido atrás do MC II); *n*, navicular.

Em frente à articulação fêmuro-tibial, acha-se um pequeno osso sesamóide, desenvolvido na espessura do tendão do músculo tríceps crural, a *rótula* ou *patela* (Fig. 55), unida à tíbia por ligamentos. A rótula é de contorno triangular ou semi-elipsóide, bem espessa, apresentando faceta articular posterior ligeiramente saliente, em quilha rasa, de cume convexo e longitudinal, pela qual se adapta à faceta articular correspondente (faceta rotuliana ou patelar) do fémur; suas faces superior e anterior, rugosas e às vezes marcadas por pequenos orifícios vasculares, são superfícies de inserção de tendões musculares.

O tarso (*propodium*) (Fig. 56), à semelhança do carpo, é formado por duas séries de ossos, com um ossinho intermediário, bem desenvolvido, assim distribuídos (com os respectivos sinónimos entre parênteses):

Série proximal	Astrágalo (talus, tibial) Calcâneo (osso caleis, fibular)
Intermediário:	Navicular (central, escafóide)
Série distai	Entocuneiforme (Io cuneiforme, tarsal I) Mesocuneiforme (2º cuneiforme, tarsal II) Ectocuneiforme (3º cuneiforme, tarsal III)

O astrágalo (Fig. 57) sobrepõe-se ao calcâneeo, no lado interno do tarso, formando com a epífise distai da tíbia o colo do pé. O corpo do astrágalo articula-se com a tíbia por sua face súpero-anterior, numa polé ou tróclea fracamente convexa nos ungulados de grande porte (Elefantes e seus afins), quase plana em outros grupos, mas comumente bem desenvolvida, em forma de cabeça articular semicilíndrica, escavada longitudinalmente no meio por uma depressão mais ou menos profunda, transversalmente côncava. De sua parte ântero-inferior às vezes prqjeta-se para a frente, forte apófise, que se desenvolve anteriormente em cabeça articular convexa, plana ou côncava para o osso navicular, cuja faceta de articulação às vezes expande-se externalmente para receber o cubóide, formando em tal caso a cabeça articular, no conjunto, uma faceta cubóide-navicular. Tal faceta em certos casos é larga e escavada no meio, em polé articular (alguns ungulados). Em alguns grupos de características primitivas (Marsupialia, Condylarthra, Creodonta) existe na face superior da polé articular uma pequena fosseta arredondada, ponto de inserção do tendão muscular flexor dos dedos. A face póstero-inferior do astrágalo é provida de duas facetas articulares para o calcâneo, separadas entre si, comumente, por forte sulco longitudinal, mais ou menos sinuoso (*sulcus talis*), e uma

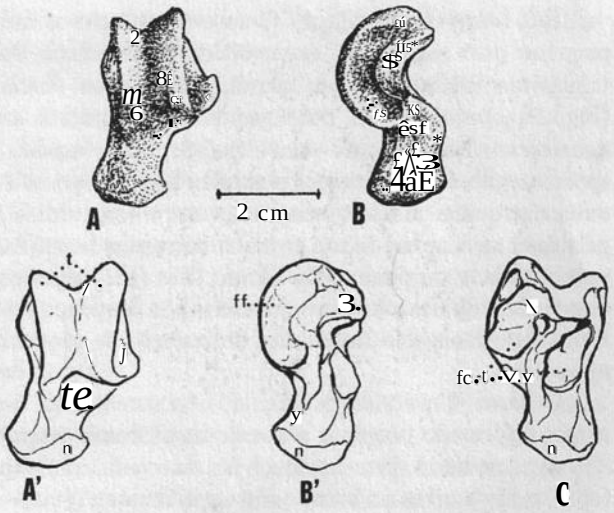


Fig. 57 – Astrágalo esquerdo de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará). *A* e *A'*, visto de frente; *B* e *B'*, visto do lado externo, *C*, visto de trás. *fc*, facetas articulares para o calcâneo; *ff*, faceta articular para a fíbula; *n*, faceta para o navicular; *t*, tróclea (faceta articular para a tíbia).

outra faceta articular para o cubóide; a faceta articular interna para o calcâneo é dita sustentacular, denominando-se a externa ectal. Em outros grupos (Marsupialia, alguns Edentata-Megatheroidea, Artiodactyla), tais facetas unem-se entre si, obliterando, parcial ou totalmente, o sulco talis, havendo também o caso de tal faceta única unir-se anteriormente com as facetas cuboidal e navicular. Às vezes o astrágalo é perfurado no bordo superior. As características do astrágalo, tanto no que concerne à forma como ao tamanho relativo, assim como as do calcâneo, variam amplamente de um grupo para outro, constituindo-se em valiosos elementos para a sistemática dos grupos que compõem a classe.

O calcâneo (Figs. 58 e 59) é um osso alongado e anguloso, que se prolonga, posteriormente, num *tuber calcis*, de superfície rugosa, em que se insere o tendão de Aquiles, parte esta às vezes robusta, de face ventral plana, ou comprimida lateralmente. Nos plantígrados o calcâneo apóia-se sobre o solo juntamente com toda a planta do pé; nos digitígrados e ungulígrados, em geral não entra em contato com o solo, sendo dirigido obliquamente para cima e para trás. A extremidade distai (anterior) do osso é provida de uma faceta articular externa (ectal), e outra interna (sustentacular), esta desenvolvida sobre uma apófise saliente interna *(sustentaculum talí)*, para o astrágalo, separadas entre si pelo *sulcus talis* que corresponde ao do astrágalo, ambos destinados à inserção do ligamento interósseo astrágalo-calcanear, formando em conjunto o *seno do tarso*. Em alguns grupos, as duas facetas articulares em consideração concomitantemente com as correspondentes no astrágalo, unem-se numa só, obliterando mais ou menos completamente o sulco intermediário. Nos casos em que a extremidade distai da fíbula se articula com o calcâneo (Ruminantes), uma faceta fibular é presente, na parte superior da face externa do osso.

O cubóide é de forma cúbica ou quadrilátera, irregular, geralmente mais alto que largo, articulando-se proximalmente com o calcâneo, e não tocando o astrágalo na maioria dos mamíferos, ou tocando-o apenas ligeiramente por seu bordo súpero-interno. Nos ungulados em geral, articula-se também proximalmente com o astrágalo, repousando sobre este e o navicular, e soldar-do-se às vezes com o último, e mesmo com o ecto e o mesocuneiforme.

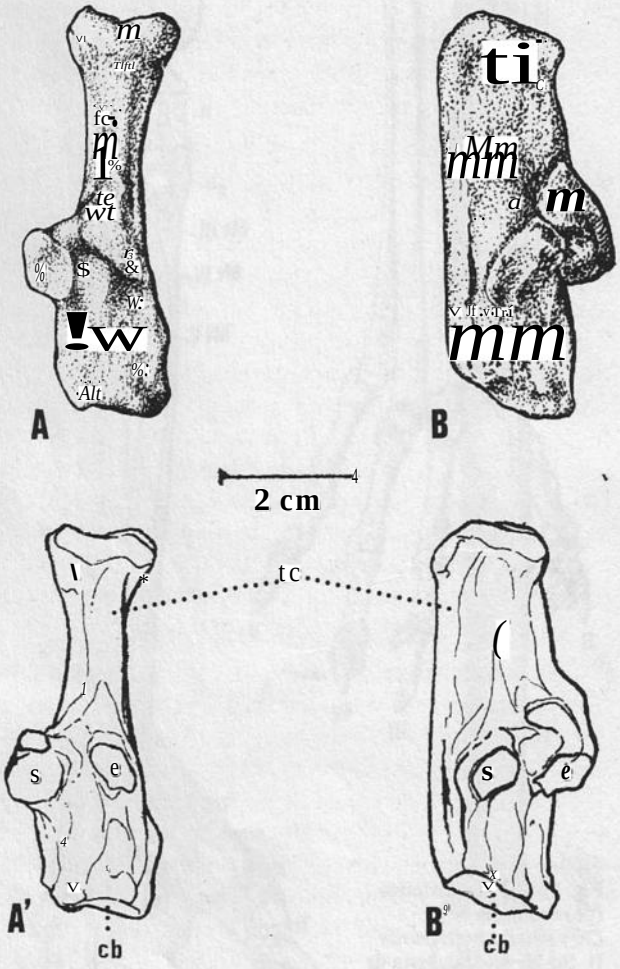


Fig. 58 – Calcâneo esquerdo de *Chrysocyon brachyurus* H. Smith (guará). *A* e *A'* visto da face anterior (= superior, nos plantígrados); *B* e *B'* visto de seu lado interno. *cb*, faceta cuboidal; *e e s*, facetas ectal e sustentacular, para o astrágalo; *tc*, *tuber caleis*.

O navicular é, em geral achatado ântero-posteriormente, apresentando a forma de naveta, cuja cavidade se aplica sobre a cabeça convexa do astrágalo, mas podendo ser também plano, ou ter a face astragalar em vez de completamente côncava, mais ou fortemente convexa em sua metade interna, que se ajusta numa concavidade correspondente da cabeça do astrágalo (*Megatherium* e *Eremotherium*, por exemplo).

Os três cuneiformes, articulados lateralmente entre si, ajustam-se proximalmente contra o navicular. São, do lado interno para o externo do tarso, o ento-, o meso- e o ectocuneiforme. O entocuneiforme muito frequentemente (nos ungulados, por exemplo) é atrofiado ou recuado para a margem interna do navicular, anquilosando-se com um rudimento do metacarpiano I. Quando bem desenvolvido e provido de faceta articular distai, dirigida para fora (Marsupialia e Primates), o primeiro dedo (hallux) é forte e oposto em ângulo mais ou menos reto aos demais. O entocuneiforme comumente, é o mais desenvolvido. Em raros casos, os cuneiformes soldam-se com o cubóide e com o navicular.

Os metatarsianos são essencialmente semelhantes aos metacarpianos. A uns e outros corresponde o qualificativo comum de metapodiais. São, como os metacarpianos, em número de cinco, designados com os algarismos romanos I, II, III, IV e V, a partir do interno, podendo alguns faltar ou apresentar-se em estado rudimentar. Suas extremidades proximais são comumente comprimidas, no sentido transversal, apertadas entre si e contra os ossos do tarso, e geralmente alinhadas num mesmo plano transversal, com exceção da extremidade proximal do metatarsiano II, que frequentemente se salienta acima do plano das demais. Os metatarsianos I, II e III articulam-se, proximalmente, com os ento-, meso- e ectocuneiforme, respectivamente, e os metatarsianos IV e V, externos, com o cubóide. Estes correspondem, pois, exatamente aos quatro ossos da série distai do carpo.

Em geral, os metatarsianos III e IV são os mais desenvolvidos. As reduções sucedem-se entre eles, no mesmo sentido que as dos metacarpianos. Assim, o metatarsiano I e o respectivo dedo são os primeiros a sofrer atrofia e a desaparecer, seguindo-se-lhes o metatarsiano V, depois o II, e por fim, raramente, o IV (nos cavalos, por exemplo, nos quais apenas o III é presente, restando dos II e IV somente estiletes ósseos, reduzidos à sua metade proximal). Nos Artiodactyla-Ruminantia, os metatarsianos III e IV fundem-se entre si num osso "canon", como acontece também com os metacarpianos III e IV. Entre os Rodentia, os gerbos ou ratos-cangurus (*Dipus*) apresentam a singularidade de terem os metatarsianos II, III e IV anquilosados num só osso, com as respectivas epífises distais ligeiramente divergentes entre si, e providas cada uma de um dedo. Os metatarsianos são desprovidos

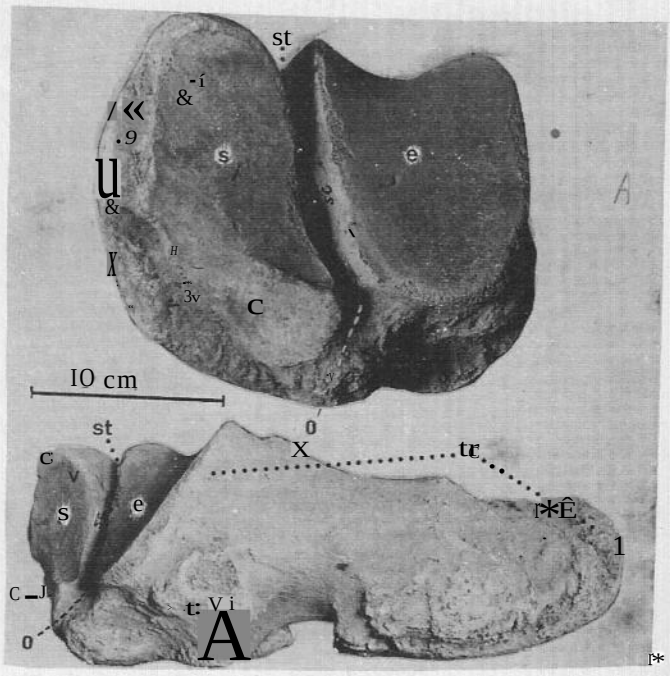


Fig. 59 – Calcâneo esquerdo de *Eremotherium* sp. Vistas anterior (*A*) e lateral externa (*B*). *o*, poço de inserção do tendão externo do ligamento astrágalo-calcanear interósseo. As outras letras como na fig. 58. Comprimento máximo da peça: 23 cm.

de epífises, com exceção do I que tem epífise proximal, a única também presente nas falanges. Entre os mamíferos, a exceção mais notável a este respeito está entre as focas, que têm cada um dos metatarsianos e as falanges, exceto as terminais, providas de epífises em ambas as extremidades da diáfise.

As falanges das patas traseiras assemelham-se em forma, tamanho e número às das patas ou membros dianteiros, inclusive no fato de serem as terminais munidas de unhas, garras ou cascos. Como nas patas anteriores, as posteriores têm o seu dedo I (hallux) munido de apenas duas falanges, apresentando os demais o número normal de três falanges cada um.

O número primitivo de dedos é de cinco, conservado por diversos grupos (inclusive pelo Homem), com reduções que podem ir até a monodactilia, processando-se as reduções de acordo com as operadas nos metatarsianos. Em certos casos (na linha evolutiva dos eqüídeos, por exemplo), o dedo médio (III), sempre o mais forte, foi o único dos cinco originais a permanecer nos eqüídeos modernos; porém as formas ancestrais, partindo de um pé tridáctilo (e mão tetradáctila), com os três dedos médios funcionais, passando por fases intermediárias, com um só dedo (III) funcional e os laterais (II e IV) embora presentes, reduzidos, em desenvolvimento e não funcionais,

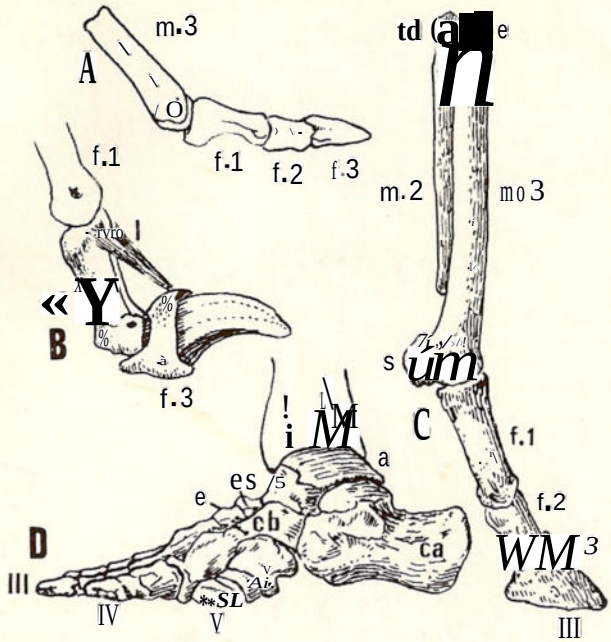


Fig. 60 – Dedo médio de *Tapirus* (semiplantígiado) *(A)*, de *Canis* (digitígrado) (*B*), de *Equus* (ungulígrado) (C) e pé de *Coryphodon* (plantígrado) *(D)*. *a*, astrágalo; *c*, *capitatum; ca*, calcâneo; *cb*, cubóide; *e*, ectocuneiforme; *es*, escafóide; *f.1*, *f.2*, *f.3*, falanges; *l*, ligamento dorsal; *m.1*, *m.2*, *m.3*, metacarpianos; *s*, sesamóide; *td*, trapezóide (adaptado de Weber).

evoluíram até o *Equus* de hoje, em que a pata posterior, como a anterior, é dotada de apenas um só dedo (III), muito desenvolvido. Nos Primates (exceto o Homem) e nos Marsupialia, o dedo I (hallux) é oposto aos demais, à semelhança do dedo I (polegar) das mãos (também oposto, no Homem).

Como as patas anteriores, as posteriores apresentam também ossinhos sesamóides. Em alguns grupos, um diminuto sesamóide é presente na face plantar, entre o navicular e o entocuneiforme, sendo outro encontrado às vezes no lado externo do tarso, pouco à frente do calcâneo. Um par de sesamóides semilunares desenvolve-se de cada lado da superfície posterior ou plantar da extremidade distai dos metatarsianos, sob a articulação com as primeiras falanges.

A pata posterior, como a anterior, apresenta modificações de um grupo para outro, no arranjo estrutural, diretamente relacionadas com o modo de andar (Fig. 60). Diz-se que a pata é *plantígrada* (Fig. 60-D), quando se apóia ao solo com toda sua planta ou sola, desde a ponta dos dedos até o calcâneo que suporta todo o peso do corpo, quando na posição de pé (Ursos, Homem, etc.). Alterações, operadas a partir desta disposição primitiva, resultaram na pata *digitígrada* ou *ungulígrada* (Fig. 60-B e C). Na pata digitígrada apenas a face ventral das falanges toca o solo, estando o resto do pé quase em posição vertical, com o metatarso e o calcâneo bem elevados acima do solo, apoiando-se o peso do corpo sobre almofadas semi-esféricas situadas sob as falanges de cada dedo, e uma almofada maior, colocada sob os metapodiais (Canidae, Felidae, Camelidae recentes, estes últimos descendentes de formas ungulígradas). Na pata ungulígrada, peculiar aos ungulados, apenas a ponta dos dedos (casco) atinge o solo, suportando todo o peso do corpo, com as demais falanges e metapodiais bem afastados deste, os últimos perpendiculãres ao mesmo (Artiodactyla, Equidae). As patas *semiplantígrada (Tapirus)* (Fig. 60-A), *semidigitigrada*, etc., resultam de modificações intermediárias entre a posição plantígrada e a posição digitígrada ou ungulígrada.

Entre os Edentata-Megatherioidea, uma torsão natural do tarso faz com que o pé se apóie ao solo por seu bordo externo, com os dedos dobrados sob a planta, enquanto as mãos, com os dedos dobrados para a palma, se apoiam sobre as juntas entre os metacarpianos II e III e as respectivas falanges, como acontece com o atual Tamanduá-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*), cujas patas posteriores são porém plantígradas. As Preguiças arborícolas (*Bradypus, Choloepus)* têm mãos e pés transformados em instrumentos preênseis, altamente modificados e convertidos em meros ganchos de suspensão. Nos Primates, exceção feita do Homem, pés e mãos são preênseis (donde a denominação de *quadrumanos* que se lhes dava antigamente).

Nos ungulados de grande porte, de membros locomotores colunares, como os Proboscidea, certos Perissodactyla (Rinocerontes) e Artiodactyla (*Hippopotamus*) recentes e diversos grupos extintos, a digitigradia apresenta feição peculiar, sendo o peso do corpo suportado por uma grande almofada de tecido elástico, situada na sola da pata posterior (e palma da anterior), enquanto os dedos são curtos e maciços e os cascos praticamente reduzidos às unhas.

As reduções e modificações na estrutura das patas operam-se mais rapidamente nas patas posteriores, de modo que as patas anteriores são sempre um tanto atrasadas em sua diferenciação relativamente às posteriores.

Capítulo II

Sistema dentário

Diferentemente dos répteis, cujos dentes são praticamente todos de coroa cónica, de uma só cúspide (dentição homodonte), os mamíferos, em sua grande maioria, têm os dentes diferenciados, segundo a posição na boca, e segundo tenham ou não precedentes na dentição de leite, em incisivos, caninos, pré-molares e molares (dentição heterodonte, embora em poucos grupos uma homodontia de caráter peculiar, secundário, também exista). Os pré-molares e molares, principalmente, por sua grande diversidade estrutural relacionada com os diversos regimes alimentares, apresentados pelos mamíferos, são de importância capital para a sistemática zoológica, e particularmente para a sistemática paleontológica (que participa, aliás, da sistemática zoológica no que diz respeito à Paleozoologia) dos diversos grupos que compõem a classe, acrescendo-se a isto o fato de serem os dentes muito mais resistentes à destruição, e portanto, muito mais capazes dè se conservarem como fósseis do que as peças esqueletais, sendo freqúentemente os únicos elementos com que pode contar o paleontólogo, para a determinação das formas extintas. Mesmo as menores modificações estruturais, principalmente nos grupos de características primitivas padronizadas (Marsupiais didelfídeos, por exemplo), podem ser às vezes de importância decisiva para o esclarecimento de dúvidas taxinômicas, ajudando na separação de gêneros ou espécies afins.

Em Paleomastobiologia (biologia dos mamíferos fósseis), o estudo dos dentes aliado ao das peças esqueletais, pode inclusive dizer algo sobre a ecologia ou, melhor, sobre a paleoecologia do grupo ou grupos em consideração, permitindo-nos deduzir algo a respeito da natureza do ambiente em que os animais viveram.

Os dentes, diferenciação do epitélio gengival, não são parte do esqueleto. Implantam-se em alvéolos das pré-maxilas, maxilas e da mandíbula. Podem apresentar-se tanto em série contínua, também dita fechada ou ininterrupta quanto, mais freqúentemente, interrompida por intervalos ou barras que separam os incisivos laterais dos caninos ou os caninos dos pré-molares, intervalos estes denominados *diasterms*.

Alguns mamíferos são completamente desdentados (Tamanduás, Pangolins, Cetáceos mistacocetos), outros possuem apenas os dentes inferiores (Cachalotes), alguns são desprovidos dos dentes anteriores, seja na pré-maxila e maxila, seja na mandíbula (Desdentados megateriódes, Preguiças arborícolas ou apenas na pré-maxila, com falta dos incisivos superiores (Artiodáctilos). Em diversos destes grupos, os dentes que faltam na vida extra-uterina, são presentes no embrião, em que são representados por rudimentos ou por seus germes, que são reabsorvidos antes do nascimento.

A parte extra-alveolar, funcional, do dente, simples ou mais ou menos complexa, chama-se *coroa*; a intra-alveolar, quando difere morfologicamente da coroa, denomina-se *raiz*, que pode ser única (incisivos e caninos em geral) ou múltipla (pré-molares e molares (dente *braquiodonte*). Entre ambas estas partes, existe às vezes um estrangulamento mais ou menos definido, o *colo* do dente. Quando a parte extra-alveolar e a intra-alveolar não se distinguem essencialmente uma da outra, formando o dente um fuste ou prisma só, cilíndrico ou não, diz-se que o dente é sem raízes (*hipselodonte* ou *hipsodonte*) (Roedores, Lagomorfos, Desdentados, Tubulidentados, em que tais dentes são de crescimento contínuo, de polpa permanentemente aberta na base). Nos cavalos, ruminantes, toxodontes, etc., os pré-molares e molares são de crescimento contínuo até certa idade, depois do que, sua polpa tende a fechar-se na base, o fuste a encurtar-se, e fracas raízes a aparecer, de modo que na idade avançada, os dentes passam de hipsodontes a braquiodontes (Fig. 75).

Os dentes, principalmente quando novos, são providos de uma grande cavidade, escavada no interior da coroa e da raiz ou raízes, pelas quais se ramifica em canais que, um em cada raiz, perfuram o ápice radicular, para dar entrada a filetes nervosos (ramificações secun-

dárias do trigêmino) e vasos sangüíneos; tal cavidade, ocupada por tecido celuloso e provida de nervos e vasos sangüíneos, é denominada *polpa* ou *bulbo dentário*, onde se gera a substância fundamental do dente e onde está, pois, a essência de sua vida (Fig. 61).

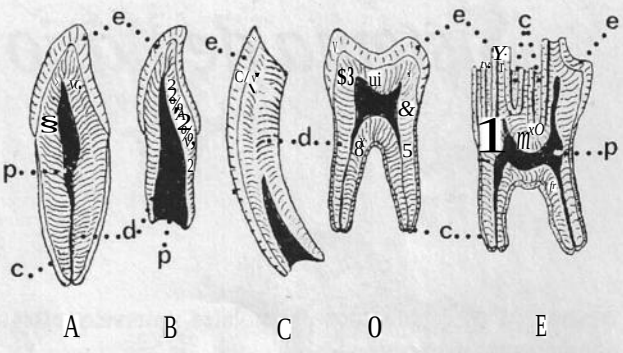


Fig. 61 – Dentes incisivos, adulto (A) e imaturo (B), este ainda com a cavidade pulpar aberta, de tipo mais comum; incisivo de um roedor (C), de crescimento contínuo e polpa permanentemente aberta; molar humano, braquiodonte (D) e molar de um bovídeo, de coroa alta e com profundas dobras de esmalte (E). *e*, esmalte; *d*, dentina; *c*, cimento; *p*, cavidade pulpar. Os dentes estão representados em corte vertical (redesenhado de Zittel).

Nos dentes em formação, a polpa é amplamente aberta na base, estreitando-se para a coroa, disposição esta permanente nos dentes ditos sem raízes, de crescimento contínuo e polpa persistente (dentes dos Roedores, incisivos ou presas dos Proboscídeos, etc.), nos quais há formação contínua de dentina na parte superior da polpa, que continua a crescer para a parte inferior ou base do dente, do que resulta alongamento contínuo deste, que adquire forma de fuste prismático ou cilíndrico (hipsodonte) cujo desenvolvimento extra-alveolar é mantido num mesmo nível pelo desgaste constante, provocado por atrito contra o dente ou dentes opostos. A falta de um de tais dentes pode, pois, provocar o crescimento desmesurado e anormal de seu oposto, com resultados funestos para o animal. Nos dentes braquiodontes, a polpa estreita-se e fecha-se na base, prolongando-se através das raízes em forma de estreitos canais; neste caso, o dente, depois de completamente formado e irrompido, cessa seu crescimento, sendo sua coroa progressivamente rebaixada pelo desgaste, até tornar-se quase completamente aplainada nos indivíduos de idade avançada.

As raízes podem ser curtas ou longas, retilíneas ou arqueadas, arredondadas ou comprimidas e mais ou menos numerosas. Conforme o seu número, o dente é dito mono- ou unirradiculado, bi-, tri-, tetra-, etc., até multi- ou polirradiculado.

Quanto à estrutura histológica, os dentes dos mamíferos são formados de (a) *dentina* ou *marfim*, (b) *esmalte* (substância vítrea ou adamantina), de grande dureza, e (c) *cimento* (crusta petrosa ou substância cortical óssea) (Fig. 61).

A **dentina** constitui a estrutura principal do dente, secretada pela polpa dentária, que é por ela envolvida diretamente. É uma substância branca ou amarela clara, dura, homogénea, mais mineralizada que os ossos, composta de aproximadamente 72% de fosfato de cal, com pouco carbonato de cal e pequeno teor de fluoreto de cálcio. Dispõe-se em camadas em volta da cavidade pulpar e tem toda sua massa atravessada por finos canalículos paralelos, procedentes da polpa e finamente ramificados até a periferia, diminuindo progressivamente de calibre para a extremidade externa, onde a dentina é, por isto mesmo, mais compacta e mais resistente ao desgaste que na parte interna, onde é bem mais vascularizada, constituindo a *vasodentina*, observável nos Desdentados. Em alguns Desdentados Megaterióides, cujos molares são desprovidos de esmalte, como acontece nos demais componentes da mesma ordem, a parte externa da vasodentina adquire aspecto vítreo e dureza bastante para ser confundida com esmalte. A dentina pouco a pouco invade a cavidade pulpar, que é quase completamente tomada por ela nos dentes dos indivíduos velhos.

O esmalte, duro como o vidro, é brilhante, transparente, de composição quase 100% mineral, em que entram fosfato de cal, como principal componente, carbonato de cal e magnésio e aproximadamente 4% de fluoreto de cálcio. Sua estrutura é uma aglutinação de prismas paralelos, intimamente justapostos entre si e perpendiculares à superfície do dente, prismas estes que são compactos na maioria dos mamíferos, mas tubulares nos marsupiais. O esmalte cobre principalmente a coroa, ao todo ou excepcionalmente em parte (nos incisivos escalpriformes dos Roedores e Lagomorfos, por exemplo, ele cobre apenas a superfície anterior do dente; nos incisivos ou defesas de alguns Mastodontes, apresenta-se sob a forma de uma faixa ou banda externa que, nos dentes espiralados, acompanha as curvas da espiral), nunca se estendendo até a coroa, mas nos dentes de fuste longo, prismáticos, o esmalte chega, às vezes, a cobrir as faces laterais do dente até a base. Nos Edentata, o esmalte, em geral, falta completamente ou é presente no ápice da coroa (*Utaetus*, tatu extinto, do Ecoceno inferior); nos Proboscídeos recentes, os incisivos ou defesas são desprovidos de esmalte. Em tais casos, os dentes são constituídos por dentina, a que pode juntar-se algum cimento.

O cimento é, essencialmente, por sua composição química e por sua estrutura, com corpúsculos ósseos (lacunas) e, às vezes, canais de Havers, substância óssea, formada pelo periósteo alvéolo-dentário. Na maioria dos mamíferos, reveste apenas a raiz ou raízes, isto é, a parte

intra-alveolar dos dentes, mas em alguns grupos (Equídeos, Proboscídeos), chega a revestir completamente a coroa, como uma crosta esbranquiçada, mais ou menos espessa, fazendo com que os dentes ainda não irrompidos tenham a aparência de uma massa informe. Depois que o cimento e o esmalte tenham sofrido algum desgaste, o primeiro persiste, principalmente nas reentrâncias e intervalos, sempre como a camada mais externa do dente e também a menos dura e mais facilmente destrutível.

A morfologia dos dentes dos mamíferos é diretamente relacionada com sua função fisiológica. Afora os raros mamíferos (tatus, por exemplo) que apresentam uma dentadura secundariamente *homodonte* (Fig. 62),

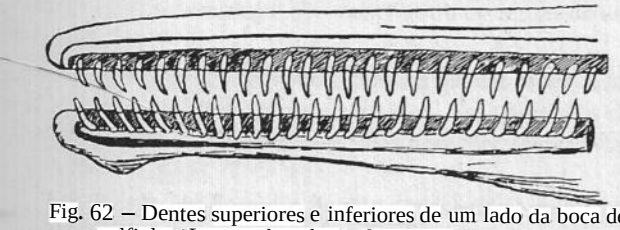


Fig. 62 – Dentes superiores e inferiores de um lado da boca de um golfinho (*Lagenorhynchus*), ilustrando o tipo homodonte de dentição, de ação alternada, e a multiplicação do número de dentes num mamífero (segundo Flower e Lydekker)

em que todos os dentes, de forma simples, se assemelham mais ou menos intimamente entre si, os componentes desta classe, em sua grande maioria, são providos de dentição do tipo *heterodonte* ou *anisodonte*, com os dentes diferenciados, segundo sua função fisiológica e sua posição relativa, em *incisivos*, *caninos* e *molariformes* (Figs. 63 e 69).

Os incisivos, cónicos ou escalpriformes, cortantes, de uma só raiz, de polpa persistente (crescimento contínuo) ou não, situam-se, os superiores, no rebordo anterior da pré-maxila, os inferiores, no rebordo anterior da mandíbula. Segundo a finalidade para que estão adaptados, variam em forma, do tipo primitivamente cónico para diversos outros tipos. Nos Proboscidea, por exemplo, as enormes defesas não são caninos, mas incisivos diferenciados, desmesuradamente desenvolvidos (em *Platybelodon*, os incisivos inferiores são achatados, em forma de pá) (Figs. 61 - *A*, *B* e *C*).

Aos incisivos seguem-se os *caninos*, um de cada lado, superior ou inferior, dentes geralmente cónicos, mais ou menos desenvolvidos, de uma só raiz (excepcionalmente birradiculados), os superiores situados na maxila, logo após a sutura com a pré-maxila, encaixando-se, quando a boca está fechada, imediatamente atrás do canino inferior. Os caninos desenvolvem-se, às vezes, em defesas ou colmilhos, mais ou menos desenvolvidos. Como servem principalmente para abocanhar e dilacerar a presa, são mais desenvolvidos nos Carnivora. Em *Smilodon* e no marsupial borienídeo *Thylacosmilus*, o canino superior, enormemente expandido, tomou a forma de sabre bigume.

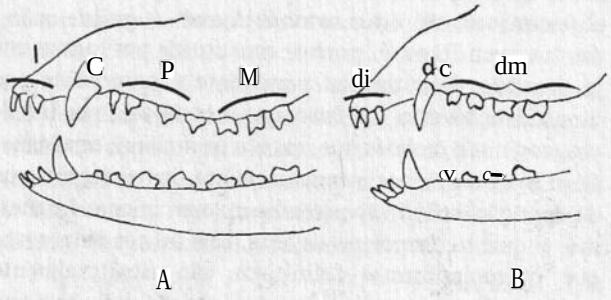


Fig. 63 – Diagramas, mostrando os tipos e número de dentes num mamífero placentário, primitivo. *A*, dentição permanente: *i*, incisivos; *c*, caninos; *p*, pré-molares; *m*, molares. *B*, dentição de leite: *di*, *dc* e *dm*, incisivos, canino e pré-molares (molares de leite) da primeira dentição (segundo Romer).

Os molariformes, de estrutura mais ou menos complexa, providos de duas a quatro raízes, destinados a triturar os alimentos apanhados pelos caninos e incisivos e cortados por estes, completam a série dentária. Os superiores, comumente mais largos que os inferiores, principalmente nos herbívoros, implantam-se na maxila (osso maxilar); os inferiores, na parte posterior da mandíbula, entre o canino e o ramo montante (apófise coronóide). Os anteriores, tanto na maxila, como na mandíbula, que têm predecessores na dentição de leite, denominam-se pré-molares; os posteriores, de estrutura normalmente pouco mais complexa, participantes apenas da dentição definitiva, são os *molares* propriamente ditos (Fig. 61 - *D* e *E*).

Os dentes de todas estas categorias dentárias podem constituir uma série fechada, contínua; sem lacunas, ou uma série mais ou menos interrompida por lacunas ou intervalos mais ou menos extensos (*diastemas*), situados geralmente entre os incisivos e caninos e entre os caninos e os pré-molares.

Quando todas as categorias dentárias em consideração estão presentes, diz-se que a dentição é *completa*; quando há falta pelo menos de uma destas categorias, a dentição é dita *incompleta*. A dentição é geralmente completa nos grupos primitivos e em muitos grupos recentes, principalmente nos onívoros. Nos grupos mais especializados em determinados tipos de alimentação, há comumente tendência para a supressão de determinadas categorias dentárias, seja na dentição superior (incisivos,

nos Artiodactyla, por exemplo), seja na inferior ou em ambas.

Os mamíferos, cujos dentes, de estrutura geralmente muito simples, são já definitivos e todos presentes desde o nascimento, são ditos *monofiodontes*. A grande maioria dos mamíferos, é, porém, constituída por formas cuja dentição definitiva ou persistente é antecedida por uma dentição dita *de leite*, que é composta por incisivos, caninos e molares que, exceto os molares; se assemelham mais ou menos intimamente aos dentes respectivos da dentição definitiva, cujo número comumente é o mesmo, enquanto os molares de leite, bem menos numerosos que os molariformes definitivos, são estruturalmente mais semelhantes aos molares da dentição definitiva que aos pré-molares, seus substitutos, na mesma dentição. Estas são as formas ditas *difiodontes* (Fig. 63). Há casos em que os dentes de substituição, principalmente entre os pré-molares, são menos numerosos que os dentes respectivos da dentição de leite.

Para abreviar, convencionalmente, os dentes das diversas categorias são designados apenas por sua inicial, geralmente maiúscula, na dentição definitiva. Assim, os incisivos são designados por um *I*, os caninos, por um C, os pré-molares, por um *P* e os molares, por um *M*, que levam, dos anteriores para os posteriores, uma numeração seriada, também convencional, representada por um expoente (I^1, I^2, I^3, M^1, M^2, M^3, M^4,) designativo dos dentes superiores, ou por um índice (i_1, I_2, 13, M_X, M_2, M_3, M_4, etc), designativo dos dentes inferiores. Alguns autores preferem distinguir os dentes superiores dos inferiores, sublinhando os símbolos relativos aos superiores ($\underline{I}^1$ = primeiro incisivo superior) ou colocando um traço sobre os símbolos relativos aos dentes inferiores ($\overline{I^1}$, = primeiro incisivo inferior). Os dentes da dentição de leite são designados, de um modo geral, por um *D* ou *d*. Para distinguirem-se as diversas categorias dentárias de leite, entre si, usa-se designar os incisivos por *Di* ou *di*, os caninos, por *Dc* ou *dc*, os molares, por *Dm* ou *dm*, acompanhados por expoentes ou índices, quando se deseja determinar a posição relativa do dente na série dentária respectiva, superior ou inferior, como se faz para os dentes definitivos (Fig. 63).

Quanto ao *número*, os dentes repartem-se, de modo simétrico e mais ou menos constante, pelas duas metades superiores (pré-maxilas e maxilas) e inferiores (dois ramos mandibulares) da boca, nos mamíferos difiodontes. Assim, o número normal de dentes, nas formas placentárias primitivas (tido como 44), é repartido, na dentição definitiva, em cada metade superior e inferior da boca, por 31, 1C, 4P e 3M, processando-se, porém, com a evolução e segundo as especializações, reduções que afetam todas as categorias dentárias, segundo os grupos considerados, correspondendo a esta dentição definitiva uma dentição de leite, cujo número de dentes, nas diversas categorias, é de 3Di, IDc, 3 Dm ou, menos comumente, 4Dm, números estes que podem ser expressos pelas fórmulas

$$\frac{3}{3}\ I, \frac{1}{1}\ C, \frac{4}{4}\ P, \frac{3}{3}\ M \times 2 = 44$$

OU

$$\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3} \times 2 = 44,$$

para a dentição definitiva, ou

$$\frac{3}{3}\ Di, \frac{1}{1}\ Dc, \frac{3}{3}\ Dm \times 2 = 28$$

OU

$$\frac{3.1.3}{3.1.3} \times 2 = 28,$$

para a dentição de leite correspondente.

Atentando-se para estas fórmulas, pode-se notar que o número de pré-molares (4/4) da dentição definitiva supera em um o de molares de leite (3/3), seus predecessores, na dentição respectiva, do que se conclui que os P{ da dentição definitiva não têm antecedentes na dentição de leite, como acontece também com os molares verdadeiros, da dentição definitiva.

Nos relativamente poucos grupos de mamíferos monofiodontes o número de dentes varia enormemente de um grupo para outro, não podendo, praticamente, ser expresso em fórmulas dentárias definidas.

Devido a reduções que se operaram com o curso da evolução nos diversos grupos de mamíferos, a fórmula dentária placentária primitiva sofreu alterações, para menos, no número dos dentes de suas diversas categorias dentárias.

Assim, entre os artiodáctilos, a girafa *(Giraffa carnelopardalis)* tem a seguinte fórmula dentária:

$$\frac{0}{3}\ I, \frac{0}{1}\ C, \frac{3}{3}\ P, \frac{3}{3}\ M \times 2 = 32 \text{ dentes.}$$

Tal fórmula denota supressão completa de todos os incisivos superiores e do canino superior, assim como redução no número de pré-molares primitivos (de 4/4 P para 3/3 P), superiores e inferiores. Neste caso, consideram-se suprimidos os Pj de cada lado, de modo que os pré-molares restantes são designados por P_2^2, P_3^3 e P_4^4, a partir do anterior para o posterior. As reduções, em geral, se processam a partir do primeiro ou último dente

incisivo ($1\}$ ou I_3^3), pelo primeiro pré-molar ($P\{$) e pelo último molar (M_3^3), fazendo-se acompanhar, em geral, por um maior fortalecimento dos dentes restantes.

A fórmula dentária do homem é

$$\frac{2}{2}\ I,\ \frac{1}{1}\ C,\ \frac{2}{2}\ P,\ \frac{3}{3}\ M \times 2 = 32 \text{ dentes},$$

tendo havido, em relação à fórmula placentária primitiva, redução de um, no número de incisivos, e de dois, no número de pré-molares superiores e inferiores.

Vê-se pois, que no total, o número de dentes definitivos (32) é o mesmo, tanto na girafa, como no homem. Qual a homologia que existe entre os dentes de um e de outro?

A fórmula dentária comum não a indica. Neste caso, o emprego de uma fórmula analítica, em que todos os dentes restantes figurem com suas notações respectivas, elucida a questão.

No caso da fórmula dentária placentária primitiva ou arquétipo (44 dentes), a fórmula analítica seria a seguinte:

$$\frac{I^1\ I^2\ I^3}{Ij\ I_2\ I_3},\ \frac{C^1}{C},\ \frac{P^1\ P^2\ P^3\ P^4}{Pi\ P_2\ P_3\ P_4},\ \frac{M^1\ M^2\ M^3}{Mi\ M_2\ M_3} \times 2 =$$

44 dentes.

No caso da girafa, é:

$$\frac{}{I,\ I_2\ I_3},\ \frac{}{C,},\ \frac{P^2\ P^3\ P^4}{P_2\ P_3\ P_4},\ \frac{M^1\ M^2\ M^3}{Mx\ M_2\ M_3} \times 2 =$$

32 dentes.

No caso do homem, é:

$$\frac{I^1\ I^2}{h\ I_2},\ \frac{C}{C},\ \frac{P^3\ P^4}{P_3\ P_4},\ \frac{M^1\ M^2\ M^3}{Mj\ M_2\ M_3} \times 2 =$$

32 dentes.

Assim, em relação à fórmula dentária placentária primitiva, a girafa sofreu supressão de todos os incisivos superiores, do canino superior e do primeiro pré-molar superior e inferior ($P\}$), ao passo que, no homem, tal supressão se deu em detrimento dos I_3^3 e dos $Pj1\!1$, de cada lado da boca.

Entre os mamíferos placentários, um canídeo atual, do sul da África, *Otocyon megalotis*, apresenta a particularidade de ter, em sua fórmula dentária, um molar superior e inferior, ou pelo menos inferior, a mais que a fórmula dentária placentária primitiva, isto é, 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3-4/4 M x 2 = 46 ou 48 dentes.

Huxley considera isto como a permanência de uma condição que teria sido presente na dentição dos ancestrais comuns dos *Canidae* e dos *Marsupialia Dasyuridae* recentes, a despeito do fato de não haver qualquer prova paleontológica disto, pois todas as formas fósseis de canídeos conhecidas, não têm mais que o número considerado normal, de molares. Aliás, os atuais conhecimentos científicos não permitem admitir a hipótese de ancestralidade comum para marsupiais e canídeos. Se ancestrais comuns houve para marsupiais e placentários, estes se situavam em nível sistemático tão primitivo (Eupantotheria), que tornam tal hipótese incabível.

Segundo Zittel (1894, p. 719), enquanto as raças humanas mais civilizadas tendem a perder o último molar (dente do siso), observa-se, às vezes, a presença deste e de um quarto molar (M_4^4) entre os australianos e negros.

Tais fatos talvez possam ser interpretados como prova de que a dentadura placentária primitiva ou arquétipo fosse provida de 48 dentes, com um molar superior e inferior a mais em cada metade da boca que o admitido geralmente, isto é, com

$$\frac{3}{3}\ 1,\ \frac{1}{1}\ C,\ \frac{4}{4}\ P,\ \frac{4}{4}\ Mx\ 2 = 48 \text{ dentes.}$$

OU

$$\frac{I^1\ I^2\ I^3}{h\ h\ Ia},\ \frac{C^1}{Cx},\ \frac{P^1\ P^2\ P^3\ P^4}{Pi\ P_2\ P_3\ P_4},\ \frac{M^1\ M^2\ M^3\ M^4}{M,\ M_2\ M_3\ M_4}$$

x 2 = 48 dentes.

Considerando-se, além disso, que entre os Marsupialia (implacentários) o número de molares superiores e inferiores, de cada lado da boca, é de pelo menos 4/4 M, e que os placentários devem ter derivado de troncos primitivos vizinhos ou colaterais aos dos Marsupialia, a hipótese supraconsiderada é bem plausível.

Nos Edentata, em geral, os dentes afetam todos uma só forma, prismática ou cilíndrica, indiferenciada. São todos considerados como molariformes indistintos e denominados molares. O mais anterior, quando ocupa a posição de um incisivo, é chamado incisiviforme, e quando no lugar de um canino, caniniforme.

As maiores diferenciações morfológicas apresentam-se entre os molariformes, principalmente entre os molares propriamente ditos. Sua coroa é de estrutura mais ou menos complexa, segundo o papel fisiológico que lhes cabe, sempre com a finalidade de fragmentar o alimento em pequenas partículas.

O dente primitivo, original, encontradiço nos répteis, é simples, de forma cônico-alongada, uma só ponta, de raiz alongada e comprimida ou não na base. É o tipo

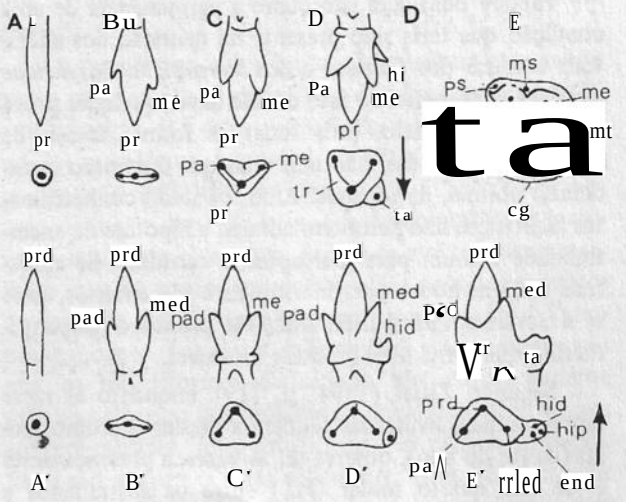


Fig. 64 – Esquemas ilustrativos da teoria da tuberculia, aplicada aos molares superiores (A – *E*), vistos de perfil (face externa) e da superfície de oclusão (mastigação), e aos molares inferiores (*A'* – *E'*), vistos de perfil (face interna) e da superfície de oclusão. A eA', tipo protodonte; *B eB'*, tipo triconodonte; *C* e *C'*, tipo tritubercular; *D*, tipo tritubercular, de forma quadrangular, por adjunção de um hipocone, formando "talon"; *D'*, tritubercular, com acréscimo de um hipocônido, formando talonido; *E'*, forma quadrangular-sextubercular; *E'*, forma tritubercular, com talonido mais desenvolvido (segundo Boule).
As flechas indicam o lado aboral (externo). Convenções: *hi* – hipocone; *hid* – hipocônido; me – metacone; *med* – metacônido; *pa* – paracone; *pad* – paracônido; pr – protocone; *prd* – protocônido; *ta* – talonido; *tr* – trigonido.

haplodonte ou protodonte. O dos mamíferos diferencia-se do dos répteis, principalmente por sua cobertura de esmalte, podendo sua estrutura primitiva ser original ou secundária (regressiva ou ressimplificada). Tal é o tipo de dente encontrado nos cetáceos odontocetos e nos Pinnipedia, cujos dentes são comumente haplodontes. (Figs. 62; *64-A, A'*; *65-A*).

Este dente primitivo teria sido o ponto de partida de todos os outros tipos de dentes de mamíferos conhecidos, inclusive dos molares.

O tipo de molar menos complicado que se conhece, depois deste tipo haplodonte, é o denominado *triconodonte*, de coroa um tanto alongada, tricuspidada, com uma cúspide média tida como a original, e duas cúspides adventícias à primeira; as três dispostas numa mesma linha longitudinal, sendo a raiz bífida. Tal tipo de dente é original nos Triconodonta, ordem de mamíferos primitivos, mesozoicos, tendo sido secundariamente adquirido por certos mamíferos recentes, como as focas. (Figs. 64-5, *B'*, 65-5 e *Q*.

O molar tricuspidado, cujas cúspides se dispõem em triângulo, com uma cúspide interna e duas externas, nos molares superiores, e vice-versa, nos inferiores, é o que se chama *tritubercular*, provido de três raízes (Figs. 64-C, C'; 65-*D* e *E* sup.). É um tipo raro, de transição, derivado, talvez, do tipo triconodonte, por rotação das cúspides anterior e posterior deste para o rebordo oral ou aboral dos dentes, conforme se tratem, respectivamente, dos molares superiores ou dos inferiores. É o arquétipo dos dentes mais complicados, arquétipo este encontrado entre os Pantotheria e Eupantotheria, grupos muito primitivos, da era Mesozoica, e presente, também, nos molares superiores de alguns mamíferos de hábitos carniceiros.

Quando no molar superior tritubercular a cúspide interna (protocone) toma a forma de *V*, por ser ponto de partida de duas cristas divergentes, dirigidas, cada qual, para as cúspides externas ou aborais, anterior e posterior, o dente recebe o adjetivo de *trigonodonte*. É um tipo de estrutura ainda primitivo, mas um pouco mais avançado que o tipo tritubercular puro. É presente nos ungulados primitivos (Condylarthra, Trigonostylopoidea, por exemplo), nos Carnivora-Creodonta e de outras subordens, nos Insectivora, Chiroptera, Primates (Fig. 64-*D*).

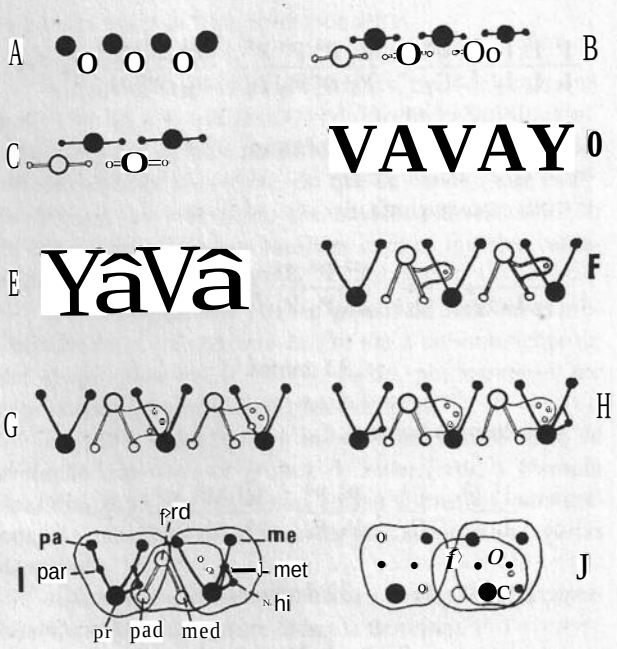


Fig. 65 – Diagrama da mecânica de formação de cúspides adicionais, nos molares dos mamíferos, segundo a teoria de Cope-Osborn. A, estágio cônico; *B, C*, estágios triconodontes; *D*, o primeiro estágio triangular; *E, F, G*, molar superior triangular, os inferiores com trigonido triangular e talonido de uma a três cúspides; *H, I*, molares superiores e inferiores com triângulo (trigono e trigonido, respectivamente) e acréscimo posterior ("talon" e talonido, respectivamente); *J*, tipo humano, molares superiores tetracuspidados, triângulo e "talon", e molares inferiores pentacuspidados, tendo a cúspide ântero-intema do trigonido (paracônido) desaparecido. Dentes superiores em preto, os inferiores em branco, com as respectivas relações de oclusão. (Segundo Osborn). Convenções: *met* – metacônulojpfl – paracônulo. As demais abreviaturas como na fig. 64.

Nos molares inferiores, o dente tritubercular primitivo evoluiu para o tipo *tubérculo-setorial* ctijas três cúspides são interligadas por cristas aguçadas e a coroa, e alongando-se adquire um esporão ou apófise posterior (talonido), provida de cúspide acessória (hipocônido). Tipo de dente muito comum em certos grupos de mamíferos primitivos (Figs. 64*/)*'; 65-*F).*

Em alguns grupos, duas cúspides adventícias (paracônulo e metacônulo) se intercalam nos molares superiores trigonodontes, entre a cúspide interna, principal (protocone), e cada uma das cúspides externas (paracone e metacone), disto resultando um dente pentacuspidado, isto é, provido de cinco cúspides, dito *quinquetubercular* ou *pentacuspidado*, comum a certos grupos de mamífe-
* ros do Paleoceno e Eoceno. Quando ao dente tubérculo-setorial inferior, se acrescem à cúspide adventícia posterior (hipocônido), no talonido, outras duas cúspides (entocônido e hipoconulido), este se transforma também num dente quinquetubercular.

Com o acréscimo de uma quarta cúspide interna, posterior ao molar tritubercular superior primitivo, resulta um dente *quadritubercular* ou *tetracuspidado*, provido geralmente de cíngulo posterior. Nos dentes bunodontes puros, as quatro cúspides cónicas mantêm-se isoladas, separadas entre si por chanfraduras, cada qual situada num dos ângulos do dente; nos molares lofodontes as duas cúspides externas ligam-se entre si por uma muralha longitudinal externa (ectolofo), e duas cristas transversais, mais ou menos perpendiculares àquela muralha, ligam entre si, respectivamente, a cúspide ântero-externa (paracone) com a ântero-interna (protocone) e a cúspide póstero-externa (hipocone) com a póstero-interna (entocone), com um vale transversal intermediário, que se comunica por uma chanfradura mediana com a face interna do dente que alguns autores qualificam de *zigodonte*, comum entre os herbívoros (anta, por exemplo) e entre alguns onívoros (Fig. *61-B).* O molar quadritubercular inferior resulta da atrofia da cúspide ântero-interna (paracônido) do dente quinquetubercular inferior, de modo que restam apenas quatro cúspides, as duas primeiras (protocônido e metacônido) pertencentes ao trigonido (metade anterior do dente), as duas posteriores (hipocônido e entocônido) ao talonido (metade posterior do dente), isoladas (dentes bunodontes) ou reunidas por cristas (dentes lofodontes).

O acréscimo de cúspides acessórias intermediárias, pode transformar, secundariamente, os dentes quadritu-berculares superiores em quinque- ou sextuberculares (Fig. *64-E).*

Um tipo particular de dente é o molar *multituber-cular*, resultante de uma proliferação incomum das cúspides, sem relação aparente com a forma tritubercular, originária das outras formas dentárias, supraconsideradas. No dente multituberculado, a coroa, tanto nos molares superiores como nos inferiores, além de deprimida, é provida de duas ou três séries longitudinais de cúspides coniformes, crescentiformes ou em forma de *V*, separadas por um ou dois sulcos intermediários, longitudinais. É a forma de molares, típica dos extintos mamíferos da subclasse Allotheria, do Mesozoico e do Terciário inferior, também encontradiça entre os atuais Monotremata.

Os mamíferos Edentata desenvolveram dentes de forma prismática ou cilíndrica. Entre eles, os megatérios se caracterizam pelos dentes de coroa secundariamente bilofodonte.

Os diversos acidentes topográficos da coroa dos dentes molariformes, particularmente dos molares verdadeiros, receberam nomes particulares.

Nos molares superiores, partindo do tipo tritubercular, a cúspide principal ântero-interna, é o *protocone*

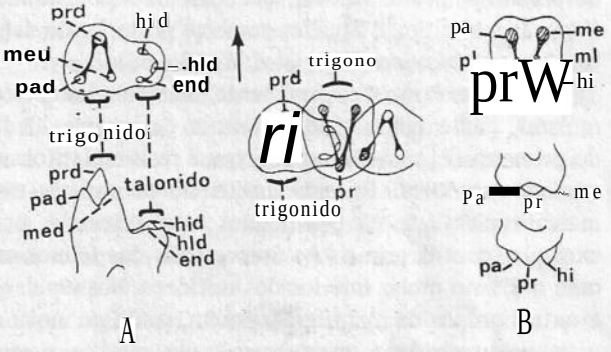


Fig. 66 – Chave do plano estrutural dos molares superiores e inferiores nos mamíferos de dentição tritubercular. Cada dente consiste de um triângulo (trigono, nos superiores; trigonido, nos inferiores), com predominância do protocone, nos molares superiores (internalmente) e do protocônido, nos inferiores (externalmente). A flecha indica o lado aboral (externo).

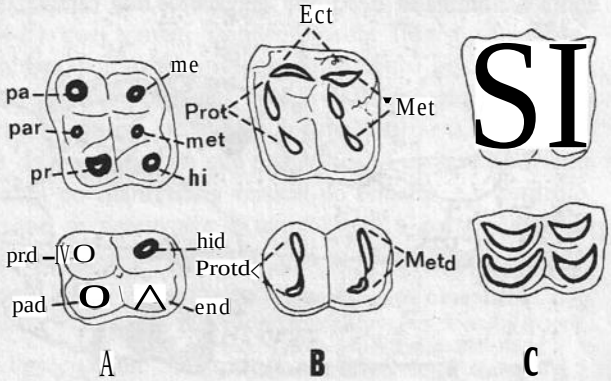


Fig. 67 – Esquemas de diversos tipos de molares superiores e inferiores de ungulados, *A,* tipo bunodonte (tuberculado ou mamelonado); *B,* tipo lofodonte (cristas transversais); *C,* tipo selenodonte (cúspides semilunares). *Ect,* ectolofo; *Prot.* e *Protd.,* protolofo e protolofido; Meí e *Metd,* metalofo e metalofido. As outras convenções como nas figuras anteriores (segundo Boule).

(*pr*) (cúspide *mesolingual* dos odontólogos), a ântero-externa é o *paracone* (*pa*) (*mesobuçal*), a póstero-externa é o *metacone (me) (distobucal*); das três componentes do dente tritubercular original, a intermediária anterior é o *protocônulo (pl*), a intermediária posterior é o *metacônulo (ml)*, todas situadas na parte anterior, original do dente, isto é, no *trígono*; a cúspide póstero-interna é o *hipocone (hí)*, situada no *talon* (Figs. *CA,A-E*, 65 e 66).

Nos molares inferiores, a cúspide ântero-externa chama-se *protocônido (prd)* (ou *mesolabial* dos odontólogos), a ântero-interna, paracônido *(pad)* (ou *mesolingual*), a póstero-interna intermediária, metacônido *(med)* (ou *distolingual*), todas situadas na parte anterior, original, do dente, dita *trigonido*; a póstero-externa é o *hipocônido (hid)* (ou *distolingual)* e a póstero-interna, o *entocônido* (*end*), às quais, às vezes, se junta uma cúspide acessória, póstero-mesial, denominada *hipoconulido (hip)*, as três últimas situadas na parte posterior do dente, chamada *talonido* (Figs. *64-A-E*, 65 e 66).

Os pré-molares são, geralmente, mais simples que os molares, aumentando gradativamente de complexidade do primeiro (P_1) ao último (P^4_4) que é mais molariforme que os anteriores. Excepcionalmente, os molares são mais simples que os pré-molares, como sucede, por exemplo, com o primeiro e único molar dos felinos ou com o último molar inferior dos canídeos. Nos ursídeos e outros grupos de mamíferos, porém, o último molar é mais desenvolvido e mais complicado que os precedentes.

Nos carnívoros Fissipedia, o último pré-molar superior (P^4) e o primeiro molar inferior (M_1) são extraordinariamente desenvolvidos sob a forma de dente cortante, providos frequentemente apenas de cúspides laminares elevadas. São os dentes ditos *carniceiros*. É o tipo de dente denominado *secodonte* (Figs. 68 e 69), característico dos pré-molares e molares anteriores dos Marsupialia, Insectivora, Chiroptera e Camivora, grupos cujos molares posteriores são de coroa alargada, provida de numerosas cúspides, mais ou menos pontiagudas, destinadas a triturar a quitina dos insetos, os ossos dos vertebrados, etc.. Nos grupos providos de pré-molares e molares secodontes, o côndilo mandibular é transverso, de modo que o movimento masticatório da mandíbula faz-se no sentido vertical.

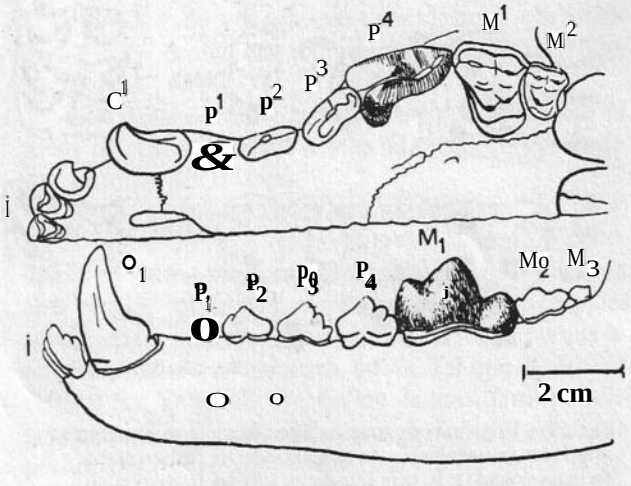


Fig. 68 – *Canis lupus*, lobo atual. Dentição superior, vista de baixo, e dentição inferior, vista do lado externo. Os *carniceiros* estão sombreados. Dentes secodontes (segundo Boule).

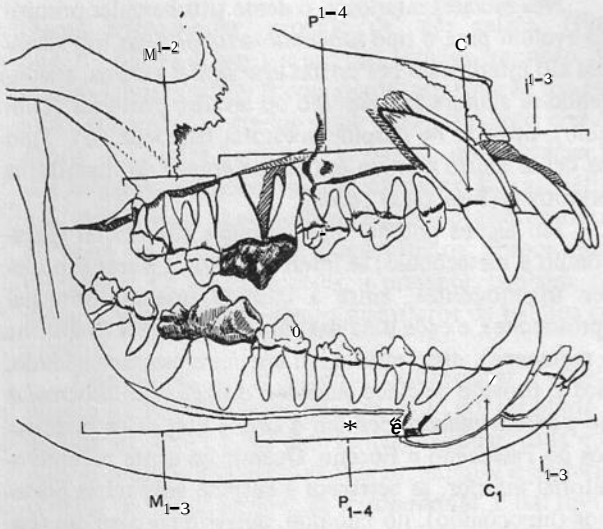


Fig. 69 – Dentes permanentes, no cão. Achuriados, os carniceiros (modificado de Bradley).

Nos mamíferos de alimentação variada, as coroas dos molares tendem a alargar-se e a tomar-se mais baixas; suas cúspides adquirem a forma de mamelão mais ou menos cónico, de ápice um tanto rombo. É o tipo de dente denominado *bunodonte* (Figs. 67-4 e *13-E)*. Os molares bunodontes mais simples são tetracuspidados (quadrituberculares), isto é, apresentam quatro cúspides; são de forma grosseiramente retangular, com uma cúspide em cada ângulo.

Nos herbívoros, há grande variação na estrutura da coroa dos molares, que aumentam em largura e em extensão ântero-posterior, com maior proliferação de cúspides, em geral. As cúspides do molar bunodonte, originalmente independentes entre si, nos herbívoros tendem, a se unir, duas a duas, transversalmente, por cristas retas ou um tanto arqueadas, denominadas *lofos*, ou se dispor em triângulo, com as cristas transversais em *V*. É o dente dito *lofodonte* (Figs. 67-2?; 74-2?; 75-4 e 2?), apropriado para partir os alimentos. Exemplos: anta, dinotérios, etc.

Nos herbívoros, cuja mandíbula se move durante a mastigação de fora para dentro ou vice-versa, as cúspides em Vintercalam-se, lateralmente, entre si, segundo o diâmetro ântero-posterior do dente, dispondo-se as cristas

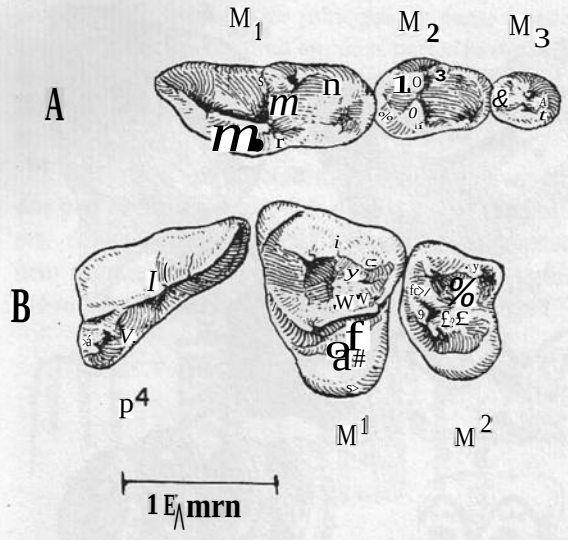


Fig. 70 – *Chrysocyon brachyurus* (guará). *A*, dentes superiores, esquerdos. *B*, dentes inferiores, esquerdos. P^4 (carniceiro superior), M^1 e M^2; M_2 (carniceiro inferior), M_2 e M_3 (segundo Kraglievich).

transversais respectivas um tanto obliquamente ao plano sagital do molar. Em certos grupos, tal *V* tende a tomar a forma semilunar, disto resultando os dentes ditos *selenodontes* (artiodáctilos, em geral) (Figs. 67-A; 73-A; 74-A).

Nos grupos em que a mandíbula se move no sentido ântero-posterior ou vice-versa, as cristãs ou lofos dispõem-se transversalmente ao eixo longitudinal do dente.

Dois tipos particulares de molares superiores são presentes nos Insectivora: *zalambdodonte* e *dilambdodonte*. No tipo zalambdodonte, o paracone e o metacone são muito aproximados entre si, ou mesmo fundidos um ao outro, sendo o mesostilo ausente, de modo que as cristãs transversais que os unem às cúspides estilares externas acessórias convergem, oralmente, em *V* simples. No tipo dilambdodonte, sendo o paracone e o metacone bem separados entre si, com mesostilo presente, a cada qual das duas citadas cúspides correspondem duas cristãs em *V*, que se reúnem num conjunto em forma de *W*, com o mesostilo situado no ângulo meso-externo.

Formações estruturais adicionais tendem a complicar a coroa dos molares, disto resultando aumento na complexidade da estrutura dentária, seja pela formação de cúspides acessórias, intercaladas ou não entre as cúspides originais, seja pelo dobramento das cristãs, primitivamente retilíneas, ou pela formação de intumescências basais (*cingulos*), simples ou providas de pequenas cúspides (cúspides estires, *estilos*), ou ainda, mais comumente nos últimos molares, pelo acréscimo de um esporão posterior (*talon*, nos molares superiores; *talonido*, nos inferiores), provido de cúspides acessórias.

Frequentemente, cúspides mamelonares e cristãs combinam-se num mesmo dente de forma variável, disto resultando molares dos tipos *buno-lofodonte*, *buno-selenodonte* e *seleno-lofodonte*. Da proliferação e fusão íntima de cúspides em cristãs ou lâminas transversais mais ou menos numerosas (como nos molares dos elefantes) resulta o tipo de dente chamado *elasmodonte*, que pode apresentar-se seja em molares braquiodontes, seja em molares hipsodontes (Fig. 76).

Os molares lofodontes podem ser providos de duas, três, quatro ou mais cristãs transversais, isto é, podem ser bi-, tri-, tetra-, ou polilofodontes (Fig. *61-B*). A cristã ou lofo anterior dos molares bilofodontes, estendida entre o protocone e o paracone, incluindo o protocônulo, é denominada *protolofo*, a posterior, ligando o metacone ao hipocone, é o *metalofo*. A muralha externa, que liga o paracone e o metacone entre si, é o *ectolofo*. Nos molares inferiores, bilofodontes, a cristã anterior que une o protocônido ao metacônido, denomina-se *metalófido*, a posterior, elemento de ligação entre o hipocônido e o entocônido, chama-se *hipolófilo*.

As intumescências ou saliências coronais, basais, existentes nos dentes de alguns grupos, denominam-se *cingulos* (Fig. *64-E*).

As pequenas cúspides periféricas, formadas sobre o cíngulo, são conhecidas sob o nome de *estilos* (Fig. 64-T) que tomam frequentemente (Marsupialia-Didelphidae, por exemplo) desenvolvimento equivalente ao das cúspides principais. Nos molares superiores, o estilo ântero-externo, situado no ângulo ântero-externo, à frente do paracone, de que é geralmente separado por uma dobra ou chanfradura vertical do esmalte, é o *parastilo*; o que se desenvolve externalmente à parte mesial do ectolofo é o *mesostilo*; o que se vê no ângulo póstero-

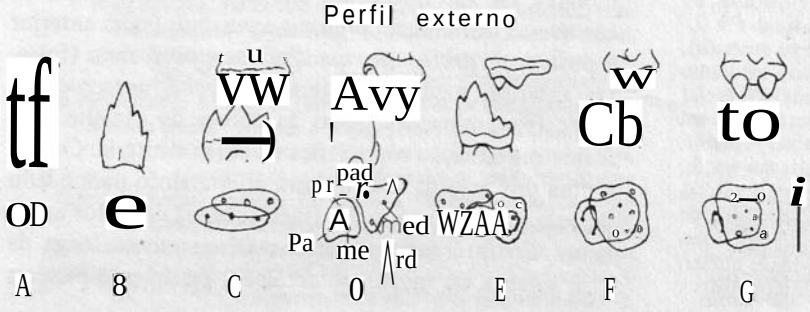


Fig. 71 – Relações entre os molares superiores e inferiores, em diversos grupos de mamíferos e répteis mamaliformes. *A*, *Delphinus*, um cetáceo (alternação); *B*, *Dromatherium* (Reptilia Synapsida), Triássico; C, *Triconodon* (Triconodonta), Jurássico superior; A, *Spalacotherium* (Symmetrodonta), Jurássico superior (embaixo), e *Peralestes* (Symmetrodonta), Jurássico superior (em cima); £, *Viverravus* (Carnívora Miacoidea), Eoceno; *F*, *Mioclaenus* (Condylarthra), Paleoceno médio; *G*, *Hyopsodus* (idem), Eoceno (segundo Osborn).

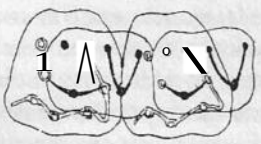


Fig. 72 – Diagrama dos molares tetracuspidados (quadrituberculares), superiores e inferiores, em oclusão normal (os superiores em linha dupla; os inferiores em preto) (segundo Osborn).

externo do dente, imediatamente posterior ao metacone, de que é separado por uma dobra vertical do esmalte, é o *metastilo*; outro estilo, situado na face posterior do dente, entre o metastilo e o hipocone, denomina-se *hipostilo*.

Nos molares inferiores, os estilos são: o *parastilido*, de forma rudimentar, substituto do paracônido, o *metastilido*, posterior ao metacônido, o *entostilido*, posterior ao entocônido, todos na face oral dos dentes, e o *protostilido* ou estilo mesial-externo, desenvolvido entre o protocônido e o hipocônido.

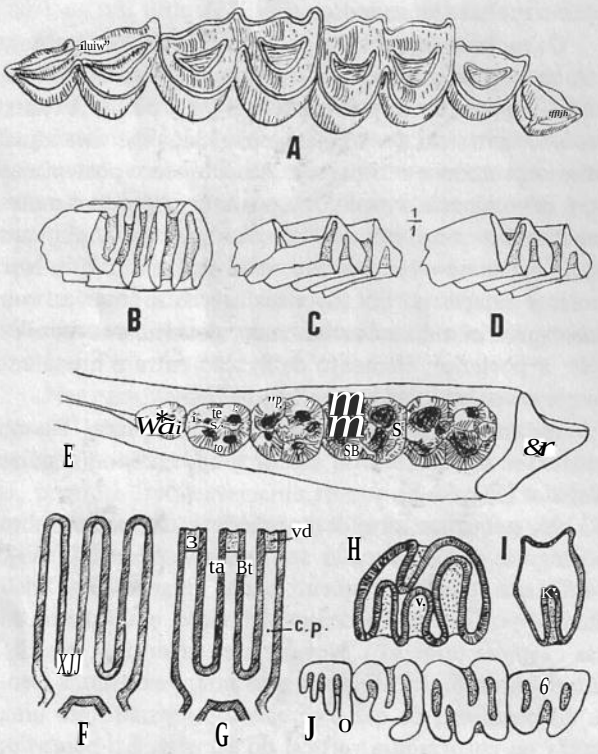


Fig. 73 – Molares de mamíferos. *A*, série molar superior, direita, de *Palaeolama weddeli* (um pouco reduzida). *B, C* e *D, Hydrochoerus holmesi*, capivara do Pleistoceno da Flórida, M_3, visto da coroa (fi) e M, , idem, incompleto (C) e restaurado (D). *E*, pré-molares e molares inferiores, esquerdos, de *Mylohyus* sp., vistos de cima, em tamanho natural. *F* e *G*, esquemas de um molar de roedor *(Hystrix africae australis)*, em corte longitudinal (*F*, estado jovem, com superfície triturante cuspidada; *G*, estado adulto, com a mesma abrasada). *H*, molar superior, direito, abrasado (esmalte em tracejado; dentina em branco; cimento em pontilhado). *I*, segundo molar superior, de leite, de *Lepus cuniculus*, lebre, (esmalte em traços; dentina em branco; cimento em pontilhado), em corte artificial. *J*, molariformes superiores, direitos, abrasados, de *Cuniculus paca* (esmalte e marfim em branco, não diferenciados, na figura; cimento em pontilhado). *c. p.*, cavidade pulpar; *vd*, vasodentina; *t*, tubo intermediário.

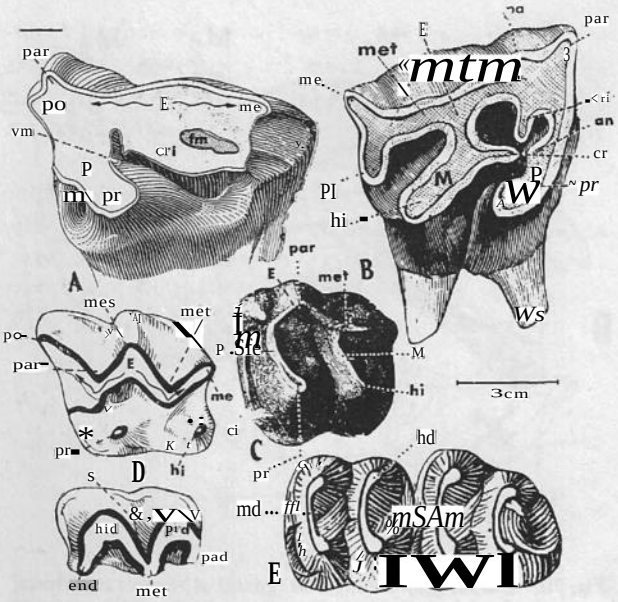


Fig. 74 – Dentes molares superiores e inferiores de mamíferos ungulados extintos e recentes. Face de oclusão. *A* – *Synastrapotherium amazonense* Paula Couto. M^3 esquerdo. Oligoceno inferior (?) do Acre, Brasil. *B* – *Rhinoceros* sp. Molar superior direito. *C* – *Lophiodon parisiensis*. M^2 esquerdo. Eoceno médio da Europa. *D* – *Brontotherium gigas*. Molares superior e inferior esquerdos (tipo selenodonte). Oligoceno dos Estados Unidos. *E* – *Listriodon splendens*. M_{2-3} lofodontes. Mioceno de Sansan, França. *an* – antecroché; *ci* – cíngulo; *cr* – croché; *cri* – cristã; *E* – ectolofo; *end* – entocônido; *fm* – fossa mediana; *hd* – hipolófido; *hi* – hipocone; *hip* – hipocônido; Af – metalofo; *md* – metalofiá6; *me* – metastilo; *mes* – mesostilo; *met* – metacone, nos molares superiores, metacônido, nos molares inferiores; *P* – protolofo; *pa* – paracone em *A*, parastilo em *B* e *C*; *pad* – paracônido; *par* – parastilo em *A*, paracone em *B, C* e *D*; *Pl* – pós-lofo; *pr* – protocone; *prd* – protocônido; *s* – sulco labial ou externo; *vm* – vale mediano. (*B* – modificado de Zittel; C, idem, de Boule & Piveteau; *D* – modificado de Osborn; *E* – modificado de Boule & Piveteau).

Nos molares superiores dos Marsupialia, há, freqüentemente, proliferação dos estilos externos, que tomam excepcional desenvolvimento, e recebem designações especiais, variáveis segundo os autores (A, B, C, D, E – conforme Simpson) (Fig. 77).

Outros detalhes estruturais secundários ha coroa dos molares, são vales, fossetas, dobras do esmalte e apêndices que se denominam *presinus* e *possinus* (vales anterior e posterior), *prefosseta, medifosseta* e *posfosseta* (fossetas anterior, média e posterior), *croché, antecroché* e *cristã* (denominações dadas às dobras do esmalte conforme sua situação topográfica na coroa dentária. *Croché é* uma projeção da face interna do metalofo para o lado do vale principal do molar (medifosseta) de certos ungulados. *Cristã é* uma projeção mais ou menos longa da face interna ou mesial do ectolofo, geralmente paralela

ao protolofo, para o vale principal do dente (medifosseta), por ela assim dividido em duas partes (anterior e posterior). *Antecroché* é uma projeção ou saliência da face interna do protolofo para o lado da medifosseta, em oposição ao croché (Fig. 74-*C* e *D*).

Quanto à nomenclatura dos acidentes coronários dos pré-molares, embora semelhante à aplicada aos molares, desta difere em certas denominações particulares, nem sempre usadas pelos autores (Fig. 78). Assim, nos pré-molares superiores, foi provado por Scott (1892), que a cúspide original, filogeneticamente falando, é a ântero-externa (correspondente à ântero-interna, original, ou protocone dos molares superiores). Recebeu esta a mesma denominação que se dá à cúspide principal dos molares superiores, isto é, *protocone*. A cúspide aparecida em seguida, isto é, a ântero-interna, excrescência interna do protocone, recebeu o nome de *deuterocone*\ a póstero-externa, excrescência posterior do protocone, aparecida nesta ordem, foi denominada *tritocone;* enfim, a póstero-interna, a última cúspide a se formar nos pré-

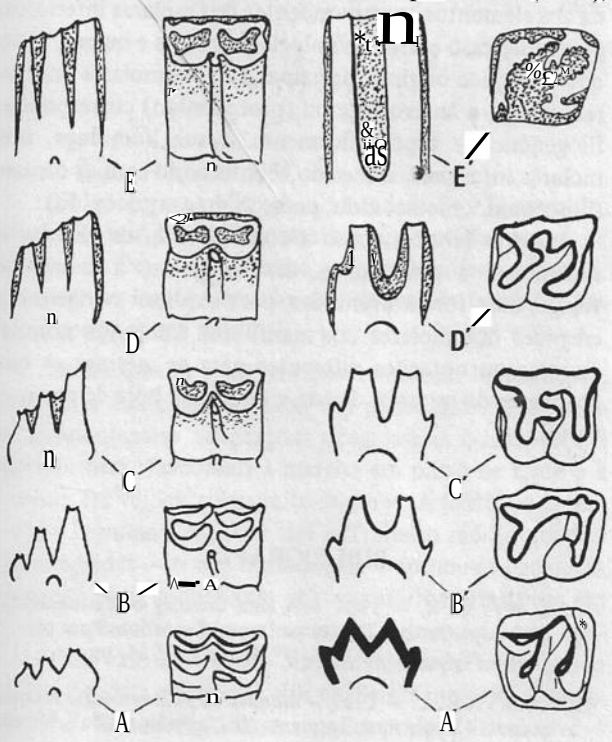


Fig. 75 — A *aE*, série de molares superiores de Ruminantes, escalonados nos sucessivos tempos terciários e quaternários. Nesta série, a partir da base, o dente toma-se progressivamente maior, em altura; o cimento aparece pouco a pouco e termina por encher os vales que separam as colinas primitivas. *A, Xiphodon gracilis*, do Eoceno superior; *B, Tragocerus amalteus*, do Plioceno inferior; *C, Palaeoryx boodon*, idem; *D, Leptcbos elatus*, do Plioceno superior; *E, Bison priscus*, do Pleistoceno. Os dentes estão representados como vistos de sua coroa, do lado interno, e segundo um corte que seria praticado através do primeiro lóbulo e da coluneta. *A' aE*\ esquemas de molares superiores de Rhinocerotoidea, escalonados no tempo, para mostrar os diversos estados evolutivos, desde os dentes braquiodontes e triturantes, mais antigos, até os dentes hipselodontes, triturantes, mais modernos. *A', Hyrachius*, do Eoceno; *B*\ *Aceratherium*, do Oligoceno; *C*\ *Rhinoceros*, do Mioceno ou Plioceno; *D*\ *Coelodonta*, do Pleistoceno\ *E*\ *Elasmotherium*, do Pleistoceno. As colinas (lofos) elevam-se pouco a pouco e os lóbulos laterais tendem a tomar contornos arredondados e, por fim, a desaparecer. Os vales enchem-se, por último, de cimento, realizando o dente, por último, uma forma herbívora perfeita. Os dentes estão representados como vistos de sua coroa e segundo um corte longitudinal, perpendicular aos lóbulos. Tanto numa série (*A — E*), como na outras' — *E'*), a dentina está em branco, o esmalte em negro, o cimento em pontilhado (segundo Boule).

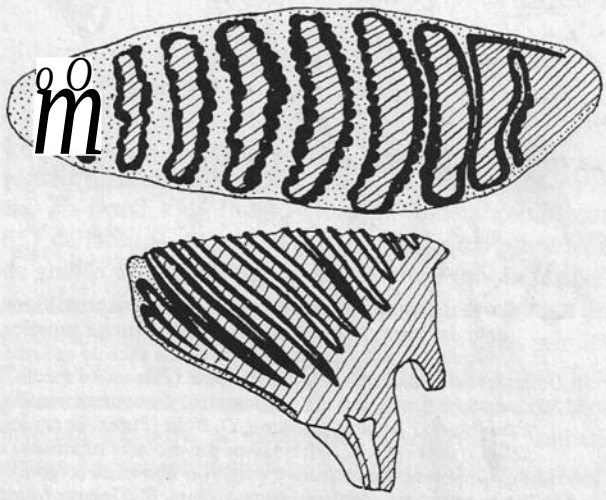


Fig. 76 — Face dè oclusão e corte longitudinal de um dente de proboscídeo elefantídeo, tipo elasmodonte (de Osborn).

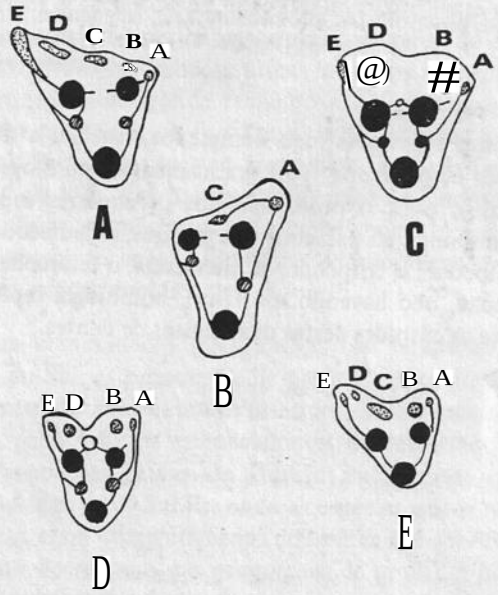


Fig. 77 — Molares superiores de marsupiais Didelphidae. *A, Pediomys* Marsh, do Cretáceo superior, com cinco cúspides estilares, primitivas (A e E). *B*, último molar superior do mesmo. *C, Ectoconodon* Osborn, do Cretáceo superior. *D, Alphadon* Simpson, idem. *E, Didelphis*, Linnaeus, recente. Muito aumentados (segundo Simpson).

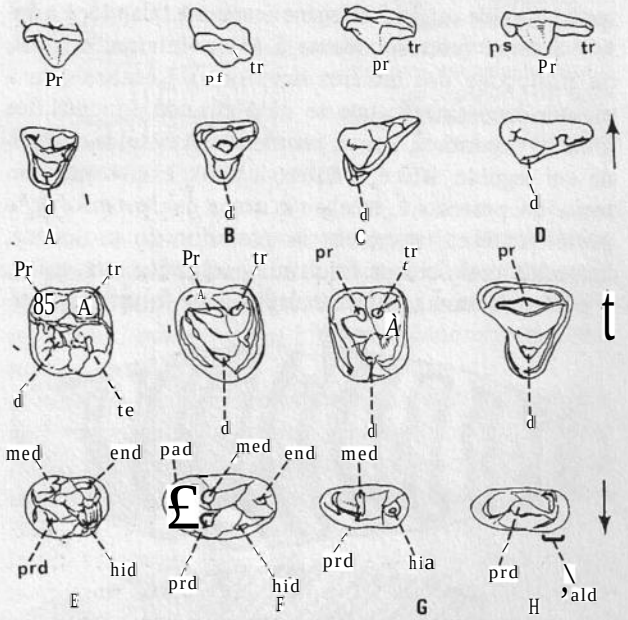


Fig. 78 – Estrutura da coroa dos pré-molares, nos mamíferos, segundo Scott, 1892. *A* a *D*, quarto pré-molar superior, esquerdo, visto do lado externo e da face de oclusão. *A*, *Deltatherium fundaminis*, um creodonte (Paleoceno médio)? *B*, *Sinopa whitiae*, creodonte do Eoceno; *C*, *Cynodictisgracilis*, canídeo do Eoceno-Oligoceno; *D*, *Felis (Puma) concolor*, felídeo moderno. *E* a *H*, quartos pré-molares superiores e inferiores, esquerdos, desenhados a partir do tipo mais complexo (*E*) para o mais primitivo (*H*), em estrutura. *E*, *Tayassu tajacu* (pecari de Colar), moderno; *F*, *Perchoerus lentus*, precursor miocênico de *Tayassu*; *G*, *Perchoerus probus*, do Oligoceno; *H*, *Pantolestes brachystomus*, insectívoro do Eoceno. *d*, deuterocone; *end*, entocônido; *hid*, hipocônido; *med*, metacônido; *pad*, paracônido; *pr*, protocone; *ps*, protostilo; *prd*, protocônido; *tald*, talonido; *te*, tetracone; *tr*, tritocone (segundo Gregory). As flechas indicam o lado aboral (externo).

molares superiores mais complexos, recebeu a denominação de *tetarcone*. Topograficamente (não filogeneticamente), pois, o protocone dos pré-molares superiores corresponde ao paracone dos molares; o deuterocone, ao protocone; o tritocone, ao metacone; o tetarcone, ao hipocone, não havendo, portanto, homologia topográfica entre as cúspides destas duas classes de dentes.

Assim, para dois grupos de cúspides, semelhantemente localizadas, temos dois grupos de nomes, um aplicável aos molares superiores, o outro, aos pré-molares superiores, como salientou Gregory (1934), em virtude do fato de se terem identificado a cúspide ântero-interna dos molares e a cúspide ântero-extema dos pré-molares como correspondentes à cúspide única, primitiva, da coroa haplodonte, original dos molariformes, em geral.

No que concerne aos pré-molares inferiores, a nomenclatura dos acidentes coronários é a mesma aplicada aos elementos correspondentes dos molares inferiores, pois neste caso existe homologia entre uns e outros, visto que a cúspide original, principal, nos pré-molares inferiores, isto é, a ântero-externa (protocônido) corresponde, filogenética e topograficamente, à sua homóloga, nos molares inferiores, o mesmo acontecendo com as demais (hipocônido, metacônido, paracônido e entocônido).

Outras teorias, como a concrescente, de Gaudry e seguidores, a plexodonte, de Ameghino, a teoria de Winge, etc., foram aventadas, para explicar a origem das cúspides dos molares dos mamíferos, adotando nomenclaturas ou notações diferentes para as mesmas. A que acabamos de resumir, devida a Osborn, é hoje de uso universal.

BIBLIOGRAFIA

GREGORY, W. K. – 1934 – A Half Century of Trituberculy, The Cope-Osborn Theory of Dental Evolution. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. LXXIII, N° 4, April, 1934, pp. 169-317, ilust.

KRAGLIEVICH, L. – 1937 – *Manual de Paleontologia Rioplatense*, 143 pp., ilust. Imprenta "El Siglo Ilustrado", Montevideo.

OSBORN, H. F. – 1907 – *Evolution of Mammalian molar teeth.* IX + 250 pp., ilust. The MacMillan Co., New York, Biological Studies and Addresses, vol. I.

SCOTT, W. B. – 1892 – The Evolution of the Premolar Teeth in Mammals. *Proc. Acad. Nat. Sei.*, pp. 405-444, ilust..

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité dePalèontologie.* Partie I – Paléozoologie, t. IV, Vertebrata (Mammalia) XI + 806 pp., ilust. O. Doin, Paris, & R. Oldenbourg, Munich-Leipizig, editores.

Capítulo III

Os Terápsidas e a Ancestralidade dos Mamíferos

Os répteis mamaliformes da ordem dos Therapsida, descendentes dos pelicossáurios, apareceram entre os tempos do Permiano inferior e os do Permiano superior, tornando-se logo os vertebrados de grande tamanho dominantes na fauna mundial.

Os terápsidas mais antigos retinham, logicamente, a maioria das características dos pelicossáurios, embora já apresentassem adaptações progressivas dos membros locomotores, favoráveis à marcha em passo de trote e à corrida em velocidades muito maiores. A partir do começo do Permiano superior até o Triássico médio um filo de terápsidas — o dos Cynodontia — tornou-se progressivamente mais semelhante aos mamíferos primitivos em todos os detalhes de seu esqueleto e de seu sistema dentário. Os cinodogtes são dificilmente separáveis, sob o ponto de vista estrutural, dos primeiros mamíferos indiscutíveis. Estes terápsidas avançados podem — inclusive — ter atingido certo grau de endotermia, assim como outras características típicas dos mamíferos, como sejam tegumento piloso e orelhas externas (Colbert, 1966). Bakker (1975) afirma, mesmo, que a transição bioenergética entre os pelicossáurios e os terápsidas deve ter sido rápida e precoce. Todos os pelicossáurios esfenacodontes apresentavam — segundo ele, osso plenamente ectotérmico: todos os terápsidas primitivos — de que se conhece grande variedade — tinham osso plenamente endotérmico, sem anéis de crescimento, mas com vasos sangüíneos intimamente aglomerados e canais de Havers.

O mundo do Permiano superior ainda apresentava severo gradiente latitudinal de temperatura. Alguma glaciação continuava presente na Tasmânia, enquanto a parte meridional da Terra da Gondwana ainda retinha uma flora de *Glossopteris*, adaptada a clima frio. Como os terápsidas mais antigos fossem endotérmicos, eles puderam invadir a África do Sul, a América do Sul e outras partes austrais, então sob baixa temperatura. Grande diversidade de famílias terápsidas primitivas caracteriza as regiões do distrito do Cabo, na África do Sul, da Rodésia, do Brasil e da Índia — regiões estas que atingiram 65° de latitude sul, no Permiano. Terápsidas primitivos, de grande tamanho, eram, então, comuns em tais regiões; muitas de suas espécies atingiram peso adulto grande demais para hibernação verdadeira. Tais terápsidas primitivos devem ter tido adaptações fisiológicas que lhes permitissem encontrar meios de alimentar-se nos frios invernos da terra da Gondwana. Conhecemos também alguns grupos ectotérmicos do Permiano inferior que sobreviveram até o Permiano superior, entre eles os pelicossáurios herbívoros do grupo dos caseídeos, de grande tamanho, e os anápsidas cotilossáurios captorrinídeos, granívoros, de cabeça grande. Como seria de se esperar, as grandes espécies destas duas famílias reptilianas ectotérmicas estavam confinadas em áreas próximas do equador do Permiano. Pelicossáurios caseídeos e anápsidas captorrinídeos de grande tamanho não fizeram companhia aos terápsidas na fria Terra da Gondwana. Havia, pois, no Permiano superior, como hoje, zonação faunística de grandes vertebrados, com terápsidas endotérmicos e alguns ectotérmicos de grande tamanho nos Trópicos, enquanto apenas terápsidas endotérmicos viviam nas frias regiões meridionais.

Nas comunidades mais antigas de terápsidas, na África do Sul, as proporções de predador para presa variam entre 9% e 16%, muito inferiores às das comunidades de pelicossáurios esfenacodontes do Permiano inferior. Proporções baixas são também encontradas entre os terápsidas da U.S.S.R., onde as espécies que serviam de presas eram completamente diferentes das da África. O súbito decréscimo nas proporções de predador-presa, de pelicossáurios esfenacodontes para os terápsidas primitivos, coincide exatamente com a súbita modificação operada na histologia óssea, de ectotérmica para endotérmica, assinalada por Ricqlès, e também com a súbita invasão da zona temperada fria do sul por rica fauna de

terápsidas. A conclusão inevitável é a de que mesmo os terápsidas primitivos eram endotérmicos, com alta produção de calor.

Parece certo, além disso, segundo Bakker, que nos frios invernos da Terra da Gondwana os terápsidas necessitariam de cobertura isolante. O pêlo é comumente considerado como um desenvolvimento tardio, que teria aparecido primeiramente nos terápsidas avançados, mas deve ter sido presente nos endotérmicos sul-africanos do Permiano superior. Qual a origem do pêlo? Possivelmente os ancestrais dos terápsidas tivessem pêlos, sensíveis ao toque, dispersos pelo corpo, como adaptações para rapinagem noturna; a seleção natural poderia então ter favorecido aumento de densidade na distribuição do pêlo, à medida que a produção de calor animal aumentava e os animais se transferissem para climas frios.

As proporções entre predador e presa, relativamente aos terápsidas, embora bem mais baixas que as dos ectotérmicos, eram ainda aproximadamente três vezes mais altas que as dos mamíferos avançados de hoje. Tais proporções indicam que os terápsidas atingiram endotermia com produção de calor moderadamente alta, bem superior que a dos répteis típicos, mas ainda inferior à da maioria dos mamíferos modernos. As proporções entre predador e presa das comunidades do começo do Cenozoico parecem ter sido inferiores às dos terápsidas, de modo que podemos concluir que ocorreu aumento ulterior no metabolismo entre os terápsidas avançados do Triássico e os mamíferos cenozoicos. Os terápsidas podem ter operado a uma temperatura corporal menor que a da maioria dos mamíferos vivos, poupando assim energia com um fundo termostático mais baixo. Esta sugestão de Bakker é reforçada pela baixa temperatura corporal dos mamíferos vivos de estrutura mais primitiva, os monotremos e os "tenrecs" insectívoros de Madagascar, que mantêm temperatura de aproximadamente 30° centígrados, em vez de 36° a 39° graus da maioria dos mamíferos modernos.

Segundo Colbert (1966), os terápsidas teriodontes, que deviam aproximar-se muito dos mamíferos por sua anatomia e fisiologia, atingiram o clímax de seu desenvolvimento nos tempos finais do Triássico inferior. *Cynognathus é* um dos muitos gêneros de teriodontes então representados na África do Sul e na América do Sul. Suas espécies eram de tamanho médio a grande, um tanto semelhantes a lobos, em seu aspecto externo, de dentição heterodonte, caninos possantes, os dentes pós-caninos diferenciados e especializados para o corte do alimento, e membros locomotores propícios a um deslocamento mais eficiente e provavelmente a uma velocidade condizente com seu hábito predador, agressivo. Outros cinodontes, os Diademodontidae, sul-africanos e sul-americanos, tinham dentes pós-caninos largos, apropriados para esmagar e triturar o alimento, correspondentes a uma dieta especializada, não apenas carnívora. Os bauriamorfos e os ictidossáurios, constituintes de filos evolutivos paralelos ao dos cinodontes, eram também muito evoluídos, sendo os ictidossáurios (*Diarthrognathus*, que alguns autores classificam como mamífero, *Karoomys* e outros) ainda mais mamaliformes que os cinodontes, enquanto os bauriamorfos, muito sugestivos dos mamíferos pela perda da barra pós-orbital, ainda tinham os outros ossos da mandíbula, além do dentário, bem menos reduzidos que nos cinodontes. Os bauriamorfos não são conhecidos aquém do Triássico inferior.

Os cinodontes Traversodontidae, do Triássico africano e sul-americano, apresentam também interesse particular, no que concerne à evolução dos cinodontes para os mamíferos. Também os cinodontes Chiniquodontidae, do Triássico médio da América do Sul, com *Probainognathus* e outros gêneros muito evoluídos, parecem constituir outra linha filética que poderia ter conduzido aos mamíferos. O mesmo podemos dizer de *Therioherpeton*, cinodonte canívoro de família própria e pequeno tamanho, do Triássico médio do Brasil, que é um dos mais mamaliformes de todos os répteis mamaliformes conhecidos.

Assim, pois, terápsidas potencialmente aptos a dar origem a mamíferos estavam presentes no Triássico da África do Sul, América do Sul e alhures, fato que nos permite supor que teriodontes muito avançados podem ter dado origem polifilética a mamíferos em diversas partes do mundo.

O QUE É UM MAMÍFERO?

Em termos neontológicos, os mamíferos podem ser definidos como tetrápodos dotados de mamas, que alimentam seus rebentos com leite materno, cuidam deles enquanto não aptos á fazerem a vida por si próprios e os "educam" para a vida. Além disso, são homotérmicos, com sistema circulatório em que o sangue venoso não se mistura com o sangue oxigenado, seu tegumento é piloso, sua substituição dentária é difiodonte e sua reprodução é, na grande maioria, vivípara (apenas os monotremos são ovíparos, como os répteis, a que muito se assemelham também por sua estrutura esqueletal, principalmente no crânio e cintura escapular, embora devam ser considerados como mamíferos sob a maioria dos outros pontos de vista). Crânio com dois côndilos ocipitais. Três ossículos no ouvido médio. Mandíbula constituída apenas pelo dentário.

Parece, porém, que em algumas linhagens filéticas, pelo menos, o aparecimento das glândulas mamárias precedeu a viviparidade (caso dos monotremos, por exemplo, entre as formas vivas), de modo que apenas um ou

o outro destes caracteres, não ambos, concomitantemente, poderia ser considerado na definição do limite réptil-mamífero.

Quem pode, porém, garantir que os répteis Synapsida-Therapsida mais evoluídos, ainda preservadores das condições estruturais típicas, básicas, dos répteis, em seu esqueleto, já não fossem dotados de tegumento piloso, já não fossem homotérmicos e já não alimentassem seus filhotes com leite materno, sugado através de mamas, como faz o ovíparo monotremo? Como negar peremptoriamente a hipótese de que os mamíferos mais primitivos, derivados dos répteis Therapsida-Cynodontia, ainda não preservassem grande parte das características anátomo-fisiológicas destes, como oviparidade, substituição dentária alternada e as demais, já consideradas?

Assim, pois, os termos da definição neontológica de mamífero, embora sejam plenamente válidos sob o ponto de vista zoológico, são impraticáveis para o paleontólogo, visto não serem, em sua grande maioria, observáveis nos fósseis, a não ser excepcionalmente, em relação a alguns deles, pelo menos. Além disto, as formas portadoras dos estágios evolutivos, estruturais, de transição, não podem ser examinadas, por estarem extintas.

Tais dificuldades levaram os paleontólogos de vertebrados a um acordo no estabelecimento de uma definição arbitrária para cada uma das classes em consideração, mais consentânea com o material disponível, baseada no modo de articulação crânio-mandibular e feições osteológicas associadas, assim como no modo de substituição dentária.

Até recentemente, as seguintes diagnoses eram geralmente aceitas:

REPTILIA *

A. Articular-quadrado, participantes da suspensão mandibular.
B. Dentário-esquamosal, não articulados entre si.
C. Um osso (estribo) apenas no ouvido médio.
D. Mandíbula complexa (formada por diversos ossos).
E. Substituição dentária primitivamente alternada.

MAMMALIA

A' — Articular-quadrado, não envolvidos na suspensão de mandíbula.
B' — Dentário-esquamosal, articulados entre si.
C' — Três ossinhos no ouvido médio (martelo — articular; bigorna = quadrado; estribo)
D' — Mandíbula formada por um só osso (dentário).
E' — Substituição dentária feita por grupos de dentes, difiodonte.

Os caracteres constantes de tais diagnoses são presentes concomitantemente nos répteis e mamíferos recentes, respectivameníe, assim como em muitas formas fósseis de ambas as classes em consideração. Mas, como as modificações ali previstas não se operaram provavelmente de modo concomitante, isto é, de uma só vez, em bloco, do réptil para o mamífero, tendo algumas delas, muito provavelmente, precedido outras, os critérios de julgamento entre réptil e mamífero são um tanto arbitrários, variando de autor para autor, mesmo dentro dos termos puramente paleontológicos. Haja vista a descoberta de formas de transição, em que ambos os tipos de suspensão mandibular, articular-quadrado (A) e dentário-esquamosal (B'), são presentes simultaneamente num mesmo indivíduo, combinando característica reptiliana (A) com característica mamífera (B'). A presença de três ossículos no ouvido médio do mamífero (martelo, bigorna e estribo) (C^5), em vez de apenas um (estribo), como nos répteis (C), só pode ter acontecido depois da mudança na condição *A* para A^9 e concomitantemente ou em seguida à modificação considerada em *B* para *B* visto que os dois ossinhos extras do ouvido médio do mamífero, além do estribo reptiliano, resultaram de mudança de função (de suspensão mandibular para audição) e de posicionamento primário do articular (martelo) e do quadrado (bigorna) do réptil para o mamífero. A modificação considerada em *D* para *D* isto é, simplificação extrema da composição óssea complexa da mandíbula do réptil (dentário, esplenial, pós-esplenial, angular, supra-angular, pré-articular, coronóide e articular) para o mamífero (mandíbula formada apenas pelo dentário, muito expandido), pode ter-se completado concomitantemente com a mudança considerada em *C* para *C'* ou mais ou menos posteriormente à mesma, pois dependeu dela, como a última considerada (C para C^9) dependeu da *B* para *B'*.

Crompton (1958) e outros adotam o ponto de vista de que um tetrápodo que apresente as condições previstas em *A* e, portanto, em *C e D* deve ser considerado como réptil, mesmo que possa ser tido como mamífero pelo critério *B*, modificado para *B*

Simpson (1959) apóia Crompton (1958), na opinião de que o critério *B*, modificado para *B* é presentemente o mais prático para definir um mamífero, pelo simples fato de que apresente maiores possibilidades de observação nos fósseis disponíveis, quase sempre ou sempre fragmentários. É lógico que, enquanto articular e quadrado participaram da suspensão mandibular, mesmo que concomitantemente com os dentário-esquamosal, o ouvido médio era ainda tipicamente reptiliano, isto é, formado apenas pelo estribo, não por três ossículos, como nos mamíferos mais típicos.

Partindo de tal premissa, poderíamos, pois, considerar como mamíferos os seguintes grupos que, a despeito

de pertenceram a níveis taxonômicos muito diversos, apresentam em comum a característica considerada em *B* isolada (na maioria) ou combinada com *A*:

1 – *Diarthrognathus*, do Triássico Jurássico da África do Sul.

2 – *Probainognathus*, do Triássico médio da América do Sul.

3 – *Docodon*, do Jurássico superior da América do Norte.

4 – Multituberculata (Allotheria), do Jurássico superior da Europa e América do Norte e Cretáceo inferior da Europa).

5 – Triconodonta, do Triássico superior e Jurássico da Eurásia, África e América do Norte e Cretáceo inferior da América do Norte).

6 – Monotremata (Prototheria), do Mioceno médio (?) e Pleistoceno – Recente da Austrália.

7 – Theria (Pantotheria, Metatheria e Eutheria).

Diarthrognathus funda-se em restos fósseis procedentes dos "Cave Sandstones" da África do Sul, arenito este cuja idade geológica oscila entre o Triássico e o Jurássico. Crompton (1958, 1963), classifica-o como um mamífero primitivo, por considerar que articulação entre o crânio e a mandíbula envolve diretamente, embora de forma rudimentar, o esquamosal e o dentário (condição típica dos mamíferos), além do quadrado e articular (como nos répteis). Kermack (1967, 1971), prefere admitir a hipótese de ter havido engano de Crompton na identificação dos elementos envolvidos em tal articulação, o que o teria levado a confundir o quadrado com o articular e este com o pré-articular. Sob todos os demais aspectos, *Diarthrognathus é* intimamente afim com os répteis do grupo dos cinodontes, de cujo filo Kermack prefere considerá-lo como membro terminal, que ainda não cruzara o limite entre o réptil e o mamífero. Romer (1966) pensa do mesmo modo, classificando este gênero entre os Synapsida Therapsida da ordem Ictidosauria que inclui formas terminais de tal subclasse reptiliana. Um caso semelhante, de dupla articulação entre os elementos do esplancnocrânio, é apresentado por *Probainognathus*, do Triássico médio da Argentina, descrito sumariamente por Romer (1969) como um réptil Synapsida-Therapsida-Cynodontia (Chiniquodontidae). Neste gênero, além da articulação reptiliana típica (quadrado-articular), há uma articulação incipiente entre o esquamosal e o dentário, característica dos mamíferos, o que parece indicar que o gênero em questão tenha sido também um elemento terminal do filo reptiliano sinápsida, na linha reta da evolução para o mamífero, muito embora também neste caso pareça a alguns autores ter havido engano de Romer na identificação de tais elementos-chave. Tanto Romer como Crompton são autoridades de alto gabarito na especialidade, de modo a nos inspirar plena confiança em suas identificações. Isto nos faz admitir como muito possível que répteis sinápsidas-terápsidas-cinodontes tenham dado origem independente, concomitantemente ou escalonadamente, no tempo, a diversos grupos de mamíferos primitivos, em diversos continentes.

Docodon, com *Peraiocynodon*, classifica-se numa família própria (Docodontidae), subordinada a uma ordem particular (Docodonta), tida por Simpson e Kermack como pertencente à classe Mammalia, embora talvez devesse ficar, por coerência, na companhia de *Diarthrognathus* e *Probainognathus*, como grupo sistemático de posição ainda incerta entre os Therapsida e os Mammalia.

Os caracteres evolutivos dos Docodonta, aparentemente um tanto mais avançados, influíram, porém, em sua classificação entre os Mammalia. Simpson (1971) admite, mesmo, a possibilidade de que eles tenham derivado de triconodontes primitivos, semelhantes aos eozostrodontes. Por isto eles são aqui também classificados como mamíferos.

A recente descoberta de um esqueleto quase completo de um dos mais mamaliformes, senão o mais mamaliforme, de todos os Synapsida-Therapsida conhecidos, *Therioherpeton* Bonaparte & Barberena, 1975, de pequeno tamanho, no Triássico médio do Brasil meridional, aliada à presença de forma quase tão avançada evolutivamente, no Triássico médio da Argentina (*Probainognathus*), tornam muito plausível a hipótese de que répteis de mais de uma família de tal grupo possam ter dado origem a mamíferos estruturalmente primitivos na América do Sul, independentemente dos que apareceram em outros continentes. *Therioherpeton*, cinodonte carnívoro de família própria (Therioherpetonidae Bonaparte & Barberena, 1975, emend.), apresenta nível de organização propício a evolução para os Mammalia, talvez mesmo o mais adequado entre os cinodontes conhecidos, para ancestral de mamíferos, embora não caracterizado por articulação dentário-esquamosal. Sua substituição dentária era alternada.

Considerando a presença de tais répteis tão avançados no Triássico sul-americano e a grande riqueza da família Didelphidae, em gêneros e espécies, na pequena batia paleocênica de Itaboraí, Brasil, talvez simples amostra de uma representação ainda mais rica do grupo na América do Sul, então, aventamos a hipótese de que os marsupiais possam ter-se originado neste continente, a partir de tais répteis e através de formas mamíferas de transição, estruturalmente mais primitivas, semelhantes aos Pantotheria. Daqui poderiam ter-se irradiado, nos tempos do Cretáceo, para a América do Norte, por um lado, e para a Austrália, via Antártica, por outro, aceita também a teoria da deriva continental (Paula Couto, 1974). Caso confirmada, esta hipótese viria colocar sob

novo ângulo a questão da origem dos Metatheria, em suas relações com os mamíferos da subclasse Theria, talvez como subclasse paralela à mesma.

Temos ainda a considerar, no rol das características diagnósticas de réptil e mamífero, as constantes dos itens ***E e E'***.

Tendo em vista as controvertidas opiniões a respeito de qual ou quais os critérios diferenciais a adotar, para distinguir um mamífero de um réptil, com base nos que constam dos itens $A - A'$ a $D - D^*$, supra-arrolados, procurou-se estabelecer outro critério que pudesse reunir a unanimidade de opiniões dos especialistas neste sentido, pelo qual fosse possível separarem-se claramente, por um lado, os ictidossáurios, tritilodontes e outros terápsidas cinodontes e seus descendentes que não tivessem atingido o nível de organização dos mamíferos indiscutíveis e, por outro lado, os grupos mamíferos tradicionais.

A diferença no modo de substituição dentária (*E* e *E**) foi proposta como critério muito significativo neste sentido. Nos répteis, o modo primitivo de substituição dentária é alternado e polifiodonte; nos terápsidas cinodontes, em geral, a substituição dentária é múltipla, ocorrendo às vezes desvios do padrão alternado primitivo. Nos mamíferos, a substituição dentária é feita por grupos de dentes, em bloco, e apenas uma só vez (difiodontia). Segundo Hopson (1971), esta característica estaria ligada ao fato de que o infante mamífero depende dos cuidados e nutrição matemos, enquanto que o padrão de substituição dentária múltipla dos cinodontes teria correlação com a independência do jovem, a partir de sua saída do ovo.

Por este critério, os Docodonta, Multituberculata, Triconodonta (incluindo *Eozostrodon* = *Morganucodon* que Kermack, 1967, classifica muito duvidosamente entre os Docodonta, considerando aberta a questão de qual grupo terápsida teria sido seu ancestral, mas que Parrington, 1971, 1974, concluiu ser um triconodonte), Monotremata e os Theria, em geral, tratados nos capítulos seguintes deste livro, são considerados como constituintes da Classe Mammalia.

Kermack (1967) e seus associados, corroborados por Crompton, Hopson e outros, adotam o conceito de origem difilética, a partir de tronco terápsida-cinodonte, para os grupos considerados no último parágrafo. Consideram, assim, ter havido uma dicotomia básica para os mamíferos, correspondentes a apenas duas subclasses: "Mamíferos não Theria" (que poderiam muito bem ser agrupados como *Prototheria*, caso adotado tal critério) e "Mamíferos Theria" (Pantotheria, Metatheria, Eutheria e Symmetrodonta). Nos "não Theria" ou Prototheria sendo lato, a parede lateral da caixa craniana é formada pela lâmina anterior do pétreo; nos Theria, a mesma, parece, é constituída pelo alisfenóide e pelo esquamosal, em conjunto. Relativamente a *Amphilestes* e seus próximos afins, aqui considerados, de acordo com Simpson (1945) como constituindo uma subfamília dos Triconodonta, Kermack oscila em sua classificação em um ou outro destes grupos. Segundo ele, os Theria teriam derivado dos répteis Cynodontia através dos Eupantotheria (vide capítulo V) e os "não Theria" teriam descendido dos mesmos por irradiação adaptativa, partida de um ponto comum, entre os cinodontes, embora a hipótese de que eles possam ser também considerados como constituintes de linhas filéticas pelo menos parcialmente independentes, de mamíferos estruturalmente primitivos, sem continuidade evolutiva para grupos mais elevados em organização, nos pareça também plausível.

Neste ponto, definimo-nos mais por Simpson (1971), adotando o ponto de vista de origem polifilética para os mamíferos e, portanto, seu esquema sistemático respectivo, com pequenas modificações:

Classe Mammalia
- Subclasse Prototheria
  - Ordem Monotremata
- Subclasse Allotheria
  - Ordem Multituberculata (inclusive Haramiyidae ?)
- Subclasse Eotheria
  - Ordem Triconodonta (Sinoconodontidae, Eozostrodontidae, Trigonodontidae, inclusive Amphilestinae)
  - Ordem Docodonta (Docodontidae apenas)
- Subclasse Theria
  - Infraclasse Pantotheria
    - Ordem Symmetrodonta (Spalacotheriidae e Amphidontidae)
    - Ordem Eupantotheria (Amphitheriidae, Paurodontidae, Dryolestidae e Aegialodontidae)
  - Infraclasse Metatheria
    - Ordem Marsupialia (muitos subgrupos)
  - Infraclasse Eutheria
    - Ordens e subgrupos vários.

A aceitação de origem polifilética para os Mammalia, a partir dos Reptilia-Synapsida-Therapsida, introduz outro ponto de discussão no assunto em causa: o nome da classe. Entre os diversos filos, qual deveria conservar o nome de Mammalia? Como denominar os outros filos, uma vez resolvido o caso considerado primeiramente? Segundo Simpson, cada taxon teve possivelmente apenas uma espécie por ancestral, mas, na prática, a aplicação de tal princípio na definição de classes é completamente inadequada, de modo que sempre que todo um grupo (taxon) se originou, embora polifileticamente, de categoria taxonômica inferior (por ex.: Classe Mammalia derivada dos répteis da Ordem Therapsida), o primeiro deles

deve ser considerado, para fins de taxonomia evolutiva, como se fosse constituído de uma só unidade taxonômica coletiva (no caso, Classe Mammalia), com as diversas linhas filéticas respectivas consideradas como subclasses da mesma.

Portanto, embora os Mammalia sejam, muito provavelmente, um grupo polifilético, cujas diversas linhas, talvez nove ou, no mínimo, quatro, segundo Simpson, cruzaram independentemente a fronteira entre os répteis e os mamíferos, como derivadas independentemente dos Reptilia-Synapsida-Therapsida-Cynodontia, nos tempos do Triássico superior, elas devem ser consideradas em conjunto, como constituintes de um só grupo taxonômico maior (Classe Mammalia). Seus caracteres estruturais, de tipo mamífero, podem ter sido adquiridos independentemente, a partir da Ordem Therapsida que, no Triássico superior, já apresentava múltiplas tendências de evolução na direção estrutural típica dos Mammalia.

A Classe Mammalia, assim considerada, constitui, pois, um gradiente, não um cládio, na acepção de Huxley (1958), segundo Simpson (1959). O alcance do gradiente mamífero deu-se por etapas progressivas, talvez difiléticas ou mais provavelmente polifiléticas, através de processo longo e gradual, o que dificulta ou, mesmo, torna impossível o estabelecimento de um limite claro, preciso, entre os Reptilia Therapsida e os Mammalia. Daí a razão de ser a definição paleontológica de mamífero um tanto arbitrária, como viemos de mostrar.

É claro que a última palavra a tal respeito ainda não foi dita. A taxonomia e a sistemática dos mamíferos, pelo menos no que se refere aos "não Theria", ainda sofrerão modificações ante novas descobertas paleontológicas. O arranjo aqui adotado reflete os conhecimentos paleontológicos atuais sobre o assunto.

BIBLIOGRAFIA

BONAPARTE, J. F. & M. C. BARBERENA – 1975 – A possible mammalian ancestor from the middle Triassic of Brazil. *J. Paleont., 49* (5): 931-936, 5 figs. texto.

CLEMENS, W. A. – 1971 – Mammalian evolution in the Cretaceous. *In* "Early Mammals", edit. por D. M. & K. A. Kermack, Supllement 1, Zool. *J. Linnean Soc.*, London, *50:* 165-180, 3 figs.

CLEMENS, W. A. – 1971 – A review of English Early Cretaceous Mammals. ***Ibid.***: 117-130, 1 fig. texto, 5 est.

CROMPTON, A. W. – 1958 – The cranial morphology of a new genus and species of ictidosaurian. *Proc. zool. Soc. London, 130*: 183 (citado por Kermack & Kielan Jaworowski).

CROMPTON, A. W. – 1971 – The origin of the tribosphenic molar. *In* "Early Mammals", edit. por D. M. & K. A. Kermack, Supplement 1, Zool. *J. Linnean Soc.*, London, *50:* 65-87, 8 figs. texto.

FOX, R. C. – 1971 – Marsupial mammals from the early Campanian Milk River Formation, Alberta, Canada. *Ibid.*; 145 – 163, 7 tab., 6 est..

HOPSON, J. A. – 1971 – Postcanine replacement in the gomphodont *Diademodon. Ibid.*: 1-21, 6 figs. texto.

HUXLEY, J. S. – 1958 – Evolutionary processes and taxonomy with reference to grades. *Uppsala Univ. Arsskr., 1958:* 21-39.

KERMACK, K. A. – 1967 – The interrelations of early mammals. *J. Linn. Soc. (Zool.) London, 47* (311): 241-249, 1 fig. texto.

KERMACK, K. A. – 1971 – Therian and non-therian mammals. *In* "Early Mammals", edit. por D. M. & K. A. Kermack, Supplement 1, Zool. *J. Linnean Soc.*, London *50:* 103-115, 3 figs. texto, 2 est.

KERMACK, K. A. & F. MUSSETT – 1959 – The first mammals. *Discovery*, 216.

KREBS, B. – 1971 – Evolution of the mandible and lower dentition in dryolestids (Pantotheria, Mammalia). *Ibid.*:89-102, 9 figs. texto, 2 est..

MILLS, J. R. E. – 1971 – The dentition of *Morganucodon. Ibid.*: 29-63, 5 figs. texto, 5 est..

PAULA COUTO, C. de – 1974 – Marsupial dispersion and continental drift. *An. Acad. brasil. Ci., 46* (1): 103-126, 9 figs. texto.

ROMER, A. S. – 1969 – The Chanares (Argentina) Triassic fauna. VI. A Chiniquodontid Cynodont with and incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora, 344:* 1-18, 1 fig. texto.

ROMER, A. S. – 1966 – *Vertebrate Paleontology*, 3d. edition, X + 468 pp. Univ. Chicago Press.

SIMPSON, G. G. – 1959 – Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. *Evolution, 13* (3): 405-414.

SIMPSON, G. G. – 1971 – Concluding remarks: Mesozoic Mammals revisited. *In* "Early Mammals", edit. por D. M. & K. A. kermack, supplement 1, Zool. *J. Linnean Soc.*, London, *50:* 181-198.

Capítulo IV

Os Paratheria

Consideramos neste capítulo os mamíferos estruturalmente primitivos, ainda representados na fauna moderna (Prototheria) e extintos (Allotheria e Eotheria, na acepção de Simpson, 1971). São as subclasses que Kermack (1967) e Kermack & Kielan-Jaworowska (1971) agrupam simplesmente como "não Theria" e consideram como derivados difileticamente com os Theria, mas independentemente destes, de tronco reptiliano Synapsida-Therapsida-Cynodontia comum.

Tanto Kermack como Jaworowska preferem designar provisoriamente tais mamíferos como "não Theria", para só pensarem em dar ao grupo maior, comum, um nome mais apropriado, quando dispuserem de melhores conhecimentos sobre os mesmos e sobre suas possíveis inter-relações. Estes autores acham que o termo usado por Huxley-Coill para os monotremos – Prototheria – seria bem apropriado para tal fim, mas evitam usá-lo nesta nova acepção, mais ampla, porque isto daria aos Monotremata, segundo pensam, lugar central na subclasse respectiva, quando, na verdade, esta ordem é mais afastada, tanto em estrutura quanto no tempo, das outras três (Docodonta, Triconodonta e Multituberculata) do que cada uma destas o é, em relação com as outras duas. Simpson (1971) opina que, se a dicotomia básica, proposta por Kermack & Jaworowska, fosse adotada, ele não faria objeção em aplicar o nome Prototheria ao grupo maior, a ser criado em vez de designá-lo simplesmente como "não Theria". Para isto, teríamos simplesmente que rebaixar os Prototheria (na acepção estrita, usada por Gill), Allotheria e Eotheria, abaixo considerados, de categoria de subclasses para a de infraclasses de uma subclasse única (Prototheria, senso lato), paralela à dos Theria. É claro que, neste caso, teríamos que propor um novo nome, para designar a infraclasse correspondente aos Monotremata (ou Prototheria senso estrito).

Para evitar tais alterações taxonômicas, estamos agrupando os Prototheria (Monotremata), Allotheria e Eotheria sob o título geral de Paratheria, sem o propósito formal de pretender propor este nome para uma subclasse nova, sob cuja égide se agrupariam os Prototheria, Allotheria e Eotheria, como infraclasses da mesma. Paratheria é, pois, aqui, apenas um título de capítulo em que se trata das subclasses Prototheria, Allotheria e Eotheria sob um título conciso, que exprime muito bem seu caráter de grupos paralelos ao dos Theria. Aliás, não poderia ser de outra forma, visto que a idéia polifilética de Simpson, relativamente aos mamíferos nos parece bem mais consentânea com a realidade, do que a simples dicotomia proposta por Kermack (1967) e reeditada por Kermack & Kielan-Jaworowska (1971).

Subclasse PROTOTHERIA Gill, 1872

A esta subclasse pertencem os mamíferos mais singulares da fauna moderna, participantes de uma ordem única, a dos Monotremata, em que se classificam os équidnas e os ornitorrincos. A paleontologia deste grupo restringe-se ao Pleistoceno da Austrália e da Tasmânia, nada se sabendo, ao certo, a respeito de sua origem e de sua evolução. Suas características estruturais primitivas, ainda conservadoras de algo da estrutura reptiliana avançada, nos conduzem à lógica conclusão de que estes mamíferos derivaram diretamente de répteis do grupo dos Therapsida, no Triássico, ou dos Docodonta (Kermack & Mussett, 1958).

Os mamíferos pertencentes a esta ordem, certamente os mais primitivos, em organização, entre as formas vivas atuais da classe respectiva, são desdentados ou apresentam apenas molares rudimentares, nos jovens *Omithorhynchus*, logo substituídos por placas córneas, prolongando-se seu rostro num bico córneo, como o das aves.

Sua coluna vertebral é constituída por 7 vértebras cervicais, 19 (*Tachyglossus*) ou 21 (*Zaglossus*) dorso-lombares, 2 ou 3 sacras e 12 (*Tachyglossus*) ou 20-21 (*Omithorhynchus*) caudais. Os centros vertebrais são an-

fiplatianos, desprovidos de epífises; no áxis, a apófise odontóide, derivada do centro do atlas reptiliano, é ainda separada do corpo do osso, como nos répteis, ou assim permanece durante grande parte da vida do animal.

No crânio, os ossos são delgados e suas suturas se anquilosam cedo. A maxila e a pré-maxila alongam-se em rostro afilado, cilíndrico (*Tachyglossus, Zaglossus*) ou em bico achatado, como o dos palmípedes (patos, etc.) (*Omithorhynchus* = bico de ave). Os frontais são muito reduzidos, adquirindo os nasais, pelo contrário, tamanho considerável. O lacrimal e o jugal são ausentes, mas o último apresenta-se, às vezes, sob forma rudimentar. O ectopterigóide (estrutura primitiva, não conservada nos demais mamíferos) é presente. No condrocrânio, a parede posterior, original (ossificação da *pila antótica*), outro caráter primitivo, também ausente nos outros mamíferos, persiste. A bula auditiva não é formada, expandindo-se o timpânico apenas na forma de anel completo, suporte da membrana timpânica.

A cintura escapular (Fig. 79-A) e o esterno caracterizam-se por sua estrutura particular, assemelhando-se a primeira, por sua estrutura primitiva, à dos répteis: além dos elementos normais da cintura escapular dos mamíferos, existem uma interclavícula e um coracóide em forma de placa ventral, unida, por sutura, com a grande escápula (omoplata), ainda sem fossa pré-escapular, e participando com a mesma na formação da cavidade glenóide, articular, para o úmero. Um pré-coracóide (epicoracóide), bem desenvolvido, ajusta-se ao bordo anterior do coracóide, dirigindo-se obliquamente para a frente e para cima e articulando-se, por seu bordo interno, com o osso homólogo da outra metade da cintura escapular. A interclavícula serve de elemento proximal de ligação entre a clavícula e o coracóide. O acrômio não é soldado à crista da escápula, praticamente nula neste grupo, mas a seu equivalente, o bordo anterior do osso em questão, de que se projeta como forte apófise, como em certos répteis (Therapsida), a cujo úmero o dos monotremos também se assemelha. Na série proximal do carpo, apenas dois ossinhos são presentes: o escafo-lunar e o cuneiforme. As patas anteriores, bem como as posteriores, são pentadáctilas.

O sacro compõe-se de duas ou três vértebras. Os três ossos da cintura pélvica (Fig. 79-B), justapostos na cavidade glenóide (acetábulo), permanecem, por muito tempo, interligados por cartilagem, inclusive na sínfise. Um grande osso epipúbico, subtriangular-alongado, une-se ao bordo superior do púbis, como nos marsupiais, embora apenas nos équidnas uma bolsa marsupial seja presente. No tarso, o astrágalo e o calcâneo caracterizam-se pela multiplicidade de saliências e depressões que apresentam. Os membros locomotores são adaptados ao fossador.

A despeito de seu aspecto incomum, os monotremos são, indubitavelmente, bem caracterizados como mamíferos, embora de tipo estrutural primitivo e não obstante sua reprodução ovípara. Três são os gêneros atuais, distribuídos por duas famílias: *Tachyglossus* Illiger, 1811, da Nova Guiné, Tasmânia, Papuásia e Austrália (*T. aculeatus*) e *Zaglossus* Gill, 1877, da Nova Guiné (*Z. hruijnii*), ambos da família Tachyglossidae Gill, 1872, e *Ornithorhynchus* Blumenbaêh, 1830, da Austrália (*O. anatinus*), único representante da família Omithorhynchidae Burnet, 1830.

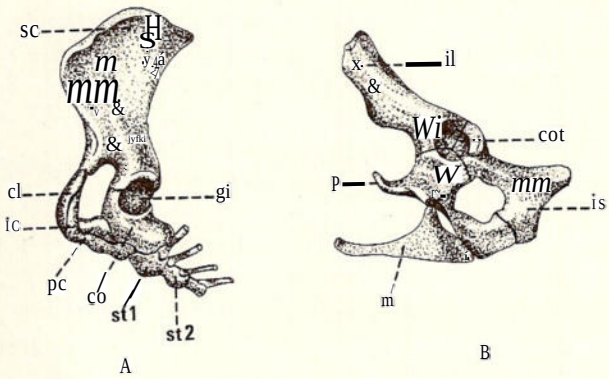


Fig. 79 – Cinturas escapular (*A*) e pélvica (*B*) de Monotremo. *cl*, clavícula; co, coracóide; cor., cavidade cotilóide; *gl*, cavidade glenóide; *ic*, interclavícula; *il*, ílio; *is*, ísquio; *m*, osso marsupial (epipubis); p, púbis; pc, procoracóide; *sc*, escápula (omoplata); *st*, peças do esterno (segundo Lessertisseur & Sigogneau).

Obdorudon Woodburne & Tedford, 1975. Este gênero, o primeiro monotremo encontrado no Terciário da Austrália, é baseado na espécie *O. insignis* Woodburne & Tedford, conhecida por dois molares superiores direitos, um – o tipo – ligeiramente desgastado, mas completo, o outro gasto e fragmentado. Os molares superiores, de coroa alta, são relativamente mais curtos e menos complexos que os de *Omithorhynchus*, com vale transverso mais estreito anteriormente e menos marginal labialmente. O molar superior tipo é de contorno alongado e sub-retangular; sua coroa é bilofodonte, com o vale transversal, intermediário, amplo e profundo; amplo cíngulo anterior e um cíngulo posterior mais estreito são presentes, sendo ambos mais largos no lado labial e portadores de pequenas cúspides accessórias, pelo menos o posterior. O lofo anterior compõe-se de alta cúspide lingual e duas menores, labiais; de cada qual destas duas últimas parte uma crista transversa, contínua, de cume côncavo, transversalmente, que a liga à cúspide principal, lingual, formando o conjunto um lofo transversal, composto de duas cristas paralelas. O lofo posterior é mais simples que o anterior e composto por uma cúspide lingual e outra, labial, unidas entre si por crista transversal simples. Seis raízes são presentes, três de cada lado da base da coroa.

Tais dentes foram coletados em estratos da Formação Etadunna, que contém elementos da fauna Ngapakaldi (Stirton, Tedford & Woodburne, 1968), inclusive restos de marsupiais diprotodontídeos (*Ngapakaldia*) e falangerídeos primitivos (Pseudocheirinae), na região do lago Ngapakaldi, Austrália meridional. A fauna Ngapakaldi é uma das faunas de vertebrados mais antigas do interior da Austrália, possivelmente do Mioceno médio.

Os dentes de *Ornithorhynchus* são, como se sabe, de vida curta, mas suficientemente semelhantes aos de *Obdorudon*, para sugerir fortemente a existência de estreita afinidade entre os gêneros em apreço. A fórmula dentária completa do gênero vivo é, segundo Green (1937), 0/5 I, 1/1 C, 2/2 P, 3/3 M, talvez também válida para *Obdorudon*.

Restos de espécies de monotremos de tamanho, em geral, muito avantajado, em comparação com as espécies atuais, de que não diferem, porém, estruturalmente, foram coletados em depósitos possivelmente pleistocênicos de cavernas da Austrália e da Tasmânia. A espécie *Tachyglossus oweni* Kraft, 1868, baseia-se numa cabeça articular de úmero, procedente de Queensland, Nova Gales do Sul. Um úmero esquerdo, coletado nas cavernas de Wellington, foi descrito por Owen (1884), sob o nome de *Echidna ramsayi*, tido hoje como sinónimo de *T. oweni*, a que foram também atribuídas por Broom, em 1895, ossadas de um grande équidna, achadas nas cercanias das cavernas de Wombeyan. Um úmero direito da espécie recente, *T. aculeatus*, e parte do esqueleto duma espécie extinta de grande tamanho, *T. harrisoni*, da ilha de Bei, na Tasmânia, foram descritos por Glauert, em 1890. Uma pequena espécie de *Ornithorhynchus* (*O. agilis* De Vis, 1885) foi fundada sobre uma mandíbula e uma tíbia, procedentes do Pleistoceno de Darling Downs, Austrália.

Subclasse ALLOTHERIA Marsh, 1880

Os Allotheria constituem uma subclasse, de que participa apenas uma ordem, a dos Multituberculata, assim definida por Simpson: Incisivos superiores primitivamente em número de três, o primeiro muito reduzido, às vezes faltante, o segundo bem desenvolvido. Um incisivo inferior, volumoso. Caninos ausentes. Molares providos de cinco cúspides ou mais, frequentemente dispostas em duas séries paralelas, longitudinais, na mandíbula, e em duas a três séries, na maxila. Ossos nasais alongados para trás. Arcada zigomática partindo do nível do molar anterior ou mediano e muito desenvolvida. Região pós-glenóide muito curta ou praticamente ausente. Mandíbula forte, com apófise coronóide baixa e pouco desenvolvida e sem região angular, propriamente dita, mas provida de forte crista pterigóide. Tamanho diminuto. Jurássico superior ao Eoceno inferior.

A descoberta dos molares inferiores de *Eozostrodon*, triconodonte do Triássico superior, providos de uma série de pequenas cúspides ao longo de sua face externa, dá alguma força à hipótese de que os Triconodonta possam ter sido ancestrais dos Multituberculata.

Ordem MULTITUBERCULATA Cope, 1884

Família Plagiaulacidae Gill, 1872. 5/4-3 P, 2/2 M, estes com duas séries de cúspides, cada qual, no máximo quatro cúspides em cada série. Jurássico superior da Europa e América do Norte, Cretáceo inferior da Europa.

Plagiaulax Falconer, 1857. Numerosas espécies, entre as quais *P. becklesi* Falconer, são conhecidas no Jurássico superior da Europa. Baseiam-se em mandíbulas e dentes inferiores (1.0.3-4.2). Os dois últimos pré-molares inferiores são cortantes, de coroa caracteristicamente crenulada, relativamente muito desenvolvidos, a eles seguindo-se dois pequenos molares, o anterior com coroa larga, de superfície triturante côncava e limitada por bordo elevado, provido, anteriormente, de duas cúspides e, posteriormente, de três; no último molar, os bordos são mais baixos e mais finamente denticulados. O côndilo mandibular, dirigido para trás, não é separado do resto da mandíbula por um colo (Fig. 80).

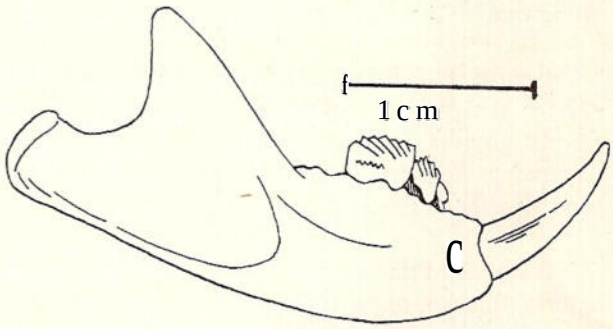


Fig. 80 – *Plagiaulax becklesii* Falconer. Jurássico superior (Purbequianense) da Inglaterra. Mandíbula e dentes inferiores, vistos por sua face externa (segundo Simpson).

Belodon Owen, 1871. Ao contrário do anterior, *Belodon* é conhecido apenas por ossos maxilares superiores, com dentes (2.0.3.4), do Jurássico superior da Inglaterra. O incisivo superior, anterior, forte, dirige-se verticalmente para baixo; o segundo, bem menor, é de tipo triconodonte. Os pré-molares, monorradiculados, são de contorno suboval e tituberculados. Os molares apresentam duas séries paralelas de cúspides cónicas (três, na série externa; quatro, na interna), separadas por um vale longitudinal. É possível que os restos em apreço per-

tençam, de fato, a *Plagiaulax*, pelo menos em parte, podendo também alguns deles corresponder a *Ctenacodon*. *Belodon* (*B. crassidens* Owen) é, pois, um gênero de validade duvidosa.

Ctenacodon Marsh, 1879. Embora da mesma idade geológica de *Plagiaulax* (Jurássico superior), este gênero é, morfologicamente, o mais primitivo da família. É conhecido por mandíbulas e dentes inferiores, assim como por dentes superiores, originalmente referidos a outro gênero (*Allodon* Marsh, seu sinónimo). Côndilo mandibular como em *Plagiaulax*. P^{1-2} trituberculados; P^{3-4} com três ou quatro cúspides, em série longitudinal, no bordo externo. Molares superiores com apenas duas cúspides grandes, nas mesmas condições. P^ com cristã longitudinal cortante, denticulada. M^ com duas séries longitudinais de três cúspides cada. Diversas espécies no Jurássico superior dos Estados Unidos (C. *serratus* Marsh, etc.) e uma no Jurássico superior da Inglaterra.

Psalodon Simpson, 1926, é um gênero que tem por tipo a espécie *P. potens* (Marsh), originalmente atribuída a *Ctenacodon*, de que muito se aproxima. Jurássico superior de Wyoming, Estados Unidos.

Loxaulax Simpson, 1928. Conhecido por um molar inferior, cujos dentículos, colocados em filas duplas, longitudinais, de três ou quatro dentículos cada, tem aspecto um tanto selenodonte, transversal (*L. valdensis* [Smith Woodward]). Cretáceo inferior (Wealden) da Inglaterra.

Família Ptilodontidae Gregory & Simpson, 1926. 4/2-1 P. M superiores com três, M inferiores com duas séries de cúspides. Cretáceo superior ao Eoceno inferior, na América do Norte; Cretáceo superior da Ásia; Paleoceno superior da Europa.

Subfamília Ptilodontinae Jepsen, 1940. Incisivos inferiores delgados, os superiores com uma só ponta. Último molar inferior baixo, alongado, com onze carenas, pelo menos. Os molares têm cúspides em crescente (selenodontes) e complexo sistema de cristãs e sulcos basilares.

Cimolomys Marsh, 1889, do Cretáceo superior (Laramie) de Wyoming, Estados Unidos, é o gênero mais antigo (C. *nitidus* Marsh) (Fig. 8 A, B, C).

A maior diversificação do grupo processou-se, porém, no Paleoceno. Duas formas são conhecidas no Paleoceno inferior dos Estados Unidos: *Mesodma* Jepsen, 1940 (*M. ambigua* Jepsen) (Fig. 82) e *Kimbetohia* Simpson, 1936. No Paleoceno médio e superior, *Ptilodus* Cope, 1881, tipo da família e subfamília, é representado na América do Norte (P. *mediaevus* Cope e outras espécies), juntamente com *Mimetodon* Jepsen, 1940 (*M. churchilli* Jepsen). *Ptilodus* (Fig. 83 — B) tem sua estrutura craniana e dentária bem conhecidas, principalmente pelos trabalhos de Granger & Simpson (1929) e Simpson (1933). *Ancodon* Jepsen, 1940, é um gênero muito comum no Paleoceno médio da América do Norte, distinguindo-se de *Ptilodus* na estrutura de seu último pré-molar e de seu primeiro molar inferior. No Paleoceno superior e Eoceno inferior da América do Norte, um gênero de pequeno tamanho, *Ectypodus* Matthew & Granger, 1921 (*E. musculus* Matthew & Granger), apresentaria também estreitas semelhanças com *Ptilodus*. Este gênero parece ter sido representado no Paleoceno superior da França por uma espécie pouco maior que a norte-americana.

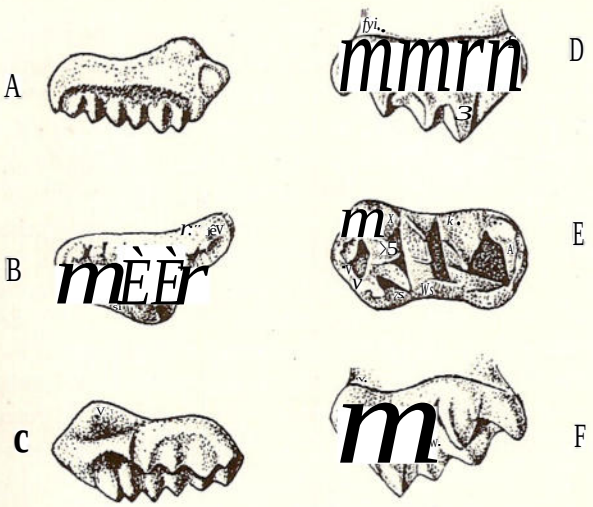


Fig. 81 — Pré-molares superiores de Multituberculados.
A, B e *C, Cimolomys*, último pré-molar superior, visto por sua face interna, pela coroa e por sua face externa.
D, E e *F, Meniscoessus*, último pré-molar superior, idem, idem, idem (segundo Simpson).

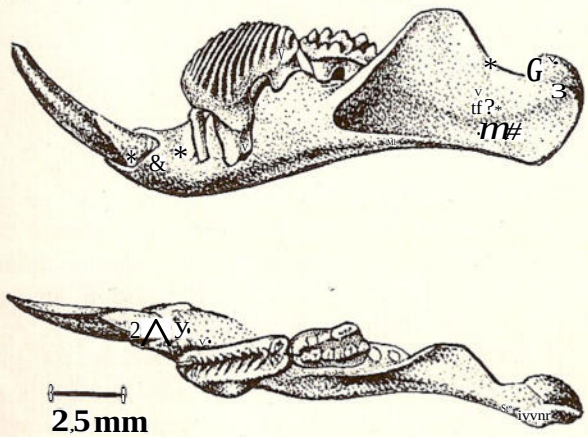


Fig. 82 — *Mesodma ambigua* Jepsen. Paleoceno norte-americano. Ramo mandibular esquerdo e dentès inferiores, vistos pelo lado externo e por cima (segundo original de Jepsen).

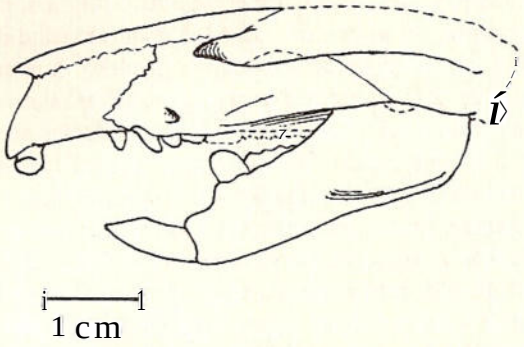


Fig. 83 – *Djadochtatherium matthewi* Simpson. Cretáceo superior da Mongólia. Crânio e mandíbula, vistos de perfil (segundo Simpson).

Neoplagiaulax Lemoine, 1880, bem caracterizado por seu pré-molar superior elevado, suboval e achatado crenulado, é do Paleoceno superior de Cemay, França (*N. copei* Lemoine). *Prochetodon* Jepsen, 1940, também muito semelhante a *Ptilodus*, mas com incisivo inferior grandemente alongado, é do Paleoceno superior e Eoceno inferior da América do Norte.

Subfamília Eucosmodontinae Jepsen, 1940. Incisivos inferiores grandes, comprimidos lateralmente, com o esmalte limitado a uma faixa longitudinal, na face ântero-posterior; incisivos superiores bífidos. Três molares superiores, os dois primeiros de uma só raiz. Paleoceno inferior ao Eoceno inferior da América do Norte.

Eucosmodon Matthew & Granger, 1921, do Paleoceno inferior, médio e, talvez, superior, tem apenas um pré-molar inferior, sendo seu incisivo inferior muito longo, principalmente dentro do alvéolo, e, provavelmente, de crescimento contínuo (*E. gratus* Jepsen e outras espécies).

Microcosmodon Jepsen, *Pentacosmodon* Jepsen e *Neoliotomus* Jepsen tiveram espécies contemporâneas no Paleoceno superior, tendo o último sobrevivido até o Eoceno inferior.

Subfamília incerta. Alguns ptilodontídeos do Cretáceo superior da América do Norte (*Paronychodon* Cope, 1876, *Meniscoessus* Cope, 1882; *Essoconodon* Simpson, 1927) e da Ásia (*Djadochtatherium* Simpson, 1925) e do Paleoceno superior da Europa (*Liotemus* Cope, 1884) são formas um tanto aberrantes e, por isto mesmo, de afinidades subfamiliares incertas. *Meniscoessus*, com diversos sinónimos, é conhecido por dentes isolados, sendo seus molares (provavelmente superiores) compostos por três séries longitudinais, paralelas, de cúspides (Fig. 81 D a F). *Djadochtatherium* (Fig. 83), do Cretáceo superior da Mongólia, é conhecido por um crânio quase completo, acompanhado da respectiva mandíbula, com grande parte dos dentes preservados. Os ossos nasais, inusitadamente alongados, entram em contato com os parietais, formando com estes o contorno superior da órbita, com exclusão do frontal. Sua mandíbula, muito curta, assemelha-se muito à de *Ptilodus*. Apresenta redução dos pré-molares, tendo o primeiro pré-molar inferior aparência tão simples quanto a das formas jurássicas.

Família Taeniolabididae Granger & Simpson, 1929. 2/1 I, 0/0 C, 1/1 P, 2/2 M. Os incisivos são semelhantes aos dos Rodentia, exceto o I^2 que é pequeno, e separado dos pré-molares por longo diastema; os pré-molares são de tamanho muito reduzido, caducos; os molares são grandes, os superiores com três séries longitudinais, paralelas, de fortes cúspides, os inferiores com duas séries. Ângulo mandibular dobrado, como nos Marsupialia. Côndilos ocipitais situados quase no plano ocipital.

Trata-se de um grupo especializado, paralelo ao dos Ptilodontidae ou derivado de ptilodontídeos primitivos.

Taeniolabis Cope, 1882, tipo do grupo, é o gênero melhor conhecido. Suas espécies teriam tido distribuição geográfica restrita, no Paleoceno inferior (Puercense) dos Estados Unidos, não ultrapassando, em tamanho, uma marmota ou um castor, embora sejam os maiores dos Multituberculata conhecidos. A espécie tipo é *T. taoensis* Cope, conhecida por seu crânio e mandíbula, com dentes, do Paleoceno inferior do Novo México, Estados Unidos. *T. attenuatus* (Cope) foi sua contemporânea, na mesma localidade (Figs. 84-A, 85 e 86-C).

Captosalis Cope, 1882, seguiu-se a *Taeniolabis* no Paleoceno médio e superior da América do Norte. É muito afim com *Taeniolabis*, sendo suas espécies baseadas em restos fósseis, procedentes das camadas de Torrejon (Novo México, Estados Unidos) e do Paleoceno médio de Alberta, Canadá.

Dois gêneros, *Prionessus* Matthew & Granger, 1925, e *Sphenopsalis* Matthew, Granger & Simpson, 1928 (Fig. 84 A e A'), caracterizam o Paleoceno superior (Formação Gashato) da Mongólia, Ásia. *Prionessus* é mais especializado que *Captosalis*, por seus pré-molares mais reduzidos, embora seus molares sejam de aspecto mais primitivo, primitividade filética esta manifestada também no menor tamanho de sua espécie tipo e única. *Sphenopsalis* é muito mal conhecido, baseando-se sua espécie única (*S. mobilis*) em alguns dentes molares com as cúspides arranjadas obliquamente, nas séries longitudinais.

Família incerta. Um gênero, *Paulchoffatia* Kuhne, 1960 (*Pdelgadoi* Kuhne), do Jurássico superior (Kimeridgianense inferior) de Portugal (Fig. 86-B), conhecido

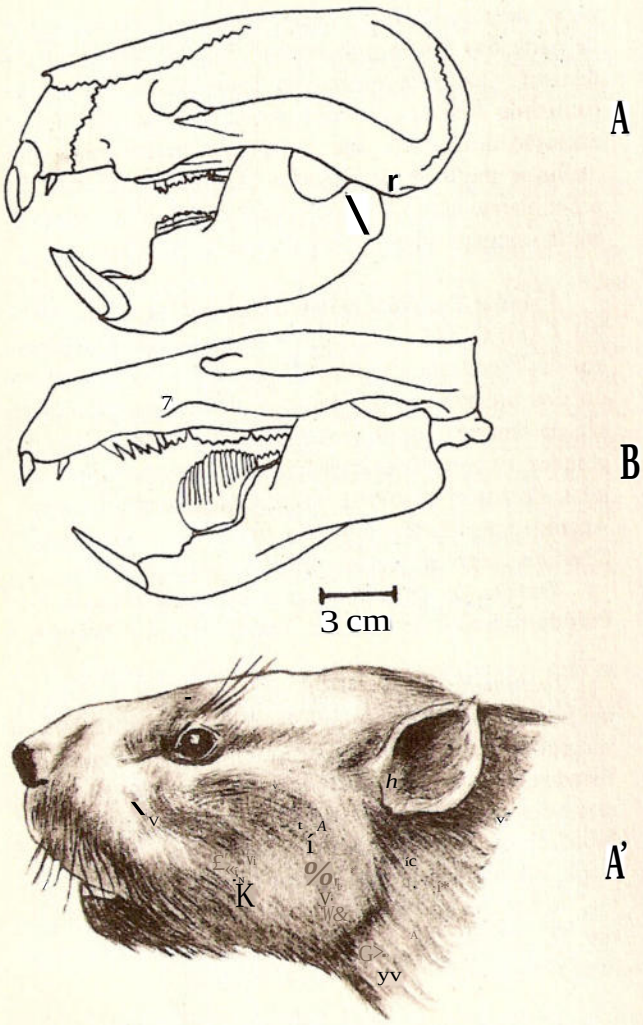


Fig. 84 – Multituberculados norte-americanos. *A*, crânio e mandidula de *Taeniolabis taoensis*, do Paleoceno inferior; *A'*, restauração da cabeça do mesmo. *B*, *Ptilodus*, do Paleoceno médio e superior (segundo Simpson).

por um fragmento de ramo mandibular esquerdo, com dentes (II, OC, 4P, 2M), dotado de enorme incisivo inferior, caracteriza-se principalmente pela estrutura incomum de seus pré-molares, sendo o P_4 dotado de três cúspides basais, externas, distintas, que dão ao dente aspecto um tanto molariforme. Sua fórmula dentária inferior aproxima-o sobretudo dos Multituberculata do Jurássico superior (Purbequianense) da América do Norte.

A coleção de multituberculados do Cretáceo da Mongólia, estudada por Kielan-Jaworowska (1970), inclui diversos crânios completos, dois dos quais pertencentes a dois novos gêneros, *Kamptobaatar* e *Sloanbaatar* Kielan-Jaworowska, 1970. A caixa cerebral está bem preservada, o que permitiu melhor conhecimento de sua estrutura. Sua parede lateral é quase completamente formada pela lâmina anterior do periótico (ou mais particularmente, do pétreo ou rochedo), muito expandida, sendo a contribuição do esquamosal pequena. A grande largura da base do crânio faz com que a parte relativa à caixa craniana seja formada pela lâmina anterior, situando-se o forame pseudo-oval nesta parte ventral da mesma lâmina. A divisão do forame pseudo-oval em dois ou mais foramina parece ser típica dos multituberculados. O alisfenóide é pequeno, formando parte limitada da base da órbita, não contribuindo para a formação da parede lateral da caixa craniana. À sua frente está o ectopterigóide, herdado do réptil terápsida, assim como um pequeno *cavum epiptericum*. Os pterigóides estão colocados no meio de cada fossa coanal, dividindo-a num canal interno, entre o vômer e o pterigóide, para passagem de ar, e numa abertura externa, talvez destinada à inserção muscular, com a parede lateral formada pelo ectopterigóide. O ouvido médio é completamente aberto, com uma crista parótica, formada pela parte anterior do processo parocipital, como nos monotremos. O jugal é ausente e o lacrimal, conhecido apenas em *Paulchoffatia*, é bem desenvolvido. Há também ampla fossa pós-temporal.

A caixa craniana dos "não Theria" é construída de maneira bem diferente da dos Theria. Nos "não Theria", a parede lateral da mesma é formada principalmente por extensa lâmina anterior do periótico, precedida por um alisfenóide relativamente pequeno. Em *Eozostrodon* (= *Morganucodon*, segundo Parrington), do Triássico superior, o alifesnóide é o mais desenvolvido entre os mamíferos "não Theria", aproximando-se mais do dos répteis terápsidas.

Nos Theria, a lâmina anterior do periótico é ausente; a parede lateral da caixa craniana é formada pelo esquamosal e pelo alisfenóide. Em todos os "não Theria" mesozoicos, o *cavum epiptericum* parece ter sido presente. Ele é ausente nos Monotremata e em todos os Theria.

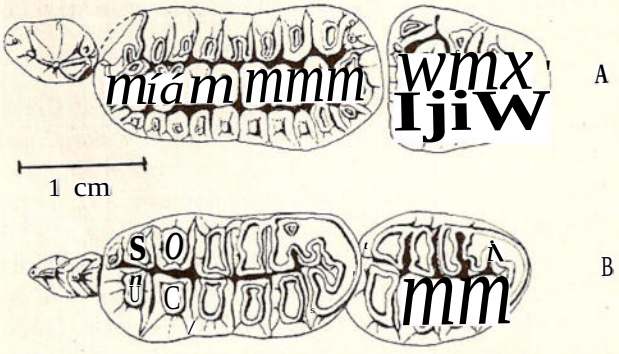


Fig. 85 – *Taeniolabis taõensis* Cope. Paleoceno inferior (Puercense superior) do Novo México, Estados Unidos. *A*, pré-molares e molares superiores, esquerdos. *B*, idem, inferiores, direitos (segundo original de Granger & Simpson).

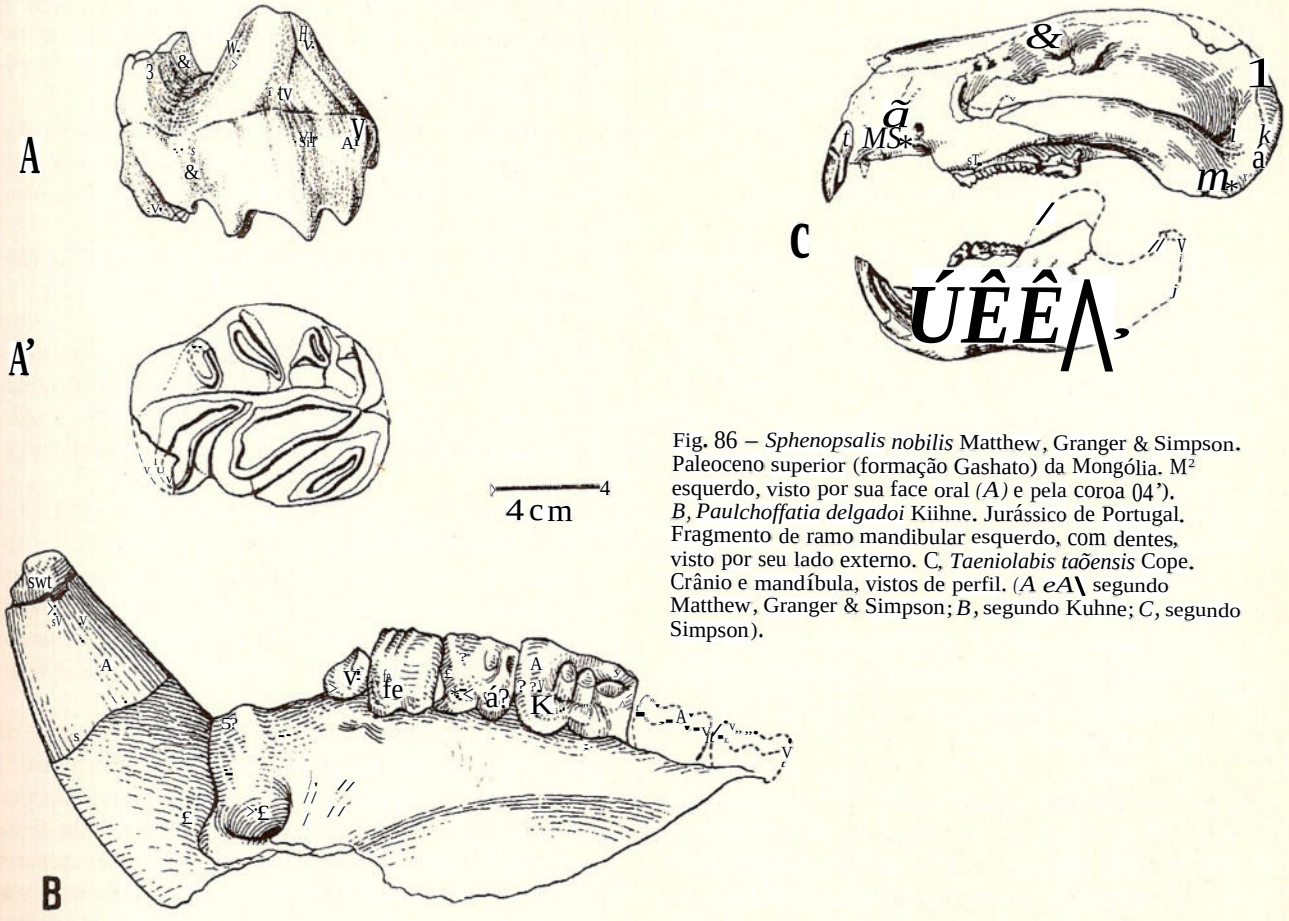


Fig. 86 – *Sphenopsalis nobilis* Matthew, Granger & Simpson. Paleoceno superior (formação Gashato) da Mongólia. M^2 esquerdo, visto por sua face oral *(A)* e pela coroa 04'). *B, Paulchoffatia delgadoi* Kiihne. Jurássico de Portugal. Fragmento de ramo mandibular esquerdo, com dentes, visto por seu lado externo. C, *Taeniolabis taõensis* Cope. Crânio e mandíbula, vistos de perfil. *(A eA* segundo Matthew, Granger & Simpson; *B*, segundo Kuhne; *C*, segundo Simpson).

Subclasse ou ordem incerta

Família Haramyidae Simpson, 1947. Nesta família classificam-se formas do Triássico superior da Europa, conhecidas apenas por dentes isolados, de afinidade duvidosa, mesmo depois do meticuloso reestudo que deles fez Peyer (1956). Os molares são de contorno oval, bacia mediana alongada, transversalmente côncava, cujos rebordos se elevam em cristas serrilhadas ou denticuladas, em número de oito a dez, e cujo tamanho é muito variável, num mesmo dente.

Suas afinidades sistemáticas são ainda muito incertas, mesmo no que se refere à classe a que pertencem, pois alguns autores (Lohman, 1961; Romer, 1966) chegam a classificá-los entre os Reptilia-Therapsida, embora duvidosamente. Afim com os Multituberculata?

Os gêneros classificados nesta família são *Thomasia* Poche, 1908, e *Haramyia* Simpson, 1947. *Haramyia moorei* (Owen) e *H. fissurae* (Simpson) são baseadas em dentes molares do Triássico superior (Rético) de Somerset, Inglaterra. *Thomasia antiqua* (Plieninger) e *T. anglica* Simpson baseiam-se também em molares isolados, a primeira do Jurássico superior ou Triássico inferior (Rético-Lias) de Wurtemberg, Alemanha, a segunda, do Triássico superior (Rético) de Somerset, Inglaterra. Um outro gênero, *Hypsiprymnopsis* Dawkins, 1864, baseado num molar isolado, provido de duas raízes, com quatro a cinco cúspides ou tubérculos ao longo da crista (*H. rhaeticus* Dawkins), procedente do Triássico superior (Rético mais inferior) de Somerset, Inglaterra, que seria o mais antigo dos mamíferos conhecidos (já que *Tritylodon* Owen, 1884, do Triássico superior, é agora classificado entre os Reptilia-Therapsida-Theriodontia) é uma forma de morfologia duvidosa e de afinidades ainda mais indeterminàveis, à vista do lamentável fato da perda do único espécime conhecido, o dente molar tipo. Romer o inclui com dúvida no grupo reptiliano que vimos de citar, como sinónimo de *Haramyia*.

Subclasse EOTHERIA Kermack & Mussett, 1958

Esta subclasse, na acepção primitiva de Kermack & Mussett era constituída apenas pelos Docodonta. Simpson (1971), porém, incluiu também aqui os Triconodonta, ampliando assim seu conceito original. Os Eotheria eram pequenos mamíferos insectívoros ou car-

nívoros de características estruturais primitivas, ainda muito próximas do padrão reptiliano ancestral. As duas ordens aqui consideradas marcam um estágio estrutural primitivo entre o réptil Therapsida e os Mammalia de grupos mais elevados.

Ordem TRICONODONTA Osborn, 1888

Pequenos mamíferos carnívoros ou insectívoros, com três ou quatro incisivos diminutos, caninos bem desenvolvidos, quatro pré-molares e três a seis molares, os molares com três cúspides, dispostas numa mesma linha longitudinal, sendo a cúspide central, nos molares inferiores, geralmente a mais elevada, as duas outras de igual altura. Forte cíngulo oral é presente. Mandíbula sem apófise angular, mas provida de fortes cristas de inserção para os músculos masseter e pterigoideano, e de apófise coronóide elevada. Crânio com forte arcada zigomática, que sai da extremidade posterior da parte alveolar da maxila.

A esta ordem, confinada ao Triássico superior e Jurássico, pertence um dos mais antigos mamíferos conhecidos, *Eozostrodon parvus* Parrington. Foram, talvez, os mamíferos dominantes nos tempos do Triássico. Os triconodontes foram de pequeno tamanho, pois a maior de suas espécies conhecidas, pertencente ao gênero *Triconodon*, atingia as dimensões de um gato doméstico. Triconodontes primitivos originaram talvez os Pantotheria, diretamente ou mais provavelmente através de intermediários desconhecidos.

Família Sinoconodontidae Mills, 1971. Molares inferiores com três cúspides, nenhuma delas formada pelo cíngulo, sendo a cúspide principal e a distai unidas entre si até nível bem elevado acima da margem alveolar, de modo a parecer que a cúspide distai constitua derivação da principal, intermediária. No ponto de contato entre molares inferiores adjacentes, a cúspide distai do dente mais mesial situa-se lingualmente à cúspide mesial do molar mais distai. Na oclusão dentária, a cúspide principal do molar superior opera entre a cúspule distai e a cúspide distai dos molares inferiores.

Um gênero, *Sinoconodon* Patterson & Olson, 1961, com uma espécie, *S. rigneyi* Patterson & Olson, 1961, baseada em espécime procedente do Triássico superior da província de Yunnan, China, ainda incompletamente descrito. Quatro molares inferiores, pelo menos (como em *Eozostrodon*). Os três molares posteriores irrompem tardiamente, depois que os pré-molares caíram, como em certos cinodontes. Os molares inferiores apresentam cúspule mesial anterior à cúspide mesial, que não parece originar-se de cíngulo. Não há evidência da presença de cíngulo lingual. M_3 com cíngulo muito estreito linguaimente, quando não desgastado, o que pode ter acontecido também com os molares precedentes. Conhece-se apenas um molar superior, muito danificado, de *Sinoconodon*, talvez o M^2, aparentemente provido de três cúspides, sendo a central a mais alta.

Sinoconodon parece ter sido muito afim com *Eozostrodon*. Mills coloca-os numa só família (Sinoconodontidae), mas Simpson separa-os em duas famílias próximas, como estão aqui considerados.

Kermack & Kielan-Jaworowska classificam *Sinoconodon* entre os Docodonta, com *Eozostrodon*.

Na verdade, todos estes gêneros primitivos, do tipo triconodonte, assemelham-se muito entre si na estrutura dentária, pelo menos. Suas reais afinidades só poderão, porém, ser plenamente conhecidas mediante o estudo de material fóssil mais completo, ainda desconhecido.

Família Eozostrodontidae Parrington, 1971. Os eozostrodontídeos foram mamíferos primitivos, de tamanho diminuto, mais ou menos equiparável ao dos atuais musaranhos, que tiveram ampla distribuição geográfica na Eurásia e África, onde foram particularmente abundantes em certas áreas, nos tempos do Triássico superior.

Segundo Hopson & Crompton (1969), em vista de certos aspectos morfológicos e de detalhes estruturais de seu crânio e dentes, assim como de possível identidade de funções, os eozostrodontídeos teriam derivado de cinodontes Thrinaxodontidae (= Galesauridae), representando o tronco mamífero básico, de que teriam derivado, direta ou indiretamente, todas as ordens desta classe.

Um dos autores que mais recentemente consideraram a fundo as possíveis inter-relações de afinidades dos mamíferos primitivos (Parrington, 1971, 1974) concluiu ser *Eozostrodon* um triconodonte triássico, pois sua dentição, agora melhor conhecida, é intimamente semelhante à dos membros típicos de tal ordem, do Jurássico superior. Distingue-se particularmente por notável diferença no arranjo das cúspides dos molares e pelo maior número de cúspides estilares no cíngulo (Figs. 87, 88).

Assim, *Eozostrodon* é separado por ele numa família particular, que situa na base da ordem Triconodonta. Dele teriam derivado os Docodonta, por um lado, e os Trituberculata, os Symmetrodonta e os Multituberculata (estes dois últimos grupos um tanto duvidosamente), por outro lado, conclusões estas que já tinham sido apresentadas, com muito pequenas diferenças, por Crompton & Jenkins (1968) e por Hopson & Crompton (1969). *Eozostrodon* Parrington, 1941 (= *Morganucodon* Kuhne, 1949) é conhecido por uma espécie (*E. parvus* Parrington (= *E. problematicus* Kiihne = *Morganucodon mlsoni* Kiihne), baseada num dente, coletado em depósitos do Réticc do País de Gales, Inglaterra ocidental. Outros restos fósseis, bem mais significativos, foram descobertos posteriormente, permitindo um conhecimento mais de-

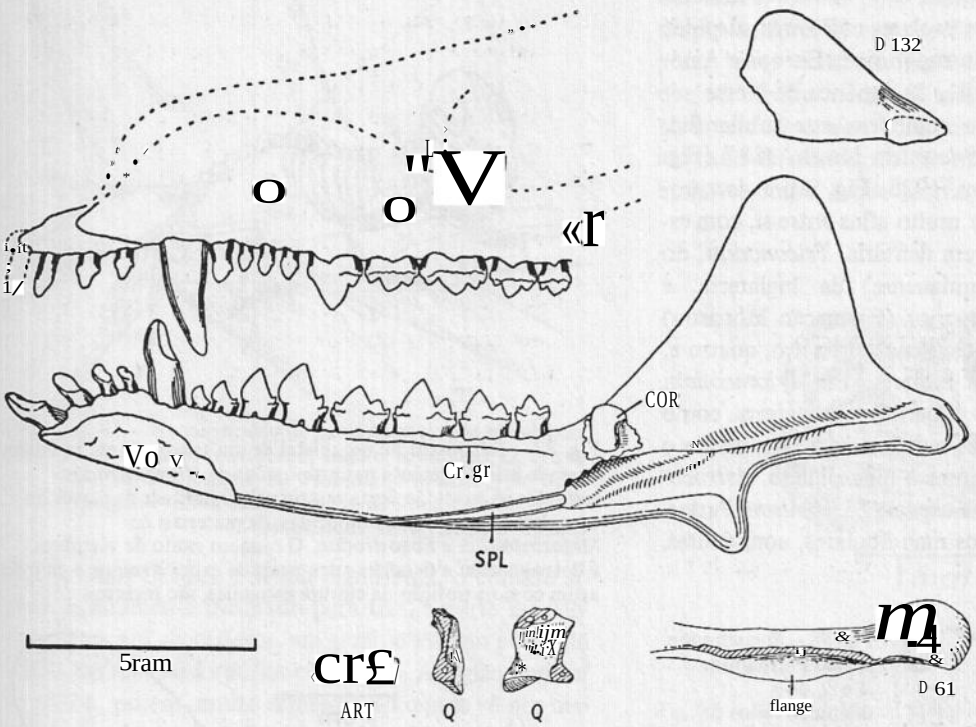


Fig. 87 – *Eozostrodon parvus* Parrington. Tentativa de restauração da maxila esquerda e do dentário direito, esta em vista oral. Fragmentos do ápice de um processo coronóide, em vista oral, e o aspecto dorsal da extremidade posterior de um dentário direito são apresentados juntamente com as vistas aboral e anterior de um quadrado presumível e a vista dorsal de um articular com os ossos seus associados (de Parrington).

talhado do gênero. A fórmula dentária é 5/5 I, 1/1 C, 2/2-3 P, 4-5/4-5 M (Mills, 1971, dá para *Eozostrodon* a fórmula 3-4/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 4/4 M). Os molares aproximam-se estruturalmente dos molares dos Triconodonta típicos e o crânio assemelha-se, sob certos aspectos de sua estrutura, ao dos Monotremata, de cujo tronco originário este gênero talvez esteja próximo. *Eozostrodon* é, segundo Parrington (1971), uma forma muito variável, talvez dimórfica ou polimórfica, náo somente em vista da grande variação de tamanho, apresentada por animais aparentemente adultos, como por características morfológicas variáveis, observadas na estrutura crânio-mandibular e nos caninos superiores. *E. oeheleri* (Rigney, 1963) é outra espécie, conhecida por um crânio perfeito, do Triássico da China. Outros gêneros, como *Megazostrodon* Crompton & Jenkins, 1968 *(M. mdnerae* Crompton & Jenkins), de que se dispõe de crânio, mandíbula e material esqueletal pós-craniano (Fig. 89), e *Erythrotherium* Crompton, 1964 (*E. parringtoni* Crompton), de que se conhecem o crânio e mandíbula, procedentes das Red Beds de Basutolândia, Triássico da África, cuja fórmula dentária inferior é 4-5 I, 1 C, 4 P, 3 M, segundo Mills, classificam-se aqui.

Família Triconodontidae Marsh, 1887. Esta família encerra os triconodontes típicos, do Jurássico europeu e norte-americano, distribuídos por duas subfamílias.

Subfamília Amphilestinae Osbom, 1888. Pré-molares simétricos; mais de quatro molares cuja cúspide mediana supera nitidamente as duas outras, em altura, apresentando maior expansão mesial que as outras duas, sem ser originada de cíngulo. As coroas dentárias são angulares, com a face posterior mais transversa que a anterior. Jurássico médio da Europa e Jurássico superior da América do Norte. Duvidosamente presente no Triássico superior da Europa.

Amphilestes Owen, 1859, e *Phascolotherium* Owen, 1838, são do Jurássico médio (Batonianense) de Stonesfield, Inglaterra, podendo o primeiro ser tido como o gênero mais primitivo do grupo. É conhecido por uma mandíbula cuja fórmula dentária é 4 I, 1 C, 4 P, 5 M, sendo o canino inferior (segundo o alvéolo respectivo) birradiculado, os pré-molares pouco diferenciados dos molares, sem cíngulo, e os molares, todos de igual altura, providos de cíngulo interno. *Phascolotherium*, muito afim com *Amphilestes*, também conhecido apenas por ramos mandibulares com dentes (4 I, 1 C, 3 P, 5 M), apresenta diastema posterior ao canino e seus molares são mais alongados e mais baixos.

Outros dois gêneros, *Phascolodon* Simpson, 1925, e *Aploconodon* Simpson, 1925, são do Jurássico superior (Formação Morrison) de Wyoming, Estados Unidos. Ambos são escassamente conhecidos. Em *Aploconodon*, os pré-molares, muito simples, em virtude da extrema redução das cúspides accessórias anterior e posterior, refletem a persistência de um caráter primitivo ou a presença de uma simplificação estrutural secundária.

Subfamflia Triconodontinae Hay, 1902. Pré-molares assimétricos; quatro ou três molares cujas três cúspides são de igual altura. Jurássico superior da Europa e América do Norte. Cretáceo inferior da América do Norte.

Os quatro gêneros que compõem esta subfamflia, *Triconodon* Owen, 1859, *Priacodon* Marsh, 1887 (Fig. 81-A), *Trioracodon* Simpson, 1928 (Fig. 90) e *Astroconodon* Patterson, 1951, são muito afins entre si, com estreita semelhança na estrutura dentária. *Triconodon*, do Jurássico superior (Purbequianense) da Inglaterra, e *Priacodon*, do Jurássico superior (Formação Morrison) de Wyoming, Estados Unidos, têm, o primeiro, quatro e, o segundo, apenas três pré-molares. Em *Trioracodon*, presente tanto no Jurássico superior da Inglaterra, como no de Wyoming, os molares reduzem-se a três, sendo o último menor que os anteriores e bicuspidado. *Astroconodon* é conhecido por uma espécie (*A. denisoni* Patterson), baseada em fragmentos mandibulares, com dentes,

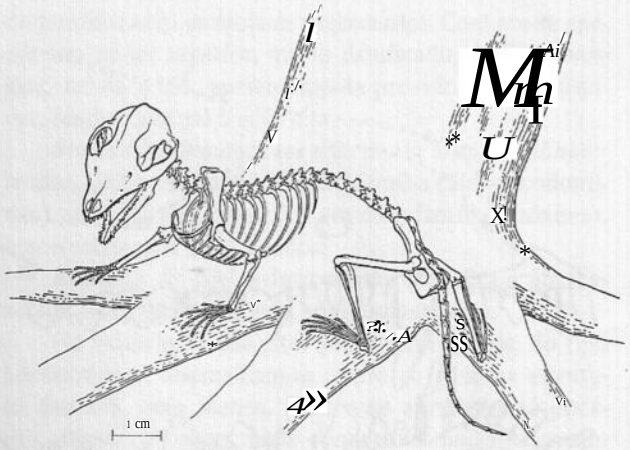


Fig. 89 – Reconstrução esqueletal de um triconodonte triássico, baseada principalmente nas proporções de *Megazostrodon rudnerae*. A exatidão desta restauração é limitada às partes do esqueleto que são bem conhecidas, de materiais de *Megazostrodon* e *Eozostrodon*. O número exato de vértebras é desconhecido e detalhes estruturais da caixa craniana e da mão, assim como a posição da cintura escapular, são incertos.

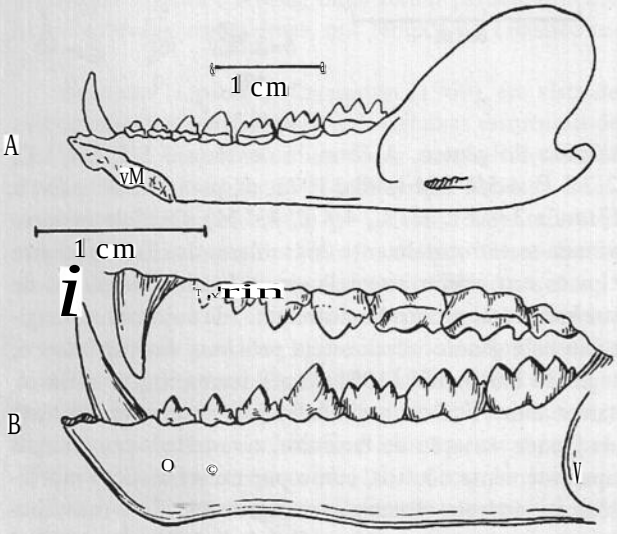


Fig. 90 – *A*, *Trioracodon* Simpson, triconodonte do Jurássico superior da América do Norte e Europa, mandíbula, vista por sua face interna ou oral. *B*, *Trioracodon ferox*, do Jurássico superior da Inglaterra, reconstituição da dentição superior e inferior (segundo Simpson).

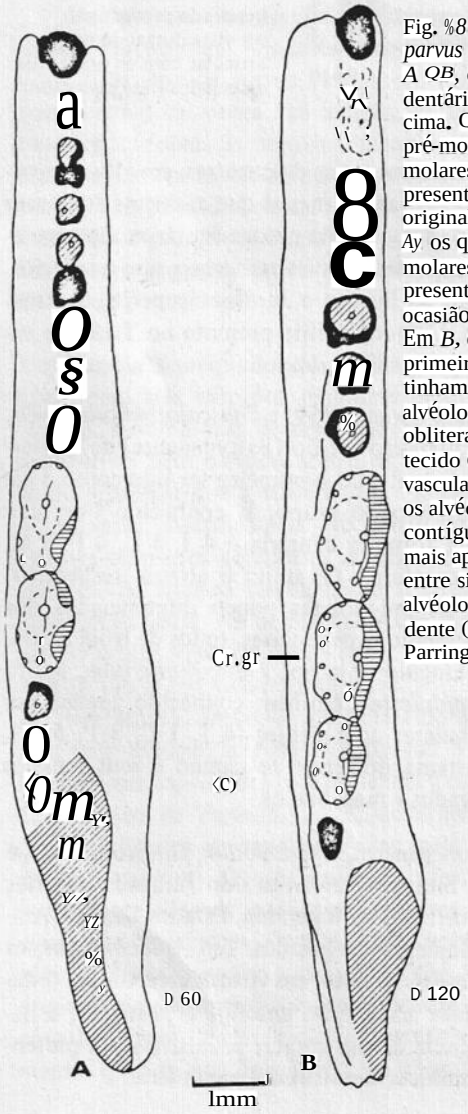


Fig. 88 – *Eozostrodon parvus* Pairington. *A* e *B*, dois dentários vistos de cima. Quatro pré-molares e cinco molares eram presentes originalmente. Em *A* os quatro molares estavam presentes por ocasião da morte. Em *B*, os dois primeiros molares tinham caído e seus alvéolos tinham sido obliterados com tecido ósseo, vascular. Comumerite, os alvéolos de dentes contíguos ficavam mais aproximados entre si que os dois alvéolos de cada dente (de Parrington).

em dentes isolados e outros restos, procedentes do Cretáceo inferior de Montague County, Texas.

Ordem DOCODONTA Kretzoï, 1946

Esta ordem abriga uma só família (Docodontidae) que tem por tipo o gênero *Docodon* Marsh, 1881 (Figs. 92, 93 – *Cy D*).

Família Docodontidae Simpson, 1929. O gênero *Docodon* baseia-se numa espécie (*D. striatus* Marsh) cujos restos procedem da Formação Morrison, em Wyo-

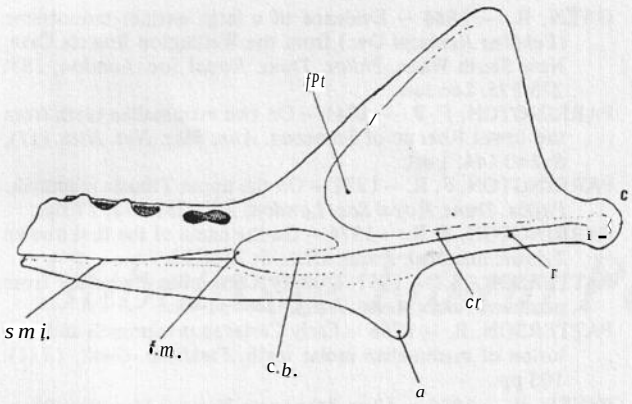


Fig. 91 – Reconstrução da parte posterior da mandíbula de um docodontídeo. *a*, ângulo; *c*, côndilo; *cr*, crista; *f.m.*, forame mandibular ou dentário inferior\ *f pt*, fossa pterigóide; *s.m.i.* sulco mandibular interno (milohióide) (modificado de Kermack & Musset)

ming, Estados Unidos. Em sua mandíbula, o côndilo articular, ligeiramente inclinado para trás, é parte do dentário, como nos mamíferos, em geral, o mesmo podendo ser dito em relação à apófise coronóide. A região angular (Fig. 91) é, porém, muito diferente do que se vê nos mamíferos das demais subclasses, sendo substituída, ao que parece, por uma apófise achatada, transversalmente, e situada sob a apófise coronóide, no bordo inferior da mandíbula, anteriormente ao côndilo articular; apófise esta que, para alguns autores, não representa, propriamente, a região angular, que seria ausente, mas uma estrutura equivalente ao processo marginal da mandíbula, para inserção do músculo digástrico, existente em alguns Carnivora e Insectivora. Largo e profundo sulco interno estende-se do bordo posterior da mandíbula até a entrada do canal dentário, acima da apófise supracitada, sendo separado da fossa pterigoideana por forte e longa crista, caráter este análogo ao que se vê nos Reptilia-Therapsida mais evoluídos, nos quais o dito sulco alojava a cartilagem de Meckel, que se ossificava em sua extremidade proximal, num articular que fazia a função com o quadrado, do crânio, o mesmo devendo ter acontecido neste e nos outros gêneros desta subclasse, com a diferença de que a articulação crânio-mandibular se fazia, em sua maior parte, nos Eotheria, por intermédio do côndilo (dentário), apresentando o esquamosal a cavidade glenóide correspondente. A persistência da cartilagem de Meckel, completa, nos Eotheria, demonstra, outrossim, que o articular ainda se conservava em sua posição reptiliana, primitiva, não tendo ainda migrado para o ouvido médio, como nos mamíferos das demais subclasses, em que constituiu o martelo. Nos Eotheria, ele serviu, provavelmente, como elemento articular, subsidiário do côndilo, na suspensão da mandíbula, o que talvez implique também na presença do osso quadrado, reduzido, em sua posição primitiva, com o ouvido médio constituído, ainda, apenas pela columela (estribo). Tal transformação estrutural, entre o Réptil e o Mamífero, parece, pois, ter-se realizado mais rapidamente na mandíbula que no ouvido médio. A interpretação da estrutura dentária, em *Docodon*, oferece algumas dificuldades, não havendo diferenciação tão nítida entre os pré-molares e molares, como a que se observa na maioria dos outros

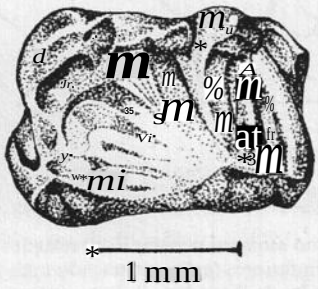


Fig. 92 – *Docodon* Marsh. Molar inferior, vitto da superfície de oclusão (segundo Simpson).

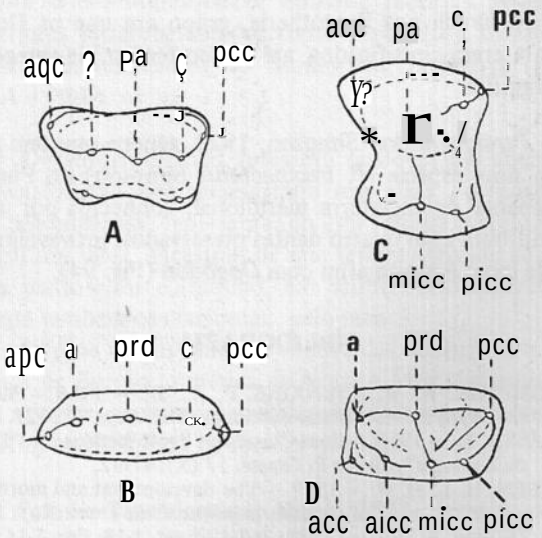


Fig. 93 – Molares de triconodontes e docodontes, em comparação. *A*, molar superior esquerdo de *Priacodon grandaevus; B*, molar inferior direito de *P. robustus; C*, molar superior esquerdo *te Docodon; D*, molar inferior direito de *Docodon. a*, denticulo *a; acc*, cúspide estilar do cíngulo anterior; *aicc*, idem do cíngulo ântero-interno; c, denticulo *c; micc*, cúspide estilar do cíngulo interno principal; *pa*, paracone; *pcc*, cúspide estilar do cíngulo posterior; *picc*, idem do cíngulo póstero-interno; pa, paracônido (segundo Patterson).

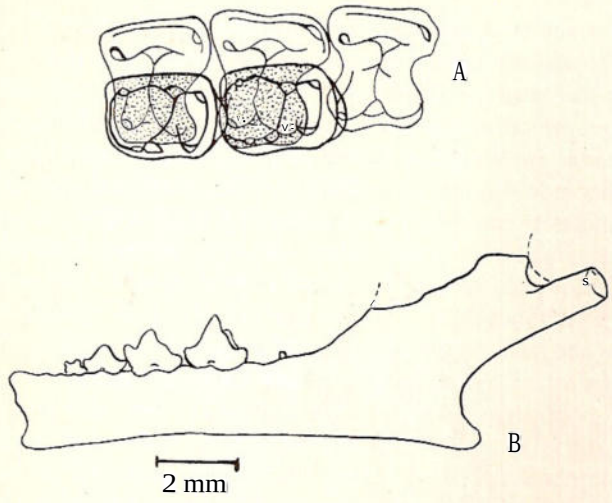


Fig. 94 – *A*, desenho esquemático das inter-relações dos molares superiores e inferiores (estes em traçado mais espesso), em oclusão, de *Docodon*. *B*, fragmento mandibular de *Peraiocynodon inexpectatus* Simpson, com dentes, visto do lado externo, docodontídeo do Jurássico superior (Purbequianense) da Europa (segundo Simpson).

mamíferos. A estrutura da metade externa do molar superior e a da metade interna do molar inferior é reminiscência da estrutura triconodonte, característica da ordem Triconodonta. A oclusão dentária difere muito da observada nos Pantotheria, grupo em que os Docodonta eram classificados, até pouco tempo, na categoria de família.

Peraiocynodon Simpson, 1928, gênero que tem por tipo uma espécie (*P. inexpectatus* Simpson) do Purbequianense da Inglaterra meridional, conhecida por uma mandíbula com quatro dentes preservados, provavelmente de leite; é muito afim com *Docodon* (Fig. 94).

BIBLIOGRAFIA

CROMPTON. A. W. & JENKINS. F. A., Jr. – 1968 – Molar occlusion in late Tnassic mammals. *Biol. Rev., 43:* 427.

GRASSÉ, P. – 1955 – Sous-Classe des Protothériens. *In* "Traté de Zoologie", dir. de P. Grasse, *17* (X): 47-92.

GREEN, H. L. H. H – 1937 – The development and morohology of the teeth of *Ornithorthinchus*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. B. biol. ser., *288:* 367-420, est. 1-18, figs. 1-14.

HOPSON, J. A. & CROMPTON, A. W. – 1969 – Origin of ^ammals. *Evolutionarv Biol 3:* 15.

KERMACK, K. A. & F. MUSSETT – 1959 – The first mammals. *Discovery*, 216.

KERMACK, K. A. & MUSSETT, F. – 1959 – The jaw articulation in Mesozoic mammals. *Proc. XV Int. Congres. ZooL:* 442-443. London.

KERMACK, K. A. & MUSSETT, F. – 1958 – The jaw articulation of the Docodonta and the classifícation of Mesozoic mammals. *Proc. Royal Soc.*, 149B (935): 204-215, 2 est. London.

KERMACK, K. A. & Z. JAWOROWSKA – 1971 – Theria and non-therian mammals. *In* "Early Mammals", edif. por D.M. & K. A. Kermack, Linnean Soc. London: 103-115, 3 figs.

OWÈN, R. – 1884 – Evidence of a large extinct monotreme (*Echidna Ramsayi* Ow.) from the Wellington Breccia Cave, New South Wales. *Philos. Trans. Royal Soc. London, 185:* 273-275. London.

PARRINGTON, F. R. – 1941 – On two mammalian teeth from tne lower Rhaetic of Somerset. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (11), *8:* 140-144, 1 est.

PARRINGTON, F. R. – 1971 – On the upper Triassic mammals. *Philos. Trans. Royal Soc. London, 261:* 231-272, 17 figs.

PARRINGTON, F. R. – 1974 – On the name of the First known Triassic mammal. *J. Nat. Hist., 8:* 231-233.

PATTERSON, B. – 1951 – Early Cretaceous mammals from northern Texas. *Amer. J. Sei., 249:* 31-46.

PATTERSON, B. – 1956 – Early Cretaceous mammals and evolution of mammalian molar teeth. *Fieldiana, Geol., 13 (1):* 105 pp.

PEYER, B. – 1956 – Über Zahne von Haramiyiden, von Triconodonten und von mahrscheinlich synapsiden Reptilien aus dem Rhât von Hallau, Kt. Schaffhausen, Schweiz. *Schweiz. Palâont. Abnandl., 72: 1-iz.*

PIVETEAU, J. – 1961 – Sous-classe: Allotheria Marsh, 1880. *In* "Traité de Paléontologie", dir. de J. Piveteau, VI (I): 536-560. Masson & Cie., Paris.

PIVETEAU, J. – 1961 – Histoire paléontologique des mammifères. *In* "Traité de Paléontologie", VI (1): 523-531. Paris.

PIVETEAU, J. – 1961 – Sous-classe Prototheria Gill, 1872. *In* "Traité de Paléontologie", *VI* (1): 532-535.

RIDE, W. D. L. – 1957 – The affinities of *Plagiaulax* (Multituberculata). *Proc. ZooL Soc. London, 128* (3): 397-402.

ROMER, A. S. – 1966 – *Vertebrate Paleontology*, third edition, I-VH, 1 – 468 pp., 443 figs..

ROMER, A. S. – 1968 – *Notes and Comments on Vertebrate Paleontology*, I-VIII, 1-304 pp. The University of Chicago Press.

SIMPSON, G. G. – 1925 – *A catalogue of the Mesozoic Mammalia*. . . 214 pp., 12 est. . Brit. Mus. (N.H.). London.

SIMPSON, G. G. – 1926 – Mesozoic mammals. VII. Taxonomy of Morrison Multituberculates. *Amer. J. Sei.* (5), *14:* 36-38.

SIMPSON, G. G. – 1928 – A Mesozoic mammals skull from Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, 201: 11 pp.

SIMPSON, G. G. – 1929 – The dentition of *Ornithorhynchus* as evidence of its affinities. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 390: 1-15. New York.

SIMPSON. G. G. – 1938 – Osteography of the ear region in Monotremes. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 978: 1-15. New York.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The principies of classification and a classification of mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 85:* XVI + 350 pp.

SIMPSON, G. G. – 1947 – *Haramiya*, new name, replacing *Microlestes* Simpson, 1928, *J. Paleont., 21* (5): 497.

STIRTON, R. A., R. H. TEDFORD & M. O. WOODBURNE – 1967 – Cenozoic stratigraphy and vertebrate paleontology of the Tirari Desert, South Australia. *Rec. South Australian Mus., 14:* (1): 19-61, Fig. 1 – 14.

THOMAS, O. – 1889 – On the dentition of *Ornithorhynchus*. *Proc. Royal Soc. London, 46:* 126. London.

WATSON, D. M. S. – 1916 – The Monotreme Skull: a contribution to mammalian morphogenesis. *Philos. Trans. Royal Soc. London, 207B:* 311-374. London.

WOODBURNE, M. O. & R. H. TEDFORD – 1975 – The First Tertiary Monotreme from Australia. *Amer. Mus. Novit.*, NO 2588, 11 pp., 4 figs..

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité de Paléontologie*, I (Paléozoologie), *IV* (Vertebrata-Mammalia): 68-71. Paris, Munich, Leipzig.

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité de Paléontologie* (I), IV: 77-86; 96-99. O. Doin, Paris, e R. Oldenbourg, Munich-Leipzig, ed..

ZITTEL, K. A. von – 1925 – *Text-book of Paleontology*. Rev. por M. Schlosser, III: 22-25; 31-32. MacMillan, ed. London.

Capítulo V

Subclasse Theria Parker & Haswell, 1897

A esta subclasse pertencem todos os demais mamíferos conhecidos, sejam extintos, sejam atuais, classificados em três infraclasses: Pantotheria, extinta, do Jurássico médio e superior; Metatheria, a que pertencem os marsupiais ou mamíferos implacentários; Eutheria ou mamíferos placentárics. Esta subclasse teve radiação adaptativa verdadeiramente explosiva, durante os tempos do Cenozoico, principalmente do Terciário, dito, por isto mesmo, "Idade dos Mamíferos", com o surgimento e evolução de um número altamente expressivo de grupos e subgrupos, culminando com o aparecimento de todos os grupos modernos, inclusive do Homem.

Infraclasse PANTOTHERIA Simpson, 1929

Nesta infraclasse agrupam-se os mais primitivos Theria conhecidos, pertencentes à ordem Eupantotheria cujas verdadeiras relações filogenéticas e, ipso facto, sistemáticas ainda estão por ser definidas com exatidão. Derivaram, muito provavelmente, dos Triconodonta.

Ordem EUPANTOTHERIA Kermack & Mussett, 1958

Mamíferos de pequeno tamanho, de incisivos pequenos, não especializados, caninos bem diferenciados, prémolares penetrantes e cortantes, molares superiores basicamente trituberculados, os inferiores do tipo tubérculo-setorial, com trigonido assimétrico e talonido mais ou menos curto, constituído originalmente por uma só cúspide. Os dentes da série pré-molo-molar são geralmente em número de onze ou doze, sendo 4/4 P e 7-8/7-8 M, nas formas primitivas, com tendência a redução considerável, no curso da evolução do grupo. Mandíbula com região angular bem marcada, não dobrada, soldada na sínfise, com apófise coronóide de forma notavelmente variável, segundo os gêneros; sulco mandibular interno presente, às vezes duplicado.

Esta ordem de mamíferos mesozoicos, primitivos, extintos, é relativamente variada.

Família Amphitheriidae Owen, 1846. Grupo arcáico, com um só gênero, *Amphitherium* Blainville, 1838 (*A. prevosti* Blainville), conhecido por sua mandíbula, longa e delgada, e dentes inferiores, em número de 4 I, 1 C, 5 P, 6 M x 2, no total de 32, número este que suplanta o dos Metatheria e Eutheria recentes. Molares inferiores tetratuberculados (tetracuspidados). Jurássico médio (Batonianense) de Stonesfield, Inglaterra (Fig. 95-A e 99-B).

Amphitherium não apresenta qualquer das diversas especializações que caracterizam seus afins, posteriores, ou descendentes, representando esta família a condição estrutural ideal, ancestral, de que teriam derivado os outros pantotérios e, mesmo, em sentido lato, provavelmente também os marsupiais, pelo menos.

As duas outras famílias conhecidas, do Jurássico superior da Europa, América do Norte e África, consideradas a seguir, podem ser consideradas como descendentes de *Amphitherium* ou de formas vizinhas.

Família Paurodontidae Marsh, 1887. Fórmula dentária reduzida, em número, relativamente aos Amphitheriidae, no que concerne aos dentes da série pré-molo-molar. Molares ainda conservadores de caracteres primitivos, os inferiores com trigonido alongado, não comprimido ântero-posteriormente, talonido de contorno semicircular ou triangular, não reduzido, com uma só cúspide. Mandíbula curta e forte.

Paurodon Marsh, 1887, tinha, aparentemente, no que respeita à dentição inferior, 3 I, 1 C, 2 P, 3 M x 2 = 18 dentes. É conhecido por um ramo mandibular incom-

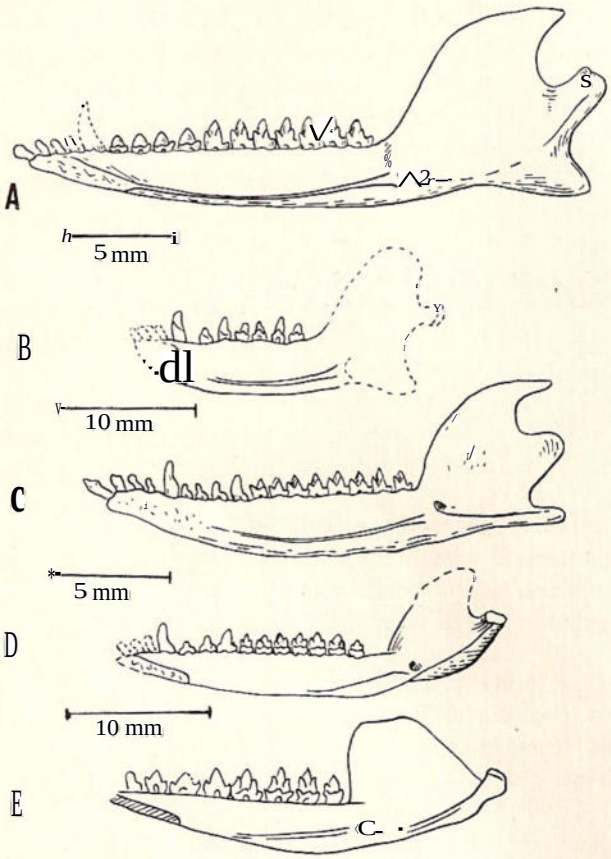


Fig. 95 – Mandíbulas de eupantotérios, vistas por seu lado oral. *A*, *Amphitherium* Blainville, do Jurássico médio da Europa, ramo mandibular direito. *B*, *Paurodon* Marsh, do Jurássico superior de Wyoming, Estados Unidos, idem. *C*, *Amblotherium* Owen, do Jurássico superior da Europa e América do Norte. *D*, *Spalacotherium* Owen, simetrodonte do Jurássico superior da Europa. *E*, *Tinodon* Marsh, do Jurássico superior da América do Norte (segundo Simpson).

pleto, coletado na Formação Morrison, Jurássico superior Wyoming, Estados Unidos (Fig. 95-B).

Outros três gêneros, *Archaeotrigon* Simpson, 1927, *Tathiodon* Simpson, 1927 e *Aracodon* Simpson, 1937, muito escassamente conhecidos, fundam-se também em restos fósseis procedentes da mesma formação.

Peramus Owen, 1871, tem por tipo a espécie *P. tenuirostris* Owen, única, cujos restos fósseis (ramos mandibulares com dentes) procedem do Purbequianense de Dorset, Inglaterra. O número de seus dentes da série pré-molo-molar teria sido de oito (4 P, 4 M). Nos molares inferiores, o trigonido tem o protocônido mais alto que as outras duas cúspides, havendo ainda uma cúspide basal, ântero-interna, diminuta; talonido alongado. Ramo mandibular delgado.

Brancatherulus Dietrich, 1927, é um gênero do Jurássico superior de Tendaguru, África oriental, conhecido por restos mal conservados.

Família Dryolestidae Marsh, 1879. Molares inferiores tetracuspidados e encurtados, ântero-posteriormente, a expensas do talonido que é estreito, de contorno triangular, com uma cúspide mesial. Protocônido e metacônido equivalentes, em altura. Dentes da série pré-molo-molar pouco reduzidos, em número. Mandíbula longa e delgada, preservando diminuto coronóide. Todos os gêneros conhecidos, seja na América do Norte, seja na Europa, são do Jurássico superior.

Dryolestes Marsh, 1878, é conhecido apenas por sua mandíbula com dentes, coletada na Formação Morrison, Wyoming, Estados Unidos. Seus dentes inferiores são em número de 4 I, 1 C, 4 P, 8 M x 2 = 34, atingindo assim, o número encontrado nas formas primitivas (Amphitheriidae). Canino longo e curvo, birradiculado.

Amblotherium Owen, 1871, com duas espécies conhecidas, do Purbequianense da Inglaterra (*A. pusillum* Owen, tipo) e uma espécie na Formação Morrison, Wyoming, Estados Unidos, também conhecidas principalmente por ramos mandibulares com dentes cujo número iguala o observado em *Dryolestes*, exceto os molares (7 a 9 m), caracteriza-se por seus pré-molares mais delgados, recurvados, sem cúspide anterior, sendo as cúspides do trigonido aguçadas e delgadas. O talonido de seus pré-molo-molares é curtíssimo, rudimentar. A mandíbula é pequena e delgada, com o ápice do processo coronóide projetado posteriormente, em ponta aguçada. *A. pusillum* é uma das raras espécies de mamíferos jurássicos de que se conhecem os dentes superiores cujo número, no que concerne aos pré-molo-molares, era aparentemente de 4 P e 7-8 M. Os pré-molares superiores assemelham-se entre si, salvo o aumento regular, em tamanho, sendo o P^4 menor e mais baixo que os molares, contrastando com o que se vê na mandíbula. Cada qual tem uma cúspide central, principal, uma cúspide accessória, anterior, e um lóbulo mais baixo e mais largo, posterior. Os molares superiores são subtriangulares-retos, em contorno; sua coroa é uma bacia rasa, cercada por bordos agudos, elevados, cuspidados. A estrutura dominante, na coroa, é o ápice interno, que forma cúspide subcrescentiforme, mais alta que as demais cúspides (Fig. 95-C).

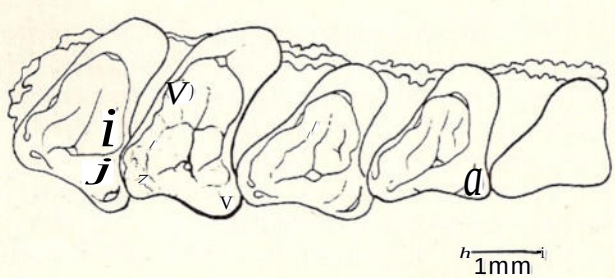


Fig. 96 – Molares superiores direitos de *Melanodon oweni* Simpson, eupantotério do Jurássico superior da América do Norte (segundo Simpson).

Oito outros gêneros, entre os quais *Laolestes* Simpson, 1927, *Melanodon* Simpson, 1927 (Fig. 95) e *Pelicopsis* Simpson, 1927, procedem do Jurássico superior norte-americano. *Laolestes eminens* Simpson assemelha-se a *Dryolestes*, por sua mandíbula, sendo uma das formas mais abundantes na Formação Morrison. Seus prémolares são caniniformes (como em *Dryolestes*) e seus molares, em número de oito, têm amplo trigonido e pequeno talonido.

Kurtodon Osborn, 1887, *Peraspalax* Owen, 1871, e *Phascolestes* Owen, 1871, são do Jurássico superior da Europa. *Kurtodon* é de afinidades um tanto duvidosas, fundado num fragmento maxilar com 1 C, 4 P e 7 M, sendo os incisivos desconhecidos. Nos molares, apenas a cúspide interna é relativamente bem desenvolvida, apresentando a coroa uma crista mediana, transversal, distinm, de cume arredondado (*K. pusillus* Osborn). *Phasco*-Vires, conhecido apenas por ramos mandibulares com fentes, tem o P_4 embotado, erecto, sem cúspide distinta no talonido. O trigonido é muito curto, comprimido Lmero-posteriormente; suas cúspides são espessas e emrDiadas, sendo o paraconulido um tanto recurvado ou ispatulado, características estas que dão aos molares npecto muito peculiar (*P. mustelula* Owen). *Peraspalax* ssemelha-se muito a *Phascolestes*, com que talvez se fentifique (*P. talpoides* Owen).

Família Aegialodontidae Kermack, Lees & Mussett, 1965. Baseada em *Aegialodon* Kermack, Lees & Mussett, 1965, que tem por tipo e espécie única A. *dawsoni* Kermack, Lees & Mussett, 1965. O único fóssil claramente rferível a esta espécie é um dente molar inferior (prémslar molariforme ?) quase completo, mas desgastado, rrxedente do Cretáceo inferior da Europa. Tal molar nferior teria sido provido de dois hipoconidos, segundo . A. Kermack *et al*. (1965), feição que outros autores rreferem considerar como resultante de desgaste ou de riente, já que é inusitada, sendo a bacia do talonido ::a e estreita e a crista oblíqua dirigida para o ápice o netacônido. O entocônido é pequeno. O que se rfiece da morfologia de seus molares inferiores pode znificar que o protocone de seus molares superiores tenha sido pequeno. Há um cíngulo ântero-bucal e, entre e e a cúspule ântero-lingual, vê-se uma concavidade ou mfradura rasa, em que se encaixava o talonido do imediatamente precedente.

Tanto *Aegialodon* quanto os Amphitheriidae podem r os como possíveis participantes da linha pantotéria ena originado os Metatheria, por um lado, e os E fieria, por outro lado, mas nenhum destes dois grupos ir ser indicado peremptoriamente como o ancestral direto daqueles, embora possam nos dar uma idéia amo teria sido a forma ou grupo ancestral.

Aegialodon foi sugerido por Kermack, Lees & Mussett (1965) como descendente de *Peramus*, um Paurodontidae, que Clemens considera provavelmente próximo dos ancestrais dos mamíferos providos de dentição tribosfênica, aparecidos no Albianense (Cretáceo médio-inferior), embora através de intermediários desconhecidos. Segundo Clemens, *sz Aegialodon* representa um dos diversos filos que atingiram o gradiente tribosfênico de evolução dentária, *Peramus* poderia ter sido mesmo seu ancestral. Ele salienta, porém, que até que a posição do único dente conhecido de *Aegialodon* na arcada dentária seja determinada e que um molar superior do mesmo seja conhecido, suas relações filogenéticas com *Peramus* e com os Theria dotados de dentição plenamente tribosfênica não podem ser seguramente estabelecidas.

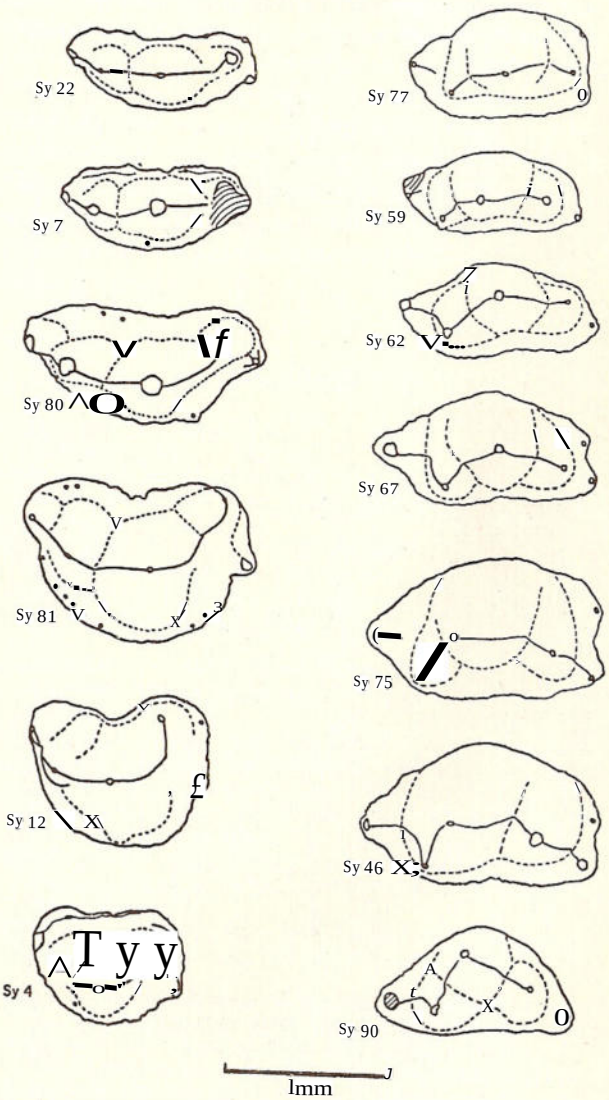


Fig. 97 – *Kuehneotherium praecursoris* Kermack, Kermack & Mussett. Vistas coronais de molares superiores e inferiores, mostrando a angulação variável e o movimento da cúspide accessória anterior dos molares superiores e da cúspide accessória posterior dos molares inferiores (dc Parrington).

Ordem SYMMETRODONTA Simpson, 1925

Molares inferiores mais ou menos simétricos, relativamente ao plano transversal, mediano, com alta cúspide centro-mesial e duas cúspides internas, uma anterior, a outra posterior. Talonido, propriamente dito, ausente. Molares superiores com alta cúspide meso-interna e cúspides internas, anterior e posterior. Mandíbula sem processo angular, de côndilo arredondado. Jurássico superior da Europa e Estados Unidos, mas restos fragmentários e dentes isolados, do Rético (Triássico superior) da Inglaterra, inclusive país de Gales, são também referíveis a este grupo. Cretáceo inferior dos Estados Unidos.

Família Spalacotheriidae Marsh, 1887. Molares inferiores funcionalmente tricuspidados, com as cúspides ântero- e póstero-internas distintas e bem desenvolvidas, brotando da base da coroa, e cíngulo interno contínuo, formando pequenas cúspides, anterior e posterior.

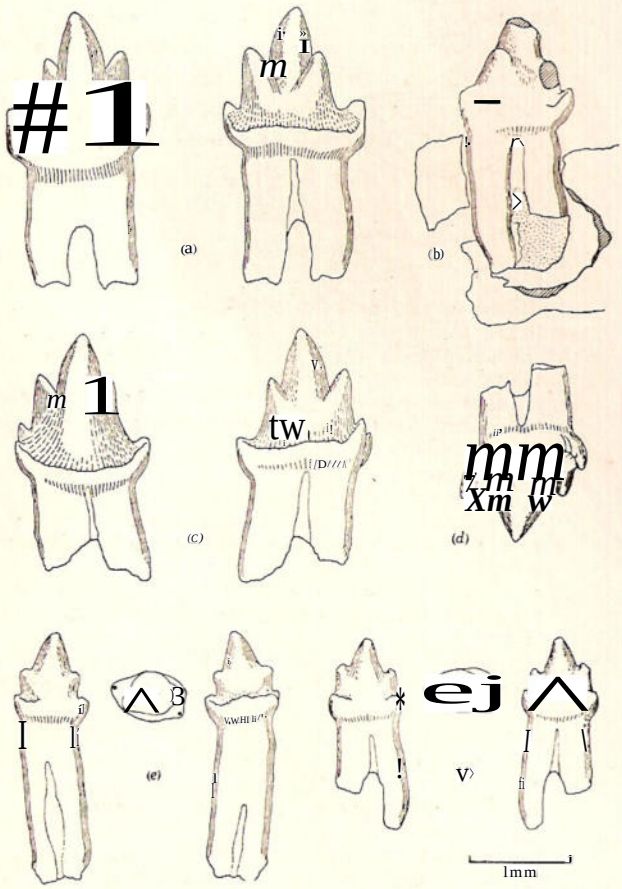


Fig. 98 – *Kuehneotherium* sp. *A*, molar direito, inferior, típico, com a coroa não desgastada e raízes incompletamente desenvolvidas. *B*, molar um tanto danificado, mas com as raízes totalmente formadas, podendo ter sido a parte pontilhada formada por cimento. C, molar inferior esquerdo, diferindo dos outros dentes similares por seu cíngulo aboral completo, o que faz com que este dente se assemelhe muito intimamente aos do simetrodonte *Spalacotherium*. *D*, molar superior direito, típico. *E* e *F*, dois pequenos dentes que podem ser molares posteriores (de Parrington).

Kuehneotherium Kermack, Kermack & Mussett, 1968, é baseado em uma espécie conhecida por fragmentos mandibulares (dentários) com e sem dentes e em dentes inferiores e molares superiores, isolados. Alvéolos dos pré-molares amplamente espaçados entre si, dentário sem processo angular notável, mas com maior espessura na região correspondente aos molares cujos alvéolos se dispõem em triângulo, e também em sua região posterior, com aprofundamento da depressão para os ossos pré-dentários (Figs. 97 e 98). Triássico superior.

Os dentes dos animais deste gênero lembram os dos simetrodontes norte-americanos *Tinodon* e *Eurylambda* e sobretudo os de *Spalacotherium*, embora com as cúspides estilares anterior e posterior mais desenvolvidas. A espécie única é *K. praecursoris* Kermack, Kermack & Mussett, que os mesmos autores consideraram, a princípio, como um pantotério, mas que Crompton & Jenkins, corroborados por Parrington, demonstraram ser um simetrodonte. *Kuehneotherium é* às vezes separado numa família própria.

Os dentes tuberculados dos Pantotheria (Eupantotheria e Symmetrodonta) já foram tidos como originários dos dentes dos Triconodonta, por rotação da cúspide central destes, para fora do alinhamento das duas outras, de modo a se agruparem as três num triângulo, teoria esta rejeitada por autores de alto gabarito científico, que preferiam a hipótese de que o dente tituberculado tenha resultado de adição de cúspides accessórias ao dente primitivo, de uma só cúspide, sem ter passado pelo estágio triconodonte, de três cúspides alinhadas em série. O argumento principal, usado para tal negativa, era o de que não se conhecia qualquer estágio intermediário entre o dente triconodonte e o dente tituberculado dos Pantotheria. Parrington (1971) diz, porém, que "este argumento perdeu sua força, seja pela demonstração da variação dos diferentes graus de angulação das cúspides de simetrodontes como *Kuehneotherium* e *Tinodon*, seja pela probabilidade de que os anfilestinos (Amphilestinae), há muito classificados como triconodontes, têm, de fato, cúspides anguladas. Pesa também contra tal idéia o fato de que nenhum dos cinodontes triássicos conhecidos tenham dentes pós-caninos monocuspidados e que os únicos teriodontes do Triássico com dentes de tal tipo, alguns Therocephalia do Triássico inferior, sejam inadequados para ancestrais dos mamíferos."[55]

Spalacotherium Owen, 1854. Dentes inferiores em número de 3(?) I, 1 C, 3 P, 7 M x 2 = 28, aproximadamente. Pré-molares recurvados e assimétricos; molares mais altos que longos, com cíngulo externo. Apófise coronóide inclinada num ângulo de aproximadamente 60°,

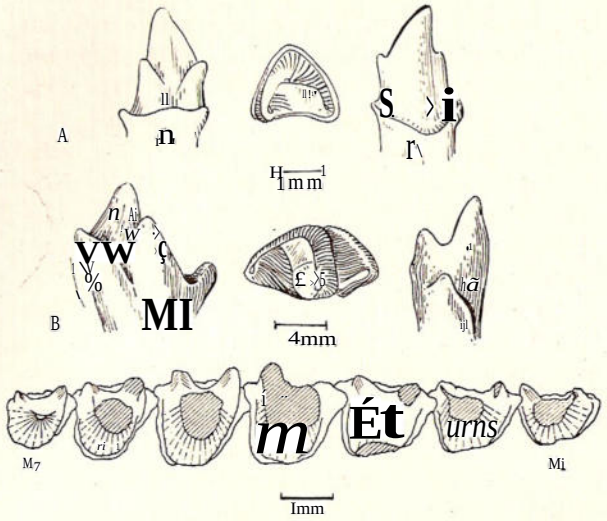


Fig. 99 – Dentes de simetrodontes e eupantotérios. *A*, *Spalacotherium tricuspidens* Owen, do Jurássico superior da Inglaterra. Molar superior esquerdo, visto (da esquerda para a direita) de suas faces lingual, oclusal e aboral. *B*, *Amphitherium prevosti* Meyer, do Jurássico médio europeu. M5 direito, visto (no mesmo sentido) de suas faces lingual, oclusal e posterior. *C*, *Spalacotherium* sp.. Vista coronal dos quatro molares inferiores direitos, muito desgastados (*A* e *B*, segundo Simpson; C, de Parrington).

em relação ao bordo alveolar da mandíbula (*S. tricuspidens* Owen). Purbequianense da Inglaterra (Figs. 95-*D* e 99-*A* e *C*).

Tinodon Marsh, 1879, da Formação Morrison, Wyoming, Estados Unidos, assemelha-se muito a *Spalacotherium*, de que se diferencia apenas por pequenos detalhes estruturais dos dentes e da mandíbula cuja apófise coronóide é alargada, não estreita e inclinada, como em *Spalacotherium*, formando ângulo reto com o bordo alveolar (*T. bellus* Marsh) (Fig. 95-*E*).

Peralestes Owen, 1871, por longo tempo, de posição sistemática incerta, foi definitivamente classificado por Simpson (1928) nesta família. Baseia-se em dentes molares superiores, do Purbequianense da Inglaterra, que podem ser, talvez, os molares superiores de *Spalaçotherium*, até agora conhecido apenas por sua mandíbula e dentes inferiores. Os molares são em número de seis, de coroa assimetricamente triangular, cada qual com alta cúspide interna e cúspides accessórias ântero- e póstero-internas pequenas, circundadas por cíngulo externo (*P. longirostris* Owen).

Eurylambda Simpson, 1929, é outro gênero do Jurássico superior norte-americano, assim como *Spalacotheroides* Patterson, 1955, do Texas, cujos molares superiores apresentam estreita semelhança com os de *Peratherium*, sendo muito afim com *Spalacotherium* por seus molares inferiores que são, porém, mais curtos, relativamente à largura. *Spalacotheroides bridwelli* Patterson baseia-se num ramo mandibular esquerdo, com um molar preservado.

Família Amphidontidae Simpson, 1925. Um gênero aberrante, *Atnphidon* Simpson, 1925, da Formação Morrison, Wyoming, Estados Unidos, constitui o tipo desta família. Os molares são de contorno subtriangular, com uma só cúspide funcional, sendo as duas outras cúspides, comuns à ordem, ausentes ou representadas provavelmente por carenas dos bordos cortantes da cúspide principal. Outro gênero, *Manchurodon* Yabe & Shikama, 1938, representa a família no Cretáceo inferior (série Husin) da Manchúria meridional. A estrutura e o modo de oclusão de seus dentes dão a impressão de que os Symmetrodonta tinham hábitos carnívoros. A espécie *M. simplicidens* Yabe & Shikama baseia-se num ramo mandibular, com oito dentes da série pré-molo-molar preservados.

BIBLIOGRAFIA

KERMACK, K. A. & MUSSETT, F. – 1959 – The first mammals. *Discovery*, 216.

KERMACK, D. M., KERMACK, K. A. & MUSSETT, F. – 1968 – The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *J. Linn. Soc.* (Zool.), *47*: 407.

PARRINGTON, E. R. – 1971 – On the upper Triassic mammals. *Philos. Trans. Royal Soc. London*, *261*: 231-272.

PATTERSON, B. – 1955 – A Symmetrodont from the early Cretaceous of northem Texas. *Fieldiana: Zoology 37*: 689-693.

PATTERSON, B. – 1956 – Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. *Fieldiana: Geol.*, *13* (1): 1-105.

PIVETEAU, J. – 1961 – Syfnmetrodonta, Eupantotheria. *In* "Traité de Paléontologie", dir. J. Piveteau, *VI* (1): 572-584. Masson &Cie., Paris.

SIMPSON, G. G. – 1928 – *A Catalog of the Mesozoic Mammalia*. . . Brit. Mus. (N. H.), X: 215 pp., 12 est.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli Amer. Mus. Nat. Hist.*, *85*: XVI – 350 pp.

YABE, H. & SHIKAMA, T. – 1938 – A new Jurassic Mammalia from south Manchúria. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, *14*: 353-357.

ZITTEL, K. A. von – 1925 – *Text-hook of Paleontology*, rev. por M. Schlosser, III: 32-34. MacMillan & Co., Ltd. London.

Infraclasse Metatheria Hwcley, 1880

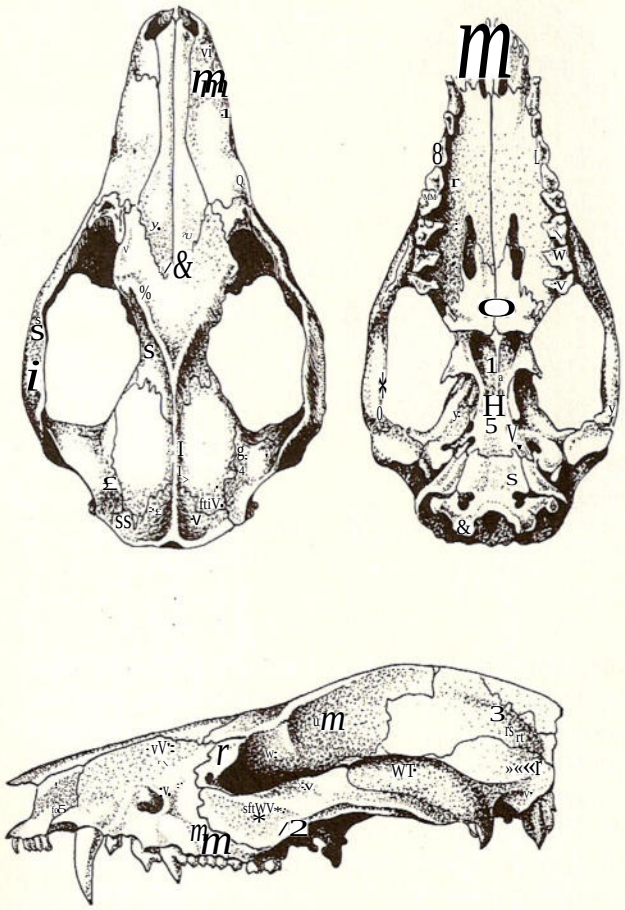


Fig. 100 – Crânio de *Didelphis marsupialis*. Em cima: vistas dorsal (à esquerda) e palatina (à direita). Embaixo: vista lateral (segundo original de Grasse).

Ordem MARSUPIALIA Illiger, 1811

Mamíferos estruturalmente primitivos, terrestres, arborícolas, fossadores, vivíparos ou, melhor, ovo-vivíparos, de dentição monofiodonte imperfeita (apenas um dente de leite é funcional), completa, heterodonte, muito variável, estruturalmente primitiva e semelhante em alguns aspectos à dos herbívoros e roedores e, em outros, às dos insectívoros e carnívoros. O número de incisivos varia da pré-maxila para a mandíbula, podendo atingir a cinco, e o dos molares a quatro (Fig. 103).

O esqueleto apresenta caracteres arcáicos, variáveis segundo o modo de vida adotado pelo grupo respectivo. No crânio (Fig. 100), em geral, a caixa cerebral é pequena, a região facial, longa; o palato é, geralmente, perfurado por múltiplos forames, mais ou menos amplos; a arcada zigomática é completa, com o jugal muito desenvolvido, prolongando-se posteriormente até o rebordo da fossa glenóide; o basiesfenóide é perfurado, para a passagem das carótidas internas. A bula timpânica é formada, em grande parte, pelo alisfenóide, sendo limitada posteriormente pelo exocipital, enquanto sua região mediana é, em sua maior parte, constituída pelo petromastóide, ficando a constituição do soalho da região mediana da cavidade e do recesso timpânico, quando este é presente, a cargo do esquamosal. O osso timpânico, nos grupos estruturalmente mais arcáicos, não se solda aos outros ossos da respectiva cavidade, apresentando-se sob a forma de ferradura, em posição vertical, enquanto nos demais grupos, ele se solda ao esquamosal, mastóide e alisfenóide, tomando a forma anular, mais ou menos completa. Na mandíbula, o ângulo é quase sempre caracteristicamente dobrado para dentro e um tanto para cima (Fig. 101). O resto do esqueleto apresenta também peculiaridades características, entre as quais salientamos a presença, na extremidade anterior do púbis, junto à respectiva sínfise, de dois ossos longos e delgados, um tanto vareti-

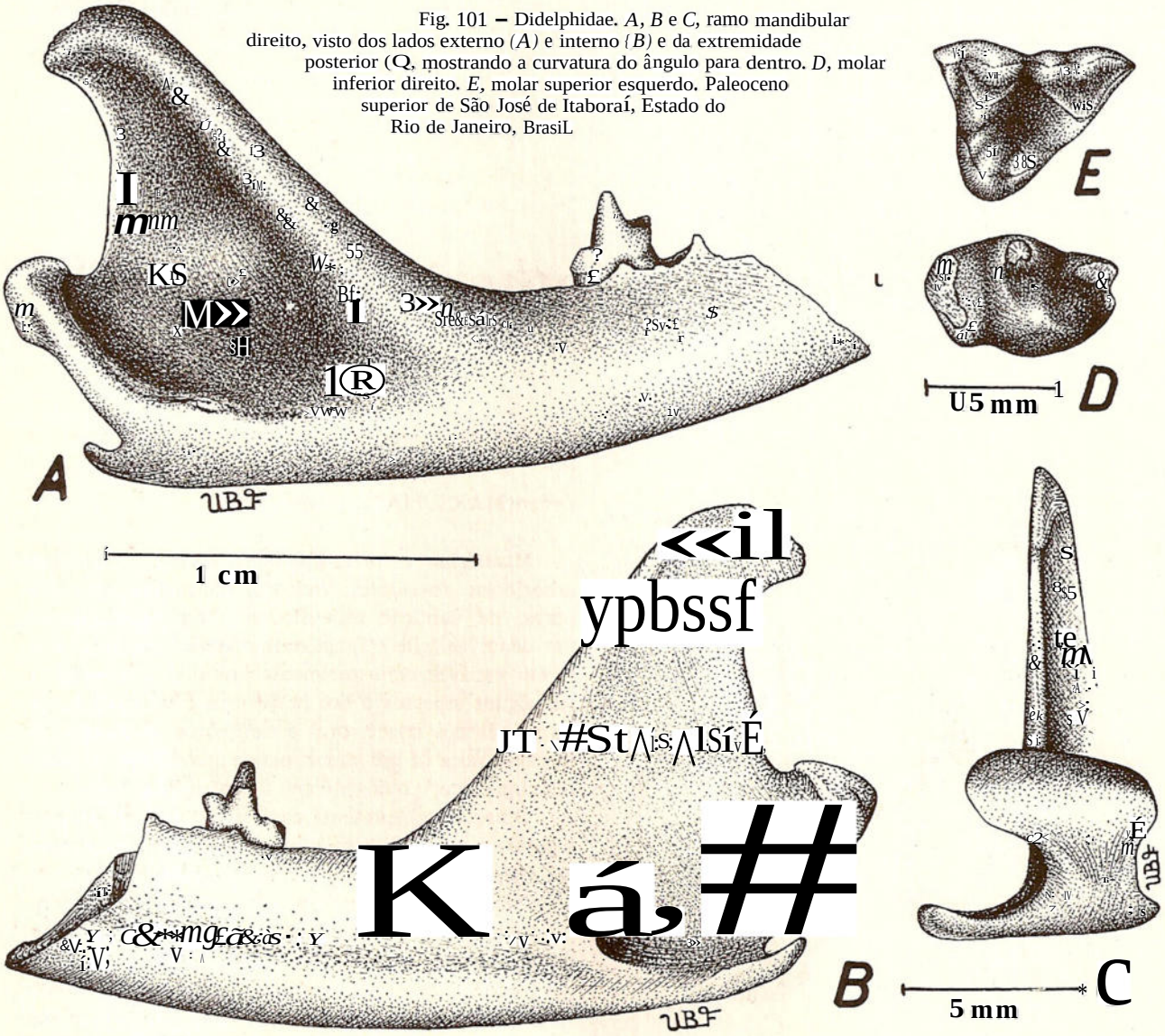


Fig. 101 – Didelphidae. *A*, *B* e *C*, ramo mandibular direito, visto dos lados externo *(A)* e interno *(B)* e da extremidade posterior (Q, mostrando a curvatura do ângulo para dentro. *D*, molar inferior direito. *E*, molar superior esquerdo. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, BrasiL

formes, dirigidos para a frente (ossos marsupiais), ossos estes presentes em indivíduos de ambos os sexos e, apesar disto, considerados por alguns autores como sustentáculos da bolsa marsupial (Figs. 102 e 103).

Origem e dispersão. Os Didelphidae, considerados por Simpson e outros, com boas evidências morfológicas e geológicas, como o tronco de origem dos grupos marsupiais subsequentes, são conhecidos na América do Norte desde o Cretáceo médio mais inferior (Albianense) (*Holoclemensia).* Segue-se-lhe ali *Alphadon*, com diversas espécies do Cretáceo superior, que pode ter descendido de *Holoclemensia* ou de gênero talvez intimamente afim com o mesmo. Diversos outros gêneros (*Pediomys, Delphodon, Thlaedon, Glasbius* e outros são conhecidos no Cretáceo superior (Pediomyinae, Thlaeodontinae e Glasbiinae). A subfamília típica (Didelphinae) é representada ali desde o começo até os meados da Era Cenozoica (Paleoceno ao Mioceno) pelo gênero *Peratherium*, também presente na Europa de então, onde é o único marsupial conhecido, imigrante esporádico da América do Norte, quando estak ainda se achava intimamente unida ao continente eurasiático, nos tempos do Espanarcianense (Eoceno inferior). Do Mioceno em diante, não há evidência da presença do grupo em ambos os blocos continentais setentrionais, de modo que podemos aceitar como provável a hipótese de que os marsupiais já estavam extintos de ambos os lados do Atlântico Norte a partir dos tempos do Terciário médio. A espécie norte-americana recente, *Didelphis virginiana*, foi provavelmente introduzida ali por movimento migratório, procedente da América do Sul, depois da restauração da liga-

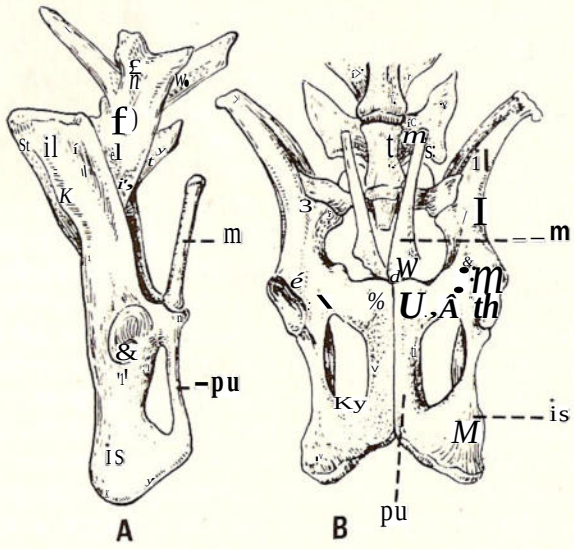


Fig. 102 – Bacia (pélvis) de marsupial (*Perameles*, da Austrália e Tasmânia). *A*, vista lateral. *B*, vista ventral. *il*, ílio; *is* ísquio, *m*, osso marsupial (epipubis); pw, púbis (segundo Elftman).

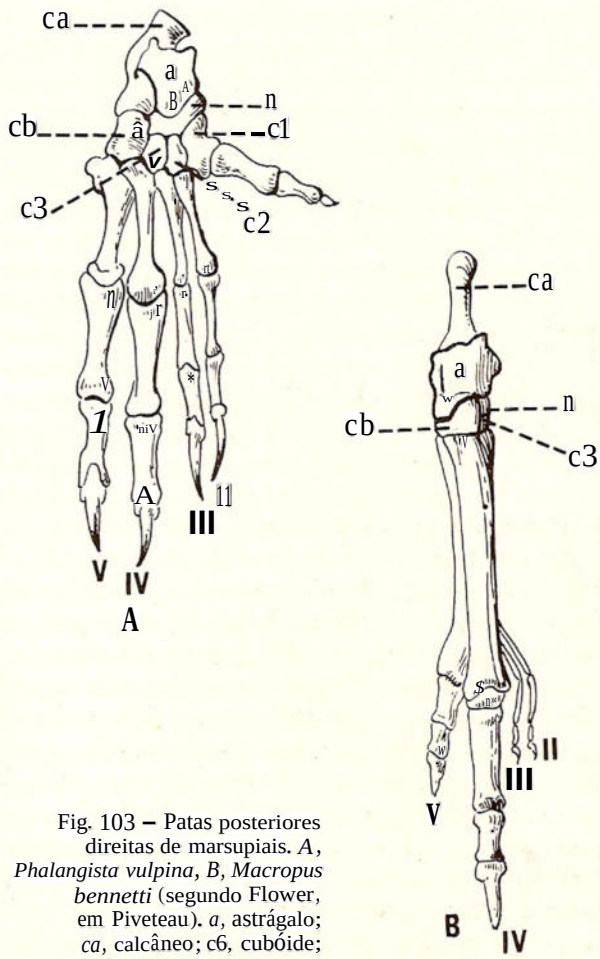


Fig. 103 – Patas posteriores direitas de marsupiais. *A*, *Phalangista vulpina*, *B*, *Macropus bennetti* (segundo Flower, em Piveteau). *a*, astrágalo; *ca*, calcâneo; c6, cubóide; *cl*, *c2* e *c3*, cuneiformes; *n*, navicular. II – V, dedos.

ção direta entre os dóis blocos continentais americanos (talvez por reemergência do istmo centro-americano) que estivera interrompida desde o Cretáceo superior ou do Paleoceno até o Plioceno, segundo demonstra a fauna sul-americana típica, do Terciário.

Até a publicação de nosso primeiro trabalho sobre os marsupiais fósseis do Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí, Brasil, pouco se conhecia do arquivo paleontológico deste grupo na América do Sul. *Coóna*, pequeno didelfídeo, pouco maior que o recente *Marrnosa*, era então o único didelfino sul-americano bem identificável, anterior ao Oligoceno (Colhue-huapiense).

A aparente ausência ou, talvez melhor dizendo, escassez dos Didelphidae, particularmente dos Didelphinae, na América do Sul antes do Plioceno e também o aparentemente súbito aparecimento dos mesmos no Araucanense (Plioceno inferior) da Argentina (*Paradidelphis, Ciadodidelphis*) induziu alguns autores (McGrew, 1937, p. 451; Riggs & Patterson, 1939, p. 145) a considerar os didelfídeos sul-americanos modernos como descendentes de formas do Terciário norte-americano, que teriam atingido a América do Sul no fim do Terciário, quando a ligação terrestre com a América do Norte teria sido reestabelecida ou durante a época do Mioceno, como saltadores de ilhas, mesmo considerando a provável ausência de marsupiais na América do Norte desde os tempos do Terciário médio.

A presença de *Coóna* no Eoceno inferior (Casamaiorense) e dos gêneros mais antigos do grupo, assim como dos microbiotérios, hoje também classificados como didelfinos, no Eoceno (*Ideodelphis*) *e* no Oligo-Mioceno (*Microbiotherium*) da Argentina, e particularmente dos numerosos e variados gêneros fósseis de didelfídeos no Paleoceno superior de Itaboraí, não somente torna claro que os didelfídeos são muito antigos na América do Sul, onde são sabidamente presentes desde o começo do período Terciário, pelo menos, como também que eles eram então representados no mesmo continente por um número significativamente maior de gêneros que na fauna sul-americana moderna.

Uma tão grande diversidade do grupo no Paleoceno superior de uma pequena bacia calcárea (Itaboraí), talvez simples amostragem de uma fauna tropical ainda mais rica, toma plausível a hipótese de que os didelfídeos vinham já de longa história evolutiva na América do Sul antes do começo da Era Cenozoica, isto é, desde o período Cretáceo, remontando mesmo até ao Cretáceo médio ou inferior.

Acrescente-se a isto o fato de que os marsupiais Caenolestoidea já estavam também presentes na América do Sul nos tempos do Riochiquense. *Epidolops*, polidolopídeo do Paleoceno superior de Itaboraí, Brasil, embora apresentando caracteres estruturais primitivos, já possuía todas as particularidades típicas de sua família

(Polydolopidae) cuja existência marcou o Terciário sul-americano até os tempos do Eoceno ou, no máximo, do Oligoceno inferior (Deseadense) (Pascual, comunicação verbal). Tal fato é indicativo de longa história evolutiva da família antes do Paleoceno superior, o começo da qual, partindo provavelmente de um didelfídeo ancestral, poderia muito bem ter começado nos tempos do Cretáceo superior, pelo menos. Relativamente aos Borhyanidae, parece-nos mais provável que eles tenham surgido do tronco didelfídeo durante o Paleoceno médio ou inferior, no máximo. *Patene*, borhienídeo primitivo do Riochiquense da América do Sul, mostra ainda afinidade muito grande com os didelfídeos, o mesmo podendo dizer-se de *Eobrasilia*, também do Riochiquense de Itaboraí. *Jschyrodidelphis*, embora classificado como didelfídeo, por seus caracteres conhecidos, exibe modificações estruturais que poderiam muito bem estar presentes num borhienídeo primitivo ou num didelfídeo de transição entre os didelfídeos e os borhienídeos.

Três outras famílias sul-americanas conhecidas, extintas, Groeberiidae, do Oligoceno ou Deseadense, Necrolestidae, do Mioceno inferior ou Santacruzense, e Argyrolagidae, do Plio-Pleistoceno da Argentina, são grupos aberrantes, certamente originados na América do Sul, a partir de marsupiais pré-existentes dos grupos supraconsiderados.

Gashtemia Simpson, 1937, gênero de afinidades supragenéricas incertas, como alguns outros fósseis sul-americanos, primitivos, talvez venham ainda a definir-se como marsupiais, quando melhor conhecidos.

Quanto aos marsupiais da Austrália, isolada do resto do mundo, entre os oceanos Índico e Pacífico, desde os tempos do Cretáceo, pelo menos, são ali representados pelos Phalangeroidea, herbívoros e insectívoros, Dasyuroidea, carnívoros, e Perameloidea, insectívoros e onívoros. Entre os falangeróides, os falangerídeos são conhecidos desde o Plioceno (*Wynyardia)* até o Recente (diversos gêneros, alguns extintos), e os dasiuróides desde o Pleistoceno (*Dasyurus, Thylacinus* e outros gêneros recentes e *Glaucodon*, extinto) até o Recente. Os peramelóides, também presentes na Nova Guiné, são sobreviventes do Pleistoceno.

A presente distribuição dos marsupiais em continentes hoje antípodas (América, principalmente América do Sul, e Austrália e ilhas adjacentes) já suscitou diversas hipóteses de origem e dispersão do grupo.

Segundo Simpson (1939, 1969, 1970), a América do Norte teria sido a área de origem e primeira maior radiação dos marsupiais, a partir de eupantotérios do Jurássico superior, que poderiam ter sido também ancestrais dos euterianos.

Partindo da América do Norte, didelfóides primitivos, de aspecto generalizado, ter-se-iam dispersado, a partir dos tempos do Cretáceo superior, para a América do Sul, provavelmente sobre balsas naturais ou saltando de ilha em ilha (se tivermos como provável que a conexão terrestre entre a América do Norte e a do Sul estivesse então interrompida ou submersa), e para a Austrália, através do estreito de Bering e da Ásia oriental, para o sul, ao longo das praias costeiras do Pacífico, num tempo em que a Austrália ainda estivesse ligada à Ásia por alguma faixa terrestre (velha idéia) ou, mais provavelmente, por migração passiva (em balsas naturais, por exemplo), por sobre a ampla extensão de águas oceânicas, intercomunicantes dos oceanos Índico e Pacífico e intercaladas entre o sul da Ásia e a Austrália, num tempo em que os primeiros mamíferos placentários ainda não existissem ou fossem, pelo menos, muito raros e diminutos.

A objeção maior contra esta teoria de dispersão marsupial, relativamente à Austrália, reside na completa ausência de restos fósseis de animais deste grupo nos depósitos paleontológicos da Ásia. Clemens (1968, p. 115), favorável a tal teoria , escrevendo sobre os fósseis de tetrapodos (dinossauros e pequenos mamíferos euterianos, primitivos), encontrados na Formação Djadochta (areias depositadas pelo vento) em Baun-Dzak, Mongólia (Cretáceo superior), diz que aquela fauna inclui tanto multituberculados (*Djadochtatherium*, afim com os Ptilodontidae do Cretáceo superior da América do Norte), como placentários (Insectivora: *Deltatheridium* e seus afins, *Zalambdalestes*), mas nenhum marsupial. "A amostra — aduz ele — é agora bastante volumosa, para dar força à sugestão de que marsupiais não eram presentes na região da Mongólia ao tempo da deposição dos sedimentos em que a coleta foi feita". Mas como o Cretáceo continental asiático e os depósitos do Cenozoico mais inferior da região, acumulados em bacias rasas, entre as regiões montanhosas adjacentes, são limitados em área e prejudicados em favor de lugares bem afastados das regiões costeiras, então, Clemens (op. cit., p. 15) pensa que não há, no momento, meio de verificar a sugestão de que marsupiais fossem presentes nas faunas contemporâneas das terras baixas, costeiras, da Ásia, que provavelmente propiciavam ambiente natural mais favorável à sua existência. A conclusão de Clemens é a de que "marsupiais podem ter atingido as costas do sudeste asiático no Cretáceo ou no Cenozoico mais inferior por dispersão através do estreito de Bering e, em seguida, em direção ao sul, ao longo da praia do Pacífico". Partindo do sudeste asiático, membros do tronco marsupial primitivo poderiam ter atingido a Austrália, atravessando a extensão marítima que a separa do sul da Ásia, como já teriam feito antes, atravessando o estreito de Bering, da América do Norte para a Ásia, se tal teoria vier a ser confirmada. Ao argumento de que a Austrália deveria estar provavelmente muito mais afastada da Ásia nos tempos do Cretáceo do que hoje, talvez ainda em contato com a

Austrália, então (Le Pichon, 1968), Clemens opõe a conclusão de Andely-Charles (1966), de que não há evidência de deriva continental, alterando as relações de distância da Ásia com a Austrália desde, pelo menos, do Triássico superior e que a retirada do mar que separa o sudeste asiático da Austrália, começada no fmi do Paleozoico, teria atingido seu máximo nos tempos do Jurássico inferior, idéia esta que, por sua vez, nos parece carente de provas irrefutáveis. Segundo a maioria dos autores modernos, dedicados ao estudo da teoria da deriva continental, hoje aceita quase universalmente, a Austrália nunca esteve em contato com a Ásia, de que sempre esteve separada por barreira marítima de considerável extensão. Pelo contrário, ela ter-se-ia separado da Antártica oriental nos tempos do Cretáceo superior e derivado para o nordeste até atingir sua posição relativa atual. A Antártica ocidental estaria então ligada ao extremo meridional da América do Sul, enquanto a África, já desligada do complexo da Gondwana, derivava para o norte, ao encontro da Eurásia (Laurásia).

A teoria que considera os marsupiais australianos e sul-americanos como derivados de um só tronco didelfóide primitivo, de aspecto generalizado, é geralmente aceita hoje. Na Austrália, tal tronco primitivo foi muito provavelmente imigrante. Que dizer a respeito dos marsupiais sul-americanos? Tal questão será considerada adiante.

Clemens (1966, p. 114), em seu sumário de conclusões sobre as afinidades filogenéticas dos marsupiais da fauna local da Formação Lance, Wyoming, (Cretáceo superior), considera os Didelphidae - Didelphinae do gênero *Alphadon* como os ancestrais prováveis dos didelfinos do Terciário, sendo os Pediomyinae e os outros subgrupos colaterais, do Cretáceo superior, considerados por ele como extintos no fim do Cretáceo, sem deixar descendentes.

Tendo comparado a dentição de alguns dos marsupiais australianos com a dos marsupiais do Cretáceo superior norte-americano, Clemens (1968, p. 5) afirma que tais comparações demonstram que os marsupiais australianos poderiam ter derivado de raiz composta de animais com dentições semelhantes à de *Alphadon.*

A conclusão semelhante chega Clemens (1968, pp. 20-21) relativamente aos didelfídeos fósseis do Paleoceno superior de Itaboraí, Brasil. No que concerne aos marsupiais borhienídeos, caroloameghiníideos e cenolestídeos, pensa ele que seja mais provável que os mesmos sejam autóctones na América do Sul, como descendentes de um ou mais didelfinos imigrantes, infimamente afins com as espécies de *Alphadon*, representadas na fauna local da Formação Lance. Parece-nos, porém, muito provável que borhienídeos e cenolestídeos, pelo menos, tenham se originado na América do Sul a partir de didelfídeos especializados *(Eobrasilia/ Ischyrodidelphis* ou mais provavelmente de didelfídeos primitivos mais antigos, no que tange aos borhienídeos; *Derorhynchus*, por exemplo, no que respeita aos cenolestídeos) do Paleoceno do mesmo continente.

Hoffstetter (1971, pp. 130-134), como a maioria dos autores modernos, direta ou indiretamente envolvidos na questão, seguindo Simpson e outras autoridades indiscutíveis na matéria, é também favorável à idéia de uma origem norte-americana para os marsupiais, também defendida por Patterson & Pascual (1968).

Hoffstetter, porém, não segue a teoria corrente de uma origem norte-americana, transasiática, para os marsupiais australianos. Em sua opinião, como na da maioria dos autores presentes, a América do Norte é a área mais plausível de origem e primeira dispersão dos marsupiais, embora considerando que a América do Sul e mesmo a Antártica possam também ser aceitas, com menor grau de plausibilidade, como possíveis berços de origem do grupo. Partindo da América do Norte, a dispersão do grupo, começada nos tempos do Cretáceo superior, teria ocorrido em duas direções diferentes: América do Sul, no fim do Cretáceo, e Europa, uma incursão discreta (*Peratherium*), durante o Eoceno inferior. Relativamente à Austrália, Hoffstetter pensa que seus marsupiais poderiam ter resultado de migração começada na América do sul, via Antártica, num tempo em que a América do Sul, a Antártica e a Austrália estivessem ainda diretamente interligadas ou muito mais aproximadas entre si (Cretáceo) do que estão hoje.

Reig (1968) verificou que uma origem sul-americana para os marsupiais já foi postulada por diversos autores, como por exemplo Ameghino, Sinclair, Osbom, Sarasin, Anderson, von Huene e outros. Parece-nos que Kurtén (1967) foi o último autor a defender a hipótese de origem meridional para o grupo, em algum lugar da Terra da Gondwana, de onde marsupiais primitivos teriam enviado representantes para a América do Norte durante o Cretáceo. Simpson (1971, p. 106) comenta, com razão, que tal hipótese ainda não pode ser provada ou contestada cientificamente.

Em nossa opinião, em vista do que hoje se conhece a respeito da deriva continental e suas relações com fatos geológicos e paleontológicos comprovados, podemos considerar a América do Sul, muito confiantemente, como o continente de origem e primeira dispersão dos marsupiais, pelo menos (Fig. 104).

É fato que o grupo é conhecido na América do Norte desde o Albianense e que didelfóides primitivos sejam muito diversificados no Cretáceo superior do mesmo continente. Por outro lado, o grupo ainda não é seguramente conhecido na América do Sul ou em qualquer outra parte antes do começo do Cenozoico (os dentes fósseis de didelfídeos de Laguna Mayo, Peru, descritos por Sigé, 1968, e pelo mesmo atribuídos ao Cretáceo

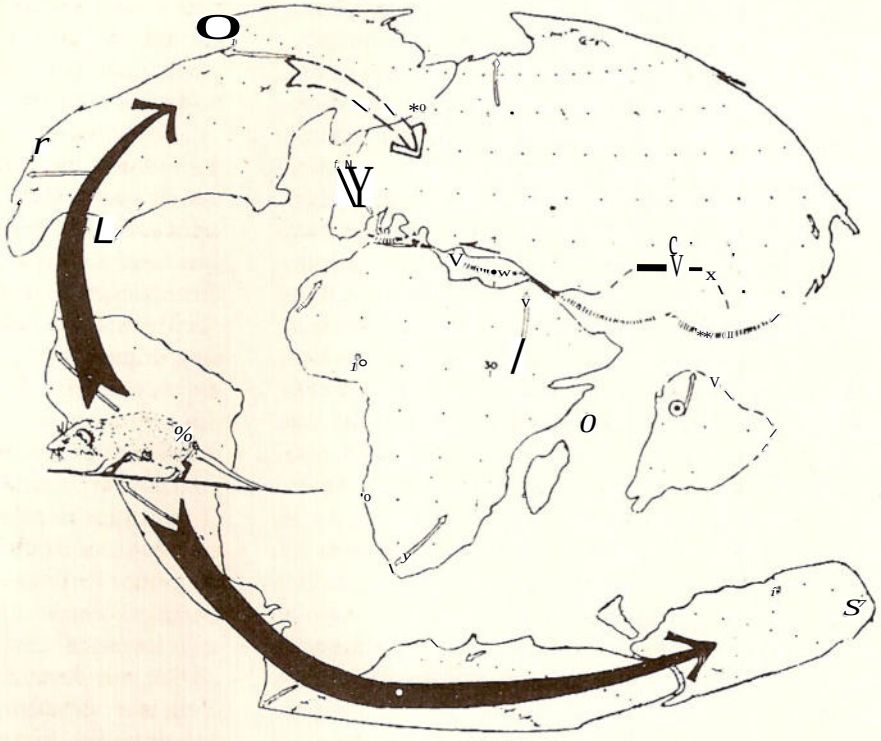


Fig. 104 – As presentes evidências paleontológicas, referentes aos répteis fósseis Synapsida-Therapsida e à antiguidade geológica dos marsupiais na América do Sul, sugerem fortemente a possibilidade de ter sido este continente a região de origem dos marsupiais. Partindo da América do Sul, marsupiais primitivos, de aspecto didclfóide generalizado, ter-se-iam dispersado para a America do Norte nos tempos do Cretáceo inferior e, dali, para a Europa, em movimento migratório esporádico, nos tempos do Eoceno inferior. Por outro lado, deixando a América do Sul, via Antártica, eles teriam atingido a Austrália, no Cretáceo médio ou inferior. Os modernos conceitos sobre a deriva continental apoiam tal hipótese.

superior, não estão ainda seguramente datados, em vista do aspecto terciário dos outros restos de mamíferos fósseis do mesmo depósito, a despeito de suas estreitas semelhanças estruturais com *Alphaclon*. Mas tal evidência negativa, relativamente à América do Sul, pode sermais aparente do que real, visto que depósitos cretácicos são ainda pouco conhecidos neste continente, em contraste com o que se conhece na América do Norte, onde o campo geológico vem sendo muito intensa e extensivamente explorado desde as últimas décadas do século XIX, pelo menos.

Como afirma Kurtén (1969, p. 58), o fato de que um dado grupo de mamíferos seja encontrado em depósitos mais antigos, na América do Norte do que alhures, não implica necessariamente que o grupo em consideração tenha se originado ali. Sua ausência de depósitos fósseis mais antigos de outras regiões pode simplesmente refletir o fato de que conhecemos mais a respeito dos mamíferos primitivos da América do Norte que a respeito dos de outras regiões, como a América do Sul, por exemplo.

[44]A América do Sul – como aponta Colbert (1963, p. 253) – foi o centro de evolução de tetrápodes triássicos, como aconteceu com diversas outras regiões continentais, e o desenvolvimento evolutivo de répteis, ali, como na América do Norte, Eurásia e África, foi enriquecido pelos movimentos desses vertebrados dominantes e notáveis, de uma área para outra. Outro fato parece distinguir-se – isto é, que a América do Sul pode ter sido um último refúgio para os cinodontes. . .” Aqui eles persistiram muito além do tempo de seu desaparecimento da cena sul-africana”. A recente descoberta do mais mamaliforme de todos os répteis mamaliformes conhecidos, feita em camadas do Triássico médio do Brasil meridional (*Therioherpeton* Barberena & Bonaparte, 1975, pequeno cinodonte carnívoro, extremamente mamaliforme) confirma a afirmativa supra, de Colbert.

Entre os cinodontes, os Traversodontidae, conhecidos no Triássico médio do Brasil e Argentina e também no Triássico inferior da África, são de particular interesse sob tal aspecto. Crompton & Elenberger (1957), corroborados por Bonaparte, apontam os Cynodontia – Traversodontidae como muito prováveis constituintes do tronco originário dos Ictidosauria Tritylodontidae, do Triássico superior da Eurásia e África do Sul, assim como talvez dos Mammalia Allotheria (Reig, 1968, p. 242). Como os Traversodontidae são conhecidos somente na América do Sul e África, poderíamos supor que sua diferenciação aconteceu no Triássico inferior da Terra da Gondwana, antes do começo do esfacelamento daquele supercontinente, que começou, provavelmente, com a separação da África, em direção ao norte, ao fim do Triássico inferior ou mais tarde, no Triássico.

Em sua descrição preliminar de *Probainognathus*, Reptilia-Synapsida-Cynodontia avançado, recentemente descoberto no Triássico médio da Argentina, com incipiente articulação maxilo-mandibular de tipo mamífero, envolvendo definitivamente uma relação direta entre o

esquamosal e o dentário, além da articulação reptiliana típica, entre o quadrado e o articular, Romer (1969) diz que nenhuma das características estruturais daquele réptil e de seus próximos afins, os Chiniquodontidae sul-americanos, os barra de uma possível posição ancestral aos mamíferos do Triássico superior. "É muito provável — acrescenta Romer — que estejamos lidando com um cinodonte próximo da linha filética dos Mammalia ou, mesmo, participante de tal linha ascendente".

Tudo isso significa que répteis Synapsida, potencialmente aptos a dar origem a formas das categorias mais elevadas do grupo (Ictidosauria, entre elas) e mesmo a mamíferos estruturalmente primitivos, como os marsupiais, por exemplo, através de Theria mais primitivos, ainda em organização (Pantotheria, por exemplo), estavam presentes na América do Sul, como em outras regiões, nos tempos do Triássico.

Em conexão com este fato auspicioso, pode ser acrescentado que pegadas de mamíferos primitivos, presumíveis, foram descobertas em estratos do Cretáceo inferior da província de Santa Cruz, Argentina (Casamiquela, 1961).

A idéia de uma possível origem sul-americana para os marsupiais australianos poderia, talvez, dar-nos uma melhor explanação para as inegáveis semelhanças morfológicas, observadas entre os Caenolestoidea — Polydolopidae, do Terciário inferior da América do Sul, e os Phalangeroidea da Austrália, particularmente *Wynyardia* e *Wyulda*, do Plio-Pleistoceno-Recente. Ride (1962) admite a possibilidade de terem os cenolestóides sido ancestrais dos falangeróides, a despeito de apresentarem estes um "fasciculus aberrans", em seu cérebro, ausente no cérebro dos atuais cenolestídeos, embora acrescentando que comparações embriológicas, concernentes ao sistema dentário de uns e outros pareçam negar a existência de íntima afinidade entre os dois grupos em questão.

Entre as numerosas famílias de marsupiais da Austrália, apenas uma — a dos falangerídeos — é conhecida até agora, embora com dúvidas, no Plioceno daquele continente, a ela referindo-se, com incerteza, o gênero *Wynyardia*, do arenito com *Turritela* de Table Cape, na Tasmânia.

A partir do Plioceno, a distribuição geográfica dos marsupiais era — segundo todas as aparências — a mesma de hoje.

Durante o Pleistoceno, a Austrália foi habitada por grandes marsupiais ungulados, herbívoros, cujo tamanho igualava ao de um rinoceronte. Tais eram os enormes diprotodontes (*Diprotodon*, cujo crânio chegava a atingir um metro de comprimento, e *Nototherium*), do Pleistoceno de Queensland e de Nova Gales do Sul. Na mesma época, ali viviam também marsupiais da extinta família dos tilacoleonídeos (*Thylacoleo*) e das atuais famílias dos dasiurídeos, peramelídeos, falangerídeos (cangurus-ratos), fascolomiídeos (*Phascolomys gigas*, extinto, do tamanho de uma anta) e macropodídeos (cangurus do gênero *Macropus*, ainda vivos, e de outros gêneros, extintos, todos de grande tamanho).

Na América, o grupo dos marsupiais não teria sofrido qualquer modificação, a partir do Pleistoceno. As famílias pleistocênicas americanas (Didelphidae e Caenolestidae) são as mesmas de hoje e os gêneros fósseis do Pleistoceno das cavernas do Brasil e nos depósitos contemporâneos do resto do continente são os mesmos que ainda hoje caracterizam a fauna da América intertropical, afirmativa esta que, em linhas gerais, vale também para as espécies. Como hoje, os didelfídeos se achavam representados, então, na América do Norte (*Didelphis*) e na América do Sul *Didelphis* e seus afins, atuais) e os cenolestídeos, na América do Sul (*Caenolestes*).

Os gêneros sul-americanos atuais pertencem às duas famílias dos Didelphidae (*Didelphis* e seus mais próximos afins) e Caenolestidae (*Caenolestes*, do Equador e Peru).

Da fauna recente da Austrália participam seis famílias de marsupiais, salientando-se entre elas a dos macropodídeos ou cangurus.

Os marsupiais fósseis sul-americanos pertencem aos grupos dos Didelphoidea (Didelphidae, Borhyaenidae e Necrolestidae), Caenolestoidea (Polydolopidae, Caenolestidae e, talvez, Groeberiidae) e Argyrolagoidea (Argyrolagidae), com representantes conhecidos desde o Paleoceno (Didelphoidea e Caenolestoidea) e no Plio-Pleistoceno (Argyrolagoidea).

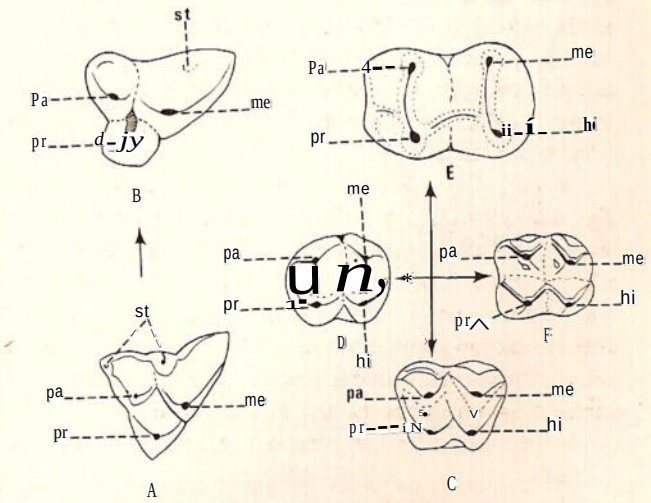


Fig. 105 — Especializações evolutivas dos molares superiores dos marsupiais. *A* e *B*, hábitos carnívoros: *Dasyurus viverrina* (*A*) e *Thylacinus cynocephalus* (*B*); *C*, *D* e *E*, hábitos onívoro-heibívoios: *Petauroides volans* (*Q*, *Trichosurus vulpecula*, com início de estrutura lofodonte (*D*) e *Macropus* sp., de estrutura lofodonte definida (£); *F*, hábitos herbívoros: *Phascolarctos cinereus*, de estrutura selenodonte (segundo Osborn, em Piveteau). *hi*, hipocone; me, metacone; *pa*, paracone; *pr*, protocone; *st*, estilos ou cúspides estilares).

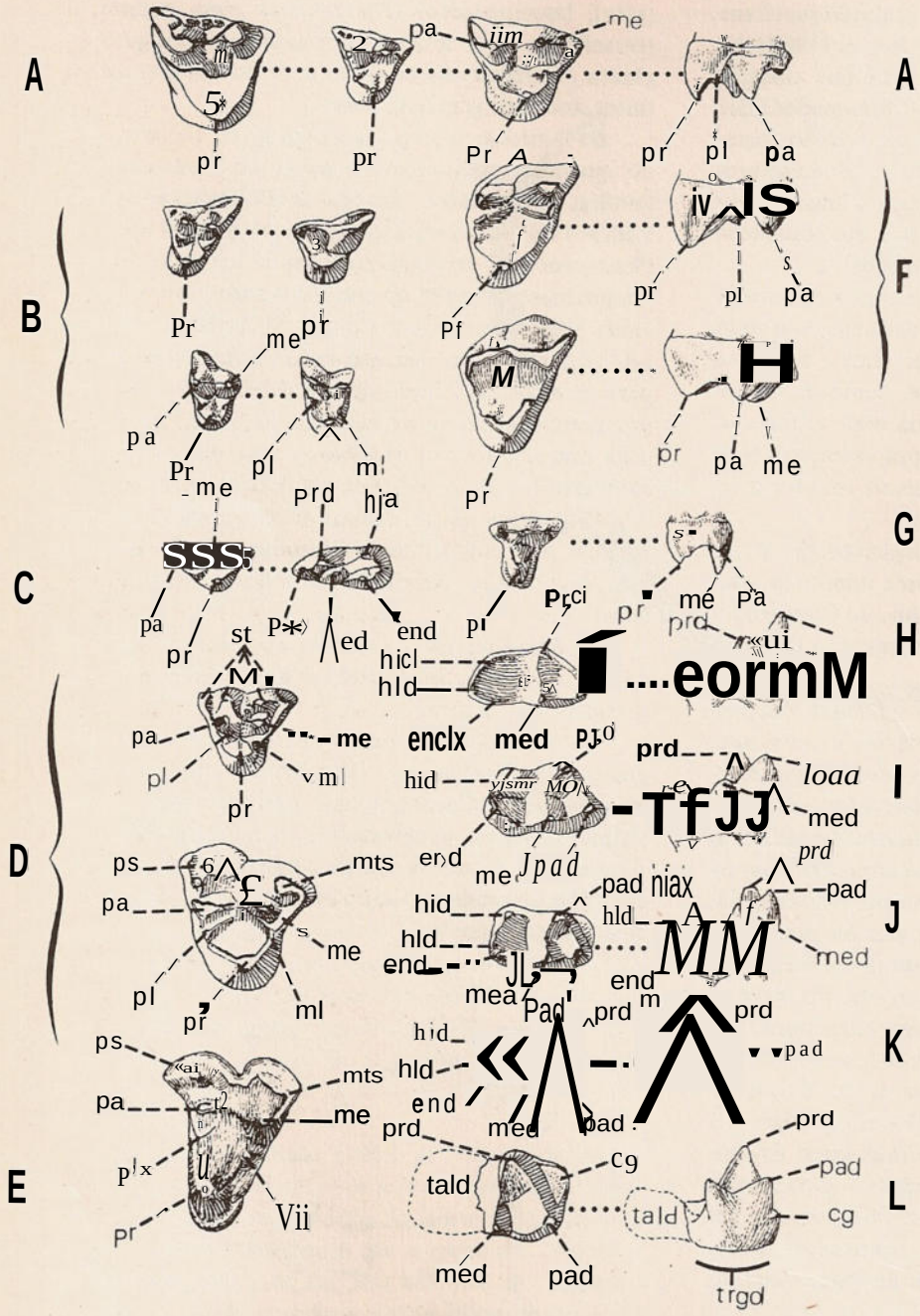


Fig. 106 – Dentes molares superiores e inferiores de marsupiais Didelphidae do Cretáceo superior (Laramie) da América do Norte. *A,* vistas de oclusão e lateral de três molares superiores, provavelmente direitos, de *Protolambda hatcheri* Osborn. *B,* vistas da superfície de oclusão de quatro molares superiores, esquerdos e direitos, de *Pediomys* Marsh. *C,* um molar superior e um molar inferior do lado direito, de *Synconodon sexicuspis* Osborn. *D,* vistas da superfície de oclusão de dois molares superiores, provavelmente esquerdos, de *Ectoconodon petersoni* Osborn. *E,* vista da superfície de oclusão de um molar superior direito de *Didelphodon vorax* Marsh. *F,* vistas da superfície de oclusão e da face anterior de dois molares superiores e da face anterior de dois molares superiores esquerdos de gênero indeterminado. *G,* vistas da superfície de oclusão de um molar ou pré-molar superior de gênero indeterminado. *H,* vista da superfície de oclusão e da face lateral interna de um molar inferior esquerdo de gênero indeterminado. *I,* idem, de dois molares inferiores esquerdos, idem; /, idem, de um molar inferior esquerdo, idem. *K,* idem, idem, idem. *L,* idem, de um molar inferior esquerdo de *Pediomys* Marsh, incompleto. *hi, hid,* hipocone e hipocônido; *me* e *med,* metacone e metacônido; *ml,* metacônulo. *pa* e *pad,* paracone e paracônido. *pl,* paracônulo; *pr* e *prd,* protocone e protocônido; *ps,* parastilo; *hld,* hipoconulido; *mts,* metastilo; *end,* entocônido (segundo Osborn).

Superfamília DIDELPHOIDEA Osborn, 1910

Marsupiais de pequeno tamanho, com 5/4-3 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M, incisivos (I) reduzidos, caninos (C) fortes, pré-molares (P) simples, cortantes ou um tanto obtusos, molares (M) superiores com cíngulo externo elevado ao nível da superfície triturante da coroa e provido de estilos ou dentículos marginais bem definidos, em número máximo de cinco, trigono completo, hipocone ausente (assim como o entocone); molares inferiores com trigonido completo, geralmente mais alto que o talonido, e talonido com bacia bem escavada e hipoconulido quase interno, aproximado do entocônido (Figs. 105 e 106).

Os restos fósseis de animais deste grupo são, em sua grande maioria, fragmentários, consistindo principalmente de partes de maxilas e mandíbulas, com ou sem dentes, e dentes isolados.

Família Didelphidae Gray, 1821. Dentes da série pré-molo-molar de cúspides mais ou menos aguçadas, os pré-molares mais ou menos cortantes ou triturantes. Mo-

lares superiores um tanto assimétricos, com as cúspides principais do trigono bem desenvolvidas e amplo cíngulo externo, elevado ao plano da superfície da coroa e provido de cúspides estilares (estilos) mais ou menos fortes e em número máximo de cinco; protocônulo e metacônulo mais ou menos desenvolvidos ou ausentes. Dentes inferiores do tipo tubérculo-sectorial, com trigonido bem constituído, mais alto que o talonido, hexacuspidados. Cretáceo médio-inferior ao Recente.

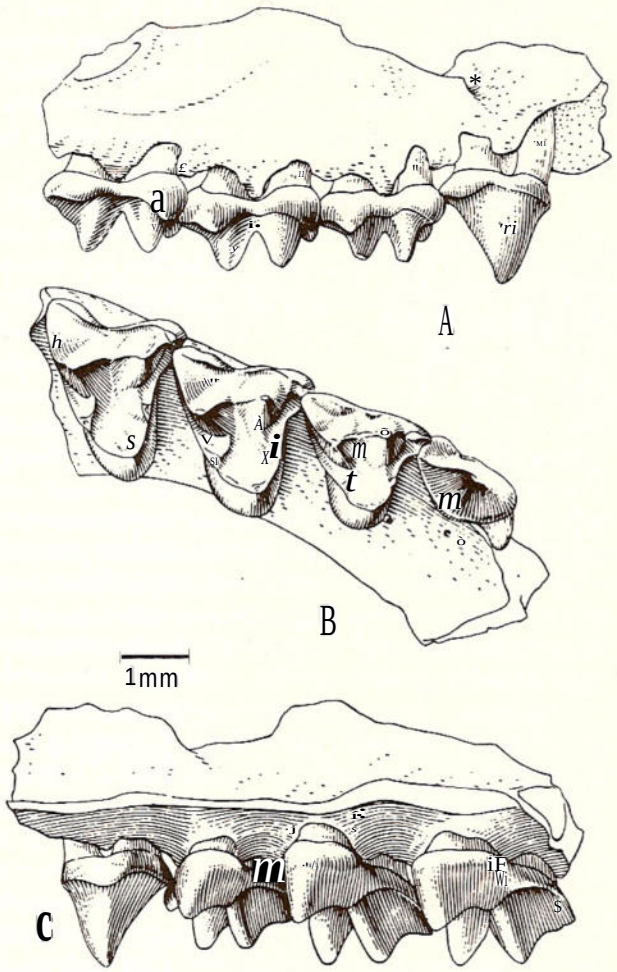


Fig. 107 – *Pediomys cooki* Clemens. Fragmento de maxila direita com P^3 e M^{1-3}, em vistas aboral (A), oclusal (*B*) e oral (C (de Clemens).

Subfamília Pedyomiinae Simpson, 1927. Didelfídeos de tamanho variável entre pequeno e grande. Molares superiores com paracone e metacone subiguais, os M^{1-3} com cíngulo externo estreito ou ausente externamente ao paracone, prolongado anteriormente num esporão (parastilo) agudo e oblíquo, em relação ao paracone-metacone. Paracônulo e metacônulo presentes. Segundo estilo (B) ausente ou rudimentar; estilos A e D comumente presentes; o estilo C, quando presente, mais fraco que o D. Cretáceo superior da América do Norte.

O gênero *Pediomys* Marsch, 1889, do Cretáceo superior (Formação Lance) de Wyoming, é o tipo da subfamília, sendo conhecido por molares isolados e por fragmentos de maxilas com dentes. Além do paracônulo, há também um metacônulo, sendo o amplo cíngulo externo provido de cinco estilos (A,B,C,D,E), em seus molares superiores. Cinco espécies conhecidas, entre elas *P. elegans* Marsh e *P. hatcheri* (Osborn). *P. exiguus* Fox, 1971, é uma pequena espécie do Cretáceo superior da Formação Milk River, Alberta, Canadá (Figs. 106-L e 107).

Ao gênero *Aquiladelphis* Fox, 1971, pertencem pediomiinos de tamanho médio a grande, do Cretáceo superior, estágio Aquilan, da mesma formação. *A. incus* Fox, 1971, cujos molares apresentam amplas superfícies de oclusão. Os pré-molares são fortes, mas não bulbosos. Outra espécie, de menor tamanho (*A. minor* Fox, 1971), procede também da mesma Formação Milk River.

Eodelphys Matthew, 1916 (Fig. 108), conhecido por sua mandíbula com dentes e fragmentos de crânio, é do Cretáceo superior.

Nyssodon, Euangelistes e *Cimolestes*, todos de Simpson, antes classificados aqui, são, na verdade, mamíferos euterianos (Insectivora ?).

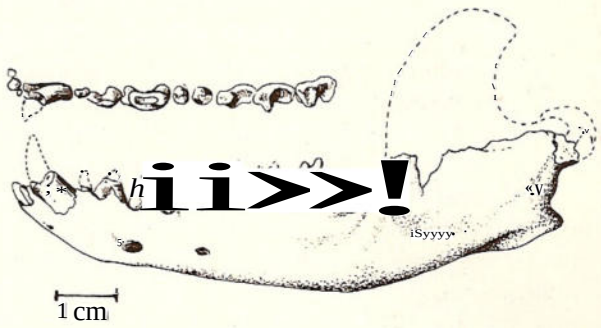


Fig. 108 – *Eodelphis cutleri* Smith Woodward. Mandíbula, face externa, e dentes inferiores, em vista aboral e de cima. Cretáceo superior de Alberta, Canadá (segundo Matthew).

Subfamília Didelphodontinae, novo nome. Grandes didelfídeos com pré-molares inflados, triturantes. Molares com cíngulo externo de largura uniforme, dividido em duas partes aproximadamente simétricas, sem saliências parastílica e metastílica nítidas e com segunda cúspide estilar (B) forte, as outras de desenvolvimento variável. Paracone e metacone igualmente desenvolvidos. Molares inferiores com trigonido encurtado ântero-posteriormente, paracônido e metacônido igualmente desenvolvidos, mais altos que o protocônido. Sinus epitimpânico amplo, complexo. Alisfernóide sem processo entoglenóide. Bula auditiva bem desenvolvida. Cretáceo superior da América do Norte.

Didelphodon Marsh, 1889 (= *Stagodon* Marsh, 1889 = *Diaphorodon* Simpson, 1927 = *Thlaeodon* Cope, 1892). Único marsupial do Cretáceo superior norte-americano conhecido por seus dentes superiores e inferiores associados, tipo da subfamília. Seus dentes são robustos, particularmente os pré-molares, indicando talvez hábitos carnívoros ou um tanto onívoros. *D. vorax* Marsh, *A. padanicus* (Cope) (Fig. 109).

Eodelphys Matthew é o outro gênero conhecido, baseado em mandíbula com os dentes preservados e fragmentos cranianos. É também do Cretáceo superior de Wyoming. *E. cutleri* (Woodward) e *E. browni* Matthew (Fig. 108).

Subfamília Didelphinae Simpson, 1927. Pré-molares cortantes ou raramente bulbosos. M^{1-3} com paracone, paracônulo e metacônulo grandes nos gêneros mais antigos, tendendo a reduzir-se ou a desaparecer subsequentemente; cíngulo robusto, com segundo estilo (B) forte, sendo o quarto (D) menor que o terceiro (C), prolongado posteriormente em longo esporão metastílico. Metacônido mais baixo que o protocônido e mais ou menos tão alto quanto o paracônido.

Esta subfamília é a principal da família, a ela pertencendo um número extraordinário de gêneros de características muito variáveis. Todos os gêneros atuais da família Didelphidae, em número de onze, pelo menos, pertencem a este grupo de notável estabilidade no tempo. O grupo tem representantes conhecidos na América do Norte desde os tempos do Paleoceno inferior até os do Mioceno inferior, e do Pleistoceno ao Recente. Na Europa, ele é seguramente presente desde o Eoceno até o Mioceno (*Peratherium*). Na América do Sul, seus representantes mais antigos, conhecidos, datam do Paleoceno superior do Brasil e Argentina ou do Cretáceo superior do Peru, havendo um hiato na distribuição geocronológica do grupo até o Plioceno, muito embora tal hiato seja, sem dúvida, mais aparente que real. Do Plioceno ao Recente, sua presença está bem estabelecida neste continente.

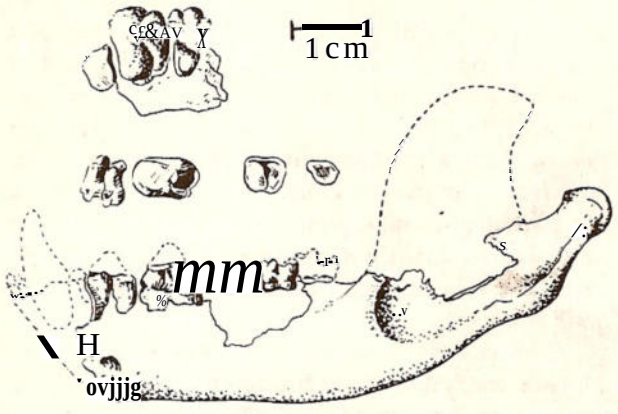


Fig. 109 – *Didelphodon padanicus* Cope. Fragmento de maxila e mandíbula incompleta, com dentes, os superiores vistos de sua face de oclusão, os inferiores, do lado aboral (externo) e de sua face de oclusão (segundo Matthew).

Até pouco tempo passado, pouco se conhecia sobre a história paleontológica deste grupo e da família Didelphidae, na América do Sul. *Coòna* Simpson, 1938, era até então o único didelfídeo sul-americano pré-oligocênico (Colhué-huapiense) bem identificável, como já vimos. A descoberta mais recente das numerosas formas fósseis do Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, veio abrir novas perspectivas na cronologia geológica do grupo na América do Sul.

O gênero mais antigo que se liga à família Didelphidae é *Holoclemensia* Slaughter, 1968, conhecido por dentes molares superiores e inferiores, isolados, coletados em sedimentos do Albianense (Cretáceo médio-inferior), a 30 metros do topo da Formação Antlers, Texas, Estados Unidos. Nos molares superiores, o paracone e o metacone são fortes e mais ou menos igualmente desenvolvidos; a cúspide estilar *A* (parastilo) tem a forma de gancho, sendo maior que sua contígua, a cúspide estilar *B* (estilocone); a cúspide estilar *C* é grande e isolada nas adjacências da chanfradura do cíngulo externo, entre o paracone e o metacone. Os molares inferiores, referidos a este gênero por seu tamanho e facilidade de oclusão com os tipos, apresentam trigonido bem mais largo que o talonido, sendo este de contorno subtriangular. *H. texana* Slaughter (Fig. 110).

Slaughter considera *Holoclemensia* como possível ancestral *àç Alphadon*. Segue-se-lhe no Cretáceo superior da Formação Lance, Wyoming, Estados Unidos, o gênero *Alphadon* Simpson, 1927, também representado em coleções da mesma idade, feitas em outros Estados daquele país.

A *Albertatherium* Fox, 1971, cuja espécie tipo (*A. primus* Fox, 1971) é da parte superior da Formação Milk River, Alberta, Canadá, pertencem pequenos didelfídeos do Cretáceo superior, cujos molares superiores são curtos ântero-posteriormente, relativamente à sua largura. É o gênero mais antigo geologicamente, depois de *Holoclemensia*.

A *Alphadon* pertencem didelfinos de tamanho pequeno a médio. Em seus molares superiores, o paracone e o metacone se equivalem, aproximadamente, em tamanho; nos M^{1-3}, a cúspide estilar *B* é a mais desenvolvida, variando os *C* e *D* em tamanho e posição, a *C* às vezes ausente; a cúspide estilar *A* (parastilo) é presente e relativamente pouco desenvolvida.

A espécie tipo é *A. marshi* Simpson, 1927, sendo *A. lulli* Clemens, 1966, e *A. rhaister* Clemens, 1966, as outras espécies descritas. Baseiam-se em fragmentos maxila-

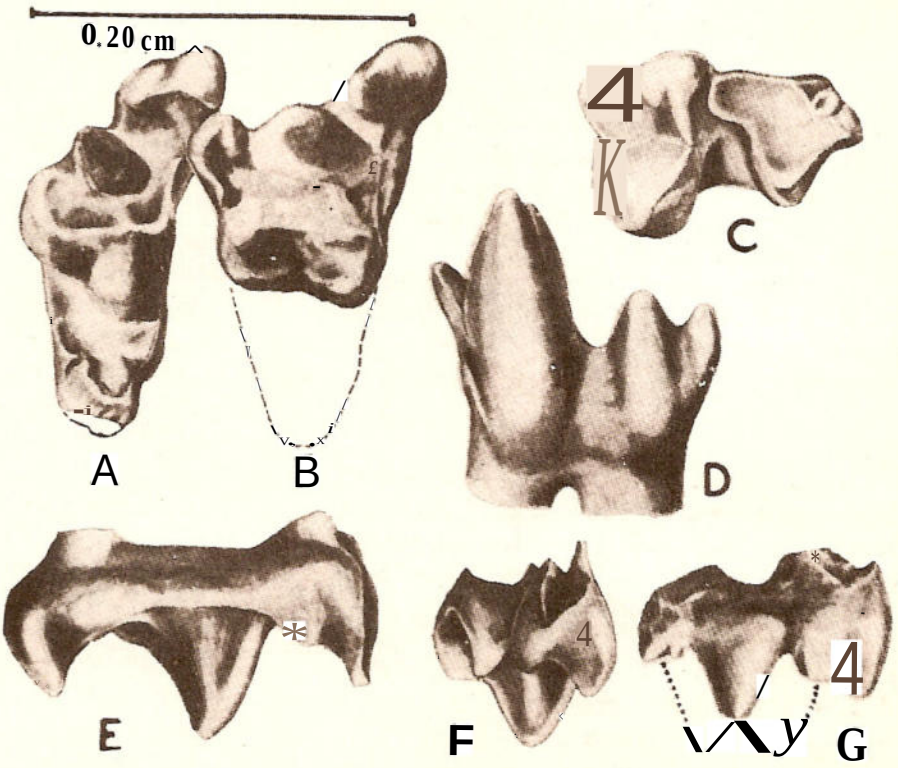


Fig. 110 – *Holoclemensia texana* (Slaughter). A, M^3 direito, vista oclusal. *B*, molar superior (M^2 ?), idem. C, molar inferior esquerdo, idem. *D*, vista aboral do mesmo (C). *E*, vista anterior de *A*. *F*, vista aboral de *A*. *G*, vista aboral de *B*. Albiano (Cretáceo médio-inferior) do Texas, Estados Unidos (de Slaughter).

res com dentes e em molares superiores isolados, atribuindo-se, porém, com dúvida, a *A. marshi* e *A. rhaister* ramos mandibulares incompletos, com dentes (Figs. 111 e 112). *A. creber* Fox, 1971, espécie fundada sobre grande quantidade de dentes, coletados na parte superior da Formação Milk River, Alberta, Canadá, Cretáceo superior, é de pequeno tamanho.

Comparando os dentes de *Alphadon*, principalmente seus M^{1-3}, com os dos didelfídeos da Europa, América do Sul e com os dasiurídeos da Austrália, Clemens (1966, p. 24) sugere que estes tenham descendido do mesmo ou de marsupiais cretácicos com molares semelhantes aos de *Alphadon*. Tal hipótese situa *Alphadon* ou um ou mais de seus mais próximos afins numa posição central de radiação evolutiva para os demais didelfídeos e talvez para os dasiurídeos, pelo menos.

Sigé (1972) atribuiu a uma espécie sul-americana de *Alphadon* (*A. austrinum* Sigé) dentes molares e pré-molares superiores, muito fragmentados, procedentes de um depósito fossilífero da Formação Vilquechico, Andes peruanos, no departamento de Fano, atribuído por ele mesmo ao Cretáceo superior, em virtude da presença de carófitas que representam a associação vegeial do depósito e que caracterizam o Cretáceo superior de outras regiões, e de restos fósseis de casca de ovos, atribuídos a dinossauros. Outros dentes fragmentários foram atribuídos com dúvidas a didelfídeos pediomiinos.

O estágio evolutivo da coroa dentária de um molar inferior, incompleto, de um mamífero euteriano (Condylarthra?) de gênero peculiar ao depósito (*Peratherium altiplatense* Thaler) e aspecto nitidamente cenozoico, encontrado em associação com os restos fósseis de marsupais, no mesmo depósito, levou, porém, diversos autores, inclusive nós mesmos, a aceitar com reservas a atribuição do depósito ao Cretáceo, mesmo superior.

Outros gêneros, como *Thylacodon* Matthew & Granger, 1921, do Paleoceno inferior (Formação Puerco), e *Peradectes* Matthew & Granger, 1921, do Paleoceno superior (Tifanianense) dos Estados Unidos, seguem-se a *Alphadon* em ordem de antiguidade.

Peratherium Aymard, 1850, do Eoceno ao Mioceno da Europa e América do Norte (*P. cadurcense* Filhol e diversas outras espécies, fundadas sobre restos fragmentários), assemelha-se tanto a *Didelphis*, que alguns autores preferem considerá-lo como inseparável deste gênero sul-americano, o que nos parece inaceitável, não apenas em virtude de sua antiguidade geológica, como de sua distribuição geográfica, pelo menos. Na Europa, *Peratherium* resultou de migração esporádica, partida da América do Norte, quando esta ainda se achava unida àquela, no Eoceno.

Nanodelphys McGrew, 1937, baseado numa espécie (*N. minutus* McGrew), conhecida por um fragmento de maxila esquerda com M^{2-3}, do Oligoceno médio de Nebrasca, é o último dos gêneros norte-americanos, extintos, conhecido. Seus molares, um tanto comprimidos ântero-posteriormente, inclusive sua bacia interna, têm paracone e metacone subiguais, situados sobre o eixo longi-

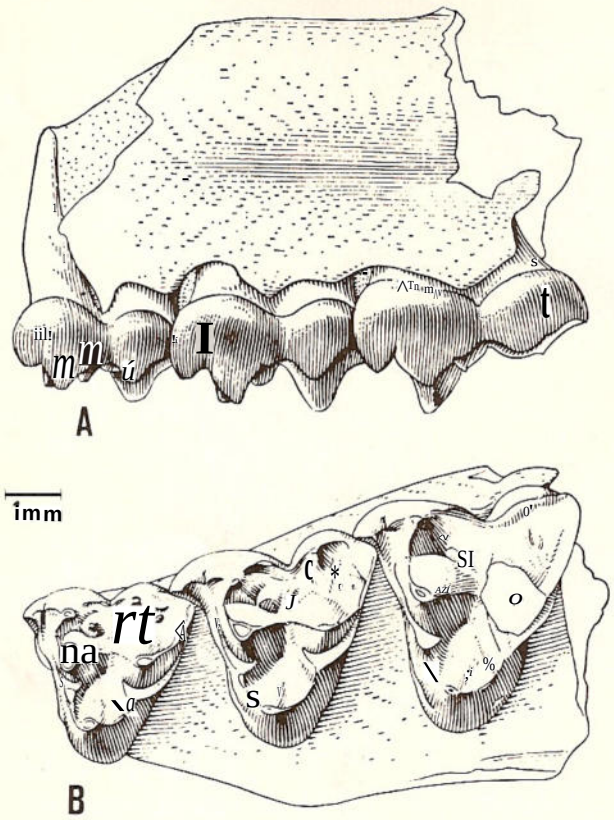


Fig. 111 – *Alphadon rhcister* Clemens. Fragmento de maxila esquerda com M^{1-3}, em vistas aboral (*A*) e oclusal (*B*) (de Clemens).

tudinal dos dentes; paracônulo e metacônulo ausentes, assim como a cúspide estilar mesial, sendo as demais presentes, a segunda delas a mais desenvolvida. Estes pequenos didelfídeos, classificados originalmente por McGrew entre os Thlaeodontinae (Didelphodontinae), são de afinidades nitidamente didelfinas.

Na América do Sul, segundo os atuais conhecimentos, os gêneros mais antigos desta subfamília, além dos identificados na Formação Vilquechico, Andes peruanos, acima considerados, são do Paleoceno superior (Riochiquense) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, a saber: *Eobrasilia* Simpson, 1947, *Ischyrodidelphis*, *Protodidelphis*, *Didelphopsis*, *Mirandatherium*, *Derorhynchus*, *Guggenheimia*, *Gaylordia*, *Monodelphopsis*, todos de Paula Couto, 1952, *Marmosopsis*, *Xenodelphis* e *Minusculodelphis* Paula Couto, 1962, e *Bobbschacfferia* e *Sternbergia* Paula Couto, 1969.

Eobrasilia é um marsupial de aspecto geralmente didelfídeo, mas um tanto semelhante aos mais primitivos borhieninos. As aparências gerais são de um robusto didelfino ou de um borhienino muito primitivo. Além dos pré-molares e molares, cujo aspecto não é nem didelfino, nem borhienino, as partes conhecidas são tão infimamente similares às partes homólogas dos didelfinos e dos primitivos borhieninos que dificilmente se poderá chegar a uma decisão sobre a exata posição sistemática de *Eobrasilia*, entre os didelfídeos, o que só poderá ser elucidado por material fóssil mais completo. Disto pode-

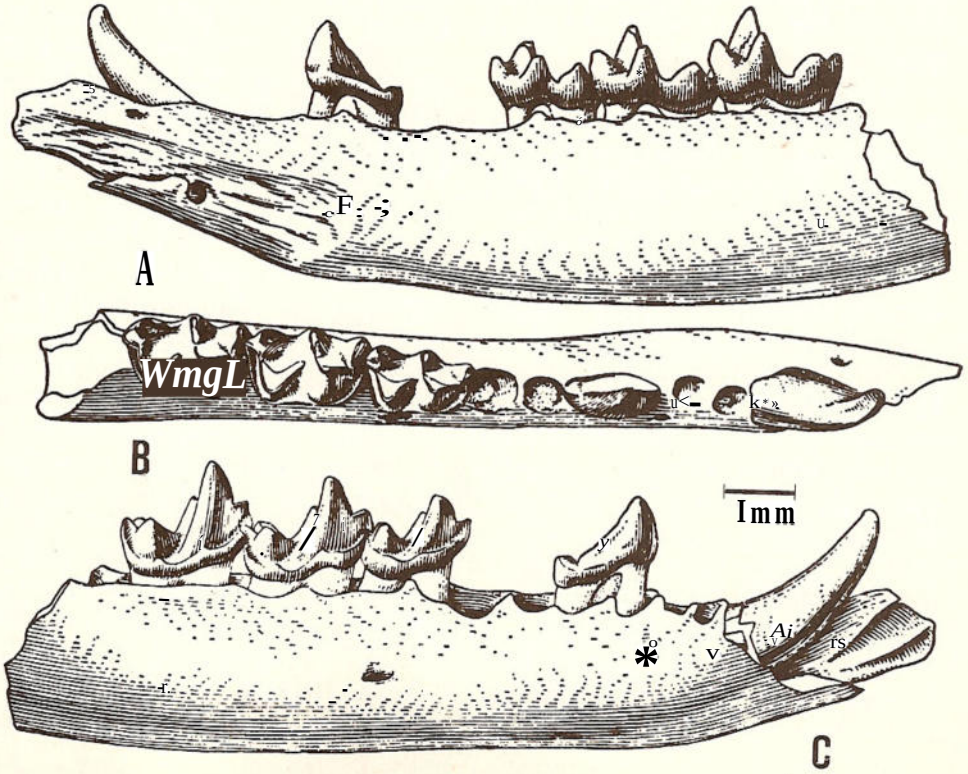


Fig. 112 – *Alphadon ? lulli* Clemens. Fragmento mandibular direito com P_2 e M_{1-3}, em vistas oral (*A*), oclusal (*B*) e aboral (*C*) (de Clemens).

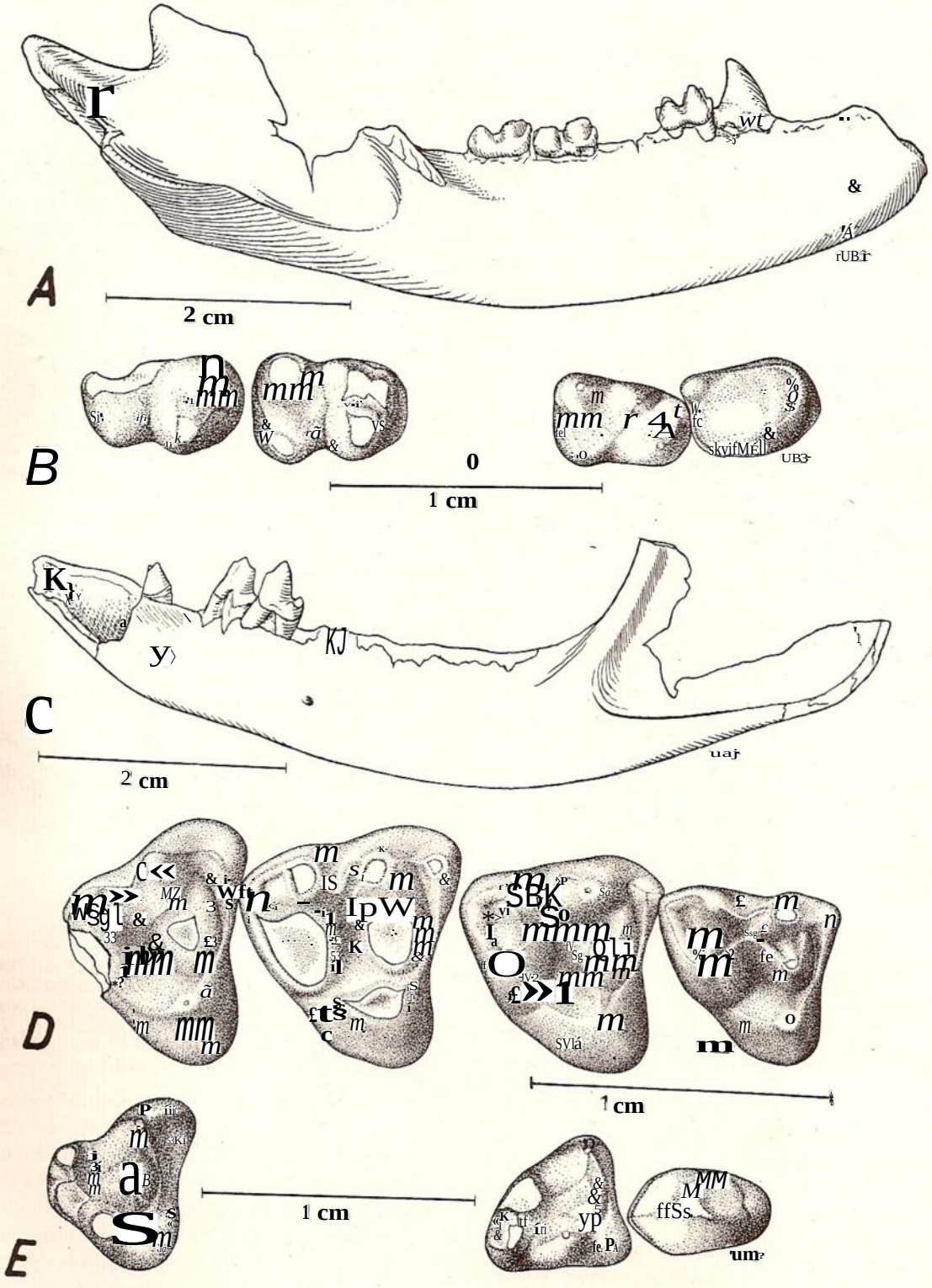


Fig. 113 – *Protodidelphis vanzolinii* Paula Couto. Paleoceno superior de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *A* e *B*, ramo mandibular direito, incompleto, de perfil, e dentes inferiores (P_3–M_4, M_{3-4}), vistos de cima; *C*, ramo mandibular esquerdo, incompleto, de perfil; *D*, molares superiores direitos (M^{1-4}), vistos de sua face de oclusão; *E*, molares inferiores esquerdos (P_3 – M_1, M_4), tipo, vistos de sua face de oclusão.

se concluir, com alto grau de probabilidade, que os borhieninos primitivos ainda pouco se diferenciavam dos didelfinos, de que devem ter derivado, tendo *Eobrasilia* pertencido, possivelmente, a um grupo didelfino-borhienino de transição. *E. coutoi* Simpson é a única espécie conhecida, fundada sobre parte facial de crânio, muito incompleta, acompanhada de alguns dentes muito desgastados. Devia equivaler, em tamanho, aos gambás de hoje.

Protodidelphis é, indubitavelmente, um didelfino típico. Entre as formas recentes, *Didelphis* é a que mostra maiores afmidades com esta forma paleocênica, podendo ambas ser colocadas numa mesma linha filética. A espécie tipo, *P. vanzolinii* Paula Couto (Fig. 113), única conhecida, fundada sobre uma porção facial de crânio, um tanto incompleta, com alguns dentes, um ramo mandibular direito quase completo, com dentes, e em outros restos do esqueleto e dentes isolados, aproximava-se, em tamanho, ao atual *Didelphis marsupialis aurita*. Clemens (1966) opina que os molares de *Protodidelphis* revelam grande semelhança com os de *Alphadon rhaister*, na morfologia de suas cúspides estilares. A forma bulbosa, arredondada, da coroa de seus dentes, assim como a pouca elevação e proporções das cúspides evocam um tanto o gênero *Glasbius* (subfamília Glasbiinae), a despeito de diferenças em detalhes, segundo Sigé (Fig. 114).

Didelphopsis assemelha-se muito, também, a *Didelphis*, mas distingue-se claramente como entidade genérica particular por diversos de seus caracteres morfológicos. O desenvolvimento incomum de seus últimos prémolares superiores e inferiores, que são os mais desenvolvidos da série, lembra o que se observa nos Pediomyinae, do Cretáceo norte-americano, como, por exemplo, *Eodelphis cutleri*. A espécie tipo e única do gênero, *D. cabrerai* Paula Couto, é conhecida por uma maxila quase completa, um ramo mandibular direito incompleto, ambos com alguns dentes preservados, e por dentes isolados. Deve ter sido pouco maior que *Protodidelphis vanzolinii*.

Ischyrodidelphis, embora classificado como um didelfino, mostra, por seus dentes inferiores, características que parecem conduzir aos borhieninos. Seu terceiro pré-molar é também o mais desenvolvido da série, como em *Didelphopsis*, em contraste com o que se vê nos didelfinos recentes, cujo segundo pré-molar é o maior de todos. Os M_{1-2} têm o trigonido comprimido lateralmente, sendo o metacônido pequeno ou rudimentar e o paracônido e protocônido fortes. Os M_{1-3} reduzem-se progressivamente de tamanho, posteriormente. A espécie única, *I. castellanosi* Paula Couto, rivalizava ou mesmo suplantava as maiores espécies recentes de didelfinos, em tamanho. Os restos a ela atribuídos até o momento são um fragmento mediano de ramo mandibular direito com alguns dentes e cinco dentes isolados.

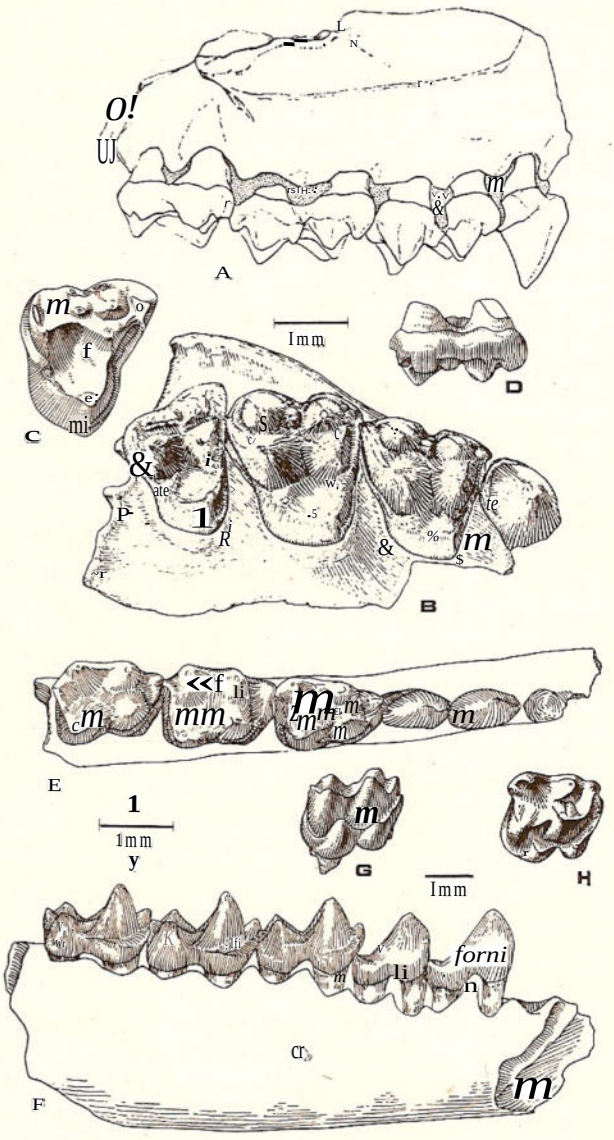


Fig. 114 – *Glasbius intricatus* Clemens. *A* e *B*, fragmento de maxila direita com parte do P^3 e M^{1-3}, em vista aboral *(A)* e oclusal *(B)*. *C* e *D*, M^3 direito, em vista oclusal (C) e aboral *(D)*. *E* e *F*, ramo mandibular direito com alvéolo do canino e com $P_4 - M_3$, em vistas oclusal *(E)* e aboral *(F)*. *G* e *H*, M_3 direito isolado, em vistas aboral (G) e oclusal *(H)* (de Clemens).

As espécies dos demais gêneros conhecidos, contemporâneos dos que vimos de citar, no Paleoceno superior de Itaboraí, eram de tamanho médio ou pequeno, variando entre o de uma preá e o de uma cuíca-d'água, sendo algumas delas minúsculas criaturas.

Guggenheimia é um didelfino de aspecto um tanto menos primitivo que algumas das formas paleocênicas do mesmo depósito. Seus dentes, em série cerrada, sem diastemas, indicam maiores afinidades com as formas mais onívoras do grupo. São de coroa baixa e um tanto arredondadas, as cúspides algo bunóides. *G. brasiliensis* Paula Couto, espécie única, baseia-se num ramo mandi-

bular esquerdo, incompleto, com os pré-molares e molares presentes.

Gaylordia encerra pequenos e primitivos didelfinos, de hábitos provavelmente insectívoros, preferentemente a carnívoros. Seu crânio lembra, em certos aspectos, o dos Dasyuridae, embora estes mesmos caracteres não sejam incomuns entre os Didelphidae, sendo repetidos, com variações, em *Monodelphis, Metachirus, Marmosa, Philander* e, provavelmente, em outros gêneros recentes. *G. macrocynodonta*, espécie única do gênero, estabelecida sobre parte anterior de crânio com dentes e fragmentos mandibulares também com alguns dentes conservados, teria atingido o tamanho do moderno *Monodelphis brevicaudatus*, uma de nossas vulgares catitas. Seus caninos superiores, de desenvolvimento relativamente ipuito avantajado, talvez indiquem um começo de especialização em "dentes de sabre", que teve termo máximo, entre os marsupiais, em *Thylacosmilus*, grande borhienino pliocênico, de que *Gaylordia* pode ter sido o ponto de partida didelfino, paleocênico.

Derorhynchus lembra, estruturalmente, as menores formas de didelfinos modernos, assim como, pela morfologia incomum de sua mandíbula longirrostrina, os cenolestinos. Seus molares são muito similares aos de certas formas atuais, diferindo, por exemplo, dos de *Marmosa* somente em pouco significativos detalhes estruturais. Este gênero paleocênico é, porém, muito diferente de todos os outros didelfídeos conhecidos, pelo incomum alongamento de sua mandíbula anteriormente aos molares, lembrando, em especialização, os Caenolestidae recentes. Era, certamente, um didelfino de hábitos insectívoros. Sob este ponto de vista, ele é convergente com os cenolestídeos, fato que é particularmente interessante, visto que, segundo os atuais conhecimentos, a América do Sul não possui nenhum Insectivora, propriamente dito, em todo o transcurso de sua história. Parece, pois, que didelfídeos insectívoros, lado a lado com os Caenolestoidea, em geral, desempenharam o papel dos insectívoros placentários na ecologia do Terciário sul-americano, como acontece hoje com os Caenolestidae e pequenos didelfinos e com alguns roedores. Semelhantemente, durante os tempos do Terciário, os marsupiais Borhyaeninae ocuparam o lugar dos Carnivora placentários no sistema ecológico sul-americano, que só muito mais tarde, do fim do Plioceno em diante, veio a ser invadido pelos carnívoros verdadeiros. A espécie tipo e única do gênero é *D. singularis* Paula Couto, estabelecida sobre dois ramos mandibulares direitos, incompletos, com a maior parte de seus dentes preservada (Fig. 115).

Mirandatherium compreende também pequenos e primitivos didelfídeos. Sua espécie única é *M. alipioi* Paula Couto, conhecida por ramos mandibulares incompletos, com dentes preservados. Este gênero do Paleoceno superior lembra principalmente *Coöna* Simpson, do

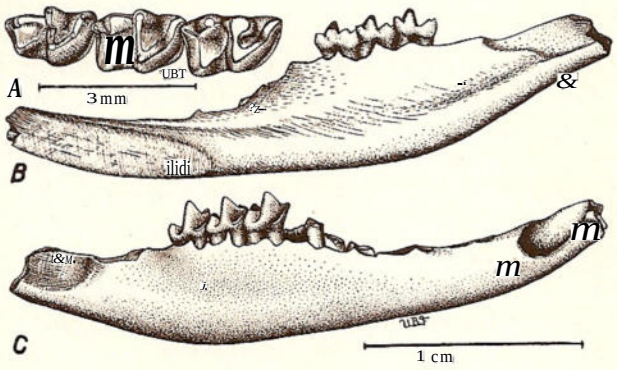


Fig. 115 – *Derorhynchus singularis* Paula Couto. Paleoceno de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *A*, M_{2-4} direitos, vistos de cima; *B* e *C*, ramo mandibular direito, incompleto, visto do lado oral (*B*) e do lado aboral (C).

Eoceno inferior da Argentina, de que muito se aproxima, inclusive no tamanho, diferindo deste, porém, ao que parece, pelo aspecto um tanto bunóide de seus dentes, pela ausência do cíngulo posterior em todos os seus molares inferiores, sendo o cíngulo anterior curto, e por seu M_4 de tamanho um tanto menor que os precedentes, com talonido relativamente pequeno, tão ou pouco menos largo que o trigonido. *M. alipioi é* ligeiramente menor que *Coöna pattersoni* e pode ter sido o ancestral paleocênico desta espécie eocênica.

Monodelphopsis, gênero a que pertencem diminutos didelfinos, é o menos primitivo em aspecto entre todos os didelfídeos fósseis no Paleoceno superior de Itaboraí. Assemelha-se mais às formas modernas do mesmo grupo, pela estrutura de seus dentes e pelo tamanho relativo de seus pré-molares. Lembra muito o atual *Monodelphis*, em diversos de seus caracteres. *M. travassosi* Paula Couto, espécie única do gênero, fundada sobre um fragmento de ramo mandibular esquerdo, com pré-molares e molares conservados, teria sido mais ou menos equivalente, em tamanho, ao moderno *Monodelphis brevicaudatus.*

Marmosopsis é quase indistinguível do atual *Marmosa*, tanto por sua estrutura dentária inferior, quanto pela morfologia de sua mandíbula, sendo a espécie única, *M. juradoi* Paula Couto, pouco menor que *Marmosa agilis*, recente, dela se possuindo numerosos ramos mandibulares mais ou menos completos, com dentes (Fig. 116).

Xenodelphis, gênero baseado numa espécie, *X. doelloi* Paula Couto, de pequeno tamanho, mais ou menos equivalente ao das menores espécies do atual *Marmosa*, apresenta aspectos incomuns. É conhecido apenas por um ramo mandibular esquerdo, incompleto, com o M_2 e os alvéolos dos M_1 e M_{3-4} presentes. Seu molares inferiores apresentam encurtamento ântero-posterior, em detrimento, principalmente, do talonido, sendo o trigonido um tanto comprido lateralmente; o M_4 é inusita-

damente deslocado para trás, situando-se completamente no lado interno da apófise coronóide.

Minusculodelphis tem por tipo e espécie única *M. minimus* Paula Couto, fundada sobre ramos mandibulares mais ou menos completos com dentes. A este gênero pertencem os menores didelfídeos e, talvez, um dos menores mamíferos conhecidos. Eram certamente, minúsculas criaturas, menores que *Marmosa*, gênero a que pertencem as menores espécies de didelfídeos vivos, e que *Sorex vagrans monticola*, por exemplo, diminuto insectívoro de apenas 62 milímetros de comprimento, inclusive a cauda (Fig. 117).

Bobbshaefferia assemelha-se muito a *Guggenheimia*, mas sua série pré-molar inferior é relativamente muito mais alongada, sendo os respectivos dentes muito maiores que os de *Guggenheimia* e separados entre si por curtos diastemas. Seus molares inferiores são também um

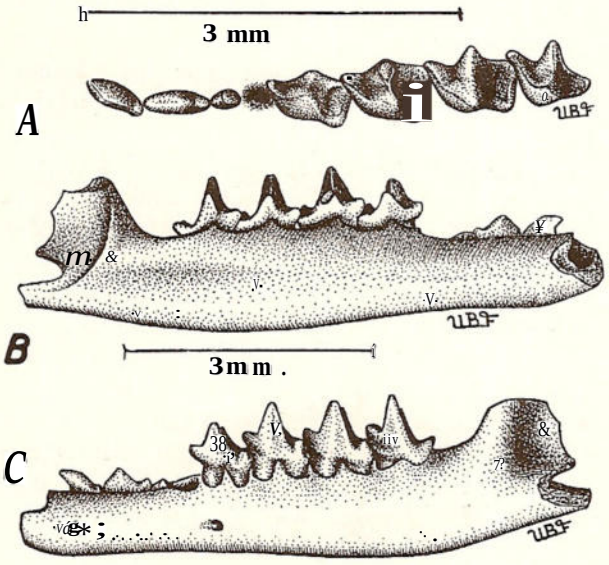


Fig. 117 – *Minusculodelphis minimus* Paula Couto. Paleoceno superior de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *A*, Pj_{-2} e Mj_{-4} direitos, vistos de cima. *B e C*, ramo mandibular direito, incompleto, vistos pelos lados aboral (*B*) e oral (O.

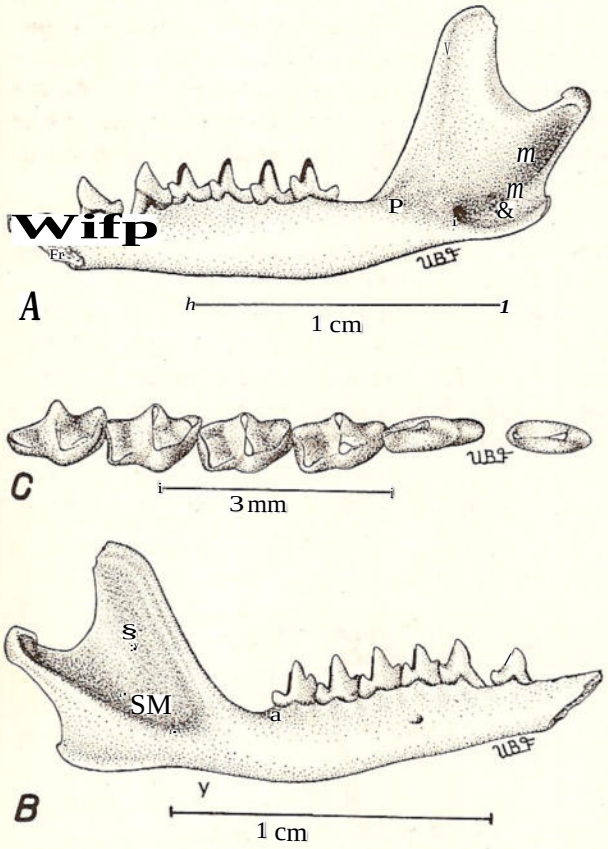


Fig. 116 – *Marmosopsis juradoi* Paula Couto. Paleoceno superior de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *A eB*, ramo mandibular direito, quase completo, visto do lado oral (*A*) e do lado aboral (*B*). C, P_2 – M_4 do mesmo, vistos de cima.

tanto maiores, proporcionalmente, que os de *Guggenheimia*, dos quais diferem, outrossim, estruturalmente. Entre as formas recentes, *Didelphis* parece ser a que mais intimamente se aproxima destes dois gêneros extintos, tanto pela morfologia dentária, como mandibular. *B. fluminensis* (Paula Couto), tipo e única espécie conhecida do gênero, foi fundada sobre três ramos mandibulares esquerdos incompletos, todos com alguns de seus dentes preservados (Fig. 118).

Stembergia, de pequeno tamanho, assemelha-se sobretudo a *Monodelphopsis*, seu contemporâneo no Riochiquense de Itaboraí, mas seus molares inferiores, com trigonido mais alto e talonido mais estreito e outras características de seu sistema dentário distinguem-no bem do mesmo. Sua espécie única, *S. itaboraiensis* Paula Couto, baseia-se em fragmento mandibular direito com o M_4 e o talonido do M_3 presentes.

Coöna Simpson, 1938. A este gênero pertencem pequenos marsupiais didelfinos com mandíbulas e dentição inferior de aspecto didelfídeo generalizado. A espécie tipo, *C. pattersoni* Simpson, baseia-se num ramo mandibular esquerdo incompleto, com o M_3 e o talonido do M_4 presentes, do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia. Esta espécie é apenas ligeiramente maior que *Mirandatherium alipioi*, do Paleoceno superior do Brasil, que pode ter sido seu ancestral.

Nada se conhece ainda sobre a evolução do grupo no Eoceno médio e superior, Oligoceno e Miocenc sul-americanos, embora se possa deduzir, com segurança quase absoluta, que marsupiais desta subfamília (Didel-

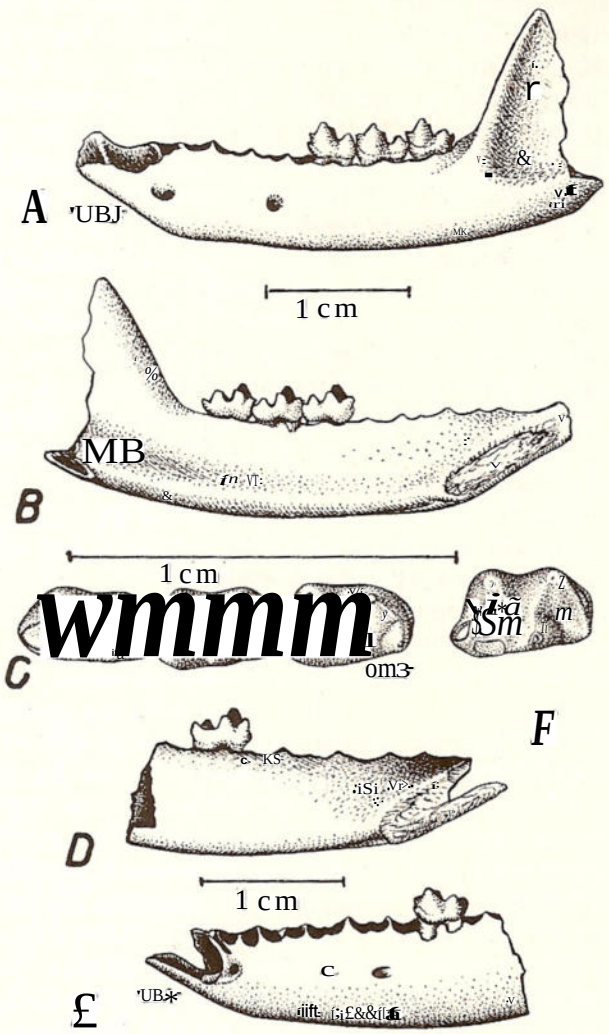


Fig. 118 – *Bobbschaefferia fluminensis* Paula Couto. Paleoceno superior de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *A* e *B*, ramo mandibular esquerdo, incompleto, com M_{2}-$_{4}$, vistas aboral (*A*) e oral (*B*). *C*, M_{2}-$_{4}$ do mesmo, vistos de cima. *D* e *E*, ramo mandibular esquerdo, fragmentário, com M_{3}.

phinae) foram presentes e muito diversificados, então, na América do Sul.

Microbiotherium Ameghino, 1887. Posto à parte *Ideodelphys* Ameghino, 1902, gênero conhecido apenas por um ramo mandibular sem dentes, do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Argentina (*/. microscopicus* Ameghino), e, portanto, muito insuficientemente conhecido, *Microbiotherium* pode ser considerado como o único gênero bem estabelecido, além de *Coöna*, no Terciário médio da Argentina. Contém quatro espécies, *M. tortor* (Ameghino) (Fig. 119), Aí. *tehuelcum* Ameghino, *M. patagonicum* Ameghino e *M. gallegosense* Sinclair, baseadas principalmente em restos fragmentários de crânios e mandíbulas com dentes, todas de tamanho minúsculo, do Terciário médio (Oligo-Mioceno) da Patagônia (Santacruzense). A fórmula dentária de *Microbiotherium é* idêntica à do atual *Didelphis*: 5/4 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M.

Hondadelphis Marshall, 1976, cuja espécie tipo e única, *H. fieldsi* Marshall, 1976, é do Friasense (Mioceno superior) da região da bacia superior do rio Magdalena, parte norte do departamento de Huila, Colômbia, é um didelfino especializado, semelhante em tamanho e especialização a *Thylophoras chapadmalensis*, mas diferente deste na estrutura de seu P_{2}, na presença de fracas cúspides estilares *B* e *C* nos M^{1-3}, no fraco cfngulo basal dos molares inferiores e na maior redução do metacônido dos mesmos, assim como na estrutura do talonido do M_{4}.

O gênero atual *Marmosa* Gray, 1821, é representado pela espécie *M. laventica* Marshall, 1976, no Friasense (Mioceno superior) da região da bacia superior do rio Magdalena, parte norte do departamento de Huila, Colômbia. A espécie em questão baseia-se num ramo mandibular direito, incompleto, com os $M_{\wedge}$ e M_{4} preservados. Era de tamanho médio, diferindo das espécies modernas do mesmo gênero no talonido de seu M_{4}, que era relativamente maior e provido de hipoconulido bem desenvolvido. Este é o registro geológico mais antigo de *Marmosa.*

Paradidelphis Ameghino, 1904, *Thylophorus* e *Thylatheridium*, os dois últimos de Reig, 1952 (Fig. 120-F), são do Plioceno argentino.

A *Paradidelphis* pertencem didelfídeos de tamanho médio. Tem por tipo *P. inexpectata* (Ameghino, 1888), forma especializada, bem distinta das espécies de didelfinos recentes. Esta espécie é conhecida por um ramo mandibular direito, com quase todos os seus dentes preservados, e por um fragmento de maxila, antes atribuído a *Ciadodidelphis crucialis* (um sinónimo) por Ameghino,

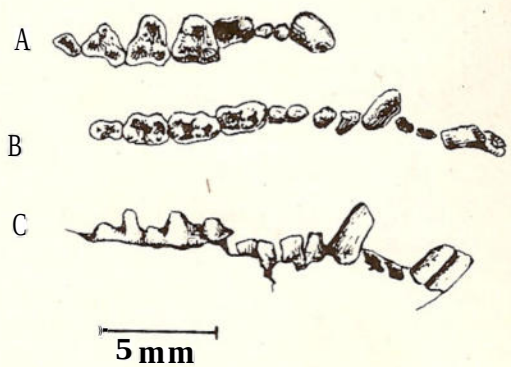


Fig. 119 – *Microbiotherium tortor* Ameghino. Santacruzense da Patagônia. *A*, dentes superiores (C – P^{3}, M^{1-4}) esquerdos, vistos de sua face de oclusão. *B* e C, dentes inferiores esquerdos (I_{1}-$_{2}$ C – MJ, vistos de sua face de oclusão (*B*) e do lado aboral (C, este invertido) (segundo Sinclair).

cujos molares concordam, segundo Reig, em tipo adaptativo, grande evolução e tamanho, com os molares inferiores de *P. inexpectata*, fazendo perfeita oclusão com os mesmos. Outras espécies, de menor tamanho, como *P. biforata* (Ameghino) e *P. pattersoni* Reig, por exemplo, são conhecidas no Plioceno médio e superior da Argentina.

Thylophorus encerra didelfídeos de grande tamanho, maiores que os mais avantajados espécimes de *Didelphis virginiana*. Seu ramo mandibular é proporcionalmente muito mais baixo que os de *Didelphis*, *Lutreolina* e *Paradidelphis*. A espécie tipo, *T. chapadmalensis* (Ameghino), é baseada num ramo mandibular esquerdo com todos os dentes da série pré-molar conservados, acompanhado da respectiva maxila, com o canino e todos os dentes superiores da série molar também preservados, dela se possuindo, além disso, abundante material fóssil. Além de seu tamanho avantajado, este gênero distingue-se bem dos demais gêneros conhecidos em detalhes estruturais de seu sistema dentário. Plioceno superior de Miramar, Argentina.

Thylatheridium é um gênero a que pertencem didelfídeos pouco menores que *Caluromys*, de região facial curta e larga, arcadas zigomáticas fortes e expandidas lateralmente, pré-maxilas curtas, molares superiores parecidos com os de *Monodelphis*, mas com metacone mais elevado, protocone menor e expansão metastilar mais desenvolvida, sendo o M^4 muito comprimido ântero-posteriormente. Sua mandíbula assemelha-se também à de *Monodelphis* e os molares inferiores têm o trigonido muito alto, de cúspides muito agudas, e o talonido muito curto e largo. Apenas uma espécie, *T. cristatus* Reig, fundada sobre um crânio quase completo, com quase todos os dentes preservados, procedente das barrancas da costa atlântica de Miramar, Argentina (Plioceno superior), é conhecido, a ela pertencendo também outros espécimes, inclusive ramos mandibulares completos, com todos os seus dentes presentes, coletados na mesma e em outras localidades argentinas (Fig. 120-F). Este gênero apresenta estreitas afinidades com o atual *Monodelphis*, tendo sido, aparentemente, muito abundante no Plioceno superior de Argentina.

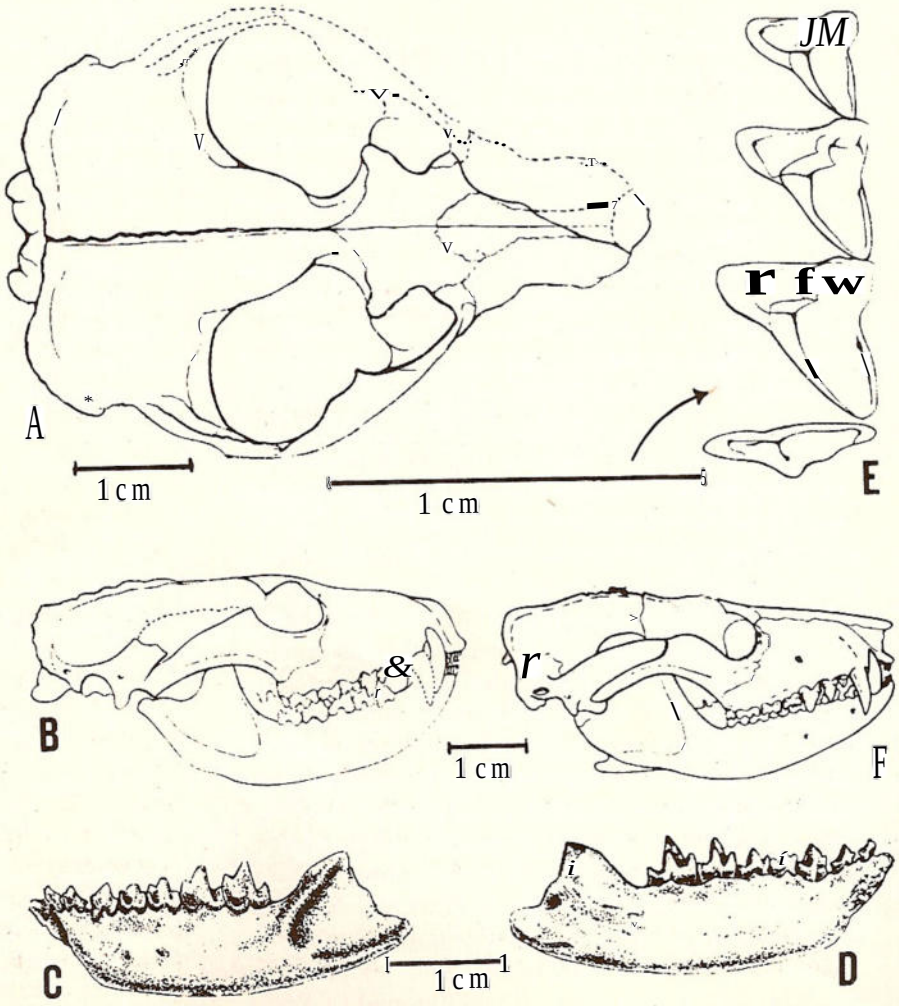


Fig. 120 – *Sparassocynus bahiai* Mercerat. *A*, crânio em norma dorsal. *B*, crânio e mandíbula, em vista aboral direito. *C* e *D*, ramo mandibular esquerdo incompleto, lados aboral (*C*) e oral (*D*). *E*, superfície de oclusão da série molar superior direita, invertida. *F*, *Thylatheridium cristatum* Ameghino, crânio e mandíbula em vista aboral direita (invertida). Formação Chapadmalal, Argentina.

Uma espécie do Plioceno das barrancas do Paraná, descrita por Rovereto (1914) como *Didelphis tracheia*, deve ser referida ao atual gênero *Lutreolina* Thomas, 1910, segundo Reig (1952), comoL. *tracheia* (Rovereto).

Nada se conhece de absolutamente certo sobre a presença de didelfinos na América do Sul durante o Pleistoceno. O material coletado por Lund nas cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil, e revisado por Winge (1895), pertence a espécies ainda vivas na região, distribuídas pelos gêneros *Didelphis* Linnaeus, 1758, *Metachirops* Matschie, *1916*, *Lutreolina* Thomas, 1910, *Philander* Brisson, 1762, *Marmosa* Gray, 1821, e *Monodelphis* Burnett, 1830. Não há qualquer garantia de que o material em questão seja do Pleistoceno, muito embora possamos admitir como plausível a hipótese de que as espécies recentes tenham procedido do Pleistoceno, o mesmo podendo ser dito do material subfóssil, atribuído, com dúvidas, por Ameghino (1907), a *Chironectes minimus*, descoberto numa gruta calcárea do vale do rio Iporanga, Estado de São Paulo, de onde procedem também, como das grutas de Minas Gerais, restos fósseis de mamíferos extintos, do Pleistoceno (*Nothrotherium*, etc.), alguns dos quais, não obstante, podem ter sobrevivido até o sub-Recente.

Dois gêneros, *Adapisoriculus* Lemoine, 1885, do Paleoceno superior da Europa, e *Perazoyphium* Cabrera, 1928, do Plioceno superior da Argentina, são duvidosamente atribuíveis à família Didelphidae. O primeiro, fundado numa espécie (*A. minimus* Lemoine) cujos restos fósseis procedem de Ay, próximo de Reims, França, foi, a princípio, classificado entre os Insectivora Adapisoricidae (incluídos entre os Leptictidae por Simpson). Ao segundo dos ditos gêneros pertencem marsupiais pequenos, menores que qualquer dos didelfídeos do Plioceno superior (Montehermosense), supraconsiderados, com mandíbula relativamente curta e robusta, indicando crânio curto e largo. Seus dentes molariformes apresentam características ambíguas entre os dos Didelphinae e Borhyaeninae, embora Cabrera tenha como mais provável sua vinculação dos didelfinos.

Subfamília Glasbiinae Clemèns, 1966. Pequenos didelfídeos norte-americanos com os dentes da série prémolar e molar, superiores e inferiores, de aspecto bunóide e de coroa com os ângulos um tanto arredondados. Nos M superiores, as cúspides do cíngulo externo, um tanto bulbosas, são bem desenvolvidas, sendo as cúspides do trigono relativamente baixas. Os M inferiores, são providos de forte cíngulo basal externo, anterior e posterior, sendo o seu trigonido encurtado ântero-posteriormente. M_4^4 bem menores que os M_1^{1-3}. Cretáceo superior dos Estados Unidos.

Glashius Clemens, 1966, é o único gênero determinado, tendo por tipo a espécie *G. intricatus* Clemens, conhecida por fragmentos maxilares e mandibulares com dentes da série pré-molar e molar presentes. Seus M superiores têm as cúspides estilares A,B,C,D e E presentes, sendo as A, C, E pequenas e as B e D grandes (a D pequena apenas no M^3). O cíngulo basal anterior, labial e posterior dos M inferiores, além de forte, é provido de cúspides estilares mais ou menos desenvolvidas.

Segundo Clemens, *Glasbius* é sobretudo afim com os didelfídeos, em geral, principalmente por sua fórmula dentária presumível, com 3/3 P e 4/4 M, pela presença de amplo cíngulo labial nos molares superiores, com numerosas cúspides estilares, e pela aproximação, nos molares inferiores, do hipoconulido ao entocônido, a despeito de que sua dentição se assemelhe também, um tanto, sob certos pontos de vista, às de *Planetetherium* e *Plagiomene*, dermópteros do Paleoceno superior e Eoceno inferior, respectivamente, dos Estados Unidos (Fig. 114).

Os molares inferiores de *Planetetherium*, de trigonido com protocônido e metacônido bem desenvolvidos e subiguais, mas paracônido quase ausente, hipoconulido equidistante dos hipocônido e entocônido e cíngulo basal fraco e descontínuo, são, em nossa opinião, de molde a descartar este gênero de qualquer aproximação de afinidade maior com *Glasbius*.

O mesmo podemos concluir a respeito de *Plagiomene*, cujos molares superiores, mais angulosos e, sobretudo, de contorno subquadrangular alongado e cíngulo externo basal, embora provido de cúspides estilares numerosas e um tanto fortes, se distinguem nitidamente dos molares superiores subtriangulares e de cíngulo externo elevado ao nível da superfície triturante da coroa, de *Glasbius*. Os molares inferiores de *Plagiomene* são também claramente distinguíveis dos de *Glasbius*, sobretudo pelo amplo desenvolvimento transversal de seu talonido, bem mais largo que o trigonido, principalmente no M_1, com hipocônido incomumente muito forte e hipoconulido ausente.

Subfamília Sparassocyninae Reig, 1958. Pequenos e robustos didelfídeos, de crânio e mandíbula peculiarmente curtos, particularmente na região rostral, grande diâmetro bizigomático, correlacionado com o desenvolvimento de amplos sinus epitimpânicos, bulas auditivas grandes, a expensas dos alisfenóides. Molares superiores com grande protocone; os inferiores com talonido muito reduzido, metacônido presente mas pouco desenvolvido; pré-molares em série contínua, sem diastemas; M^4 muito desenvolvido no sentido transversal. Plioceno médio ao Pleistoceno inferior (Formação Monte Hermoso, Irene, Chapadmalal, na Argentina).

O gênero tipo da subfamília é *Sparassocynus* Mercerat, 1898, a ele correspondendo a diagnose supra-apresentada. A espécie única, *S. bahiai* Mercerat, é menor

que as espécies do atuai *Didelphis*. Dela se conhecem fragmentos mandibulares e crânios mais ou menos completos, com os dentes preservados (Figs. *A* e *B*).

Estes pequenos didelfídeos, muito especializados, foram, a princípio, confundidos com creodontes (carnívoros placentários primitivos) e marsupiais carnívoros (dasiurídeos e borhienídeos), até que Reig (1958), com base em material mais completo, principalmente crânios com todos os seus dentes preservados, pôde defini-lo como didelfídeos portadores de algumas características de convergência com os borhienídeos.

Um outro gênero, *Hyperdidelphys* Ameghino, conhecido apenas através de restos escassos e fragmentários, de Monte Hermoso, é também incluído por Reig nesta subfamília.

Família Caroloameghiniidae Ameghino, 1901. Pequenos marsupiais extintos, com os dentes da série pré-molo-molar bunodontes. Molares superiores aproximadamente simétricos, com parastilos, metastilo, protocônulo e metacônulo pequenos, mas distintos, duas cúspides estilares imediatamente externas ao paracone e metacone que são subiguais, desprovidos de cíngulo significativo. Dentes inferiores em número de 4 I, 1 C, 3P, 4 M x 2 = 24, os molares bunodontes, com as seis cúspides primitivas acrescidas de um metastilido. Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia.

Gênero único: *Caroloameghinia* Ameghino, 1901. Duas espécies: C. *mater* Ameghino, tipo, relativamente grande, fundada sobre um ramo mandibular direito, com o canino e os dentes da série pré-molo-molar, e C. *tenuis* Ameghino, 1901, uns 35%, aproximadamente, menor que a primeira, fundada sobre uma maxila esquerda, com M^{1-4}, de que se conhece também um molar superior, isolado.

Família Necrolestidae Ameghino, 1894. Crânio com rostro inusitadamente dobrado para cima, em sua extremidade anterior, com amplas aberturas nasais anteriores, estendidas até a ponto do rostro. Pré-maxila fortemente escavada entre o I^3 e o canino superior, para receber o canino inferior. Arcada zigomática relativamente forte, sugerindo muito a dos didelfinos pequenos; processo pré-glenóide proeminente, o pós-glenóide ausente; superfície glenóide profundamente côncava ântero-posteriormente; bordo posterior do palato moderadamente espessado; perfurações palatinas completamente ausentes; narinas posteriores divididas por septo ósseo, mediano; base do crânio muito curta; periótico curto e robusto; bula timpânica aparentemente não ossificada. Dentes: 5/4 I, 1/1 C, 2/2 (3/3 ?) P, 4/4 (3/3 ?) M; incisivos de coroa retangular, comprimidos ântero-posteriormente, exceto o I^5, de ponta rombuda, I? os mais desenvolvidos; caninos triedrais, muito grandes; P^2_2 braquiodontes, birradiculados e comprimidos lateralmente, o P^2 com alto paracone, precedido por pequena cúspide anterior e seguido por cúspide laminar; P^3, M^{1-4} unilateralmente hipsodontes, subtriangulares arredondados, destituídos de protocone, com ampla área estilar (estrutura zalambdodonte); $M^{\wedge}$ semelhantes aos superiores, cordiformes (quando pouco desgastados), sem talonido, com hipsodontia unilateral. Hábitos fossórios. Mioceno inferior (Santacruzense) da Argentina.

A hipótese de que esta família tenha surgido do tronco borhienino, logo após se ter este originado dos didelfinos, é aceitável, visto que, por seus caracteres, este grupo parece situar-se próximo da base com complexo didelfino-borhienino, apresentando, no entanto, peculiaridades que parecem aproximá-la mais dos borhienídeos (Patterson, 1958).

Gênero único: *Necrolestes* Ameghino, 1891, classificado antes entre os Insectivora, mas agora considerado como um marsupial um tanto afim com os Borhyaenidae, a despeito de seu aspecto particular e de sua especialização muito diferente da que se conhece em relação aos Didelphidae e Borhyaenidae. *Necrolestes patagonensis* Ameghino, tamanho equivalente ao de um pequeno didelfídeo (Fig. 128).

Superfamília BORHYAENOIDEA Simpson, 1930

Inclui os marsupiais carnívoros, predadores, sul-americanos, extintos, cuja cronologia geológica abrange lapso de tempo relativamente grande (Paleoceno superior ao Plioceno). As formas paleocênicas apresentam nítidas afinidades com os didelfídeos, de cujo tronco os borhienóides descenderam, provavelmente, nos primeiros tempos do Paleoceno. Alguns didelfídeos do Paleoceno superior de Itaboraí apresentam, como já vimos, características estruturais de transição entre o seu grupo e o dos borienóides, não se podendo assegurar se são didelfídeos de transição ou borienídeos ou se são, propriamente, borienídeos muito primitivos. Por sua vez, os borienídeos indubitáveis do mesmo depósito, além de pequenos, não maiores do que um gambá moderno, mostram ainda nítida aproximaçao estrutural com os didelfídeos típicos.

Os marsupiais desta superfamília, entre os quais se incluem os maiores marsupiais sul-americanos conhecidos, constituem um dos grupos mais característicos do Terciário deste continente. Sua fórmula dentária é 04/0-4 I, 1/1 C, 2-3/2-3 P, 4/4 M. Os incisivos são pequenos, os caninos superiores são alongados apenas em *Thylacosmilus*, sendo os inferiores de tamanho normal; uns e outros são laminares. Nos M^{1-3}, o paracone, às vezes um tanto reduzido, é aproximado do metacone, sendo o protocone de tamanho moderado ou pequeno; uma lâmina metastilar é presente. O M^4 é de tamanho reduzido, contorno subcircular ou subtriangular, às

vezes comprimido ântero-posteriormente, transversal, sendo o seu metacone pequeno ou ausente. Os molares inferiores, todos nitidamente cortantes, apresentam talonido mais ou menos reduzido, o paracônido é dominante sobre o metacônido que, às vezes, falta, sendo o M_4 mais desenvolvido. Na grande maioria dos gêneros, há um contato entre o nasal e o lacrimal, sendo o forame do último citado marginal ou intraorbital. Apenas uma perfuração é presente no basiesfenóide, sendo o palato sem fenestras. Crista sagital e nucal fortes. Lunar pequeno e em contato com o grande magno.

A esta superfamília pertencem os únicos mamíferos sul-americanos de hábitos francamente predatórios, anteriores ao Plioceno. Seu papel ecológico deve ter sido tão importante no continente sul-americano, durante todo o Terciário, quanto foi o dos carnívoros placentários nos demais continentes. Eles foram, necessária e certamente, importantes agentes do equilíbrio faunístico, entre os vertebrados ou, pelo menos, entre os mamíferos, na América do Sul, desde os tempos do Paleoceno até os do Plioceno médio. Sua extinção só se processou nos fins do Plioceno, quando os primeiros carnívoros placentários, procedentes da América do Norte, entraram em franca competição com eles, em disputa de seu nicho ecológico específico.

As inegáveis semelhanças que se notam entre os didelfídeos borhienídeos e os marsupiais carnívoros australianos, do grupo dos Dasyuridae, devem ser — à luz dos atuais conhecimentos científicos — atribuídos mais a desenvolvimento evolutivo parelelo do que convergente, a partir de didelfóides primitivos, nos tempos do Paleoceno ou do Cretáceo mais superior.

Família Borhyaenidae Ameghino, 1894. A esta família ligam-se as formas de caracteres mais generalizados, menos especializados, de tamanho pequeno a médio, do Terciário inferior e médio da América do Sul. Fórmula dentária: 3-4/2-3 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M. Rostro comumente robusto e bem desenvolvido. Caninos superior e inferior adaptados a dilacerar e com a cavidade pulpar geralmente fechada nos adultos. Sínfise mandibular geralmente baixa, fundida ou não nos adultos, sem projeção ventral laminar. Ramo mandibular tão alto quanto largo sob a série molar e sem dobra labial distinta posteriormente, ao longo do rebordo ventral. Fossa masseterica rasa. Pré-molares birradiculados. Molares progressivamente maiores do M_1 ao M_4. Protocone moderado ou reduzido; paracone às vezes reduzido e aproximado do metacone nos M^{1-3}. Talonido dos molares inferiores grandes ou reduzidos e às vezes imperfeitamente escavados em bacia ou rasos. Metacônidos, quando prèsentes, sempre menores que os paracônidos. Contato naso-lacrimal amplo. Nasais grandes e expandidos posteriormente. Planos basicraniano e basifacial paralelos entre si. Órbita aberta posteriormente. Úmero com forame entepicondilóide. Riochiquense (Paleoceno superior) ao Montehermosense (Plioceno superior) da América do Sul.

Entre os gêneros conhecidos, o mais antigo é *Patene* Simpson, 1935, a que pertencem espécies de tamanho pequeno, menores que os atuais *Didelphis*, cujos molares superiores são estruturalmente primitivos, com grande protocone, paracone bem separado do metacone e um tanto menor que o mesmo, nos M^{1-3}, cujo esporão metastilar é bem desenvolvido e cujos protocônulo e metacônulo são presentes, embora vestigiais. No M^4, comprimido ântero-posteriormente, o paracone é mediano, o metacone é reduzido a pequena cúspide basal e o esporão do parastilo é forte, sendo o do metastilo ausente. Molares inferiores de trigonido muito alto e forte, contraposto ao baixo, estreito e curto talonido, este provido de reduzida bacia e com suas três cúspides mais ou menos igualmente desenvolvidas; o protocônido salienta-se sobremaneira acima das outras cúspides, sendo o paracônido um tanto mais alto que o metacônido. Duas espécies: *P. simpsoni* Paula Couto, do Paleoceno superior (Itaboraiense = Riochiquense) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, e *P. coluapiensis* Simpson, tipo, do Eoceno inferior (Casamaiorense) de Chubut, Argentina, a primeira conhecida por uma maxila direita incompleta, com P^3 e M^{1-4} preservados, e por fragmento mandibular com M_3 presente, e dentes isolados, a segunda baseada num fragmento maxilar direito, com M^{1-4}, sendo *P. simpsoni* aproximadamente 1/4 menor que *P. coluapiensis*, desta se distinguindo, ademais, por detalhes estruturais de seu sistema dentário, notando-se, à primeira vista, o desenvolvimento relativamente maior de seu M^4 que apresenta nítida saliência posterior, correspondente ao metacone, e esporão parastilar bem mais forte e cortante (Fig. 121).

Arminiheringia Ameghino, 1902, gênero bem característico e muito distinto, encerra espécies de grande tamanho (seu crânio chegava a igualar ao de um grande urso, em tamanho) e das mais especializadas, em constraste com sua presença nas mais antigas faunas de mamíferos da América do Sul. Seu tamanho relativamente gigantesco, desproporcional para o festo da fauna sua contemporânea (Riochiquense e Casamaiorense), levou Scott (1937, p. 716) a considerá-lo como completamente deslocado em seu meio, tendo em vista o fato de que há, ordinariamente, certa proporção, em tamanho, entre um animal carnívoro e os herbívoros que lhe servem de presas. A presença de herbívoros de grande tamanho *(Carodnia)* naquelas faunas dos primórdios da idade dos mamíferos na América do Sul, recentemente revelada por Simpson e Paula Couto, vem, porém, em socorro deste princípio de proporcionalidade de tamanho entre os animais predadores e suas presas.

vezes comprimido ântero-posteriormente, transversal, sendo o seu metacone pequeno ou ausente. Os molares inferiores, todos nitidamente cortantes, apresentam talonido mais ou menos reduzido, o paracônido é dominante sobre o metacônido que, às vezes, falta, sendo o M_4 mais desenvolvido. Na grande maioria dos gêneros, há um contato entre o nasal e o lacrimal, sendo o forame do último citado marginal ou intraorbital. Apenas uma perfuração é presente no basiesfenóide, sendo o palato sem fenestras. Crista sagital e nucal fortes. Lunar pequeno e em contato com o grande magno.

A esta superfamília pertencem os únicos mamíferos sul-americanos de hábitos francamente predatórios, anteriores ao Plioceno. Seu papel ecológico deve ter sido tão importante no continente sul-americano, durante todo o Terciário, quanto foi o dos carnívoros placentários nos demais continentes. Eles foram, necessária e certamente, importantes agentes do equilíbrio faunístico, entre os vertebrados ou, pelo menos, entre os mamíferos, na América do Sul, desde os tempos do Paleoceno até os do Plioceno médio. Sua extinção só se processou nos fins do Plioceno, quando os primeiros carnívoros placentários, procedentes da América do Norte, entraram em franca competição com eles, em disputa de seu nicho ecológico específico.

As inegáveis semelhanças que se notam entre os didelfídeos borhienídeos e os marsupiais carnívoros australianos, do grupo dos Dasyuridae, devem ser — à luz dos atuais conhecimentos científicos — atribuídos mais a desenvolvimento evolutivo parelelo do que convergente, a partir de didelfóides primitivos, nos tempos do Paleoceno ou do Cretáceo mais superior.

Família Borhyaenidae Ameghino, 1894. A esta família ligam-se as formas de caracteres mais generalizados, menos especializados, de tamanho pequeno a médio, do Terciário inferior e médio da América do Sul. Fórmula dentária: 3-4/2-3 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M. Rostro comumente robusto e bem desenvolvido. Caninos superior e inferior adaptados a dilacerar e com a cavidade pulpar geralmente fechada nos adultos. Sínfise mandibular geralmente baixa, fundida ou não nos adultos, sem projeção ventral laminar. Ramo mandibular tão alto quanto largo sob a série molar e sem dobra labial distinta posteriormente, ao longo do rebordo ventral. Fossa masseterica rasa. Pré-molares birradiculados. Molares progressivamente maiores do M_1 ao M_4. Protocone moderado ou reduzido; paracone às vezes reduzido e aproximado do metacone nos M^{1-3}. Talonido dos molares inferiores grandes ou reduzidos e às vezes imperfeitamente escavados em bacia ou rasos. Metacônidos, quando prèsentes, sempre menores que os paracônidos. Contato naso-lacrimal amplo. Nasais grandes e expandidos posteriormente. Planos basicraniano e basifacial paralelos entre si. Órbita aberta posteriormente. Úmero com forame entepicondilóide. Riochiquense (Paleoceno superior) ao Montehermosense (Plioceno superior) da América do Sul.

Entre os gêneros conhecidos, o mais antigo é *Patene* Simpson, 1935, a que pertencem espécies de tamanho pequeno, menores que os atuais *Didelphis*, cujos molares superiores são estruturalmente primitivos, com grande protocone, paracone bem separado do metacone e um tanto menor que o mesmo, nos M^{1-3}, cujo esporão metastilar é bem desenvolvido e cujos protocônulo e metacônulo são presentes, embora vestigiais. No M^4, comprimido ântero-posteriormente, o paracone é mediano, o metacone é reduzido a pequena cúspide basal e o esporão do parastilo é forte, sendo o do metastilo ausente. Molares inferiores de trigonido muito alto e forte, contraposto ao baixo, estreito e curto talonido, este provido de reduzida bacia e com suas três cúspides mais ou menos igualmente desenvolvidas; o protocônido salienta-se sobremaneira acima das outras cúspides, sendo o paracônido um tanto mais alto que o metacônido. Duas espécies: *P. simpsoni* Paula Couto, do Paleoceno superior (Itaboraiense = Riochiquense) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, e *P. coluapiensis* Simpson, tipo, do Eoceno inferior (Casamaiorense) de Chubut, Argentina, a primeira conhecida por uma maxila direita incompleta, com P^3 e M^{1-4} preservados, e por fragmento mandibular com M_3 presente, e dentes isolados, a segunda baseada num fragmento maxilar direito, com M^{1-4}, sendo *P. simpsoni* aproximadamente 1/4 menor que *P. coluapiensis*, desta se distinguindo, ademais, por detalhes estruturais de seu sistema dentário, notando-se, à primeira vista, o desenvolvimento relativamente maior de seu M^4 que apresenta nítida saliência posterior, correspondente ao metacone, e esporão parastilar bem mais forte e cortante (Fig. 121).

Arminiheringia Ameghino, 1902, gênero bem característico e muito distinto, encerra espécies de grande tamanho (seu crânio chegava a igualar ao de um grande urso, em tamanho) e das mais especializadas, em constraste com sua presença nas mais antigas faunas de mamíferos da América do Sul. Seu tamanho relativamente gigantesco, desproporcional para o festo da fauna sua contemporânea (Riochiquense e Casamaiorense), levou Scott (1937, p. 716) a considerá-lo como completamente deslocado em seu meio, tendo em vista o fato de que há, ordinariamente, certa proporção, em tamanho, entre um animal carnívoro e os herbívoros que lhe servem de presas. A presença de herbívoros de grande tamanho *(Carodnia)* naquelas faunas dos primórdios da idade dos mamíferos na América do Sul, recentemente revelada por Simpson e Paula Couto, vem, porém, em socorro deste princípio de proporcionalidade de tamanho entre os animais predadores e suas presas.

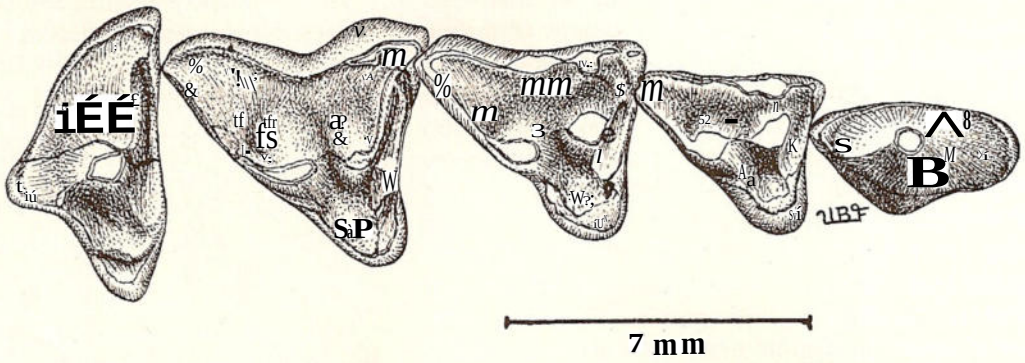


Fig. 121 – *Patene simpsoni* Paula Couto. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Dentes superiores (P^3, M^{1-4}), direitos, vistos da coroa.

Em *Arminiheringia*, os incisivos inferiores são reduzidos a dois pares, sendo o primeiro par anterior ao segundo. Os caninos são grandes, desprovidos de esmalte ou cobertos por delgada camada de esmalte, talvez restrita à ponta do dente, com raiz aberta na base, mesmo nos indivíduos adultos, o que nos faz supor que fossem de crescimento contínuo. *Arminiheringia* assemelha-se muito ao gênero tipo do grupo, *Borhyaena*, do Mioceno (Santacruzense), porém é mais especializado, a despeito de mais antigo do que este, de que não teria sido, pois, ancestral, mas colateral. Simpson (1948, p. 42) não admite também a hipótese de ter sido este gênero ancestral de *Thylacosmilus*, o borhienino de dentes de sabre, do Plioceno, aventada por Scott (1937, p. 716), apresentando, como argumentos contrários a tal hipótese, o alongamento de ambos os caninos, o superior e o inferior (em *Thylacosmilus*, como nos grandes gatos de dentes de sabre, apenas o canino superior é alongado em sabre, sendo o inferior de tamanho normal), e a forma da sínfise mandibular, que é baixa, em vez de prolongada para baixo, em rebordo saliente, fatos que só muito dificilmente poderiam sugerir o começo da especialização em dente de sabre.

Em *Arminiheringia*, o crânio é maciço, de face um pouco mais alongada que nos demais borhieninos de grande tamanho e arcada zigomática muito expandida lateralmente. Na mandíbula, a sínfise estende-se posteriormente até sob o Mp A fórmula dentária é 3/2-1 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M. Os caninos são muito grandes e os molares são estruturalmente semelhantes aos de *Borhyaena* (Fig. 122).

As espécies conhecidas são *A. auceta* Ameghino, de grande tamanho, mais ou menos equivalente ao de uni jaguar (seu crânio teria atingido 30 centímetros de comprimento, aproximadamente), e *A. cultrata* Ameghino, mais de 25% menor que *A. auceta*, ambas do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia.

Um molar inferior esquerdo, de tamanho avantajado, coletado em São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Paleoceno superior), pertence provavelmente a uma espécie deste gênero, possivelmente diferente das espécies do Eoceno da Patagônia, mas ainda insuficientemente conhecida, para poder ser diferenciada com segurança das espécies já conhecidas (Paula Couto, 1952, 1961).

Palaeocladosictis Paula Couto, 1961, cujo tipo, *P. mosesi* Paula Couto, se baseia num pequeno molar superior esquerdo, procedente do Riochiquense de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, lembra, em linhas gerais, pela estrutura de seus molares superiores, o gênero *Cladosictis*, do Oligo-Mioceno, aproximando-se, outrossim, em certos detalhes, de *Thylacodictis*. Seus paracônulo e metacônulo, ambos vestigiais, são presentes, como em *Thylacodictis*, mas em oposição ao que se observa em *Cladosictis* e nos outros gêneros conhecidos, do Terciário médio e superior. *P. mosesi* teria sido de tamanho mais ou menos equivalente ao dos maiores *Didelphis* recentes (Fig. 123).

O Oligoceno e o Mioceno da Patagônia são ricos em gêneros ligados a esta subfamília. *Pharsophorus* Ameghino, 1897, o mais antigo deles, típico do Deseadense (Oligoceno inferior) *(P. lacerans* Ameghino) e talvez também presente no Mustersense, é conhecido desde o Eoceno

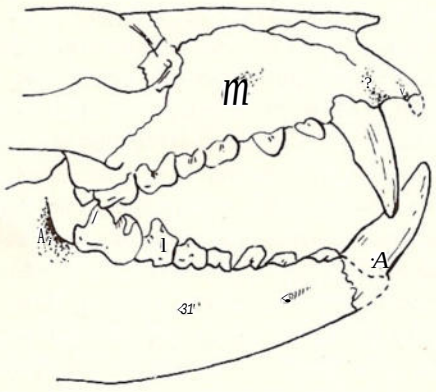


Fig. 122 – *Arminiheringia auceta* Ameghino, marsupial borienídeo, do Eoceno inferior (Casamaiorense) sul-americano. Parte facial do crânio e mandíbula (segundo Simpson).

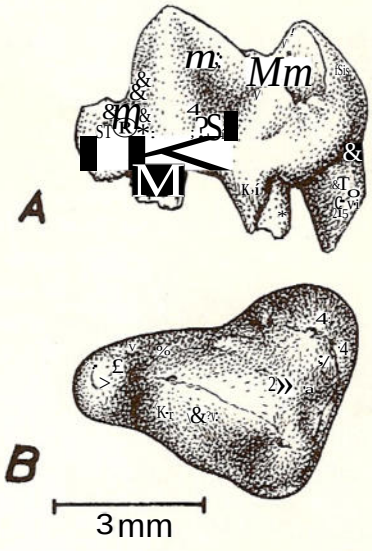


Fig. 123 – *Palaeociadosictis mosesi* Paula Couto. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, BrasiL Molar superior esquerdo, visto do lado externo *(A)* e da superfície de oclusão *(B)*.

superior (Casamaiorense) da Argentina, onde é representado pela espécie *P. cretaceus* (Roth). Entre os onze outros gêneros oligocênicos e miocênicos ou oligo-miocênicos conhecidos, citamos *Cladosictis* Ameghino, 1887, *Borhyaena* Ameghino, 1887, *Prothylacinus* Ameghino, 1891, e *Thylacodictis* Mercerat, 1891.

Cladosictis apresenta, como uma de suas particularidades talvez mais notáveis, o grande alongamento e o estreitamento de seu crânio, desproporcional em relação ao resto do esqueleto, também alongado. Aparte rostral do crânio é, como nos outros gêneros, relativamente curta, com as órbitas muito avançadas, abrindo-se o canal lacrimal em seu bordo interno. O palato é desprovido de fenestras, embora perfurado por diversos forames acessórios. Contrastando com o crânio, a mandíbula é notavelmente alta e pesada, estendendo-se sua sínfise até sob a metade anterior do P_3. Fórmula dentária: 4/4 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M. Os caninos superiores são fortes, comprimidos lateralmente e separados dos P^1 por curto diastema. Os pré-molares são todos praticamente laminares. Os M^{1-3} têm o protocone bem desenvolvido, mas, no M^4, esta cúspide é pequena. A cauda é robusta e os membros locomotores são curtos. *Cladosictis lustratus* (Ameghino) parece ter sido o marsupial mais abundante na Patagônia, nos tempos do Santacruzense (Mioceno inferior) (Fig. 124).

Borhyaena é o gênero tipo da família, a ele pertencendo os mais possantes mamíferos predatórios da fauna do Santacruzense (o crânio de *B. tuberata* Ameghino tinha, aproximadamente, 24 centímetros de comprimento). O crânio é baixo, com cristas sagital e lambdóide moderadamente elevadas, arcadas zigomáticas fortes e muito expandidas lateralmente. Nasais muito desenvolvidos posteriormente. Órbitas relativamente pequenas, com o forame lacrimal aberto em seu interior. O palato, sem fenestras, é perfurado por forames vasculares accessórios. A mandíbula é muito pesada, relativamente a seu comprimento, com os ramos fortemente coossificados, na sínfise. As falanges ungueais possuíam garras robustas. Os dentes são em número de ?'3 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M, notando-se logo a redução, tm número, dos incisivos. Os caninos, embora bem desenvolvidos, são de ponta rombuda. O P^1, em contato com o canino, é colocado transversalmente à série dentária. Nos molares superiores, o protocone é pequeno, sendo a cúspide estilar anterior (parastilo) a única presente. O M^4 é muitíssimo reduzido, frequentemente unirradiculado, dotado, no máximo de duas cúspides (o paracone e a cúspide estilar ântero-externa). Nos molares inferiores, o hipocônido é reduzido, fundindo-se o entocônido e o hipoconulido numa só cúspide e sendo as cúspides do trigonido altas e bem individualizadas; o talonido do M^4 é provido apenas de uma cúspide. Duas espécies: *?. tuberata* Ameghino e *B. excavata* Ameghino (Fig. 125).

Prothylacinus tem por espécie única *P. patagonicus* Ameghino, do Mioceno inferior (Santacruzense) da Argentina, que devia igualar, em tamanho, ao "diabo da Tasmânia" (*Thylacinus cynocephalus*) recente. Seus dentes são em número de 4/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M. Como nos outros gêneros santacruzenses, o crânio é grande, relativamente ao tamanho do corpo. As órbitas não são tão avançadas quanto nos outros gêneros e o alisfenóide não participa da formação da bula timpânica. Proporcionalmente a seu tamanho, a mandíbula é muito mais alta que em *Thylacinus*. O úmero é desprovido de forame entepicondilóide. Nos M^{1-2}, o protocone é bem desenvolvido, sendo ausente no M^3. O M^4 é mais reduzido que em *Thylacinus*, sendo seu protocone representado por uma superfície ondulada e o metacone vestigial; o paracone, alto e cónico, comunica-se com a cúspide estilar ântero-extema (parastilo), a única presente, por aguçada cristã. No M_1, o protocônido, o paracônido e o talonido situam-se numa mesma linha ântero-posterior, mas, nos outros molares inferiores, o paracônido desloca-se progressivamente para o lado interno. O protocônido é alto e forte, sendo o paracônido laminar. O talonido do M_4 é reduzido, de bacia rasa, terminada numa cúspide posterior, lembrando um hipoconulido. Os hábitos deviam ser os de urh predador terrícola-arborícola, de nicho ecológico similar ao dos dasiurídeos e aos dos menores Carnivora placentários.

Thylacodictis encerra marsupiais pequenos, mas muito carnívoros, com o protocone do M^4 escavado em bacia e os talonidos dos molares inferiores amplos e

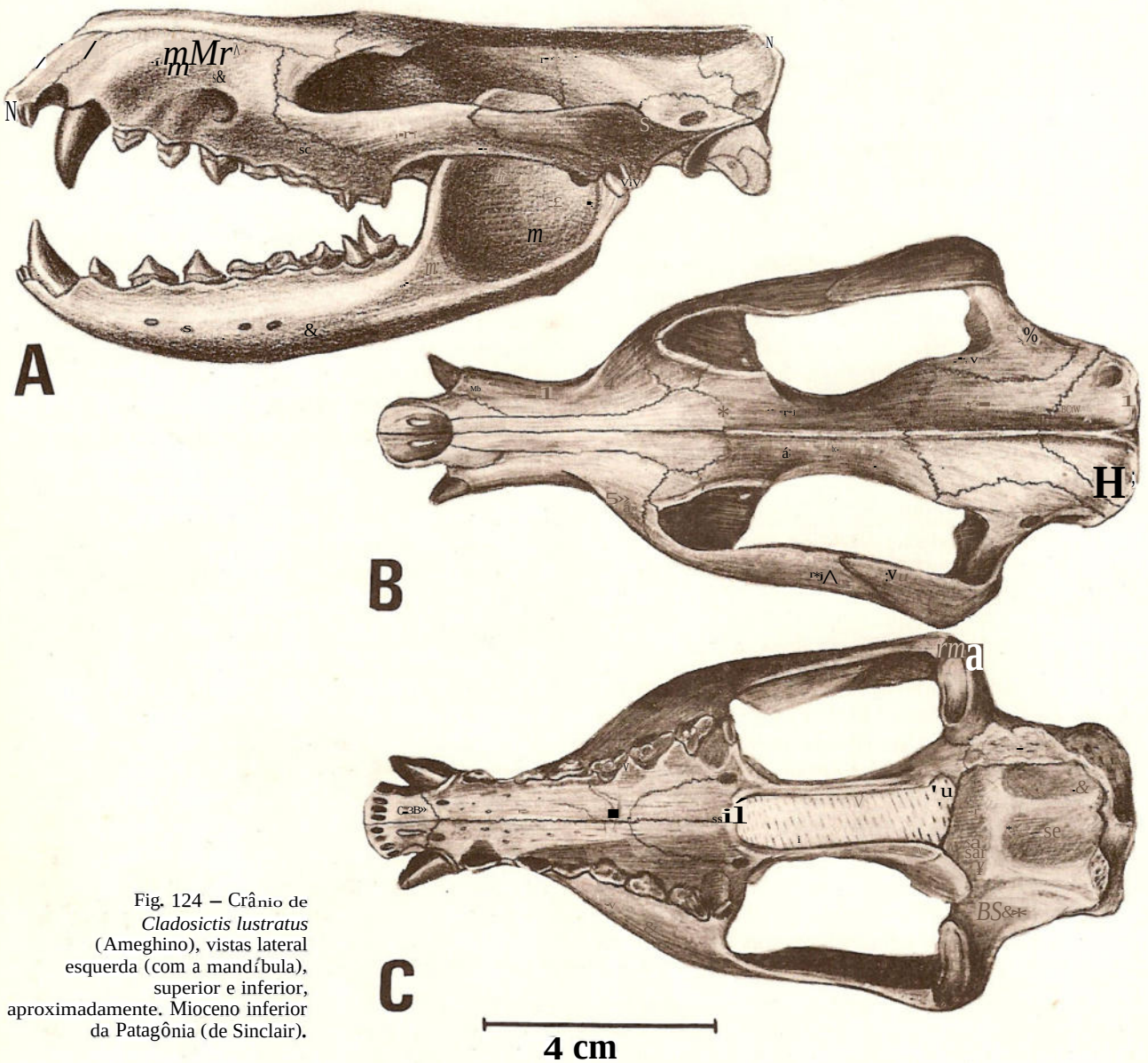


Fig. 124 – Crânio de *Cladosictis lustratus* (Ameghino), vistas lateral esquerda (com a mandíbula), superior e inferior, aproximadamente. Mioceno inferior da Patagônia (de Sinclair).

bicuspidados. Dentes: 4/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M. Nos molares superiores, as três cúspides do trígono são bem desenvolvidas e cônicas, predominando o protocone que limita uma depressão ou bacia, em cujas margens anterior e posterior pequenas cúspides intermediárias (paracônulo e metacônulo) são observáveis, nos dentes não desgastados, como em *Palaeocladosictis*. O crânio é de rostro curto e estreito e porção cerebral alongada, sendo suas cristas sagital e lambdóide baixas e suas arcadas zigomáticas amplamente expandidas para o lado externo. O alisfenóide participa, pelo menos parcialmente, da formação da bula timpânica. A mandíbula é delgada. O úmero é desprovido de forame entepicondilóide. A presença de um polegar oposto, como em *Thylacodictis*, indica hábitos provavelmente arborícolas, pelo menos em parte. Duas espécies: *T. manzanianus* (Ameghino) e *T minutus* (Ameghino), ambas do Santacruzense.

Alguns gêneros pouco conhecidos são do Plioceno argentino: *Styloconus* Mercerat, *1911, Notocynus* Mercerat, 1891, *Acrohyaenodon* Ameghino, 1904 e *Borhyaenidium* Pascual & Bocchino, 1963.

Família Thylacosmilidae Riggs, 1933 (emend. Marshall, 1976). Grandes marsupiais borienóides, cujo crânio se distingue por seu rostro maciço e curta crista sagital, sendo o canino superior fortemente desenvolvido, hipsodonte, em forma de sabre e profundamente encaixado em seu alvéolo. Na mandíbula, o grande aprofundamento da sínfise e a enorme expansão do rebordo mandibular na mesma região, destinada a proteger o enorme

canino superior, quando a boca estava fechada, são características semelhantes às que se vêetn nos "tigres-dentes-de-sabre" sul-americanos *(Smiloclon)*. A região dorsal da maxila é grandemente inflada, para acomodar a ampla raiz do canino superior, que se estende para trás, entre as órbitas, encontrando-se com o ápice de sua homóloga do lado oposto no plano sagital do crânio. Os ossos nasais são longos e comprimidos lateralmente. As órbitas são bem delimitadas posteriormente por ponte óssea, formada pela junção da enorme apófise pós-orbitária do frontal com a curta, mas larga, apófise ascendente do jugal. Fenestras palatinas posteriores e forame entepicondilóide do úmero ausente. Côndilos ocipitais amplamente projetados para trás. Basiesfenóide com um proeminente par de bossas. Processos parocipitais superdesenvolvidos. Bula auditiva presente e moderadamente inflada. Meato auditivo externo limitado ventralmente por contato (não fusão) do processo mastóide com a região basifacial. Nasal e lacrimal em contato. Ramos mandibulares baixos sob os molares, tomando-se mais altos e mais estreitos anteriormente, sendo o seu bordo ventral provido de distinta dobra labial, que se toma mais pronunciada para trás. Fossa massetérica restrita, mas profunda. Os dentes são em número de 0/0 I, 1/1 C, 2/2 P, 4/4 M x 2 = 28. com redução numérica e especialização inusitadas para um marsupial. O canino superior, enormemente alongado, comprimido transversalmente, é um tanto curvo, anteriormente convexo. Nos molares superiores, o protocone e o parastilo são ausentes. O paracone é vestigial ou ausente. O M^3 é o mais desenvolvido da série, funcionando principalmente como dente seccionante. O metacone é bem desenvolvido, mais alto que em *Borhyaena*

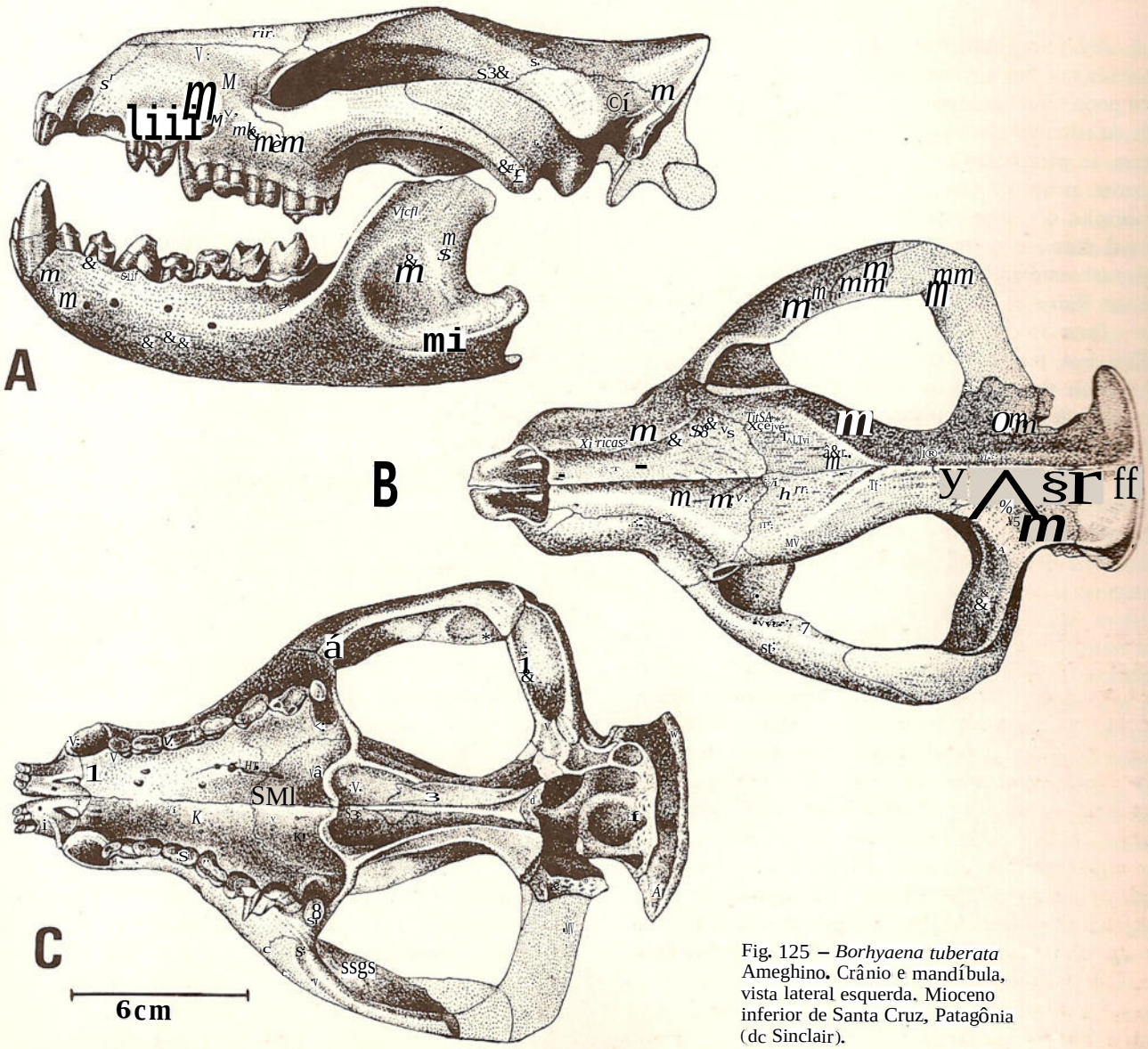


Fig. 125 – *Borhyaena tuberata* Ameghino. Crânio e mandíbula, vista lateral esquerda. Mioceno inferior de Santa Cruz, Patagônia (dc Sinclair).

ou em *Prothylacinus*. A cristã do metastilo é fortemente desenvolvida nos M^{1-3}. O M^4 reduz-se a forte tubérculo, com a coroa provida apenas de paracone e parastilo, reunidos por cristã transversal. Grande diastema separa o C inferior do dente que se lhe segue imediatamente na série dentária respectiva, isto é, o P_2. Os P_{2-3} são simplesmente cónicos. Os molares inferiores são estreitos transversalmente, de coroa muito alta, com paracônido, protocônido e talonido quase alinhados em série, ântero-posteriormente; protocônido e paracônido fortes, metacônido ausente. Cúspide de talonido similar em tamanho e forma do paracônido nos molares anteriores. O M_4, o maior da série, é nitidamente cortante, carniceiro, com talonido vestigial. As patas anteriores são digitígradas, pentadáctilas; as posteriores, plantígradas, provavelmente pentadáctilas. Huaiqueriense, Montehermosense e Chapadmalalense da Argentina.

Achlysictis Ameghino, 1891. Dentição menos desenvolvida que em *Thylacosmilus* e *Hyaenodonops*. Profundo poço no rebordo anterior da fossa massetérica. Cúspide do talonido grande e semelhante, em tamanho e estrutura, ao paracônido nos M_{1-2}, mas metade aproximadamente menor que o paracônido no M_3 e um quarto do tamanho do mesmo no M_4. O pequeno cíngulo ântero-basal torna-se progressivamente maior do M_2 ao M_4. Montehermosense e talvez Huaiqueriense. Províncias de Entre Rios e de Buenos Aires, Argentina.

Duas espécies: *A. lelongi* Ameghino, 1891, Entre Rios, e *A. pungem* (Ameghino, 1904), pouco maior que a espécie tipo, de Monte Hermoso, conhecidas por fragmentos de ramos mandibulares com dentes e por dentes inferiores isolados, respectivamente.

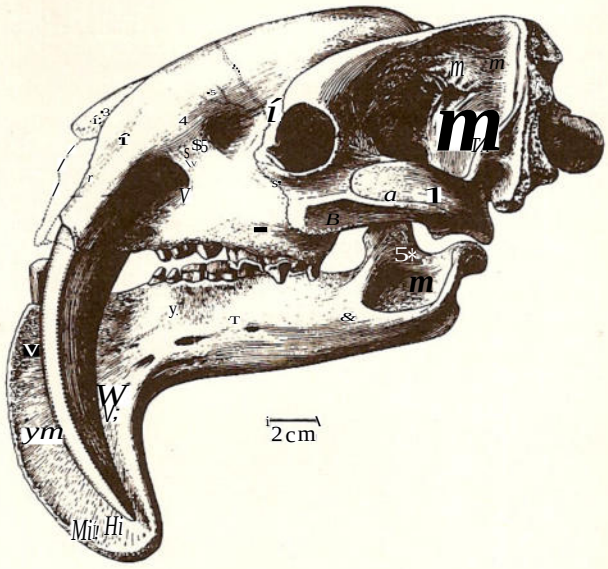


Fig. 126 – *Thylacosmilus atrox* Riggs. Crânio e mandíbula, perfil esquerdo. Plioceno inferior de Catamarca, Argentina (de Riggs).

Hyaenodonops Ameghino, 1908. Espécie única pouco menor que *Thylacosmilus atrox*. M_4 transversalmente estreito. Paracônido a metade menor, aproximadamente, que o protocônido. Talonido reduzido a pequenina cúspide basal. Cíngulo ântero-basal ausente. Chapadmalalense da província de Buenos Aires, Argentina.

Espécie tipo e única: *H. chapadmalensis* Ameghino, 1908, que pode ser descendente direta de *Thylacosmilus*

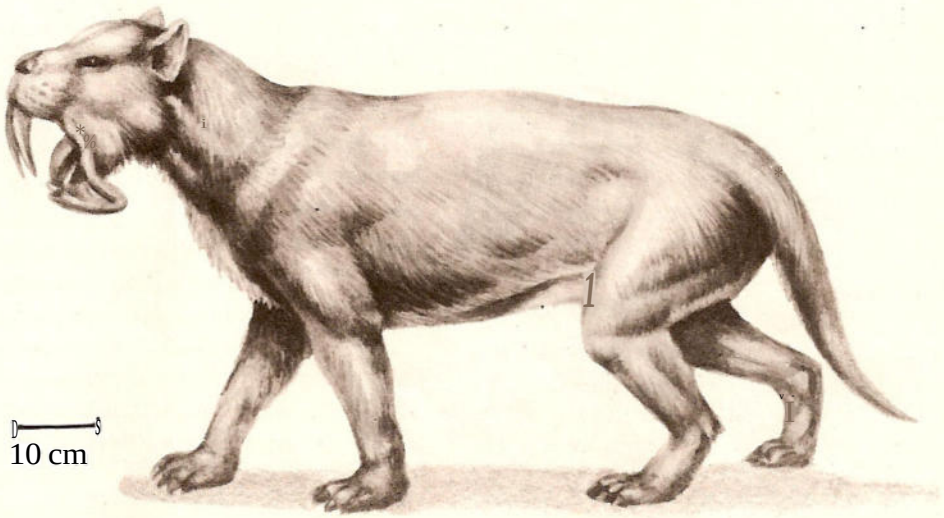


Fig. 127 – *Thylacosmilus atrox* Riggs, restaurado. Plioceno inferior da América do Sul (inspirado em "LIFE").

atrox. Tanto *Hyaenodonops* quanto *Thylacosmilus* diferem de *Achlysictis* por seu paracônido metade menor que o protocônido, por falta do cíngulo ântero-basal e por ser a cúspule póstero-basal do seu talonido pequeníssima.

Notosmylus J. L. Kraglievich, 1960. A espécie tipo e única é de tamanho aproximadamente metade menor que *Thylacosmilus atrox*. Baseia-se num fragmento de maxila direita, com raiz do canino, associada com a ponta de um canino direito.

Thylacosmilus Riggs, 1933. Rebordo anterior da fossa masseterica sem poço profundo. Talonido pequeno e reduzido a minúscula cúspule póstero-basal no M_4. Cíngulo ântero-basal ausente.

Riggs (1933) cita, para este gênero, além da espécie tipo (*T. atrox* Riggs, 1933), uma outra espécie menor (*T. lentis* Riggs, 1933), ambas do Huaiqueriense e Montehermosense (Plioceno) de Corral Quemado, Catamarca, Argentina, que se distinguem entre si por ser *T. atrox* maior e não participarem seus frontais da formação da crista sagital, o contrário do que acontece com *T. lentis*. Marshall (1976) não vê razão para tal separação específica, julgando tais diferenças apenas individuais.

O aparecimento dos carnívoros placentários de grande porte, entre eles os "tigres-dentes-de-sabre" (*Smilodon*), na América do Sul, durante o Uquiense (Pleistoceno mais inferior) e sua persistência na respectiva fauna até os tempos do Lujanense (Pleistoceno mais superior) e até o Recente (os demais gêneros) marcou o destino final dos marsupiais carnívoros neste continente. O último aparecimento destes marsupiais foi registrado no Chapadmalalense (Pleistoceno mais inferior) da Formação Chapadmalal, próxima de Mar del Plata.

Superfamília CAENOLESTOIDEA Osborn, 1910

Agrupa os marsupiais sul-americanos de hábitos estritamente insectívoros. São animais de pequeno tamanho, não maiores que uma preá (cobaia), na maioria extintos.

Família Caenolestidae Trouessart, 1898. Pequenos marsupiais de forma murina, com membros locomotores subiguais, pentadáctilos, hallux pequeno, paralelo aos demais dedos do pé. Cauda longa. Dentes: 34/3-4 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M. Incisivos superiores pequenos, sendo os dois inferiores, medianos, grandemente desenvolvidos (diprotodontia). P^{2-3} pequenos, sendo o P^3 o maior, laminar, como os P_{2-3}. Os M^{1-2} são tetratuberculados; o M^3, trituberculado, sendo o M^4 muito reduzido. Os molares inferiores são de trigonido levemente mais alto que o talonido. O M_1 é frequentemente aumentado em tamanho, pentatuberculado, cortante, como o P^4, sendo os M_{2-4} tetratuberculados e lofodontes. O crânio e a mandíbula são alongados, baixos e delgados.

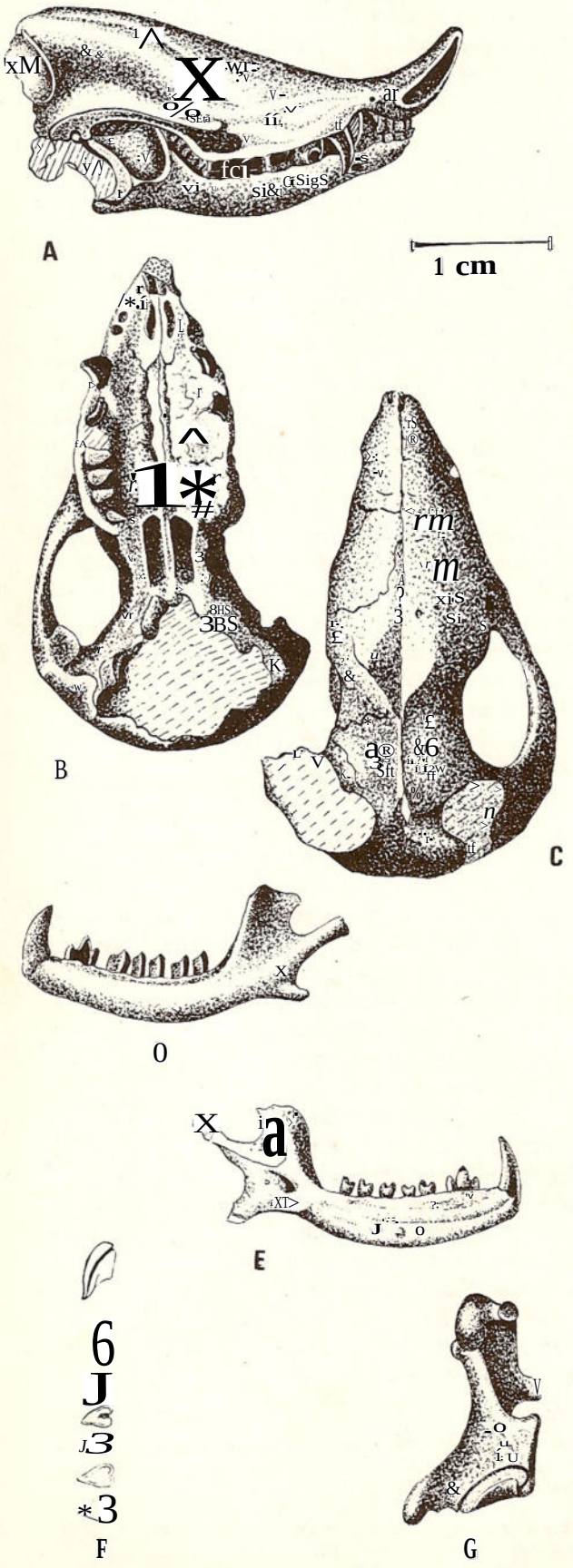
Os representantes fósseis mais antigos desta família são do Eoceno inferior (Casamaiorense) da América do Sul.

Subfamília Caenolestinae Sinclair, 1906. Dentes em número de 4/1 I, 1/0 C, 3/4-5 P, 4/4 M, sem pré-molares ou molares cortantes, sendo os molares inferiores do tipo tubérculo-sectorial. Tamanho pequeno.

Progarzonia Ameghino, 1904, cujas verdadeiras afinidades são ainda discutíveis (*P. notostylopense* Ameghino), é o único gênero citado no Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia. Baseia-se num ramo mandibular esquerdo, com o P_3 preservado, de coroa baixa, comprimido transversalmente e alongado ântero-posteriormente.

Segue-se-lhe, no Oligoceno da Patagônia, *Pseudhalmarhiphus* Ameghino, 1903, e *Garzonia* Ameghino, 1891, o último do Oligoceno superior e Mioceno inferior, conhecido por dentes superiores trituberculados, ramos mandibulares com dentes e partes dos membros locomotores. Sua mandíbula assemelha-se à do atual *Caenolestes*, mas é mais alta, relativamente a seu comprimento, com ângulo fortemente curvo, estendendo-se a sínfise até sob o último pré-molar. O incisivo inferior, anterior, é alongado, com esmalte apenas em sua face anterior, sendo seguido por seis dentes unirradiculados, vestigiais. O P_3 é grande, de coroa elevada e comprimida transversalmente, com forte talonido. Os molares inferiores parecem ter sido semelhantes aos de *Caenolestes*, sendo, porém, o último unirradiculado. Uma espécie: *Garzonia patagonica* (Ameghino).

Halmarhipbus Ameghino, 1891, do Mioceno inferior (Santacruzense) (*H. nanus* Ameghino), conhecido apenas por um ramo mandibular direito, incompleto, com todos os dentes conservados, é peculiar, por mesclar caracteres didelfóides e cenolestóides-falangeróides. Seus molares tubérculo-setoriais são estruturalmente semelhantes aos dos didelfídeos, enquanto a parte anterior da mandíbula, inclusive o incisivo médio, que é alongado, e o carácter vestigial dos demais incisivos, do canino e do prémolar anterior são tipicamente cenolestóides. Sua fórmula dentária inferior é: 4 I, 1 C, 3 P, 4 M. Os P_{2-3} são comprimidos lateralmente, laminares, com a cúspide mediana, principal, alta e recurvada. O M_1 não é cortante, mas estruturalmente semelhante aos M_{2-4}, todos tubérculo-sectoriais, de trigonido estreito, com as três cúspides bem individualizadas, e talonido amplo, mais largo que o trigonido (exceto no M_4 que é bem menor que os anteriores), com suas três cúspides também nítidas. A mandíbula é da mesma altura que a de *Caenolestes*, de que este gênero se distingue, à primeira vista, pela nítida



individualização das cúspides de seus molares inferiores que, em *Caenolestes*, tendem à forma decrescente, observável nos Palaeotherttinae. Seu M_4 é birradiculado, como o de *Caenolestes*.

Outro gênero do Mioceno inferior de Santa Cruz, Patagônia, é *Pichipilus* Ameghino, 1890, cuja espécie tipo e única, *P. osborni* Ameghino, 1890, é a maior de todas as espécies conhecidas de cenolestinos santacruzenses. Baseia-se num fragmento de ramo mandibular esquerdo com os M_{2-3} presentes, de trigonidos mais curtos que os respectivos talonidos, com as cúspides baixas e mais ou menos equivalentes em altura, as dos trigonidos reduzidas aos protocônido e metacônido. *P. osborni* compara-se melhor, em tamanho e morfologia dentária, com *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1935, do Montehermosense (Plioceno superior) da Argentina, a que muito se assemelha.

Stilotherium Ameghino, 1887, também do Mioceno inferior da Patagônia, é conhecido por uma mandíbula com todos seus dentes preservados (*S. dissimile* Ameghino).

Zygolestes Ameghino, 1898, das barrancas do Paraná, é o único gênero conhecido no Plioceno, sendo sua espécie única fundada numa mandíbula e dentes inferiores (2 I, I C, 2 P, 4 M).

Três são os gêneros recentes, todos muito pequenos: *Caenolestes* Thomas, 1895, Lesforos Oehser, 1934 (= *Orolestes* Thomas, 1917 = *Cryptolestes* Tate, 1934) e *Rhyncholestes* Osgood, 1924. *Caenolestes*, de crânio alongado e canino unirradiculado, é distribuído por cinco espécies, habitantes dos páramos andinos da Venezuela meridional, Colômbia, Equador e Peru, das quais a melhor conhecida é *C. obscurus* Thomas, do tamanho de um rato. *Lestoros*, com uma só espécie, *L. inca* (Thomas), habitante da zona andina do Peru meridional, assemelha-se a *Caenolestes*, em tamanho e aparência geral, mas distingue-se deste sob diversos aspectos, principalmente de seu crânio e sistema dentário, como sejam seu canino curto e birradiculado, pré-molariforme, e seu diminuto pré-molar anterior. *Rhyncholestes*, também monoespecífico (*R. raphanurus* Osgood), da Ilha de Chiloé e província de Llanquihue, Chile meridional, com 22 cm de compri-

Fig. 128 – *Necrolestes patagonicus* Ameghino. *A*, *B* e *C*, crânio, visto de perfil (com a mandíbula), de baixo e de cima, respectivamente; *D* e *E*, ramo esquerdo da mandíbula, visto dos lados externo e interno, respectivamente; *F*, dentes inferiores, esquerdos, vistos de cima; *G*, úmero direito, visto de frente. (de Scott; A modificado segundo Patterson).

mento, no máximo, tem o crânio alongado, principalmente na parte rostral, e dentição de características um tanto diferentes, de um sexo para o outro, os incisivos laterais superiores (I^{2-4}) bicuspidados.

Subfamília Palaeothentinae Sinclair, 1906. Dentes: ?/1 I, 1/0 C, **3/34 P, 4/4** M. P^3 e M_1 funcionalmente cortantes, não estriados. M^1 tetratuberculado (tetracuspidado), M^2 com hipocone rudimentar, M^{3-4} trituberculados. Molares inferiores lofodontes. Mj com metacônido proeminente. M_4 birradiculado e funcional ou unirradiculado e reduzido. Crânio muito largo, principalmente no ocipital, com arcadas zigomáticas muito desenvolvidas. Oligoceno inferior ao Mioceno inferior.

Palaeothentes Ameghino, 1887. Crânio de cavidade cerebral reduzida e crista sagital proeminente. Mandíbula longa, delgada e baixa, nas espécies menores; alta e provavelmente menos alongada, nas formas de maior tamanho. Quatro espécies: *P. aratae* (Moreno), *P. intermedius, P. lepidus* e *P. minutus,* as três últimas de Ameghino. Este é o mais abundante e melhor conhecido dos gêneros de cenolestídeos do Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia.

Dos outros quatro gêneros admitidos nesta subfamília, *Acdestis* Ameghino, 1887, oligo-miocênico, e *Dipilus* Ameghino, do Mioceno inferior, são os mais conhecidos, na base de mandíbulas e dentes inferiores. Em *Acdestis* (Fig. 129-4), o progressivo encurtamento da mandíbula provocou, em algumas espécies, a eliminação dos dentes vestigiais anteriores à série pré-molar e molar. O Mj apresenta lâmina cortante. Em *Dipilus,* a redução dos pré-molares é aumentada, com um a menos que em *Acdestis.* O P_3 é menor, unirradiculado, com talonido ainda presente. Quatro dentes vestigiais, de uma só raiz, são presentes entre o último pré-molar (P_3) e o incisivo anterior, bem desenvolvido. Os molares assemelham-se intimamente aos de *Acdestis,* sendo o M_4 provido de duas raízes. Duas espécies, sendo *D. columnaria* (Ameghino) a melhor conhecida.

Subfamília Abderitinae Sinclair, 1906. Ramo mandibular tipicamente curto e alto. Dentes: ?/1 I, ?/1 C, ?/3 **P**, 4/4 M (Marshall, 1976). Um incisivo grande comprimido lateralmente, em cada ramo mandibular, seguido por quatro dentes pequeníssimos, espaçados, unirradiculados e vestigiais. P_3 unirradiculado, estiliforme e situado em chanfradura da face ântero-basal do M^1 (*Abderites, Pitheculites*) ou grande, birradiculado e lameliforme, com rebordo simplesmente serrilhado (*Parabderites*). M_2 sempre especializado em lâmina cortante, com aresta serrilhada, ocupando toda a região do trigonido e formada pela junção do protocônido e paracônido, muito elevada acima da série dentária; metacônido ausente; talonido em bacia, embora às vezes pequeno. M_{2-4} bunolofodontes, tetracuspidados, com trigonidos e talonidos distintos (*Parabderites*) ou pobremente diferenciados nos dentes desgastados (*Abderites, Pitheculites*). M_3 ligeiramente menor que M_2, mas semelhante ao mesmo em forma e estrutura. M_4 menor que M_3, mas não vestigial. M^1 lameliforme em *Abderites* (desconhecido nos outros gêneros). M^{2-4} bunolofodontes, com duas cúspides labiais distintas e duas cúspides linguais menores. Pré-molares funcionais ausentes nas formas do Santacruzense (Mioceno inferior), sendo o posterior unirradiculado ou ausente. São os mais especializados dos Caenolestidae. Deseadense, Colhuehuapiense e Santacruzense das províncias de Santa Cruz e Chubut, Patagônia, Argentina.

Simpson (1970) prefere considerar o dente laminado e estriado, à frente da série molar, como sendo o P_4, como nos Polydolopidae, não mais adotando nossa opinião de que seja o Mi (Paula Couto, 1952) que preferimos manter pelas seguintes razões: 1) O maior dente inferior, laminado, cortante e estriado, de *Abderites,* além de-ser simplesmente comprimido transversalmente, tem o gume de sua lâmina retilíneo e apenas muito ligeiramente oblíquo em relação ao plano sagital, longitudinal, da série molar; 2) a lâmina cortante do mesmo dente não termina no rebordo posterior do dente, mas logo à frente do que seria o talonido do mesmo; 3) o rebordo alveolar da mandíbula termina exatamente sob o último molar (M_4), onde se afila posteriormente.

Enquanto isto, nos Polydolopidae dá-se o seguinte: 1) o maior dente inferior, laminado, cortante e não tão estriado, é de maior diâmetro transversal; sua crista cortante, além de um tanto curva, é muito mais obliquamente dirigida para a frente e para fora, em ângulo quase reto com o mesmo plano sagital; 2) a lâmina cortante do mesmo termina no bordo posterior do dente, sem a menor indicação de um talonido porventura pré-existente; 3) o rebordo alveolar da mandíbula prolonga-se um pouco posteriormente ao último molar (M_3) nos polidolopídeos eocêriicos, em que o M_4 foi perdido, coincidindo com o limite posterior do diminuto M_4, em vias de desaparecer, nos polidolopídeos paleocênicos; 4) o Mj tende também a elevar-se em lâmina cortante, em sua parte anterior, correspondente ao trigonido, seguido por talonido mais ou menos idêntico ao que se segue à lâmina cortante do dente que julgamos ser o Mi *de Abderites.*

Com este nosso ponto de vista vem, aliás, a concordar Marshall (1971), com seu trabalho revisório do grupo, de que aproveitamos, embora com algumas modificações, a diagnose supra.

Parabderites Ameghino, 1902. Mandíbula menos profunda e mais grácil que em *Abderites.* Cinco dentes vestigiais entre o Il e o um tanto grande P_3. P_3 com duas ou três estrias em cada lado do rebordo anterior e dentículos apicais correspondentes. Mx com trigonido

transversalmente comprimido e lameliforme, com duas ou três estrias de cada lado e dentículos apicais correspondentes; talonido pouco modificado e similar ao do M_2. M_{2-3} proporcionalmente mais alongados e mais estreitos que em *Abderites*. Trigonidos e talonidos bem distintos. M_4 menor que M_3 e de contorno oval. M^{3-4} com lóbulo anterior mais largo que o posterior e com uma cúspide labial distinta e duas linguais, menores. Colhuehuapiense e Deseadense (Oligoceno) da Patagônia. Duas espécies: *P. bicrispatus* Ameghino, 1902, do Colhuehuapiense (Oligoceno superior), e *P. minusculus* Ameghino, 1902, do Deseadense (Oligoceno inferior). *P. minusculus* é uma espécie pequena, a primeira espécie de abderitinos descrita e a única conhecida no Deseadense. Segundo Marshall (1976), o gênero *Parabderites* talvez requeira classificação numa subfamília própria.

Micrabderites Simpson, 1932. Mx escavado anteriormente, para encaixar o P_3, como em *Abderites* e com poucas estrias e dentículos; trigonido e talonido fracamente diferenciados no M_2, indistintos no M_3, o trigonido com três cúspides (uma interna e duas externas) e o talonido com cinco cúspides (três internas e duas externas). Tamanho diminuto (*M. williamsi* Simpson). Camadas de *Colpodon* (Oligoceno superior), ao sul do lago Colhué-Huapi, Chubut, Patagônia.

Abderites Ameghino, 1887. Dentes pré-molares e molares colocados em linha oblíqua através da maxila e mandíbula. I inferior com faixa de esmalte ao longo do rebordo da face externa e raiz fechada no adulto. Último pré-molar diminuto, estilóide, cilíndrico, apertado contra a raiz anterior do Mx. *Mi* com lâmina cortante forte e provida de cinco a sete estrias de cada lado, ao longo do rebordo anterior, e dentículos apicais respectivos; talonido largo, bicuspidado ou um tanto reduzido, limitado por cristas, tanto labialmente quanto oralmente. M_{2-4} com o trigonido provido de uma cúspide lingual e duas labiais, o talonido com uma cúspide labial principal e duas ou três cúspides orais menores e parcialmente fundidas entre si. M_{2-3} de contorno quadranguiar, como nos outros gêneros, bilofodontes. M_4 de contorno ovoide e plenamente escavado em bacia. M^1 com dois ou três sulcos e cristas ao longo de cada lado do rebordo anterior. M^{2-3} com duas cúspides labiais ligadas pela base e duas outras, orais, menores. Oligoceno superior (Colhuehuapiense) (*A. crispus* Ameghino, 1902, e *A. pristinus* (Ameghino, 1902) e Mioceno inferior (Santacruzense) (*A. meridionalis* Ameghino, 1887, tipo, e *A. crassignathus* Ameghino) (Figs. 129-*B* e C e 130).

Pitheculites Ameghino, 1902. O menor dos abderitinos conhecidos. M_2 com poucas estrias e dentículos na lâmina cortante, talonido reduzido e limitado lateralmente por cristas proeminentes. Trigonido e talonido pouco diferenciados no M_2, menos ainda no M_3. M_{2-3} com três cúspides no trigonido, uma oral t 'uas labiais, o talonido com cinco cúspides, três orais com bases interligadas e cristã ântero-posterior, e duas labiais. M_4 menor que M_3. M^2 anteriormente mais largo, com duas cúspides labiais e duas linguais, mais baixas. Cúspide ântero-labial maior que a póstero-labial, ligadas entre si pela base, de modo a formar forte cristã ântero-posterior. M^3 similar a M^2, mas de cúspides labiais menos fortes. M^4

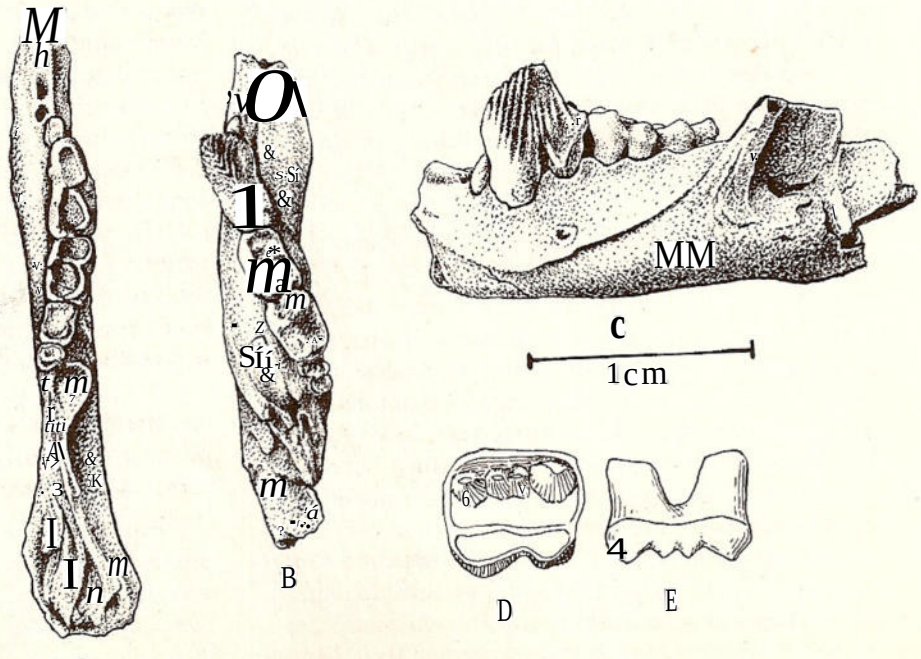


Fig. \29 – *A, Acdestis ligatus* (Ameghino), ramo mandibular direito, visto dc cima. *B* e *C, Abderites crassignathus* Ameghino, ramo mandibular esquerdo, muito incompleto, visto de cima (*B*) e do lado externo (O. *D* c *E, Eudolops tetragonus* Ameghino, M^3 direito, visto de baixo (*D*) e por seu lado externo (*E*). *Acdestis* e *Abderites*, Mioceno inferior (Santacruzense); *Eudolops*, Eoccno inferior (Casamaiorense), todos da Patagônia. (*A, B* e *C*, segundo Sinclair; D e *E*, segundo Ameghino).

trirradiculado e menor que M^3. Oligóceno superior (Colhuehuapiense). Uma espécie, *P. minimus* Ameghino, 1902, com diversos sinónimos. Formação Colhué-Huapi, Chubut, Argentina.

Família Polydolopidae Ameghino, 1897. Pequenos e primitivos marsupiais do Terciário inferior sul-americano. Dentes 2/2 (3) I, 1/1 C, 2/2(3) P, 4/4-3 M. *Il* bem mais alongados que I_2. Canino inferior relativamente forte, comprimido lateralmente. Pj ausente ou vestigial. P_2^2 muito pequenos, vestigiais ou ausentes, separados do C por longo diastema. P_3^3 3, nas formas finais do grupo, M^1 laminares, cortantes, com rebordos serrilhados, sem qualquer vestígio de estrutura cuspidada. M^{X-4} multicuspidados. Trigonido do M_1 mais ou menos elevado, anteriormente, em ápice cortante. M_{2-3} com duas cúspides principais, no trigonido, uma interna (metacônido) e outra externa (protocônido). Talonido dos M_{J-4} escassamente diferenciado do trigonido, com duas cúspides principais, uma interna (entocônido), a outra externa (hipocônido) e pequenas cúspides accessórias. M_4 muito pequeno, presente somente nas formas primitivas. M^{2-4}, nas formas finais do grupo, geralmente com três pequenas cúspides accessórias externas, todas imperfeitamente diferenciadas. Crânio de rostro alongado e largo e narinas terminais; frontais planos, alargados anteriormente, com fraca crista sagital; arco zigomático forte. Mandíbula forte e relativamente curta, com região sinfisiária adelgaçada, abruptamente estreitada, anteriormente ao P_2, e orientada obliquamente, para cima e adiante; processo coronóide amplo e alto, um tanto inclinado para trás; processo angular forte, dobrado horizontalmente para dentro, mas com extremidade oral virada para cima. Paleoceno superior — Eoceno inferior (segundo Pascual — em comunicação verbal — restos fósseis de marsupiais deste grupo foram recentemente coletados no Deseadense — Oligoceno inferior da Argentina).

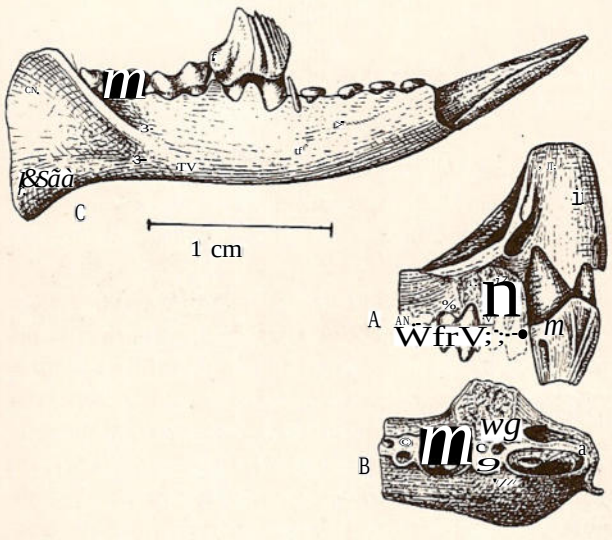


Fig. 130 — *Abderites meridionalis* Ameghino. *A* e *B*, fragmento de maxila direita, visto pelo lado externo (*A*) e de baixo (*B*), com P^4 e M^2 preservados; *C*, ramo mandibular direito, visto pelo lado externo, com todos os seus dentes. Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia (segundo Ameghino).

Em nossa opinião (Paula Couto, 1952), os Polydolopidae e os Caenolestidae (Palaeothentinae e Abderitinae, extintos, e Caenolestinae, recentes) são grupos colaterais, descendentes de tronco cenolestóide comum, pré-cenozóico. Os Polydolopidae, especializando-se mais rapidamente, extinguiram-se primeiro, durante o Eoceno ou o Oligoceno inferior, enquanto os Abderitinae e os Palaeothentinae, mais conservadores em desenvolvimento, persistiram até o Mioceno. Os Caenolestinae, ainda representados por formas vivas, conhecidos desde os tempos do Eoceno inferior, são ainda mais conservadores, apresentando caracteres morfológicos mais primitivos que os dos Palaeothentinae e Abderitinae miocênicos, de que são colaterais, podendo estes, a seu turno, ser considerados como descendentes de cenolestinos pré-miocênicos.

Epidolops Paula Couto, 1952. Incisivos provavelmente em número de 3/2. P\ cortantes, muito maiores que os molares, com rebordo denticulado. Molares superiores e inferiores aproximadamente subiguais, tetracuspidados (M_4 tricuspidado), de coroa baixa e cúspides pequenas, mas distintas. M^1 peifeitamente molariforme, com duas pequenas cúspides accessórias, intermediárias entre as quatro principais. M^2 semelhante ao M^1, sem pequenas cúspides accessórias externas. M}1_2^2 de tamanho moderado. M\ semelhantes aos anteriores, mas bem menores e de contorno quadrangular. M_4^4 diminutos. Duas espécies: *E. ameghinoi* Paula Couto, tipo, *eE. gracilis* Paula Couto, do Paleoceno superior (Itaboraiense = Riochiquense) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, baseadas num crânio incompleto, acompanhado da respectiva mandíbula, com dentes, e em ramos mandibulares incompletos, com e sem dentes, e dentes isolados. Este gênero apresenta as características estruturais ideais, para o ancestral das formas seguintes, do Eoceno (Figs. 131 a 134).

Seumadia Simpson, 1935. Baseado numa espécie (*S. yapa* Simpson), conhecida por um M^4 isolado, procedente da Formação Rio Chico (Paleoceno superior) de Chubut, Patagônia.

Polydolops Ameghino, 1897. P_2 presente. P_3^3 grandes, cortantes, fortemente denticulados. Coroa dos molares de altura moderada, com ampla bacia, cúspides pequenas, mas distintas. M^1 cortante, semelhante ao P^3,

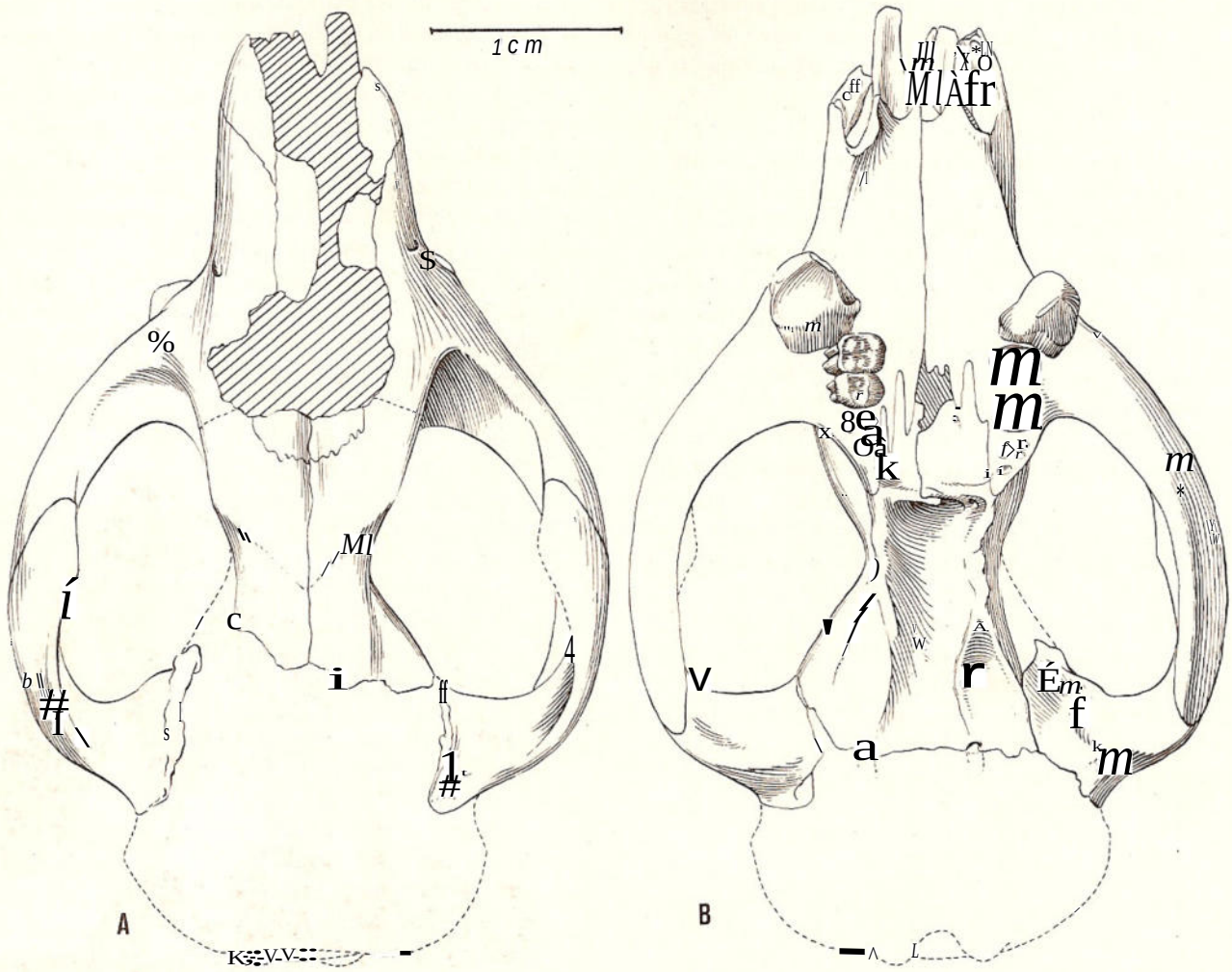


Fig. 131 – *Epidolops ameghinoi* Paula Couto. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Crânio incompleto, visto de cima (*A*) e de baixo (*B*).

mas muito menor. M^{2-3} e M_{1-2} de tamanho moderado. M^4 e M_3 reduzidos, ovais. M^2 com algumas cúspides accessórias externas, cónicas. M_4 ausente. Diversas espécies, nas Formações Rio Chico (Paleoceno superior) e Casamaior (Eoceno inferior), baseadas em ramos mandibulares, incompletos, fragmentos de maxilas, com dentes, e dentes isolados. *P. thomasi* Ameghino, tipo, com diversas subespécies, é do Eoceno inferior, de que procedem cinco outras espécies. Duas espécies (*P. rothi* Simpson e outra) são do Paleoceno superior (Figs. 135-*A* e *B*; 136-*A* e *B*).

Amphidolops Ameghino, 1902. Dentes cortantes (P_3^3) muito grandes. Molares de coroa moderadamente alta, mas de bacia e relevos coronais rasos, cúspides pequenas, tendendo a multiplicar-se e a tomar-se indistintas. M^2 com uma fila contínua de cúspides accessórias externas, quase tão proeminentes quanto as cúspides da fila principal, imediatamente interna a ela. M_4 ausente. Uma espécie, *A. serrula* Ameghino, do Eoceno inferior (Casamaiorense) daPatagônia, conhecida por fragmentos de palato e mandíbula, com dentes, e dentes isolados.

Eudolops Ameghino, 1897. P_2 (e provavelmente C e $?_i$) ausente. Dentes seccionantes (P_3^3) relativamente pequenos, com ligeiro serrilhado no rebordo da lâmina. Molares de coroa baixa, com cúspides grandes e distintas e relativamente poucas cúspides accessórias. M^1 seccionante. M^{2-3} e M_{1-2} subiguais. M^4 e M_3 aumentados, em tamanho. M^2 sem cúspides accessórias externas. M_4 ausente. Três espécies no Eoceno inferior da Patagônia, sendo *E. tetragonus* Ameghino a espécie tipo (Figs. 135-*C* a *E*\ 136-C).

Família Groeberiidae Patterson, 1952. Dentes inferiores: 1 I, 0 C, 0 P, 4 M ou, possivelmente, 1 I, 0 C, 1 P, 3 M. Incisivo hipselodonte, muito longo, comprimido la-

teralmente, esmaltado apenas na face anterior, separado dos demais dentes por diastema. Molariforme anterior (Mj ou P_3) de tamanho normal. Dentes molariformes de tamanho subigual, não multicuspidados, com paracônido ântero-extemo. Mandíbula extremamente curta e alta, fundida na sínfise, com forte processo coronóide e larga fossa massetérica.

O único gênero conhecido, *Groeberia* Patterson, é baseado numa espécie (G. *minopriori* Patterson) conhecida por um fragmento mandibular anterior, com alguns dentes preservados, coletado na Formação Divisadero Largo, provavelmente do Oligoceno (Deseadense) de Mendoza, Argentina. Trata-se de animal pequeno, de características aberrantes (Fig. 137).

Superfamília ARGYROLAGOIDEA Simpson, 1970

Pequenos marsupiais com 2/2 I, 0/0 C, 1/1 P, 4/4 M x 2 = 28 dentes hipsodontes, sem raízes, de crescimento contínuo. Incisivos superiores um tanto inclinados para trás, os inferiores procumbentes. Pré-molares pequenos, quase estiliformes. Molares superiores simples, de face interna arredondada, a externa plana. Molares inferiores bilobulados, com os dois lóbulos bem definidos em sua face externa, o anterior maior. Rostro projetado bem anteriormente ao palato e aos incisivos superiores, afilado. Fenestras temporais enormes. Crânio inflado, cavidades epitimpânica e da bula timpânica presentes. Mandíbula com processo coronóide pequeno e côndilo relativamente baixo, região angular dobrada. Membros locomotores posteriores, muito alongados, com apenas dois metatarsianos e dois dedos presentes, os anteriores curtos.

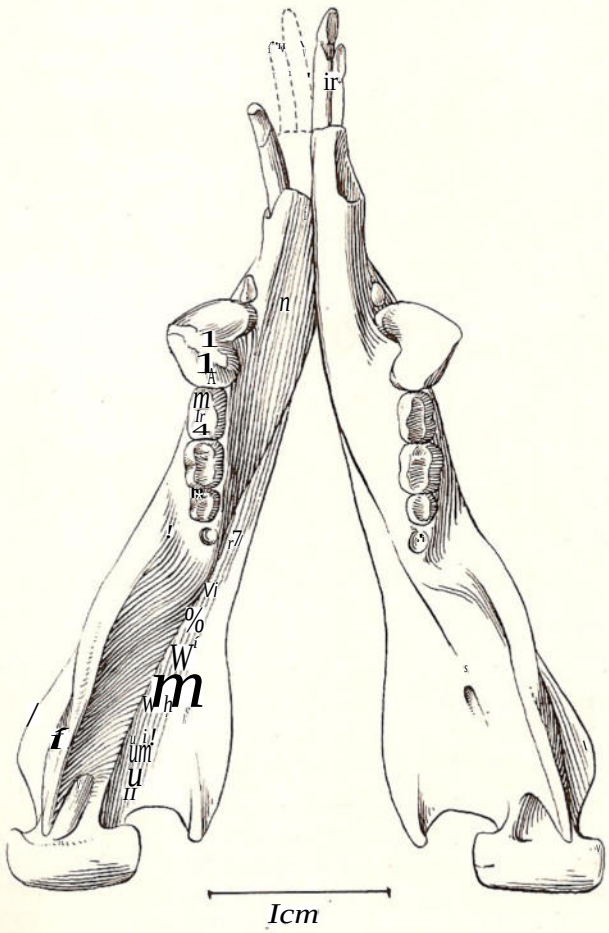


Fig. 132 – *Epidolops ameghinoi* Paula Couto. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Mandíbula, vista de cima.

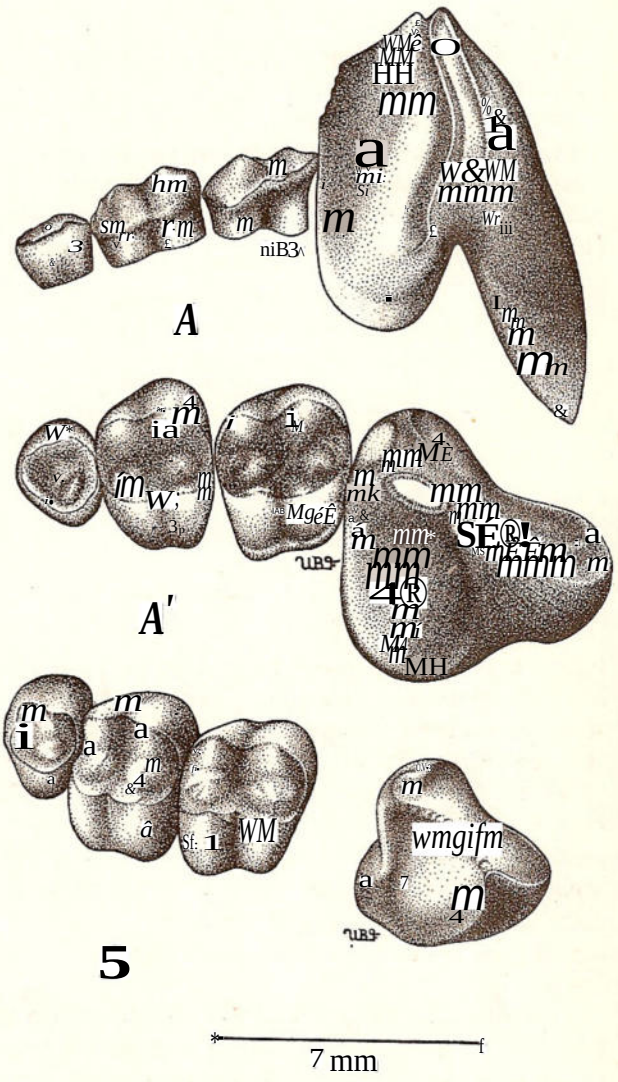


Fig. 133 – *Epidolops ameghinoi* Paula Couto. Dentes superiores, esquerdos (P^3, M^{1-3}), de dois indivíduos. *A'* e *B*, vistos da coroa (superfície de oclusão); A, os mesmos de *A'*, vistos do lado externo.

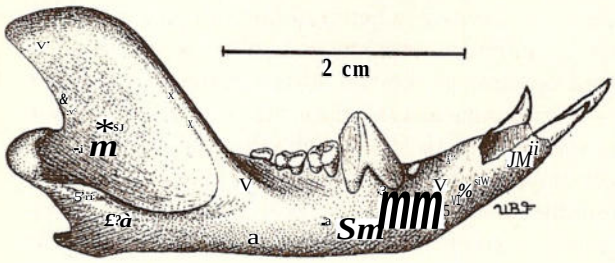


Fig. 134 – *Epidolops ameghinoi* Paula Couto. Mandíbula, lado direito, externo. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Os marsupiais desta superfamília são conhecidos até o momento por fósseis procedentes do Plioceno médio ou superior até o Pleistoceno inferior ou médio da Argentina.

São formas de características muito peculiares e aberrantes, cujos restos escassos e fragmentários se prestaram a diversas interpretações, tendo sido atribuídos a roedores, artiodáctilos ruminantes, lagomorfos, notoungulados, marsupiais diprotodontes, paucituberculados e poliprotodontes, até que descobertas mais recentes (1950) de restos mais completos e interassociados permitiram a Simpson (1970) demonstrar que os mesmos provinham de marsupiais pertencentes a uma superfamília própria, sul-americana, que deve ter descendido, muito possivelmente, de marsupiais didelfóides, inclusive por razões zoogeográficas.

Família única: *Argyrolagidae* Ameghino, 1904. Dois gêneros conhecidos: *.Argyrolagus* e *Microtragulus*, ambos de Ameghino, 1904.

Em *Microtragulus*, os três primeiros molares inferiores, quase tão largos quanto longos, têm a face lingual arredondada, com sulco interlobular interno fraco ou ausente, o externo presente, relativamente recuado, o lóbulo posterior parcialmente distinguível, curto e largo. O último molar inferior (M_4) é alongado, distintamente bilobulado, sendo o lóbulo posterior, estreito. Três espécies: Aí. *argentinus* Ameghino, da Formação Monte Hermoso, província de Buenos Aires, *M. catamarcensis* (Lucas Kraglievich), do Araucanense de Catamarca, *M. reigi* Simpson, das Formações Chapadmalal e San Andrés (Pleistoceno inferior), região de Chapadmalal – Miramar, província de Buenos Aires.

Em *Argyrolagus*, os quatro molares inferiores, mais longos que largos, são fortemente bilobulados, com os sulcos interno e externo mais ou menos equivalentes em

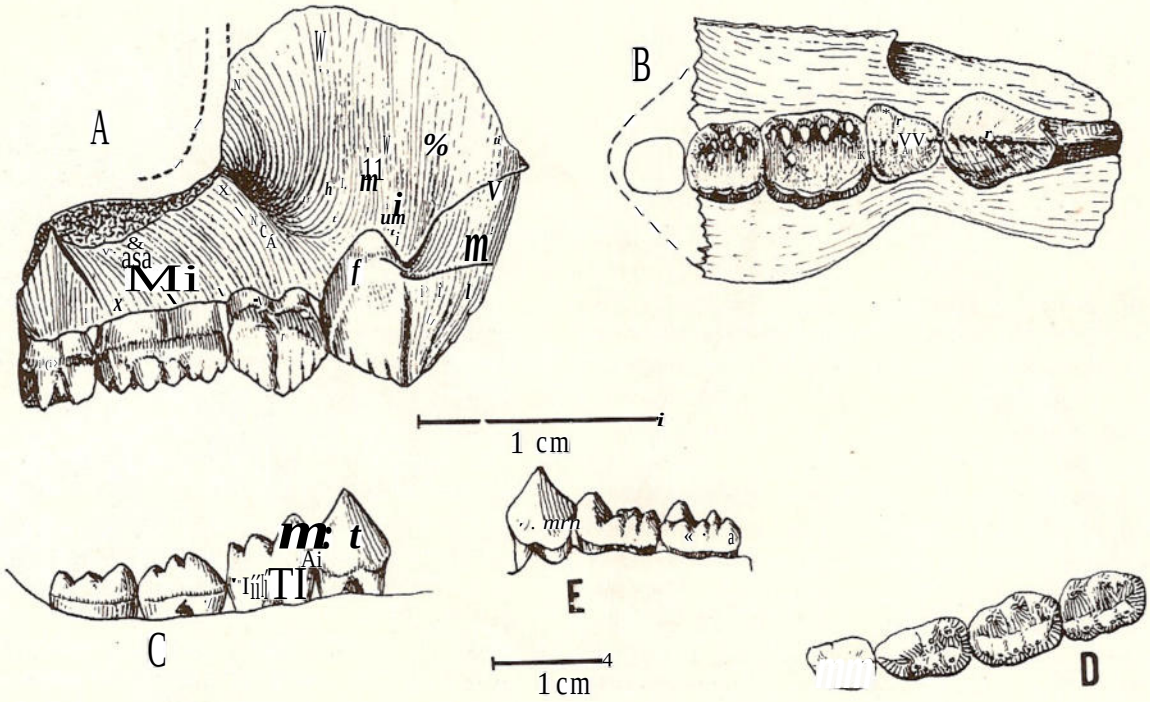


Fig. 135 – *Polydolops thomasi thomasi* Ameghino. Fragmento de maxila direita, com P^4 – M^{1-3}, visto pelo lado externo (*A*) e de baixo (*B*). *C e D, Eudolops caroloameghinoi* (Ameghino), P_4 e M_3 esquerdos, vistos pelo lado interno (C e de cima (*D*). *E, Eudolops cardatus* (Ameghino), M_{1-3} esquerdos, vistos pelo lado externo. Todos do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Argentina. *A c B, x 4; C, D o E* (segundo Ameghino).

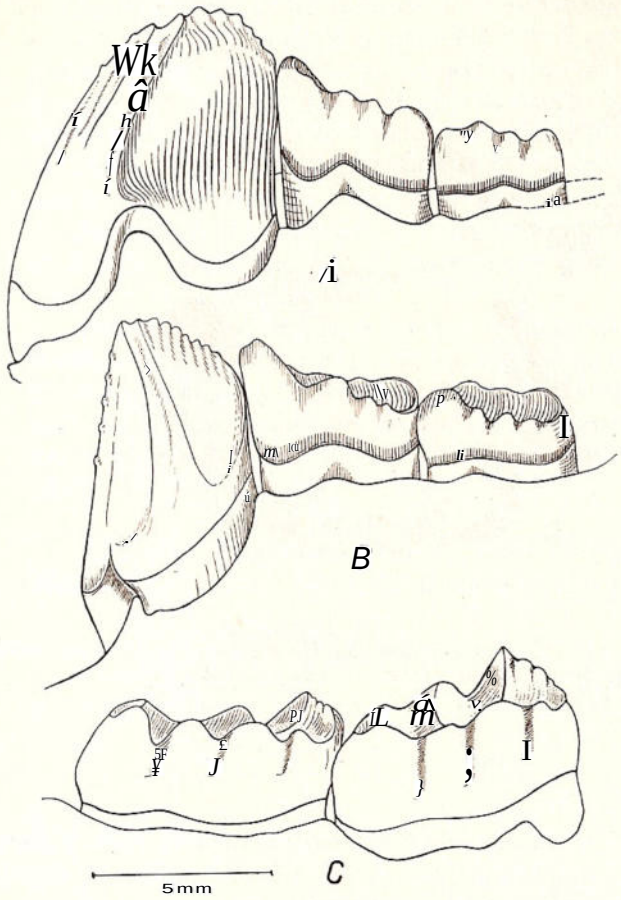


Fig. 136 – *A*, *Polydolops thomasi mara* Simpson, M_{1-3} esquerdos, lado externo. *B*, *Polydolops thomasi paahi* Simpson, M_{1-3} direitos, lado interno. *C*, *Eudolops caroloameghinoi* (Ameghino), M_{2-3} direitos, lado externo. Eoceno inferior da Argentina.

desenvolvimento e opostos entre si, sendo o lóbulo posterior relativamente mais longo que em *Microtragulus*. Duas espécies bem definidas: *A. palmeri* Ameghino, 1904, tipo, da Formação Monte Hermoso, província de Buenos Aires, e *A. scagliai* Simpson, 1970, da Formação Chapadmalal (Pleistoceno inferior) da região Chapadmalal – Miramar, província de Buenos Aires. (Figs. 138 e 139).

Estes pequenos marsupiais, de estrutura anatômica bizarramente peculiar, muito diferente da de qualquer outro marsupial conhecido, apresentam singulares semelhanças de convergência funcional com alguns roedores placentários (Rodentia), particularmente com os Heteromyidae – Dipodomyinae (cangurus-gratos") e Dipodidae (jerbos), embora tal convergência não se estenda a detalhes, nem a caracteres de importância considerável. A semelhança convergente que salta logo à vista está nas proporções de desenvolvimento dos membros locomotores e em outros caractereres, associados, nos roedores em consideração, ou bipedalismo e locomoção aos saltos, embora estes marsupiais possam ter sido quadrúpedes em marcha lenta. Uma das feições de convergência mais eloquentes para com tais roedores está no desenvolvimento de um verdadeiro ou pseudo-osso canhão no tarso *de Argyrolagus*, em que os longos metatarsianos III – IV são muito intimamente justapostos entre si, não havendo outros dedos funcionais. Na maioria dos jerbos, o osso canhão é triplo (fusão dos metatarsianos II – III – IV), o pé tridáctilo, com os dedos laterais (I e V) ausentes. A posição do longo pé era plantígrada, como nos mesmos roedores.

Da análise de tão estreitas relações de convergência funcional resulta a conclusão natural de que os marsupiais Argyrolagidae tinham locomoção normalmente bípede, facultativamente quadrúpede em marcha lenta e provavelmente em ricochete, na velocidade máxima. Seus hábitos alimentares foram provavelmente semelhantes aos dos roedores, incluindo, de modo mais específico, principalmente sementes e outras partes nutritivas de plantas, assim como, talvez, alguns insetos. Os grandes olhos sugerem hábitos noturnos ou crepusculares. Seu ambiente ecológico foi provavelmente de zona semiárida, de espaços um tanto abertos, solo nu, com gramíneas rasas e capoeiras (pampa e mata), o que é corroborado pelos restos fósseis de outros grupos faunísticos seus contemporâneos e ali associados com eles.

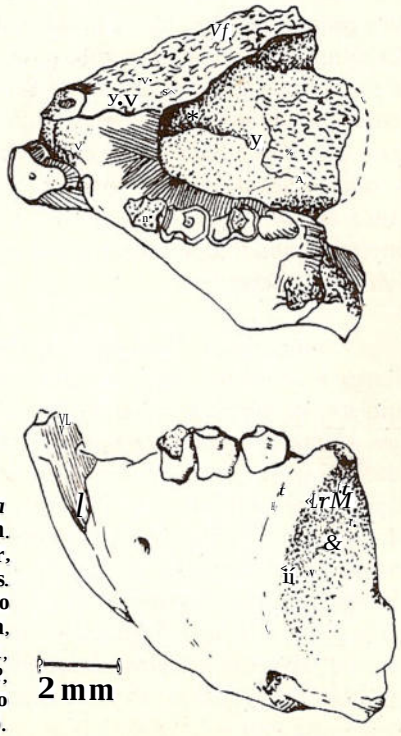


Fig. 137 – *Groeberia minoprioi* Patterson. Fragmento mandibular, com dentes. Deseadense (Oligoceno inferior) de Mendoza, Argentina. *A*, visto de cima; i?, perfil esquerdo (segundo Patterson).

e sua maior largura, de 6,7 centímetros. A mandíbula é conhecida apenas parcialmente, como o crânio. É alongada e relativamente baixa, com a região angular curva para o centro, formando superfície plana de considerável extensão. Os dentes são desconhecidos. Sua idade, Mioceno inferior, foi estabelecida recentemente por análise radiométrica de amostras dos respectivos sedimentos.

Palaeopetaurus é conhecido por uma espécie extinta, do Pleistoceno da Austrália (*P. elegans* Broom).

Subfamília Phascolarctinae Thomas, 1888. Fórmula dentária: 2-3/1-2 I, 1/0C, 1-3/1-3 P, 4/4 M; molares selenodontes. Recente, sendo dois de seus três gêneros atuais conhecidos também no Pleistoceno australiano (*Phascolarctos* Blainville, 1816, coalas; *Pseudocheirus* Ogilby, 1837).

Subfamília Tarsipedinae Thomas, 1888. Fórmula dentária: 2/1 I, 1/0 C, 1/0 P, 3/3 M, sendo os molares pequenissimos, quase rudimentares. *Tarsipes* Gervais & Verreaux, 1842, cuja espécie única, *T. spenserae* se alimenta de mel, pólen e insetos. Austrália de sudoeste.

Subfamília Burramyinae Broom, 1898. Pequenos marsupiais extintos, conhecidos por ramos mandibulares, na maioria incompletos, e fragmentos cranianos, inclusive maxila com dentes. A mandíbula é relativamente forte e alta, com larga apófise coronóide, inclinada para trás, ampla fossa massetérica e conspícua apófise angular, dirigida para baixo e para trás, terminando em ponta. Dentes: 2/1 I, 1/0 C, 2/2 P, 3?/4 M. Como nos polidolopídeos, seus últimos pré-molares, superiores e inferiores, são muito maiores que os demais dentes da série pré-molar e molar, com sua alta coroa comprimida em lâmina cortante, provida de, no mínimo, seis estrias de cada lago, do que resulta rebordo serrilhado, sendo tal pré-molar também implantado um tanto obliquamente, em relação ao resto da série dentária. O Mi tem alguma

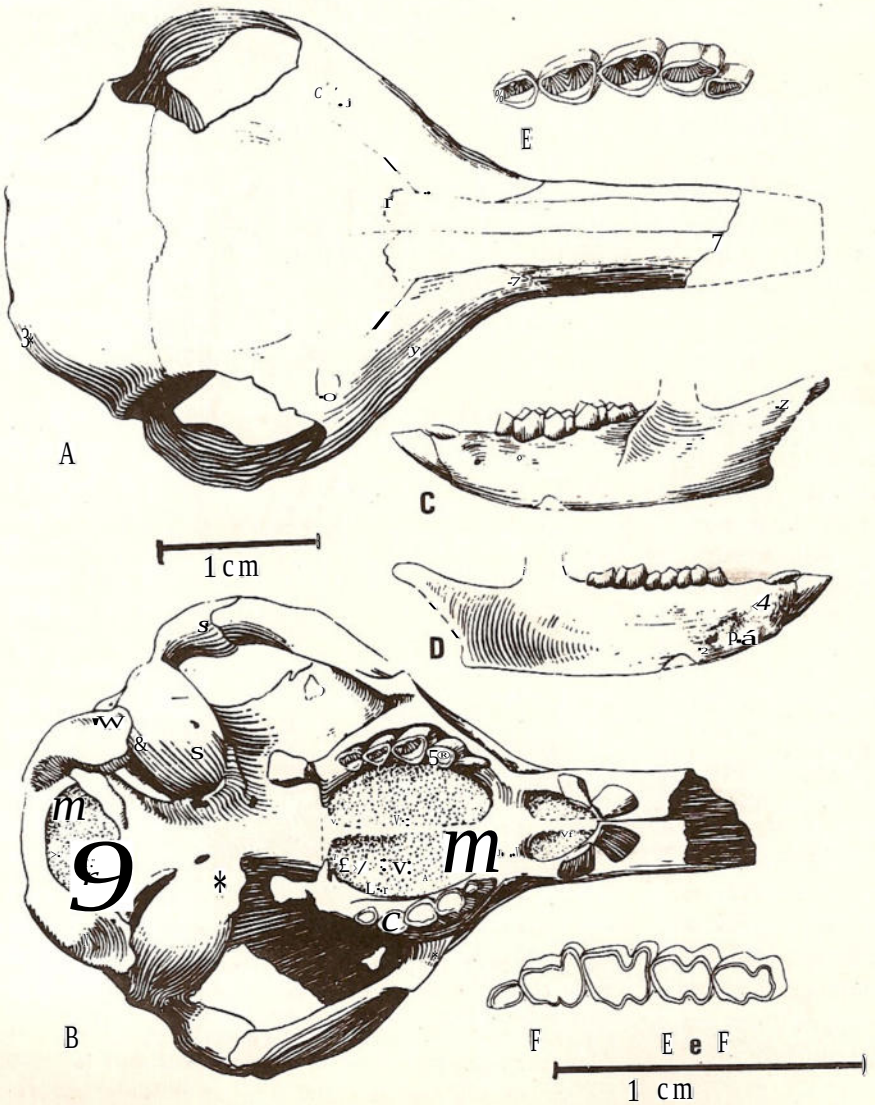


Fig. 13y – *Argyrolagus scagliai* Simpson. Crânio: *A*, em norma dorsal *B*, em norma ventral Mandíbula: *C*, vista aboraL *D*, vista oral Dentes: *E*, vista oclusal dos P^{3} – M^{4} direitos. *F*, idem dos P_3 – M_4 direitos (de Simpson).

semelhança com o de *Petaurus*, tricuspidado; o M_2, um tanto longo, é tetracuspidado; o M_3, menos desenvolvido, era, aparentemente, tetracuspidado. Um M_4, muito pequeno e talvez não funcional, unirradiculado, teria sido presente. O incisivo anterior é longo, achatado e retilíneo. O M^1 é o maior dos molares superiores, com duas cúspides embotadas, de tamanho moderado, externas, e duas, menores, internas, sendo uma quinta cúspide presente, no ângulo ântero-interno do dente. O M^3 é pequeno. Pleistoceno da Austrália.

O gênero único, *Burramys* Broom, 1895, com uma só espécie (*B. parvus* Broom), é do Pleistoceno de Nova Gales do Sul (Figs. 140 e 141).

Discutindo a possibilidade de terem sido os Caenolestoidea ancestrais dos Phalangeroidea, tendo em vista os trabalhos de Paula Couto (1952) sobre os Caenolestoidea do Paleoceno do Brasil, Ride (1959) conclui que as grandes semelhanças estruturais que se notam entre uns e outros são devidas a evolução convergente, visto que a embriologia do sistema dentário é contrária a tal suposição.

Família Thylacoleonidae Gill, 1872. Dentes: 3/1 I, 1/0 C, 3/3 P, 1/2 M. Grandes marsupiais extintos, com os P^3_3 enormemente expandidos ântero-posteriormente e comprimidos lateralmente em longa crista cortante, sendo os anteriores muito pequenos, não funcionais. Os molares superiores e inferiores são pequenos. Os 1} são muito grandes e pontudos. Família extinta, do Pleistoceno australiano.

Thylacoleo Owen, 1859. Uma espécie, *T. camifex* Owen, conhecida por seu crânio e mandíbula com todos os dentes e alguns ossos do esqueleto pós-craniano. O crânio é tão grande quanto o de um leão, de rostro curto e estreito e arcadas zigomáticas possantes. A mandíbula é curta e pesada, com alta e larga apófise coronóide e ângulo recurvado para dentro. É um gênero de características contraditórias. Pleistoceno de Queensland e Vitória, na Austrália e Nova Guiné.

Família Phascolomyidae Bonaparte, 1845. Dentes: 1/1 I, 0/0 C, 1/1 P, 4/4 M x 2 = 24 dentes de raízes abertas e crescimento contínuo. Incisivos superiores e inferiores grandes e fortes, com esmalte nas faces frontal e laterais, separados dos pré-molar e molar por longo diastema; pré-molares pequenos, simples; molares bilobulados e de coroa um tanto alta, contíguos aos pré-molares.

Esta família recente ("Wombats") é representada no Pleistoceno da Austrália por um gênero extinto, *Phascolonus* Owen, 1872, semelhante *aPhascolarctos*, mas com incisivos superiores maiores que os inferiores, muito comprimidos ântero-posteriormente. *P. gigas* Owen era do tamanho de um tapir. *Phascolomys* Géoffroy, 1803, recente, é presente também no Pleistoceno da Austrália (diversas espécies). Os outros gêneros recentes, *Lasiorhinus* Gray e *Wombatula* Tredale & Troughton, não são conhecidos no estado fóssil.

Família Macropodidae Owen, 1839. Crânio um tanto pequeno em relação com o tamanho do corpo. Membros locomotores posteriores bem mais longos e fortes que os anteriores (exceto em *Dendrolagus*)\ dedo I do pé freqüentemente ausente. Dentes: 3/1 I, 1-0/0 C, 2/2 P, 4/4 M x 2 = 32 ou 34 dentes, na maioria dos gêneros,



Fig. 140 — *Burramys parvus* Broom. Pleistoceno de Nova Gales do Sul (Austrália). De cima para baixo: fragmento craniano e mandíbula esquerdos, cm perfil externo; parte de maxila esquerda, com o último pré-molar e o início da arcada zigomática; série pré-molo-molar superior, direita, vista da superfície de oclusão. Muito aumentados (de Broom).

mas muito variável na família, havendo casos com 4, 5 ou 6 incisivos superiores e 7/7 M; I longos e fortes; C superior, quando presente, pequeno; pré-molares estreitos e laminados; molares largos, bilofodontes ou bunodontes. Canguru, em geral, e próximos afins. Esta família é conhecida desde o Pleistoceno, com diversos gêneros extintos e recentes.

Subfamília Macropodinae Thomas, 1888. Cangurus de molares bilofodontes, patas posteriores sem dedo I, garras dos dedos das patas anteriores igualmente desenvolvidas e fortes. São os cangurus propriamente ditos (*Macropus*), os cangurus arborícolas (*Dendrolagus*) e os "wallabies", distribuídos por uns dez gêneros, da Austrália, Nova Guiné, Tasmânia e algumas ilhas adjacentes à Austrália.

Entre os gêneros atuais, *Macropus* Shaw, *1190*, *Petrogale* e *Thylogale* Gray, 1837, e *Protemnodon* Owen, 1873, são fósseis no Pleistoceno da Austrália, ao lado de gêneros extintos, como *Procoptodon* Owen e outros.

Subfamília Potoroinae Trouessart, 1898. Cangurus-gratos" ou cangurus-"jerbos", do tamanho máximo de um coelho. Rostro alongado. I^1 longo e pontudo; 1/0 C; P baixos, sem cíngulo externo; M tetracuspidados. Cinco gêneros recentes, distribuídos entre a Austrália e a Tasmânia, três dos quais (*Bettongia* Gray, 1837; *Aepyprymnus* Garrod, 1875; *Potorous* Desmarest, 1804) são certamente sobreviventes do Pleistoceno, quando foram contemporâneos de um gênero extinto (*Propleopus* Longman, 1924), na Austrália.

Subfamília Hypsiprymnodontinae Thomas, 1888. Um só gênero, *Hypsiprymnodon* Thomas (*H. moschatus*, o menor dos cangurus-"ratos") (22 a 33 cm de comprimento, exceto a cauda). Pé com dedo I bem desenvolvido, móvel, não oposto, sem garra. Último pré-molar superior alto, estreito e cortante. Não conhecido como fóssil.

Subfamília Palorchestinae Tate, 1948. Cangurus extintos, de tamanho grande a muito grande, rostro alongado, parte posterior do palato sem fenestras, a anterior com os forames palatinos situados entre os caninos e os pré-molares. I^3 o maior da série, sem dobra externa; C superior um tanto grande; dentes inferiores da série pré-molar e molar mais estreitos que os superiores; pré-molares subtriangulares a ovais, em secção transversa; P_3^3 simples, P_4^4 complexos; molares relativamente complexos, exceto o lofo posterior dos M_4^4. Os molares aumentam progressivamente de tamanho, dos M_1^1 aos M_4^4.

Gênero único *Palorchestes* Owen, 1874. Duas espécies: *P. azaelOwen*, 1874 tipo, e *P. parvus* De Vis, 1896. *P. azael*, de tamanho muito grande, fundamenta-se em parte anterior de crânio, coletada em Vitória, com alvéolos de três incisivos e com o canino e cinco dentes da série pré-molar e molar conservados. *P. parvus*, menor que *P. azael*, difere desta última citada espécie por seus dentes e pelo largo arco incisivo. Pleistoceno da Austrália (*P. azael*) e de Nova Gales do Sul (*P. parvus*).

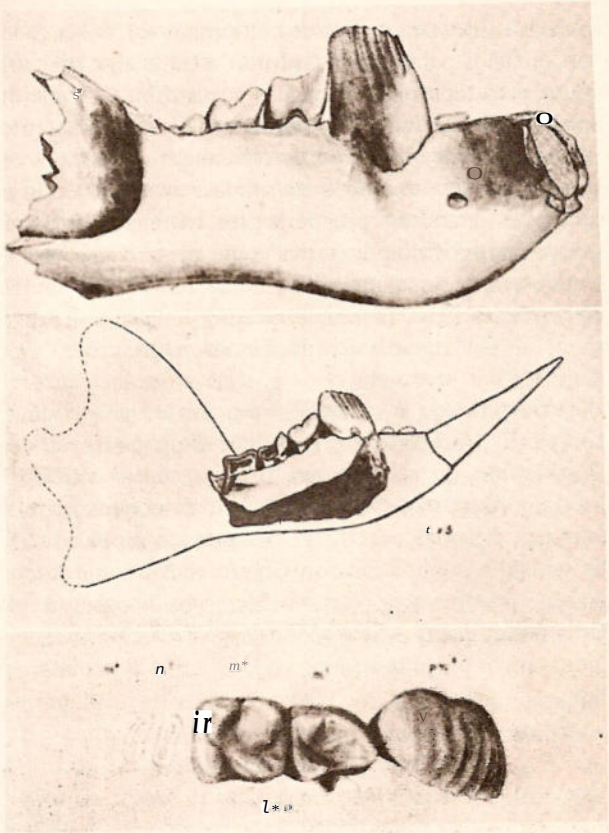


Fig. 141 – *Burramys parvus* Broom. Pleistoceno de Nova Gales do Sul (Austrália). De cima para baixo: ramo mandibular esquerdo, incompleto, visto do lado externo; idem, reconstituído segundo outro espécime; série pré-molo-molar inferior, direita, vista de cima. Muito aumentados (de Broom).

Família **Diprotodontidae Gill, 1872**. Esta família extinta encerra os maiores marsupiais conhecidos, todos do Pleistoceno da Austrália. Eram herbívoros, com 3/1 I, 0/0 C, 1/1 P, 4/4 M, sendo os incisivos superiores cilíndricos, o I^1 muito maior que os outros dois molares bilofodontes. Mandíbula sem fossa massetérica. Membros locomotores anteriores e posteriores mais ou menos igualmente desenvolvidos, maciços e provavelmente pentadáctilos.

Dos cinco gêneros descritos, *Diprotodon* Owen, 1838, e *Nototherium* Owen, 1845, são os melhor conhecidos.

De *Diprotodon* possuem-se alguns esqueletos de Lake Kallabona, Austrália meridional, além de restos esqueletais isolados. Seu crânio, comparável, em tamanho,

ao de um rinoceronte (lm de comprimento), é alongado, sem orifícios palatinos, com fortes arcadas zigomáticas e muito projetado posteriormente à mandíbula. A mandíbula é forte e pesada, com região angular pouco saliente. Os incisivos superiores são de crescimento contínuo, cobertos por esmalte apenas em sua face anterior, sendo os inferiores grandes, procumbentes. Grande diastema separa incisivos dos dentes da série pré-molar e molar. Úmero sem forame entepicondilóide; cúbito sem apófise olecraniana. Patas incompletamente conhecidas, provavelmente plantígradas e pentadáctilas. *D. australis* Owen (Fig. 142).

Nototherium é conhecido por um esqueleto quase completo, procedente da Tasmânia. É pouco menor que *Diprotodon,* com crânio muito largo, muito estreitado na frente das órbitas, de rostro muito curto, com narinas externas dirigidas para fora. Os incisivos superiores são de tamanho médio, cónicos. Úmero com forame entepicondilóide; ulna com olécrano. Membros locomotores de igual comprimento. Este gênero apresenta caracteres comuns aos diprotodontídeos típicos e aos Phascolomyidae.

Um outro gênero, *Euryzygoma* Longman, 1921, tem o crânio mais largo que longo, provido de possantes arcadas zigomáticas que apresentam fortes apófises descendentes, à semelhança do que se vê nos Edentata-Megatherioidea.

Um estudo preliminar de restos fósseis fragmentários de mamíferos, coletados nos século XIX (Aliport, 1866), em um depósito travertino da Tasmânia e guardados desde então no British Museum (N.H.), revelou que uma fauna diversa de marsupiais diprotodontes existiu na Austrália nos tempos do Oligoceno superior. Tal evidência corrobora a hipótese de que marsupiais estavam presentes na Austrália desde o começo do Terciário (Tedford, Banks, Kemp, McDougal & Sutherland, 1975).

A separação básica dos marsupiais herbívoros do grupo dos Diprotodonta (Phalangeroidea), a partir dos Marsupicamivora de Ride (1964), deve ter acontecido antes de que a Austrália se tivesse separado da Antártica. Boas evidências permitem-nos afirmar que, nos tempos do Oligoceno superior a Tasmânia estava situada próxima da latitude de 52°S, banhada por mares mais quentes do que hoje (Wellman e outros, 1969), e que o traver-

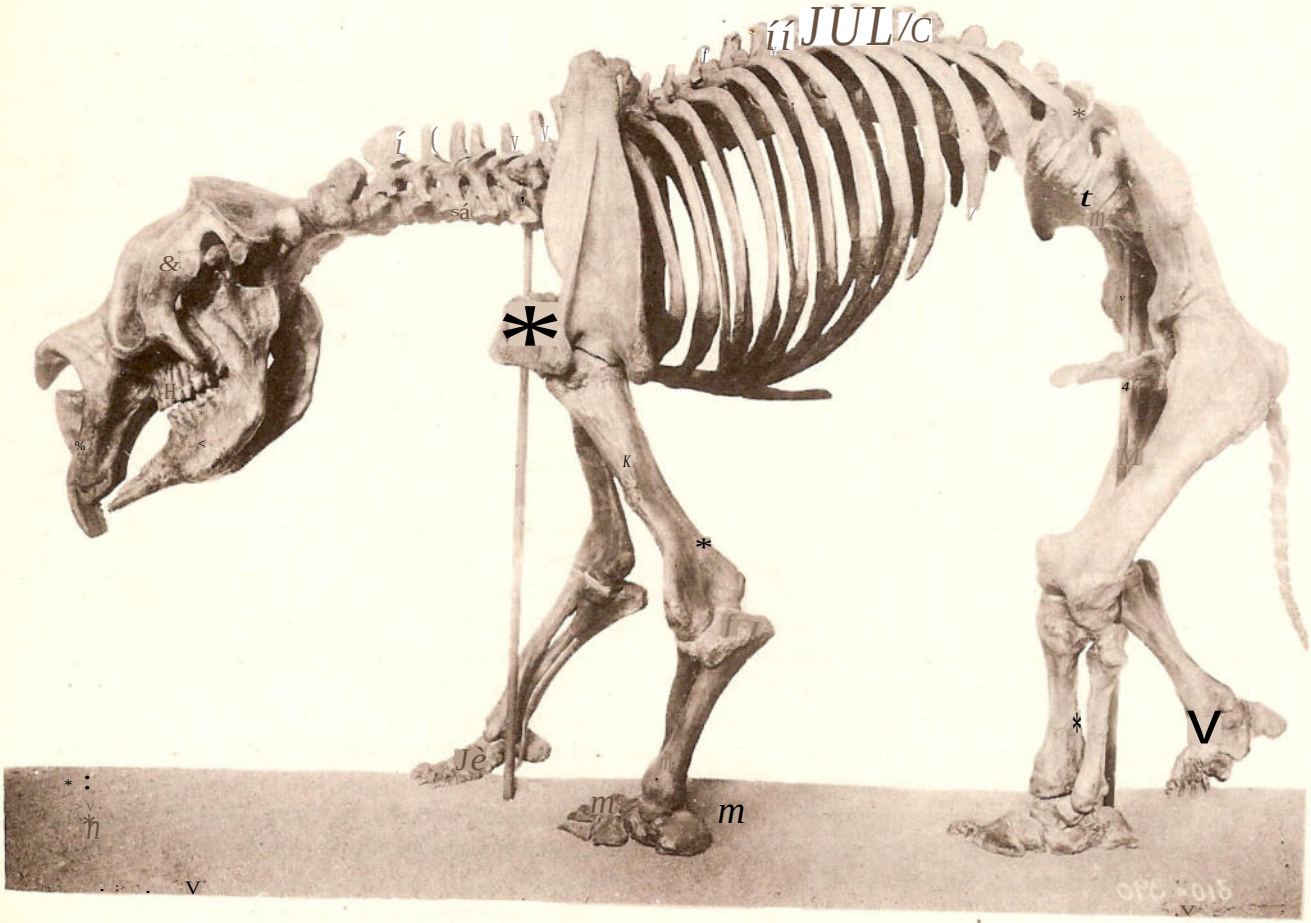


Fig. 142 – *Diprotodon australis* Owen. Esqueleto..Comprimento do crânio: 1 metro (cortesia do American Museum of Natural History, New York).

tino, acumulado sob o domínio de uma temperatura quente, uniforme, ou num ambiente subtropical, alimentou rica vegetação florestal (Dorman, 1966), cujos equivalentes vivos mais próximos ocorrem nos planaltos da Nova Guiné e Nova Caledónia. Representantes atuais de alguns dos marsupiais fósseis do travertino ainda habitam tais ambientes tropicais, na região norte da Austrália e Nova Guiné.

Os ossos foram coletados, segundo Allport (1866), numa "argila arenosa de grãos grossos, com alguns seixos pouco rolados", interestratificada com o travertino, entre 2 a 3 metros de profundidade, aproximadamente. As amostras do basalto sotoposto ao travertino de Geilston, continente dos fósseis em questão, tiveram sua idade estimada radiometricamente em 22.5 Myr, correspondente ao limite Oligoceno-Mioceno, o que significa ser o travertino de idade equivalente, no mínimo, ao Oligoceno superior.

Três diferentes taxa de mamíferos, pelo menos, podem ser discernidos entre os restos muito fragmentários do Travertino de Geilston, todos aparentemente referíveis aos Diprotodonta (Owen, 1866). A forma de maior tamanho é representada por um fragmento de maxila esquerda com dentes muito desgastados, incluindo parte do M^1 e M^{2-4} completos, que se assemelham muito aos dos diprotodontes do gênero *Ngapakaldia* Stirton, 1967, macropodídeo aproximado do grupo dos Palorchestinae, referido ao Mioceno. *M. tedfordi* Stirton, 1967, é da fauna Ngapakaldi da bacia do lago Eyre.

Uma forma menor, mais abundantemente representada no depósito travertino, parece aproximar-se, por sua fórmula dentária e morfologia, das espécies menores do atual *Phalanger* Storr, 1780. Uma terceira forma é indicada por um incisivo inferior que concorda melhor com as dos Burramyinae.

Superfamília DASYUROIDEA Simpson, 1930

Agrupa os marsupiais carnívoros, recentes e fósseis, da região australiana, de tamanho moderado. Três famílias recentes: Dasyuridae, Myrmecobiidae e Notoryctidae.

Família Dasyuridae Waterhouse, 1838. Poliprotodontes de tamanho médio, não maiores que um lobo, de 4/3 I, 1/1 C, 2-3/2-3 P, 4/4 M. Membros locomotores quase igualmente desenvolvidos, os anteriores pentadáctilos, os posteriores tetra- ou pentadáctilos (o dedo I do pé, quando presente, é curto e sem garra). Austrália, Tasmânia e Nova Guiné.

Subfamília Dasyurinae Thomas, 1888. **2-3/2-3 P**, o último pequeno, com tendência a desaparecer. Uns doze gêneros recentes, entre os quais *Dasyuras* Géoffroy, 1796, e *Sarcophilus* Cuvier, 1837 ("diabo da Tasmânia") são fósseis no Pleistoceno da Austrália.

Subfamília Phascogalinae Gill, 1872. 3/3 P. Cinco gêneros vivos, entre os quais *Phascogale* Temminck, 1827, com espécies do tamanho de um rato ou esquilo, da Austrália, Tasmânia e Nova Guiné, e *Thylacyrui* Temminck, 1827, o "lobo marsupial" da Tasmânia, foram certamente presentes no Pleistoceno australiano.

Família Myrmecobiidae Waterhouse, 1838. Pequenos marsupiais insectívoros de membros locomotores curtos, os anteriores pentadáctilos, os posteriores tetradáctilos. Rostro alongado. Dentes: 4/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 4/4 M, os molares muiticuspidados. Um só gênero atual, *Myrmecobius* Waterhouse, 1838 *(M. fasciatus* Waterhouse), do sudoeste australiano.

Família Notoryctidae Ogilby, 1892. Crânio subcónico, com região ocipital expandida e ossos nasais salientes. Dentes: 4-3/3 I, 1/1 C, 2/2 P, 4/4 M x 2 = 40 ou 42 dentes, bem separados entre si, os I, C e P simples, ai vezes embotados, mas o último **P** superior bicuspidado. Membros locomotores anteriores com dedos III e IV armados de fortes garras, os outros pequenos. Tamanho, aspecto e hábitos de toupeira. Recente na Austrália: *Notoryctes* Stirling, 1888, com duas espécies, sendo *Ai typhops* Stirling a espécie tipo.

Dasyuroidea (?) Um gênero, de idade possivelmente terciária, *Glaucodon* Stirton, 1957, baseado numa espécie *(G. ballaratensis* Stirton), conhecida por um ramo mandibular direito, incompleto, com os M_2 e M_4 preservados, do Terciário (?) de Vitória, Austrália, é duvidosamente referido a esta superfamília (Dasyuroidea).

Superfamília PERAMELOIDEA Osbom, 1910

Poliprotodontes de patas anteriores com os dedos II, III e IV fortes e providos de garras, os dedos I e V rudimentares ou ausentes, as posteriores com dedo IV forte e longo, os II e III pouco menores, os I e V pouco desenvolvidos, sendo o I às vezes ausente. Rostro alongado e afilado. Dentes: 4-5/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 4/4 M x 2 = 46 a 48. dentes de tipo insectívoro, os molares grandes, com três ou quatro cúspides.

Família única: Peramelidae Waterhouse, 1838. Marsupiais insectívoros ou onívaros, de membros locomotores muito especializados, mãos às vezes adaptadas a hábitos fossórios. Aspecto geral de uma lebre. Austrália e Nova Guiné.

Cinco gêneros recentes, três dos quais (*Perameles* Géoffroy, 1804, *Thylacomys* Owen, 1840 e *Thylacis* Illiger, 1811) sabidamente sobreviventes do Pleistoceno.

BIBLIOGRAFIA

ALLPORT, M. – 1866 – *Pap. Proc. R. Soc. Tasm.: 12-lS* (citado por Tedford & outros, 1975).

AMEGHINO, F. – 1907 – Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga, en el estado de São Paulo, Brazil. *Rev. Mus. Paulista,* VII: 59-124. São Paulo.

BROOM, R. – 1895 – A small fóssil marsupial with large grooved premolars. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales,* X (2): 563-567, est. XXV e XLV.

BROOM, R. – 1896 – Report on a bone breccia deposit near the Wombeyan caves, N. S. W., with description of some new species of marsupiais. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales,* 1896 (1): 48-61, est. VI – VIII.

BROOM, R. – 1911 – On the affinities of *Caenolestes. Ibidem, 36:* 315-320.

CABRERA, A. – 1928 – Un nuevo marsupial de Monte Hermoso. *Rev. Mus. LaPlata,* XXXI: 335-337.

CASAMIQUELA, R. M. – 1961 – Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (Icnologia) de vertebrados del Jurássico de Patagonia. *Physis, 22:* 225-233.

CLEMENS, W. A. – 1966 – Fóssil mammals of the type Lance Formation, Wyoming. Part II: Marsupialia. *Univ. Califórnia Publ. Geol. Sc., 62:* 1-122.

CLEMENS, W. A. – 1968 – Origin and Evolution of Marsupiais. *Evolution, 22* (1): 1-18.

CLEMENS, W. A. – 1971 – Mammalian evolution in the Cretaceous. *Early Mammals,* edited by D. M. Kermack & K. A. Kermack, supplement 1 to the *Zoological Journal of the Linnean Society, 50:* 165-180.

COLBERT, E. H. – 1955 – *Evolution of Vertebrates,* XVI + 479 pp. John Wiley & Sons, Inc., New York.

COLBERT, E. H. – 1963 – Relationships of the Triassic Reptilian Faunas of Brazil and South África. *South African Journ. Sei., 59* (5): 248-253.

CROMPTON, A. W. & F. ELLEMBERGER – 1957 – on a new Cynodont from the Molteno Beds and the origin of the Tritylodontidae. *Ann. South African Mus., 154:* 1-14.

DORMAN, F. H. – 1966 – *J. Geol., 74:* 49-61 (citado por Tedford & outros, 1975).

FOX, R. C. – 1971 – Marsupial mammals from the early Campanian Milk River Formation, Alberta, Canada. *In* "Early Mammals", edit. por D. M. & K. A. Kermack, Linnean Soc. London; 145-164, 7 táb., 6 est.

HOFFSTETTER, R. – 1970 – Radiation initiale des mammifères placentaires et Biogéographie. *Compt. Rend. Acad. Sei. Paris, 270:* 3027-3030.

HOFFSTETTER, R. – 1971 – Le Peuplement Mammalian de l'Amérique du Sud. Role des Continents Austraux comme Centres d'Origine, de Diversification et de Dispersion pour certains groups rammaliens. *An. Acad. bras. Ciênc., 43* (Suplemento): 124-144.

HOFFSTETTER, R. – 1972 – Relationships, Origins, and History of the Ceboid Monkeys and Caiomorph Rodents: a Modern Reinterpretation. *Evolutionary Biology, 6,* edit. by Th. Dobzhansky and Others, pp. 323-347.

MARSHALL, L. G. – 1976 – On the affinities of *Pichipilus osborni* Ameghino, 1890 (Marsupialia, Caenolestinae) from the Santa Cruz beds of Southern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana, 13* (1): 56-64, 2 figs..

MARSHALL, L. G. – 1976 – Revision of the South American fóssil marsupial subfamily Abderitinae (Mammalia, Caenolestidae). *Publ. Mus. Munic. Ciênc. Nat. Mar del Plata Lorenzo Scaglia, 2* (3): 57-90, 14 figs..

MARSHALL, L. G. – 1976 – New didelphine marsupiais from the La Venta Fauna (Miocene) of Colombia, South America. */. Paleont., 50* (3): 402-418, 7 figs..

MCGREW, P. O. – 1937 – New Marsupiais from the Tertiary of Nebraska. */. Geol., 45:* 448455.

PATTERSON, B. – 195.2 – Un nuevo y extraordinário marsupial Deseadino. *Rev. Mus. Munic. Ci. Est. Trad. Mar del Plata, 1:* 39-44.

PATTERSON, B. – 1958 – Affinities of the Patagonian fóssil mammal *Necrolestes. Breviora,* N° 94, 14 pp. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass..

PATTERSON, B. & R. PASCUAL – 1968 – Evolution of Mammals in Southern Continents. V. The Fóssil Mammal Fauna of South America. *Quart. Rev. Biol., 43* (4): 409-451.

PAULA COUTO, C. de – 1952 – Fóssil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae. *Amer. Mus. Novit.,* 1559: 1-27.

PAULA COUTO, C. de – 1952 – *Idem.* Marsupialia: Didelphidaz. *Ibidem,* 1567: 1-26.

PAULA COUTO, C. de – 1952 – A new name *forMirandaia ribeiroi* Paula Couto, 1952. *J. Mammal, 33* (4): 503.

PAULA COUTO, C. de – 1961 – Marsupiais fósseis do Paleoceno do Brasil. *An. Acad. bras. Ciênc. 33* (34): 321-333.

PAULA COUTO, C. de – 1962 – Didelfídeos fósiles del Paleoceno del Brasil. *Rev. Mus. Argentino Ci. Nat. "Bemardino Rivadavia",* Ci. Zool., *VIII* (12): 135-166.

PAULA COUTO, C. de – 1970 – News on the Fóssil Marsupiais from the Riochican of Brazil. *An. Acad. bras. Ciênc., 42* (1): 19-34.

PAULA COUTO, C. de – 1974 – Marsupial Dispersion and Continental Drift. *An. Acad. brasil. Ciênc., 46* (1): 103-126.

REIG, O. – 1952 – Descripción previa de neuvos ungulados y marsupiais del Plioceno y del Eocuartario argentinos. *Rev. Mus. Municipal Ci. Nat. Trad. Mar del Plata,* 7 (1): 119-129.

REIG, O. A. – 1962 – Las integraciones cenogenéticas de la fauna de vertebrados de América del Sud. *Rev. Assoe. Paleont. Argentina, 2* (8): 131-140.

REIG, O. A. – 1968 – Biologie de TAmérique Australe, vol. VI: 215-260. Edit. Centre Rech. Scient., Paris.

RIDE, W. D. L, – 1962 – On the Evolution of Australian Marsupiais. *The Evolution of Living Organisms.* Symposium of Royal Soc. Victoria, Melbourne, Dec. 1959, 281-306.

RIGGS, E. S. – 1933 – Preliminar description of a new marsupial sabertooth from the Pliocene of Argentina. *FieldMus. Publ, Geol. ser., VI* (3): 61-66.

RIGGS, R. S. – 1934 – A new marsupial sabertooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predaceous marsupiais. *Trans. Amer. Philos. Soc.,* n. s., *XXIV* (1): 1-32, 8 est..

ROMER, A. S. – 1966 – *Vertebrate Paleontology,* 3d. edition, *X* + 468 pp. Univ. Chicago Press.

ROMER, A. S. – 1970 – Tetrapod Vertebrates and Gondwanalan. Plenary Paper presented at the Second I.U.G.S. Symposium on the Stratigraphy and Palaeontology of the Gondwana System. South África, July 1970.

ROVERETO, C. – Los Estratos Araucanos y sus fósiles. *An. Mus. Hist. Nat., 25:* 1-250. Buenos Aires.

SCOTT, W. B. – 1905 – Insectivora. *Reports Princeton Univ. Exp. Patagonia,* 1896 – 1899, vol. V, Palaeontology, part II: 365-383, est. LXIV.

SIGÉ, B. – 1968 – Dents de Micromammifères et fragments de coquilles d'oeufs de Dinosauriens dans la faune de Vértebrés du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *C. R. Acad. Sc. Paris,* 267, sér. D: 1495-1498.

SIMPSON, G. G. – 1928 – Affinities of the Polydolopidae. *Amer. Mus. Novit.,* 323: 13 pp.

SIMPSON, G. G. – – Some new or little-known mammals from the *Colpodon* beds of Patagonia. *Ibidem,* 575: 12 pp.

SIMPSON, G. G. – 1939 – Antarctica as a Faunal Migration Route. *Proceed. Sixth Pacific Sc. Congr.,* pp. 755-768.

SIMPSON, G. G. – 1939 – The Development of Marsupiais in South America. *Physis, 14:* 373-398.

SIMPSON, G. G. – 1947 – A new Eocene marsupial from Brazil. *Amer. Mus. Novit.,* 1357: 7 pp.

SIMPSON, G. G. – 1948 – The beginning of the age of mammals in South America. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 91* (1): 1-232, est. 1 – 19.

SIMPSON, G. G. – 1969 – South American Mammals. *In* E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwalde and H. Sioli, editors, *Biogeography andEcology in South America,* Junk, The Hague, pp. 897-909.

SIMPSON, G. G. – 1970 – The Argyrolagidae, Extinct South American Marsupiais. *Buli. Mus. Comp. Zool.,* Harvard Univ., *139* (1): 86 pp.

SINCLAIR, W. J. – 1901 – Marsupialia of the Santa Cruz beds. *Rep. Princeton Univ. Exp. Palagonia, IV* (3): 333-460, est. XL-LXV.

SLAUGHTER, B. H. – 1968 – Early Known Marsupiais. *Science, 162* (3850): 254-255.

SLAUGHTER, B. H. – 1968 – *Holoclemensia* instead of *Clemensia. Science, 162,* 1306.

SPENCER, B. – 1900 – A description of *Wynyardia bassiana,* a fóssil marsupial from the Tertiary beds of Table Cape, Tasmania. *Proc. Zool. Soc. London* 1900: 776-794, est. XLIV e L.

TATE, G. H. H. – 1948 – Results of the Archbold Expedition. N° 59. Studies on the anatomy and phylogeny of the Macropodidae (Marsupialia). *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 91* (2): 233-252, figs. 1-3, est. 1-5.

TEDFORD, R. H., M. R. BANKS, N. R. KEMP, I. Mc DOUGAL & F. L. SUTHERLAND – 1975 – Recognition of the oldest known fóssil marsupiais from Australis. *Nature, 255:* 141-142.

WELLMAN, P., M. W. McETHINNY & I. McDOUGAL – 1969 – *Geophys. J. R. Astr. Soc., 18:* 371-395 (citado por Tedford & outros, 1975).

WINGE, H. – 1895-1896 – Jordfundne of nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii,* Andet Bind, 132 pp., 4 est.. Kjõbenhavn.

Capítulo VII

Subclasse Theria. Infraclasse Eutheria

Generalidades e Sistemática. A classificação dos mamíferos placentários atuais e do passado geológico próximo, nos diversos grupos sistemáticos (ordens e grupos subordinados) respectivos, é relativamente fácil, pois os caracteres morfológicos que distinguem tais grupos zoológicos entre si, são nítidos, claramente definíveis, bem peculiares. Mas quanto mais nos afastamos dos tempos modernos, penetrando no passado geológico, tanto mais nos deparamos com dificuldades cada vez maiores para a classificação das formas fósseis extintas que vamos descobrindo, até que no começo da era Cenozoica, os caracteres morfológicos estruturais que nos serviam de guias para a classificação dos grupos sistemáticos do Cenozóico superior, ou já não nos servem mais para tal fim, ou se acham tão diluídos pelas formas fósseis primitivas, tão diferenciadas das formas modernas e ainda tão pouco distinguíveis sistematicamente entre si, recém-saídas de troncos originários comuns, que sua separação em unidades taxinômicas distintas se toma bem mais difícil, obrigando-nos a agrupar a maioria dessas formas primitivas em grupos sistemáticos próprios (ordens, etc.), bem distinguíveis dos grupos taxinômicos modernos, embora freqüentemente reconhecíveis como a estes ligados filogeneticamente, na qualidade de seus ancestrais ou colaterais.

Muito embora duas terças partes do que se conhece da história dos mamíferos, em geral, tenham decorrido antes do começo da "Idade dos Mamíferos", isto é, quando os répteis ainda dominavam o mundo, na era Mesozoica, os marcos mais importantes de sua evolução, diversificação e dispersão caracterizam a parte da história do grupo decorrida dos primórdios do Cenozoico quando, a partir de formas primitivas ainda relativamente pouco diferenciadas, se deu uma radiação adaptativa verdadeiramente explosiva do grupo, principalmente dos Eutheria, para os tempos modernos.

A grande radiação adaptativa apresentada pelos placentários dos primórdios do Cenozoico, com rica variedade de formas e vasta dispersão geográfica, constituía indício seguro de longa evolução anterior do grupo, de que as descobertas feitas em sedimentos do Cretáceo superior da Mongólia (Ásia central) por uma expedição do Museu Americano de História Natural, de Nova York, nos deram os primeiros testemunhos materiais seguros, representados por restos fósseis de diminutos placentários primitivos da ordem dos Insectívora.

Estes mais antigos mamíferos placentários conhecidos do Cretáceo superior, isto é, da última parte do último período da "Idade dos Répteis" (Mesozoica), que se encerrou há mais de 50 milhões de anos, eram pequenos Insectívora, de grupos extintos e dos gêneros *Deltatheridium,* que sob certos aspectos se assemelham aos Creodonta ou carnívoros primitivos do começo do Cenozoico, e a alguns insectívoros recentes da África meridional e que parece próximo da base do tronco placentário comum, e *Zalambdàlestes,* mais nitidamente insectívoro, que se assemelha aos atuais "Tenrecs" (*Centetes*), de Madagascar, e principalmente aos extintos Leptictidae da Eurásia, precursores dos ouriços-cacheiros propriamente ditos, e que por assim dizer foram os ouriços-cacheiros do Cretáceo superior e do Paleoceno, Eoceno e Oligoceno.

Como esses Insectívora primitivos, do Cretáceo superior, eram já muito especializados, mostrando grau de evolução avançado, acredita-se que não tenham sido o ponto de partida do grande grupo dos Placentalia, de modo que somos obrigados a procurar a origem deste grupo em tempos ainda mais remotos, geologicamente falando. É idéia hoje geralmente aceita a de que o ramo originário primitivo das principais ordens de mamíferos placentários tenha brotado do tronco mamífero básico antes dos tempos do Cretáceo médio, aproximadamente há 80 milhões de anos, para a seu turno, ramificar-se cada vez mais em grande número de ramos secundários, através dos tempos do Cretáceo superior e das épocas do Terciário e Pleistoceno até os tempos geológicos moder-

nos (Holoceno ou Recente), cujo começo data de 15 mil a 20 mil anos atrás.

Muito embora os mais antigos mamíferos conhecidos pertençam a era Mesozoica (implacentários da subclasse Theria: *Phascolotherium*, *Plagiaulax*, *Amphitherium* e outros, do Jurássico médio e superior, *Djadochtatherium*, *Loxaulax*, *Cimolomys* e outros, do Cretáceo inferior ao superior, além dos Marsupialia, já considerados no capítulo precedente, e dos placentários da ordem Insectívora), a classe dos Mamíferos teve seu apogeu e tornou-se dominante entre as demais classes de vertebrados nas épocas seguintes da era Cenozoica. Podemos, por isto, afirmar que a aurora do Cenozoico coincidiu com a aurora da "Idade dos Mamíferos", que se seguiu à era Mesozoica ou "Idade dos Répteis".

Das três subclasses em que hoje se divide a classe dos mamíferos (Prototheria, Allotheria e Theria), a dos Theria, que inclui as infraclasses dos Pantotheria, do Jurássico europeu e norte-americano, extinta, Metatheria, de que já tratamos, e Eutheria, é a que contém maior número de ordens (91% aproximadamente das ordens de mamíferos conhecidas).

Entre as outras subclasses, a dos Allotheria, a que pertencem gêneros mesozoicos e paleocênicos da Europa e América do Norte, é extinta, sendo a dos Prototheria representada na fauna atual da Austrália, por formas arcaicas, verdadeiros fósseis vivos, os monotremos, sobreviventes estacionários ou pouco evoluídos de priscas eras geológicas, enquanto que a dos Theria, que inclui também verdadeiros fósseis vivos (os marsupiais) e cuja evolução e diversificação se processou principalmente através de todo o Terciário, agrupa os mais numerosos e também os mais evoluídos e progressivos dos mamíferos, inclusive o homem. A morfologia geral dos animais da última das supracitadas subclasses é muito variada, de grupo para grupo, em virtude das numerosas e diversas adaptações ou especializações peculiares a cada grupo. Assim, os cetáceos, pinípedes e sirenianos por um lado, e os quirópteros ou morcegos por outro, podem ser citados como formas de adaptação extremas. Os primeiros são mais ou menos pisciformes, tendo se adaptado a uma vida quase que exclusivamente aquática, enquanto que os últimos são, como as aves, adaptados ao vôo.

Os placentários fósseis conhecidos distribuem-se, segundo os atuais conhecimentos, pelas ordens Insectívora, Dermoptera, Chiroptera, Primates, Tillodontia (*), Taeniodonta (*), Edentata, Pholidota, Rodentia, Anagalida (*), Lagomorpha, Cetacea, Creodonta (*), Camivora, Condylarthra (*), Litoptema (*), Astrapotheria (*), Trigonosíylopoidea (*), Notoungulata (*), Tubulidentata, Pantodonta (*), Dinocerata (*), Pyrotheria (*), Xenungulata (*), Proboscidea, Embrithopoda (*), Hyracoidea, Sirenia, Desmostylia (*), Perissodactyla e Artiodactyla, consideradas a seguir.

(*) Ordens extintas.

Capítulo VIII

Coorte Unguiculata Linnaeus, 1766. Ordem Insectívora Bowdich, 1821

Neste grupo classificam-se oito ordens de mamíferos placentários, que a despeito de sua diversidade, têm muito de comum entre si. Os próprios representantes atuais destas ordens são conservadores de muitos aspetos primitivos, típicos das formas auterianas primitivas ancestrais, embora em algumas delas, as especializações que se processaram com o correr da evolução, tenham tomado vulto preponderante.

Simpson (1945) aqui classifica as ordens Insectívora, Dermoptera, Chiroptera, Primates, Tillodontia, Taeniodonta, Edentata e Pholidota, entre as quais cita, como as mais importantes e menos duvidosas, as dos Insectívora, Chiroptera, Primates e Edentata, acrescentando ser provável que destas, as três últimas tenham se originado, em comum, da primeira citada (Insectívora). Os Primates convergem, sem dúvida, para os Insectívora, à medida que recuamos nos tempos geológicos, através da Paleontologia. Os Chiroptera praticamente são insectívoros adaptados ao vôo, podendo admitir-se que tenham provindo também de ancestrais Insectívora, através de formas intermediárias ainda desconhecidas, relativamente raras e de rápida transição.

Das outras quatro ordens, três (Dermoptera, Tillodontia e Taeniodonta) já estavam perfeitamente diversificadas desde os tempos do Paleoceno médio, pelo menos. Os Dermoptera aparentemente apresentam semelhanças significativas com os Insectívora por um lado, e com os Chiroptera por outro. Os Tillodontia e Taeniodonta, extintos, de curta duração no tempo, são incompletamente conhecidos, de modo que pouco se pode conjecturar sobre suas origens e afinidades, como afirma Simpson, acrescentando porém, que há pequena evidência de que tenham derivado e evoluído rapidamente de Insectívora do Cretáceo superior, como sugeriu Matthew. Os Pholidota, enfim, constituem um grupo pobre em formas, de escassa representação no tempo e no espaço, que por suas semelhanças com os Edentata, foram outrora classificados entre estes, tendo sido por fim dissociados em ordem própria, muito embora possam ter afinidades remotas com os Edentata, como originários de tronco ancestral comum ou próximo, que não pode ter sido o dos Insectívora.

Ordem INSECTíVORA, Bowdich, 1821

Esta ordem encerra mamíferos placentários terrestres, geralmente pequenos, plantígrados ou semiplantígrados, de dentição completa (3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M, nas formas menos especializadas), geralmente pentadáctilos, com os dedos providos de garras. Os caninos, às vezes atrofiados e birradiculados, pouco se distinguem dos incisivos e dos pré-molares, sendo estes últimos pontudos, secodontes. Os molares são lofodontes ou bunodontes, de cúspides comumente aguçadas, os superiores tri- ou quadrituberculados, os inferiores quinquetuberculados. Dentição de leite raramente funcional. Clavícula sempre presente. Vivem em covas que eles mesmos cavam, sendo raramente arborícolas ou nadadores, de hábitos noturnos.

O grupo é muito antigo, geologicamente falando, conservador de caracteres primitivos, tendo sido provavelmente o ponto de partida de diversas outras ordens de mamíferos placentários.

Sua origem e diferenciação datam da era Mesozoica. Como Simpson afirma, muitos insectívoros fósseis são mais ou menos claramente afins com grupos recentes, mesmo quando representem famílias distintas, o que não acontece com outros grupos fósseis, seja por sua enorme antiguidade, seja por apresentarem uma mescla de caracteres primitivos de grupos posteriormente muito divergentes, ou ainda por serem ramos nascentes, especializados de modo diferente dos insectívoros recentes, constituindo famílias extintas que tendem a quebrar qualquer dos dois clássicos arranjos subordinais dos Insectívora.

Isto toma claro que a sistemática atual da ordem, como acontece com a de outras ordens, ainda está longe de poder ser tida como definitiva.

Os representantes atuais da ordem habitam o Antigo Continente e a América do Norte, e as formas fósseis têm praticamente a mesma distribuição. A América do Sul e a Austrália não têm nenhum representante conhecido da ordem através de toda sua história geológica (*Necrolestes* Ameghino é hoje tido como um marsupial).

Alguns autores, como por exemplo McDowell (1958), retomando velhas idéias, acham que a ordem Insectívora é artificialmente composta por grupos que a rigor deveriam constituir duas ordens naturais (Menotyphla, originária dos insectívoros e primates em geral, e Lipotyphla, com os Erinaceomorpha como tronco básico), antes tidas como subordens dos Insectívora. É evidente que a última palavra a respeito ainda está para ser dita.

Preferimos manter aqui a ordem Insectívora como é definida por Simpson (1945), modificando em alguns pontos, segundo os conhecimentos mais modernos, sua sistemática.

Numa revisão recente dos Insectívora fósseis e recentes, Saban (1954) constatou a existência de três grandes grupos, que parecem ligados independentemente aos Pantotheria que, como já vimos, são pequenos mamíferos jurássicos, pré-placentários, proto-insectívoros, de tipo muito primitivo, prováveis originários dos Metatheria e Eutheria. Os três grupos maiores (subordens), distinguidos por Saban, principalmente com base na morfologia craniana e dentária, são os dos Soricomorpha, que incluem famílias fósseis e recentes, Mixodectomorpha, com duas famílias extintas, e Erinaceomorpha, com famílias extintas e recentes, que, a rigor, segundo a concepção filogenética de Saban, deveriam constituir ordens independentes, não subordens de uma ordem Insectívora polifilética e, pois, não natural. A sistemática da ordem Insectívora, principalmente no que concerne aos grupos mais primitivos, extintos, ainda está longe de ser definitiva, havendo todavia muitos pontos obscuros na filogenia dos mesmos e nas suas relações de afinidade recíproca a esclarecer, a fim de que melhor se possa fazer idéia de sua posição sistemática exata.

Van Valen, por exemplo, separa os Palaeoryctidae, com os Didelphodontinae; Deltatheridiinae, Palaeoryctinae, Microptemodontinae, dos Insectívora, classificando-os numa ordem à parte, Deltatheridia Van Valen, 1966, em que ainda coloca os Didymoconidae, aqui classificados entre os Anagalida, e os Oxyaenoidea (Oxyaenidae e Hyaenodontidae), que mantemos, pelo menos por enquanto, como muitos outros autores ainda o fazem, como Creodonta.

Russell, Louis & Savage (1975) separam os Erinaceomorpha numa ordem lipotyphla Haeckel, 1866, a que naturalmente devem opor uma ordem Menotyphla, dando assim razão a McDowell (1958) e outros, com eliminação da ordem Insectívora cujos componentes são, em tal caso, distribuídos por aquelas duas ordens.

Enquanto estes e outros trabalhos recentes, introdutórios de modificações mais ou menos extensas, às vezes drásticas, na sistemática de todos os grupos até há pouco tempo constituintes da ordem Insectívora, inclusive os grupos mais primitivos, do Cretáceo e Terciário inferior da Ásia e América do Norte, não forem submetidos à crítica especializada, e discutidos em seus detalhes pelos diversos especialistas em tais grupos, à vista das mais recentes descobertas paleontológicas, preferimos manter aqui a ordem Insectívora como é definida por Simpson (1945), modificando em alguns pontos menos críticos sua sistemática, segundo conhecimentos mais modernos, inclusive adotando as três grandes subdivisões da ordem, propostas por Saban (Soricomorpha, Mixodectomorpha e Erinaceomorpha), embora reconhecendo sua possível artificialidade.

Subordem SORICOMORPHA Saban, 1954.

Crânio, na maioria das vezes, tubuliforme, em geral de rostro muito alongado e caixa cerebral reduzida, com cristas desenvolvidas; abóbada palatina triangular; fossas pterigóides e arcadas zigomáticas ausentes; bula timpânica largamente aberta. Nos Chrysochloroidea e Talpidae, porém, a arcada zigomática é presente, embora fraca, a bula timpânica é fechada e a caixa cerebral é mais globulosa e dotada de cristas fracas. Morfologia dentária muito característica, típica do grupo: incisivos desenvolvidos e às vezes muito especializados; pré-molares reduzidos; molares de cúspides muito pontiagudas, os superiores do tipo zalambdodonte ou dilambdodonte, os inferiores do tipo tubérculo-sectorial (tribosfenicos), com trigonido elevado e talonido reduzido.

Cinco superfamílias: Deltatheridioidea, Chrysochloroidea, Tenrecoidea, Solenodontoidea e Soricoidea.

Superfamília Deltatheridioidea Simpson, 1931. Crânio moderadamente desenvolvido, não tubular. Caninos grandes e pontudos; pré-molares altos e cortantes, o último geralmente não molariforme; molares superiores prétrituberculares, sem hipocone e com paracone e metacone em posição mediana, mal individualizados ou fundidos entre si.

Família Deltatheridiidae Gregory & Simpson, **1926**. Esta família é a mais antiga da subordem Soricomorpha e de aspecto muito primitivo, tendo derivado, talvez, dos Pantotheria e podendo ter sido o ponto de origem, no

Eoceno, dos Creodonta e, mesmo, dos Carnívora vera. Cretáceo superior ou Paleoceno inferior ao Eoceno médio da Mongólia.

Subfamília Deltatheridiinae Simpson, **1945**. Contém dois gêneros do Cretáceo superior ou do Paleoceno inferior: *Deltatheridium* Gregory & Simpson, 1926 (*D. pretituberculare* Gregory & Simpson), tipo do grupo, conhecido pela parte anterior de um crânio e mandíbula, com dentes (Figs. 143 e 144) e *Hyotheridium* Gregory & Simpson, da mesma idade, também representado pela porção anterior de um crânio e corpo mandibular. Fórmula dentária de ambos: ?/? I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M.

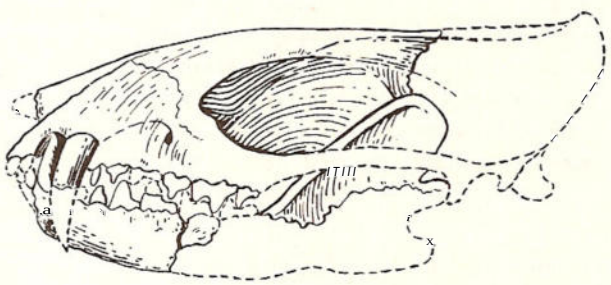


Fig. 143 – Crânio de insectívoro do Cretáceo superior da Ásia (parcialmente reconstituído). *Deltatheridium* Gregory & Simpson.

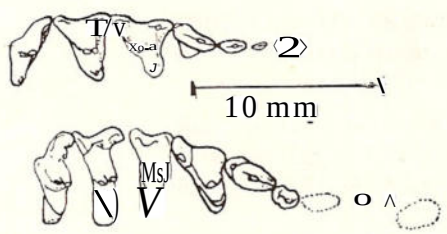


Fig. 144 – Pré-molares e molares de insectívoros. Em cima, dentes superiores direitos de *Deltatheridium* Gregory & Simpson. Embaixo, de *Palaeoryctes* Matthew, zalambdodonte paleocenico (de Romer).

Subfamília Didelphodontinae Matthew, 1918. Característica do Cretáceo superior ao Eoceno médio, na América do Norte, Cretáceo superior ou Paleoceno inferior, na Ásia, e Paleoceno médio e superior, na Europa.

O gênero mais antigo é *Cimolestes* Marsh, 1889, cuja espécie única, *C. incisus* Marsh, 1889, é conhecida apenas na base de um Mj e de um P_4, que Simpson referiu com dúvida aos Didelphidae-Pediomyinae e cuja melhor identificação sistemática depende do estudo de novos e melhores espécimes, recentemente descobertos.

Dois outros gêneros, *Nyssodon* Simpson, 1927, do Cretáceo superior da América do Norte, e *Puercolestes* Reynolds, 1936, do Paleoceno inferior norte-americano, são de validade um tanto duvidosa. Suas afinidades recíprocas são muito próximas, podendo talvez haver sinonímia entre os mesmos, dependendo do melhor conhecimento de *Nyssodon*, de que, por enquanto, só se conhece um M^1, tipo de *N. punctidens* Simpson, 1927. Segundo Van Valen (1966), existe também a possibilidade de que *Nyssodon* represente os dentes superiores de *Cimolestes*, caso em que seria um sinónimo deste. Outros gêneros, como *Deltatheroides* Gregory & Simpson, 1926, do Cretáceo superior ou Paleoceno inferior da Ásia, *Acmeodon* Matthew & Granger, 1921, *Gelastops* Simpson, 1935, e *Avunculus* Van Valen, 1966, todos do Paleoceno médio da América do Norte, e *Aboletylestes* Russel, 1964, do Paleoceno médio e superior da Europa, são também referíveis a esta subfamília.

Didelphodus Cope, 1882, tipo do grupo, é representado por duas espécies – *D. absarokae* (Cope, 1881) e *D. altidens* (Marsh, 1872), ricamente representadas por restos fósseis, esqueletais e dentários, do Eoceno inferior do New México e Wyoming, a primeira, e o Eoceno médio de Wyoming e Colorado ocidental, a segunda, que apresentam estágio evolutivo mais adiantado que o de *Deltatheridium* e dos demais gêneros, supracitados. Dentes: ?/3 I, 1/1 C, 3/4 P, 3/3 M. P^1 ausente; P^2 simples e separado do canino por longo diastema; P^{3-4} com uma cúspide estilar anterior e outra, posterior, pequenas, e uma cúspide interna bem desenvolvida, além da cúspide principal externa, cónica, sendo o P^4 submolariforme. M^{1-3} alongados transversalmente, com paracone e metacone bem separados e ligados, respectivamente, ao parastilo e ao metastilo por fortes cristas transversais, sendo, porém, o M^3 desprovido da crista metacone-metastilo. Protocone em *V* cujos dois braços terminam, cada qual, num pequeno cônulo. M^3 de tamanho reduzido. I_{1-3} muito pequenos. Cx separado do Px por diastema. Pi_{-4} simples, pontudos e comprimidos lateralmente, birradiculados, os P_{2-3} últimos com fraco talonido unicuspidado (bicuspidado no P_4). MJ_{-3} subiguais, tribosfênicos, os MJ_{-2} com talonido pouco maior que o trigonido cujo paracônido é sempre fraco.

Superfamília Chrysochloroidea Gregory, 1910. Grupo aberrante, por sua especialização, entre os Soricomorpha. Uma só família, com cinco gêneros vivos e um extinto.

Família Chrysochloridae Mivart, 1868. Pleistoceno-Recente. São pequenos insectívoros lipotiflos (Lipotyplila), zalambdodontes e fossadores. As formas vivas,

todas da África tropical e oriental, são vulgarmente conhecidas como "Toupeiras douradas".

O tipo do grupo é *Chrysochloris* Lacépède, 1799, com duas espécies da África austral, Congo, Gabão, Uganda, Tanganica, Camerum (*C. asiatica* e *C. stuhlmanni*). Toupeiras douradas do Cabo.

Proamblysomus Broom, 1941, do Pleistoceno africano, é o único gênero extinto conhecido, representado por um crânio desprovido de sua extremidade anterior e de todos os seus dentes.

O gênero *Amblysomus* Pomel, 1848, com aproximadamente dez espécies vivas, repartidas pela África do Sul e oriental, Rodésia do Sul oriental, Angola, Congo, Tanganica de sudoeste e Camerum (tipo *A. hottentotus* A. Smith), é o único dos gêneros atuais conhecido como fóssil, no Pleistoceno.

Superfamília Tenrecoidea Simpson, 1931. A grande maioria dos gêneros ligados a este grupo é recente, em Madagascar e África ocidental. São lipotiflos, providos de cloaca e dentes molares de coroa estruturada em *V* (zalambdodontes) ou ligeiramente em forma de *W* (dilambdodontes). Sua presença já foi constatada no Pleistoceno de Madagascar e no Mioceno de Quénia, segundo Walker (1964). Uma família (Tenrecidae Gray, 1821) com três subfamílias (Tenrecinae Gray, 1821; Oryzorictinae Dobson, 1882; Potamogalinae Balsac & Bourlière, 1955).

Família Palaeoryctidae Simpson, 1931. Família extinta, representada por dois gêneros, *Palaeoryctes* Matthew, 1913, com duas espécies, uma do Paleoceno médio do Novo México (P. *puercensis* Matthew) e a outra do Paleoceno superior ou Eoceno inferior da região da Bighom Basin, Wyoming (P. *punctatus* Van Valen, 1966), Estados Unidos. De *P. puercensis* conhecem-se a porção inferior de um crânio e sua mandíbula, com dentes, e um espécime adicional, a metade anterior de um outro crânio, redescritos minuciosamente por Van Valen, 1966). *P. punctatus* baseia-se num fragmento de ramo mandibular direito com os M_{2-3} quase completos e as partes ventrolabiais dos P_4 e M_1, assim como num fragmento de maxila direita, com M^{1-3} incompletos, na extremidade distai de um úmero esquerdo e na extremidade proximal de uma ulna. É um terço maior que *P. puercensis.*

Palaeoryctes, um fossador primitivo, tinha o crânio baixo e alongado, com rostro relativamente curto e abóbada palatina imperfurada. A cóclea, esférica, é limitada do lado interno por fraca expansão do basiocipital e do basiesfenóide. O canal alisfenóide é completo, sendo sua abertura posterior ântero-mesial ao forame oval e a anterior confluente com a fissura orbital. O basiocipital apresenta curta crista mediana. O promontório é bem desenvolvido, abrindo-se a fenestra rotunda em sua superfície póstero-ventral e a fenestra oval no lado lateral, ântero-lateralmente à fenestra rotunda. A mandíbula é forte, com amplo ramo montante e um forame mentoniano posterior sob o P_4. Dentes: ?/? I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M. P^1 ausente. P^{2-4} progressivamente maiores do anterior para o posterior, simples, comprimidos lateralmente, não molariformes. Os M^{1-3} são triangulares alongados no sentido transversal, com paracone e metacone justapostos em posição central e protocone crescentiforme, com amplo talon basal. Parastilo e metastilo muito desenvolvidos, sendo o último ausente no M^3. P_{2-4} de tamanho progressivamente maior do P_2 ao P_4, com alta cúspide principal e talonido cortante. M_{J-3} de trigonido muito alto e paracônido desenvolvido; talonido pouco desenvolvido, muito escavado, com hipocônido e entocônido fortes. Segundo Saban (1958), este gênero primitivo apresenta uma mescla de caracteres morfológicos dos Chrysochloroidea e dos Tenrecoidea, podendo ser considerado como representando o tipo primitivo de que eles podem ter derivado (Fig. 144-C).

Pararyctes Van Valen, 1966, é o outro gênero conhecido, com uma espécie, *P. pattersoni* Van Valen, representada por um M^1 esquerdo, a metade labial do que se supõe ser um M^2 direito, um fragmento de maxila esquerda com P^4 e metade labial do M^1 e dois molares inferiores, um direito, o outro esquerdo. Tifanianense (Paleoceno superior, mas não apical) da Bison Basin, Wyoming, Estados Unidos. A principal diferença que separa este gênero dos demais gêneros do mesmo grupo é apresentar um cíngulo e um pré-cíngulo nos molares superiores. A diferença mais notável que os seus dentes inferiores apresentam em relação a *Palaeoryctes puercensis é* a altura distintamente maior do talonido e a altura ligeiramente reduzida do trigonido.

Superfamília Solenodontoidea, novo nome. Nesta superfamília agrupam-se os insectívoros antilhanos (família Solenodontidae), cujas características osteológico-dentárias os fazem intermediários, estruturalmente, pelo menos, entre os Tenrecoidea e os Soricoidea, a despeito de seu bem maior primitivismo. O novo nome, aqui proposto, corresponde a Nesophontoidea Saban, 1954, com inclusão dos Solenodontidae, de acordo com as conclusões de McDowell, Jr. (1958) que, entretanto, os classifica entre os Soricoidea, muito embora outros autores prefiram colocá-los entre os Tenrecoidea.

Segundo McDowell, *Solenodon,* nos caracteres que o distinguem de *Nesophontes,* é mais semelhante aos Tenrecoidea que este último, o qual, em contraposição, sob os mesmos pontos de vista, se assemelha mais aos Soricoidea. No conjunto de suas características, porém, *Solenodon* e *Nesophontes* são mais afins entre si que a qualquer outro grupo conhecido, devendo, portanto, ser

classificados numa mesma família (Solenodontidae), particular.

A despeito das estreitas semelhanças que existem entre os Soricidae e os Solenodontidae, parece muito improvável, segundo McDowell, que qualquer destes dois grupos tenha derivado do outro. Por esta razão, a separação dos insectívoros antilhanos numa superfamília à parte, como propôs Saban, intermediária, estruturalmente, entre a dos Soricoidea e a dos Tenrecoidea, parece-nos perfeitamente razoável, pelo menos no estado atual de nossos conhecimentos.

Família Solenodontidae Dobson, 1882. Esta família atual é representada por dois gêneros antilhanos, *Solenodon* Brandt, 1833, com três espécies próprias, uma do Haiti (*S. paradoxus*), as outras duas de Cuba (*S. cubanus* e *S. poeyanus*) (almiquis, jutias de terra), e *Nesophontes* Anthony, 1916, com seis espécies, distribuídas por Cuba, Haiti e Porto Rico (*N. edithae* Anthony, tipo, de Porto Rico), conhecidas por crânios e restos esqueletais fragmentários, encontrados em pelotas de coruja. Eram animais dotados, provavelmente, de focinho alongado e flexível, cabeça delgada e longa, olhos pequenos e cauda aproximadamente tão longa quanto o resto do corpo. Os membros locomotores eram moderadamente longos, provavelmente pentadáctilos. Este gênero é tido como extinto no Pleistoceno de Cuba, Hispaniola e Porto Rico, mas talvez tenha desaparecido em tempos históricos, após o início da colonização das Antilhas pelos espanhóis, pois ossos de *Rattus* e *Mus* chegados provavelmente a bordo dos navios espanhóis, são encontrados juntamente com os seus em pelotas de corujas, nas cavernas daquelas ilhas. Segundo Walker (1964), os fatores causantes da provável extinção dos "musaranhos" antilhanos não são bem conhecidos, mas a introdução dos ratos da Europa e a queima das florestas para a agricultura podem ter contribuído para tal. É possível, porém, que insectívoros deste gênero, de tamanho diminuto e provavelmente de hábitos noturnos, ainda vivam em uma ou mais daquelas ilhas (Figs. 145 e 146).

Subfamilia Aptemodontinae Matthew, 1910. Subfamília extinta, conhecida por um gênero, *Aptemodus* Matthew, 1903, do Oligoceno inferior e médio de Wyoming e Montana, onde é bem representado por crânios e mandíbulas completos, com dentes, pertencentes a diversas espécies. O crânio é de forma geral tubular, com expansão lateral de sua terça parte posterior que apresenta aspecto quadrangular, em vista dorsal ou ventral; rostro curto e comprimido lateralmente, principalmente em sua região anteorbitária; região interorbitária larga e plana; órbita pequena, bordejada anterior e inferiormente por forte crista partida da apófise zigomática da maxila; arcada zigomática praticamente ausente; forame pré-orbitário muito curto, amplo; crista sagital forte, aberta anteriormente em *V* para as apófises pós-orbitárias dos frontais; crista lambdóide também forte. Região auditiva de aspecto muito peculiar, de morfologia que, entre os ma-

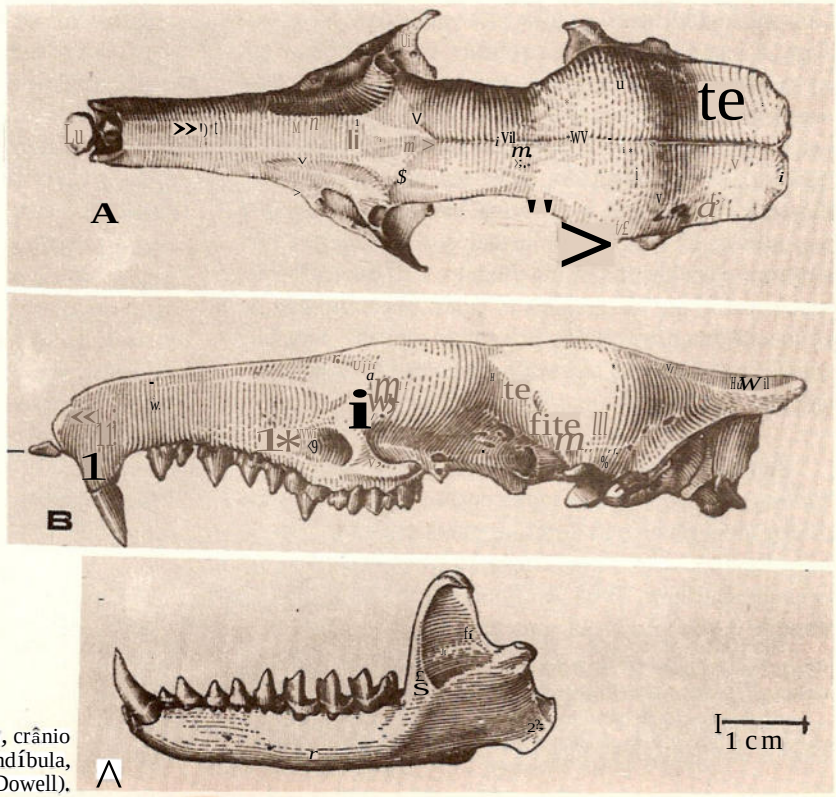


Fig. 145 – *Solenodon paradoxus* Brandt. *A* e *B*, crânio em norma dorsal (*A*) e de perfil (*B*). C, mandíbula, em vista aboral (de McDowell).

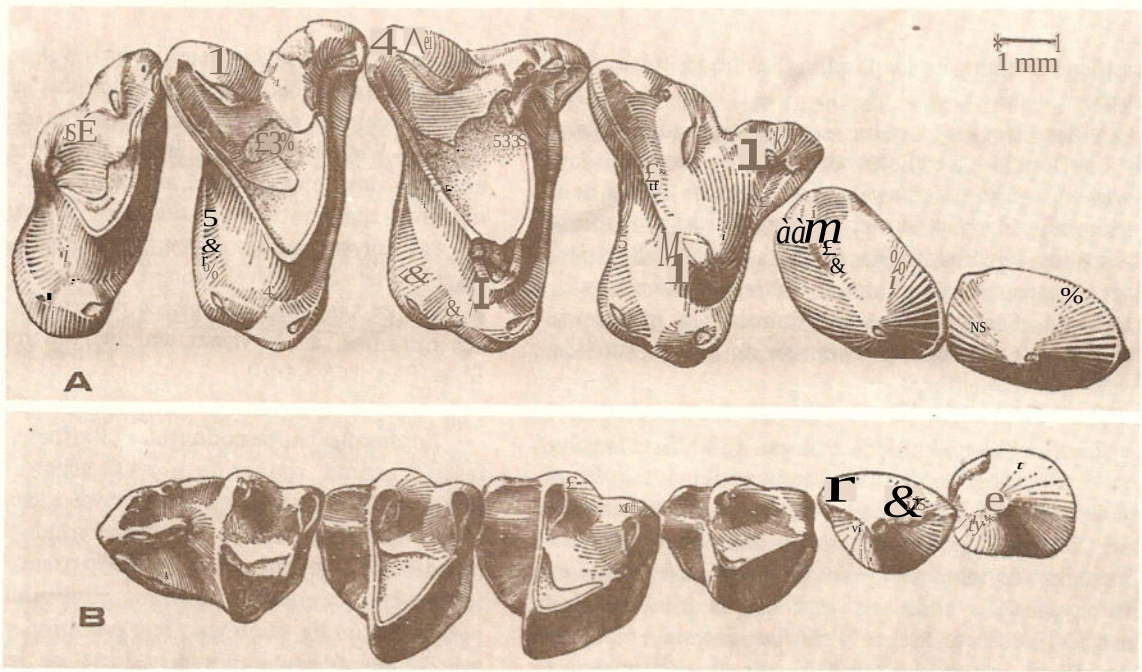


Fig. 146 – *Solenodon paradoxus* Brandt. Pré-molares e molares superiores (*A*) e inferiores (*B*), vistos da face de oclusão (de McDowell).

míferos, só se encontra entre certos primates primitivos, com grande expansão da região petromastóide e da região ocipital, englobando a apófise zigomática do temporal e a apófise pós-glenóide, anteriormente, e as apófises pós-timpânica e parocipital, posteriormente. Posta à parte tal especialização, a base do crânio assemelha-se muito à dos solenodontídeos recentes. A região ocipital é retangular. A mandíbula é curta e robusta, principalmente em sua região montante-angular, com apófise angular bem desenvolvida. Dentes: 2/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M. I^2 simples e muito grande, o I^3 pequeno, com fraco talon, o I^1 ausente; C^1 birradiculado, nem sempre precedido de diastema; P^1 ausente, o P^2 semelhante ao canino, mas bem menor; P^3 – M^3 trirradiculados, o P^3 triangular em contorno e envolvido por um cíngulo, o P^4 molariforme, pouco maior que os molares e, como estes, provido de protocone fraco, envolvido por amplo cíngulo, paracone e metacone fundidos entre si e cúspides estilares desenvolvidas (Fig. 147).

Subfamília Solenodontinae Gill, 1872. Além *áe Solenodon* e *Nesophontes*, supraconsiderados, este grupo encerra dois gêneros extintos, às vezes separados em família à parte e com outra conotação sistemática: *Micropternodus* Matthew, 1903, e *Clipternodus* Clark, 1937. O primeiro é conhecido por uma pequena mandíbula com P_{3-4}, M_{1-3} e os alvéolos dos dentes anteriores. O I_2 era forte. *Clipternodus* é representado por um fragmento mandibular com C, P_{3-4} e M j. Ambos são do Oligoceno inferior dos Estados Unidos.

Superfamília Soricoidea Gill, 1872. Inclui insectívoros de pequeno tamanho e escassa representação paleontológica, fato que deve ser devido, em grande parte, à extrema fragilidade de seu esqueleto. Dos 56 gêneros conhecidos, apenas um terço, aproximadamente, está extinto, sendo os demais representados na fauna atual da Eurásia, África e América do Norte, embora grande número dos gêneros recentes tenha representação paleontológica conhecida no Terciário e Pleistoceno da América do Norte e Eurásia. Os restos fósseis preservados correspondem às partes mais resistentes do sistema dentário e esqueleto (dentes, mandíbulas e um ou outro osso dos membros locomotores). São insectívoros pequenissimos, cuja morfologia esqueletal varia muito segundo a especialização de cada grupo, o que não acontece com a morfologia dentária, praticamente invariável. Os *I* são fortes, mais ou menos especializados; os caninos e os pré-molares anteriores são de tamanho reduzido e não funcionais, sendo os P_4^4 bem maiores e submolariformes. M^{1-3} dilambdodontes; M_{1-3} tribosfênicos. A mandíbula é grácil e alongada, com apófise angular mais ou menos forte. Forame mentoniano geralmente sob o M j. Musaranhos e toupeiras.

Família Soricidae Gray, 1821. A esta família pertencem os musaranhos, em geral, distribuídos por quatro subfamílias, a saber: Soricinae, Crocidurinae, Heterosoricinae e Scutisoricinae, a última das quais representada apenas por um gênero africano recente, tendo as duas primeiras, representação paleontológica conhecida, em-

bora a grande maioria de seus gêneros seja conhecida unicamente na fauna moderna, e sendo a dos Heterosoricinae extinta. A representação conhecida da família é a seguinte: Oligoceno inferior ao Recente, na Europa e América do Norte; Plioceno inferior ao Recente, na Ásia; Recente, na África (Fig. 148).

Subfamília Soricinae Murray, 1866. Inclui os musaranhos cujos dentes têm suas pontas e cúspides coloridos em vermelho, cujos representantes mais antigos, conhecidos, são do Eoceno superior da Europa. O grupo participa da fauna atual da Eurásia e da América do Norte.

Satuminia Stehlin, 1940, do Eoceno superior de Vaucluse e Suíça (*S. gracilis* Stehlin) onde é representado por fragmentos de maxilas e mandíbulas, com dentes pigmentados em seu ápice, é o gênero mais antigo da subfamília e da família, mas sua classificação com *Nyctitherium* Marsh, *Remiculus* Russell e *Pontifactor* West, numa tribo (Nyctitheriini) da família Erinaceidae é proposta por McKenna & West (1974). Na América do Norte, *Domnina* Cope, 1873, do Oligoceno inferior e médio, também conhecido por fragmentos maxilares e mandibulares, com dentes, é o mais antigo, sendo representado por diversas espécies. O atual *Sorex* Linnaeus, 1758, tipo

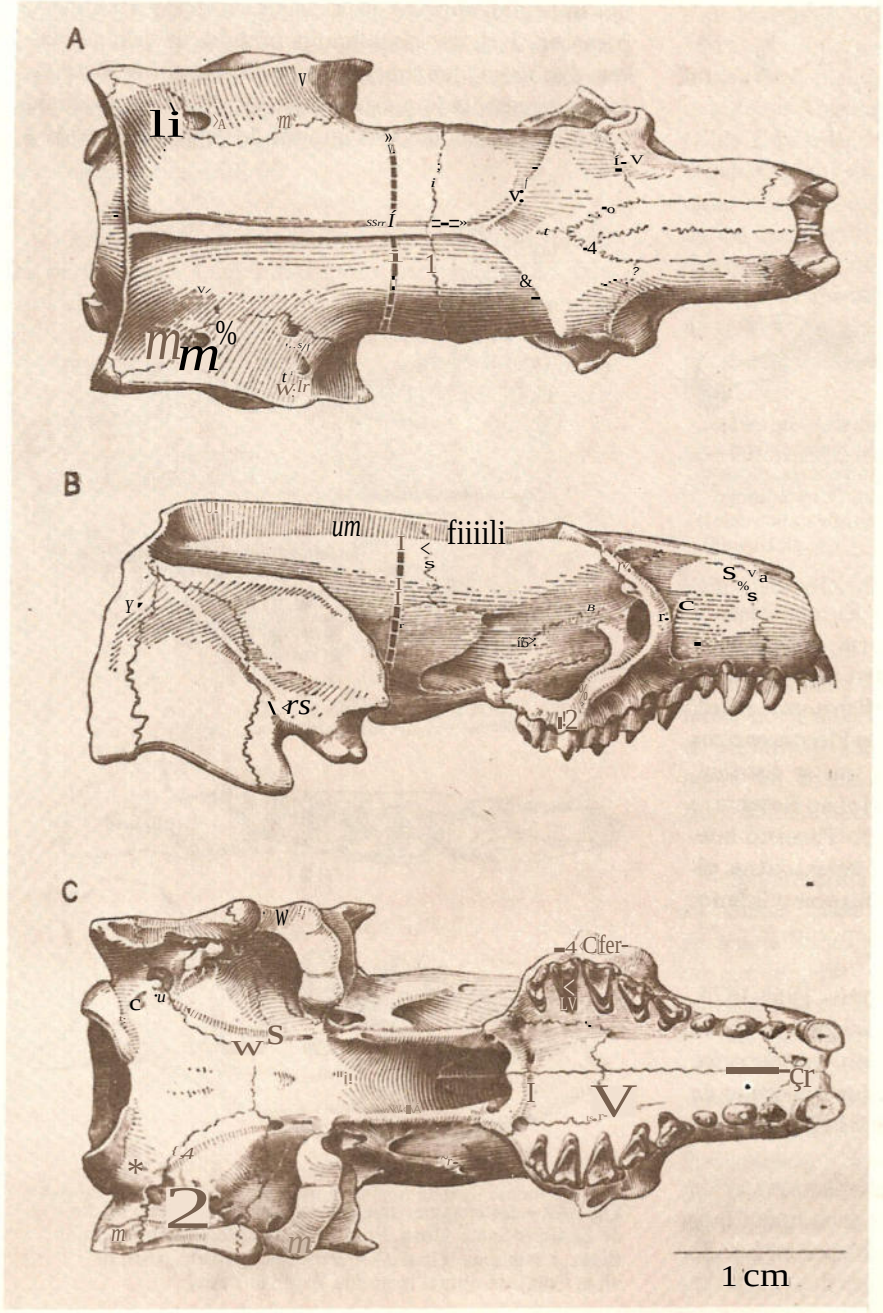


Fig. 147 – Crânio de *Apternodus*. *A*, vista dorsal. *B*, vista aboral. *C*, vista vcntral. A linha quebrada indica a provável linha de contato entre a lâmina crivada do etmóide e a parede do crânio (de McDowell).

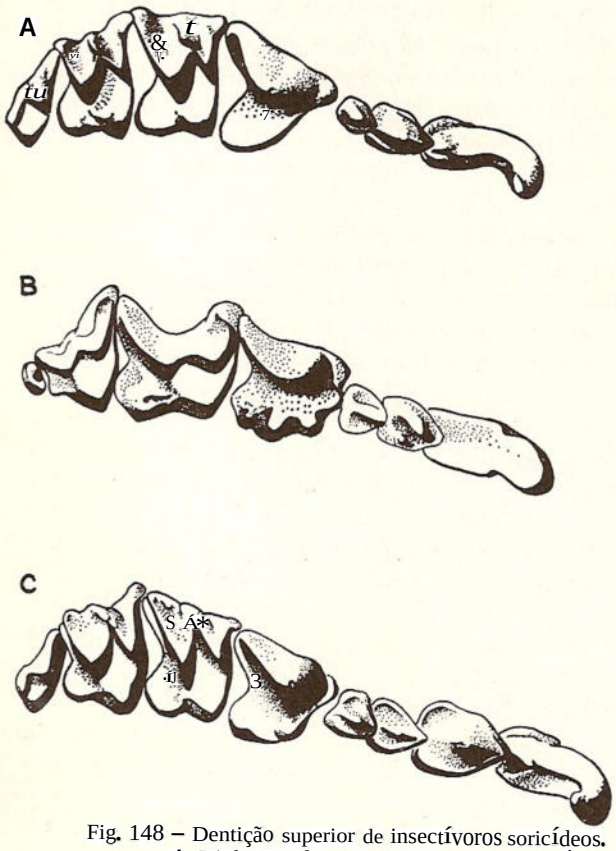


Fig. 148 – Dentição superior de insectívoros soricídeos. *A, Diplomesodon pulchellnm*, recente, da Ásia. *B, Anourosorex squamipes*, musaranho de cauda curta, recente, da Ásia. *C, Myosorex caffer*, musaranho "camundongo", recente, da África. Escalas diversas (muito aumentados) (de McDowell).

da subfamília e da família, é fóssil na Europa desde o Oligoceno inferior, e na América do Norte, desde o Plioceno superior. Os outros gêneros recentes com representação paleontológica conhecida são *Microsorex* Baird, 1877, *Notiosorex* Baird, 1877, vindos do Pleistoceno, na América do Norte, *Blarina* Gray, 1838, que se distribui, na América do Norte, do Plioceno superior ao Recente, e *Blarinella* Thomas, 1911, conhecido no Plioceno inferior e na fauna atual da Europa. Além destes, outros gêneros extintos são característicos do Oligoceno inferior europeu e do Plioceno inferior norte-americano.

Subfamília Crocidurinae Milne Edwards, 1868-1874. São os musaranhos, com dentes esbranquiçados (vide Zoologia), representados por fósseis no Mioceno superior da América do Norte, no Mioceno superior e Plioceno da Europa e no Plioceno da Ásia. As espécies atuais são eurasiáticas e africanas.

O único gênero extinto, *Limnoecus* Stirton, 1930, cuja espécie única é representada por uma mandíbula com todos os seus dentes, é do Mioceno superior da Califórnia. Dos doze gêneros recentes, apenas dois, *Crocidura* Wagler, 1832, tipo do grupo, e *Anourosorex* Milne Edwards, 1870 (Fig. 144-??), são sabidamente fósseis; o primeiro, atual na América do Norte, Eurásia e África, no Mioceno superior, Plioceno e Pleistoceno da Europa e no Plioceno e Pleistoceno da América do Norte, e o segundo, atual na Ásia, no Plioceno inferior do mesmo continente.

Subfamília Heterosoricinae Viret & Zapfe, 1951. Esta subfamília encerra apenas dois gêneros, *Heterosorex* Gaillard, 1915, extinto, do Mioceno médio da Europa ocidental, cujos caracteres cranianos são excepcionais para um Soricidae, tendo sido a causa de sua separação dos Soricinae, entre os quais alguns autores o classificam, para constituir uma subfamília própria, de validade talvez discutível, juntamente com *Amblycoptus* Kormos, 1926, representado por um fragmento anterior de crânio e mandíbula, do Plioceno inferior de Polgardi (Fig. 149).

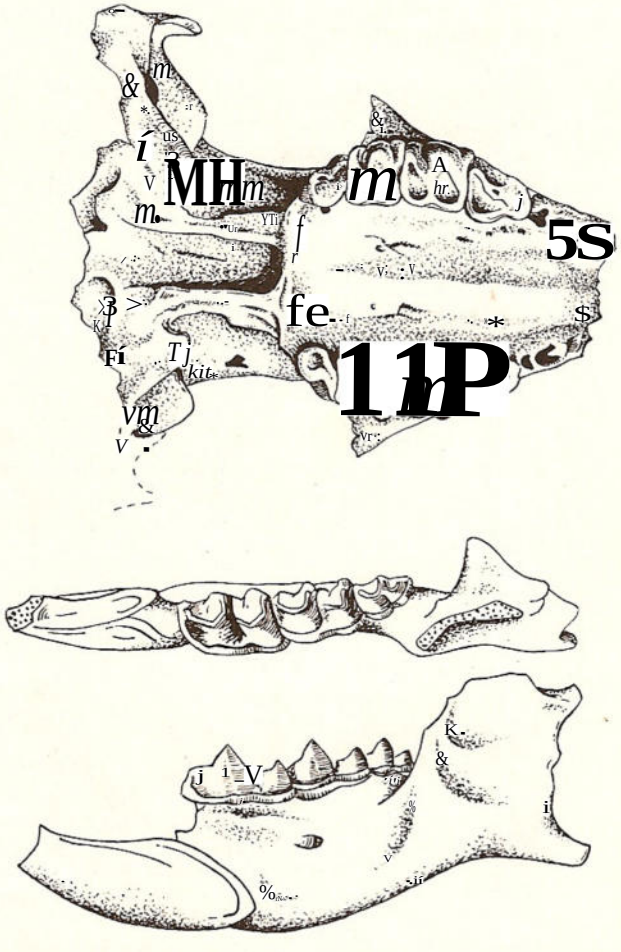


Fig. 149 – *Heterosorex sansaniensis* Lartet. Mioceno médio de La Grive-Saint Alban, França. Crânio incompleto, visto de baixo, e ramo mandibular esquerdo, incompleto, visto de cima e do lado aboral (sogundo Zapfe & Viret).

Família Talpidae Gray, 1825. É a família das toupeiras, insectívoros essencialmente fossadores, distribuídos por cinco subfamílias recentes, na Eurásia e América do Norte: Uropsilinae, asiática, Condylurinae, norte-americana, Desmaninae e Talpinae, euroasiáticas, e Scalopinae, norte-americana e asiático-oriental, das quais somente as três últimas têm representação paleontológica conhecida.

Subfamília Desmaninae Thomas, 1912. Tem por tipo o gênero *Desmana* Guldenstadt, 1777, recente, na Eurásia (toupeira aquática), e conhecido desde o Plioceno inferior da Europa. Dois outros gêneros *Mygalea* Schreuder, 1940 e *Mygalinia* Schreuder, 1940, extintos, são do Mioceno superior e do Plioceno inferior, respectivamente, da Europa. Estes três gêneros formam uma cadeia evolutiva nítida, não só no aumento progressivo do tamanho, como sob o ponto de vista de especialização e morfologia (Fig. 15CM).

Subfamília riaipinae Murray, 1866. A esta subfamília pertencem as toupeiras comuns, pertencentes ao gênero *Taipa* Linnaeus, 1758, recente na Eurásia, e presente na Europa desde os tempos do Mioceno. Os outros gêneros fósseis, todos extintos, são *Amphidozotherium* Filhol, 1876, do Eoceno superior dos fosforitos de Quercy, França, *Geotrypus* Pomes, 1888, e *Paratalpa* Lavocat, 1951, do Oligoceno médio da Auvergne, França, *Mygatalpa* Schreuder, 1940, do Oligoceno superior da Auvergne, e *Proscapanus* Gaillard, 1899, do Mioceno médio da França, conhecidos por mandíbulas, fragmentos de maxilas com dentes, e ossos de membros locomotores.

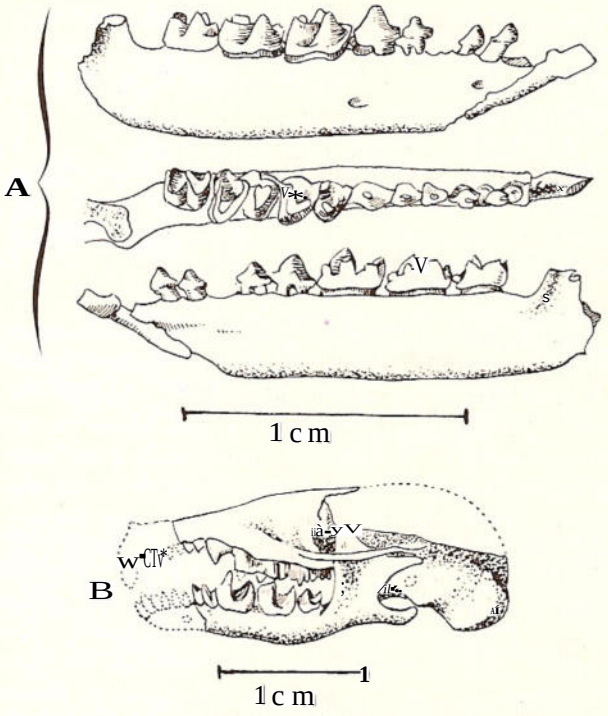


Fig. 150 – *A*, ramo mandibular direito, incompleto, de *Mygalea antiqua* Schreuder, visto do lado aboral (em cima), em norma dorsal (no meio) e do lado oral (embaixo). *B*, crânio e mandíbula de *Proscalops miocenicus* Matthew, restaurados, de perfil (*A*, segundo Schreuder; *B*, segundo Matthew).

Subfamília Scalopinae Thomas, 1912. O gênero mais antigo é *Proscalops* Matthew, 1901, do Oligoceno superior e do Mioceno inferior do Colorado e Dakota, nos Estados Unidos, onde é representado por dois crânios bem conservados e muito especializados, com as respectivas mandíbulas (*P. miocenicus* Matthew e *P. secundus* Matthew) (Fig. 150-P). *Hesperoscalops* Hibbard, 1941, do Plioceno superior do Kansas, é conhecido por fragmentos mandibulares, ossos de membro locomotor anterior e fragmentos maxiliares. O gênero *Scaptonyx* Milne Edwards, 1871, recente, na Ásia oriental, é duvidosamente presente no Mioceno superior da Alemanha, onde os restos que lhe foram atribuídos são fragmentos de maxila, mandíbulas e ossos de membros locomotores. Outro gênero atual, *Scalops* Géoffroy, 1803, tipo do grupo, é conhecido na América do Norte, onde vive desde o Plioceno, enquanto *Scapanus* Pomel, 1848, também norte-americano, é ah representado desde os tempos do Pleistoceno.

Um gênero do Mioceno inferior da Europa, *Scaptogale* Trouesart, 1897, é duvidosamente classificado na família Talpidae.

Subordem MIXODECTOMORPHA Saban, 1954

Saban reúne nesta subordem as superfamílias extintas dos Mixodectoidea e Apatemyoidea, do Terciário inferior norte-americano, que são grupos morfologicamente primitivos, não só no que diz respeito ao esqueleto, como ao sistema dentário. Os Mixodectomorpha são tidos como descendentes diretos dos Pantotheria.

Superfamília Mixodectoidea Simpson, 1945. A única família ligada a este grupo, de características um tanto generalizadas, já foi objeto de diversas interpretações no que respeita às suas afinidades e, ipso facto, à sua sistemática. Colocada por Cope (1883) entre os Primates, no que foi corroborado por Wortmann (1903), foi transferida para a ordem Rodentia, por Matthew (1897), corroborado por Osbom (1902). Hay (1930) classificou a família em questão, juntamente com os Microsyopidae e Plesiadapidae (inclusive Apatemyidae), numa superfamília (Mixodectoidea, segundo sua nomenclatura) da subordem Proglires, de Osborn (Rodentia). Finalmente, o próprio Matthew (1909), retomando o seu estudo, concluiu, com base na mandíbula e dentes superiores, de morfolo-

gia primitiva, por sua íntima afinidade com os Insectívora, entre os quais os classificou, por fim.

Família Mixodectidae Cope, 1883. Representada no Paleoceno médio e superior e no Eoceno da América do Norte por oito gêneros extintos, conhecidos por fragmentos mandibulares e maxilares, com dentes e dentes isolados de diversas espécies. O gênero tipo do grupo é *Mixodectes* Cope, 1883, do Paleoceno médio do Colorado. Apenas *Elpidophorus* Simpson, 1927, é também presente no Canadá (Alberta), afora dos Estados Unidos (Montana), caracterizando o Paleoceno médio e superior.

Superfamília Apatemyoidea Saban, 1954. Este é outro grupo de complicada história sistemática, como demonstrou McKenna (1963), no que concerne à sua família única, Apatemyidae, que desde sua fundação por Matthew (1909), até hoje, tem sido classificada ora entre os Insectivora, ora entre os Rodentia, com os Mixodectidae, numa subordem que Osborn denominou Proglires, ou numa ordem à parte, Menotyphla (vide considerações anteriores, sobre os Menotyphla), juntamente com os Leptictoidea, Pantolestoidea e Mixodectoidea, ou ainda entre os Primates Plesiadapidae (com os quais os Apatemyidae chegaram a ser tidos como sinónimos) ou Prosimii, numa infraordem incerta, etc.

Parece-nos que a tendência dominante, atualmente, depois dos estudos de Saban, McKenna e outros, é de considerar os Apatemyoidea como insectívoros primitivos, como fazemos aqui.

É óbvio que a questão ainda não está definitivamente resolvida, como é, também, o caso de outros grupos que se situam, por sua morfologia e por seu grau de evolução, na linha divisória entre dois ou mais grupos maiores ou nas proximidades da mesma.

Família Apatemyidae Matthew, 1909. A última e ainda provisória diagnose da família foi dada por McKenna (1963, pp. 12-13).

Os Apatemyidae são raros, tanto no Terciário inferior da América do Norte como no da Europa, sendo sua presença desconhecida nos demais continentes. O que se conhece de seu crânio limita-se, em grande parte, aos crânios de *Heterohyus* Gervais, 1848-1852, do Eoceno médio e superior da Europa central, e *Sinclairella* Jepsen, 1934, do Oligoceno inferior de Dakota, Estados Unidos, cuja característica mais importante é a falta de uma bula timpânica ossificada, o que, caso definitivamente confirmado, tornará evidente o fato de serem os apatemiídeos mais primitivos, sob este ponto de vista, que os muito primitivos Primates-Plesiadapidae, como diz McKenna, muito embora os primates mais primitivos ainda desconhecidos, também possam ter sido desprovidos de bula auditiva ossificada, cuja aquisição poderia não ter coincidido com a origem da ordem respectiva.

Além dos gêneros supracitados e do gênero tipo, *Apatetnys* Marsh, 1872, do Eoceno médio de Wyoming, quatro outros gêneros extintos são distribuídos, respectivamente, pelo Paleoceno médio e superior e pelo Eoceno inferior e superior dos Estados Unidos, sendo *Eochiromys* Teilhard de Chardin, 1927, do Eoceno inferior da Bélgica, o único gênero europeu conhecido.

Subordem ERINACEOMORPHA Saban, 1954

Nesta subordem classifica Saban os Pantolestoidea, extintos, do Terciário inferior norte-americano e europeu, e os Erinaceoidea, de rica representação paleontológica, conhecidos desde o Jurássico superior da Ásia, através de todo o Terciário da América do Norte e Eurásia, até o Recente (ouriços cacheiros, eurasiáticos).

Superfamília Pantolestoidea Cope, 1887. Focinho curto e largo, crânio longo e largo, provido de fraca crista sagital e forte crista supraocipital, sem bula timpânica ossificada. Mandíbula longa e delgada, sem forame mentoniano sob os M$_{\wedge}$. Dentes (3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M) com tendência para o tipo creodonte, lembrando, outrossim, os dos Erinacoidea-Leptictidae. Incisivos superiores isolados e pré-molares simples e cortantes. Molares superiores triangulares, trituberculados, com fraco hipocone; molares inferiores subiguais, com trigonido alto e tricuspidado e talonido bem desenvolvido, baixo, também tricuspidado, com hipoconulido sempre presente. Paleoceno médio ao Eoceno médio, na América do Norte; Eoceno inferior da Europa.

Família Pantolestidae Cope, 1884. Entre os gêneros desta família, a princípio classificada entre os Artiodactyla-Bunolophodontia, se encontram os mais antigos mamíferos conhecidos.

Subfamília Endotheriinae Saban, 1954. Gênero único: *Endotherium* Shikama, 1947, do Jurássico superior da Manchúria, conhecido por um fragmento mandibular com os três molares preservados, os quais lembram, por sua morfologia, os dos Docodonta, com paracônido presente no trigonido que é elevado, sendo o talonido baixo, pouco escavado, com hipocônido, entocônido e hipoconulido presentes e igualmente desenvolvidos e individualizados. Tais dentes lembram também, por outro lado, os do *Bessoecetor*, com tendências para o lado dos Zalambdalestidae (Anagalida) e Leptictidae (Fig. 151).

Subfamília Pantolestinae Simpson, 1937. Quatro gêneros: *Bessoecetor* Simpson, 1936, do Paleoceno médio e superior de Montana, Estados Unidos (diversas espécies), representado por fragmentos maxilares e mandibulares, com dentes, *Propalaeosinopa* Simpson, 1927, do

Paleoceno superior de Alberta, Canadá, *Palaeosinopa* Matthew, 1901, do Eoceno inferior de Cemay, França, e Novo México, Estados Unidos, ambos também com diversas espécies, identificadas sobre dentes superiores e inferiores, menos especializados que os de *Pantolestes*, sendo que os molares superiores de *Palaeosinopa* lembram muito os dos Leptictidae, e *Pantolestes* Cope, 1872, tipo do grupo, do Eoceno médio de Wyoming, Estados Unidos, conhecido por numerosos restos de diversas espécies, provavelmente de hábitos aquáticos ou anfíbios, segundo a adaptação mostrada por seus membros locomotores. As espécies eram, em geral, de tamanho relativamente grande, principalmente em *Pantolestes*, cujo crânio é maciço, alongado, de rostro curto e fraca constrição pós-orbitária, lacrimal muito avançado sobre a face, órbitas de rebordo mal definido, sem apófise pós-orbitária. Cristã sagital baixa, a lambdóide bem desenvolvida. Bula timpânica amplamente aberta. Fossa glenóide alongada transversalmente, limitada posteriormente por forte apófise pós-glenóide. Mandíbula de côndilo alongado transversalmente, separado da apófise glenóide por fraca fossa sigmóide, sendo a apófise glenóide curta e larga. Apófise angular curta e forte, de contorno arredondado, elevando-se a nível superior ao do côndilo. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M. Incisivos e canino superiores fortes, os prémolares menores, uni- (P^1), bi- (P^2) ou trirradiculados (P^{3-4}). Molares superiores de protocone muito desenvolvido, a ponto de os tornar quase quadrados, embora o hipocone seja rudimentar; cíngulo externo muito desenvolvido, mas apenas com fraco estilo anterior (parastilo). Cx robusto; P_{1-4} de coroa baixa e secodonte, sendo o Pi o mais simples, unirradiculado, os P_{2-4} progressivamente mais complicados e birradiculados, providos de talonido, o do P_4 o mais desenvolvido e com cúspide cingular accessória. Mx-3 de trigonido baixo, paracônido vestigial e talonido amplo e escavado com hipoconulido presente, mais forte no M_3. Esqueleto pesado.

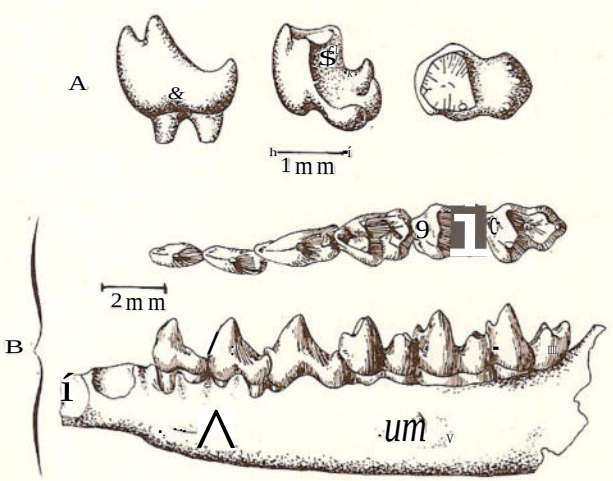


Fig. 151 – *A*, M^2 de *Endotherium ninomii* Shikama, do Jurássico superior da Manchúria (faces lingual, póstero-interna e oclusal). *B, Bessoecetor thomsoni* Simpson, Paleoceno superior da Mongólia. Dentes, em vista oclusal (em cima), e mandíbula incompleta, com dentes, de perfil (*A*, segundo Shikama; *B*, segundo Simpson).

Subfamília Pentaconodontinae Simpson, 1937. Dois gêneros: *Pentaconodon* Scott, 1892, tipo do grupo, e *Aphronoms* Simpson, 1935, ambos do Paleoceno médio, o primeiro de New México, o segundo de Montana e Utah, Estados Unidos. Em *Pentaconodon*, a morfologia dentária diferencia-se apenas ligeiramente da dos Pantolestidae.

Família Apheliscidae Mathew, 1918. Tida como de posição sistemática incerta por Simpson (1945), esta família é classificada por Saban (1954, 1958) nos Pantolestoidea. Um só gênero, *Apheliscus* Matthew, 1918, do Paleoceno superior e Eoceno inferior do New México, Estados Unidos, onde é conhecido por diversos fragmentos esqueletais, inclusive um crânio quase completo. Embora semelhantes aos dos Pentaconodontinae, seus dentes diferem dos destes por sua morfologia simplificada. P^1 ausente, P^{2-3} pequenos, simples, birradiculados; P^4 muito desenvolviao, com uma forte cúspide externa e outra interna, menos desenvolvida; Mx-3 subtriangulares, sem estilo no cíngulo externo; o hipocone, rudimentar no M^1, reduz-se a uma dobra cingular nos M^{2-3}. P_4 forte e alongado, com forte cúspide principal, seguida por talonido raso e provido de forte cúspide externa, prolongada numa cristã transversal; trigonido ligeiramente mais alto que o talonido, com hipoconulido marginal nos Mx-2 (ausente no M_3).

Superfamília Erinaceoidea GUI, 1872. Este grupo é constituído por quatro famílias: Adapisoricidae, Leptictidae, Dimylidae e Erinaceidae, sendo a última citada a única ainda representada na fauna recente.

Família Adapisoricidae Schlosser, 1887. Dentes: 3(?)/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M. Incisivos (I) de tamanho aproximadamente uniforme, às vezes proclivos. C pequeno como o Pi. Px-4 progressivamente maiores do anterior para o posterior, nas formas primitivas, mas P_3 muito reduzido nas formas tardias; P_4 semimolariforme, com talonido mais ou menos longo e escavado; molares inferiores com paracônido ausente ou terminal, aproximado do lado lingual do dente; paralófido projetado anteriormente, às vezes côncavo no mesmo sentido, formando ângulo agudo com a cristã anterior do protocônido, disto resultando trigonido de aspecto quadrado, característico; protocônido mais alto que o metacônido no Ml-5 mas igual a este em altura nos M_{2-3}; talonido

baixo, primitivamente longo e escavado, com entocônido dominante; hipoconulido raramente mediano, mais comumente incluso na cristã descendente do entocônido; molares de tamanho relativo, variável. P^4 simples a semimolariforme, sem paracônido e metacônido; M^{1-3} de maior diâmetro transversal que o ântero-posterior, tritu-berculados; paracone e metacone baixos, ligeiramente intumescidos, bem separados entre si e muito próximos da face externa (labial) do dente; estilos pequenos ou medianamente desenvolvidos, o mesostilo ausente, os parastilo e metastilo salientes; hipocone pequeno ou medianamente desenvolvido, sendo a cristã "erinaceídea", que liga o hipocone ao lado posterior do protocone, ausente nas formas primitivas, mas proeminente nas formas posteriores. Cristãs interradiculares aparentemente constantes (definição adaptada de Russel, Louis & Savage). Paleoceno ao Oligoceno, na Europa e América do Norte. Posição sistemática muito controvertida.

Subfamília Adapisoricinae Schlosser, 1887. P_3 com tendência a reduzir-se, mas sempre birradiculado; P_4 com talonido alongado e amplamente escavado, entocônido, hipocônido e hipoconulido bem distintos; M_{X-3} progressivamente menores do anterior para o posterior, com talonido raramente mais largo que o trigonido. P^4 com forte metacone; M^{1-3} fortes e pouco alongados transversalmente, com hipocone crestiforme, não ligado ao protocone por cristã.

Gênero único: *Adapisorex* Lemoine, 1883. Tamanho muito pequeno, mandíbula longa e delgada, alvéolos do P_2 dispostos transversalmente. Molares subiguais, os inferiores com paracônido e hipoconulido constantes. Paleoceno superior aoEoceno inferior de Cemay, França.

Subfamília Dormaalinae Quinet, 1964. P_3 quase sempre bem menor que P_4, uni- ou birradiculado; P_4 com talonido curto e geralmente escavado, as cúspides posteriores reduzidas ou ausentes; M_{X-3} de tamanho relativo variável. M_3 pouco menor que M_2; P^4 com metacone fraco ou ausente; M^{1-3} tendendo a alongar-se transversalmente, o hipocone forte e geralmente ligado ao protocone por uma cristã.

Litolestes Jepsen, 1930, um tanto especializado, com M_3^3 menores que os $M\backslash z/$, às vezes classificado entre os Condylarthra Hyoposodontidae. *L. notissimus* Simpson. Paleoceno superior dos Estados Unidos.

Leipsanolestes Simpson, 1928. Conhecido por dentes inferiores, muito afim com *Entomolestes. L. siegfriedti* Simpson. Paleoceno superior dos Estados Unidos.

Dormaalius Quinet, 1964, tipo da subfamília, é conhecido por mandíbulas e dentes inferiores. Os incisivos inferiores são semiproclivos, de tamanho relativo, variável; Pj_{-2} pequenos, unirradiculados, o P_3, ao que parece, com duas raízes fundidas entre si; P_4 um tanto arredondado, semimolariforme, com paracônido e metacônido subiguais e talonido escavado, com três cúspides em seu rebordo posterior; Mj de talonido mais estreito que em *Entomolestes,* gênero a que *Dormaalius* parece estreitamente afim. Eoceno inferior da Europa (*D. vanderbroeki* Quinet).

Entomolestes Matthew, 1909, é conhecido por dentes superiores e inferiores, do Eoceno inferior da América do Norte e Europa e Eoceno médio da América do Norte (*E. grangeri* Matthew). Animais pequenos, com 3 1, 1 C, 4 P, 3 M inferiores, mandíbula delgada, com rebordo inferior côncavo. I_{X-3} e Ci pequenos, simples, unirradiculados, proclivos. P_{X-2} um tanto caniniformes, P_3 acrescido de fraco talonido, P_4 molariforme, com trigonido e talonido distintos, birradiculado; paracônido presente, projetado para a frente; talonido amplo e escavado, com hipoconulido presente, o do M_3 proeminente.

Neomatronella Russell, Louis & Savage, 1975. Tamanho relativamente pequeno. P_4 alargado posteriormente, com talonido curto e muito escavado, a cristã oblíqua dirigida quase ântero-posteriormente; paracônido dos M_{X-2} em forma de lofo, convexo anteriormente e ligado ao metacônido, a cristã oblíqua atingindo o trigonido sob o cume do protocônido. M_X com protocônido mais alto e mais volumoso que o metacônido; M_3 do mesmo tamanho ou menor que o M_2, com fraca projeção posterior do hipoconulido. P^4 com lóbulo lingual de amplo diâmetro ântero-posterior, desprovido de hipocone e baixo póstero-lingualmente, metacone, quando presente, pouco distinto e situado na cristã do metastilo que é de projeção moderada. M^{1-2} medianamente alongados no sentido transversal, paracônulo e metacônulo contínuos com os cíngulos basais anterior e posterior, respectivamente, o paracônulo ligado lingualmente ao paracone; cristã entre o hipocone e o protocone fraca ou ausente; M^3 com metacone e metacônulo moderadamente reduzidos e parastilo distinto e saliente. Eoceno inferior (Espamacianense) da França (Aí *luciannae* Russell, Louis & Savage). Possivelmente derivado de ancestral comum com *Adapisorex.*

Macrocranion Weitzel, 1949 (= *Aculeodens* Weitzel, 1949, segundo Tobien, 1962). O gênero melhor conhecido da família Adapisoricidae, seus restos fósseis incluindo, além de dentaduras assaz completas, elementos do esqueleto pós-craniano. O gênero apresenta notável semelhança com *Entomolestes,* mas seus molares inferiores têm o trigonido bem mais aberto que em qualquer dos outros gêneros aqui considerados. Seus molares superiores diferem dos de *Entomolestes* apenas em detalhes, mas são menos alongados transversalmente, o que constitui a principal diferença entre os dois gêneros em consideração. Duas espécies: Aí *tupaiodon* Weitzel eAí *tenerum* (Tobien, 1962) Russell, Louis & Savage, 1975. Eoceno inferior da Europa.

Scenopagiis McKenna & Simpson, 1959. Este gênero foi fundado para a espécie *S. mcgrewi* McKenna & Simpson, baseada numa maxila com $P^2 - M^2$, procedente da Formação Bridger (Eoceno médio), Wyoming, Estados Unidos. Um M_3 foi associado, com certa dúvida, a este tipo. *S. mcgrewi* foi, porém, considerada por Robinson (1962) como indistinguível de *"Diacodon" edensis* McGrew *et al.* (1959), cujo tipo é um fragmento mandibular com M_{X-3}, que passou então a ser o nome válido para a espécie em causa — *Scenopagus edensis* (McGrew). Outras espécies: *S. priscus* (Marsh) (= *Nyctitherium priscus* Marsh, 1872) Robinson, 1966, *S. curtidens* (Matthew) (= *Nyctitherium curtidens* Matthew, 1909), a última das quais é tida por Russell, Louis & Savage, com dúvida, como sinónima da primeira citada. *Scenopagus é* muito próximo afim de *Talpavus*, assemelhando-se muito também *aEntomolestes.*

Talpavus Marsh, 1872, tem por espécie única *T. nitidus* (Marsh, 1872), dissociada de *Nyctitherium* por McKenna, Robinson & Taylor, 1962. É do Eoceno médio da América do Norte. O tipo de *T. nitidus* é um fragmento mandibular com o M_2 (sem o metacônido) e o talonido do M_1 preservados, que se assemelham muito aos de *Entomolestes grangeri*, seu contemporâneo, de que diferem em detalhes estruturais cuja validade taxinômica é duvidosa, pois tais diferenças podem ser interpretadas como variações individuais de um mesmo taxon. Isto confirmado, o nome genérico *Entomolestes* Matthew, 1909, cairia na sinonímia de *Talpavus* Marsh, 1872.

Ankylodon Patterson & McGregor, 1937, do Eoceno superior ao Oligoceno médio da América do Norte, de que se conhecem pré-molares e molares superiôres e inferiores que o aproximam sobretudo de *Scenopagus* e *Talpavus*, a tal ponto que estes três gêneros poderiam ser agrupados num taxon supragenérico distinto, pois diferem dos outros adapisoricídeos por um certo número de caracteres comuns, segundo Russell, Louis & Savage (1975).

De *Amphilemur* Heller, 1935, conhecem-se fragmentos mandibulares com dentes (2 I, 1 C, 4 P, 3 M), a ele referindo-se também, duvidosamente, um fragmento maxilar com dentes, sendo o P_1 o menor dos pré-molares inferiores e o P_3 pouco maior que aquele. A. *eocaenicus* Heller, 1935, é do Eoceno de Geiseltal, Alemanha. Sua moiiologia dentária encerra ainda muitas incógnitas, havendo a possibilidade de que este gênero e mais *Alsaticopithecus* Hurzeler, 1947, seu possível sinónimo *(A. leemanni* Hurzeler) sejam Primates marginais.

Um grupo problemático é representado por *"Nyctitherium"* McKenna, 1960, que inclui diversas formas originárias de Bridger, muitas das quais foram posteriormente dissociadas deste grupo e referidas a outros gêneros. A base de distinção deste taxon era *"Nyctitherium" nitidum* Marsh, 1872, com *"Nyctitherium" curtidens* Matthew, 1909 e *Nyctitherium celatum* Matthew & Granger, 1918, como acompanhantes, redistribuídas posteriormente entre *Talpavus* e *Scenopagus*, como já vimos. Os nictitérios têm sido classificados também entre os Soricoidea (família Nyctitheriidae Simpson, 1928), incluindo, além de *Nyctitherium* Marsh, 1872, com diversas espécies do Bridger, Wyoming, outros gêneros, como *Adapisoriculus* Lemoine, 1885, *Entomacodon* Marsh, 1872, *Centetodon* Marsh, 1872, *Myolestes* Matthew, 1909, *Protentomodon* Simpson, 1921 e outros.

Segundo West (1974), McKenna, em sua tentativa revisora da classificação dos mamíferos de Simpson (1945), rebaixou os nictitérios à posição de tribo de uma subfamília (Adapisoricinae — aqui tratada como família) da família Erinaceidae, em que retém *Nyctitherium* e *Satuminia*, a que West junta *Remiculus* Russell e *Pontifactor* West. Este é um dos muitos pontos obscuros e problemáticos na sistemática de todos os grupos reunidos na atual ordem Insectivora.

Família Leptictidac Gill, 1872. Distribuição: Cretáceo superior ao Oligoceno, na América do Norte; Paleoceno superior e Eoceno, na Ásia.

Quase vinte gêneros conhecidos, a grande maioria dos quais do Terciário inferior dos Estados Unidos, sendo dois do Paleoceno superior da Mongólia e um do Eoceno da China. O tipo da família é *Leptictis* Leidy, 1868, do Oligoceno médio de Dakota, conhecido por seu crânio quase completo com os dentes preservados (2 I, 1 C, 4 P, 3 M). Cristas temporais bem afastadas entre si e aproximadamente paralelas que atingem anteriormente o rebordo orbital, não constituindo crista sagital ímpar; apófise pós-orbital do frontal ausente; forte estreitamento do rostro ao nível do P^3; os molares, subtriangulares alongados transversalmente, alinham-se em série bem mais deslocada para o lado externo que a série dentária anterior, isto é, em vez de se alinharem com os pré-molares pelo seu lado externo, assim o fazem pelo seu rebordo interno (lingual). Pré-molares simplificados, comprimidos transversalmente. *L. haydeni* Leidy.

Família Dimylidae Schlosser, 1887. Esta família de pequenos insectívoros extintos, com 2/2 M, sendo os M_1 muito grandes, o superior quadritubercular, os incisivos, caninos e pré-molares (exceto o P_4) muito simples, é do Terciário médio europeu (Oligoceno médio ao Mioceno superior). A atrofia dos molares posteriores, tanto na maxila, como na mandíbula, e a forma especial, sempre simples, dos bem desenvolvidos pré-molares, dos quais o antepenúltimo é, às vezes, o menor, são características desta família que Schlosser considera como um ramo colateral ao dos Erinaceidae. Seus dentes são munidos de

fortes cúspides cónicas e a dentição é acentuadamente exodaenodonte, adaptada a nutrição malacófaga. Duas subfamílias.

Subfamília Plesiodimylinae Hurzeler, 1944. Gênero único: *Plesiodimylus* Gaillard, 1897, do Mioceno médio da Europa. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 4/3 P, 2/2 M. I^{1-3} implantados transversalmente, em relação ao resto da série dentária, o I^1 forte, os I^{2-3} pequenos; C^1 grande, com duas raízes; P^{1-3} pequenos, com duas raízes, o P^4 maior, de contorno triangular, mas simples, trirradiculado, com uma cúspide labial (anficone) e uma menor, lingual (protocone). M^1 alongado ântero-posteriormente, de contorno aproximadamente retangular, com metacone mais desenvolvido que o paracone e ligado a este e ao alongado metastilo por uma crista; parastilo fraco; uma crista lambdóide entre o protocone e o hipocone que são igualmente desenvolvidos; cúspides internas (protocone e hipocone) separadas das externas (paracone e metacone) por amplo vale longitudinal; cíngulo póstero-interno presente; M^2 de estrutura geral muito próxima dos de alguns erinaceínos, mas de parastilo e paracone mais comprimidos e menos individualizados. Uma cúspide accessória às vezes junta-se ao protocone. Série dentária inferior cerrada (sem diastemas), os seus dentes, exceção feita dos P_{2-3}, envolvidos por amplo cíngulo basal e íoqos muito exodenodontes. Os dois primeiros incisivos inferiores muito pequenos e ligeiramente proclivos, sendo o I_3 bem maior que os anteriores. Cj alongado ântero-posteriormenie, de coroa baixa e duas raízes. P_{2-3} pequenos e unirradiculados, o P_4 bem maior, de uma só cúsi de, duas . ízes e provido de curto talonido, de contorno triangular; M_{X-2} muito maiores que os dentes anriores, alongados ântero-posteriormente, com trigonido quase tão baixo quanto o talonido e provido de paracònido baixo, mas distinto, ligado ao protocônido por crista baixa; protocônido e metacônido unidos entre si por forte crista transversal; talonido escavado, comunicando-se mais amplamente com a face lingual do dente, com entocônido e hipocônido fortes e ligados por crista transversal posterior; M_2 estruturalmente idêntico aoM_1, porém mais estreito e mais alongado.

Subfamília Dimylinae Gaillard, 1899. Tipo: *Dimylus* Meyer, 1846, do Oligoceno superior e Mioceno inferior da Europa central, com 3/3 I, 1/1 C, 4/3 P, 2/2 M. Dentes superiores estruturalmente semelhantes aos de *Plesiodimylus*, mas P^4 maior, de contorno quase circular, três raízes e com apenas uma cúspide cónica, o cíngulo amplo, incluindo pequeno mamelão interno; M^1 mais longo, mais baixo e mais largo que em *Plesiodimylus*, com mesostilo e hipocone duplicados por intercalação de amplo vale, aberto para o lado aboral; metastilo ligado ao hipocone por crista posterior. I_3 mais curto e mais maciço que em *Plesiodymilus*, envolvido por amplo cíngulo; P_4 e MI_{-2} mais largos, de cúspides mais fortes e mais exodenodontes que em *Plesiodimylus*. Outro gênero, *Dimyloides* Hurzeler, 1944, do Oligoceno médio da Suíça, assemelha-se intimamente a *Dimylus*, sendo sua exodenodontia, porém, mais acentuada e seu Mi provido de fraco hipoconulido.

Exodaenodus Hiirzeler, 1944, do Oligoceno médio dos Fosforitos de Quercy, França, tem por tipo uma espécie identificada sobre uma mandíbula com dentes (P_4 e M_{i-2}, os anteriores faltantes). P_4 forte, simples, cónico, com duas raízes e fraco talonido; M_{X-2} mais curtos, porém bem mais largos que os de *Plesiodimylus*, mas estruturalmente semelhantes aos deste; um M_3 é às vezes presente, mas muito pequeno e, provavelmente, em vias de desaparecer, marcando isto a tendência geral da família neste sentido.

Outros gêneros, como *Cordylodon* Meyer, 1859 e *Pseudocordylodon* Hurzeler, 1944, do Oligoceno superior da Alemanha e França, assim como *Metacordylodon* Schlosser, 1911, do Mioceno superior da França, marcam a presença do grupo no Terciário médio da Europa central.

Família Erinaceidae Bonaparte, 1838. É a única família da subordem Erinaceomorpha ainda representada na fauna atual, a ela pertencendo os ouriços-cacheiros, em geral característicos do Antigo Continente (Eurásia e África). As formas fósseis são conhecidas na Europa, desde o Eoceno superior; na Ásia, desde o Oligoceno; na América do Norte, do Eoceno inferior ao Mioceno superior. A fórmula dentária é 3/3-2 I, 1/1 C, 4-3/4-2 P, 3/3 M, sendo os molares superiores comumente quadrangulares e tetracuspidados, os pré-molares superiores simples, exceto o último (P^4), que é molariforme.

Três subfamílias: Geolabidinae, Echinosoricinae e Erinaceinae, a primeira extinta.

Subfamília Geolabidinae McKenna, 1960. Esta subfamília tem por tipo o gênero *Geolabis* Cope, 1884, que tem sido um problema taxinômico desde sua criação, como acontece com outros gêneros extintos, do Terciário inferior e médio, da Ásia e América do Norte. A ela pertencem erinaceóides primitivos, com um certo número de modificações cranianas características, como sejam: rostro muito longo e tubular, estreitado abruptamente acima do P^3, nas formas menos antigas, arco zigomático aparentemente perdido, forame lacrimal muito grande, intraorbitário, canal pré-orbitário curto, nasais alongados, orifícios palatinos ausentes. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M x 2 = 44, aproximando-se, em seu conjunto, dos de seus prováveis ancestrais erinaceídeos (McKenna, 1960), com zalambdodontia incipiente. Os gêneros participantes desta subfamília são *Hypacodon*

McKenna, 1960 e *Myolestes* Matthew, 1909, do Eoceno médio, e *Geolabis* Cope, 1884 (incluindo *Metacodon* Clark, 1936), do Oligoceno inferior e médio dos Estados Unidos. A subfamília parece ter-se extinguido no Oligoceno médio, com *Geolabis*, seu último e mais especializado membro conhecido.

Subfamília Echinosoricinae Cabrera, 1925. Esta subfamília, representada na fauna atual da Ásia pelos ouriços-cacheiros peludos, é conhecida na Europa desde o Oligoceno inferior até o Mioceno superior, e na América do Norte, no Eoceno, Oligoceno médio e Plioceno inferior. Os gêneros atuais são da Ásia sul-oriental (três gêneros, entre os quais o tipo do grupo, *Echinosorex* Blainville, 1838) e das Filipinas. O gênero mais antigo associado a esta subfamília, é do Eoceno superior dos Estados Unidos (*Proterixoides* Stock, 1935). Na Europa, o gênero de maior antiguidade é *Neurogymnurus* Filhol, 1877, a que pertencem crânios e mandíbulas com dentes, do Oligoceno inferior e médio dos Fosforitos de Quercy (*N. cayluxi* Filhol) e Marselha, França, e da Suíça. Sua fórmula dentária é ainda primitiva: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M x 2= 44 dentes. Os incisivos e caninos são simples, assim como os três primeiros pré-molares superiores. O P^4 é molariforme, quadrangular e tetracuspidado, como os M^{1-2}, sendo o M^3 menor e tricuspidado. *Nefaria* Hall, 1929, é conhecido por sua mandíbula e um M^2 isolado, procedente do Mioceno superior ou Plioceno inferior de Nevada, Estados Unidos. Outros três gêneros extintos, muito afins entre si por sua morfologia dentária, são conhecidos no Mioceno médio (um) e superior (dois) da Europa ocidental.

Subfamília Erinaceinae Gill, 1872. Compreende os ouriços-cacheiros propriamente ditos, espinhosos, cujos gêneros recentes vivem na Europa (*Erinaceus* Linnaeus, 1758, conhecido desde o Mioceno), na África e na Ásia.

A subfamília tem representantes fósseis conhecidos no Oligoceno da Mongólia (*Tupaiodon* Matthew & Granger, 1924), no Oligoceno inferior, médio e superior da Europa (*Tetracus* Aymard, 1849, Oligoceno inferior) e no Mioceno (*Metechinus* Matthew, 1929, Mioceno inferior; *Brachyerix* Matthew, 1933, Mioceno inferior ao superior; *Parvericius* Koerner, 1940, Mioceno superior) e no Plioceno inferior (*Brachyerix*) dos Estados Unidos.

Insectívora incertae sedis. A superfamília dos Macroscelidoidea Gill, 1872, com uma só família (Macroscelididae Mivart, 1868) que inclui os atuais "musaranhos elefantes", da África, por sua estrutura dentária e por sua osteologia é de afinidades duvidosas. De seus cinco gêneros recentes, apenas *Elephantulus* Thomas & Schwann, 1926, é conhecido no estado fóssil, desde o Pleistoceno da África do Sul. Este grupo, por suas características osteológicas e dentárias, lembra os ungulados, que teriam tido nele seu ponto de partida, segundo alguns autores.

A família *Picrodontidae* Simpson, 1937, com dois gêneros extintos, *Picrodus* Douglas, 1908, do Paleoceno médio de Montana (mandíbula, com dentes) e *Zanycteris* Matthew, 1917, do Paleoceno superior do Colorado (maxila, com dentes), é de afinidades muito duvidosas. A estes dois gêneros pertencem espécies de pequeno tamanho, com idênticas especializações dentárias. Seus molares lembram os dos Chiroptera mais especializados e aberrantes (Phyllostomatidae), mas destes diferem pela morfologia de seu crânio e dentes anteriores.

Diversos gêneros, do Cretáceo superior da América do Norte, Paleoceno superior da Eurásia e América do Norte e Oligoceno médio e Mioceno inferior da América do Norte, são muito duvidosamente atribuídos a esta ordem, sem classificação familiar estabelecida.

BIBLIOGRAFIA

ANTHONY, H. H. – 1925 – Mammals of Porto Rico, living and extinct. Chiroptera and Insectívora. *New York Acad. Sei.*, Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands: 598 pp., 15 est.

BALSAC, H. H. de & F. BOURLIÈRE – 1955 – Systematique. *In* "Ordre des Insectivores" – "Traité de Zoologie", dir. de Pierre P. Grasse, *17 (2):* 1653 – 1704. Paris.

COPE, E. D. – 1883 – Second addition to the knowledge of Puerco epoch. *Proc. Amer. Philos. Soc., 23:* 309-324.

HAY, O. P. – 1930 – Second bibliography and catalogue of the fóssil Vertebrata of North America. *Publ. Carnegie Inst. Washington,* nº 390 (2): XIV + 1074 pp.

HELLER, F. – 1935 – *Amphilemur eocaenicus* n. g. et n. sp., ein primitiver Primate aus dem Mittleocãn des Geiseltales bei Halle a. S., *Nova Acta Leopoldina,* n. s., *2* (fase. 3/4) (3): 293-300, 1 est. . Halle.

HÚRZELER, J. – 1949a, 1949b – Ueber die europaeischen *Apatemyiden. Éclogas Geol. Helvetia, 42* (2): 485. *Verhandl. Schweizersichen Naturf. Gesell.,* nº 129: 140-141.

McDOWELL, Jr., S. – 1958 – The Greater Antillean Insectivores. *Buli Amer. Mus. Nat. Hist. 115:* 113-214, 46 figs., 2 tabs.

McKENNA, M. C. – 1960 – The Geolabidinae – A new subfamily of early Cenozoic Erinaceoid insectivores. *Univ. California Pub. Geol. Ser., 37* (2): 131-164, 6 figs.

McKENNA, M. C. – 1963 – Primitive Paleocene and Eocene Apatemyidae (Mammalia, Insectívora) and the Primate-Insectivore boundary. *Amer. Mus. Movit.,* nº 2160, 39 pp.

MATTHEW, W. D. – 1897 – A revision of the Puerco fauna. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 9:* 259-323.

MATTHEW, W. D. – 1909 – The Carnívora and Insectívora of the Bridger basin, middle Eocene. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., 9* (6): 291-567.

MATTHEW, W. D., W. K. GREGORY & J. K. MOSENTHAL – 1910 – Outline classification of the Mammalia, recent and extinct. *In* Osborn, H. F. – "The age of mammals in Europe, Asia and North America", pp. 511-604. McMillan Co., New York.

OSBORN, H. F. – 1902 – American Eocene Primates and the supposed Rodent family Mixodectidae, part II. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 16:* 169-214, 40 figs.

PIVETEAU, J. – 1957 – Primates, paleontologie humaine. *In* Piveteau, J., "Traité de Paléontologie", 7: 675 pp. Masson & Cie., Paris.

RUSSELL, D. E. – 1964 – Les mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, n. sér. C, *13:* 324 pp.

RUSSEL, D. E., P. LOUIS & D. E. SAVAGE – 1975 – Les Adapisoricidae de l'Éocène inférieur de France. Réévaluation des formes considerées affines. *Buli. Mus. Nat. Hist. Nat.* Paris, sér. 3, n° 327 (Sciences de Terre 45): 129-193, 7 est.

SABAN, R. – 1954 – Phylogénie des Insectivores. *Buli. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, *26* (2e. sér.) (3): 419-432.

SABAN, R. – 1958 – Insectívora. *In* Piveteau, J., "Traité de Paleóntologie", *6* (2): 822-909. Masson & Cie., Paris.

SCOTT, W. B. & G. L. JEPSEN – 1936 – The mammalian fauna of the White River Oligocene. Part. I. Insectívora and Carnívora. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, n. s., *28* (1): 1-153.

SIMPSON, G. G. – 1940 – Studies on the earliest Primates. *Buli. Amer. Mus. Hist. Nat., 77:* 185-212.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Ibidem, 85:* VI + 350 pp.

STIRTON, R. A. & D. R. SAVAGE – 1950 – A new monkey from the La Venta Miocene of Colombia. *Compilación Est. Geol. Ofic. Colombia, 8:* 345-356. Bogotá.

TOBIEN, H. – 1962 – Insectívora (Mamm.) aus dem Mittleozan (Lutetium) vom Messel bei Darmstadt. *Notizbl. hess. Land. esamt Bodensforsch, Wisesbaden, 90:* 7-47.

VAN VALEN, L. – 1966 – Deltatheridia, a new order of mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 132* (1): 1-126, figs. 1 - 17, est. 1 - 8.

WALKER, E. P. – 1964 – *Mammals of the World*, vol. I: XXVIII + 644pp., ilust. The Johns Hopkins Press, Baltimore.

WEITZEL, K. – 1949 – Neue Wirbeltiere (Rodentia, Insectívora, Testudinata) aus dem Mitteleozan von Messel bei Darmstadt. *Abh. Senckend. naturf Ges.*, 1949 (480): 1-24, 5 est.

WEST, R. M. – 1974 – New North American Middle Eocene Nyctithere (Mammalia, Insectívora). *J. Paleont., 48:* 983-987.

WORTMANN, J. – 1903 – Studies of Eocene Mammalian in the Marsh Collection, Peabody Museum. *Amer. J. Sei., 16:* 345-368.

Capítulo IX

Ordens Dermoptera Illiger, 1811 e Chiroptera Blumenbach, 1779

Estas duas ordens recentes têm pequena representação paleontológica, o que é perfeitamente explicável pelos hábitos dos mamíferos que delas participam; animais de florestas e cavernas, principalmente, onde as possibilidades de fossilização dos restos orgânicos são muito limitadas.

Alguns autores antigos consideravam os Dermoptera como morcegos um tanto diferenciados; outros, como lêmures ("lêmures voadores") ou, finalmente, como Insectivora aberrantes, classificando-os, portanto, respectivamente, entre os Chiroptera, Primates lemuróides ou entre os Insectivora, como subordem destes últimos. Mas diversos caracteres particulares de sua estrutura fazem dos Dermoptera um grupo nitidamente autónomo entre as demais ordens conhecidas, embora alguns autores modernos, pondo de parte a membrana volatória, não vejam nos demais caracteres estruturais dos membros da ordem, incompatibilidades com os Insectivora, classificando-os entre estes.

Ordem DERMOPTERA Illiger, 1811

Esta ordem, representada hoje por apenas um gênero *(Cynocephalus = Galeopithecus)*, é de origem imprecisa. Alguns de seus caracteres estruturais, principalmente em seu crânio e dentadura, sugerem, inegavelmente, relações de afinidades com os Insectivora, como possíveis descendentes de um tronco proto-insectívoro comum, de que teriam se originado também os Insectívora, talvez em pleno Cretáceo, tomando os dois grupos direções evolutivas divergentes, provavelmente antes do início da era Cenozoica.

No crânio, a caixa cerebral muito pouco se salienta acima do plano da região facial, com a parte frontal deprimida e órbitas enormes, em franca comunicação com as fossas temporais, sendo sua base formada por uma expansão lateral da parte posterior da maxila. O anel timpânico expande-se internamente sob a forma de pequena bula auditiva, formando sua expansão externa o bordo inferior do meato auditivo externo, tubuliforme. A região mastóide é de estrutura celular, salientando-se como uma massa intumescida, atrás do conduto auditivo externo.

Na mandíbula, o côndilc articular muito pouco se sobreleva acima do nível dos dentes, sendo a apófise coronóide representada apenas por uma ponta estreita que se salienta bem acima da altura do côndilo. A região angular é muito desenvolvida.

Os dois primeiros incisivos superiores são separados por extenso diastema; o segundo assemelha-se ao canino, com forte ponta anterior e estrutura posterior pectínea. Os pré-molares e molares superiores são subtriangulares, apresentando três cúspides externas e duas cúspides internas, com tendência à formação de múltiplas cúspides secundárias. Os incisivos inferiores são procumbentes e pectíneos (Fig. 152). Os molares inferiores têm estrutura semelhante à dos superiores, mas com reversão no arranjo das cúspides, sendo sua maior área ocupada pelo talonido cujos hipocônido e entocôniao são muito salientes.

A despeito da sindactilia apresentada pelos membros do grupo, os dedos não são muito alongados, sendo todos armados de garras. A mão é grande relativamente ao tamanho do corpo.

A estrutura do aparelho planador talvez represente estágio de desenvolvimento idêntico ao que teria sido presente nos Chiroptera primitivos ou no tronco insectívoro de que estes últimos teriam derivado.

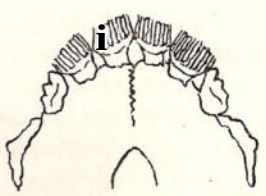


Fig. 152 – Dentes incisivos em forma de pente, de *Cynocephalus* Beddaert, dermóptero recente (segundo Hatt, 1946).

Duas formas do Terciário inferior da América do Norte, de que se conhecem apenas alguns dentes que se assemelham sobretudo por sua estrutura, aos do atual *Cynocephalus*, foram atribuídas, embora sem absoluta certeza, a esta ordem e classificadas numa família própria, Plagiomenidae Matthew & Granger, 1918, do Paleoceno superior e Eoceno inferior, ao lado da família Cynocephalidae, recente. Os dois gêneros extintos em apresentação, são *Planetetherium* Simpson, 1928 *(P. mirabile* Simpson), do Paleoceno superior de Montana, e *Plagiomene* Matthew, 1918 (P. *multicuspis* Matthew), do Eoceno inferior dos Estados Unidos. De *Planetetherium* possui-se apenas um fragmento posterior de mandíbula, com o último pré-molar (P_4) e os três molares (M_{1-3}) presentes, sendo *Plagiomene* conhecido por fragmentos de maxilae de mandíbula, com dentes molares superiores e um último pré-molar e os dois primeiros molares inferiores presentes. Os molares superiores de *Plagiomene*, embora se assemelhem muito aos do atual *Cynocephalus*, são mais complicados que os deste, apresentando quatro estilos (cúspides secundárias) externos, ausentes nos do último citado. Os molares inferiores, nos três gêneros considerados, são basicamente semelhantes, embora os de *Cynocephalus* difiram estruturalmente dos seus homólogos, nos dois gêneros extintos, pela redução progressiva do trigonido de seus molares inferiores, a partir do primeiro (M_X) para o último (M_3), pela ausência de paracônido, nos M_{2-3}, e pela redução do metacônido no M_3. Além disso, em *Plagiomene*, são em número de quatro, número este reduzido a dois em *Cynocephalus*. A não ser a redução em tamanho do terceiro molar nos gêneros extintos, em lide, que não nos permite considerá-los como ascendentes diretos do gênero moderno, cujos M^3_3 são tão ou mais desenvolvidos que os molares precedentes, os demais caracteres diferenciais de sua estrutura dentária, além da presença de dois pré-molares a mais em relação ao gênero recente em sua fórmula dentária, constituem aspectos mais primitivos, normais na seqüência filogenética do grupo.

Ordem CHIROPTERA Blumenbach, 1779

Relativamente muito pouco se conhece da história paleontológica dos morcegos. A pequenez dos animais desta ordem, principalmente dos microquirópteros, seus hábitos e a fragilidade de seus ossos constituem as principais causas que conspiram contra a sua conservação no estado fóssil.

Por outro lado, os ossos longos dos membros locomotores dos morcegos, os únicos plenamente característicos, são encontrados muito mais raramente no estado fóssil, devido à sua extrema fragilidade, do que os crânios, mandíbulas e dentes, que nem sempre permitem, por si só, a classificação exata do animal a que pertenceram, em virtude de sua semelhança com os dos Insectívora. Exemplos da dificuldade de tal classificação, baseada apenas em crânios, mandíbulas e dentes, nos são dados pelos gêneros *Zanycteris* Matthew, 1917, do Paleoceno superior do Colorado, Estados Unidos, conhecido por uma maxila cujos dentes lembram os dos morcegos Phyllostomatidae atuais, da América do Sul, frugívoros e insectívoros, e *Domnina* Cope, 1875, cujas espécies foram estabelecidas sobre fragmentos de maxilas e mandíbulas provenientes do Oligoceno inferior e médio (White River Beds) de Nebrasca, Estados Unidos, gêneros que têm sido considerados ora como Insectívora, ora como Chiroptera. O mesmo acontece com o gênero *Nyctitherium* Marsh, 1872, conhecido por fragmentos maxilares e mandibulares, com dentes molares preservados, do Eoceno médio de Wyoming, Estados Unidos, primeiramente classificado entre os Chiroptera, mas considerado hoje como um Insectívora.

A característica mais extraordinária dos Chiroptera está no desenvolvimento inusitado dos membros anteriores, adaptados ao vôo, embora o resto do esqueleto também apresente diversas peculiaridades que fazem desta ordem um grupo bem diferenciado dos demais, inclusive dos Insectívora, seus prováveis ascendentes (Fig. 153).

No crânio, a região facial é alongada (nos Megachiroptera) ou mais ou menos encurtada (nos Microchiroptera, entre os quais ora prevalece a região facial, ora a região cerebral do crânio). A crista sagital, quando presente, às vezes é muito forte. A órbita é completamente aberta atrás, em franca comunicação com a fossa temporal, havendo ou não apófise pós-orbital do frontal. A abóbada palatina é completamente ossificada. As pré-maxilas, mantidas em posição apenas por cartilagem, já que não se suturam com a maxila nem entre si, reduzem-se geralmente a duas pequenas peças móveis, ou mesmo faltam completamente, sendo dificilmente encontradiças com os crânios fósseis. O timpânico tem a forma de ferradura ou expande-se em bula auditiva, solidamente ossificada, quase esférica. Um entotimpânico é presente. A mandíbula, geralmente delgada e alongada, é dotada de apófise coronóide forte ou pouco desenvolvida, côndilo articular particularmente baixo e região angular proeminente, provida (Microchiroptera) ou não (Megachiroptera) de forte apófise posterior. A coluna vertebral é de comprimento medíocre, com 7 vértebras cervicais, 12 dorsais, 5 lombares, 2 a 4 sacras e um número variável (0 a 15) de vértebras caudais, todas cilíndricas, desprovidas das apófises espinhosa e tranversa.

As características principais dos Chiroptera residem nas cinturas escapular e pélvica e nos respectivos membros locomotores. Na cintura escapular, a escápula é grande, de contorno triangular, às vezes tão longa quanto a caixa torácica, espinha aproximada do bordo anterior

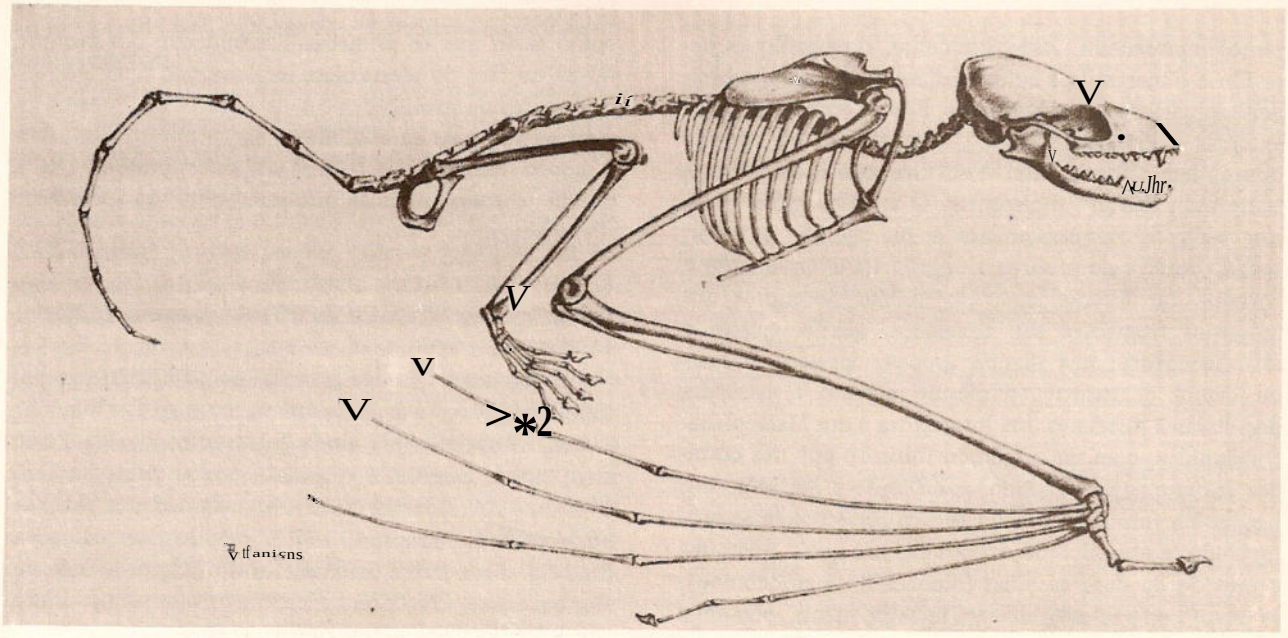


Fig. 153 – Esqueleto de morcego (*Icaronycteris index* Jepsen) Formação Green River (de Jepsen).

e provida de bem desenvolvido aerômio; o coracóide é muito forte e às vezes bifurcado. A clavícula é longa, forte, um tanto curva. O úmero é longo, delgado, pouco curvo, sendo o antebraço um terço mais longo que o úmero, embora nele apenas o rádio seja longo, sendo a ulna de pequeno tamanho, estiliforme, sem olécrano ou com olécrano de tamanho diminuto, às vezes reduzida à sua extremidade proximal, anquilosada com o rádio. No carpo, a série proximal apresenta o escafóide e o lunar soldados entre si, num escafo-lunar, e frequentemente também com o cuneiforme, sendo os ossinhos da série distai distintos, de forma e tamanho variáveis, o pisciforme pequeno; o central é ausente.

Dos cinco dedos da mão, o I (polegar) é curto e oposto, constituído pelo metacarpiano e por duas falanges, a última armada de garra; dos outros quatro dedos, todos enormemente alongados, sustentáculos da membrana alar, o III (médio) é sempre o mais longo e o IV e V têm apenas duas falanges.

Os membros posteriores são delgados e curtos. O pélvis é pequeno, com ílios longos e finos e sínfise púbica às vezes imperfeita, somente completa nos Rhinolophidae, e ísquios às vezes fixos à coluna vertebral. O femur, longo e delgado, de forma cilíndrica, cabeça articular pequena e colo curto, forma ângulo reto com o eixo da coluna vertebral. A tíbia é muito desenvolvida, mais ou menos tão longa quanto o fémur, sendo a fíbula muito delgada, às vezes bem desenvolvida, outras vezes rudimentar e reduzida à sua metade distai, estiliforme. O tarso é curto, apresentando o calcâneo, frequentemente, longa e delgada apófise posterior, a que se fixa a parte interfemural da membrana alar. Os cinco dedos das patas posteriores são curtos, mais ou menos do mesmo comprimento, armados de garras.

Os dentes são muito aproximados entre si, formando série quase fechada e variando em número, de um grupo para outro. Não mais de dois incisivos superiores são presentes de cada lado, sendo o posterior separado do canino por diastema. Os incisivos são comumente pequenos, de uma só raiz, muito variáveis em forma, perpendiculares ou procumbentes, cónicos ou providos de entalhos arredondados ou de um dentículo acessório basilar, apresentando quase sempre, os inferiores, três pontas. Os caninos são fortes e pontudos, recurvados, estriados, apresentando às vezes uma ranhura em sua face interna e um cíngulo basal. Os pré-molares, geralmente unicuspidados, assemelham-se freqúentemente sob o ponto de vista morfológico aos caninos, sendo seu número limitado, no máximo, a três de cada lado, pois o mais anterior da série normal primitiva, de quatro, nunca é presente, sendo o segundo menor que os posteriores, às vezes ausente, de modo que apenas os dois últimos permanecem, caindo este número para apenas um pré-molar superior e dois inferiores, nas formas de dentadura reduzida. O anterior é unirradiculado, os outros providos de duas raízes, sendo os superiores, às vezes, trirradiculados. O último pré-molar superior freqúentemente é provido de uma cúspide interna e quase tão desenvolvido quanto um molar. Os molares superiores dos morcegos frugívoros são bunodontes e possuem quatro cúspides principais e duas ou três cúspides secundárias. Lembrando os dos Primates-Lemuroidea. Nas formas insectívoras (Fig. 154-A), as duas cúspides externas têm forma de *V*, formando em conjunto um *W*, cujas pontas e vértice ex-

ternos representam, respectivamente, o parastilo, o metastilo e o mesostilo e cujos vértices internos correspondem ao paracone e ao metacone, ligados com as cúspides externas pelos braços do *W*\ o protocone ou cúspide interna tem a forma dum *V*; um hipocone às vezes é presente num "talon" rudimentar. O terceiro molar superior reduz-se frequentemente à sua metade anterior, tendo, neste caso a coroa alongada transversalmente e cortante ou arredondada. Os molares inferiores dos morcegos frugívoros são alongados, quadrangulares e tetracuspidados; nos demais grupos, apresentam mais ou menos exatamente o mesmo aspecto e estrutura dos molares inferiores dos Insectivora e dos Marsupialia-Didelphidae, com um trigonido formado por três cúspides cortantes (protocônido, paracônidc e metacônido), ligadas em forma de *V*, cujo vértice corresponde ao protocônido, e um talonido, menos elevado que o trigonido e provido de duas cúspides (hipocônido e entocônido), às vezes acompanhadas de uma terceira, menor, posterior (hipoconulido).

Os dentes da primeira dentição diferem dos definitivos e se assemelham entre si; são pequenos, de uma só ponta, às vezes chanfrados, com duas ou três pontas, chegando o número dos incisivos ao máximo de três e o dos pré-molares ao máximo de dois e sendo o canino geralmente presente.

Muito embora não se conheça nenhum estágio intermediário entre os quirópteros e os insectívoros, tem-se

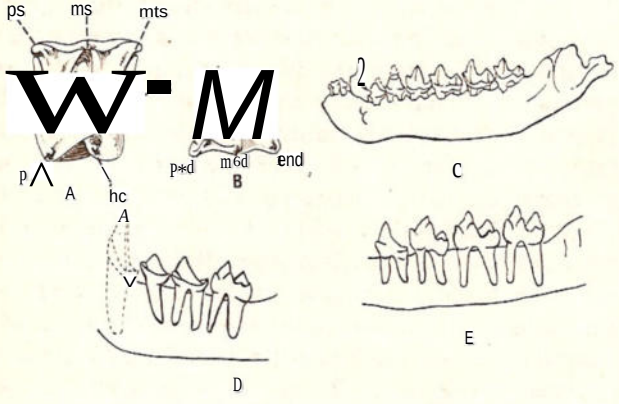


Fig. 154 — *A* e *B*, desenhos esquemáticos de um molar superior (*A*) e de um molar inferior (*B*) de um morcego microquiróptero, insectívoro, vistos da superfície de oclusão (segundo Miller) (muito aumentados). *ecd*, entocônido; *hc*, hipocone; *hed*, hipocônido; *mc*, metacone; *med*, metacônido; *ms*, mesostilo; *mts*, metastilo; pc, paracone; *pre, protocon&*; *prcd*, protocônido *ps*, parastilo. *C*, ramo mandibular esquerdo, incompleto, de *Palaeochiropteryx tupaiodon* Revilliod, do Eoceno médio (Lutecianense) de Messel, em perfil externo. *D eE*. *Archaeonycteris trigonodon* Revilliod, do Eoceno médio de Messel; pré-molares e M_1 inferiores (o canino em pontilhado) (*D*) e reconstituição da dentição de leite inferior, com Dpj_{-1} e e M_{1-2}. C, *D* e *E* x 5 (de Revilliod).

como certo que os primeiros descenderam dos últimos, talvez no fim do Mesozoico, atravessando uma fase inicial de rápida evolução, pois os gêneros do Eoceno, os mais antigos que se conhecem, são já muito evoluídos e pouco diferem das formas atuais. Admite-se que a ordem já fosse presente nos primórdios do Cenozóico (Paleoceno).

Subordem MEGACHIROPTERA Dobson, 1875

A paleontologia dos grandes morcegos deste grupo, todos frugívoros e pertencentes a uma só família (*Pteropidae* Gray, 1821), é ainda quase desconhecida. Podemos, talvez, considerar o gênero *Archaeopteropus* Meschinelli, 1902, tipo da única subfamília extinta (*Archaeopteropodinae* Simpson, 1945), cuja espécie única foi fundada sobre restos incompletos do Oligoceno inferior (Sanoasiense) de Monteviale, no Vicentino, Itália, como a única forme fóssil extinta pertencente a esta subordem, a despeito do fato de apresentar caracteres intermediários entre os dois grupos atuais dos Mega- e Microchiroptera. O esqueleto de *Archaeopteropus*, embora incompletamente conhecido, indica que o animal de que procede era de tamanho grande demais para um microquiróptero. Sua asa, estendida, atingiria uns 45 cm de comprimento. Da cabeça, apenas a mandíbula, cujos molares tuberculados diferem muito dos molares dos megaquirópteros vivos, é passível de observação. Nos membros anteriores, apenas a mão difere da dos megaquirópteros atuais, por seu dedo II muito mais reduzido. A cauda lembra, por seu grande comprimento, a do atual *Notopteris* Gray, 1859, habitante das ilhas da Melanésia. Dos gêneros ainda representados atualmente, *Rousettus* Gray, 1821, e *Pteropus* Brisson, 1762, ambos da subfamília *Pteropinae*, foram identificados sobre lestos fósseis coletados em depósitos do Mioceno da França meridional, o primeiro, e em sedimentos do Pleistoceno de Madagascar, o segundo. *Rousettus* vive hoje na África e no sul da Ásia, sendo *Pteropus* encontradiço em Madagascar, na Ásia meridional, na Austrália e ilhas do Pacífico meridional e ocidental.

Subordem MICROCHIROPTERA Dobson, 1875

Os restos fósseis de morcegos do grupo dos Microchiroptera são bem mais numerosos que os dos Megachiroptera, mas somente foram encontrados em grande quantidade nos fosforitos de Quercy, França (Oligoceno) e no Pleistoceno da Europa. Os restos coletados por Lund nas cavernas de ossadas de Minas Gerais, Brasil, e descritos por H. Winge, todos pertencentes a gêneros e espécies atuais, procedem, mais provavelmente, de animais recentes, embora se possa admitir que algumas das

espécies modernas, pelo menos, já existissem nos tempos do Pleistoceno.

Os microquirópteros mais antigos que se conhece são do Eoceno inferior da América do Norte e do Eoceno médio (Lutecianense inferior) da Europa. *Icaronycteris* Jepsen, 1970, conhecido por um esqueleto completo, do Eoceno inferior (Formação Green River) do sudoeste de Wyoming, Estados Unidos, não se enquadra em nenhuma das famílias conhecidas, vivas ou extintas (Fig. 153). Faltam-lhe muitas das especializações desenvolvidas por alguns morcegos vivos, mas retém algumas estruturas esqueletais primitivas, não encontradas, segundo Jepsen (1970) nos morcegos modernos. Combina algumas características próprias dos Megachiroptera com as de seu próprio grupo (Microchiroptera). Os gêneros *Cecilionycteris* Heller, 1935, do Eoceno médio, *Palaeochiropteryx* Revilliod, 1926, do Eoceno médio e Oligoceno inferior (Fig. 154-C), e *Paradoxonycteris* Revilliod, 1926, do Eoceno superior da Europa são também de afinidades incertas, assim como *Archaeonycteris* Revilhod, 1926, também do Eoceno médio da Europa (Figs. 154-D e *E*). Outro gênero de afinidades ainda duvidosas é *Palaeonycteris* Pomel, 1854, do Oligoceno dos fosforitos de Quercy. Sua fórmula dentária superior, idêntica à dos Rhinolophidae, seria indicativa de afinidade próxima com esta família, em que este gênero é classificado provisoriamente (Fig. 155-5).

Entre as famílias modernas, os vespertilionídeos são conhecidos desde o Oligoceno inferior, na Europa, e desde o Plioceno inferior, na América do Norte, e os rinolofídeos, desde o Eoceno superior, na Europa, enquanto os embalonurídeos, megadermatídeos e hiposiderídeos têm representantes fósseis conhecidos no Eoceno ou Oligoceno da Europa.

Muito pouco conhecemos dos microquirópteros do Mioceno. Os raros despojos conhecidos, a grande maioria do Mioceno europeu, pertencem a gêneros de famílias vindas do Oligoceno e ainda atuais. Além de gêneros extintos, são ali representados gêneros ainda vivos.

Até pouco tempo atrás, não se tinha conhecimento da presença de morcegos fósseis no Terciário sul-americano. *Notonycteris* Savage, 1951, um filostomatídeo do Mioceno da Colômbia, é a primeira forma fóssil seguramente identificada no Terciário da América meridional.

No Plioceno da Europa, conhecem-se ocorrências de restos fósseis de morcegos das famílias dos rinolofídeos, vespertilionídeos e molossídeos, enquanto na América do Norte, apenas a família dos vespertilionídeos tem representantes fósseis conhecidos no Plioceno.

Os despojos de microquirópteros fósseis no Pleistoceno pertencem quase exclusivamente a formas recentes, ligadas a famílias, e mesmo a gêneros hoje representados na fauna do Antigo Continente, da América intertropical e da Austrália.

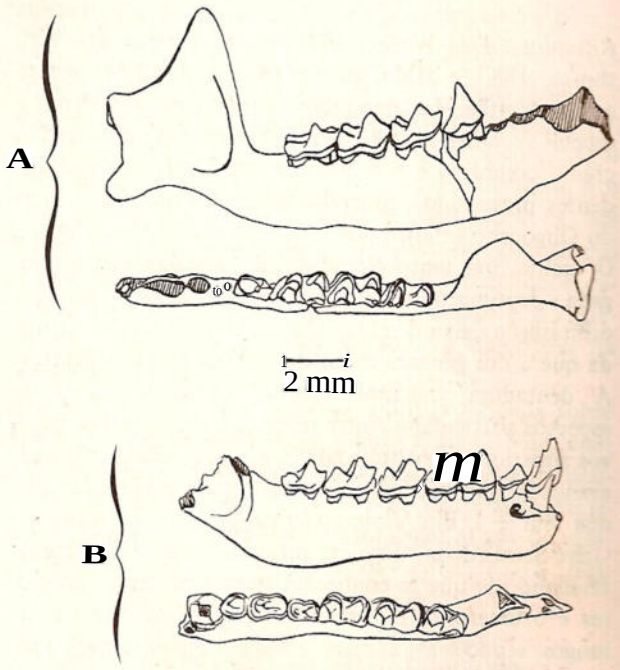


Fig. 155 – Em cima: *Vespertiliavus bourguignati* Filhol, ramo mandibular direito, visto do lado externo e de cima, com o último pré-molar e os três molares. Embaixo: *Palaeonycteris quercyi* Revilliod, ramo mandibular direito, incompleto, com o canino, pré-molares e molares, visto do lado externo e de cima. Ambos dos fosforitos de Quercy, França. x 3 (de Revilliod).

A – Superfamília Emballonuroidea Weber, 1928. Representantes fósseis desta superfamília aparecem pela primeira vez no Eoceno superior ou Oligoceno inferior da Europa, com o gênero *Vespertiliavus* Schlosser, 1887, um Emballonuridae-Emballonurinae de aspecto primitivo em comparação com os gêneros atuais. Três são as espécies conhecidas, todas dos Fosforitos de Quercy, França: *V. bourguignati* Filhol, baseada num ramo mandibular direito, incompleto, com dentes (Fig. 155-4); *V. schlosseri* Revilhod, a que pertence um crânio completo, sem os dentes; e *V. wingei* Revilhod, fundada sobre um fragmento maxilar direito, com pré-molaies e molares conservados. O crânio é mais alongado que largo, de região nasal relativamente alongada, convexa, e exocipitais pouco desenvolvidos. A fórmula dentária, incompletamente conhecida, difere da dos representantes atuais da subfamília Embahonurinae, cujos pré-molares são em número de $\frac{2}{2}$, pela presença de $\frac{+}{+}$ Pm. Dos gêneros atuais, *Taphozous* Géoffroy, 1813, é o que mais se aproxima desta forma fóssil extinta, de que se conhecem, além das partes já citadas, o úmero e o fêmur que apresentam os caracteres típicos das partes homólogas do esqueleto dos demais membros da mesma família, cuja representação atual exclui a Europa.

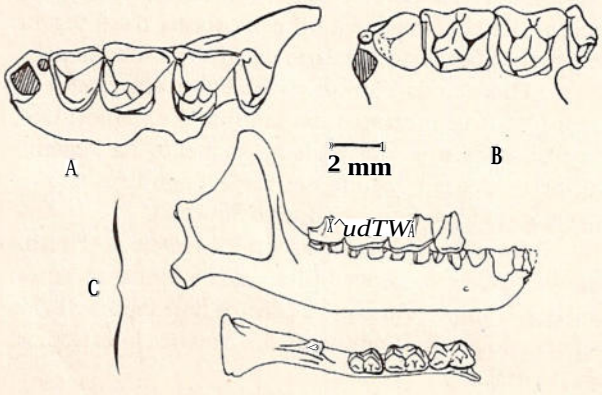
B – Seis gêneros extintos ligam-se à superfamília *Rhinolophoidea* Weber, 1928. Dois, *Necromantis* Weithofer, 1887, e *Miomegaderma* Gaillard, 1929, pertencem à família Megadermatidae. Ao primeiro pertence a espécie *N. adichaster* Weithofer, de que se conhecem um crânio completo e a respectiva mandíbula, com alguns dentes preservados, procedentes do Eoceno superior ou do Oligoceno inferior dos Fosforitos de Quercy, França. O crânio, um tanto globuloso, é de região facial alongada, deprimido no centro, com fortes apófises pós-orbitárias e caixa cerebral relativamente mais desenvolvida que a dos gêneros recentes, embora curta e achatada. A dentadura, incompletamente conhecida, apresenta aspectos particulares, entre os quais a ausência dos incisivos superiores constitui, talvez, uma especialização mais avançada que nos gêneros recentes da mesma família, que têm $\frac{0}{y}$ 1. Em *Miomegaderma*, do Mioceno médio de Grive-Saint-Alban, França, megadermatídeo de grande tamanho, de que se conhecem apenas os dentes inferiores e o úmero, os molares são maciços, mais largos que longos, sendo o M_3 caracterizado por seu entocônido pequeno e baixo, o P_x, de seção triangular, por seu paracônido muito anterior e seu protocônido maciço. Enquanto, *em Necromantis*, os pré-molares inferiores são em número de três, *Megaderma* tem apenas dois, com a presença de um trigonido no $M_{1?}$ que por isto tem a forma de *V* muito aberto. O úmero é forte. A família Megadermatidae não é mais representada na fauna européia, sendo presente na África, Ásia e Austrália.

Um gênero, *Palaeonycteris* Pomel, 1854, conhecido por um osso maxilar, desprovido de ramo montante para a pré-maxila e com dois alvéolos anteriores ao grande pré-molar posterior, do Oligoceno superior (Aquitaniano) da Europa, é a única forma extinta conhecida da família Rhinolophidae. Sua fórmula dentária superior é 1C, 3Pm, 3M. O outro gênero da mesma família, *Rhinolophus* Lacépède, 1799, recente na Europa, Ásia e Austrália, é conhecido desde o Eoceno superior da Europa (Fosforitos de Quercy), onde é representado por restos de alguns indivíduos da espécie *R. dubius*, de pequeno tamanho, cuja fórmula dentária é a mesma das espécies atuais. Este gênero atual foi também reconhecido no Eoceno superior (Lediano-Ludiano) de Mormont, França, e no Oligoceno médio (Estampiano) da Alemanha e Oligoceno superior (Aquitaniano) da França e Alemanha.

À família *Hipposideridae* Miller, 1907, da mesma superfamília, pertencem os gêneros *Palaeophyllophora* Revilliod, 1917 (Fig. 156-A), *Paraphyllophora* Revilliod, 1922, ambos da subfamília extinta Palaeophyllophorinae Revilliod, 1917-1922, do Eoceno superior e Oligoceno inferior da Europa, e *Pseudorhinolophus* Schlosser, 1887, do Eoceno médio e superior e do Oligoceno inferior da Europa (Fig. 156-B e *C*), única forma fóssil conhecida da subfamília Hipposiderinae, representada por diversos gêneros recentes, nas partes tropicais da África, Madagascar, Ásia e Austrália. Em *Palaeophyllophora*, do Eoceno superior (Lediano-Ludiano) e do Oligoceno inferior ("Sannoisien") da França (*P. quercyi* Revilliod), (Fig. 156-A), o crânio é pouco elevado, com crista lambdóide muito saliente e crista sagital baixa, nasais intumescidos. A fórmula dentária é idêntica à de *Rhinolophus*, sendo o M^3 bem menor que os anteriores. Nos molares inferiores, o trigonido ocupa área maior que a do talonido. *Paraphyllophora*, gênero característico do Eoceno superior ou Oligoceno inferior da Europa, assemelha-se ao que vem de ser considerado, mas sua caixa cerebral é menos ampla, seus dentes mais fracos, sendo o P_2 ausente. Quanto a *Pseudorhinolophus*, do Eoceno médio (Luteciano superior) de Egerkingen, Eoceno superior ou Oligoceno inferior dos Fosforitos de Quercy, onde é frequente (*P. weithoferi* Revilliod, etc.) e de Mormont, França, distingue-se de *Palaeophyllophora* pelo pequeno desenvolvimento da crista lambdóide e menor intumescência de seus ossos nasais, no crânio. A fórmula dentária é a mesma da maioria dos gêneros atuais da subfamília, sendo idêntica à de *Hipposiderus omatus*. Seus M_{1-2} têm o talonido tão desenvolvido quanto o trigonido.

C – **Superfamília Vespertilionoidea Weber**, 1928. As famílias Vespertilionidae e Molossidae, as duas principais constituintes deste grupo, são também as duas que têm representantes fósseis conhecidos. Entre os vespertilionídeos, *Stehlinia* Revilliod, 1919, e *Revilliodia* Simpson, 1945, são os mais antigos representantes conhecidos, característicos do Eoceno superior ou Oligoceno in-

Fig. 156 – *A, Palaeophyllophora quercyi* Revilliod, dos fosforitos de Quercy, França. Maxila esquerda, com P^2 e M^{1-3}. *B, Pseudorhinolophus weithoferi* Revilliod, idem. Maxila esquerda, com P^{1-2} e M^{1-3}. C, *Pseudorhinolophus weithoferi* Revilliod, ramo mandibular direito, de perfil, com o último pré-molar e os três molares, e fragmento mandibular direito, invertido, visto de cima, com os três molares. *A eB*, x 5; C, x 3 (de Revilliod).



ferior dos Fosforitos de Quercy, França. De *Stehlinia* possui-se um crânio de pequeno tamanho, semelhante ao dos pequenos *Myotis*, porém de características mais primitivas, como sejam: região facial alongada, maior extensão do espaço ocupado pelos pré-molares e P^1 provido de duas raízes. De *Revilliodia* possui-se um crânio, com o último pré-molar e os três molares de cada lado presentes [*B. gracilis* (Revilhod)]. O crânio lembra também o do atual *Myotis*, mas sua região facial é muito mais alongada e estreita. O P^1, também birradiculado, como o de *Stehlinia*, era, pois, mais primitivo que o dos vespertilionídeos recentes. *Myotis* Kaup, 1829, gênero muito comum na fauna atual, é conhecido desde o Oligoceno médio (Estampiano médio) dos calcáreos de água doce do cantão de Soleure, França. É também fóssil no Pleistoceno da América do Norte, juntamente com os também atuais *Pipistrellus* Kaup, 1829, *Eptesicus* Rafinesque, 1820, e *Antrozous* Allen, 1902. *Samonycteris* Revilliod, 1922, uma forma muito especializada do Plioceno inferior da ilha de Samos, com fórmula dentária muito reduzida ($\frac{1.1}{3.1}$ $\frac{1.3}{2.3}$), como a de certos vespertilionídeos modernos, distingue-se principalmente pela muito maior redução de seus $M^{\frac{3}{3}}$. *Simonycteris* Stirton, 1931, do Plioceno inferior da América do Norte, de que se possui apenas a porção facial de um crânio, com os dentes superiores também reduzidos em número (2I, 1C, 1Pm, 3M), é mais afim ao atual *Eptesicus*, do que com os demais gêneros conhecidos. A região facial de seu crânio é curta e sua pré-maxila une-se com a maxila por sutura não ossificada.

Anzanycteris White, 19 . Mandíbula com $I_{\wedge^2}$ apertados entre si, o I_2 marcadamente reduzido e comprimido numa ranhura próxima da base do *Ct*; processo angular fraco e projetado quase horizontalmente para trás. Pleistoceno inferior dos Estados Unidos. A espécie tipo, A. *anzensis* White, baseia-se na parte anterior de um crânio e mandíbula, esmagados lateralmente, a mandíbula com três incisivos faltantes, com diversos outros espécimes conhecidos, todos da Formação Palm Spring, Blancanense superior, de San Diego County, Califórnia. O gênero assemelha-se um tanto aos atuais *Antrozous* e *Bauerus* e deveria participar de uma fauna típica de savana tropical ou subtropical, como os répteis, roedores e outros mamíferos, também ali representados por restos fósseis, parecem indicar.

Família Molossidae Gill, 1872. Vizinhos dos vespertilionídeos, mas destes distinguíveis por diversas características morfológicas de seu esqueleto, aspecto externo e formas geralmente mais robustas. Uns oito gêneros atuais.

Entre os molossídeos, *Tadarida* Rafínesque, 1814, o gênero de maior distribuição na fauna atual do mundo, é conhecido desde o Oligoceno superior (Aquitanianense), na Europa. A espécie oligocênica européia, *T. (Nyctinomus) stehlini* Revilliod, de Montaigu, França, é conhecida por diversos restos esqueletais. Seu crânio é largo e achatado, de crista sagital desenvolvida posteriormente; a fórmula dentária está dentro dos limites conhecidos nas espécies atuais. Pequenas diferenças estruturais, nos P e M superiores, principalmente, distinguem-na das espécies recentes. Na dentadura inferior, um dimorfismo sexual, semelhante ao que se nota nos molossídeos, caracterizado pelo maior tamanho do canino e do pré-molar anterior, nos machos, é também observável na espécie oligocênica.

A espécie *T. faustoi* Paula Couto, fundada sobre restos fósseis (fragmentos de crânio e mandíbula, com dentes, e outros restos esqueletais) dos folhelhos betuminosos, pleistocênicos, de Tremembé, vale do rio Paraíba, São Paulo, pouco difere das espécies atuais do mesmo gênero, características da região (Figs. 157 a 160).

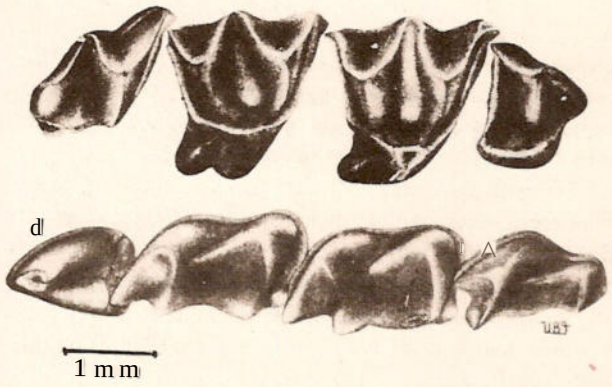


Fig. 157 – *Tadarida faustoi* Paula Couto. Dentes (P^*_4 – M^*_3) direitos, vistos da superfície de oclusão. Oligoceno inferior de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil.

Esta espécie é maior que as espécies vivas sul-americanas. Seus molares superiores são relativamente mais alongados transversalmente que nas outras espécies, subtriangulares, desprovidos de cíngulo basal interno, presente e bem desenvolvido nas espécies recentes. Sua mandíbula é caracterizada pela apófise coronóide forte, consideravelmente elevada acima do nível dos molares, ao contrário do que se passa nas espécies recentes, cuja apófise coronóide mandibular é pouco mais alta que o côndilo articular. *T. brasiliensis* (Géoffroy) parece ser, entre as espécies recentes, a que maiores afinidades apresenta com *T. faustoi*, tanto pela morfologia de seu esqueleto e de sua mandíbula, como pela estrutura de seus dentes.

D – Superfamília Phyllostomatoidea Weber, 1928. Até bem pouco tempo nada se conhecia da paleontologia deste grupo, tão bem representado na fauna recente da América intertropical. O gênero *Notonycteris* Savage,

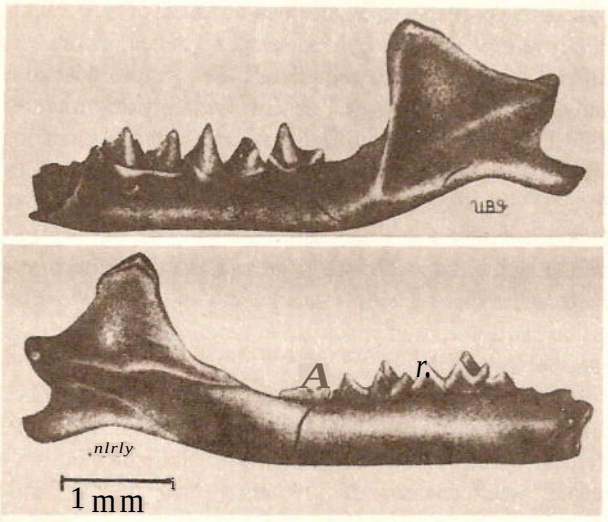


Fig. 158 – *Tadarida faustoi* Paula Couto. Ramo mandibular direito, perfil externo e interno. Oligoceno inferior de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil

1951, um Phyllostomatidae-Phyllostomatinae do Mioceno superior de La Venta, Colômbia, é o mais antigo representante conhecido do grupo, e também um dos dois únicos morcegos seguramente identificados até agora no Terciário sul-americano. Esta forma extinta, de que se conhecem dois ramos mandibulares esquerdos e um direito, incompletos, com molares preservados, e outros restos esqueletais, do Mioceno superior (*N. magdalenensis* Savage), caracteriza-se por seus molares ligeiramente maiores que os de *Phyllostomus hastatus* (Palias) ou que os de *Chrotopterus auritus* (Peters), porém muito menores e menos comprimidos lateralmente que os de *Vampyrum spectrum* (Linnaeus). O número e a orientação de seus pré-molares parecem coincidir com os de *Vampyrum*, mas com obliquidade moderada da Unha protocônido-metacônido e excentricidade das cúspides do trigonido, como em *Chrotopterus* e em contraste com *Phyllostomus* (em que tal obliquidade e excentricidade são ausentes) e *Vampyrum* (em que as mesmas são extremas). Os ossos das pernas são menores, não diferindo, porém, sob qualquer outro aspecto, dos de *Vampyrum*. *Notonycteris* assemelha-se muito aos atuais *Vampyrum* Rafinesque e *Chrotopterus* Peters, dos quais pode ter sido ancestral, sugerindo a hipótese de que os filostomatídeos sejam indígenas no continente americano e de que tenham sido sempre mais abundantes na faixa neotropical do que fora dela.

Uma espécie extinta do atual gênero *Tonatia* Gray, 1827, da mesma subfamília (*T. saurophila* Koopman & Williams) foi recentemente identificada sobre material fóssil do Pleistoceno da Jamaica, constituindo o primeiro registro da presença do gênero nas Antilhas.

Superfamília incerta

Família Archaeonycteridae Revilliod, 1917. A esta família do Eoceno europeu pertence o gênero *Archaeonycteris* Revilliod, 1917, caracterizado por sua dentadura inferior (Fig. 154-*D* e *E*). Os restos fósseis da única espécie conhecida (*A. trigonodon* Revilliod) procedem dos arenitos marnosos e betuminosos da base do Eoceno médio (Lutecianense inferior) de Messel, Darmstadt, Alemanha. Os dentes inferiores apresentam alguns caracteres arcaicos. Apenas dois pré-molares unicuspidados, o segundo com duas raízes, são presentes; nos molares, as seis cúspides normais são cónicas, constituindo as três anteriores (protocônido, paracônido e metacônido) um trigonido perfeito, de aspecto primitivo, e as posteriores (hipocônido, entocônido e hipoconulido), o talonido que é menor e mais baixo que o trigonido. Conhecem-se também alguns dos dentes de leite inferiores que diferem estruturalmente dos dentes da primeira dentição das formas recentes, lembrando os dentes de leite dos Primates lemuriformes da família dos Tupaiidae.

Família Palaeochiropterygidae Revilliod, 1917. Esta família tem por tipo e gênero único *Palaeochiropteryx* Revilliod, 1917, também conhecido por restos fósseis procedentes dos arenitos marnosos e betuminosos da base do Eoceno médio (Lutecianense inferior) de Messel, Darmstadt, Alemanha (*Ptupaiodon* Revilliod) (Fig.

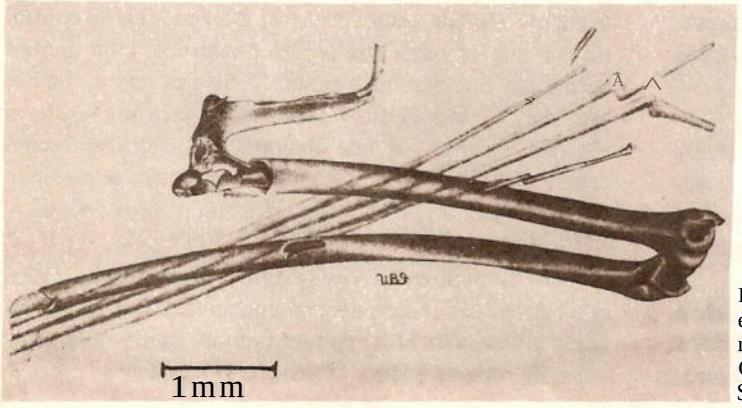


Fig. 159 – *Tadarida faustoi* Paula Couto. Membro anterior esquerdo, com parte da escápula, úmero quase completo, rádio incompleto e impressões de metacarpianos. Oligoceno inferior de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil.

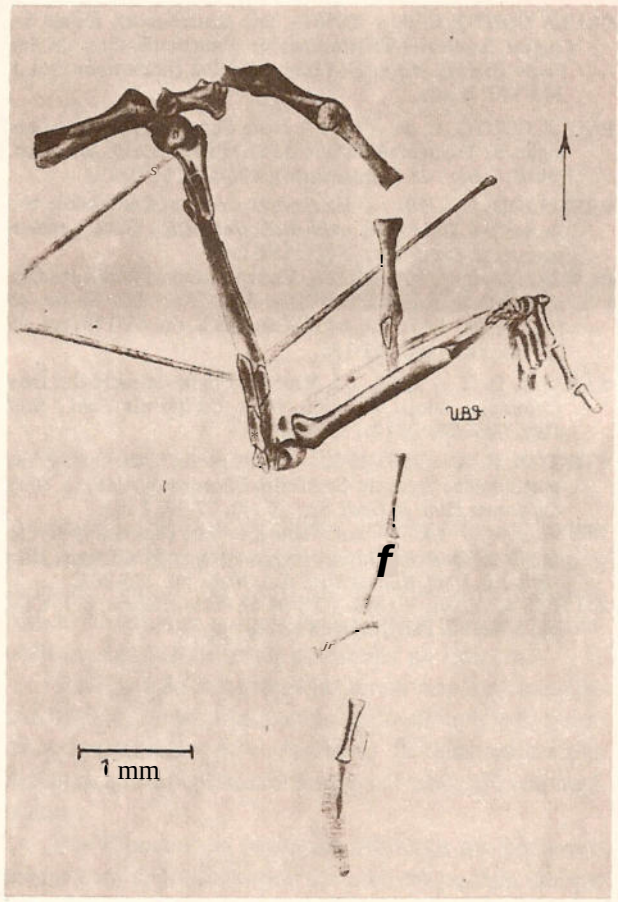


Fig. 160 – *Tadarida faustoi* Paula Couto. Região posterior direita, com parte do pélvis, fémur (fragmentos e impressões), tíbia incompleta, impressão da fíbula, elementos do pé e da cauda. Pleistoceno de Tremenbé, Estado de São Paulo, Brasil.

154). A maior parte de seu esqueleto é conhecida. O crânio e a mandíbula são incompletamente conservados, lembrando os de *Myotis* Kaup, 1829, vespertilionídeo de idêntica fórmula dentária. A estrutura dos molares e o esqueleto concordam, em conjunto, com os dos microquirópteros recentes, apresentando, porém, algumas peculiaridades. O úmero assemelha-se sobretudo ao do atual embalonuróide *Rhinopoma* Géoffroy, 1813, apontado como o úmero de aspecto mais primitivo entre as espécies atuais; o tamanho relativo dos diversos elementos ósseos do membro locomotor anterior indica asa curta e larga, como a do moderno *Rhinolophus* Lacépède, 1799, cujo vôo lento e desajeitado deveria ser, pois, também, uma característica de *Palaeochiropteryx*.

Família Icaronycteridae Jepsen, 1966. Encerra apenas um gênero, o mais antigo dos Chiroptera conhecidos.

Icaronycteris Jepsen, 1970. Conhecido através de um esqueleto completo do Eoceno inferior (Formação Green River) do sudoeste de Wyoming, Estados Unidos, que, além de não apresentar diversas das especializações desenvolvidas por alguns morcegos modernos, retendo estruturas esqueletais primitivas, ausentes nos morcegos atuais, combina algumas características próprias dos Megachiroptera com as de seu próprio grupo (Microchiroptera). Entre suas características generalizadas, Jepsen anota: grande número de dentes (2/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M x 2 = 38 dentes); morfologia dentária de tipo insectívoro; costelas, vértebras e segmentos esternais não coalescentes; mesosterno sem carena proeminente; cauda longa; fórmula falangeal completa; capítulo e colo do fémur formando ângulo com a diáfise; "hallux" mais curto que os outros dedos do pé; calcâneo ausente. Dedo II (indicador) da mão provido de garra (como nos Macrochiroptera), além do dedo I. Espécie única: *I. index* Jepsen. *Icaronycteris*, microquiróptero com algumas características próprias dos megaquirópteros, como sejam prémaxilas não unidas na linha sagital, ossos nasais longos, palato ligeiramente projetado posteriormente além dos últimos molares, garra no dedo II, independente, da mão e outros, talvez pertença também a família própria, como seu estudo mais acurado talvez possa demonstrar. Segundo Jepsen, este morcego teria sido muito efetivamente apto a correr ou galopar ou andar rapidamente, como um quadrúpede, no solo e sobre os galhos das árvores ou paredes rochosas, usando melhor suas asas como patas anteriores neste tipo de locomoção que qualquer morcego vivo.

Família incertas. Os gêneros seguintes, de microquirópteros extintos do Terciário inferior e médio, são de famílias incertas.

Cecilionycteris Heller, 1935. Conhecido por numerosos esqueletos mais ou menos danificados e comprimidos, procedentes dos folhelhos do Eoceno médio de Messel, Darmstadt, Alemanha. Seu crânio alongado, provido de crista sagital, lembra o dos atuais vespertilionídeos do gênero *Myotis*. Em sua mandíbula, os bordos superior e inferior são mais ou menos paralelos entre si e a apófise angular é alongada e quadrangular. A fórmula dentária é 2(?)/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M, que seria idêntica à dos Palaeochiropterygidae, mas sua estrutura dentária afasta este gênero de qualquer dos outros grupos extintos e recentes conhecidos.

Paleunycteris Revilliod, 1917, é conhecido por mandíbulas com dentes, coletadas nos fosforitos de Quercy, França (Oligoceno). As mandíbulas diferem muito do elemento homólogo dos microquirópteros seus contemporâneos e predecessores, apresentando seus dentes aspecto peculiar. Embora Revilliod sugira que se trate de um Phyllostomatidae, suas verdadeiras afinidades permanecem duvidosas.

Paradoxonycteris Revilliod, 1922, baseia-se num fragmento maxilar com os dois primeiros pré-molares e os três molares presentes, do Oligoceno da Europa (fos-

foritos de Quercy, França). Caracteriza-se essencialmente pela incomum proliferação de cúspides secundárias em seus dentes, característica que lembra sobretudo os Insectivora, embora os aspectos estruturais gerais e o modo de implantação de seus dentes na maxila sejam os normais nos Chiroptera.

BIBLIOGRAFIA

DAL PIAZ, C – 1935-1937 – I Mammiferi delTOligoceno Veneto. *Archaeopteropus transiens. Mem. Inst. Univ. Padova, 11*

DECHASEAUX, C. – 1958 – Chiroptera, *In* "Traité de Paléontologie", dir. de J. Piveteau, tomo VI, vol. 2: 919-941. Masson & Cie., ed., Paris.

JEPSEN, G. L. – 1966 – Early Eocene Bat from Wyoming. *Science, 154* (3754): 1333-1339.

JEPSEN, C. – 1970 – Bat origins and evolution. 1-64, 4 figs., 16 est. *In* "Biology of Bats", ed. W. A. Wimsatt, vol. 1. Academic Press, New York e London.

KOOPMAN, K. F. & WILLIAMS, E. E. – 1951 – Fóssil Chiroptera collected by H. E. Anthony in Jamaica, 1919-1920. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 1519, pp. 1-29.

PARKER, J. F. & HASWELL, W. A. – 1949 – *A Text-Book of Zoology*, vol. II: 550-553. London.

PAULA COUTO, C. de – 1956 – Une chauve-souris fossile des argiles feuilletées Pléistocènes de Tremembé, État de São Paulo (Brésil). *Actes IV Congrès Intern. Quaternaire*, vol. I: 343-347. Roma.

PAULA COUTO, C. de – 1971 – Nova Conceituação Geocronológica de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. *An. Acad. brasil. Ciênc., 43* (Suplemento): 474-488, 11 figs.

REVILLIOD, P. – 1917 – Fledermause aus der Braunkhole von Messel bei Darmstadt. *Abhandl. Hessischen Geol. Landensanstalt zu Darmstadt.* 7 (2): 158-196.

REVILLIOD, P. – 1917-1922 – Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains Tertiaires. *Mém. Soc. Pal. Suisse, 43* (1917), pp. 1-57; vol. 44 (1920), pt. 2, pp. 63-128; vol. 45 (1922), pt. 3, pp. 133-195.

SAVAGE, D. E. – 1951 – A Miocene Phyllostomatid Bat from Colombia, South America. *Univ. Carlifornia Publ., Buli. Dep. Geol. Sc. 28* (2): 357-366.

STIRTON, R. A. – 1931-1932 – A new genus of the family Vespertilionidae from the San Pedro Pliocene of Arizona. *Univ. Califórnia Publ. in Geol. Sc., 20* (4): 27-30, 2 figs.

WHITE, J. A. – 19 – Late Cenozoic Bats (Subfamily Nyctophylinae) from the Anza-Borrego Desert of Califórnia. *Misc. Publ. 51, Univ. KansasMus. Nat. Hist.*, pp. 275-282.

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité de Paléontologie*, p. I, t. IV, pp. 576-582. Paris, Munich e Leipzig.

Capítulo X

Ordem Primates Linnaeus, 1758

Os mamíferos desta ordem, embora estruturalmente próximos do tipo placentário primitivo, evoluíram sobretudo no sentido do aumento da capacidade cerebral, com encurtamento progressivo e notável da face, características estas que atingiram o máximo no Homem.

Sua aparição relativamente tardia nos arquivos paleontológicos, talvez seja mais aparente do que real, causada provavelmente por seu modo de vida arborícola, florestal, que dificulta, sobremodo, a fossilização de organismos.

Nos Primates, as cavidades orbitárias são posteriormente bem delimitadas por um arco ou por um tabique ósseo, que as separa das fossas temporais (exceto nas formas primitivas). Em suas mãos, assim como nos pés, comumente pentadáctilos, o primeiro dedo é geralmente oposto aos demais (no Homem, apenas o polegar apresenta esta particularidade), sendo os ossos do carpo e tarso bem distintos entre si; as falanges ungueais são mais ou menos achatadas, providas de unhas ou de garras. Na cintura escapular, a clavícula é sempre bem desenvolvida. A dentadura apresenta-se geralmente em série contínua, completa; as reduções apresentam-se sobretudo entre os incisivos e pré-molares (em *Daubentonia*, a redução abrange os caninos e todos os pré-molares inferiores). Nas formas fósseis mais antigas e primitivas, a dentadura placentária primitiva é completa (3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M x 2 = 44 dentes). Os dentes molariformes são bráquiobunodontes ou braquiobunolofodontes, sendo os pré-molares bicuspidados e os molares tri- ou tetracuspidados.

Os Primates são tidos como descendentes de insectívoros do Cretáceo superior ou do Paleoceno inferior, semelhantes aos Leptictidae, mas de aspecto mais generalizado, menos especializado que o dos Leptictidae do Oligoceno.

Os grupos do Paleoceno-Eoceno, classificados entre os Prosimii, são prováveis descendentes do mesmo tronco originário básico, tendo se especializado rapidamente em diversas direções. Todos são tidos como Primates, mas no que respeita aos mais aberrantes, segundo Simpson (1955), pode haver dúvida de que sejam realmente Primates ou Insectivora avançados. A diferenciação entre estas duas ordens foi gradual, de modo que se torna muito difícil, ou mesmo, impossível estabelecer-se uma linha demarcatória precisa entre os Insectivora e os Prosimii primitivos.

Uma das diversas sugestões para o estabelecimento de definição segura para os Primates, foi a de se separarem os grupos geralmente tidos como insectívoros, mas que poderiam igualmente ser considerados como Primates, numa ordem distinta das duas ordens em consideração, Menotyphla, o que não constitui solução para o caso, considerando-se a impossibilidade de se estabelecer uma diagnose precisa para cada qual das três ordens em lide.

Outra sugestão é a de que se considerassem como Primates apenas os Anthropoidea (macacos, símios e homem), perfeitamente definidos como um grupo de nível estrutural e adaptativo particular, embora polifilético, derivado de duas ou mais linhas de prossimianos, no Eoceno superior e no Oligoceno. Com isto, os Prosimii seriam alijados da ordem dos Primates, para serem agrupados com os Insectivora ou numa ordem particular (ordem Prosimii), de qualquer maneira dificilmente distinguível dos Insectivora.

A despeito de sua grande significação zoológica, esta ordem é de reduzido significado paleontológico na América do Sul, visto que sua evolução se processou principalmente no Antigo Continente e na América do Norte. Sua presença na América do Sul, com procedência da América do Norte, data do Oligoceno superior (Colhueuapiense), mas os restos fósseis de animais desta ordem são raros em nosso continente, ligando-se todos ao atual grupo dos Cebidae.

A ordem dos Primates é subdividida em duas subordens: Prosimii e Anthropoidea (inclusive Bimana).

Subordem PROSIMII Illiger, 1811

Primates trepadores, arborícolas, piantígrados, frugívoros ou onívoros, geralmente pentadáctilos, com polegar e hallux opostos, sendo os dedos providos de garras ou de unhas (exceto o dedo **II** da mão). A dentadura, na maioria dos casos é completa, com pré-molares mais simples que os molares que são bunodontes, tetra- ou tricuspidados (os superiores) ou tetra- ou pentacuspidados (os inferiores). O rostro é alongado e as órbitas são limitadas, ou não, das fossas temporais, apenas por uma barra óssea, comunicando-se amplamente com estas. O forame lacrimal localiza-se externalmente à órbita. Paleoceno-Oligoceno; Plioceno-Recente.

Sente-se que a entidade Prosimii é, como diz Simpson (1955), real, por suas condições genéticas e adaptativas, que a ligam à subordem dos Anthropoidea, mas a tentativa para estabelecer uma diagnose precisa onde a natureza não estabeleceu uma distinção clara é impraticável.

O conhecimento das formas do Paleoceno-Eoceno é muito incompleto. Situam-se elas em grande número de linhas filéticas, irradiadas independentemente de um tronco básico, de caracteres generalizados, tendo cada qual se especializado a seu modo, como acentua Simpson (*op. cit.*). A única relação filogenética que existe entre elas reside em sua origem comum de tal tronco ancestral, primitivo, indiferenciado, provavelmente insectívoro, razão por que sua classificação em dois ou mais grupos maiores, acima de família, entre os Prosimii, não tem significação na moderna sistemática. Os lemuróides, lorisóides e tarsióides do Cenozoico superior originaram-se e diversificaram-se de três ou mais dessas linhas de radiação genética primitivas, de que representam especializações posteriores, não podendo, pois, a rigor, conter nenhum desses grupos primitivos, originários, que são pré-lemuróides, pré-lorisóides ou pré-tarsióides, razão por que os colocamos à parte dos grupos em consideração, como famílias de infraordens incertas da subordem dos Prosimii, ficando as infraordens dos Lemuriformes, Lorisiformes e Tarsiiformes restritas às formas do Cenozoico superior (Plioceno-Recente).

Superfamílias incertas

Família Plesiadapidae Trouessart, 1897. Os Prosimii desta família representam o protótipo dos primates, como um grupo em que se manifestou, pela primeira vez, provavelmente, nítida tendência para o tipo prossímio, principalmente no que concerne a seu sistema dentário.

O gênero mais antigo do grupo é *Pronothodectes* Gidley, 1923, do Paleoceno médio dos Estados Unidos. O gênero *Plesiadapis* Gervais, 1877, do Paleoceno superior dos Estados Unidos e da Europa, conhecido por seus dentes, fragmentos cranianos e ossos dos membros locomotores (P. *gidleyi* Matthew, Estados Unidos. P. *remensis* Lemoine e outras espécies, de Cemay, França), é o tipo da família. Suas espécies deviam assemelhar-se, exteriormente, aos roedores, inclusive nos hábitos. Sua fórmula dentária é 2/1 I, 1/0 C, 2/2 P, 3/3 M (Figs. 161 e 162). *Chiromyoides* Stehlin, 1916, do Paleoceno superior de Cernay, França, é conhecido por uma mandíbula, com os dentes preservados, que se assemelha à de *Plesiadapis* (Fig. 163). *Platychoerops* Charlesworth, *1854*, representado por um fragmento craniano, com dentes que lembram muito os de *Esthonyx* (ordem Tillodontia), e que alguns autores consideram inseparável de *Plesiadapis*, é das argilas do Eoceno inferior da bacia de Heme, Kent (Inglaterra). Ao gênero *Megachiromyoides* Weight, 1933, pertence uma espécie de tamanho maior que as dos gêneros já considerados, a que correspondem animais de tamanho geralmente pequeno, pouco maiores que um preá (*Cavia aperea*).

Família Adapidac Trouessart, 1879. Os dois gêneros bem definidos são *Adapis* Cuvier, 1821, do Eoceno médio e superior, e *Pronycticebus* Grandidier, 1904, do Eoceno superior, ambos da Europa. A fórmula dentária é 2/2 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M. Ao gênero *Adapis* pertencem duas espécies de pequeno tamanho, dos fosforitos de

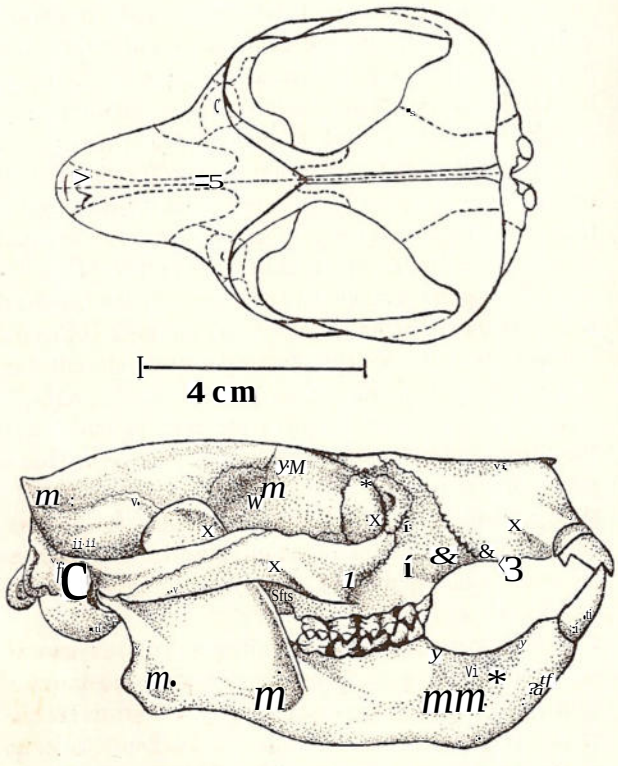


Fig. 161 – Crânio e mandíbula de *Plesiadapis tricuspidens*, primata primitivo do Paleoceno. Em cima: crânio, norma dorsal. Embaixo: crânio e mandíbula, de perfil (adaptado de D.E. Russel).

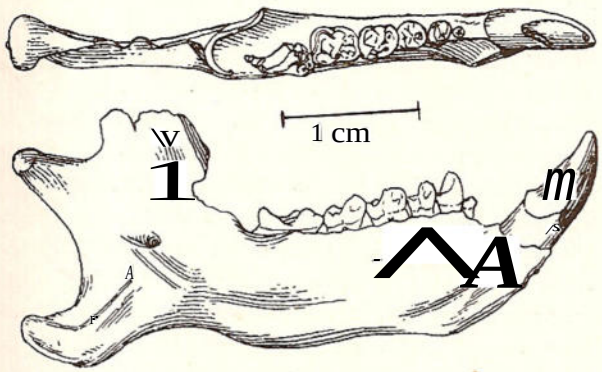


Fig. 162 – *Plesiadapis gidleyi* Mathew. Mandíbula e dentes inferiores, vistos de cima (ao alto) e do lado interno (embaixo). Paleoceno superior da América do Norte (segundo Simpson).

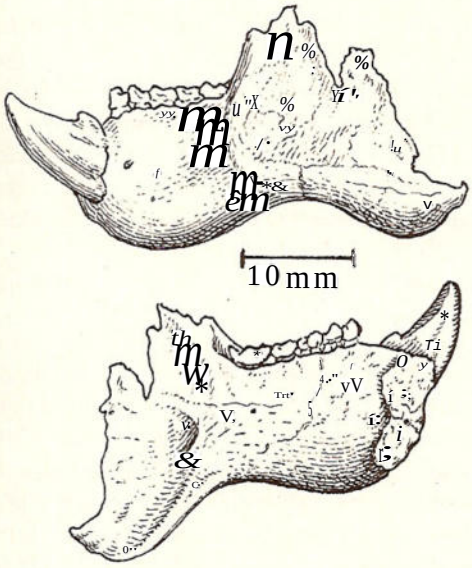


Fig. 163 – *Chiromyoides campanicus* Stehlin. Ramo mandibular esquerdo, incompleto, com dentes, visto dos lados externo (ao alto) e interno (embaixo). Paleoceno superior de Cernay, França (segundo Stehlin).

Quercy, França (*A. parisiensis* Blainville e *A. magnus* Filhol). Seu crânio era dotado, como o de *Notharctus*, de alta e forte crista sagital e órbitas relativamente pequenas, à frente das quais a região facial se torna abruptamente comprimida no sentido transversal. Não obstante, o rostro é longo. A grande bula auditiva é de aspecto caracteristicamente lemuróidê (Figs. 164 e 165). *Pronycticebus gaudryi* Grandidier baseia-se num crânio procedente de Memerlein, também dos fosforitos de Quercy, França, notável pela persistência de caracteres primitivos que apresenta, também presente no sistema dentário (Figs. 166 e \61-*E* e *F*).

Outros gêneros do Eoceno da França, Suíça (Eoceno médio e superior), Alemanha e Estados Unidos (Eoceno médio) são duvidosamente classificados nesta família.

Família Notharctidae Trouessart, 1879. Encerra esta família, do Eoceno norte-americano e europeu, gêneros que se assemelham aos adapídeos, mas que no seu sistema dentário e na estrutura mandibular apresentam tendências evolutivas diversas, que os colocam numa linha filética provavelmente paralela à dos Adapidae. É um grupo de características muito primitivas, cuja maior diversificação e desenvolvimento se operou, segundo parece, na América do Norte.

Seus representantes fósseis conhecidos são *Protoadapis* Lemoine, 1878, do Eoceno inferior da Europa, *Pelycodus* Cope, 1875, do Eoceno inferior da América do Norte, *Notharctus* Leidy, 1870, do Eoceno inferior e médio da América do Norte, e *Smilodectes* Wortman, 1903, do Eoceno médio norte-americano.

De *Protoadapis* conhecem-se apenas a mandíbula e os dentes inferiores, sendo os molares de trigonido muito estreito e talonido amplo (*P. recticuspidens* Lemoine, Eoceno inferior de Epernay, França). *Pelycodus é* característico da formação Wind River (Wasatch beds), Estados Unidos, onde o gênero se acha representado por diversas espécies, entre as quais *P. frugivorus* Cope, conhecidas principalmente por sua dentição, com molares superiores essencialmente tuberculares e dentes inferiores semelhantes aos do gênero tip∧ do grupo (Fig. 167 *A* e *B*). *Notharctus* é o gênero melhor conhecido da família, pois dele se possui o esqueleto praticamente completo (*N. tyrannus*) que demonstra terem sido suas espécies de hábitos arborícolas, embora de modo diferente do dos Primates recentes do Antigo Continente,

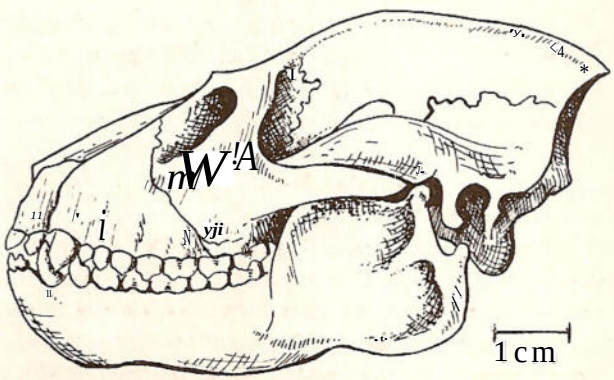


Fig. 164 – Crânio e mandíbula *deAdapis parisiensis* Blainville, um pseudolêmure do Eoceno da Europa (segundo Le Gros Clark).

que costumam suspender-se dos galhos das árvores com os braços. Seu crânio lembra, de um modo geral, o dos lêmures recentes, com caixa craniana menos volumosa; é estruturalmente arcaico, com forte crista sagital, órbitas pequenas, etc. A mandíbula é robusta, com alta apófise coronóide. Sua fórmula dentária é 2/2 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M. Os molares superiores são tetratuberculados, com a adição de um pseudo-hipocone posterior ao protocone (exceto no M^3), sendo os molares inferiores de trigonido mais elevado que o talonido, com tendência a perder o paracônido. A forma selenodonte de suas cúspides sugere alimentação herbívora, com amplo deslocamento lateral da mandíbula durante a mastigação (Figs. 167 *C* e *D*, 168 e 169). Uma espécie do Eoceno médio mais superior de Wyoming (camadas de Bridger), *N. crassus* (Marsh), cuja dentição apresenta estágio evolutivo mais avançado, é tida por alguns autores como pertencente a um gênero afim, *Telmatolestes* Marsh, 1872, que a maioria dos especialistas prefere considerar como sinónimo de *Notharctus*. *Smilodectes é* conhecido por diversos crânios muito bem conservados, e mandíbulas procedentes principalmente da Bridger Basin, Wyoming. Assemelha-se muito a *Notharctus*, por seus dentes, mas diferencia-se bem deste por caracteres cranianos peculiares [*S. gracilis* (Marsh)].

Família Paromomyidae Simpson, 1940. Esta família, tipicamente paleocênica, vinda, pelo menos, do Cretáceo mais superior, inclui duas subfamílias de primatas muito primitivos.

Subfamília Purgatoriinae van Valen & Sloan, 1965. Paromomiídeos dos mais antigos, distribuídos por cinco gêneros conhecidos: *Purgatorius* van Valen & Sloan, 1965, do Cretáceo mais superior e do Paleoceno inferior

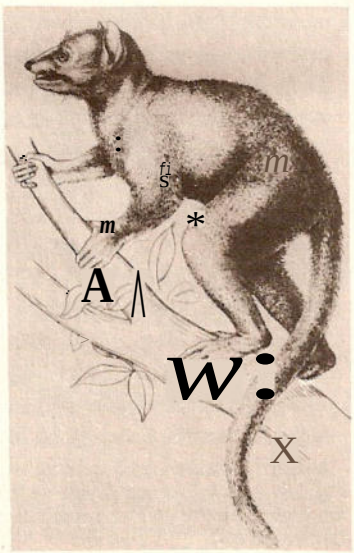


Fig. 165 – Representação aproximada da aparência geral de um primata fóssil, primitivo, da família Adapidae (exemplo, o gênero *Adapis* Cuvier, do Eoceno). A estrutura dos membros locomotores é muito semelhante à dos lêmures atuais, mas o crânio, a dentição e o cérebro ainda conservam características mamíferas muito primitivas (de Le Gros Clark).

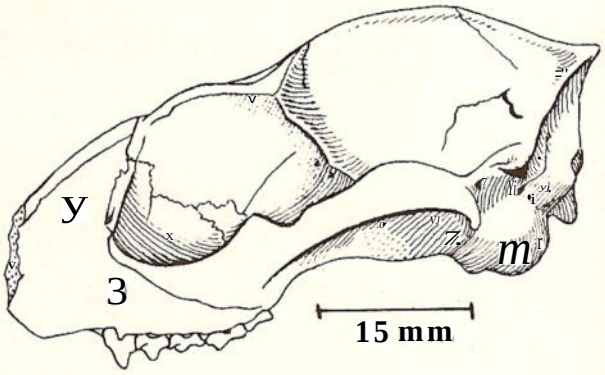


Fig. 166 – *Pronycticebus gaudryi* Grandidier. Crânio, perfil esquerdo. Eoceno superior (fosforitos de Quercy), França (segundo Le Gros Clark).

de Montana, Estados Unidos, *Mckennatherium* van Valen, 1965, *Plesiolestes* Jepsen, 1930, *Palenochta* Simpson, 1935, *Palaenochton* Gidley, 1923, todos do Paleoceno médio dos Estados Unidos, baseados em fragmentos mandibulares e maxilares, com dentes, e dentes superiores e inferiores isolados *Purgatorius ceratops* van Valen & Sloan, 1965, do Cretáceo mais superior de Montana, é o mais antigo dos primates conhecidos.

Subfamília Paromomyinae Simpson, 1940. Esta subfamília tem por tipo o gênero *Paromomys* Gidley, 1923, do Paleoceno médio de Montana, Estados Unidos (*P. maturus, P. depressidens* Gidley), cuja fórmula dentária é, provavelmente, ? /1 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M (a inferior como em *Palaenochton*). *Phenacolemur* Matthew, 1915, do Paleoceno superior de Wyoming e Eoceno inferior das Montanhas Rochosas, intimamente afim com *Paromomys* e seu provável descendente, tem por tipo a espécie *P. praecox* Matthew, de Wyoming, cuja fórmula dentária é reduzida a ?/1 I, 1/0 C, 3/1 P, 3/3 M.

Família Anaptomorphidae Cope, 1883. Esta é **uma** das famílias antes classificadas entre os Tarsiiformes, por seus caracteres cranianos (órbitas de tamanho avantajado, etc.) e dentários, caracteres estes ditos "tarsióides", mas que podem ter ocorrido independentemente por evolução convergente ou paralela, em muitos primates, inclusive entre os ditos "lemuróides", não tendo, pois, significado filogenético e, portanto, sistemático, no caso.

Esta família ainda parece constituir um agrupamento artificial de gêneros cuja dentição é reduzida a ? /2 I, 1/1 C, 2-3/2 P, 3/3 M, no máximo, com uma semelhança básica na estrutura dos molares (Gazin, 1958).

Neste grupo classificam-se formas do Eoceno inferior e médio dos Estados Unidos. *Absarokius* Matthew, 1915, *Tetonius* Matthew, 1915, *Anemorhysis* Gazin, 1958, e *Uintalacus* Gazin, 1958, são do Eoceno inferior dos Estados Unidos, a maioria deles conhecida principal-

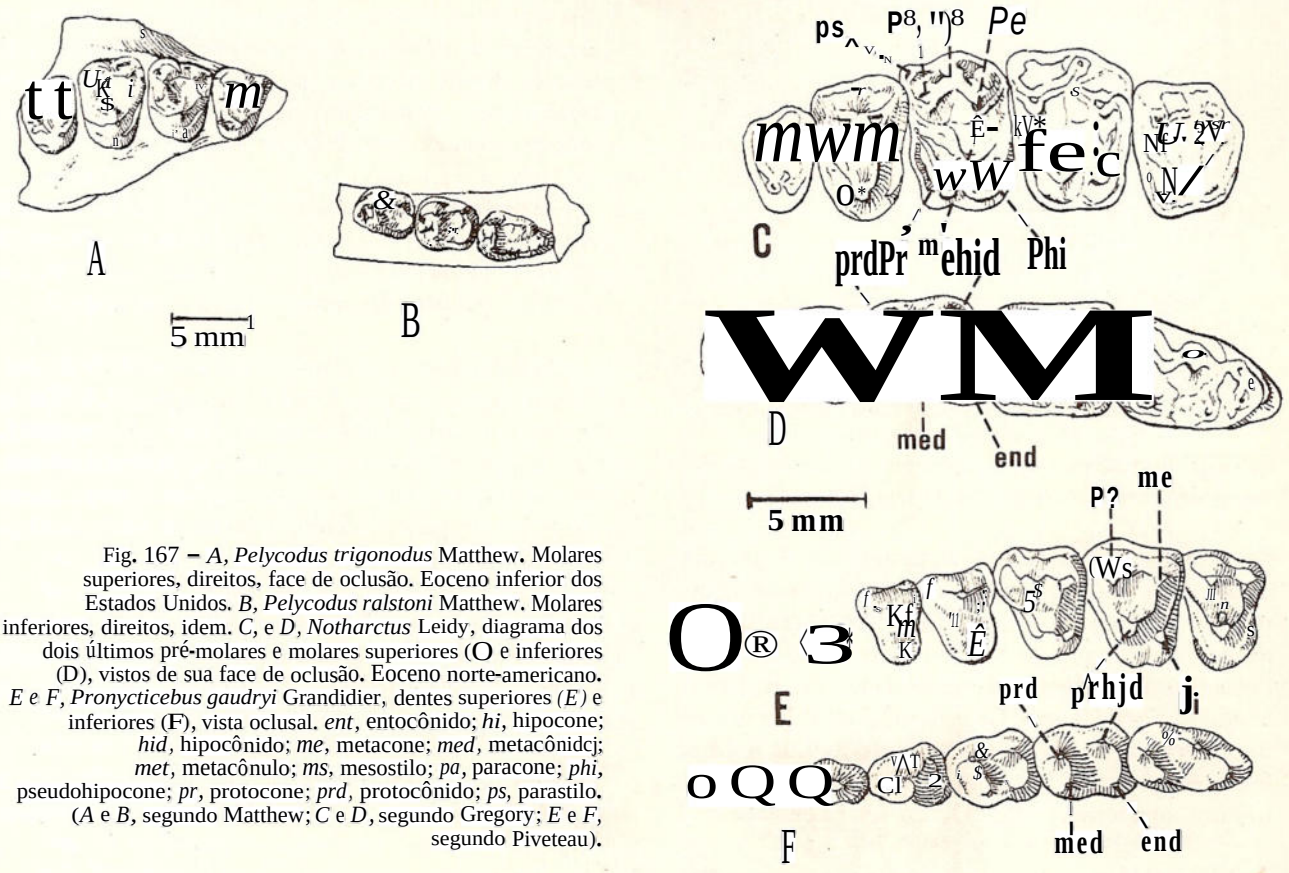


Fig. 167 – *A, Pelycodus trigonodus* Matthew. Molares superiores, direitos, face de oclusão. Eoceno inferior dos Estados Unidos. *B, Pelycodus ralstoni* Matthew. Molares inferiores, direitos, idem. *C*, e *D, Notharctus* Leidy, diagrama dos dois últimos pré-molares e molares superiores (O e inferiores (D), vistos de sua face de oclusão. Eoceno norte-americano. *E* e *F, Pronycticebus gaudryi* Grandidier, dentes superiores *(E)* e inferiores (F), vista oclusal. *ent*, entocônido; *hi*, hipocone; *hid*, hipocônido; *me*, metacone; *med*, metacônidcj; *met*, metacônulo; *ms*, mesostilo; *pa*, paracone; *phi*, pseudohipocone; *pr*, protocone; *prd*, protocônido; *ps*, parastilo. (*A* e *B*, segundo Matthew; *C* e *D*, segundo Gregory; *E* e *F*, segundo Piveteau).

mente por seus dentes, como acontece também com os gêneros do Eoceno médio, como *Anaptomorphus* Cope, 1872, tipo do grupo, *Euryacodon* Marsh, 1872, *Uintanius* Matthew, 1915, *Uintasorex* Matthew, 1909, e *Trogolemur* Matthew, 1909, todos também dos Estados Unidos. O melhor conhecido destes gêneros, que representam um estágio mais especializado que o dos Omomyidae, é *Tetonius,* de que se possui um crânio quase completo, acompanhado de parte de sua mandíbula, procedentes do Eoceno inferior de Wyoming (camadas de Wasatch). As órbitas enormes, a caixa craniana arredondada e volumosa e a região interorbitária comprimida, lembram muito o crânio do moderno *Tarsius*, embora de tamanho pouco menor que o deste. Sua dentição, com os P} pontudos, os molares superiores transversalmente expandidos e ântero-posteriormente encurtados, com paracone e metacone arredondados, etc., parece adaptada particularmente a romper grãos de frutos ou carapaça de insetos (Fig. 170).

Família Omomyidae Trouessart, 1879. Encerra formas menos especializadas, mais generalizadas que a dos Anaptomorphidae, de que muito se aproxima, porém, por suas características morfológicas, sendo intermediários, sob este ponto de vista, entre estes e os Notharctidae. Sua fórmula dentária é, provavelmente, 2/2 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M, no máximo (em *Navajovius*, os dentes eram menos numerosos). Os molares superiores são transversalmente alongados, tricuspidados, com grande protocone cónico ou crescentiforme. Os molares inferiores têm geralmente o trigonido tricuspidado, embora o paracônido possa ser reduzido ou rudimentar, e talonido geralmente amplo.

Esta família é rica em gêneros, o mais antigo dos quais, *Navajovius* Matthew & Granger, 1921, é do Paleoceno superior. Com exceção de *Teilhardina* Simpson, 1940, do Eoceno inferior da Bélgica, todos os outros gêneros conhecidos são dos Estados Unidos. *Loveina* Simpson, 1940, *Shoshonius* Granger, 1910, *Chlororhysis* Gazin, 1958, e *Niptomomys* McKenna, 1960, são do Eòceno inferior. *Omomys* Leidy, 1869, tipo do grupo, *Hemiacodon* Marsh, 1872, e *Washakius* Leidy, 1873, são do Eoceno médio. *Chumashius* Stock, 1933, *Dyseolemur* Stock, 1934, *Ourayia* Gazin, 1958, *Stockia* Gazin, 1958, e *Utahia* Gazin, 1958, são do Eoceno superior. *Macrotarsius* Clark, 1941, é do Oligoceno inferior. A maioria destes gêneros é conhecida por ramos mandibulares incompletos e fragmentos maxilares, com dentes. *Rooneya* Wilson, 1966, conhecido por um crânio incompleto, com dentes, do Oligoceno inferior do Texas, que mescla ca-

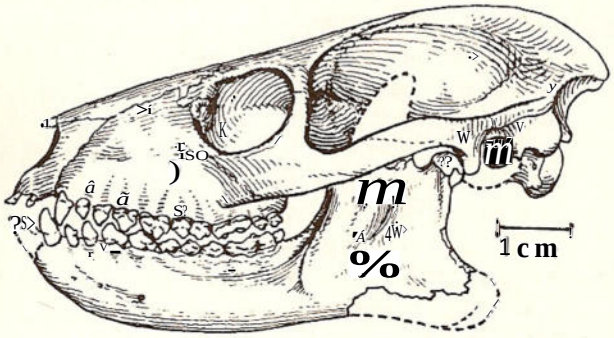


Fig. 168 – *Notharctus osborni* Gregory. Crânio e mandíbula, em perfil esquerdo. Eoceno médio (Bridgeriense inferior) de Wyoming, Estados Unidos (segundo W.K. Gregory).

racteres primitivos com caracteres mais avançados, é duvidosamente classificável nesta família.

Família Carpolestidae Simpson, 1935. Classificam-se aqui alguns gêneros do Paleoceno médio e superior dos Estados Unidos, providos de dentição singularmente especializada, de tipo adaptativo análogo ao dos Plesiadapidae e Insectivora-Apatemyidae. Os gêneros conhecidos, *Elphidotarsius* Gidley, 1923, do Paleoceno médio, *Carpodaptes* Matthew & Granger, 1921, e *Carpolestes* Simpson, 1928, ambos do Paleoceno superior, formam uma série estrutural natural, cuja especialização máxima foi atingida em *Carpolestes* que pouco difere de *Carpodaptes*. *Elphidotarsius* difere bem das formas posteriores, sendo tal diferença devida à menor especialização e maior primitividade que apresenta. A estes gêneros pertencem espécies de tamanho diminuto.

Superfamília Lemuroidea Gray, 1821. Classificam-se aqui os lêmures e seus mais próximos afins, fósseis e recentes, distribuídos pelas famílias dos Tupaiidae, Lemuridae, Indridae è Daubentoniidae.

Família Tupaiidae Mivart, 1868. A esta família pertencem os "musaranhos" arborícolas, asiáticos, distribuídos por duas subfamílias (*Tupaiinae* Lyon, 1913, com *Tupaia* Raffles, 1822, e mais quatro gêneros vivos, da Índia, China, Malásia e Filipinas; *Ptilocercinae* Lyon, 1913, monogenérica – *Ptilocercus* Gray, 1848, da Malásia), sem representação paleontológica conhecida.

Família Lemuridae Gray, 1821. Grupo essencialmente recente, em Madagascar (lêmures, indris), de onde também são conhecidas as fósseis, do Pleistoceno ou sub-Recente.

Subfamília Lemurinae Gray, 1821. Dos três gêneros atuais, *Lemur* Linnaeus, 1758 (Fig. 171), e *Lepidolemur*

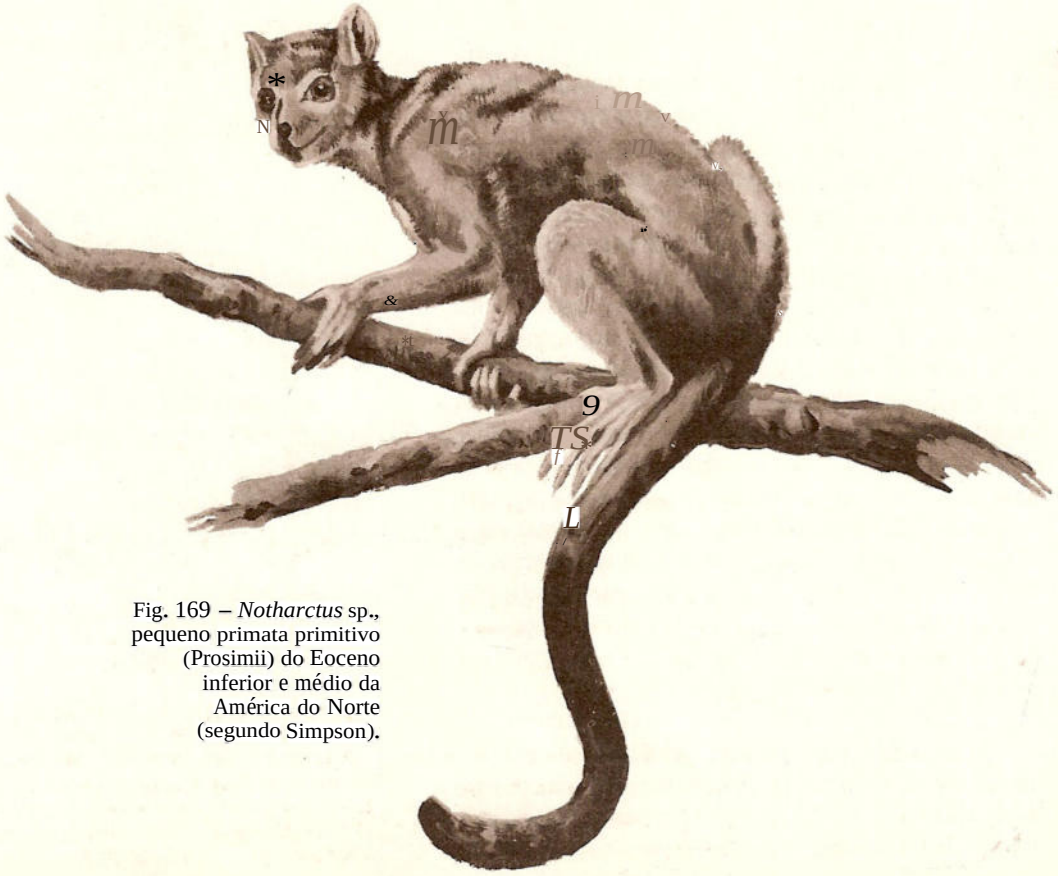


Fig. 169 – *Notharctus* sp., pequeno primata primitivo (Prosimii) do Eoceno inferior e médio da América do Norte (segundo Simpson).

Géoffroy, 1851, têm espécies fósseis conhecidas no Pleistoceno de Madagascar. Lamberton (1948) propôs a subdivisão do gênero *Lemur* em dois subgêneros, classificando as espécies atuais, adelgaçadas, no subgênero tipo e as espécies fósseis (*L. insignis, L. jullyi* e *L. majori)* no subgênero *L. (Pachylemur*) Lamberton, 1948, que opina ter descendido do primeiro. É uma proposição a ser considerada, cumprindo, porém, observar que o nome *Pachylemur* já fora usado antes (1874), por Filhol, para designar outro gênero de lemuriformes.

Subfamília Megaladapinae Flower & Lydekker, 1891. É um grupo extinto, em que se classificam formas gigantes, do Pleistoceno de Madagascar. O gênero tipo é *Megaladapis* Forsyth Major, 1893, cujo crânio tem a face alongada, cavidade cerebral reduzida e cristas sagital e temporais bem desenvolvidas. A julgar pela forma dos ossos nasais, avançados, e pela rica vascularização da região correspondente, o animal devia ter focinho semelhante ao dos porcos. O resto do esqueleto denota pescoço curto, corpo volumoso, cauda breve, mãos e pés enormes. Os molares superiores são trituberculados. Três espécies: *M. edwardsi,* o gigante do grupo, *M. madagascariensis,* a menor, e *M. grandidieri,* intermediária, do planalto malgache. Sua extinção parece ter-se dado em data relativamente recente, podendo-se admitir a hipótese de os primeiros habitantes humanos da ilha terem sido contemporâneos dos últimos representantes do gênero (Figs. 172 e 173-5).

Megalindris Standing, 1908, cuja espécie tipo, *M. gallieni* Standing, é baseada num fémur isolado, de forma singular, do Pleistoceno de Madagascar. Apresenta convergência evolutiva com os Edentata, assim como *Bradytherium* Grandidier, 1901 (5. *madagascariensis,* também fundada sobre um fémur isolado). São gêneros mal definidos, talvez referíveis à família Indridae.

Subfamília Archaeolemurinae Forsyth Major, 1896. Dois gêneros, *Archaeolemur* Filhol, 1895, e *Hadropithecus* Lorenz, 1900, do Pleistoceno ou sub-Recente de Madagascar, extintos, cuja semelhança morfológica com os Primates dos grupos mais elevados evolutivamente, é acentuada. Sua região facial é encurtada e sua caixa craniana é muito desenvolvida, mas a região auditiva é caracteristicamente lemuriforme. A fórmula dentária é 2/2 1, 1/0 C, 2-3/3 P, 3/3 M. Sua distribuição geográfica abrange não só as planícies costeiras, como os planaltos de Madagascar. Eram formas provavelmente arborícolas, de tamanho relativamente grande (Fig. \13-A).

Família Indriidae Bumett, 1820. Ao lado dos gêneros recentes, *Lichanotus* Illiger, 1811, *Propithecus* Bennett, 1832, e *Indri* Géoffroy, 1796, quatro gêneros extintos, *Palaeopropithecus* Grandidier, 1899, *Mesopropithecus* Standing, 1908, *Neopropithecus* Lambert, 1939, e *Archaeoindris* Standing, 1909, são presentes no Pleistoceno ou sub-Recente de Madagascar, onde são representados por diversas espécies.

Palaeopropithecus é uma forma um tanto aberrante, cujo crânio é de aspecto maciço, de região facial alongada e relativa redução da região cerebral, contrariando assim a tendência evolutiva dos demais Primates. As órbitas são dirigidas para cima, o que provocou a hipótese de hábitos aquáticos ou anfíbios, corroborada pela posição elevada do aparelho auditivo externo e das narinas, embora a tendência de diversos autores seja a de atribuir-lhes hábitos arborícolas. A bula timpânica é de estrutura tipicamente lemuróide. A mandíbula é robusta, muito desenvolvida, principalmente em sua porção posterior. Os dentes (2/2 I, 1/0 C, 2/2 P, 3/3 M) são de aspecto menos incomum, para o grupo. Duas espécies, ambas de grande tamanho, *P. ingens* Grandidier, habitante das regiões baixas, meridionais e sul-ocidentais de

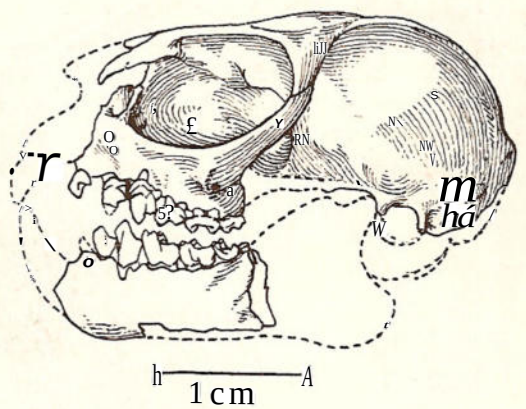


Fig. 170 – *Tetonius homunculus* Cope. Crânio e mandíbula incompletos, perfil. Eoceno inferior dos Estados Unidos íseeundo Matthew & Granger).

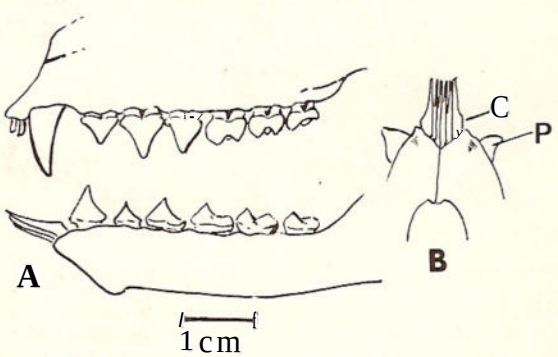


Fig. 171 – Dentição de *Lemur. A,* norma lateral da dentição superior (21 pequenos, 1C grande, 3P e 3M) e inferior 9 21 e 1C, formando o "pente dentário", 3P e 3M). *B,* norma inferior da região sinfisiária da mandíbula, com o primeiro pré-molar inferior (P), tomando o lugar e a forma dum canino (C), já que este se reuniu aos incisivos, adotando-lhes, inclusive, a forma (segundo Le Gros Clark).



Fig. 172 – *Megaladapis* F. Major. Esqueleto. Lêmure gigante, extinto, do Pleistoceno de Madagascar (cortesia do American Museum of Natural History, New York).

Madagascar, e *P. maximus* Standing, que tinha por habitat os planaltos da mesma ilha (Fig. 174).

Mesopropithecus, cujos restos fósseis procedem do jazigo de Ampazambazimba, no planalto malgache (*M. pithecoides* Standing, espécie de tamanho relativamente pequeno). O crânio e a mandíbula são de aspecto nitidamente pitecóide: face curta, caixa craniana volumosa, órbitas bem dirigidas para a frente, crista sagital ausente, etc. (Fig. 175).

Neopropithecus apresenta estreitas semelhanças com o atual ***PropithecuSy*** principalmente em seu sistema dentário. O crânio, sem crista sagital, mas provido de cristas temporais que se aproximam entre si, apresenta forte constrição pós-orbital, cavidade cerebral arredondada, órbitas pequenas e bulas timpânicas salientes.

Archaeoindris, do jazigo de Ampazambazimba, nas regiões vulcânicas do planalto central malgache, é representado por uma espécie de grande tamanho (*A. fontoynonti* Lambert), lembrando, por sua morfologia craniana, as espécies de *Palaeopropithecus*, embora de fronte mais elevada, face relativamente mais curta e órbitas menos inclinadas para cima que as deste. A crista sagital é robusta, porém baixa. A mandíbula é incomumente maciça, de grande robustez. Os dentes (2/2 I, 1/0 C, 2/2 P, 3/3 M) assemelham-se muito aos de *Palaeopropithecus*. Os hábitos seriam noturnos ou crepusculares.

Superfamília Lorisoidea Gray, 1821. Esta superfamília atual compreende apenas uma família, da Ásia e África, com escassa representação paleontológica conhecida.

Família Lorisidae Gray, 1821. Os constituintes desta família são os loris, potos, galagos e seus afins, atuais e fósseis.

Subfamília Lorisinae Gray, 1821. A única forma fóssil, extinta, ligada a esta subfamília, é *Indraloris* Lewis, 1933, do Plioceno dos montes Siwaliks, índia, duvidosa, baseada num molar inferior, isolado.

Subfamília Galaginae Gray, 1825. Dois gêneros atuais, da África equatorial e meridional, entre os quais *Galago* Géoffroy, 1796. Um gênero extinto, *Progalago* Mac Innes, 1943, do Mioceno inferior de Quénia, África, é o único representante fóssil conhecido do grupo, em seu habitat atual. Baseia-se em espécies extintas, representadas por diversos espécimens fósseis da ilha de Rusinga e de Songhor, inclusive um crânio muito bem conservado, com os dentes, que demonstram que a diferenciação entre os Lorisinae e os Galaginae já estava feita nos tempos do Mioceno inferior.

Superfamília Tarsioidea Gray, 1825. Uma só família, Tarsiidae, a que se ligam os atuais *Tarsius* Starr, 1780, distribuídos desde as índias até as Filipinas, além de algumas formas fósseis, do Terciário inferior da Europa.

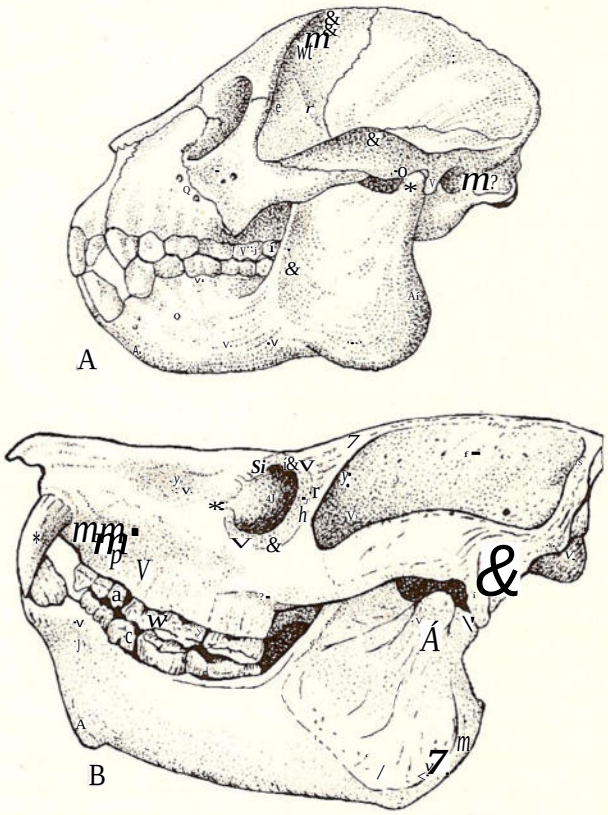


Fig. 173 – Crânios e mandíbulas de lemurianos. *A*, *Archaeolemur edwardsi*, do Pleistoceno malgache. *B*, *Megaladapis edwardsi*, forma gigante do Pleistoceno e sub-Recente de Madagascar, muito especializada (*A*, segundo Standing; *B*, segundo Hofer, ambos em Thenius). Escalas diversas.

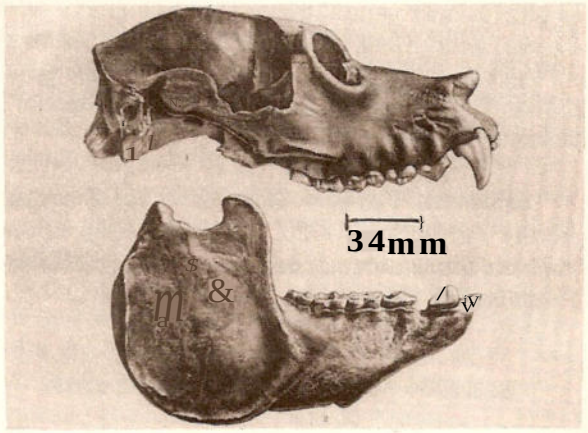


Fig. 174 – *Palaeopropithecus maximus* (Standing). Crânio e mandíbula, de perfil. Pleistoceno ou Sub-Recente de Madagascar (de Standing).

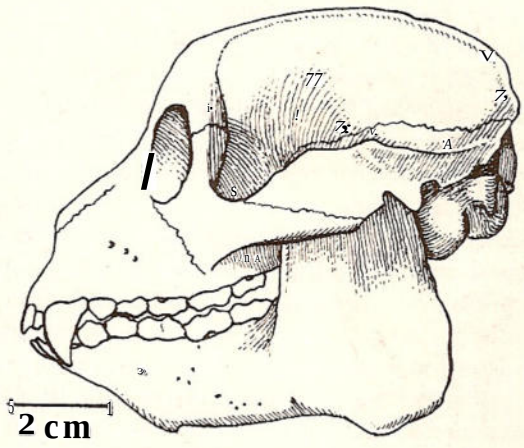


Fig. 175 – *Mesopropithecus pithecoides* Standing. Crânio e mandíbula, de perfil. Recente, Madagascar (segundo Standing).

Família Tarsiidae Gray, 1825. Com a exclusão dos Necrolemurinae e dos Pseudolorisinae de entre os Anaptomorphidae e sua fusão num só grupo, foi este incluído entre os Tarsiidae (Simons, 1961b), numa subfamília particular, em virtude principalmente de seus caracteres cranianos.

Subfamília Necrolemurinae Simpson, 1940. Neste grupo classificam-se prossímios do Terciário inferior da Europa, que apresentam estreitas semelhanças estruturais (cranianas e dentárias) com os modernos társios. Sua fórmula dentária, 2/0 I, 1/1 C, 3-4/4 P, 3/3 M, é idêntica à do moderno *Tarsius*, exceção feita da ausência do único incisivo inferior, de cada lado, e a presença do primeiro pré-molar inferior (P_X), vestigial. *Necrolemur* Filhol, 1873, do Eoceno médio e superior da França e Alemanha (*N. antiquus* Filhol) (Fig. 176-C; *III*) e *Nannopithex* Stehlin, 1916, do Eoceno médio da Suíça, são

os gêneros mais antigos que se ligam ao grupo. *Microchoerus* Wood, 1846, da Inglaterra, França e Alemanha, e *Pseudoloris* Stehlin, da França, são os dois gêneros conhecidos no Eoceno superior. Incluem espécies de tamanho diminuto.

Subfamília Tarsiinae Gray, 1825. Inclui apenas o recente *Tarsius* Storr, 1780, o társio ou társio espectro, diminuta forma noturna, de grandes olhos, da Malásia e Filipinas (Fig. 176-Q.

Subordem ANTHROPOIDEA Mivart, 1864

Os Primates desta subordem caracterizam-se sobretudo por sua região cerebral bem desenvolvida e por sua face e cavidades nasais curtas, com grande expansão dos hemisférios cerebrais, características estas que atingiram seu máximo de desenvolvimento no Homem. As órbitas são dirigidas para a frente e completamente separadas das fossas temporais por uma parede óssea, sendo o orifício lacrimal intraorbital. A bula timpânica é presente apenas nos Ceboidea, pois nos demais grupos o ectotimpânico diferencia-se num conduto auditivo tubular. O forame magno ou ocipital é mais ou menos deslocado de sua posição posterior para a base do crânio. O forame carotidiano é amplo. A visão é estereoscópica, não só como resultante de modificações estruturais dos olhos, como de sua situação num só plano anterior da face. Os membros locomotores conservam, na disposição dos ossos do carpo e tarso e no número de dedos, estrutura primitiva, mesmo no Homem. Os dedos são dotados de unhas achatadas (exceto em alguns Ceboidea, armados de garras). Os membros anteriores são adaptados para a preensão. Os Primates deste grupo são, na maioria, quadrúpedes, tendo alguns adotado a estação semibípede que se tornou completa nos Hominidae. A dentição é mais ou menos completa, com dois pares de incisivos espatulados, superiores e inferiores, caninos nitidamente salientes do plano dos demais dentes (exceto no Homem), molariformes bunodontes, os pré-molares geralmente bicuspidados, os molares, na maioria das vezes, tetracuspidados, às vezes tricuspidados (trituberculares).

Os Anthropoidea derivaram diretamente de dois ou mais grupos de Prosimii do Cenozoico inferior, sem passar pela fase lemuróide ou tarsióide.

Parece que a Ordem Primates se irradiou, desde suas origens, no Paleoceno, em diversas linhas paralelas ou colaterais, que evoluíram e se especializaram independentemente, algumas das quais sobreviveram ao Cenozoico inferior, para dar origem aos grupos do Cenozoico médio e superior, inclusive Recente. Como acontece com todos os grupos de hábitos florestais ou predominantemente florestais, sua história paleontológica é prenhe de lacunas, difíceis de preencher.

Os Anthropoidea são, na maioria, arborícolas, mas alguns são sobretudo terrícolas. As formas de menor tamanho e mais inferiores na escala zoológica (Ceboidea), assemelham-se muito aos lêmures, sob diversos aspectos, enquanto as de maior tamanho e mais elevadas na escala são mais antropomorfas.

Três são as superfamílias em que se subdivide a subordem: Ceboidea, Cercopithecoidea e Hominoidea.

Superfamília Ceboidea Simpson, 1931. Inclui os Primates americanos, ditos platirrinos, que participam principalmente da fauna sul-americana. São todos de pequeno tamanho, florestais, essencialmente arborícolas e geralmente quadrúpedes, dotados de longa cauda, mais comumente preênsil. Seu crânio é globuloso, sem cristas salientes, de órbitas relativamente pequenas. Fórmula dentária: 2/2 I, 1/1 C, **3/3** P, **3/3** M.

Este grupo derivou talvez de um dos troncos prossimianos do Terciário inferior da América do Norte, com centro de dispersão inicial talvez na América Central, de onde teria atingido a América do Sul entre o Eoceno e o

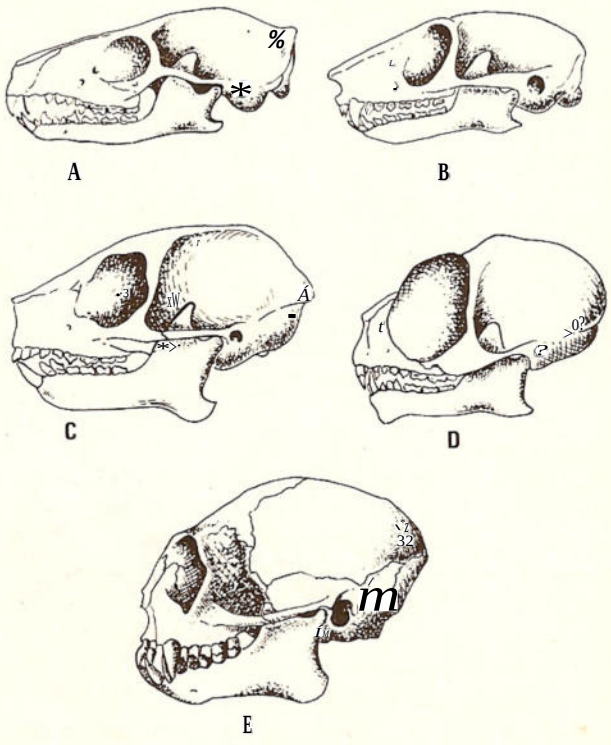


Fig. 176 — Crânios de alguns Primatas inferiores, um tanto aumentados do tamanho natural. *A*, musaranho arborícola, recente (*Ptilocercus*). *B*, lêmure camundongo, recente (*Microcebus*). *C*, társio do Eoceno (*Necrolemur*). *D*, társio moderno (*Tarsius*). *E*, marmosete recente (*Callithrix*). Ao aumento de tamanho da caixa craniana correspondeu um encurtamento do rostro (focinho) (segundo Le Gros Clark).

Oligoceno, sobre balsas naturais de vegetação, através do braço de mar que então separava a América do Sul da América do Norte. A hipótese de um centro inicial de dispersão na parte setentrional da Amériica do Sul também é aceitável.

Duas famílias: Cebidae e Callithricidae, ambas atuais, das quais apenas a primeira é indubitavelmente representada nos arquivos paleontológicos sul-americanos.

Família Cebidae Swainson, 1835. Fórmula dentária: 2/2 **I,** 1/1 C, **3/3** P, **3/3** M (2/2 M em *Xenothrix*) Molares tetracuspidados, pré-molares bicuspidados. Falanges ungueais achatadas e providas de unhas. Cauda longa, preênsil ou não.

A história paleontológica deste grupo, estritamente sul-americana, é muito fragmentária.

Subfamília Alouattinae Elliot, 1904. O único representante atual é *Alouatta* Lacépède, 1799, a que pertencem os vulgares bugios, macacos roncadores ou caraias.

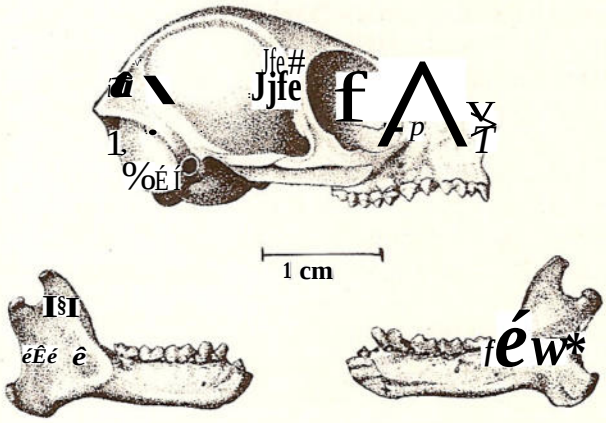


Fig. 177 – *Necrolemur antiquus* Filhol. 1 a 3, 5 – crânio, visto de perfil, de baixo, de cima e de frente; 4, dentes do lado esquerdo do mesmo, aumentados (segundo Trouessart).

A forma fóssil mais antiga é *Homunculus* Ameghino, 1891, conhecido por seu crânio e mandíbula com dentes, e outras partes esqueletais procedentes do Mioceno da Patagônia e da Colômbia. Os caninos pouco se salientam além do nível dos demais dentes. Os pré-molares são estruturalmente simples, com baixa cúspide externa e dois cônulos internos. M^1 pouco menor que M^{2-3}, todos subquadrangulares, semelhantes aos de *Alouatta*, com os dois pares de cúspides unidos, dois a dois, por cristas transversais. P_4 ligeiramente maior que P_3. Os molares inferiores são dotados de talonido amplo, com bacia bem marcada, sendo o trigonido mais ou menos baixo. Úmero com forame entepicondilóide. Diversas espécies, entre as quais *H. patagonicus* Ameghino, da Patagônia (Santacruzense), e *H. tatacoensis* Stirton, da fauna La Venta (Mioceno Superior) da Colômbia, sendo a última um quinto maior que a primeira citada.

Outro gênero, este duvidoso, *Pitheculus* Ameghino, 1894, baseado numa espécie (*P. australis* Ameghino), conhecida por um fragmento mandibular com o M_3 preservado e dotado de proeminente cúspide labial mediana, entre o protocônido e o hipocônido (como em *Alouatta*), talvez represente mera variação individual de *Homunculus.*

O próprio *Alouatta* tem uma de suas doze espécies atuais, que se distribuem desde o México até o sul do Brasil e ilha da Trindade, citada por Winge como fóssil no Pleistoceno das cavernas calcáreas de Minas Gerais – *A. seniculus* (Linnaeus), um bugio ou guariba.

Subfamília Cebinae Mivart, 1865. Dois gêneros recentes: *Cebus* Erxleben, 1777 (capuchinhos, sapajus, caís, etc.) e *Saimiri* Vogit, 1831 (saimiris, titis, etc.).

Uma forma fóssil no Mioceno superior de La Venta, Colômbia, *Neosaimiri* Stirton, 1951 (*N. fieldsi* Stirton), baseada em parte de uma mandíbula com dentes, lembra, sob alguns aspectos estruturais de sua sínfise mandibular e de seus dentes inferiores, o atual *Saimiri,* mas seus pré-molares assemelham-se muito aos de *Callithrix.*

Subfamília Pithecinae Mivart, 1865. Compreende os atuais *Cacajao* Lesson, 1840 (saquis) e *Pithecia* Desmarest, 1804 (também saquis), das Guianas e bacia amazônica.

A única forma fóssil, extinta, ligável a esta subfamília, é *Cebupithecia* Stirton & Savage, 3950 (*C. sarmientoi* Stirton & Savage), fundada sobre restos fragmentários de um esqueleto, inclusive crânio e mandíbula, com dentes, descobertos no Mioceno superior de La Venta, Huila, Colômbia. Este gênero é mais progressivo que *Pithecia* e *Cacajao,* na maior redução de seus molares posteriores (M_3^3, quase vestigiais, não podendo, pois, ser considerado como originário dos gêneros recentes (Fig. 178).

Subfamília Atelinae Miller, 1924. São os macacos-aranha (coatás e miriquis) e os macacos lanosos ou barrigudos (maricamicos) atuais. O gênero tipo é *Ateies* E. Géoffroy, 1806, os macacos-aranha, propriamente ditos, ou coatás, da região Neotropical americana (México até a bacia amazônica). *Brachyteles* Spix, 1823, que inclui os atuais macacos-aranha peludos ou miriquis, do Brasil de sudeste, tem uma espécie supostamente extinta – *B. brasiliensis* (Lund) – no Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais, que talvez seja sinónima da espécie viva, *B. arachnoides* (E. Géoffroy), habitante da mesma região.

O outro gênero é *Lagothrix* E. Géoffroy, 1812, a que se ligam diversas espécies recentes de toda a região

sul-americana que compreende a bacia amazônica. São os "barrigudos" ou maricamicos.

Subfamília Aotinae Elliot, 1913. Tipo: *Aotes* Humboldt, 1811, a que pertencem os "macacos da noite" ou "macacos-coruja", distribuídos por diversas espécies da região tropical sul-americana (Guianas, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru e Brasil setentrional), sem registro paleontológico. O outro gênero, *Callicebus* Thomas, 1903, talvez separável em subfamília própria, contém diversas espécies, quase todas da bacia amazônica. Entre as espécies atuais, *C. personatus* (E. Géoffroy) é citada por Winge (1896) como fóssil nas cavernas calcáreas de Minas Gerais (Pleistoceno superior ou Lujanense). A falta de um trabalho estratigráfico cuidadoso deixa dúvidas quanto à presença de espécies recentes, de que restos esqueletais foram coletados por Lund naquelas cavernas, no Pleistoceno das mesmas cavernas.

Subfamília Callimiconinae Thomas, 1913 (= Callimicinae Paula Couto, 1953). Tipo e único participante: *Callimico* Miranda Ribeiro, 1911, com uma espécie — *C. goeldi* (Thomas) — o "marmosete" de Goeldi ou "macaco das tabocas", do Brasil ocidental e Peru oriental, na região que compreende as cabeceiras do Amazonas e de seus tributários regionais.

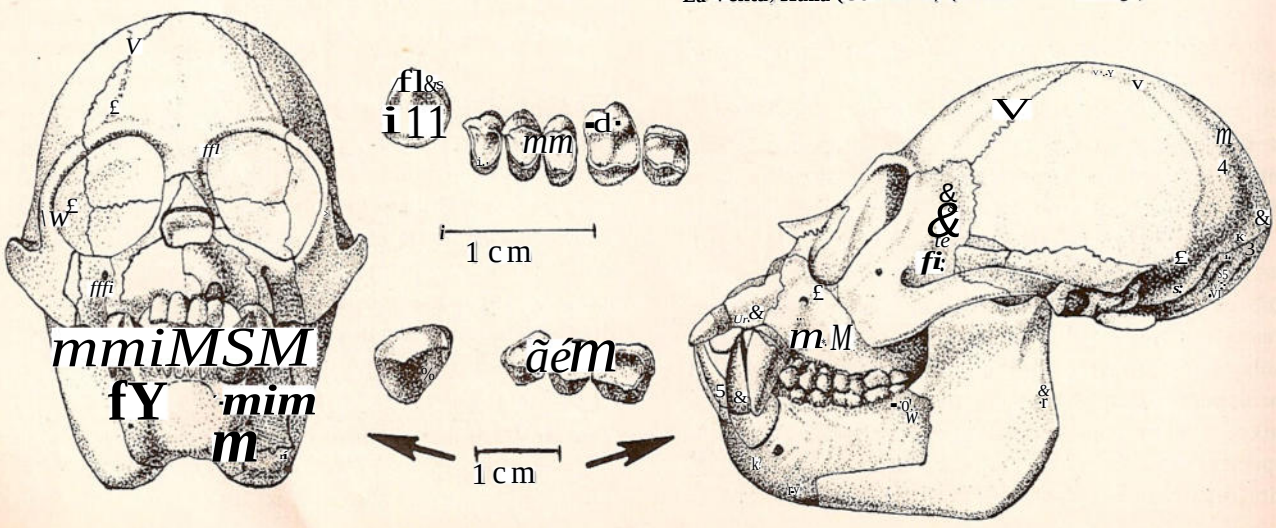
Ceboidea incertae-sedis. Um fragmento mandibular, com os dois últimos molares preservados, do Pleistoceno ou sub-Recente de Long Mile Cave, Trelawney Parish, Jamaica, Antilhas britânicas, do gênero *Xenothrix* Williams & Koopman, 1952 (*X. mcgregori* Williams & Koopman) é de situação sistemática duvidosa, entre os cebóides. Sua fórmula dentária inferior é idêntica à dos Callithricidae (2 I, 1 C, 3 P, 2 M), mas seu tamanho não é tão pequeno quanto o das formas atuais da mesma família e sua mandíbula é relativamente pesada, com ângulo expandido como em *Callicebus*. Seus caracteres estruturais, principalmente no que concerne aos dentes, são intermediários entre os dos Cebidae e os dos Callithricidae, a tal ponto que se torna difícil decidir sobre sua verdadeira posição sistemática entre os cebóides, lembrando o caso do atual *Callimico* Miranda Ribeiro, 1911, cuja estrutura dentária coincide, em linhas gerais, com a dos Callithricidae, mas cuja fórmula dentária é idêntica à dos Cebidae. Baseado no estudo das formas fósseis colombianas, Stirton (1951) sugeriu que a separação dos marmosetes e tamarinos numa família (Callithricidae) distinta da dos Cebidae tende a obscurecer suas verdadeiras afinidades, com o que concordam Williams & Koopman (1952), em vista do acima exposto.

Outros diversos gêneros e espécies, fundados por Ameghino sobre restos fragmentários e escassos, do Terciário (Santacruzense e Colhueuapiense) da Patagônia, são muito duvidosos, podendo, inclusive, ter pertencido a grupos sistemáticos muito diversos.

Família Callithricidae Thomas, 1903. Fórmula dentária: 2/2 I, 1/1 C, 3/3 P, 2/2 M. Canino muito proeminente; pré-molares superiores mais largos que longos; molares superiores tritubercolares (hipocone ausente ou muito reduzido), com protocone em *V*; molares inferiores de quatro cúspides (protocônido e metacônido mais altos que hipocônido e entocônido). Falanges terminais (exceto a do hallux) armadas de garras. Cauda mais longa que o corpo, não preênsil.

Dois gêneros recentes: *Callithrix* Erxleben, 1777 (marmosetes) (Fig. *111-E*) e *Leontocebus* Wagner, 1839 (tamarinos).

Fig. 178 – *Cebupithecia sarmientoi* Stirton & Savage. Crânio e mandíbula restaurados, vistos de frente e de perfil. Mioceno de La Venta, Huila (Colômbia) (de Stirton & Savage).



Um gênero do Oligoceno superior (Colhueuapiense) de Gaiman, Chubut, Patagônia, *Dolichocebus* J. Kraglievich, 1951 *(D. gaimanensis* J. Kraglievich), é duvidosamente atribuído a esta família. É um cebóide de tamanho médio, a julgar pelo crânio, semelhante aos de *Aotes, Saimiri* e *Callicebus,* mas proporcionalmente mais longo e mais estreito, com caixa craniana bem elevada. Fórmula dentária superior como nos Callithricidae modernos.

A espécie atual, *Callithrix penicillata* (E. Géoffroy), é citada por Winge como presente no Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais.

Branisella Hoffstetter, 1969, com uma espécie extinta, *B. boliviana* Hoffstetter, 1969, fundada sobre uma maxila esquerda com os P^4 – M^2 e parte dos P^{2-3} preservados, do Oligoceno inferior de Salla, Bolívia, revela estrutura dentária de tipo mais primitivo que os dos cebóides modernos, parecendo aproximar-se mais dos da família Callithricidae. *Branisella* pode ter derivado, segundo Hoffstetter, dos Omomyidae (Prosimii) do Eoceno africano, por migração transatlântica, num tempo em que a largura do oceano Atlântico teria sido bem menor que a de hoje. Hoffstetter salienta o fato de que os roedores Caviomorpha mais antigos (presentes também em Salta) são da mesma idade (Oligoceno inferior), na América do Sul, tendo sido admitidos também como possíveis descendentes de roedores do Terciário inferior da África (Phiomorpha, de afinidades "histricomorfas"). *Branisella* pode ter sido um cebóide primitivo ou um prossímio em vias de diferenciação.

Superfamília Cercopithecoidea. Crânio com intumescências e cristas ósseas nítidas, rostro saliente, às vezes alongado. Fórmula dentária: 2/2 I, 1/1 C, 2/2 P, 3/3 M x 2 = 32 dentes, sendo os pré-molares bicúspides e os molares tetracuspidados, tanto os superiores como os inferiores, os últimos com as cúspides frequentemente unidas no sentido transversal, duas a duas, por uma crista (lofodontia). M_3 com talonido e hipoconulido. Geralmente quadrúpedes, com mãos e pés plantígrados. Cauda comumente longa.

A este grupo pertencem os atuais macacos, babuínos, mandris, langures, etc., do Antigo Continente.

Família Cercopithecidae. Família única, com representantes fósseis conhecidos a partir do Plioceno ao Recente, na África e na Eurásia.

Subfamília Cercopithecinae. Face relativamente curta. Tem por tipo o gênero *Cercopithecus* Brunnich, 1772, da fauna atual da África (macacos africanos comuns). Os gêneros fósseis conhecidos são *Macaca* Lacépède, 1799, ainda vivo, em Gibraltar, África setentrional, Ásia meridional, Índias orientais, Filipinas e Japão, com espécies fósseis conhecidas no Plioceno e Pleistoceno da Europa e Ásia, *Cercopithecus,* conhecido desde o Plioceno médio da Índia, *Simopithecus* Andrews, 1916, do Plioceno superior ou Pleistoceno inferior de Homa Mountain, margem ocidental do lago Nianza, África (*S. oswaldi* Andrews), *Parapapio* Jones, *1937, Dinopithecus* Broom, 1936, do Pleistoceno de Sterkfontein, África meridional, o primeiro dos quais muito afim com o atual *Papio* Erxleben, 1777 (babuínos), conhecido desde o Pleistoceno, e o segundo do tamanho de um gorila, embora menos pesado que este, e *Gorgopithecus* Broom & Robinson, 1949, do jazigo pleistocênico de Kromdaai, Transvaal, cujos dentes e crânio se assemelham particularmente aos de *Papio,* tendo, porém, o crânio, caixa cerebral mais volumosa, rostro mais curto, ossos nasais dispostos em arcada e maxila com enorme depressão lateral (*G. major* Broom & Robinson) (Fig. 179).

Subfamília Colobinae. Esta subfamília, recente, na Ásia (langures) e África (guerezas), tem representação paleontológica ainda mais reduzida que a supraconsiderada. Seu representante fóssil extinto mais antigo é *Mesopithecus* Wagner, 1839, de que se conhece o esqueleto quase completo, procedente do Plioceno inferior de Piquermi, Ática, Grécia *(M. pentelici* Wagner) (Fig. 180). O gênero ocorre também no Plioceno da Macedônia, Salônica, Hungria, Rússia meridional, Tcheco-Eslováquia e Pérsia, tendo sido assinalado, outrossim, no Mioceno inferior de Quénia, África. Seu crânio e dentes assemelham-se sobretudo aos do atual *Presbytis* Eschscholtz, 1831, da Ásia meridional e Indonésia, conhecido desde o Plioceno da Lídia, mas o esqueleto, que é mais robusto, concorda melhor com o de *Macaca.* Os caninos são bem mais curtos nos machos. É o macaco fóssil melhor conhecido. *Lybipithecus* Stromer, 1913, é representado por um crânio incompleto com dentes; fóssil no Plioceno

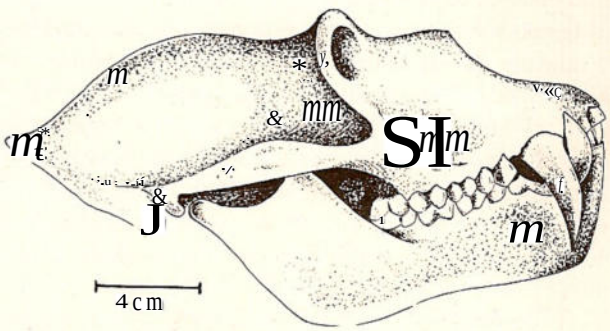


Fig. 179 – *Gorgopithecus major* (Broom). Crânio e mandíbula, com as partes posteriores restauradas (de Broom & Robinson).

médio, de Wadi Natrun, Egito, provido de forte cristã sagital e rostro alongado, como o dos babuínos; seus molares são relativamente pequenos, quadrangulares. *Dolichopithecus* Depéret, 1889, descoberto no Plioceno da França e extinto segundo parece, no Pleistoceno inferior (Vilafranquianense) da Europa, assemelha-se, também, por seu crânio, ao atual *Presbytis*, mas seu rostro é bem mais alongado e seus membros locomotores mais curtos e mais robustos.

Subfamília incerta. Um gênero do Oligoceno inferior do Egito *Moeripithecus* Schlosser, 1911, representado por um fragmento mandibular, com dois molares, aparentemente bilofodontes, é duvidosamente considerado como um Cercopithecoidea.

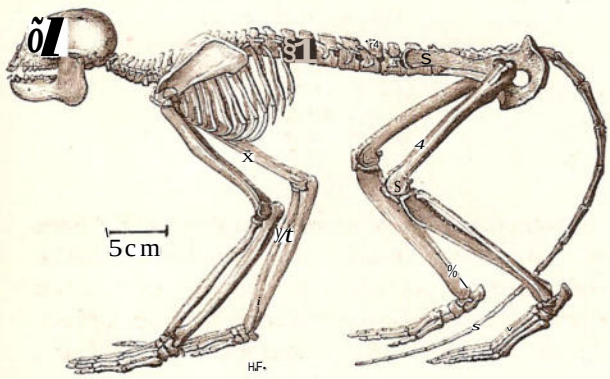


Fig. 180 – *Mesopithecus penteliciWagnei*. Esqueleto de indivíduo fêmea, restaurado. Mioceno superior de Piquermi, Grécia (de Gaudry).

Superfamília Hominoidea. Nesta superfamília, também dita dos Anthropomorpha, classificam-se os símios antropóides, todos do Antigo Continente, e o Homem, tidos como representantes de linhas filéticas colaterais, descendentes de tronco ancestral comum, cuja situação, no tempo e no espaço, ainda está para ser determinada. A unidade da estrutura anatômica dos Hominoidea é incontestável, como também o é a diferença que existe entre os símios e o Homem, no que diz respeito a particularidades morfológicas e intelectuais, que permitiram ao último atingir a situação ímpar que ocupa no reino animal e que impuseram a separação de símios e Homem em famílias distintas, cuja fórmula dentária comum é 2/21, 1/1 C, 2/2 P, 3/3 M x 2 = 32 dentes.

Duas famílias são, desde logo, distinguíveis: Pongidae, a que se ligam os gibões, chimpanzés, orangotangos, gorila e seus mais próximos afins extintos, e Hominidae, em que se classifica o Homem, às quais se acrescenta, geralmente, uma terceira família, extinta, Parapithecidae.

Recentes descobertas e estudos em relação ao gênero extinto *Oreopithecus*, parecem justificar, pelo menos provisoriamente, sua separação numa família à parte, Oreopithecidae.

Família Parapithecidae. Um só gênero, extinto, *Parapithecus* Schlosser, 1911, do Oligoceno inferior do Fayum egípcio, a que pertence a espécie *P. fraasi* Schlosser que era um primata de pequeno tamanho, conhecido por sua mandíbula, com todos os dentes preservados. Os dois ramos mandibulares, não soldados na sínfise, abrem-se, posterionnente em amplo *V*, *o* que indica um crânio de boa largura interglenoideana, de capacidade cerebral relativamente grande. Sua dentição é muito especializada, sendo difícil a distinção entre os incisivos, caninos e pré-molares, com base na estrutura dos cinco dentes anteriores aos molares. Sua fórmula dentária inferior talvez seja 1 I, 1 C, 3 P, 3 M. Estes fatos e mais o estudo da estrutura dos molares deixam margem a dúvida quanto à verdadeira posição sistemática desta forma de caracteres arcaicos demais para um primata (Fig. 181-4).

Família Pongidae Elliot, 1913. Pré-molares curtos e bicúspides. Molares tetracuspidados, com alternância entre as cúspides internas e externas. Crânio provido de cristã ocipital e lambdóide, rostro pronunciadamente saliente, com pré-maxila distinta. Forame magno deslocado para a frente, sem atingir completamente a bas? do crânio. Cauda ausente. Membros locomotores anteriores adaptados à braquiação, mais longos que os posteriores, sendo estes, às vezes, os únicos a tocar o solo na marcha, com o corpo mais ou menos inclinado para a frente; o polegar tende a se reduzir, sendo o hallux também oposto e o pé preênsil. Placa simiana presente na sínfise mandibular, resultante da incurvação do ramo horizontal da mandíbula. Diastema entre o canino e os pré-molares.

Subfamília Hylobatinae Gill, 1872. Os primatas desta subfamília têm os braços notavelmente alongados, a tal ponto que mesmo quando o animal se coloca em posição erecta, as pontas de seus dedos tocam o solo. O crânio não tem *erista sagital, sendo o seu rostro apenas pouco avançado; órbitas salientadas lateralmente. Molares superiores com hipocone reduzido, salientando-se as cúspides do trigono.

Compreende os atuais *Hylobates* Illiger, 1811 (gibões) (Fig. 181-D) e *Symphalangus* Gloger, 1841 (gibões siameses), além de algumas formas fósseis, distribuídas pelo gêneros *Propliopithecus* Schlosser, 1911, do Oligoceno inferior do Egito (*P. haekeli* Schlosser, conhecida por um ramo mandibular, com dentes, do tamanho de um pequeno gibão) (Fig. 181-5), *Limnopithecus* Hopwood, 1933, do Mioceno inferior da África (*L. legetet*

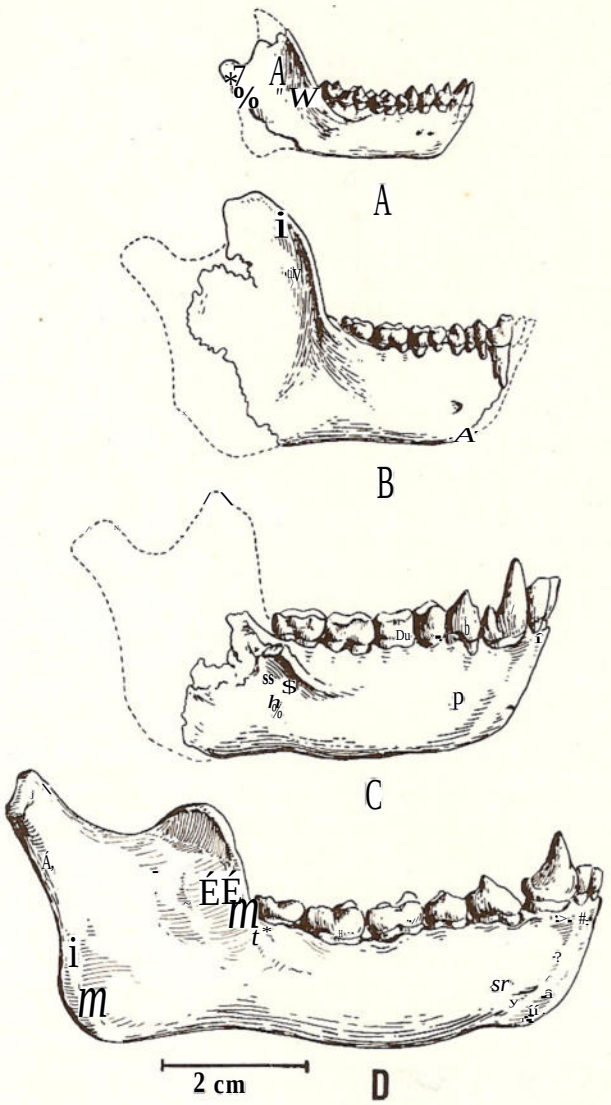


Fig. 181 – Mandíbulas de *(A) Parapithecus* Schiosser, do Oligoceno inferior do Egito, (5), *Propliopithecus* Schiosser, idem, (O *Pliopithecus* Gervais, do Mio-Plioceno do Egito e Europa, *(D) Hylobates* Illiger, o moderno gibão (segundo W.K. Gregory).

Hopwood, definida principalmente por seus dentes inferiores, de Quénia; *L. macinnesi* Le Gros Clark & Leakey, baseada em dentaduras superior e inferior e restos esqueletais, da ilha de Rusinga) (Fig. 182), *Pliopithecus* Gervais, 1849 (*P\ antiquus* Gervais, etc.), conhecido por diversos restos, inclusive por seus dentes superiores e inferiores, do Mioceno inferior do Egito e do Mioceno médio ao Plioceno inferior da Europa (Figs. 181-C, 183 e 184), e *Paidopithex* Pohlig, 1895 *(P. rhenanus* Pohlig), baseado num fémur isolado, semelhante ao de um gibão, embora de menor tamanho que os dos gibões modernos, procedente das formações do Mioceno superior ou Plioceno inferior de Eppelsheim, Alemanha.

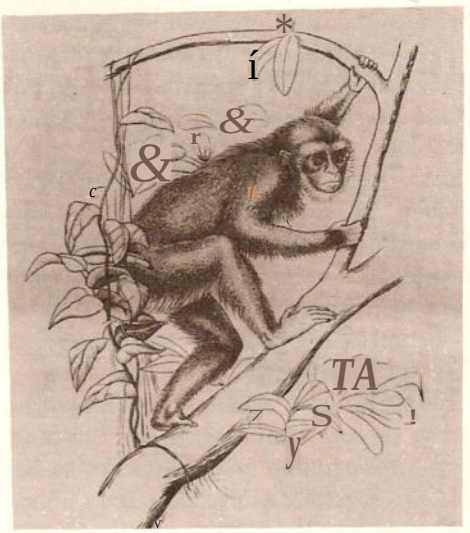


Fig. 182 – Representação aproximada do aspecto geral dos pequenos símios antropóides primitivos (exemplo, *Limnopithecus* Hopwood, do Mioceno inferior, de aspecto um tanto semelhante ao dos gibões modernos). Este gênero, diferentemente dos gibões, não apresentava, porém, o extremo alongamento dos membros locomotores, especialização própria aos hábitos de braquiação (de Le Gros Clark).

Subfamília Dryopithecinae Gregory & Hellman, 1939. Grupo de validade duvidosa, visto que as afinidades dos diversos gêneros nele classificados, não só entre si, como com os demais pongídeos, são pouco conhecidas. Uma revisão cuidadosa é necessária, para definir a verdadeira situação sistemática do grupo.

Os gêneros desta subfamília são conhecidos apenas na base de fragmentos maxilares ou mandibulares com dentes, e dentes isolados, com exceção de *Dryopithecus* Lartet (= *Proconsul* Hopwood), de que se conhecem grande parte do crânio, a mandíbula, o sistema dentário e restos de diversos outros elementos esqueletais. A despeito de alguns caracteres que lembram os Cercopithecoidea, os membros deste grupo aproximam-se indubitavelmente mais da subfamília Ponginae, a despeito de sua menor especialização relativamente aos constituintes desta subfamília recente.

O gênero mais antigo do grupo é *Dryopithecus* Lartet (= *Proconsul) (D. africanus, D. nyanzae*), do Mioceno inferior de Quénia (ilha de Rusinga), África, conhecido na base dos elementos supracitados. Seu crânio é de rostro muito prognata, ossos nasais largos, como nos gibões, e narinas recuadas, como nos cercopitecóides. A par com estes caracteres primitivos, a redução da pré-maxila e a presença de uma fossa canina constituem características mais avançadas. As órbitas, baixas e retangulares, não são encimadas por saliência supra-orbitária, o que dá à face aspecto hominídeo, de natureza puramente secundária. A mandíbula, nitidamente simiesca, não apresenta a placa característica dos símios, fato que demonstra ser

tal estrutura sinfisiária de aquisição relativamente tardia entre os símios atuais. Dos pré-molares, superiores, o primeiro é constituído por uma cúspide mesial, pontuda, sendo o outro bicúspide; nos molares, o trigono é bem desenhado, com suas três cúspides unidas entre si por cristãs, duas a duas, e o hipocone é bem desenvolvido, havendo ainda forte cíngulo basal interno. O canino inferior é muito desenvolvido, sendo o pré-molar anterior unicuspidado e cortante; nos molares, o hipoconulido é muito bem desenvolvido (Figs. 185, *186-A* e 187). O gênero é também representado no Mioceno médio e superior da Europa e Plioceno da índia.

Ele poderia ter dado origem ao chimpanzé, por um lado, a partir de suas espécies de menor tamanho, e ao gorila, por outro, partindo de suas espécies de tamanho avantajado. Era adaptado à marcha em terra firme, não à braquiação nas árvores.

O Plioceno inferior da índia já nos deu a conhecer pelo menos quatro gêneros de pongídeos, classificáveis nesta complexa subfamília: *Sivapithecus* Pilgrim, 1927, *Hylopithecus* Pilgrim, 1915, *Sugrivapithecus* Lewis, 1934, e *Bramapithecus* Lewis, 1934, conhecidos por fragmentos maxilares e mandibulares com dentes, em que alguns autores apontaram características hominídeas, mas que são, sem dúvida, de pongídeos. Em *Sivapithecus*, os dentes superiores assemelham-se muito aos de *Dtyopithecus* (= *Pvoconsul*) sendo porém desprovidos de cíngulo interno. Além do material descoberto na índia, um molar superior, procedente da ilha de Rusinga, Quénia, África, foi também atribuído a este gênero, constituindo uma espécie diversa das espécies asiáticas.



Fig. 183 – *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* Zapfe & Hiirzeler. Restauração do esqueleto (segundo Zapfe).

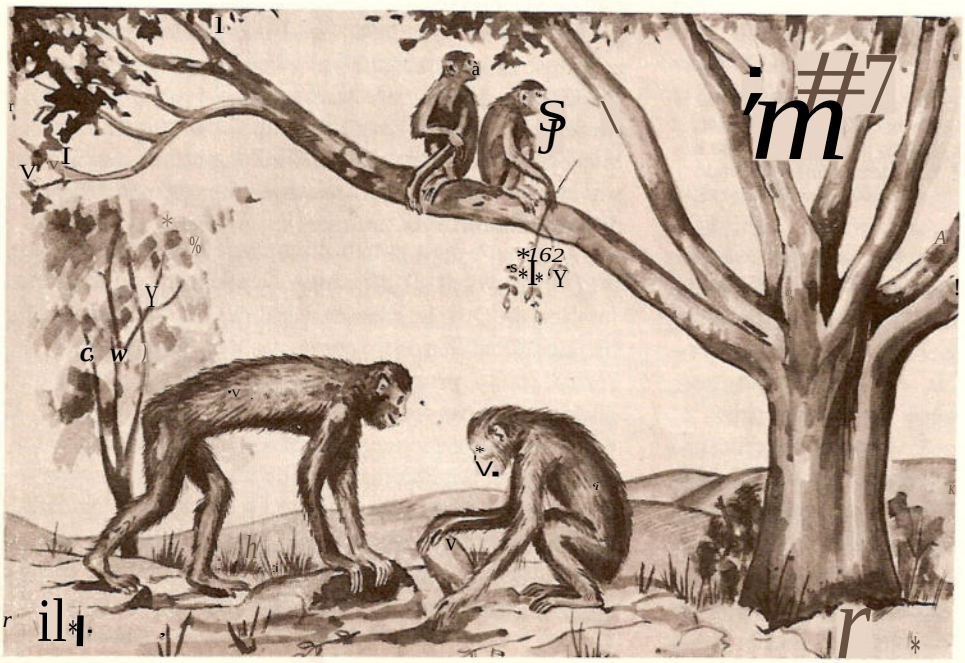


Fig. 184 – *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* Zapfe & Hiirzeler. Restauração e biótipo (segundo Zapfe).

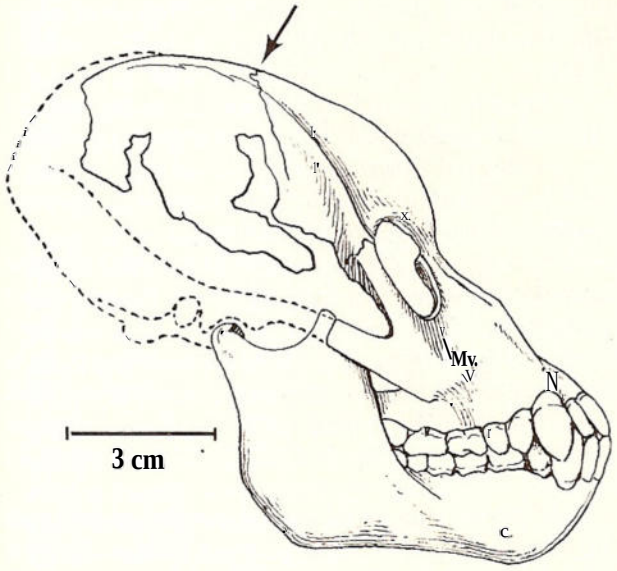


Fig. 185 – *Dryopithecus* (= *Proconsul*) *africanus*. Crânio (incompleto) e mandíbula, de perfil. A flecha indica a posição do bregma. Mioceno inferior de Quénia (África) (segundo Le Gros Clark & Leakey).

Em *Bramapithecus*, os molares são de estrutura complicada pela presença de cúspides e sulcos secundários. Em *Sugrivapithecus*, a dentição inferior é em série contínua, sem diastema, com molares estreitos.

Hispanopithecus e *Rahonapithecus* Crusafont-Pairó & Hurzeler, 1961, baseados em dentes isolados e fragmentos mandibulares com dentes, do Plioceno da Espanha, são apontados como vizinhos de *Sivapithecus*; seus pré-molares inferiores são heteromorfos (o pré-molar anterior é setorial, o último é molariforme).

Um gênero do Plioceno superior ou Pleistoceno inferior da índia, *Ramapithecus* Lewis, 1924, é conhecido por um fragmento maxilar, com quatro dentes, embora conservem caracteres pitecóides, se aproximam mais dos hominídeos do que dos demais pongídeos. Tanto este gênero, como *Kenyapithecus* Leakey, 1962 (*K. wickeri* Leakey), o último do Plioceno inferior ou do Mioceno mais superior de Quénia, África, conhecido por dois fragmentos maxilares de fossa canina bem definida, com dentes, e um molar inferior de um só indivíduo, provavelmente fêmea, sendo os caninos superiores pequenos e implantados verticalmente e os molares de coroa baixa, talvez estejam próximos da linha ancestral do homem, em que alguns autores (Simons, 1961, relativamente a *Ramapithecus*, por exemplo) os colocam.

Subfamília Ponginae Allen, 1925. Nesta subfamília classificam-se os atuais *Pongo* Lacépède, 1799 (orangotango), *Pan*, Oken, 1816 chimpanzé (Fig. 186-i?) e *Gorilla* Géoffroy, 1852 (gorila), não conhecidos no estado fóssil. O único gênero fóssil extinto ligado a este grupo é *Gigantopithecus* Koenigswald, 1939 (= *Giganthropus* Weinert, 1949), do Pleistoceno da China, o qual, quando conhecido apenas por seus molares isolados, chegou a ser considerado como um hominídeo gigante. A descoberta posterior de mandíbulas e dentições mais ou menos completas parece afastá-lo claramente dos hominídeos, para aproximá-lo dos pongídeos. Simpson prefere considerá-lo como uma especialização terminal, não muito próxima de qualquer forma viva.

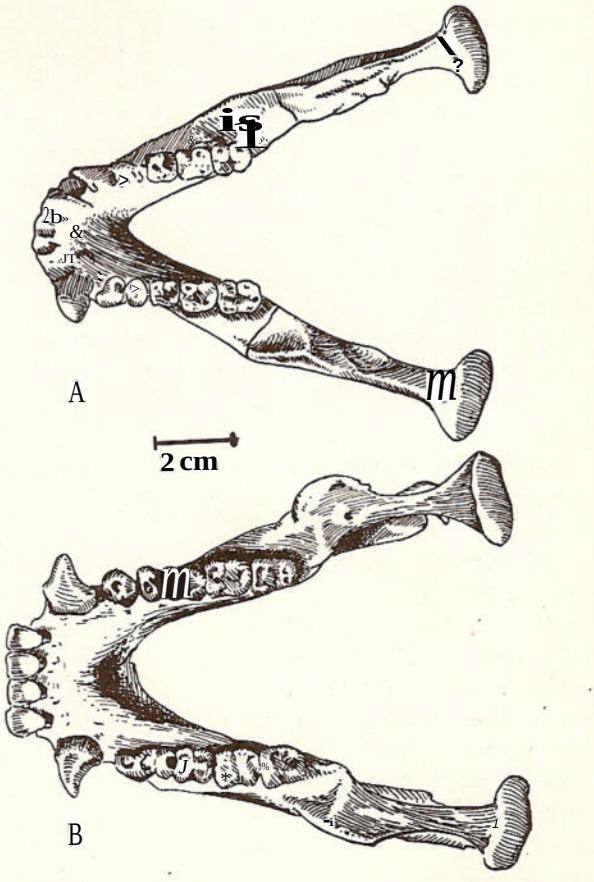


Fig. 186 – Mandíbulas de *Dryopithecus* (= *Proconsul*) macaco do Mioceno inferior da África (*A*), e de *Pan* Oken, chimpanzé, atual (*B*), vistas de cima. A extremidade anterior da mandíbula é mais estreita em *A*, correspondente a isto o tamanho menor dos dentes incisivos e sendo a "placa simiesca", característica dos grandes símios atuais, ainda ausente (segundo Le Gros Clark).

Algumas formas duvidosas, do Eoceno superior de Burma (*Pondaungia* Pilgrim, 1927, e *Amphipithecus* Colbert, 1937) e do Mioceno inferior de Quénia (*Xenopithecus* Hopwood, 1933), são tidas por Simpson (1945) como possíveis pongídeos de afinidades incertas.

Família Oreopithecidae. Fórmula dentária como nos Pongidae e Hominidae: 2/2 I, 1/1 C, 2/2 P, 3/3 M x 2 =

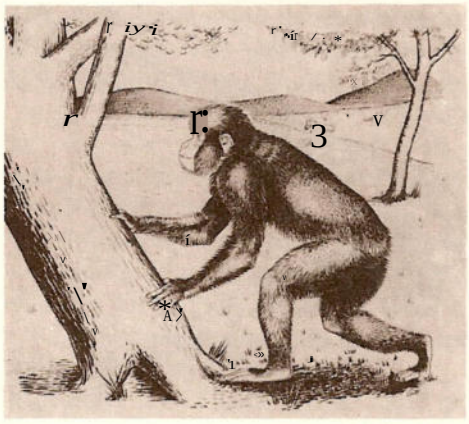


Fig. 187 – Representação aproximada de um macaco fóssil, *Dryopithecus* Lartet, do Mioceno inferior da África, cuja morfologia dentária sugere uma aproximação aos grandes símios modernos (particularmente o chimpanzé), sendo as proporções e grande parte dos detalhes estruturais dos membros locomotores aproximados dos dos símios Hominoides (de Gros Clark).

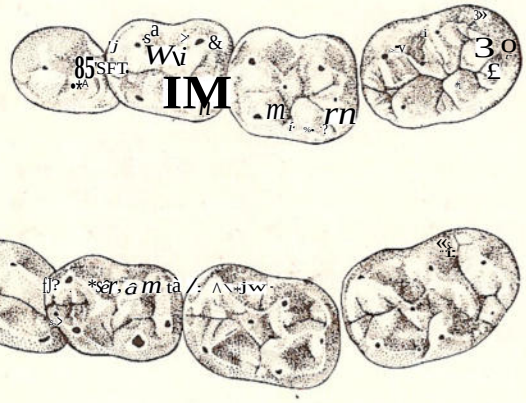


Fig. 188 – Ao alto, *Oreopithecus bambolii* Gervais; embaixo, *Apidium phiomense*. $P_4 - M_{1-3}$, em comparação (de Simons).

32 dentes, em série contínua, sem diastema. Ortodontia presente. Incisivos superiores cinzeliformes, os inferiores espatuliformes. Molariformes claramente bunodontes, sendo os M_1^1 os menores e os M_3^3 os maiores da série, os superiores grosseiramente quadráticos, tetracuspidados, com crista oblíqua e um sulco longitudinal, mediano, e cíngulo basal, os inferiores quadrangulares alongados, com hipoconulido presente, formando grande talonido no M_3. Os caninos pouco se destacam do nível dos demais dentes. O último pré-molar inferior é menos molariforme que os de *Dryopithecus* e *Pliopithecus* miocênicos, sendo o anterior mais curto que o posterior, ambos dotados de curto talonido (Fig. 188). O rostro é bem mais curto que em todos os outros hominoides não hominídeos. Os braços são relativamente longos. O pélvis é largo.

O tipo do grupo é *Oreopithecus* Gervais, 1872, do Mioceno superior ou Plioceno inferior da Itália e Bessarábia.

Uma das descobertas mais fascinantes, feitas ultimamente, no campo da Paleontologia dos mamíferos, foi a do esqueleto de *Oreopithecus*, ocorrida nas minas de linhito de Grosseto, Toscana (Itália), coletado e estudado pelo paleontólogo suíço Hurzeler.

Não há mais dúvida de que, por diversos de seus caracteres dentários e osteológicos, *Oreopithecus* seja um hominóide, não um cercopitecóide, sendo, além disso, entre os hominoides não hominídeos, o que mais se aproxima destes últimos, entre os quais Hurzeler (1958, 1959), Boné (1959) e outros preferem classificá-lo, muito embora sem o colocar na linha de ascendência do homem moderno.

O estudo dos dentes superiores do espécime do British Museum (Natural History), feito por Butler & Mills (1959), revelou que *Oreopithecus* não é nem um Cercopithecoidea, nem um Pongidae e, ainda menos, um Hominidae, mas participa dum ramo independente do tronco hominóide primitivo. Seus dentes molariformes revelam maiores afinidades com os Pongidae (*Dryopithecus*, por exemplo), não admitindo a teoria de próxima afinidade com o homem. O encurtamento de sua face e a redução de seus caninos são interpretados por estes autores como resultantes de evolução paralela ou convergente, em relação aos hominídeos.

Simpson (1964) esposa mais ou menos a mesma idéia. Admite que a dentição de *Oreopithecus* seja extremamente distintiva, mas acrescenta que suas diferenças em relação às dentições dos pongídeos e hominídeos, são maiores que as existentes entre os pongídeos e hominídeos modernos. Sua morfologia dentária é decididamente não hominídea. Além disto, algumas formas fósseis conhecidas, aproximadamente contemporâneas de *Oreopithecus*, como *Ramapithecus* e *Kenyapithecus*, são dotadas de dentição mais semelhante à dos hominídeos que o gênero em consideração. As peculiaridades ou especializações dentárias de *Oreopithecus* são já presentes num gênero do Oligoceno inferior do Egito, *Apidium* Osborn, 1918, participante da mesma família, segundo Simons (1960a) e o próprio Simpson (*op. cit.*).

Nenhum Anthropoidea foi seguramente identificado antes do Oligoceno inferior. A comparação de todos os Anthropoidea conhecidos com ancestrais prossimianos primitivos concebíveis, sugere fortemente que o filo ancestral dos antropóides em geral, e dos hominoides em particular, não apresentou as peculiaridades observadas na dentição de *Apidium*, acentuadas na de *Oreopithecus*.

Simpson e outros autores vêem nestes fatos uma indicação de que a linha filética que levou a *Oreopithecus* estava já definida nas proximidades da base da diferenciação hominóide, e que as diferenças dentárias que

apresenta em relação aos pongídeos e hominídeos, não são, em seu conjunto, primitivas, mas divergem em grande parte da linha ancestral destes grupos.

Assim, a classificação de *Oreopithecus* e seu próximo afim e possível ancestral, *Apidium*, numa família à parte (Oreopithecidae) é perfeitamente lógica.

Apidium, do Oligoceno inferior do Fayum, Egito, é conhecido apenas por um fragmento mandibular, com o último pré-molar e os três molares preservados, o M_3 em vias de irromper. Classificado primeiramente como um Cercopithecoidea (Cynomorpha) primitivo, depois foi considerado por Hiirzeler como um ungulado primitivo, do grupo dos Condylarthra, corroborado por Piveteau (1957). Simons (1960) mostrou, porém, suas íntimas afinidades com *Oreopithecus*, admitindo a possibilidade de uma relação, de ancestral para descendente, entre um e outro, e considerando como espantosa a semelhança entre estes dois gêneros, separados por um espaço de tempo de mais de vinte e cinco milhões de anos (do Oligoceno inferior até o Mioçeno superior). *Apidium* parece ser um primata de particular significação para a determinação do tempo de origem dos Oreopithecidae (Fig. 188). A despeito de fragmentários, os restos fósseis de Primates do Fayum, considerados em conjunto, indicam a possibilidade de que os Cercopithecoidea, Pongidae e Oreopithecidae já estavam separados, como filos distintos, no Oligoceno inferior.

Família Hominidae Gray, 1825. Nesta família agrupam-se não somente o homem (gênero *Homo* Linnaeus, 1758) propriamente dito, como uma série de formas, que embora não participantes do gênero *Homo*, são tidas por seus caracteres morfológicos como constituintes da cadeia filética que culminou no homem. Os gêneros desta família caracterizam-se por uma adaptação progressiva da coluna vertebral, bacia e membros posteriores à estação erecta e à marcha bípede. Nos membros anteriores, um tanto encurtados, o polegar é bem desenvolvido e a faculdade de preensão é completa. No crânio, o prognatismo é reduzido ao máximo e a pré-maxila, reduzida, solda-se à maxila; a cavidade encefálica expande-se ao máximo; a crista sagital, fraca, é presente apenas nas formas menos evoluídas; os côndilos ocipitais e o forame magno são mais avançados, colocando-se na base do crânio; a área nucal diminui de amplitude, com rebaixamento do ínio; a apófise mastóide desenvolve-se precocemente; a arcada dentária afeta contorno parabólico. Na mandíbula, o mento desenvolve-se. A dentição é em série contínua, fechada, sem diastema, sendo os caninos curtos, muito pouco salientes além do nível dos demais dentes; os pré-molares, bicúspides, são um tanto molariformes, principalmente os inferiores; os molares tendem a uma simplificação progressiva e à redução, em seu número, em detrimento dos M_3^3.

O mais antigo dos gêneros, ligados a esta família, é *Australopithecus* Dart, 1925, do Pleistoceno da África do Sul. O crânio e a mandíbula que serviram de base para o estabelecimento do gênero, pertencentes a um indivíduo juvenil, foram coletados nos tufos calcáreos de Taungs, ao norte de Kimberley, Becuanalandia, em 1925 (*Australopithecus africanus* Dart). Conserva-se apenas a parte anterior do crânio e da mandíbula, além de um molde natural da cavidade cerebral. Embora o rostro seja curto, o prognatismo ainda é bem acentuado, a maxila e mandíbula são relativamente robustas, mas outros caracteres morfológicos do crânio, e sobretudo a estrutura dentária, levaram Dart a admitir a inclusão desta forma fóssil entre os Hominidae, opinião contestada pela maioria dos paleontólogos e antropólogos que estudaram o assunto, de modo que o gênero acabou sendo classificado entre os Pongidae, numa subfamília particular (Australopithecinae). O aspecto humano do fóssil foi considerado como resultante de paralelismo ou convergência evolutiva, do mesmo modo como a maioria dos especialistas interpreta os caracteres hominídeos de *Oreopithecus*.

A partir da primeira descoberta, onze anos se passaram, sem que qualquer novidade aparecesse. Em 1936, com o recrudescimento dos trabalhos de exploração, novas descobertas de fósseis, ligados ao mesmo grupo começaram a ser feitas na mesma região e regiões vizinhas, do Transvaal. Primeiramente, foi descoberta uma porção de um crânio adulto, por Broom, cm Sterkfontein (*Australopithecus transvalensis* Broom) (Figs. 189 e 194), a noroeste de Taungs e proximidades de **Johannes-**

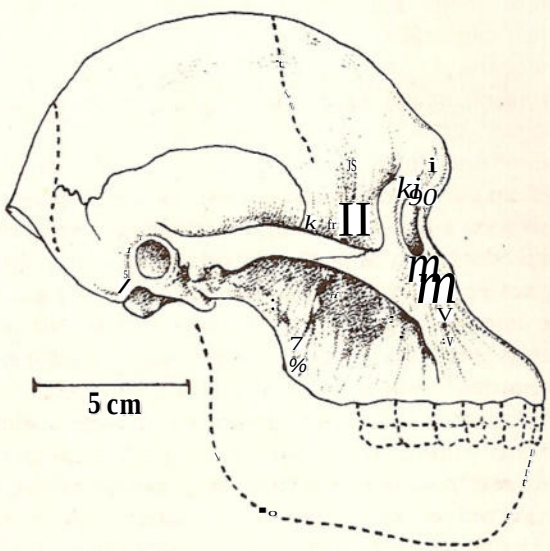


Fig. 189 – *Australopithecus* (*Plesianthropus*) *transvalensis* Broom. Crânio, de perfil, reconstituído. Pleistoceno de Sterkfontein (África) (segundo Broom & Robinson).

burg, semelhante à forma juvenil de Taungs, fóssil este que foi posteriormente tido como pertencente a um gênero distinto, *Plesianthropus* Broom, 1936. Ainda em Sterkfontein, numa brecha estalagmítica, foram achados em 1937, fragmentos cranianos, associados a dentes, vértebras, ossos pélvicos e fraementos de fémur e tíbia. Quase ao mesmo tempo, em Kromdaai, nas vizinhanças de Sterkfontein, se dava a descoberta de restos fósseis que Broom, em 1938, batizou como *Paranthropus (P. robustus* Broom). Outra descoberta, feita em 1947, na localidade de Swartkrans (crânio e mandíbula, com os dentes preservados, de tamanho avantajado), levou Broom a propor um novo nome específico *(P. crassidens)*. Em 1947 e 1948, nova descoberta, feita por Dart, em brechas ósseas de Makapansgat, ainda no Transvaal, a noroeste de Pretória, revelou a presença de outro representante do mesmo grupo (*Australopithecus prometheus* Dart). Em 1952, uma mandíbula com dentes, considerada humana, sob o nome genérico de *Telanthropus*, foi descoberta por Broom e Robinson, em Swartkrans, vizinhanças de Sterkfontein. Finalmente, em 1959, na garganta de Olduvai, Tanganica, África oriental, um crânio de aspecto hominídeo foi descoberto pela senhora Leakey, em associação com outros restos esqueletais (tíbia, etc.), ferramentas, lâminas de quartzo e partes de ossos de animais lascados, crânio este que L. S. B. Leakey ligou a um gênero particular, que denominou *Zinjanthropus*, o qual, segundo o próprio Leakey, apresenta claras semelhanças com *Australopithecus* (Z. *boisei* Leakey), embora, em sua opinião, não seja congenérico com este. Um aspecto particularmente interessante desta descoberta é o fato, até agora único, de que os restos em apreço foram achados no próprio local habitado por aquele hominídeo primitivo, constituindo a mais antiga descoberta de restos de um hominídeo num local de acampamento em espaço aberto, quando os ancestrais do homem, ainda desconhecedores do fogo, e provavelmente ainda não habitantes constantes das cavernas, levavam vida nómade, ao ar livre. Esta talvez seja a razão mais forte a que se possa ligar a falta de conservação de restos de hominídeos fósseis, primitivos, nos próprios lugares em que viveram, de modo que a grande maioria das descobertas anteriores, do mesmo tipo, consistem de partes esqueletais isoladas, frequentemente fragmentárias, carreadas por água corrente.

Robinson (1960), contestado por Leakey, analisando esta última descoberta, concluiu por considerar *Zinjanthropus* como indistinguível genericamente *de Paranthropus*, em cuja sinonímia o colocou.

Parece-nos que a tendência de grande número, senão da maioria dos autores modernos, é a de considerar todos estes nomes genéricos, relativos às descobertas feitas na África do Sul, pertinentes a este grupo, como ligáveis, em *sensu lato*, a um só gênero, de características primitivas, *Australopithecusy* cujas afinidades com o gênero *Homo* são das mais estreitas. Os últimos *Australopithecus*, quase certamente foram contemporâneos do homem primitivo propriamente dito, não podendo, portanto, ser considerados como ancestrais deste, embora seja de se admitir que *os Australopithecus* mais antigos ou algum gênero próximo, ainda desconhecido, possam ter constituído o tronco originário direto do gênero *Homo* (Simpson, 1964).



Fig. 190 – Crânio de um australopitecino fêmea, visto de frente. Caverna de Sterkfontein, Pleistoceno, África (segundo Broom).

Neste grupo dos australopitecos, o crânio é de caixa cerebral ainda pouco volumosa, rostro prognata, mandíbula robusta; os ossos nasais pouco se salientam (Figs. 191 e 192). As narinas apresentam características ora humanas, ora simiescas; a região frontal é de aspecto nitidamente humanóide; a cristã sagital é, às vezes, presente, embora fraca (*Paranthropus*), não se prolongando posteriormente em cristã nucal, o que a diferencia sobre-

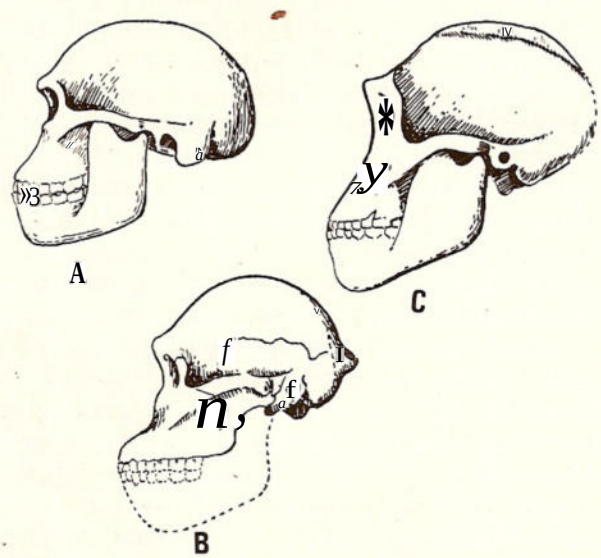


Fig. 191 – Norma lateral de crânio e mandíbulas de australopitecinos de três cavernas diferentes: *A*, Makapansgat; *B*, Sterkfontein; *C*, Swartkrans. Todos admitidos como de indivíduos femininos. Muito reduzidos. (segundo Watson).

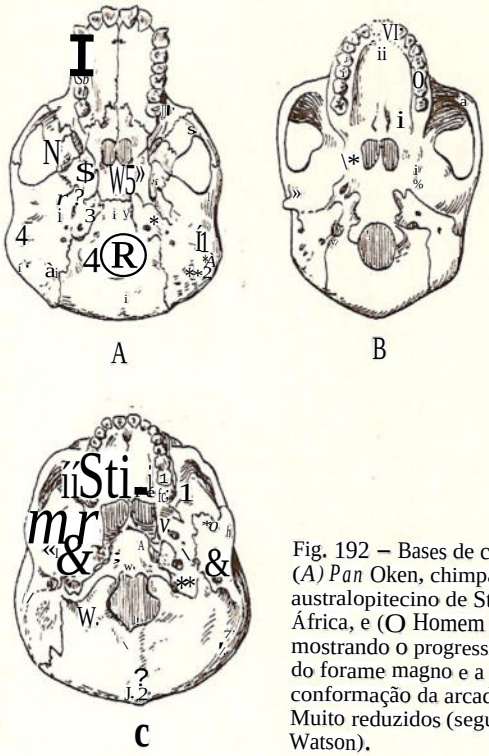


Fig. 192 – Bases de crânios de (*A*) *Pan* Oken, chimpanzé, (*B*) australopitecino de Sterkfontein, África, e (O Homem moderno, mostrando o progressivo avanço do forame magno e a diferente conformação da arcada dentária. Muito reduzidos (segundo Watson).

modo dos pongídeos; o forame magno e portanto os côndilos ocipitais, são mais avançados para a base do crânio que nos ponginos, o que implica numa postura mais erecta do corpo, para os australopitecos; o contorno das arcadas dentárias é regularmente parabólico, semelhante ao da arcada déntária humana, em contraste com a arcada em *U*, dos ponginos. Os dentes, a despeito de certos aspectos arcaicos que apresentam, e que são encontradiços também nos de alguns homens primitivos, mostram nítidas tendências para o tipo humano, inclusive os da dentição de leite, que contrastando com a dos símios, se aproxima da do homem moderno. As semelhanças de sua bacia pélvica (Fig. 193-5) com a bacia humana são particularmente nítidas, sendo as modificações em relação aos símios bem mais avançadas, e relacionadas com a aquisição de uma postura vertical quase perfeita e com a marcha bípede. Enfim, as características estruturais dos *Australopithecus (sensu lato)*, embora em parte, simiescas, demonstram suas estreitas afinidades com o Homem, de modo a definir, sem margem a dúvida, que sua verdadeira posição sistemática é entre os hominídeos, ao lado do *Homo*, não havendo razão para sua separação numa subfamília própria. Os australopitecos teriam vivido numa região árida e desértica, durante os tempos do Pleistoceno inferior e médio. De seu estudo se conclui que, antes que o cérebro tivesse atingido seu pleno desenvolvimento, os hominídeos já se distinguiam por sua postura erecta e marcha bípede e que a diferenciação apresentada pelo primeiro pré-molar inferior (bicúspide, como o do homem, não unicúspide e mais ou menos cónico, como o dos símios) é também muito antiga, no sentido da humanização (Fig. 194).

Um outro gênero, *Hemanthropus* Koenigswald, 1957, baseado em alguns dentes superiores e inferiores, adquiridos em drogarias da China, indicaria a presença de uma forma semelhante a *Paranthropus* no sul da China, o que, uma vez confirmado, alargaria os limites da distribuição dos australopitecos sobre ampla área do Antigo Continente.

O famoso *Pithecanthropus* Dubois, 1894, do Pleistoceno de Java, constitui outro capítulo da história dos hominídeos. O *Sinanthropus* Black, 1927, do Pleistoceno da China, é tido hoje, cremos que unanimemente, como sinónimo de *Pithecanthropus*.

A primeira descoberta relacionada com este gênero foi feita por Eugène Dubois, em 1891-92, num depósito

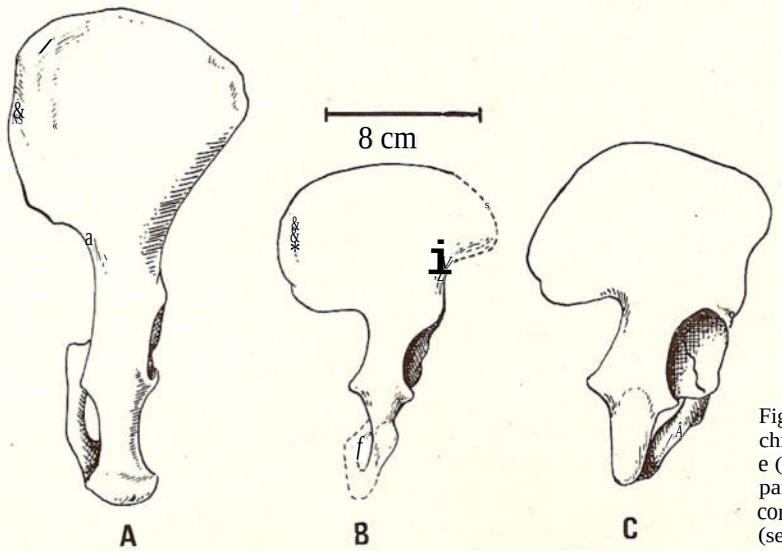


Fig. 193 – Lado direito do pélvis de (*A*) chimpanzé, comparado com (5), australopitecino, e (O, homem moderno. No pélvis fóssil (*B*), a parte frontal do ílio foi restaurada, em comparação com o que se conhece de outro espécime (segundo Le Gros Clark).

pleistocênico de Trinil, Java, ao norte do vulcão Lawou-Koukousan, sob diversas camadas de tufo vulcânico e de um leito de argila com restos vegetais, à margem do rio Solo. O depósito é de origem parcialmente fluvial e vulcânica, ocupando extensa área na região. A fauna fóssil que encerra, lembra a dos montes Siwaliks, na índia, sendo porém mais recente, provavelmente do Pleistoceno médio.

Os ossos do *Pithecanthropus* foram encontrados dispersos e em diversas ocasiões. Em 1891, encontrou-se a calota craniana; em 1892, a quinze metros do local do primeiro achado, descobriu-se o fémur e um molar e em outro ponto descobriu-se um pré-molar e um molar (Fig. 195).

Os restos em questão, que provavelmente pertenceram a um só indivíduo, depositaram-se a um tempo só, pois estavam encerrados num sedimento argiloso, contínuo, de idêntica composição mineralógica, e apresentam o mesmo teor em flúor.



Fig. 194 – Representação aproximada da aparência geral de *Australopithecus* Dart, do Pleistoceno da África. As proporções da maxila, mandíbula e caixa cerebral contrastam com os caracteres hominídeos da dentição e dos membros locomotores. O esqueleto das pernas e da cintura pélvica prova que o *Australopithecus* já adquirira postura erecta, distintiva dos Hominidae, embora ainda não tão perfeitamente quanto no Homem moderno (de Le Gros Clark).

A capacidade craniana do *Pithecanthropus* deveria ser aproximadamente de 850 a 950 centímetros cúbicos (a do gorila é de 600 centímetros cúbicos, sendo a do homem, com raras exceções, no mínimo, de 1000 centímetros cúbicos). A calota craniana, em seu conjunto lembra a do gibão, embora seja maior. As arcadas superciliares formam intumescência contínua, como uma viseira, análoga à dos chimpanzés e gibões. A fronte é mais fugidia que a do chimpanzé e o crânio não apresenta o menor sinal da crista sagital (Fig. 194).

Os dentes, de características um tanto simiescas, são dotados de fortes raízes divergentes.

O fémur, pelo contrário, é de forma completamente humana, sendo notável por sua perfeita retidão. A obliquidade de suas trabéculas ósseas, formando ângulo de 10° a 20° sobre o eixo da diáfise, deu motivo à conclusão de que o *Pithecanthropus* deveria ter um modo de locomoção que importaria em movimentos alternados de rotação e de extensão, com o emprego frequente da mão na marcha, segundo Dubois.

Depois desta descoberta, novas explorações, realizadas em Java a partir de 1936, por Koenigswald, puseram a descoberto outros restos que permitiram melhor conhecimento do *Pithecanthropus*, particularmente no que se refere ao crânio, mandíbula e sistema dentário, com o que Weidenreich pôde fazer uma reconstituição do esqueleto da cabeça.

A arcada dentária superior não apresenta o contorno parabólico, típico das espécies mais avançadas do gênero *Homo*, mas suas duas linhas laterais não são, tampouco, completamente paralelas, como nos ponginos, divergindo entre si posteriormente a partir do M^2. Curto diastema intercala-se às vezes entre o incisivo lateral e o canino. Os dentes, embora retenham características estruturais primitivas, um tanto simiescas, são mais próximos do tipo humano que do tipo simiesco. O canino, espatulado, embora pequeno em comparação com o dos símios, é mais desenvolvido que o dos demais hominídeos conhecidos. Os dois pré-molares são simétricos, como no homem, mas a presença de três raízes, excepcional no homem, é uma característica comum nos ponginos. Os três molares são grandes, sendo o M^2 o maior e o M^3 o menor da série, todos desprovidos de cíngulo. Os molares inferiores, todos grandes, aumentam progressivamente de tamanho do Mj ao M_2, disposição esta muito rara no homem moderno. O pré-molar inferior anterior, unirradiculado, parece ter sido do tipo humano; o canino inferior parece ter sido pequeno, comparativamente com o grande desenvolvimento da mandíbula.

Quanto à associação no mesmo indivíduo, de crânio de características ainda muito primitivas com fémur de aspecto moderno, nada há a objetar, tendo em vista os atuais conhecimentos sobre o processamento da evolução dos vertebrados em geral. Com efeito, sabe-se hoje que nem todas as partes do corpo evoluíram paralelamente, dentro do mesmo ritmo. Nos hominídeos, como já fizemos ver, a aquisição da postura erecta e da marcha bípede, a que correspondem modificações estruturais peculiares nos ossos da bacia e membros posteriores, inclusive no femur, precedeu ao desenvolvimento do crânio no sentido francamente humanóide. A despeito, porém, de suas características morfológicas, primitivas, o

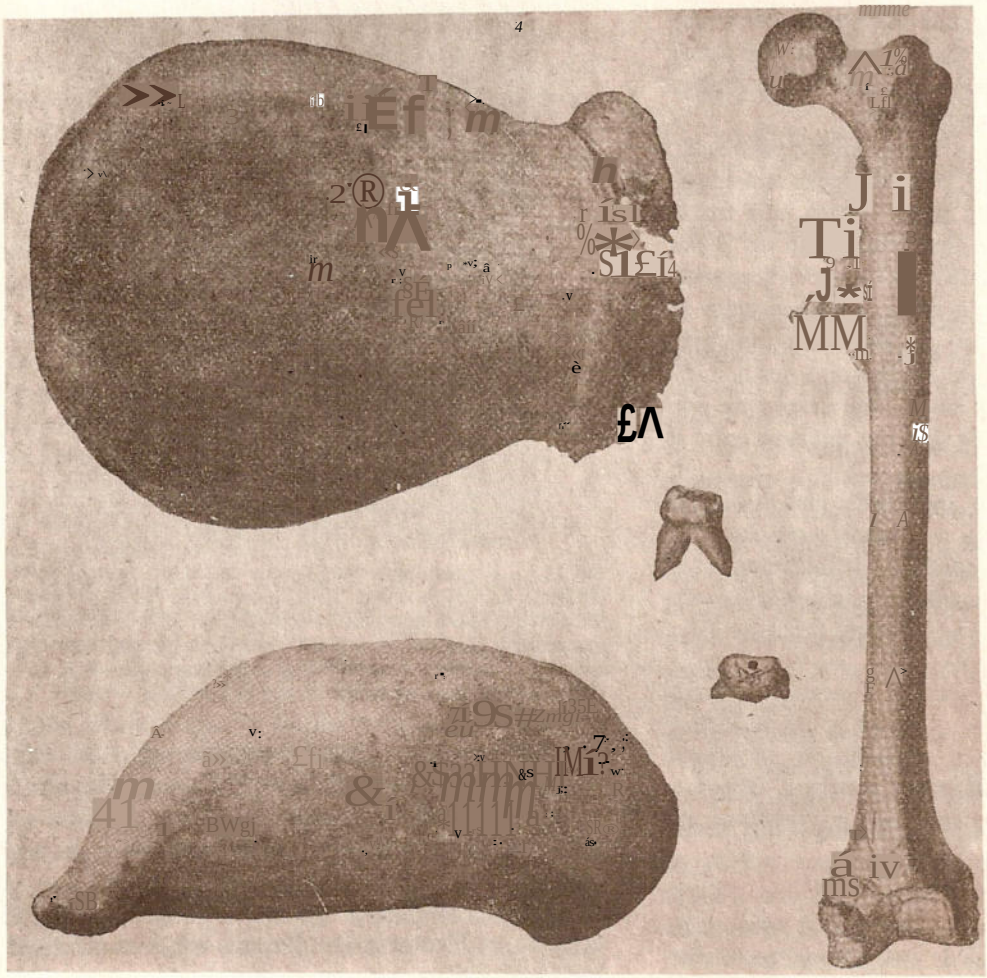


Fig. 195 – Calota craniana, vista de cima e de perfil, fémur, visto de frente, e dente molar, visto de lado e da superfície de oclusão, do *Homo erectus erectus* (Dubois) (= *Pithecanthropus erectus* Dubois), relativos à primeira descoberta, feita em 1894, no Pleistoceno de Java.

Pithecanthropus (inclusive *Sinanthropus*) é hoje incluído, de preferência, por muitos autores, no gênero *Homo*, de que constitui a mais primitiva das espécies conhecidas, *H. erectus* (Dubois) a que se poderiam, talvez, referir subespécies, como *H. erectus robustus* (Weidenreich), *H. erectus modjokertensis* (Weidenreich), *H. erectus palaeojavanicus* (Koenigswald) (= *Meganthropus palaeojavanicus* Koenigswald), etc. (Figs. 196 e 197).

As descobertas feitas na China parecem relacionar-se com outra subespécie, *H. erectuspekitiensis*, ou *H. erectus sinensis* (Black). A história de tais descobertas começou em 1903, quando numa farmácia de Pequim, Haberer achou uma coleção de dentes fósseis, que enviou a Schlosser, na Alemanha, que observou, num terceiro molar superior, características indicativas de homem primitivo ou de pongino.

A partir de 1920, começou uma série de explorações na região de Chou-K'ou-tien, a 60 km a sudoeste de Pequim, dirigidas por Zdansky (1921) e Bohlin (1927), os quais exumaram, de mistura com restos fósseis de mamíferos do Pleistoceno, alguns dentes de hominídeos, entre os quais um molar inferior que Davidson Black, então professor de anatomia na Universidade de Pequim, atribuiu a um homem fóssil primitivo (*Sinanthropus pekinensis*, hoje *Homo erectus pekinensis*).

Com a prossecução das pesquisas, de 1927 a 1937, feitas com redobrado interesse, sob a direção de Pei e Teilhard de Chardin, vieram a ser feitas novas e importantes descobertas relativas a este hominídeo primitivo. Restos de aproximadamente 45 indivíduos, adultos e crianças de ambos os sexos, nenhum deles completo, consistindo a maioria de dentes isolados, foram coletados e estudados em detalhe por Weidenreich, antes que fossem extraviados, em conseqüência da guerra chinesa.

O material fóssil achava-se acumulado em fendas e cavidades subterrâneas, resultantes de atividades cársticas no calcáreo siluriano das colinas da citada região. Juntamente com os fósseis, acharam-se alguns milhares de artefatos de diorito e de quartzo, atípicos, não comparáveis com nenhum tipo cultural ocidental, assim como

restos de indústria de ossos e chifres trabalhados, muito carvão e outros indícios evidentes do uso do fogo.

Os fósseis animais e vegetais encontrados no mesmo depósito, pertencem a uma flora e fauna de clima mais brando que o àtualmente reinante naquela região, talvez correspondente ao Io interglacial.

O crânio do *Simnthropus*, isto é, *erectus pekinensis*, é, por sua dólico-platicefalia, pelas saliências supra-orbitária e supra-ocipital, muito desenvolvidas, pela fronte fugidia, pela forma geral enfim, idêntico ao do *Homo erectus* de Java. Entre suas diversas características peculiares, a persistência da sutura entre as duas metades do frontal constitui o mais antigo caso de metopismo observado entre os hominídeos, fato muito raro nos hominídeos adultos, pois a sutura interfrontal desaparece normalmente no segundo ano de vida, por sinostose entre as duas metades do frontal.

O crânio e a mandíbula apresentam uma associação de caracteres arcaicos, mais ou menos simiescos, e de caracteres evoluídos, que denotam definida tendência para os hominídeos, correspondendo a um estágio evolutivo primitivo em relação ao homem moderno (Fig. 198).

A dentadura é, sem dúvida, tipicamente hominóidea, mas a estrutura da coroa dentária, um tanto mais complicada que no homem moderno, é uma reminiscência da estrutura dentária dos ponginos. Os dentes apresentam-se em série contínua, não interrompida por diastema.

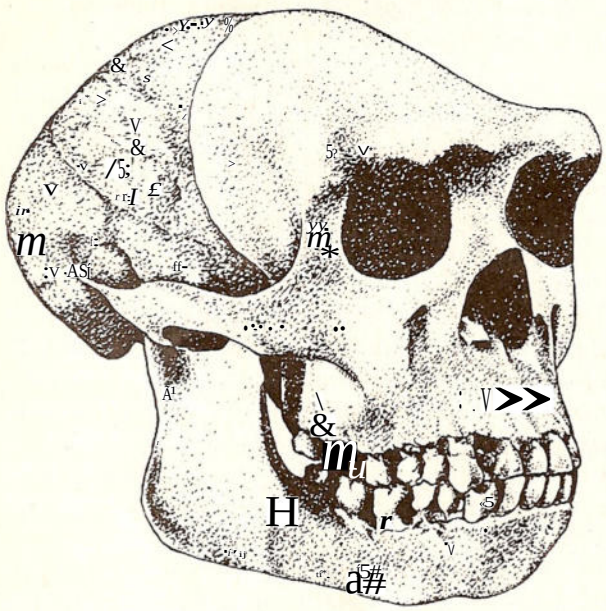


Fig. 196 – //owo *erectus robustus* (Weidenreich). Crânio e mandíbula, reconstituídos (segundo Weidenreich).

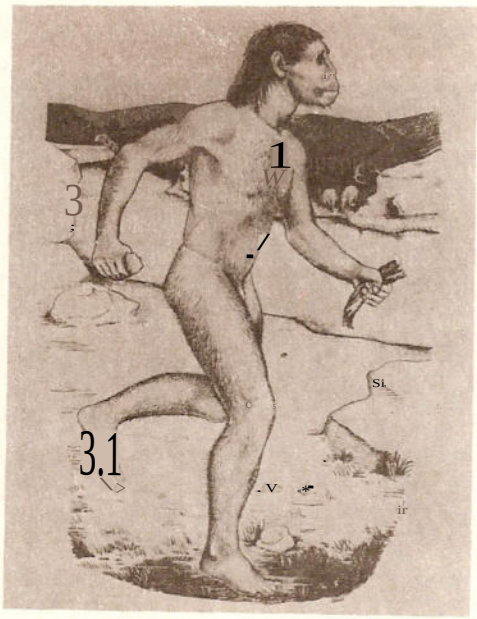


Fig. 197 – Representação aproximada do *Homo erectus erectus* (Dubois), do Pleistoceno de Java. As evidências paleontológicas indicam que este homem muito primitivo já tinha os membros locomotores tão evoluídos quanto os do homem moderno, enquanto o crânio e a mandíbula conservavam muitos aspectos simiescos (de Le Gros Clark).

Além do crânio, mandíbula e dentes, pouco se conhece do resto do esqueleto deste *Homo* de Pequim. Os poucos e fragmentários ossos de cintura escapular e de membros revelam estreita semelhança com o homem moderno.

Não há dúvida de que o *Homo erectus* já tinha atingido, no Pleistoceno médio, uma fase de humanização muito avançada.

Sua distribuição estendia-se, na Ásia oriental, da região de Pequim a Java, e para oeste, ao norte da Índia e leste da África.

Partindo do continente asiático, o *Homo erectus* atingiu as ilhas da Indonésia, inclusive Java, provavelmente durante o primeiro estágio glacial do Pleistoceno, quando, com o rebaixamento do nível do mar resultante do enorme acúmulo de água sob a forma de gelo nas áreas continentais do setentrião, aquelas ilhas da plataforma continental ficaram ligadas ao continente por terra firme. O mesmo caminho deve ter sido seguido, mais tarde, durante o 2º glaciário, a partir do continente, por seu provável descendente, o *Homo soloensis*.

Descobertas recentes feitas na Algéria, indicam a presença no Pleistoceno da África do Norte de um hominídeo do mesmo grupo do *Homo erectus*, ou muito próximo do mesmo. Baseia-se este hominídeo [*H. mauritanicus* (Arambourg)], (= *Atlanthropus mauritanicus* Arambourg, 1954), num parietal e três mandíbulas com dentes, descobertos no antigo sítio pré-histórico dos areais de Ternifine, a 12 km a leste de Mascara, província

de Oran, Algéria. Tais restos fósseis, por sua morfologia, evocam o tipo *H. erectus*, de que diferem apenas em detalhes secundários. Restos duma indústria lítica, do tipo cheleano, biface, descobertos em associação com os despojos fósseis em lide, vieram confirmar a tese de que os hominídeos do estágio pitecantropóide já fabricavam e utilizavam instrumentos e que, portanto, sob o ponto de vista cultural já tinham atingido a humanização.

Partindo do *Homo erectus*, a primeira forma hominóide a considerar é o *Javanthropus* ou *Homo soloensis* (Oppenoorth, 1932).

O material em que se funda este hominídeo primitivo consiste em dez calotas cranianas e duas tíbias incompletas, que foram minuciosamente descritas por Wiedenreich (1951). A coleta foi feita por C. Ter Haar, do Serviço Geológico de Java, em Ngandong, Java central, em 1933, num depósito pleistocênico do terraço do rio Solo, mais recente que o clássico depósito de Trinil, onde foi encontrado o *H. erectus.*

Este Homem de Solo pode ser tido como uma forma primitiva intermediária entre o *H. erectus* e os modernos australóides.

Entre o material fóssil indiscutivelmente ligado ao gênero *Homo*, o mais antigo parece ser a mandíbula, de aspecto peculiar, descoberta em Mauer, Heidelberg, Alemanha, descrita, sob o nome de *Homo heidelbergensis*, por Schoetensack. A descoberta foi feita em 1907, a 24 m de profundidade, numa pedreira de areias fluviais do vale do rio Elgenz, perto de Mauer, aldeia situada a 10 km a sudeste de Heidelberg. À mandíbula humana se achavam associados restos fósseis de *Loxodonta (Hesperoloxodon) antiqua, Rhinoceros etruscus, Machairodus*, bisonte, urso, javali, castor, cavalo, leão, etc. O depósito parece datar do Pleistoceno inferior, o que faz deste tipo humano, contemporâneo dos pitecantropóides da Ásia continental.

A mandíbula apresenta caracteres indubitavelmente humanos, embora se afaste do tipo humano comum em diversos aspectos, entre os quais podemos citar a falta de mento. À primeira vista, dá a impressão de não pertencer a um homem, mas a um símio, principalmente pelo aspecto da arcada dentária e dos próprios dentes. A largura dos ramos ascendentes é quase o dobro (60 mm) da que se nota na mandíbula do homem moderno. Os caninos são do mesmo tamanho que os do homem recente; os molares são de diâmetro ântero-posterior mais ou menos equivalente ao diâmetro transversal. Um dos caracteres mais notáveis desta estranha mandíbula é a exiguidade do espaço que a parte anterior deixava para a língua, do que se concluiu ter sido esta de tamanho reduzido, impossibilitando o homem de Heidelberg de exprimir-se por linguagem articulada e restringindo-o ao uso de sons guturais.

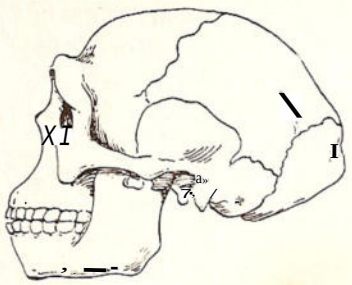


Fig. 198 – Crânio e mandíbula do homem de Pequim, *Homo erectus pekinensis* (Black). Pleistoceno. Muito reduzido (segundo Watson).

A mandíbula é grande, e sob alguns pontos de vista aproxima-se das de Spy e Krapina. Deve ter pertencido a um homem muito pouco afastado do tronco original do gênero *Homo*.

O célebre *Homo neanderthalensis* foi primeiramente conhecido pela descoberta feita por Fíilhrott em 1856, na gruta de Feldhofer, situada no pequeno vale de Neanderthal, entre Eberfeld e Dusseldorf, Renânia, Prússia oriental. Os restos então descobertos foram uma calota craniana, com frontal fugidio e arcadas suprciliares muito proeminentes, e outras partes do esqueleto, fragmentárias. Maxilas e mandíbulas não foram encontradas. Em seguida (1859), um resto de maxila foi recolhido na gruta de Fées, em Arcy-sur-Cure, Yonne, França; depois (1866), uma mandíbula completa foi descoberta em La Naulette, proximidades de Dinant, Bélgica. Descobriram-se, em seguida, dois esqueletos, associados a restos de *Rhinoceros tichorhinus* e *Mammuthus primigenius* (1866), em Spy, também na Bélgica. Diversas outras descobertas foram feitas posteriormente. Entre estas, as mais importantes foram as realizadas pelo abade Bouyssonie em 1908, na gruta da Chapelle-aux-Saints (Corrèze), Dordogne, França, constante de um esqueleto completo; a da gruta de Moustier, ainda na Dordogne (1909); as de dois esqueletos de adultos e três de crianças, de 1909 a 1912, por Capitan e Peyrony, na gruta de La Ferrasie (Dordogne), e as descobertas feitas por H. Martin em 1911, na gruta de La Quina, Charente, França, de um esqueleto inteiro, restos de vinte outros esqueletos e um crânio de criança. Outras descobertas, mais recentes, foram feitas nos arredores de Roma (1929) e na Galiléia (1925, 1934), constando de crânios e de outros restos esqueletais. O crânio de Gibraltar, descoberto em 1848, é atribuído com dúvida a esta espécie.

Minuciosa descrição baseada no célebre esqueleto da Chapelle-aux-Saints, foi feita em 1913 por Marcellin Boule.

A cabeça é volumosa, de face alongada, com desenvolvimento incomum dos ossos nasais e acentuado prognatismo. O crânio é muito deprimido, provido de enormes e muito salientes arcadas superciliares, confinadas entre si; fronte muito fugidia; ocipital saliente e comprimido no sentido vertical; maxila desprovida de fossa

canina, o que dá à face um aspecto de focinho; órbitas enormes, arredondadas; abertura nasal de dimensões moderadas. Mandíbula robusta, sem mento, de região angular truncada. Dentadura volumosa, conservando os últimos molares, caracteres primitivos (Figs. 199 e 200).

A estatura do homem neandertalense da Chapelle-aux-Saints era de 1,54 a 1,55 m, muito inferior à estatura média da humanidade atual (1,65 m, segundo Topinard), muito embora encontre equivalentes em certos grupos étnicos recentes (esquimós, bosquimanos, vedas, samoiedas, japoneses, etc.), o que contrasta com o relativamente enorme desenvolvimento de sua capacidade cerebral (1.620 cm^3).

Em 1921 foram descobertos na caverna de Broken Hill (norte da Rodésia, África), um crânio e outros restos de um tipo humano primitivo, que foi denominado *Homo rhodesiensis* (= *Cyphanthropus rhodesiensis*). Tais despojos, que conservam sua matéria orgânica e não estão fossilizados, foram encontrados em associação com objetos que não diferem dos usados hoje pelos boximanos e com ossos partidos, pertencentes a animais de espécies ainda vivas na região, aos quais se achavam misturados restos de dois mamíferos extintos, um serval — *Felis (Leptailurus) hintoni*, e um rinoceronte — *Diceros whitei*. A despeito de sua grande semelhança com os crânios neandertalenses e de seu aspecto, ainda mais simiesco, o crânio do homem da Rodésia é, segundo todas as aparências, mais recente do que aqueles. Suas arcadas superciliares são espantosamente proeminentes e sua fronte é ainda mais fugidia que a do homem de Neanderthal. Mas o volume cerebral é menor (1280 cm^3). A face assemelha-se muito à do neandertalense da Chapelle-aux-Saints, mas é menos alongada, a partir da região inferior às narinas; o nariz é mais estreito e mais achatado. Os dentes são caracteristicamente humanos.

As opiniões a respeito das afinidades deste homem da Rodésia são controvertidas. Enquanto alguns autores vêem nele um próximo parente do *Homo neanderthalensis* cujo tipo teria persistido na África, último refúgio de diversos outros grupos animais extintos, posteriormente à sua extinção na Europa, outros vêem nele um tipo humano mais primitivo, aproximando-o do *Homo soloensis*.

O prof. T. Dreyer, do Grey University College, Bloemfontain (África do Sul), descobriu em Florisbad, no estado livre de Orange, costa sul-africana, em 1933, três crânios de adultos e um de adolescente, muito mal conservados, semelhantes aos restos humanos coletados por Leakey, em Quénia (Kanjera), que aproximou dos neandertalenses. Procedem duma formação turfosa que, segundo testes de C14, data de uns 40.000 anos, isto é, do Pleistoceno superior, idade esta que foi também atribuída aos restos humanos em consideração, embora com alguma dúvida. A capacidade craniana deste "homem de Florisbad" devia ser grande. Suas arcadas superciliares robustas dão ao crânio aspecto australóide, mas o prognatismo alveolar que apresenta, é do tipg negróide, assim como a amplitude das fossas nasais.

A despeito de suas características primitivas, este tipo humano é considerado como um *Homo sapiens* arcaico, conservador de caracteres comuns com o "homem da Rodésia", ao qual, talvez, teria sido ligado, geneticamente.

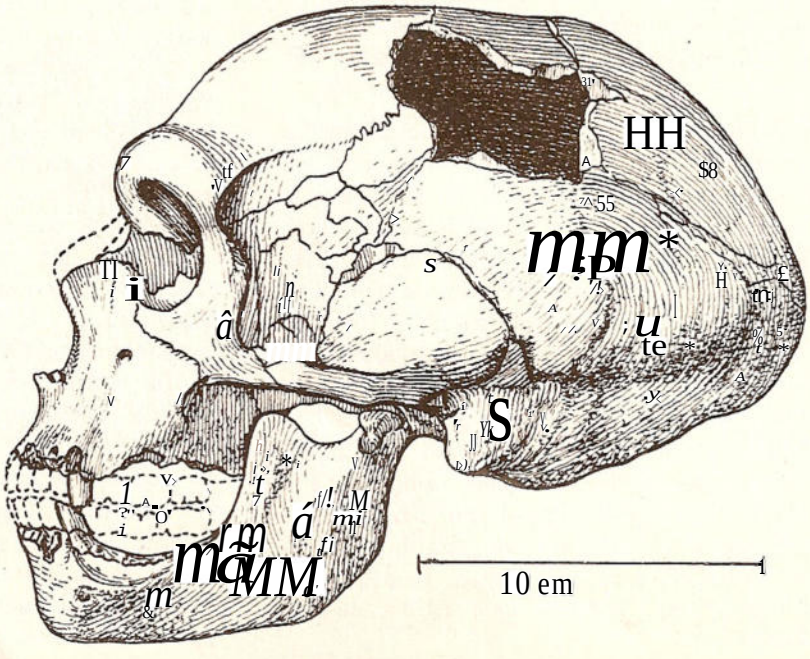


Fig. 199 — Homem neandertalense da Chapelle-aux-Saints. Crânio e mandíbula de perfil, com os nasais e dentes reconstituídos (segundo Papoint, em Piveteau).

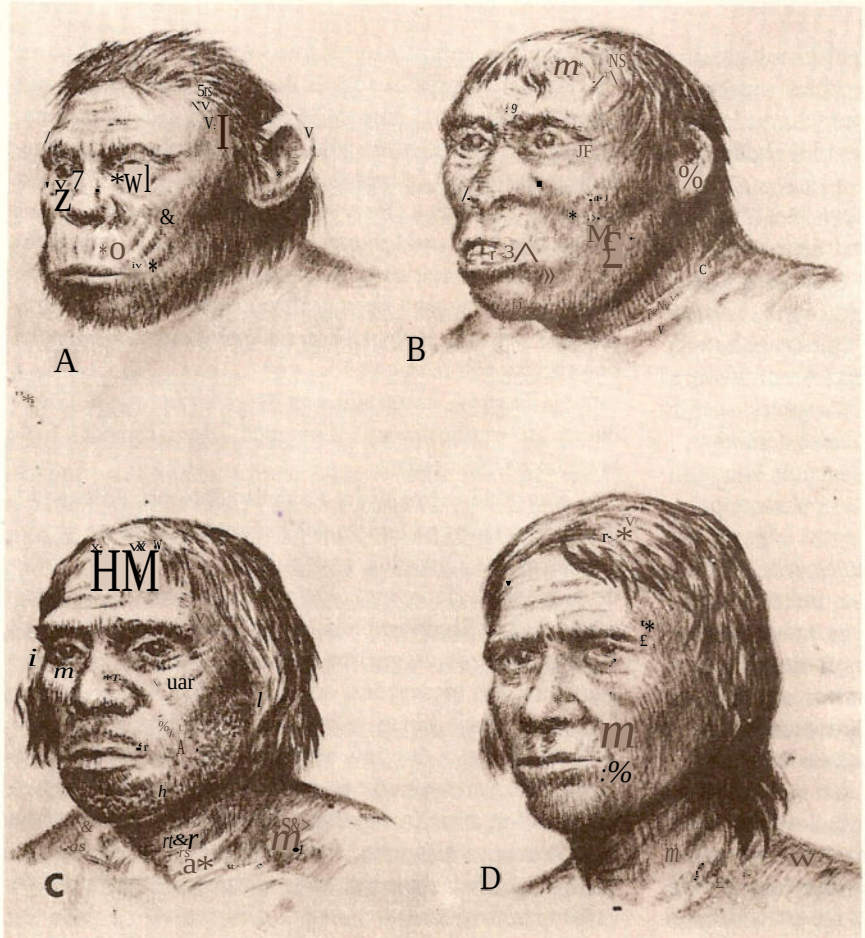


Fig. 200 – Reconstituição da cabeça de primatas antropóides dos grupos dos *Australopithecus (A)*, do Pleistoceno inferior da África, e dos hominídeos (*Homo erectus – B; Homo sapiens* de Neanderthal – *C; Homo sapiens* de Cro-Magnon – *D)* (adaptado de Colbert).

Restos dum crânio humano, de características semelhantes às do "homem de Florisbad", mas atribuídos a uma forma particular, sob o nome de *Africanthropus njarensis*, foram descobertos por Kohl-Larsen, em 1935, nas margens do lago Njarasa ou Eyasi, a sudoeste do lago Vitória, Tanganica, região de onde procedem também ossadas fósseis de mamíferos pertencentes a dois períodos distintos (Pleistoceno médio e talvez superior). Os restos humanos em apreço, a que se liga uma indústria lítica de aspectò cultural médio, seriam do Pleistoceno superior.

Em 1914 e 1916 foram descobertos nos tufos próximos de Weimar, Saxônia (Alemanha), a 12 metros de profundidade, em associação com restos de fauna de mamíferos e moluscos de clima quente, possivelmente da segunda metade do interglacial Riss-Wurm, duas mandíbulas humanas, sendo a primeira de adulto e a segunda de um menino de mais de dez anos, descobertas estas seguidas, em 1925, pela de um crânio incompleto e fragmentado.

O material em questão foi estudado pelo anatomista alemão Schwalbe que viu nos fósseis analogias com as formas neandertalenses, a despeito de certos caracteres evoluídos, apresentados pela mandíbula (eminência mentoniana nítida, etc.) e pelo sistema dentário, de mistura com caracteres primitivos. O "homem de Ehringsdorf", como é chamado o mesmo, teria sido já um *Homo sapiens*, com características primitivas.

Diversas outras descobertas de restos humanos fósseis, de características também primitivas, lembrando as do grupo neandertalense, mescladas com aspectos mais evoluídos, foram feitas na Europa (Steinhem, no Wurttemberg, Alemanha; Krapina, na Jugoslávia; Saccopastore, arredores de Roma, Itália; Gibraltar; etc.) e na Palestina (Galiléia; Monte Carmelo; etc.). Alguns autores têm procurado explicar esta mescla de caracteres primitivos com caracteres mais modernos nos fósseis humanos, com a hipótese da possível mestiçagem do *Homo sapiens*, próximo do tipo de Cro-Magnon, com um neandertalense típico; no que são contestados por outros, com base em dados fornecidos pela pré-história. Há ainda os que vêem nestas formas humanas, de caracteres morfológicos ambíguos, o tronco originário comum do *Homo neanderthalensis* e do *Homo sapiens*. A verdade é que a última palavra a respeito das reais afinidades destes diversos tipos humanos pré-históricos ainda está para ser dita, dependendo principalmente da descoberta de restos fósseis mais completos, mais numerosos e mais elucidativos.

Entre os mais antigos documentos paleontológicos, ligados, com muita dúvida, é certo, ao *Homo sapiens*, estão os restos fósseis descobertos em Swanscombe, condado de Kent, Inglaterra, e de Fontéchevade, região de Charente, França.

Em Swanscombe, num terraço de 30 m, do Tâmisa, foram coletados, em 1935-36, um ocipital e um parietal esquerdo de um homem pré-histórico, associados com uma fauna de mamíferos extintos, do Pleistoceno, e com testemunhos de uma indústria lítica do tipo acheuleano médio. Os restos em apreço, a que se acrescentou um parietal direito achado posteriormente, parecem proceder dum indivíduo de 20 a 25 anos, do sexo feminino, que teria vivido durante o estágio interglacial de Mindel-Riss ou de Riss-Wurm (Pleistoceno médio ou superior).

Nenhuma diferença essencial existe entre estes ossos humanos de Swanscombe e as partes holólogas do crânio humano atual, exceção feita da largura incomum do ocipital fóssil, que ultrapassa a média da máxima dos crânios modernos. Estes restos cranianos são, porém, muito incompletos, para que se possa ter uma idéia perfeita da morfologia craniana do tipo humano em consideração, de modo que sua classificação como *Homo sapiens* ainda não é conclusiva.

Os restos humanos de Fontéchevade, descritos por Vallois, procedem duma caverna, situada na margem direita do rio La Tardoire, afluente do Charente, onde foram descobertos em 1947. Os restos da indústria lítica, grosseira, que os acompanham, apresentam fácies acheuleano. Os fósseis animais pertencem a mamíferos e répteis típicos do clima ameno, temperado quente, parecendo datar do terceiro estágio interglacial, Riss-Wurm (Pleistoceno superior). Os restos humanos em apreço são um osso frontal e uma calota craniana que teriam pertencido a um tipo humano muito próximo do de Swanscombe. Também estes são insuficientes, para que se possa fazer uma idéia segura da conformação craniana de seu dono.

A conclusão a se tirar da presença destes dois tipos humanos no Pleistoceno europeu, com base nos dados disponíveis atualmente, é que "durante e antes do último período interglacial, existiram na Europa, e provavelmente em outras partes, homens com traços cranianos menos "primitivos" que os do período cultural seguinte, o homem de Neanderthal, de idade musteriana" (Stewart, 1950).

Restam-nos, a considerar, por fim, os restos fósseis humanos atribuídos, indiscutivelmente, ao *Homo sapiens*, todos eles do Pleistoceno superior.

Na Europa, a França é o país em que as pesquisas em busca dos testemunhos deixados pelo homem pré-histórico, não só no que concerne ao próprio homem, como à sua cultura, têm sido feitas com maior intensidade, de modo que as descobertas ali feitas, são as mais significativas, mormente no que tange ao *Homo sapiens*.

Numerosos restos fósseis do *Homo sapiens* demonstraram, juntamente com os testemunhos de sua cultura, que ele atingira elevado grau de desenvolvimento cerebral e intelectual, aliado a uma nobreza de feições que em nada ficavam a dever a do europeu moderno. Seus restos são bem mais numerosos que os dos hominídeos dos períodos anteriores, provavelmente em virtude não só de seu progresso demográfico, como da menor antiguidade de seus jazigos. Era um habitante preferencial dos abrigos sob rocha.

Na Europa, destacamos as descobertas que determinaram o conhecimento das raças de Grimaldi, Cro-Magnon e Chancelade.

A raça de Grimaldi foi estabelecida sobre dois esqueletos, exumados na Grotte des Enfants, situada na comuna italiana de Grimaldi, pouco distante de Menton, cidade fronteiriça da França. Esqueletos de adultos e crianças da raça de Cro-Magnon já haviam sido coletados por E. Rivière e outros, na mesma gruta, até que, com o prosseguimento das escavações, dois outros esqueletos, um de homem jovem e outro de mulher velha, foram encontrados. Ambos são do tipo negróide, de cabeça alongada, face larga e curta, nariz muito largo e grande prognatismo alveolar, restrito à parte inferior da face. Na mandíbula, o mento é fugidio. A dentadura da raça de Grimaldi é plenamente humana, mas volumosa e possante, de caracteres arcaicos.

A raça de Cro-Magnon, característica da Idade da Rena, na Europa, deve sua denominação ao sítio onde foram encontrados, em 1868, seus primeiros e numerosos esqueletos: a localidade de Cro-Magnon, proximidades de Eyzies, França. Três dos esqueletos, ali encontrados, são de homens (dois de jovens e um de velho), um é de mulher e outro, de criança.

Esta belíssima raça, cuja existência foi verificada em vasta área do território europeu e cujas características são ainda hoje bem patentes em certos tipos de camponeses da Dordogne e nos habitantes das ilhas Canárias (guanchos), Açores e África setentrional, apresenta já grande índice cerebral e intelectual.

O crânio é dolicocéfalo, volumoso, de abóbada larga e elevada, contorno pentagonal, devido principalmente à forte saliência das bossas parietais, fronte alta e larga, arcadas superciliares pouco proeminentes, mais pronunciadas porém que as dos crânios europeus modernos, órbitas de contorno sub-retangular, narinas estreitas e longas, face relativamente curta e muito larga, em contraste com a dolicocefalia craniana. A mandíbula é robusta, com mento bem desenvolvido.

A raça de Chancelade foi identificada num esqueleto descoberto em 1888, na Dordogne, perto de Chancelade, França, e descrita pelo famoso anatomista Testut, de Lion.

Esta raça é do fim da Idade da Rena ou dos animais contemporâneos emigrados, que corresponde à idade pré-histórica madalenense (última fase do Paleolítico europeu). É de pequeno tamanho. O crânio é muito dolicocéfalo e muito alto; sua capacidade cerebral é de 1700 cc. Nos pés, o primeiro dedo afasta-se notavelmente dos outros, um pouco como nos símios, exatamente como no homem de Neanderthal.

A raça de Chancelade apresenta muitos caracteres em comum com as de Grimaldi e Cro-Magnon, assim como com os esquimós.

Na Ásia, os únicos restos fósseis de *Homo sapiens*, conhecidos, provêm do célebre jazigo de Chou-ICou-tien, próximo de Pequim, China, onde se acharam, também, os restos fósseis do *H. erectus pekinensis*, de que já tratamos. O depósito que continha os restos deste *Homo sapiens* asiático, associados aos de uma fauna de mamíferos pleistocênicos e a restos de indústria primitiva, sobrepõe-se ao de *H. erectus*, sendo, indubitavelmente, de idade mais recente, sincrônica com a do Paleolítico superior europeu.

Descobriram-se ali, numa antiga gruta, numerosos esqueletos humanos, não só de adultos, como de crianças, de ambos os sexos, inclusive de um recém-nascido ou, talvez, de feto. O crânio de um velho, de acentuada dolicocefalia, apresenta algumas analogias com o tipo europeu de Cro-Magnon, aliadas a algumas diferenças que, segundo Weidenreich, sugerem uma forma primitiva de mongol, de modo a poder ser tido como um possível ancestral dos chineses modernos. Os dos indivíduos femininos, um dos quais apresenta deformação artificial, semelhante à observável em algumas populações primitivas atuais, apresentam, porém, íntimas semelhanças com os dos melanésios da Nova Guiné, aliadas a certos aspectos esquimós. Parece, pois, que houve ali, no tempo de vida desses indivíduos, uma miscegenação racial, cuja constatação vem se contrapor à idéia de que a miscegenação é fruto da civilização moderna.

Na África, as descobertas relativas ao *Homo sapiens* fóssil são também escassas. Entre eles, o tipo dito de Mechta, conhecido por restos esqueletais descobertos numa caverna, perto de Bougie, departamento de Constantine, Algéria, apresenta estreita semelhança com o Cro-Magnon da Europa ocidental, a despeito de seu crânio mais alto, o que sugere um possível paralelismo anatômico entre estes dois tipos humanos, a partir dum tronco ancestral comum, habitante do Oriente próximo, conservando o tipo africano algumas características mais primitivas.

Em Asselar, no Saara, um esqueleto altamente fossilizado, de idade incerta, apresenta semelhanças com o dos Bantus e Hotentotes. Um outro esqueleto, de aparência muito recente, achado em Oldoway, garganta do bordo da estepe de Zeregenti, antiga África oriental alemã, teria afinidades com os Massai, da mesma região. O crânio de Boskop, no Transvaal, África do Sul, teria pertencido a um ancestral longínquo dos bosquimanos.

Na Indonésia, as ossadas humanas de Java são as mais interessantes, destacando-se as de Wadjack, descobertas por E. Dubois, em 1890, pouco antes do achado do *H. erectus*, e por ele estudadas em 1921. A estas ossadas, muito mineralizadas, se achavam associados apenas restos de mamíferos da fauna javanesa atual. Pertencem a um *Homo sapiens* muito diferente do tipo malaio, mas de características australóides mais primitivas que as dos australianos modernos.

Diversas descobertas, feitas no território da Austrália, parecem indicar que o tipo humano de Wadjack estendia sua distribuição até ali, tendo dado, talvez, origem aos australianos modernos, a partir, segundo Weidenreich, do *Homo erectus* e através do *Homo soloensis*.

Na América, todas as descobertas de restos humanos pré-históricos feitas até o presente, pertencem ao *Homo sapiens*. Sua entrada no continente, que alguns autores chegam a recuar até a 40.000 anos, embora outros não avancem tal estimativa além de uns 20.000 a 30.000 anos, ter-se-ia dado através do ex-istmo de Bering, durante o último estágio glacial (Wisconsin; Wurm). Com o rebaixamento do nível do mar, conseqüente do acúmulo de enorme volume d'água sobre os continentes setentrionais, em forma de gelo, o estreito teria desaparecido, para dar lugar a um istmo que, assim como as áreas continentais adjacentes da Sibéria e Alasca, estaria livre de geleiras, segundo os geólogos. As vias de penetração através do Alasca e Canadá provavelmente estavam bloqueadas por enormes barreiras de gelo, durante o último estágio glacial. Num dos subestágios intraglaciais que precederam o Mankato, uma retirada parcial das capas glaciais do estágio Wisconsin deve ter propiciado uma via de penetração para os animais e o homem, em direção ao sul, permitindo-lhes atingir a região das grandes planícies, a leste das Montanhas Rochosas, onde a presença do homem foi evidenciada por testemunhos que datam de época muito remota.

Grande parte destes testemunhos, de 40.000 a 25.000 anos passados, segundo testes de C14, é indireta, isto é, baseia-se em possíveis artefatos, restos de fogueiras, restos de mamíferos pleistocênicos, aparentemente mortos e comidos pelo homem, ossos queimados, carvão, etc., encontrados en San Diego (Califórnia), nas proximidades de Dallas (Texas), na ilha de Santa Rosa, a 45 milhas a sudoeste de Santa Bárbara (Califórnia), etc.

Uma das descobertas mais interessantes relativamente à presença do homem pré-histórico na América do Norte, é a que foi feita por um *cow boy*, em 1926, no sítio de Folsom, em cascalheiros pleistocênicos de um antigo curso d'água, a uns 24 km a oeste da pequena

localidade de Folsom (Novo México). São pontas de lança, de forma peculiar, em pedra, cuja feitura denota o emprego de técnica mais avançada que a dos ameríndios recentes. Uma dessas pontas de lança estava enterrada entre duas costelas de um enorme bisão pleistocênico, extinto (*Bison taylori*). Posteriormente, pontas de lança semelhantes foram descobertas no Texas, Nebrasca, Kansas, Dakota do Norte e do Sul, nas planícies do Canadá e mesmo no Alasca, sendo sua idade de aproximadamente 10.000 anos segundo testes de Cl4, o que coloca o seu autor nos albores da época geológica Recente, quando aquele bisão pleistocênico teria se extinguido.

Outra descoberta deste tipo, em que apenas artefatos, carvão, ossos lascados, pontas de pedra laminadas, etc., testemunhas a favor da remota presença do homem na América, foi realizada na caverna de Sandia, proximidades de Albuquerque (Novo México).

Restos esqueletais do *Homo sapiens*, aparentemente muito antigos ("homem de Minnesota", "homem de Trenton", etc., etc.,), achados em diversos pontos dos Estados Unidos, além de não terem sido coletados em sedimentos que pudessem dizer algo de seguro em relação à sua idade geológica, assemelham-se aos de ameríndios recentes, fatos que lançam dúvida sobre sua pretensa alta antiguidade.

No vale do México, em 1884, foram descobertos, por Hamy, artefatos de pedra em associação com ossos fósseis de elefante extinto, do Pleistoceno superior (*Elephas coiombí*). Em 1945, o crânio de outro elefante extinto foi descoberto por Arellano, juntamente com lâminas de obsidiana, nas vizinhanças da aldeia de Tepexpan. Outra descoberta semelhante foi feita em 1952, nas proximidades da aldeia de Santa Maria Ixtapán, onde ossos de um elefante extinto foram achados em mistura com artefatos de pedra, num depósito que parece datar do último subestágio pluvial, correspondente ao subestágio glacial de Mankato, penúltimo da série de subestágios da glaciação de Wisconsin, que encerrou o Pleistoceno.

A descoberta mais interessante em relação à presença do *Homo sapiens* antigo no México, foi a de um esqueleto incompleto, que jazia deitado de bruços sob a vasa seca do fundo do antigo lago de Texcoco, cuja idade foi calculada em 11.000 anos, segundo análises efetuadas sobre amostras da turfa adjacente ao mesmo. A alguma distância do esqueleto humano, no mesmo depósito, jaziam os ossos de um grande elefante extinto (*Mammuthus imperator*) que pode ter sido seu contemporâneo, como sugerem as descobertas relatadas acima, além da que foi feita por Aveleyra, a 1,5 km ao sul de Tepexpan, onde ossos de outro mamute foram encontrados em associação com artefatos, o que sufere que o 'homem de Tepexpan", cujo tipo físico devia ser semelhante ao dos habitantes índios modernos do vale do México, tenha sido um caçador de mamutes, há 11.000 anos, época correspondente ao fim do subestágio glaciai de Valders, último da glaciação de Wisconsin.

Vindo da América do Norte, através da América Central, o homem pré-histórico atingiu a América do Sul.

Evidências, resultantes de testes de Cl4, sugerem que o *Homo sapiens* atingiu o extremo sul do continente há 9.000 anos pelo menos, segundo dados obtidos da análise de restos orgânicos colhidos numa caverna (Last Hope Inlet) do sul do Chile, no mesmo nível que continha artefatos humanos. Os restos duma preguiça terrícola extinta (*Mylodon darwini*) encontrados na mesma caverna, foram datados de 11.000 anos (fim do Pleistoceno), o que parece denotar que este animal já estava extinto quando o homem atingiu aquela região.

Na Venezuela, placas de carapaça dum gliptodonte, descobertas em 1952, em depósito de argila de antiga fonte, em associação com restos de outros mamíferos extintos e com artefatos e ossos de animais extintos, partidos, riscados e queimados, o que sugere a contemporaneidade do Homem com aqueles animais do Pleistoceno superior, tiveram sua idade calculada, por análise de C14, em mais ou menos, 16.000 anos.

No Brasil, o famoso "homem de Lagoa Santa", cujos restos foram descobertos primeiramente por Lund, no século XIX, em cavernas da região que lhe deu o nome, em Minas Gerais, tem sido motivo de controvérsias no que concerne à sua idade geológica. O próprio Lund admitiu a princípio a hipótese de sua contemporaneidade com os mamíferos extintos do Pleistoceno superior, cujos restos colefou nas mesmas cavernas, tendo porém expressado dúvidas a respeito de tal hipótese em suas últimas memórias (Fig. 201).

Trabalhos recentes, executados pelo Museu Nacional, Rio de Janeiro, em colaboração com a Universidade de South Dakota, Estados Unidos, na região de Lagoa Santa, em 1956 (vide Paula Couto, 1958, 1964; Hurt, 1960, 1961, 1964), de que resultou a coleta de numerosos restos esqueletais do mesmo homem, em enterramentos feitos em abrigos sob rocha, vieram revelar que tal tipo humano viveu naquela região, pelo menos, nos albores da época geológica Recente (Holoceno). Seus restos, segundo os testes de C14 a que foram submetidas amostras de carvão colhidas nos depósitos de cinzas em que foram enterrados, datam, no máximo, de 10.000 anos, o que corresponde ao estágio de recesso da última glaciação (Wisconsin), entre os reavanços glaciais dos subestagios de Valders (fim do Pleistoceno, 11.000 anos) e de Cochrane (Recente, 5.000 anos).

Em Punin, proximidades de Riobamba (Equador), um crânio humano do tipo dolicocéfalo, algo prognata e de aspecto áustralo-melanesóide, foi descoberto em 192-

em depósito de origem vulcânica, a alguma distância do local em que se coletaram restos de camelídeos, cavalos e mastodontes extintos no Pleistoceno superior ou nos primórdios do Recente. O aspecto mongoloide de tal crânio está de acordo com a teoria do povoamento inicial da América por imigrantes asiáticos. Os amerín-dios modernos podem ser considerados como descendentes desses primeiros imigrantes asiáticos no continente americano. São, em sua grande maioria, senão em sua totalidade, de aspecto físico mongoloide.

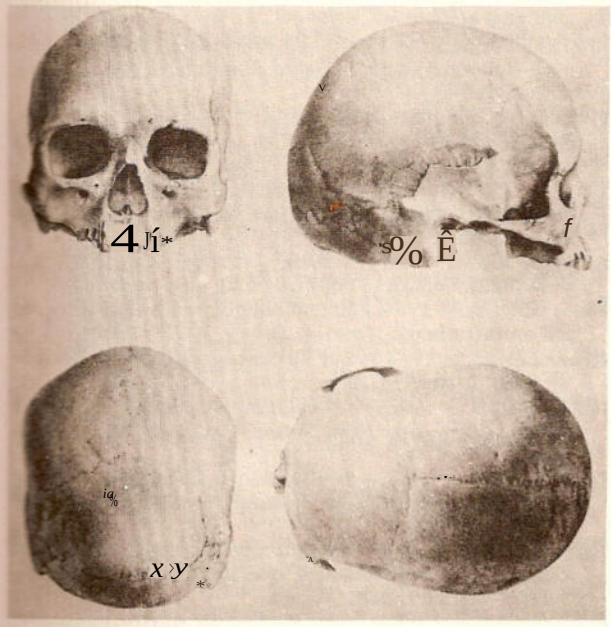


Fig. 201 – Um dos crânios do homem de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil, coletados por Lund na Lapa do Sumidouro (de Soren Hansen).

Resumindo, podemos dizer que os testemunhos mais antigos da presença indiscutível do homem, pro-amimente dito, no cenário da vida, coincidem de perto ... o início das mudanças climáticas que antecederam o primeiro dos grandes estágios glaciais do Pleistoceno lemer, 1960; Estel, 1959), o que significa que os ...metros homens tiveram que se adaptar, através do ...éstoceno, a profundas modificações cíclicas do ambi-...te resultantes de radicais, embora graduais, modifica-...ões climáticas operadas na face da Terra durante as ...rtições entre os estágios glaciais e interglaciais (qua-... pelo menos, no hemisfério nortè) ou entre os está-... pluviais e interpluviais (nas regiões temperadas). Sua ...cidade de acomodação às mais diversas condições ...tentes, bem patentes na civilização moderna, resul-... provavelmente de pré-adaptações somáticas, introduz-... por uma série de mutações, relativamente sem ...mância, no filo dos hominídeos.

Se é certo que o homem, antes de ter sido integralmente homem pelo cérebro, assim o foi por sua atitude erecta e marcha bípede, facultadas por modificações estruturais a que foram submetidos os membros locomotores e as cinturas, assim como, em menor grau, o resto do esqueleto e da organização de seus ancestrais antropóides, através de uma série de mutações, menos certo não é o fato de que o desenvolvimento de sua cultura, que lhe propiciou a posição ímpar que ocupa na natureza, e o seu cosmopolitismo, se deve a um fator pré-adaptativo, representado por seu cérebro privilegiado, como muito bem salientou Estel (1959).

Pré-adaptação e seleção natural trabalham *pari passu* no aproveitamento de mutações favoráveis, mesmo de pequenas e aparentemente pouco expressivas mutações, acumuladas por uma série de gerações, para levar avante a evolução dos seres vivos.

Diferenciações evolutivas produzem-se não só no que diz respeito à estrutura, mas também à fisiologia, isto é, ao funcionamento dos diversos órgãos de um sistema orgânico vegetal ou animal. Os fenômenos evolutivos que culminaram com a origem do homem operaram-se sobretudo na evolução do cérebro e do sistema nervoso central, não só no que respeita à sua estrutura (aumento de volume, acréscimos estruturais, composição microscópica, etc.), como à sua fisiologia. Comparadas com estas, as demais modificações estruturais, e talvez fisiológicas, que distinguem o homem de um símio (pongino) são de muito menor significação, a despeito de sua real importância anatômico-funcional.

Segundo Estel (1959), a maior diferenciação entre o homem de Neanderthal e o *Homo sapiens* reside em padrões de comportamento, não em acidentes morfológicos, como se dá também no caso da transição do símio para o homem. As estruturas faciais e pós-cranianas do tipo humano de Monte Carmelo, por exemplo, de características neandertalóides, poderiam ser perfeitamente compatíveis com o estágio cultural moderno. Como no caso dos símios antropóides, as maiores diferenças entre o Neanderthal e o *Homo sapiens* parecem estar no domínio da disposição temperamental, não no da capacidade intelectual. O homem de Neanderthal parece ter sido mais inclinado a um individualismo rude, operando em grupos muito pequenos, do que a um sistema de maior cooperação social, com uma organização tribal bem constituída, como parece ter sido o sistema básico de conduta do *Homo sapiens* de Cro-Magnon, por exemplo, um dos fatores que permitiram a este a colaboração de uma cultura mais aperfeiçoada. Como acontece também entre os símios, parece que tais diferenças temperamentais entre diversos tipos humanos resultam de atividades latentes do mesencéfalo.

As elaborações culturais do *Homo sapiens* primitivo indicam uma capacidade cultural igual à do homem

moderno, com a diferença apenas de que este acumulou os conhecimentos e progressos culturais de todas as gerações que o precederam.

Estel (*op. cit.*) sumariza três estágios culturais, precedidos e tornados possíveis por mutações operadas na estrutura do cérebro, entre os Anthropoidea. Primeiro, a modificação do símio para o hominídeo, tornando possível o uso mais eficiente do meio. Segundo, a modificação para o tipo do cérebro de Neanderthal, com sua aptidão para o conceito do tempo e do espaço. Terceiro, o tipo cerebral do *Homo sapiens*, com a capacidade para elaboração cultural. Cada qual desses estágios tornou possível o uso cada vez maior das possibilidades de um meio pré-existente. Desde o princípio, o *Homo sapiens* parece ter tido sua capacidade para a elaboração cultural mais dependente duma disposição temperamental do que de um aumento da capacidade intelectual. Seu cérebro é pré-adaptado para o desenvolvimento de seu modo de vida. Em outras palavras, suas excepcionais aptidões intelectuais e seu progresso cultural resultam de uma pré-adaptação também excepcional de seu cérebro, resultante da evolução do cérebro de seus ancestrais antropóides.

BIBLIOGRAFIA

ARAMBOURG, C. – 1954 – Lhominien fossile de Ternifine (Algérie), *Compt. Rend. Hebd. Acad. Sei. Paris, 239:* 893-895.

ARAMBOURG, C. – 1954 – LAtlanthorpe de Ternifine un chainon complémentaire de l'ascendence humaine fabriquait des bifaces chelleéns. *La Nature*, Paris, Nº 3235; 401-408.

ARAMBOURG, C. – 1956 – Une 3ème mandibule d'*Atlanthropus* découverte à Ternifine. *Quaternaria*, III: 1-4. Roma.

ARAMBOURG, C. – 1960 – Le Zinjanthrope et les données actuelles du problème des origines de *Yhomme*. *La Nature*, Paris, NO 3305: 369-372.

ARAMBOURG, C. & R. HOFFSTETTER – 1954 – Découverte en Afrique du Nord, de restes humains du Paléolithique inférieur. *Compt. Rend. Hebd. Acad. Sei. Paris, 239*: 72-74.

BLUNTSCHLI, H. – 1931 – *Homunculus patagonicus* und die ihm zugereihten Fossilfunde aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens. *Morph. Jahrb., 67*: 811-892.

BOHLIN, B. – 1951 – Some mammalian remains from Shih-ehr-maclTeng, Hui-hui-p'u area, western Kansu. *In* Hedin, Sven "Reports from the scientific expedition to the northwestern provinces of China". Stockholm, vol. 6, Vertebrate Paleontology 5, pp. 1-47, figs. 1-83, est. 1-7.

BONÉ, E. – 1959 – *Oreopithecus bamboli*. A propos du jalonnement tertiaire de l'homme. *Revue des Questions Scientifiques*, 5e. sér., *XX*, avril 1959: 215-240. Paris.

BROOM, R. & J. T. ROBINSON – 1949 – A new type of fóssil Baboon, *Gorgopithecus major. Proc. Zool. Soe. London, 119*: 379-386, 1 pl., 7 figs..

BUTLER, B. M. & J. R. E. MILLS – 1959 – A contribution to the odontology of *Oreopithecus. Buli. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Geol. *4* (1): 1-26, 2 est., 14 figs.. London.

CHARLESWORTH, J. K. – 1957 – *The Quaternary Era*. Vol. II: I-XXXI, 595-1700. Edward Arnold Ltd., ed.. London.

CRUZAFONT-PAIRÓ, & J. HÜRZELER – 1961 – Les pongidés fossiles d'Espagna. *Compt. Rend. Acad. Sei. Paris, 252:* 582-584.

ESTEL, L. – 1959 – The human brain as a preadaptive factor in the development of culture. *Ohio Journ. Sei., 59* (6): 344-346. Columbus, Ohio.

FILHOL, H. – 1874 – Nouvelles observations sur les mammifères des gisements de phosphates de chaux (Lémuriens et Pachylémuriens). *Ann. Sei. Géol.*, Paris, 5 (4), p. 18.

GAZIN, C. L. – 1952 – The lower Eocene Knight formation of western Wyoming and his mammalian faunas. *Smithsonian Misc. Coll., 117:* 1-82 (22-26), figs. 1-6, est. I-II (I, figs. 5-8).

GAZIN, C. L. – 1958 – A review of the middle and upper Eocene primates of North America. *Ibid., 136* (1): 1-112, 14 est..

HEBERER, G. – 1959 – The descent of man and the present fóssil record. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol, 24:* 235-243, illust..

HOFFSTETTER, R. – 1969 – Un Primate de l'Oligoccne inférieur Sud-Americain. . . *Compt. Rend. Acad. Sei. Paris*, ser. D 269: 434-437.

HOWELL, F. C. – 1960 – Comments. The newest link in human evolution: the discoveryof L. S. B. Leakey of *Zinjanthropus boisei. Curr. Anthrop., 1:* 76-77, illust..

HURT, W. R., Jr. – 1960 – The cultural complexes from the Lagoa Santa region, Brazil. *Amer. Anthrop., 62* (4): 569-585. Menasha.

HURT, W. R., Jr. – 1961 – *Idem. Kriterion* (Rev. Fac. Filos. Univ. Minas Gerais), (57-58): 501-520. Belo Horizonte.

HURT, W. R., Jr. – 1964 – Recent radiocarbon dates for central and Southern Brazil. *Amer. Antiquity, 30* (1): 25-31.

HÜRZELER, J. – 1948 – Zur Stammesgeschichte der Necrolemuriden. *Mém. Soe. Paléont. Suisse, 66* (3): 1-46, 41 figs..

HÜRZELER, J. – 1958 – *Oreopithecus bambolii*, Gervais. A preliminaxy report. *Verh. Naturf. Ges. Basel, 69* (1): 1-48. Basel.

HÜRZELER, J. – 1959 – Signification de L'Oréopithèque dans la genèse humaine. *Verh. Schweiz. Naturf. Gesells., 139:* 142-150. Lausanne.

HÜRZELER, J. – 1959 – *Oreopithecus bambolii*, un punto di riferimento per la storia delfumanita nelfera terziaria. *Natura, 50* (1): 1-17, ilust.. Milano.

HÜRZELER, J. – 1960 – The significance of *Oreopithecus* in the geneafcgy of man. *Triangle* (Sandoz Journ, Med. Sei.), *4:* 164-174, illust..

KOENIGSWALD, G. H. R. von – 1957 – Remarks on *Gigantopithecus* and other hominoid remains from Southern China. *Proc. Koninkl. Nederlandse Akad. Wetenschappen*, Amsterdam, ser. B, *60* (3): 153-159.

KRAGLIEVICH, J. L. – 1951 – Contribuciones al conocimiento de los Primates fósiles de la Patagonia. *Comunicaciones Inst. Nac. 'Bernardino Rivadavia"*, Ci. Zool., II (5): 55-82, 6 figs.. Buenos Aires.

LAMBERTON, C. – 1939 – Contribution à la connaissance de la fauna subfossile de Madagascar. Lémuriens et Cryptoproctes. *Mém. Acad. Malgache*, fase. 27: 1-203, 28 est., 23 figs:.

LAMBERTON, C. – 1946 – Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Les Pachylémurs. *Buli Acad. Malgache*, n. s., XXVII: 7-24, 1 est..

LEAKEY, L. B. S. – 1960 – Finding the world's earliest man. *Nat. Geol. Mag., 118* (3): 420-435, illust.. London.

LEAKEY, L. B. S. – 1962 – A new lower Pliocene fóssil primate from Kenya. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 13, *4* (47): 689-696. London (1961).

McKENNA, M. C. – 1960 – Fóssil Mammalia from early Wasatchian Four Mile Fauna, Eocene of northwest Colorado. *Univ. Califórnia Pub. Geol. Ser., 37* (1): 1-130, 64 figs.. Berkeley e Los Angeles.

McKENNA, M. C. – 1963 – New evidence against Tupaioid affinities of the Mammalian family Anagalidae. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 2158, 16 pp.. New York.

McKENNA, M. C. – The early Tertiary Primates and their

ancestors. *Proceed. XVI Intern. Congr. Zool.*, Washington, D.C., August 20-27, vol. 4: 69-74.

MAYR, E. – Taxonomic categories in fóssil hominids. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Vol. XV: Origin and Evolution of Man, pp. 109-118. New York.

PAULA COUTO, C. de – 1958 – Notas à margem de uma expedição científica a Minas Gerais. *Kriterion* (Rev. Fac. Filos. Univ. Minas Gerais), *11* (45-46): 401-423. Belo Horizonte.

PAULA COUTO, C. de – O homem de Lagoa Santa e o Pleistoceno sul-americano. *Rev. Brasileira Arqueol.*, ano I (1), julho 1964: 27-29.

PILGRIM, – 1927 – A *Sivapithecus* palate and other Primate fossils from índia. *Palaeont. Indica, 14:* 1-24, 1 est., 3 figs.. Calcutta.

PIVETEAU, J. – 1957 – Primates. Paléontologie huinaine. *In* "Traité de Paléontologie", dir. de J. Piveteau, VII: 1-675, figs. 1-639. Masson & Cie., ed., Paris.

ROBINSON, J. T. – 1960 – The affinities of the new Olduvai Australopithecine. *Nature, 186* (4723): 456-458. London.

RUSCONI, C. – 1935 – Las espécies de primates del Oligoceno de Patagonia (gen. *Homunculus). Rev. Argentina Paleont. Anthrop., Ameghinia, 1:* 39-125. Buenos Aires.

SABAN, R. – 1956 – L'os temporal et ses rapports chez les lemuriens subfossiles de Madagascar. *Mém. Inst. Sei. Madagascar*, sér. A, *X:* 251-297, figs. 1-22. Tananarive.

SIMONETTA, A. M. – 1959 – Catalogo e sinonimia annotata degli ominoid fossili e attoali (1758-1959). *Atti. Soc. Tose. Sci. Nat.* 64-B: 53-112.

SIMONS, E. L. – 1959 – An anthropoid frontal bone from the Fayum Oligoceno of Egypt: the oldest skull fragment of a higher Primate. *Amer. Mus. Novit.*, N° 1976: 1-16, illust.. New York.

SIMONS, E. L. – 1960a – *Apidium* and *Oreopithecus. Nature, 186* (4727): 824-826. London.

SIMONS, E. L. – 1960b – New fóssil Primates: a review of the past decade. *Amer. Scientist, 48* (2): 179-192.

SIMONS, E. L. – 1961a – The dentition of *Ourayia. . . . Postilla YalePeabody Mus.*, N° 54, 20 pp., illust.. New Haven.

SIMONS, E. L. – 1961b – Notes on Eocene Tarsioids and a revision of some Necrolemurinae. *Buli. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. 5* (3): 45-69, figs. 1-2, est. 12-13. London.

SIMONS, E. L. – 1961c – The phyietic position of *Ramapithecus. Postilla, Yale Peabody Mus.*, N° 57: 1-9. New Haven.

MPSON, G. G. – 1935 – The Tiffany fauna, upper Paleocene. III. *Amer. Mus. Novit.*, N° 817: 28 pp., 14 figs.. New York.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The principies of classification and a classification of Mammals. *Buli Amer. Mus. Hist., 85:* XVI + 350 pp.. New York.

SIMPSON, G. G. – 1955 – The Phenacolemuridae, new family of early Primates. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 105 (5): 411-442, est. 30-35, tab. 1-6. New York.

SIMPSON, G. G. – 1964 – The meaning of taxonomic statements. *In* "Classification and human evolution", editado por S. L. Washburn. Wenner-Green Foundation, Viking Fund Publications in Anthropology, n° 37 (data de 1963, mas publicado em 1964). New York.

STANDING, H. F. – 1908 – On recently discovered subfossil *Primates* from Madagascar: with an appendix: On the form of the brain in extinct Lemurs of Madagascar, with some remarks on the affinities of the *Indrisinae*, by G. Elliot Smith. *Trans. Zool. Soc., 18*, 1908 (59-177), est. X-XXVIII. London.

STANDING, H. F. – Rapport des ossements sub-fossiles provenant d'Ampasambazimba. *Buli. Acad. Malgache Antnanarive, 3:* 305-310; 7 (1918): 61-64.

STEWART, T. D. – 1950 – The problem of the earliest claimed representatives of *Homo sapiens. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Zoology, XV: Origin and Evolution ofMan*, pp. 97-107.

STIRTON, R. A. – Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *Univ. Califórnia Publ., Buli. Depart. Geol. Sei., 28* (11): 315-356, est. 7-14, 2 figs.. Berkeley e Los Angeles.

STIRTON, R. A. – 1951 – A new monkey from the La Venta late Miocene of Colombia. *Ministério de Minas y Petróleos, Serv. Geol. Nac., Compilación de los Estúdios Geologicos Oficiales en Colombia, 7:* 345-346, est. 91-97, 1950. Bogotá.

WEIDENREICH, G. H. R. von – 1935 – The *Sinanthropus* population of Chouckoutien (locality I) with a preliminary report on new discoveries. *Buli. Geol. Soc. China, XIV* (4): 427-468, est. I-ÍII.

WEIDENREICH, G. H. R. von – Morphology of Solo Man. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 43* (3), Anthrop. Papers: 205-290, est. 16-47. New York.

ZEUNER, F. W. – 1946 – Dating the past. 44 pp.. Methuen & Co., Ltd., London.

Capítulo XI

Ordens Tillodontia Marsh, 1875 e Taeniodonta Cope, 1876

A estas ordens pertencem umas poucas formas fósseis, primitivas e arcaicas, de afinidades duvidosas e de relativamente pequena distribuição no tempo, restritas, com duvidosas exceções, ao Terciário inferior da América do Norte.

Ordem TILLODONTIA Marsh, 1875

Derivados da base do tronco placentário, os Tillodontia constituem um grupo pobre em formas conhecidas, que se distribuem do Paleoceno superior (Clark Fork) aos últimos estágios do Eoceno médio (Bridger) da América do Norte. Dois gêneros pouco conhecidos do Eoceno inferior da França e do Terciário inferior da China, são duvidosamente classificados nesta ordem. As formas do Eoceno inferior são muito primitivas, pouco variadas e de tamanho geralmente pequeno; as do Eoceno médio, de aspecto menos primitivo, são mais variadas e de tamanho consideravelmente maior (*Tillodon*, por exemplo, rivalizava em tamanho com um urso pardo), embora raras.

Este grupo, que já foi classificado entre os Rodentia, e também com os Taeniodonta, devido ao grande desenvolvimento dos dentes incisivos das formas nele incluídas, descendeu provavelmente de Insectivora primitivos, talvez nos tempos do Paleoceno médio ou inferior, possivelmente lado a lado com os Creodonta-Arctocyonidae, segundo Gazin.

Apenas uma família, a dos *Esthonychidae* Cope, 1883, constitui a ordem. Sua fórmula dentária é $\frac{2.\ 1.\ 3.\ 3}{3\text{-}1.\ 1.\ 3.\ 3}$, ao todo 38 a 34 dentes. Dos incisivos, os I_2 são muito desenvolvidos, desprovidos de raiz, de polpa aberta na base, o mesmo se dando com o I^3, sendo os I_1 e I_3 de tamanho reduzido. Os molares superiores e inferiores são braquiodontes, sendo os superiores trituberculados, com parastilo e metastilo pouco desenvolvidos, e os inferiores de trigonido em forma de *U*, providos de metastilido. A pata anterior é pentadáctila, com falanges ungueais alongadas e simples, não bífidas. Pouco se conhece da pata posterior.

O crânio, longo e baixo, de caixa cerebral pequena e região facial prolongada em focinho afilado, de um modo geral lembra o dos Carnívora, o que acontece também com os dentes molares, estruturalmente afins com os de certos Amblypoda do Paleoceno, mas cuja diferenciação em sentido selenodonte sugere também probabilidade de uma possível, embora longínqua, relação de parentesco com os carnívoros primitivos do grupo dos Creodonta-Arctocyonidae que poderiam ter derivado de um mesmo tronco ancestral, idéia esta confirmada pela estrutura do carpo e do tarso (vide nota no Apêndice).

Família Esthonychidae Cope, 1883

A esta família, a única da ordem, pertencem pelo menos três gêneros bem definidos, e três outros duvidosos, distribuídos, segundo Gazin, por duas subfamílias, *Esthonychinae* Zittel & Schlosser, 1911, e *Trogosinae* Gazin, 1953.

À primeira destas subfamílias liga-se apenas o gênero tipo da família, *Esthonyx* Cope, 1874, de que se conhecem os dentes superiores e mandíbulas com dentes, sendo os caninos relativamente grandes, cujas espécies distribuem-se pelo Paleoceno superior (*E. spatularius* Cope) e Eoceno inferior (*E. bisulcatus* Cope, *E. acutidens* Cope, *E. burmeisteri* Cope) da América do Norte. Uma espécie é conhecida no Eoceno inferior da Europa.

A subfamília *Trogosinae* é mais rica em gêneros conhecidos. *Trogosus* Leidy, 1871, e *Tillodon* Gazin, 1953 (= *Tillotherium* Marsh, 1873), conhecidos por seus crânios e mandíbulas, com a respectiva dentadura, e boa parte do resto do esqueleto, são do Eoceno médio dos Estados Unidos (Fig. 202). No primeiro destes gêneros, o crânio é relativamente curto, os I_1 e I_3 são presentes e os molares inferiores são de fuste alongado; no segundo, o crânio é alongado, os I_1 e I_3 são provavelmente ausen-

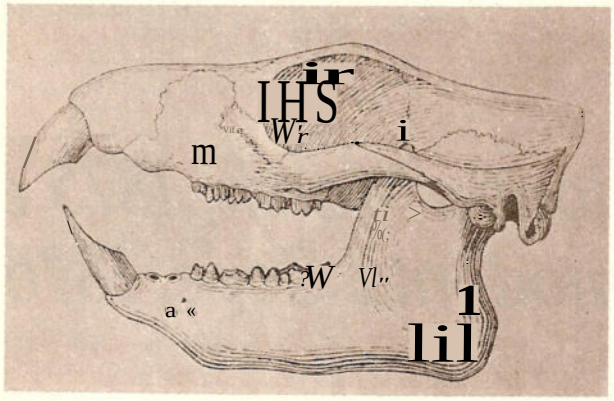


Fig. 202 – *Tillodon fodiens*, do Eoceno médio dos Estados Unidos. Crânio e mandíbula, de perfil. Comprimento do crânio: 32 cm, aproximadamente (de Boule).

tes e os molares superiores e inferiores são bem braquiodontes. *Anchippodus* Leidy, 1868, é um gênero de validade duvidosa, cuja espécie única é conhecida por um dente isolado, do Eoceno médio (?) dos Estados Unidos. *Menatotherium* Piton, 1940, baseado apenas em duas pegadas fósseis, do Eoceno de Menat (França), é muito duvidosamente classificado neste grupo. Segundo Simpson, tais pegadas podem pertencer sobretudo a Insectívora ou a Primates.

À subfamília incerta liga-se o gênero *Adapidium* Young, 1937, conhecido por um fragmento de mandíbula com dois dentes molares conservados, do Eoceno superior ou do Oligoceno inferior da China, que Simpson prefere classificar, com dúvidas, entre os Primates-Prosimii. Rivaliza em tamanho com *Esthonyx*, porém aproxima-se mais dos Trogosinae, pela sua estrutura dentária. A ausência de incisivos não permite sua classificação em qualquer das duas subfamílias supraconsideradas.

Ordem TAENIODONTA Cope, 1876

Esta ordem, de afinidades também obscuras, pode ser tida como um possível ramo arcaico de tronco mamífero proto-insectívoro, do Cretáceo, cujos dentes evoluíram no sentido hipsodonte, adquirindo os caninos desenvolvimento relativamente grande. Os gêneros conhecidos, do Paleoceno inferior ao Eoceno superior da América do Norte, resumem-se em oito, cujos dentes hipsodontes sugerem adaptação a regime herbívoro. Sua vinculação à ordem Edentata, admitida por Matthew e aceita por outros autores, foi rèfutada por Simpson que vê nas semelhanças superficiais que sugeriram tal idéia de afinidade, simplesmente uma manifestação de convergência adaptativa, opinião esta geralmente aceita hoje.

A dentadura é do tipo diprotodonte, com os incisivos reduzidos em número, caninos grandes, pré-molares e molares primitivamente trituberculados, evoluindo para a forma hipsodonte, com o esmalte reduzido a faixas longitudinais ou a calotas terminais. A região facial do crânio e a mandíbula, primitivamente delgados, evoluíram para a forma curta e elevada. Patas pentadáctilas e delgadas nas formas primitivas, robustas e maciças, com grandes falanges ungueais, comprimidas lateralmente nas patas anteriores, e fortes nas patas posteriores.

Família Stylinodontidae Marsh, 1875

Esta família, a única da ordem, constitui-se de duas subfamílias, *Conoryctinae* Schlosser, 1911, do Paleoceno inferior e médio, e *Stylinodontinae* Schlosser, 1911, cuja distribuição cronogeológica abrange todo o Paleoceno e o Eoceno.

Os componentes da subfamília *Conoryctinae* caracterizam-se principalmente por moderada especialização dentária e por ausência de adaptação fossadora. Os gêneros conhecidos são três: *Onychodectes* Cope, 1888, do Paleoceno inferior *(O. tisonensis* Cope), de que se possuem o crânio e a mandíbula, com todos os dentes, e diversos outros elementos esqueletais, inclusive todos os ossos da mão e do pé, os quais, a par de suas afinidades morfológicas indubitáveis com os dos Carnivora-Creodonta, apresentam incontestável aspecto insectívoro, que permitiu a conclusão da origem proto-insectívora da ordem; *Conoryctes* Cope, 1881, do Paleoceno médio (C. *comma* Cope), conhecido por crânios incompletos, mandíbulas, com os dentes preservados, e restos também incompletos de ossos longos. O crânio, de 16 cm de comprimento, duas vezes maior que o do gênero anteriormente considerado, é muito prolongado posteriormente, de região facial mais curta e dentadura reduzida a 38 dentes ($\frac{2.1.}{2.1.}\Lambda$); *Conoryctella* Gazin, 1939, do Paleoceno médio, conhecido apenas por sua dentadura, pouco menos evoluída que a de *Conoryctes*.

Na subfamília típica, *Stylinodontinae* Schlosser 1911, os dentes já apresentavam alto grau de hipsodontia e as patas eram de tipo nitidamente fossador. Os gêneros conhecidos são cinco, a saber: *Wortmania* Hay, 1899, do Paleoceno inferior *(W. otariidens* Cope) (Fig. 203), de que se conhecem a maior parte do crânio, com a mandíbula e quase todos os dentes, alguns ossos longos dos membros e ossos da mão, de um só indivíduo, além de outros restos. O crânio teria uns 18 cm de comprimento; a fórmula dentária é $\frac{1.1.3.3}{1.1.4.3}$, ao todo 34 dentes; *Psittacotherium* Cope, 1882, do Paleoceno médio *(P. multifragum* Cope) (Fig. 204), conhecido por grande parte do crânio, com os dentes superiores, pela mandíbula e dentes inferiores, e por elementos esqueletais dos membros anterior e posterior; o crânio devia ter uns 20 cm de comprimento; os dentes, em número de 32, são $\frac{1.1.2.3}{1.1.4.3}$; *Lampadophorus* Patterson, 1949, do Paleo-

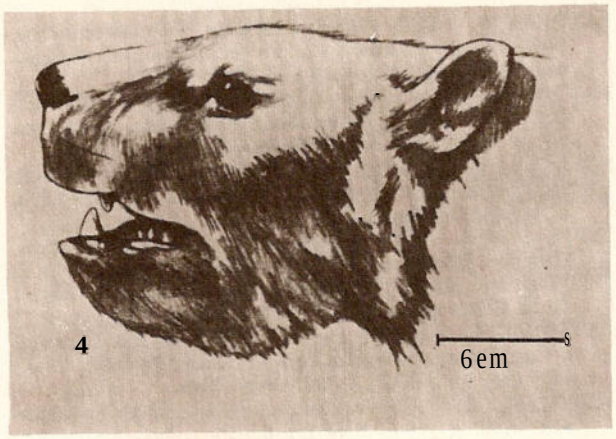


Fig. 203 – Restauração da cabeça de *Wortmania*, teniodonte do Paleoceno inferior da América do Norte (de Simpson).

ceno superior (*L. expectatus* Patterson) apresenta estágio evolutivo importante, embora incompleto, com os caninos de crescimento contínuo, de tamanho proporcional aos dos outros gêneros do grupo, e com cimento presente nos dentes; *Ectoganus* Cope, 1874, do Eoceno inferior (*E. gliriformis* Cope), de que se possui um crânio de 25 cm de comprimento de indivíduo jovem; a fórmula dentária é $\frac{1.1.4.3}{1.1.4.3}$, no total de 36 dentes: *Stylinodon* Marsh, 1874, último representante conhecido da ordem, do Eoceno inferior ao Eoceno superior (*S. mirus* Marsh), tipo da família; o crânio, incompletamente conhecido, devia aproximar-se em tamanho ao *de Ectoganus*, de que não parece ter-se diferenciado muito; a mandíbula é particularmente alta e forte; a característica principal dos dentes parece residir em sua hipsodontia completa.

Segundo Patterson, o desenvolvimento progressivo dos dentes caninos, cujo tamanho aumentou consideravelmente dos gêneros primitivos para os últimos da série, entre os Stylinodontinae, principalmente, estaria diretamente correlacionado com a modificação na estrutura das patas, no sentido fossador, conferindo alto valor adaptativo aos caninos que se tomaram de crescimento contínuo, como o dos dentes dos roedores, estendendo-se pouco a pouco, tal influência, aos demais dentes, até atingir a hipsodontia total nos últimos representantes conhecidos do grupo. Por outro lado, o aumento de força e tamanho dos dentes, principalmente dos anteriores, acarretando grande esforço masticatório, provocou aumento considerável dos músculos envolvidos em tal processo fisiológico e, *ipso facto*, das partes do crânio e mandíbula em que tais músculos se inserem, como sejam a cristã sagital e a arcada jugal, no crânio, a fossa masseterica e a apófise coronóide, na mandíbula, assim como de certos outros ossos da face e no restante da mandíbula. Disto resultou um aumento no volume do crânio e mandíbula. Este é um bom exemplo da estreita interrelação de funções que existe entre os diversos órgãos do corpo, e de como a modificação estrutural e funcional de um deles no curso da evolução de um grupo pode provocar uma alteração adaptativa em cadeia, na estrutura e função de outros órgãos.

Um gênero do Eoceno superior da China, *Chungchienia* Chow Min-Chen, 1963, parece indicar a presença de um Taeniodonta no Terciário da Ásia. Baseia-se num fragmento mandibular com um dente preservado, procedente de Sichwan, Honan. À espécie respectiva, *C. sichuanica* Chow Min-Chen, pertenceriam animais de tamanho moderado. A mandíbula é alta e forte, o dente caniniforme, cilíndrico, procumbente; é ligeiramente dirigido para cima e para o lado externo segundo seu alvéolo. Os dentes molariformes eram pouco numerosos, sendo o Mx separado do caniniforme por longo diastema e provido de banda de esmalte no lado ântero-externo, a dentina diferenciada em uma camada externa, mais dura, e em uma camada interna, mais macia.

O aspecto lembra, à primeira vista, o de um Edentata-Xenarthra Megatherioidea, como o gênero foi classificado por Chow Min-Chen, muito embora a presença de esmalte no único dente conservado, constitua caso ímpar entre os Edentata (exceção feita de um dasipodídeo fóssil do Eoceno inferior da Patagônia, cujos dentes retêm cobertura de esmalte no ápice de suas coroas).

Chungchienia, muito evoluído no tempo para o grupo em que foi classificado por Chow Min-Chen, é, muito provavelmente, um Taeniodonta. Esta não é a primeira vez que se vincula um Taeniodonta aos Edentata, cornos já mostramos nas considerações gerais, concernentes a esta ordem (Taeniodonta).

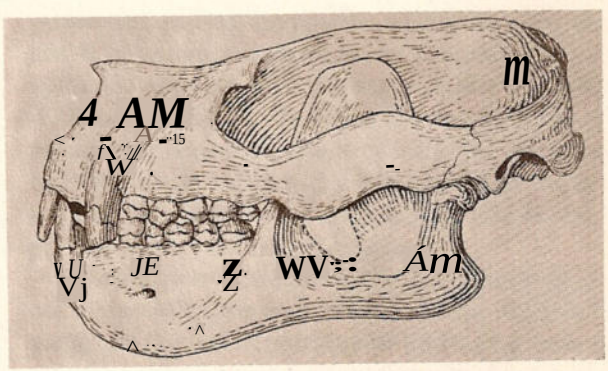


Fig. 204 – *Psittacotherium multifragum*, do Paleoceno dos Estados Unidos. Crânio e mandíbula, de perfil. Comprimento do crânio: 25 cm, aproximadamente (de Boule).

Capítulo XII

Ordem Edentata Cuvier, 1798 (=Xenarthra Cope, 1889)

Os mamíferos pertencentes a esta ordem, possivelmente originados de euterianos primitivos, ainda indefinidos, talvez protoungulados, do Cretáceo superior, constituem um dos grupos mais variados e abundantes em formas fósseis e recentes, cujo principal habitat foi, como ainda o é, a América do Sul.

A denominação da ordem provém do fato de a maioria de seus membros apresentar forte redução dentária. Com exceção dos tamanduás (Myrmecophagoidea), completamente desdentados, todos os demais constituintes desta ordem, extintos e recentes, são providos de dentes, comumente prismáticos e sem esmalte, homodontes, sendo os incisivos e os caninos, propriamente ditos, ausentes e os restantes considerados, em geral, como molares, mesmo quando ocupando posição de incisivos ou de caninos. A monofiodontia é a regra.

A esta ordem foranf também atribuídos, até pouco tempo atrás, os Metacheiromyidae e os Epoicotheriidae, do Paleoceno e Eoceno norte-americanos, agrupados, para tal, numa suposta subordem Palaeanodonta, oposta à dos Xenarthra ou edentados sul-americanos.

Os Palaeanodonta, a partir dos estudos de Matthew (1918), corroborados por Simpson (1931, 1945), foram considerados como ramo primitivo, colateral, do tronco que teria produzido também os Xenarthra, embora com características muito aberrantes e especializações prematuras, em relação aos últimos citados.

Em seu estudo dos pangolins fósseis norte-americanos, envolvendo também os europeus e os manídeos modernos, Emry (1970) concluiu, porém, com muita plausibilidade, qúe os paleanodontes devem ser considerados como ancestrais dos manídeos. Assim considerados, suas características deixam de ser aberrantes e suas especializações deixam de ser prematuras.

As evidências morfológicas e as considerações de ordem geocronológica e paleogeográficas, apontadas por Emry, falam plenamente a favor da classificação dos Palaeanodonta entre os Pholidota, como famílias primitivas do mesmo grupo. Vide capítulo XIII.

Desta maneira, o termo Xenarthra passa a ser estrito sinónimo de Edentata.

Uma das características mais marcantes dos Edentata reside no modo de articulação de suas vértebras dorsolombares, as quais, além das articulações comuns, apresentam articulações adicionais, accessórias (xenartria), articulações estas que, mais ou menos acentuadas nos megatérióides, preguiças, tamanduás e tatus, são indistinguíveis nos gliptodontes, em virtude das fusões intervertebrais, que se processam nestes últimos. O sacro é fundido aos ossos pélvicos, formando a pelve, com o sacro, um só conjunto.

A dentição é, na grande maioria dos casos, monofiodonte, mas a presença de uma dentição de leite, em alguns tatus modernos, implica na difiodontia dos ancestrais primitivos do grupo, ainda desconhecidos. A dentição definitiva é geralmente homodonte, com dentes prismáticos ou cilíndricos, comumente reduzida aos dentes posteriores, poucos, em número, exceto nos tatus, providos de número incomum de dentes. O esmalte é presente apenas no ápice da coroa dos dentes de um tatu extinto, do Eoceno *(Utaetus)*. Os dentes são formados principalmente de dentina compacta, com um núcleo de vasodentina (dentina vascularizada) e com envoltório de cimento. Uma heterodontia secundária pode desenvolver-se, principalmente nas formas filófagas.

Uma mescla incomum de caracteres altamente arcaicos e especializações muito aberrantes faz dos Edentata um grupo de afinidades difíceis de determinar, principalmente com base no que se conhece das formas menos primitivas, menos generalizadas, da ordem.

Além do endoesqueleto, comum a todos os vertebrados, existe nos tatus e gliptodontes, um exoesqueleto, representado por carapaça óssea, de placas dérmicas justapostas, que protege os animais destes dois últimos grupos em referência. Alguns Pilosa eram dotados de

nódulos ósseos, subcutâneos, herdados, talvez, de ancestrais providos de carapaça exoesqueletal.

O crânio conserva aspectos primitivos, como sejam, falta de mesetmóide, a presença de um septo maxilar, nos tatus, a presença de centros de ossificação distintos para certos ossos cranianos (como a pré-maxila e o pterigóide), certas características da região auditiva, etc.

Subordem PILOSA Flower, 1883

Desdentados desprovidos de carapaça óssea, ou com vestígios da mesma sob a forma de nódulos ósseos subcutâneos. Corpo coberto por pêlos mais ou menos bastos e longos, grosseiros. Uma carapaça óssea, de placas dérmicas, poligonais, lisas, fortemente saturadas entre si, e talvez provida de cintas semimóveis, parece ter sido presente num grupo primitivo, logo extinto. Sistema dentário reduzido, no máximo a 18 dentes cilíndricos ou prismáticos (5/4), hipselodontes, correspondentes a um regime alimentar herbívoro. Arco zigomático mais freqüentemente interrompido, provido de conspícua apófise descendente, formada a expensas do jugal. Órbitas abertas para as fossas temporais. Lâminas pterigóides bem desenvolvidas, assim como os processos coronóide e angular da mandíbula cujo canal dentário emite um ramo póstero-externo, que desemboca na face externa ou interna da mandíbula, pouco à frente da base do respectivo ramo montante. Corpo das vértebras lombares percorrido, verticalmente, por um canal vascular, às vezes subdividido, que conduz ao canal raquidiano.

Os membros locomotores, em seu conjunto e particularidades, são de estrutura muito característica. O astrágalo, na grande maioria dos grupos, é de conformação peculiar, a que corresponde uma torsão mais ou menos nítida do pé, para o lado interno: o côndilo articular interno da tróclea, às vezes em forma de apófise odontóide, é encurtado no sentido ântero-posterior e semicircundado pela superfície articular externa da tróclea, mais ou menos baixa; a cabeça de articulação navicular é convexa ou um tanto côncava. Os metatarsianos externos são comumente reforçados, nas formas terrícolas, por servirem de face de apoio do pé, na marcha (exceto nos tamanduás e em poucas outras formas, extintas, que são plantígradas, de astrágalo mais aproximado da forma comum). As garras, em geral fortes, são protegidas na base por forte bainha óssea.

A origem do grupo, sem dúvida é muito antiga, datando provavelmente do início da idade dos mamíferos na América do Sul (Paleoceno).

Superfamília Orophodontoidea Kraglievich & Rivas, 1951. Adotando ponto de vista antes expresso por Kraglievich, Hoffstetter agrupa nesta superfamília certas formas pesadas, do Eoceno e Oligoceno sul-americanos, a que dá também o apelido de Paragravígados, que concordam com os Megatherioidea na morfologia dos elementos ósseos conhecidos (mandíbula, ossos do carpo, astrágalo, metapodiais, falanges, fórmula dentária), embora seu crânio seja relativamente mais forte em relação às extremidades. Os dentes, de forma bilobulada, lembram os dos milodontídeos terminais e os de certos dasipodídeos (tatus) fósseis, mas, diferentemente dos megateriódes típicos, são constituídos por grossa massa de dentina compacta, recoberta por delgada capa de cimento, com um núcleo reduzido, de vasodentina ou osteodentina, mais ou menos como nos Cingulata. A idéia de que estes animais fossem recobertos por uma carapaça óssea, dérmica, de aspecto peculiar, foi aventada, com base na descoberta, no Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia, de placas ósseas isoladas, atribuídas a um gênero aberrante de gliptodontes (*Palaeopeltis* Ameghino, 1895). Tais placas são sobretudo poligonais, fortemente suturadas, ou sub-retangulares e adelgaçadas nas extremidades, lembrando a existência de carapaça de escudos rígidos e cintas semimóveis. Afora pequenos e numerosos furinhos vasculares, estas placas não apresentam ornamentação externa.

Trata-se, provavelmente, de grupo de curta duração, colateral ao dos Pilosa típicos ou originado deste quando ainda retinha certos caracteres dasipodóides (isto é, próprios dos tatus) que teriam sido o ponto de partida comum a todos os Edentata e derivados dos Insectivora.

Família Orophodontidae Ameghino, 1895. Encerra dois gêneros do Oligoceno inferior de Deseado, na Patagônia, cada qual sendo o tipo de subfamília própria. 5/4 dentes.

Subfamília Orophodontinae Hoffstetter, 1954. Ao gênero *Orophodon* Ameghino, 1895, pertence uma espécie (*O. hapaloides* Ameghino) de tamanho médio, mas já maior que o dos megateriódes oligocênicos, seus contemporâneos. Sua mandíbula, de bordo inferior sinuoso, lembra a de certos megateriódes do grupo dos megalônices (Megalonychidae). Os M^{1-4} são de seção sub-reniforme, com fraco sulco interno; o M^5 é bilobulado. Os M_{j-3} são de contorno elíptico ou subcircular, desgastando-se em forma de duplo bisel; o M_4 é bilobulado, um tanto parecido com os molares inferiores dos tatus extintos do grupo dos Pampatheriinae. O astrágalo, embora mais deprimido e mais alongado que o dos Megalonychidae, lembra o destes.

Esta subfamília parece proceder do Eoceno superior (Mustersense), de cujos depósitos procede um astrágalo típico, quase idêntico ao da espécie supracitada, mas um terço menor que o da mesma (atribuído a um gênero particular, *Proplatyarthms* Ameghino, 1902, talvez indis-

tinguível de *Orophodon*) e um fragmento de carapaça do tipo *Palaeopeltis*.

Subfamília Octodontotheriinae Hoffstetter, 1960. O gênero tipo, *Octodontotherium* Ameghino, 1895, é conhecido por uma espécie (*O. grandae* Ameghino) mais robusta e menos rara que *Orophodon hapaloides*. A mandíbula, alta e pesada, de região sinfisiária alargada, lembra a de alguns megaterióides milodontídeos. As séries dentárias inferiores divergem um tanto entre si, lateralmente, em sua região anterior, sendo os M_{t-2} implantados um tanto inclinadamente para fora, de seção reniforme. Os M_{3-4} são bilobulados, com dupla construção lateral, lembrando muito os molares inferiores dos tatus da subfamília Pampatheriinae. Os M^{1-2}, arqueados para a frente, são de contorno reniforme; o M^3 é prismático-retangular, com sulcos laterais; o M^4 é bilobulado, como os M_{3-4}; no M^5, também bilobulado, os lóbulos são desigualmente desenvolvidos. O astrágalo, muito especializado, sugere um tanto os do milodontídeo *Glossotherium* e do megateriídeo *Prepotherium*. Os ossos do carpo, a despeito de seus caracteres peculiares, assemelham-se aos dos Megalonychidae miocênicos.

O aparecimento súbito da subfamília no Deseadense (Oligoceno inferior) permite-nos admitir-lhe origem pré-oligocênica, provavelmente eocênica que se teria extinguido nos tempos do Oligoceno superior (Colhueuapiense), com formas ainda maiores.

Hoffstetter (1958) lembra que o gênero *Machlydotherium* Ameghino, 1902, baseado em placas dérmicas, ósseas, do Eoceno da Patagônia, e geralmente admitido entre os dasipodídeos (tatus) da subfamília Pampatheriinae (vide sob este título), talvez pudesse pertencer aos Paragravígrados. O dente, que também lhe é atribuído, embora por sua forma sugira os dos Pampatheriinae, como acontece com os dos Orophodontinae, poderia ter pertencido a um animal do mesmo grupo.

Superfamília Entelopsoidea Pascual, 1960. Dentes inferiores e superiores mais numerosos que nos demais Pilosa. Pré-maxila bem desenvolvida e com dentes incisiviformes, braquiodontes. Mandíbula curta e forte, com ampla sínfise, sugerindo um tanto a dos Megatherioidea, por seu pronunciado desenvolvimento ântero-posterior, embora de espessura posterior relativamente maior. Dentes presentes desde o bordo incisivo, dispostos em série cerrada, heterodontes pelo menos os três últimos, bilobulados, como nos Orophodontoidea, constituídos por quatro camadas estruturais: a externa, de cimento, grossa; uma de dentina, de consistência vítrea, aparentemente fibrilar, outra de dentina mais espessa, e por último, um núcleo central de dentina compacta, macroscopicamente semelhante à osteodentina dos Dasypodoidea. Ramos mandibulares com pronunciado intumescimento inferior, imediatamente posterior à sínfise, mas de aspecto algo diferente do que se observa nos Megatherioidea e Bradypodoidea, e um tanto estrangulados sob o décimo alvéolo; dois forames mentonianos, um sob o terceiro alvéolo, o outro um tanto posterior e em nível mais inferior ao primeiro; dois poços simétricos em relação à linha de sutura sinfisiária, presentes na base do bordo posterior da sínfise, provavelmente destinados à inserção do músculo geno-glosso. Mioceno inferior (Santacruzense) da Argentina.

Família Entelopsidae Pascual, 1960. O único gênero é *Entelops* Ameghino, 1887, com duas espécies: *E. díspar* Ameghino, tipo, e *E. parodii* Pascual, baseadas em fragmentos mandibulares, com alvéolos dentários presentes desde o rebordo anterior (incisivo), correspondentes a dez dentes pelo menos, em série contínua, sem diastemas, e um dente preservado, no espécime referido a *E. parodii* (Fig. 205).

A existência deste gênero de caracteres inusitados para a ordem, revelada por Ameghino e logo esquecida, mas relembrada recentemente por Pascual (1960), é algo transcendental, visto que parece abrir novos horizontes para o esclarecimento da origem dos Xenarthra, por um lado, e dos Palaeanodonta, por outro.

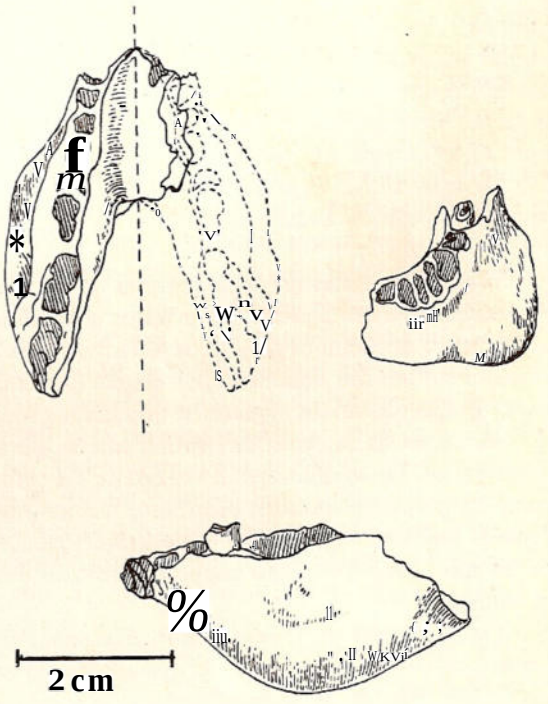


Fig. 205 – *Entelops parodii* Pascual. Fragmento mandibular, tipo, em normas vertical, frontal e lateral. Mioceno inferior (Santacruzense) de Monte León, província de Santa Cruz, Patagônia (segundo Pascual).

Os Entelopsoidea representariam um ramo colateral ao dos Megatherioidea, saído, como estes, de um tronco comum, originário também dos Orophodontoidea, e logo extinto. Sua dentição heterodonte e o fato de os alvéolos de seus incisiviformes indicarem que estes dentes não foram de polpa aberta na base, mas sim, de ápice radicular fechado, braquiodontes, portanto, parecem afastar a possibilidade, até agora admitida, embora com certa dúvida, de que os Xenarthra teriam derivado dos Palaeanodonta, visto que estes não só eram já desprovidos de dentes incisiviformes, como porque seus dentes já eram todos hipsodontes. Parece-nos mais provável agora que os Palaeanodonta e os Edentata (Xenarthra) sejam grupos completamente distintos entre si, só remotamente relacionados talvez com os Protoungulata, de que se teriam originado.

Superfamília Megatherioidea Gray, 1821. Os megateriódes ou preguiças terrícolas (preguiças gigantes) são os desdentados mais grosseiros e pesados que se conhecem; na maioria, de tamanho descomunal, às vezes, gigantesco. Sua pele deve ter sido coberta por espesso pêlo, sendo que alguns gêneros apresentavam numerosas placas ou bolinhas ósseas, subcutâneas, esparsas, de forma irregular, que formavam uma espécie de cobertura defensiva, rudimentar. Estes desdentados, todos extintos, evidentemente, eram fitófagos, providos de molares prismáticos ou cilíndricos, em número de 14 ou 18. Os membros locomotores são grossos, pesados, moderadamente alongados, com as extremidades dotadas de garras fortes e recurvadas. Devido a uma natural torsão do tarso e carpo, estes animais comumente apoiavam-se no solo com a face externa dos pés e o dorso das mãos.

Os mais antigos representantes do grupo até agora conhecidos, são do Eoceno superior ou do Oligoceno da Patagônia.

A extinção destas preguiças gigantes data do fim do Pleistoceno, tendo algumas sobrevivido, possivelmente, até a aurora dos tempos geológicos recentes. Antes de se extinguirem em seu continente de origem (América do Sul), em diversas ondas migratórias invadiram a América do Norte através da América Central, emersa das águas oceânicas no fim do Plioceno. As causas de sua extinção, como da maioria dos outros mamíferos maiores no continente americano, permanece indecifrável, parecendo, no entanto, que o fator mais importante foi uma mudança climática.

Embora todas as formas conhecidas sejam tipicamente terrícolas, é bem admissível que as formas primitivas tenham sido de pequeno tamanho e de hábitos mais ou menos arborícolas, habitantes da zona florestal intertropical, o que explicaria a ausência de documentação paleontológica muito antiga, como pensa Hoffstetter (1958).

Ainda raras no Oligoceno, as formas fósseis ligadas a esta superfamília eram numerosas e muito diversificadas nos tempos do Mioceno, mas ainda pouco diferenciadas e de tamanho pequeno, já distribuídas pelas três famílias típicas do grupo, extintas no Pleistoceno.

Admite-se que as formas pleistocênicas antilhanas, de características primitivas, pouco diferenciadas dos tipos miocênicos, tenham derivado de formas miocênicas sul-americanas, que teriam invadido as Antilhas de modo passivo (sobre balsas naturais, por exemplo) durante o período de isolamento do continente sul-americano, quando a região centro-americana se achava submersa. Ao restabelecer-se a conexão terrestre entre os dois maiores blocos continentais americanos, no Plioceno superior, representantes das três famílias em consideração atingiram a América do Norte, onde se extinguiram no Pleistoceno ou sub-Recente, concomitantemente com seus parentes, na América do Sul.

Os Megatherioidea, diferentemente dos Orophodontoidea e dos Cingulata, caracterizavam-se por seu tegumento revestido de proteção pilosa (certas formas finais do grupo eram dotadas, além disto, de pequenos nódulos ósseos subcutâneos).

Os dentes, de forma cilíndrica ou prismática e estrutura característica, são formados, de dentro para fora, por um núcleo de vasodentina tenra, muito vascularizada, envolvida por dentina compacta, delgada e resistente, que por sua vez, tem a periferia coberta por uma camada mais ou menos espessa de cimento. Sendo estes elementos de dureza diferente, o seu desgaste provoca desigualdades na superfície de abrasão dentária, sobressaindo a dentina como o elemento mais duro nas cristas, o cimento, nos declives, e a vasodentina, nas depressões. Fórmula dentária: 5-4/4-3 M.

A cabeça é pequena em relação ao tamanho do corpo; alongada ou mais ou menos globulosa. Na coluna vertebral, há soldadura intervertebral apenas entre as vértebras sacras, que formam um conjunto, geralmente fundido aos ossos pélvicos. A cauda é incomumente grossa e longa. Na escápula, o coracóide une-se ao acrômio, formando uma ponte óssea. A clavícula é, em geral, forte. Na bacia, o ílio expande-se amplamente e os ossos púbicos reúnem-se em curta sínfise.

Os membros locomotores são fortes, moderadamente alongados, de aspecto peculiar e morfologia variável, segundo as famílias, embora conservando traços gerais comuns.

Família Megalonychidae Zittel, 1892. Grupo sistematicamente complexo, polifilético, diversificado em cinco subfamílias, com representação conhecida desde o Oligoceno inferior. Os dentes (5/4 M), prismáticos, quadrangulares ou de contorno elíptico, são pouco diferenciados entre si. O primeiro de cada série superior e

inferior é separado dos demais por longo diastema, tornando-se caniniforme ou incisiviforme; é ausente em certas formas. O crânio é mais ou menos alongado ou tende para a forma globulosa. A mandíbula, mais ou menos alongada, tem a região sinfisiária alongada anteriormente, em forma de lingueta acanalada. O pescoço é sobretudo longo, o sacro, curto, formado pela fusão de cinco ou seis vértebras, a cauda, medianamente forte. Membros locomotores relativamente delgados. Úmero provido de forame entepicondilóide. Mão pentadáctila, com garras longas e comprimidas lateralmente. Pé, no mínimo, tridáctilo, com a garra do dedo III maior que a ios outros.

No que concerne ao grupo dos megaterióides, a família dos megaloniquídeos teve, ao que parece, preponderância sobre as outras duas, nos tempos do Santacruzense (Mioceno inferior), a ela ligando-se formas prémiocênicas bem estabelecidas. Com o correr do tempo, sua predominância na representação faunística e sistemática foi diminuindo, de modo que, no Pleistoceno, os milodontídeos assumiram a hegemonia, sob este ponto ie vista.

Subfamília Órtotheriinae Ameghino, 1889. Região risal muito baixa. Primeiro dente maxilar de contorno trigonal, não comprimido lateralmente e pouco volumoso, separado do segundo por longo diastema. Fémur cilindróide, um tanto comprimido ântero-posteriormente, muito largo; fosseta de inserção ligamentosa (ligamento redondo), na cabeça femural, completamente incluída na respectiva superfície articular; extremidade distai do fêmur espessa; faceta articular para a rótula fracamente unida (ou ligeiramente separada) à superfície articular do côndilo lateral da tróclea.

Tribo Ortotheriini, nova. O gênero tipo é *Ortotherium* Ameghino, 1885 (*O. laticurvatum* Ameghino), conhecido por um ramo mandibular esquerdo, incompleto, curto, elevado e espesso, com os alvéolos dos M_{1-4} preservados, procedente do Mesopotamiense (Mioceno superior) das barrancas do rio Paraná, Argentina. O caniniforme (M_1) é muito pequeno e cilíndrico e separado do M_2 por curto diastema; os M_{2-4} são de seção subquadrangular. A espécie única devia ser pouco maior que a preguiça tridáctila moderna (*Bradypus tridactylus*). Da mesma procedência geográfica e estratigráfica é *Pliomorphus* Ameghino, 1885 (*P. mutilatus* Ameghino), fundado sobre um fragmento maxilar direito, com o caniniforme (M^1), prismático-triangular, e o M^2, de contorno quadrangular, preservados. Era um animal de grande tamanho, comparável ao do milodontídeo *Glossotherium*. Um crânio de 27 cm de comprimento, procedente do Mesopotamiense de Curtiembre, província de Entre Rios, Argentina, descrito por Kraglievich (1923), sob o nome de *P. ameghinoi*, é particularmente notável pelo aspecto deprimido de seu rostro e de sua cápsula cerebral, que é larga, órbita situada ao nível do rebordo alveolar, etc. No fémur, que é pouco largo, a faceta rotuliana é separada do côndilo interno da tróclea e, às vezes, também do côndilo externo (em *Torcellia* Kraglievich, 1923, que Hoffstetter considera como seu sinónimo).

Tribo Neocnini, nome novo (=*Cubanocnini* Varona, 1974). M^1 mais ou menos subtriangular em corte transversal, mas com a face ântero-mesial muito estreita em relação à ântero-externa e à póstero-mesial; ápice pontiagudo, com superfície de desgaste relativamente curta. M_1 acanalado longitudinalmente em sua face interna e de colocação mais lateral. M_{2-4} acanalados longitudinalmente em suas faces oral e aboral. Crânio com crista sagital mais ou menos forte. Mandíbula com lingueta sinfisiária curta. Astrágalo de colo bem definido, como em *Bradypus* (diagnose adaptada de Varona, 1974).

O gênero tipo é *Neocnus* Arredondo, 1961 (= *Microcnus* Matthew, 1919, não Reichenow, 1877, ave = *Cubanocnus* Kretzoi, 1968). Seus M_{2-4} são subquadrados, não obliquamente implantados. O côndilo articular da mandíbula é pouco elevado acima do nível alveolar. A sínfise mandibular e a respectiva lingueta são curtas. Uma espécie, *M. gliriformis* (Matthew), de tamanho muito pequeno, do Pleistoceno cubano. O material referível a esta espécie é relativamente escasso. Recentes coleções, feitas em Cuba, incluem restos mais completos, inclusive crânio e resto do esqueleto, cuja exata classificação depende, não obstante, de estudo acurado. O crânio, muito pequeno e baixo, sugere muito o de *Hapalops vulpiceps* Scott, em seu perfil, assim como o de *Mesocnus torrei* Matthew, em seu aspecto geral; estreita-se progressivamente de trás para adiante, de rostro particularmente afilado, com nítida depressão lateral, côncava, posterior ao M^1, porém relativamente mais curto que o de *Mesocnus*. M^1 subtriangular em corte transversal, com vértice póstero-aboral, separado do M^2 por longo diastema; M^2 subtriangular arredondado, em corte transversal, com vértice póstero-mesial; M^3 idem, porém mais arredondado; M^4 de contorno subquadrangular, de eixo maior transversal; M^4 amplo, subquadrado, mas de faces oral, aboral e posterior um tanto chanfradas em sua parte média, em corte transversal (vide Fischer, 1971, pp. 609-610).

Tribo Acratocnini Varona, 1974. M^1 de tipo caniniforme, muito desenvolvido, curvo, de ápice afilado e superfície de desgaste plana e mais ou menos vertical e posterior; seção transversal subtriangular e parte extra-alveolar mais longa que a altura do rostro no mesmo plano. M_1 de fuste retilíneo, inclinado para a frente e

para fora, ápice aguçado, de seção transversal semicircular ou um tanto triangular, com a superfície de desgaste dirigida para a frente e aproximadamente vertical. Lingueta sinfisiária da mandíbula curta, com o bordo posterior da sínfise no mesmo plano transversal com a face anterior do M_2. Crânio de cristã sagital e lambdóides bem salientes; rostro relativamente amplo e baixo (diagnose adaptada de Varona, 1974).

Em *Acratocnus* Anthony, 1916, o crânio é relativamente alongado, lembrando, em sua forma geral, o das formas miocênicas (*Hapalops*, etc.), assim como a mandíbula, mas cristas sagital e lambdóides fortes e forte constrição lateral, pós-orbital. Mandíbula forte e relativamente curta, com conspícua apófise angular, ampla região condilar, processo coronóide e côndilo baixos. M^1 fortemente curvo e apontado verticalmente para baixo, caniniforme; M_1 forte e retilíneo, ligeiramente procumbente. A espécie única é *A. odontrigonus* Anthony, fundada sobre restos esqueletais abundantes, do Pleistoceno ou sub-Recente de Porto Rico (Figs. 206 e 207).

Em *Synocnus* Paula Couto, 1967, o crânio e a mandíbula são fortes e maciços, muito mais largos e mais reforçados que os de *Acratocnus*. No crânio, sem constrição pós-orbital, a cristã sagital e o processo pós-orbital do frontal são pouco salientes. Na mandíbula, a lingueta sinfisiária é procumbente e um tanto curta. M_1 dirigido um tanto obliquamente para a frente e para fora, separado do M_2 por diastema mais longo que em *Miocnus* e *Acratocnus* e seguido por constrição mandibular póstero-lateral bem menor que em ambos os gêneros citados. A espécie única, *S. comes* (Miller), é do Pleistoceno ou sub-Recente do Haiti.

Miocnus Matthew, 1931, baseia-se numa espécie, *M. antillensis* Matthew, do Pleistoceno cubano. Seu tamanho equivale, aproximadamente, ao de *Acratocnus odontrigonus*, a que se assemelha sob diversos aspectos, sendo ambas as espécies um tanto maiores que a atual preguiça didáctila, *Choloepus didactylus*, que, aliás, lembra muito estes megaloniquinos. Além de fragmentário, o material fóssil, referido a esta espécie, é ainda escasso, destacan-

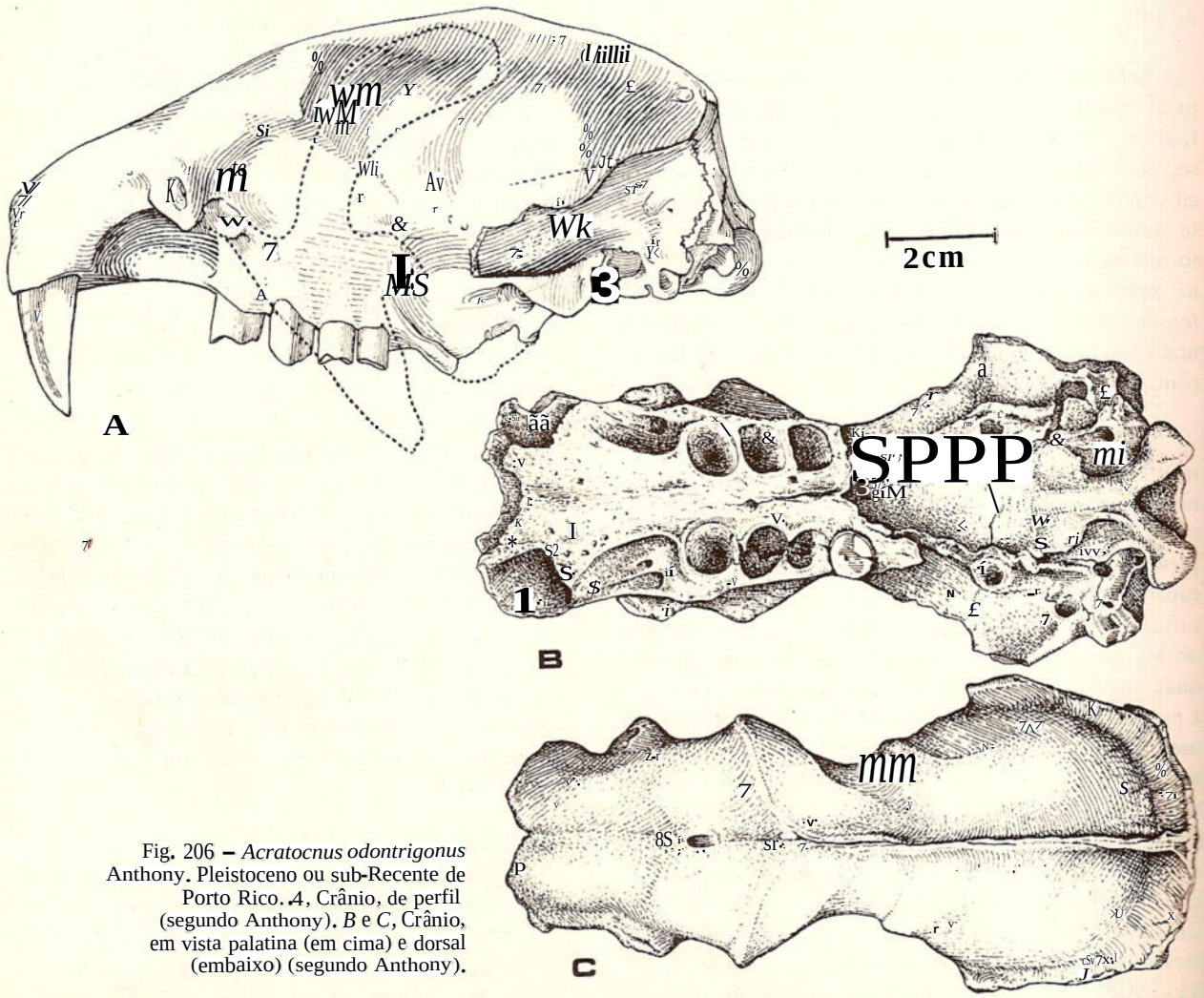


Fig. 206 – *Acratocnus odontrigonus* Anthony. Pleistoceno ou sub-Recente de Porto Rico. *A*, Crânio, de perfil (segundo Anthony). *B* e *C*, Crânio, em vista palatina (em cima) e dorsal (embaixo) (segundo Anthony).

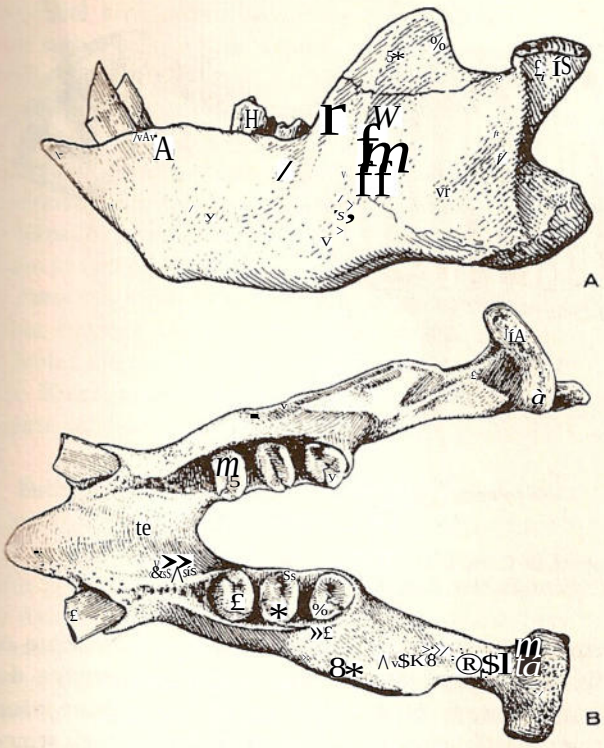


Fig. 207 – *Acratacnus odontrigonus* Anthony. *A*, Mandíbula, de perfil, *B*, vista de cima. Pleistoceno ou sub-Recente de Porto Rico (segundo Anthony).

do-se um crânio, quase completo, e fragmentos mandibulares, com dentes. O crânio e a mandíbula são curtos, maciços e muito menos alongados que em *Mesocnus*. A lingueta sinfisiária da mandíbula é ligeiramente curva ântero-posteriormente, em sua face ventral, afilando-se anteriormente; é bem mais curta que em *Mesocnus*. O ramo montante da mandíbula é consideravelmente grande. M^1 transversalmente triangular e fortemente curvo; M_1 semicircular ou semilunar, em corte transversal (Fig. 208-5).

Paulocnus Hooijer, 1963, presumivelmente do Pleistoceno superior e talvez do sub-Recente de Curaçao, baseia-se numa espécie, *P. petrifactus* Hooijer, conhecida por um crânio e mandíbula fragmentários, com dentes, e alguns outros restos esqueletais de um mesmo indivíduo, de tamanho relativamente grande, intermediário entre o de *Megalocnus* e o de *Acratocnus* (menor que o primeiro, maior que o segundo). O crânio é desprovido de crista sagital. A lingueta sinfisiária da mandíbula é pouco menos alongada que em *Mesocnus*. Os M_1^1 assemelham-se um tanto aos de *Acratocnus*. O diastema que os separa dos dentes seguintes é mais curto que em *Mesocnus*. M^5 de contorno trigonal. Carpo de tipo miocênico (*Hapalops*), generalizado (Fig. 208-C).

Subfamília Megalocninae Kraglievich, 1923. Região nasal pouco elevada. M_1^1 rodentiformes, comprimidos ântero-posteriormente, de seção meniscóide, largos, implantados na extremidade anterior da maxila e da mandíbula e separados dos outros dentes por longo diastema. Crânio moderadamente alongado e de largura aproximadamente uniforme (faces laterais, exceto arcada zigomática, aproximadamente paralelas entre si), perfil superior convexo, em contraposição com o perfil inferior convexo da mandíbula; arcada zigomática aberta e processo jugal expandido como nas formas miocênicas e em preguiças terrícolas de outros grupos. Fémur largo e comprimido ântero-posteriormente, com a fosseta ligamentosa da cabeça articular (de inserção de ligamento redondo) ligada por sulco com a periferia da respectiva superfície

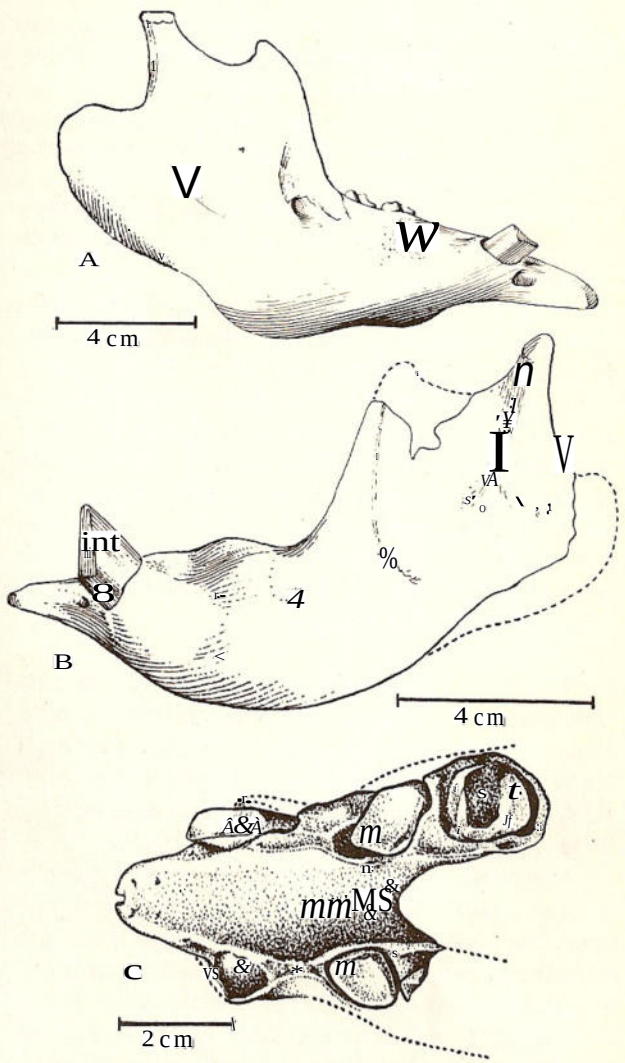


Fig. 208 – *A*, *Mesocnus browni* Matthew. Mandíbula, de perfil (modificada de Matthew & Paula Couto). *B*, *Miocnus antillensis* Matthew. Mandíbula (em parte, restaurada). Pleistoceno de Cuba. *C*, *Paulocnus petrifactus* Hooijer. Fragmento mandibular anterior, com dentes. Pleistoceno de Curaçao (segundo Hooijer).

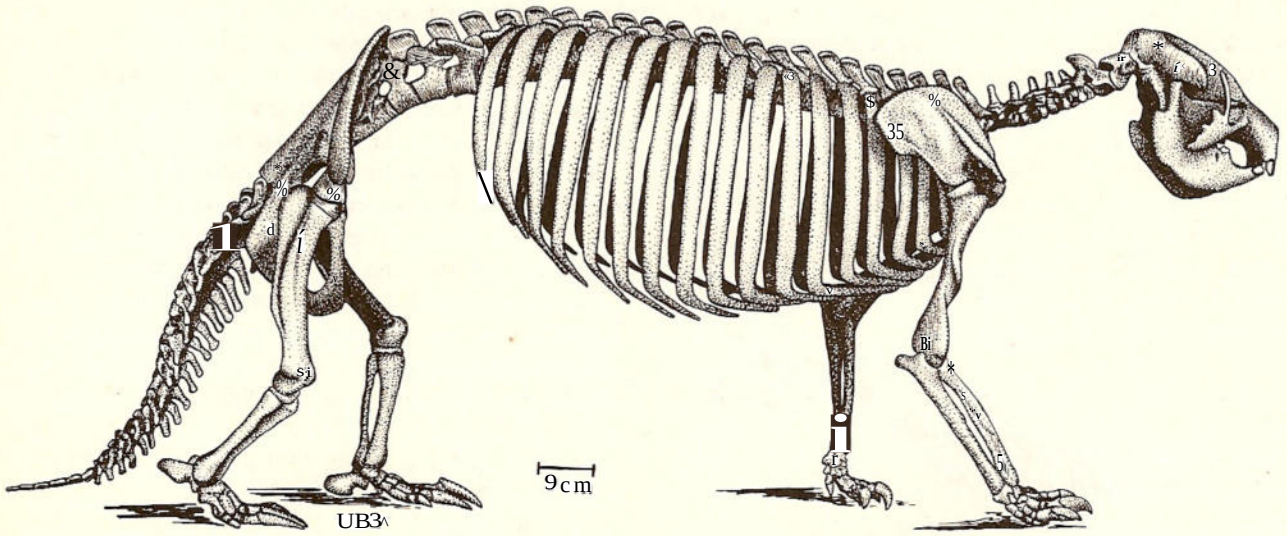


Fig. 209 — *Megalocnus rodem* Leidy. Pleistoceno de Cuba. Esqueleto compósito, montado no American Museum of Natural History, New York.

de articulação; faceta rotuliana unida por estreitos istmos com as superfícies articulares de ambos os condilos trocleares.

O gênero tipo do grupo é *Megalocnus* Leidy, 1868, do Pleistoceno de Cuba. Um gênero do Mioceno superior da Argentina, *Amphiocnus* Kraglievich, 1922, é muito duvidosamente classificado nesta subfamília. Este último gênero tem por tipo a espécie *A. paranense* L. Kraglievich, baseada num fragmento posterior de fémur, de uns 15 cm de largura máxima, procedente do Mesopotamiense de Entre-Rios, Argentina, que apresenta analogias com o de *Megalonyx*, mas cuja faceta articular para a rótula se une às superfícies articulares, condilianas, por estreitos istmos, como *em Megalocnus*.

Tribo Megalocnini Kraglievich, 1923. M} de tipo incisiviforme, implantados quase frontalmente, um tanto como nos roedores. Crânio sem cristã sagital. Mandíbula sem lingueta sinfisiária. Fémur de largura uniforme em todo o seu comprimento. Úmero com forâme entepicondilóide (diagnose adaptada de Varona, 1974).

Megalocnus é conhecido por seu esqueleto completo. Seu crânio e mandíbula assemelham-se particularmente aos das preguiças arborícolas atuais e aos dos gliptodontes, por sua forma geral. A arcada zigomática é amplamente aberta. Os dentes assemelham-se muito aos de *Megalonyx*, mas os caniniformes (incisiviformes, no caso) são mais especializados, um tanto rodentiformes. O pescoço é relativamente alongado, o corpo, pesado. A cauda é um tanto curta. Os membros locomotores posteriores, muito primitivos e generalizados, em estrutura, lembram muito os das formas miocênicas (*Hapalops*, etc.), mas suas falanges ungueais são alongadas. A morfologia do astrágalo mostra que o animal, à semelhança dos tamanduás, não tinha tendência a se apoiar sobre o flanco externo dos pés, na marcha, característica da grande maioria de seus afins do continente; pés e mãos eram plantígrados. O esqueleto, em geral, é mais semelhante ao dos megaloniquídeos do Santacruzense, embora um tanto mais maciço e não tanto quanto o de *Megalonyx*.

Megalocnus rodens Leidy, a maior das espécies de mamíferos antilhanos, devia igualar ao urso negro americano (*Ursus americanus*), em tamanho. Seu peso, quando completamente adulto, teria sido de uns 270 quilos. Segundo Fischer (1971), *M. ursulus* Matthew, de tamanho aproximadamente 2/3 do de *M. rodens*, baseada num ramo mandibular incompleto, sem os dentes, representa simplesmente uma condição juvenil de *M. rodens*, assim como *M. junius* Matthew (Figs. 209 e 210).

Tribo Mesocnini Varona, 1974. Mj incisiviformes, de seção transversal oval ou semilunar, menos comprimidos e relativamente menores que os dos Megalocnini, mais oblíquos em relação ao plano sagital. Lingueta sinfisiária da mandíbula longa e espatulada. Fémur largo e achatado ântero-posteriormente, mafc com estreitamento no 1/3 distai da diáfise. Úmero sem forame entepicondilóide (diagnose adaptada de Varona, 1974).

Em *Mesocnus* Matthew, 1919, os caniniformes (M{) são de tamanho moderado, o superior de seção oval, arcual, o inferior de contorno grosseiramente triangular-arredondado. Lingueta sinfisiária da mandíbula um tanto longa e ligeiramente curva no sentido ântero-posterior, ventralmente. $M_2^2 I_4^5$ subquadrados, implantados obliquamente, em relação ao eixo longitudinal da mandíbula. Crânio grácil, mais alongado anteriormente, com rostro fortemente constrangido lateralmente e constrição

pós-orbital bem menos acentuada que em *Acratocnus*, crista sagital baixa e larga. Duas espécies: *M. browni* e *M. torrei*, ambas de Matthew, a última menos robusta e de menor tamanho. Pleistoceno de Cuba (Figs. 208-4 e 211).

Neomesocnus Arredondo, 1961 (TV. *brevirostris* Arredondo), fundado em pequeno fragmento da região sinfisiária da mandíbula, sem dentes, talvez represente estágio juvenil de *Megalocnus*.

Parocnus Miller, 1929, lembra particularmente *Mesocnus*, em suas partes conhecidas (mandíbula incompleta, dentes inferiores, úmero e fémur) e no tamanho. *P. serus* Miller, espécie única, é do Pleistoceno ou sub-Recente do Haiti.

Subfamília Ocnopodinae Hoffstetter, 1954. Encerra apenas *Ocnopus* Reinhardt, 1875, a que pertence a espécie *O. gracilis* (Lund) (= *Catonyx giganteus* LundJ, forma muito possante, do Pleistoceno das cavernas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, Brasil, conhecida por restos escassos (fémur, rótula, tíbia, astrágalo e dois dentes isolados), coletados por Lund. O fémur, assaz semelhante ao de *Megalonyx*, conserva a fosseta ligamentosa da cabeça articular, que é um tanto prolongada por sulco posterior. A rótula é notavelmente estreita e longa. A tíbia e a fíbula são soldadas entre si, talvez patologicamente, em suas extremidades (caso único entre os Megalonychidae). O tarso é muito peculiar: no calcâneo, a tuberosidade posterior é muito longa e espessa, na extremidade posterior; o astrágalo assemelha-se, curiosamente, aos dos milodontídeos Scelidotheriinae; os dedos são, porém, tipicamente megaloniquídeos, sendo o II, III e IV providos de fortes garras, comprimidas lateralmente. Os ancestrais deste grupo particular são desconhecidos. Devem ter vivido na zona intertropical sul-americana (Fig. 212).

Subfamília Megalonychinae Trouessart, 1904. Região nasal muito alta. M| comprimidos transversalmente e separados dos *M*\ por extenso diastema. Fémur largo, muito comprimido ântero-posteriormente; fosseta de inserção ligamentosa (ligamento redondo), na cabeça femural, reduzida a simples incisão, pouco aparente, no contorno posterior da respectiva superfície articular; facetas articulares da epífise distai independentes entre si.

Os representantes conhecidos são do Mioceno superior, Plioceno e Pleistoceno.

Protomegalonyx Kraglievich, 1925, e *Megalonychops* Kraglievich, 1926, ambos baseados em ossos de membros locomotores e diversos dentes, do Mesopota-

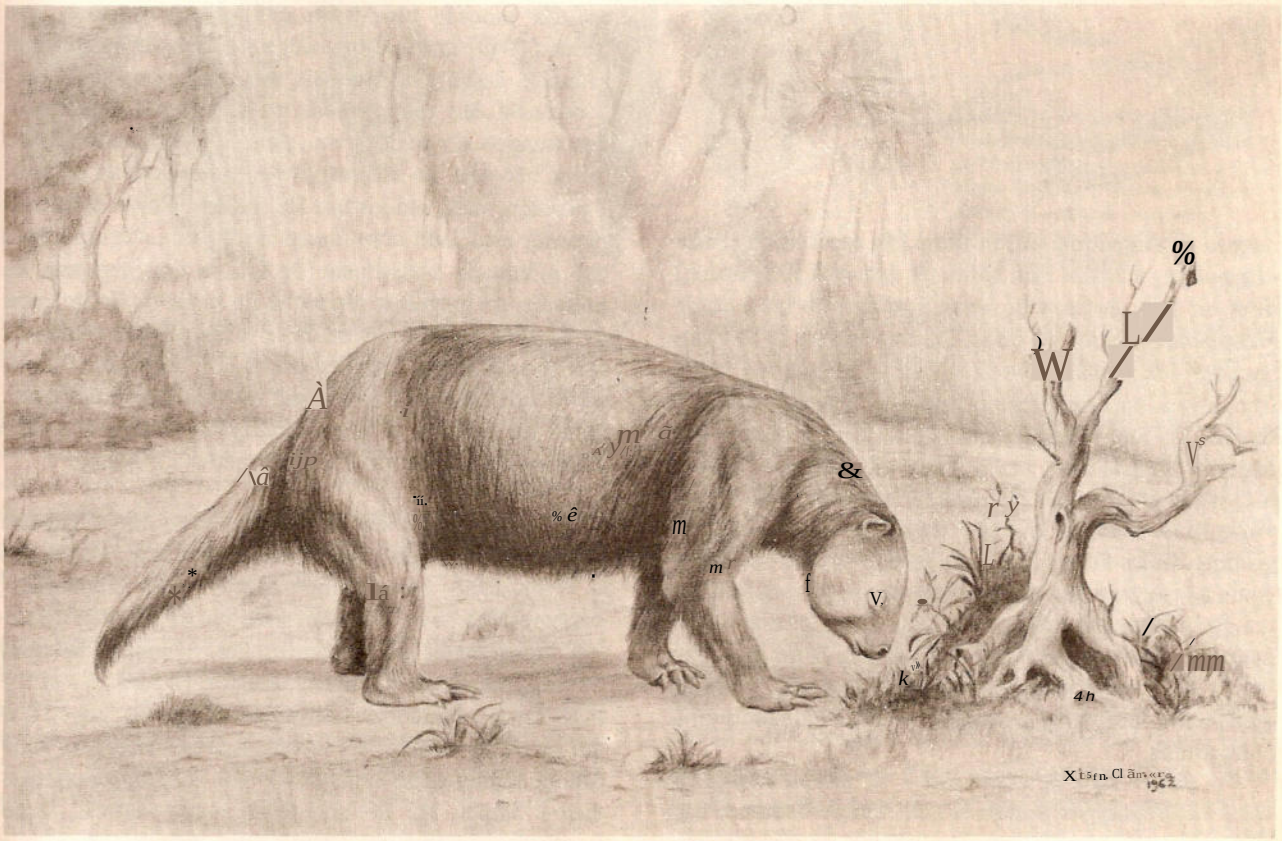
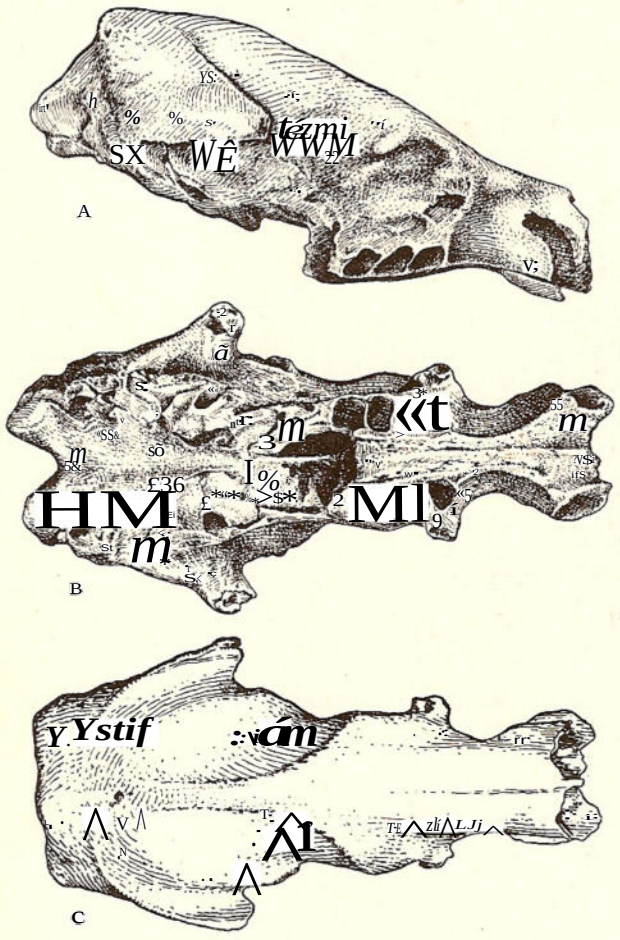


Fig. 210 – *Megalocnus rodens* Leidy. Restauração baseada no esqueleto da fig. 209. Pleistoceno de Cuba (desenho de Ibsen de Gusmão Câmara).

Fig. 211 – *Mesocnus browni* Matthew. Crânio, em três aspectos. Pleistoceno de Cuba.



miense da Argentina, atribuídos a três espécies de *Protomegalonyx*, a maior das quais (*P. bravardi* Kraglievich) deve ter sido de tamanho aproximadamente igual ao de *Megalocnus rodem*, de Cuba, e a uma espécie de *Megalonychops* (M. *primigenius* Kraglievich), de enorme tamanho, esta última também presente no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. Outra espécie deste último gênero (*M. fontanai* Kraglievich), ainda maior que a espécie miocênica, seria presente no Pampeano (Pleistoceno) do departamento de Colonia, Uruguai. Relativamente a estes dois gêneros. Hoffstetter (1958), ao mesmo tempo em que afirma não ser impossível que pertençam a esta subfamília, diz que o primeiro citado, cujo fémur tem a fosseta ligamentosa de sua cabeça articular ligada por um sulco ao bordo da respectiva superfície de articulação, poderia, igualmente, pertencer à subfamília Ocnopodinae, supraconsiderada.

O gênero tipo da subfamília e da família Megalonychidae é *Megalonyx* Harlan, 1823, representado por formas possantes, largamente difundidas na América do Norte, no Pleistoceno. O crânio é curto, largo, com região facial truncada e cápsula cerebral alongada, cristã sagital forte, perfil superior quase horizontal; as prémaxilas são curtas e largas. A mandíbula é maciça, profunda e curta, com lingueta sinflsiária pequena e triangular. Dentes: 5/4 x 2 = 18. Mj possantes, separados dos demais por diastema, de seção transversal meniscóide. Membros locomotores fortes; mão tridáctila, com polegar (dedo I) reduzido; astrágalo de morfologia arcaica, com chanfradura de articulação tibial em *V;* calcâneo com ampla expansão posterior no *tuber caleis*, sob a forma de asa ou ferro de machado. *M. jeffersoni* (Desmarest), tipo do gênero, é do Pleistoceno. Outras espécies, menos conhecidas, são presentes no Plioceno da América do Norte: *M. leptostomus* Cope, 1893, do Texas, *M. leptonyx* (Marsh, 1874), de Idaho, de validade duvidosa, fundada sobre pequena falange ungueal, ambas do Plioceno superior (Blancanense); *M. curvidens* Matthew, 1924, de Nebraska, e *M. mathisi* Hirschfeld & Webb, 1968, relativamente pequena, da Califórnia, ambas do Plioceno médio (Hemphillianense) (vide Hirschfeld 6c Webb, 1968) (Fig. 213).

Uma falange de *Megalonyx* foi identificada por Stock (1942) numa coleção de fósseis pleistocênicos, procedente do Alasca. Esta é a ocorrência mais setentrional do gênero e de animais do grupo das preguiças terrícolas, conhecida. Dos territórios do Noroeste do Canadá procede um dente de preguiça terrícola que Stock (1949) atribuiu também a este gênero. O principal interesse despertado por tais espécimes, provém de sua ocorrência tão setentrional, no continente americano, nos tempos do Pleistoceno, fato que, segundo Stock, talvez não seja tão surpreendente, como poderia parecer, à primeira vista, em virtude de ser este gênero costumeiramente associado com faunas de floresta. Os espécimes em referência constituem os únicos dois registros da presença de preguiças terrícolas ao norte do limite entre os Estados Unidos e Canadá. É possível que datem da fase quente do período pós-glacial do Pleistoceno ou que sejam mais antigos e procedam de uma fase interglacial, como foi sugerido por Johnston (1933), relativamente à idade de alguns mamíferos quaternários do Alasca.

Pliometanastes Hirschfeld &c Webb, 1968. Gênero que tem por tipo a espécie *P. protistus* Hirschfeld & Webb 1968, baseada num crânio muito incompleto, com alvéolos de M^{1-3}, e diversos outros restos esqueletais, procedentes do Plioceno médio (Hemphillianense) de Alcachua County, Flórida, Estados Unidos. 5/4 M x 2 = 18 dentes. Tamanho relativamente pequeno, pouco menor que o *áe Megalonyx mathisi*, supraconsiderado. Mandíbula com lingueta sinfisiária longa, profunda e relativamente ampla; Mx de orientação quase vertical, seção transversa subeireular. Crânio com cristas dorsais não unidas, isto é, não contribuindo para formar cristã sagi-



Fig. 212 – Esqueleto das pius posteriores de descer[illegible] do Pleistoceno das caverna ic Minas Gerais. À direita, *Ocr*[illegible] *gracilis* (Lund). À esquerda, *Pampatherium humboldti* (Lund) (de Winge).

tal. Bordo dorsal dos côndilos ocipitais quase confluentes com a superfície externa dos exocipitais. Forame mastóide na margem distai da região respectiva. Metacarriano II com proeminente processo dorso-external na extremidade proximal. *Tuber caleis* e seu colo intermetário, em desenvolvimento, entre os de *Hapalops* e *Megalonyx*. Astrágalo sem chanfradura em forma de *V*, rira articulação tibial. Metatarsais mais finos, com cicatrizes de inserção muscular escassas.

Pliometanastes é o mais primitivo dos megaloniquídeos norte-americanos conhecidos, fato que não significa tenha sido ele ancestral direto ou indireto *deMegalonyx*, gênero este já presente com ele na fauna do Plioceno médio. É possível que ambos os gêneros em consideração tenham descendido de ancestral comum, mais antigo, talvez do Plioceno inferior da América do Norte ou, mesmo, da América do Sul, onde grandes, embora escassos e pouco conhecidos megaloniquídeos viveram nos limpôs do Plioceno e Pleistoceno.

Restos esparsos de animais deste grupo (Megalonychinae) têm sido descobertos, esporadicamente, na região do alto Amazonas (Colômbia, Equador e Estado do Acre, Brasil). Tais restos evidenciam a presença ah, no Pleistoceno e/ou Terciário médio a superior, de edentados desta subfamília, rivais, em tamanho, a *Megalonyx jeffersoni*, da América do Norte (Paula Couto, 1956, 1960; Hoffstetter, 1952).

Subfamília incerta. Hoffstetter (1952) considera ainda, entre os Megalonychidae, o gênero *Valgipes* Gervais, 1874, cuja espécie única, *V. deformis* Gervais, se baseia num calcâneo isolado, coletado por Lund numa caverna do vale do Rio das Velhas, em Minas Gerais, Brasil, juntamente com algumas falanges, comprimidas lateralmente. O calcâneo, de particularidades morfológicas notáveis, corresponde a um megaloniquídeo de pequeno tamanho, lembrando, por sua forma geral, em

ferro de machado, o de *Megalonyx* e, até certo ponto, o das formas santacruzenses do grupo.

Outro gênero, de afinidades duvidosas, entre os Megalonychidae norte-americanos, é *Sinclairia* Ameghino, 19 . . , baseado em *S. oregoniana* Ameghino, cujo tipo é uma falange ungueal, descrita e figurada por Sinclair (1906) e procedente das Mascall beds do Oregon, consideradas por Sinclair como do Plioceno, mas tidas por outros, inclusive por Ameghino, como do Mioceno.

O conjunto faunístico das Mascall beds, formativo da "zona de *Ticholeptus*" de Cope (1880), em decorrência da abundância de restos fósseis de tais artiodáctilos oreodontes mericoidodontídeos em suas camadas, é de gêneros de mamíferos cuja idade geológica oscila entre o Mioceno inferior e o Plioceno inferior. Entre eles, o gênero de proboscídeos *Gomphotherium* é tido como presente na América do Norte, vindo da Eurásia, desde os tempos do Mioceno superior até os tempos do Plioceno inferior; eqüídeos extintos, dos gêneros *Parahippus* e *Merychippus*, são próprios do Mioceno inferior ao superior e do Mioceno médio ao superior, respectivamente; *Dromomeryx*, cervo sem cornos, é tido como próprio do Mioceno médio; os *oreodontesMerychyus* e *Ticholeptus* são conhecidos na América do Norte desde o Mioceno inferior até o Plioceno inferior e do Mioceno médio ao superior, respectivamente. Assim tal fauna associa formas típicas do Terciário médio com outras mais avançadas, de aspecto pliocênico, o que nos dá a impressão de uma mistura de faunas de horizontes estratigráficos distintos. Assim, pois, a idade geológica de *Sinclairia* parece oscilar entre o Mioceno, talvez superior, e o Plioceno inferior.

Nem Sinclair, nem Ameghino, embora concordes em que a falange tipo de *S. oregoniana* pertenceu a um Edentata Megalonychidae, atribuíram a mesma a *Megalonyx*. Sinclair apenas citou-a e figurou-a, sem maiores detalhes taxinômicos; Ameghino atribuiu-a a uma espécie nova, de gênero também novo. Como o outro único gênero de edentados megaloniquídeos conhecidos na América do Norte, além de *Megalonyx*, do Plioceno médio, superior e Pleistoceno, é *Pliometanastes*, de conhecimento recente (1968), do Plioceno médio, seria interessante verificar seu significado, em relação a *Sinclairia*.

Família Megatheriidae Owen, 1843. Megaterióides de molares de fuste extraordinariamente alongado, prismático-quadrangulares, em série contínua, o último menor que os anteriores, principalmente o M^5. Abertura posterior do canal alveolar situada na face interna do ramo montante da mandíbula (exceto nas formas primitivas, em que a mesma se abre no lado interno do mesmo).

A história geológica deste grupo não é tão bem conhecida quanto a dos Megalonychidae. Os Planopsinae, do Mioceno inferior de Santa Cruz, Patagônia, são considerados por Scott como ancestrais dos Megatherinae. Esta hipótese parece, porém, prejudicada pela presença de megateriinos típicos nos tufos miocênicos (Santacruzense) do território de Neuquen, Argentina (*Megathericulus primaevus* Cabrera, 1939).

Subfamília Planopsinae Simpson, 1945. Os megateriídeos desta subfamília, representada apenas no Mioce-

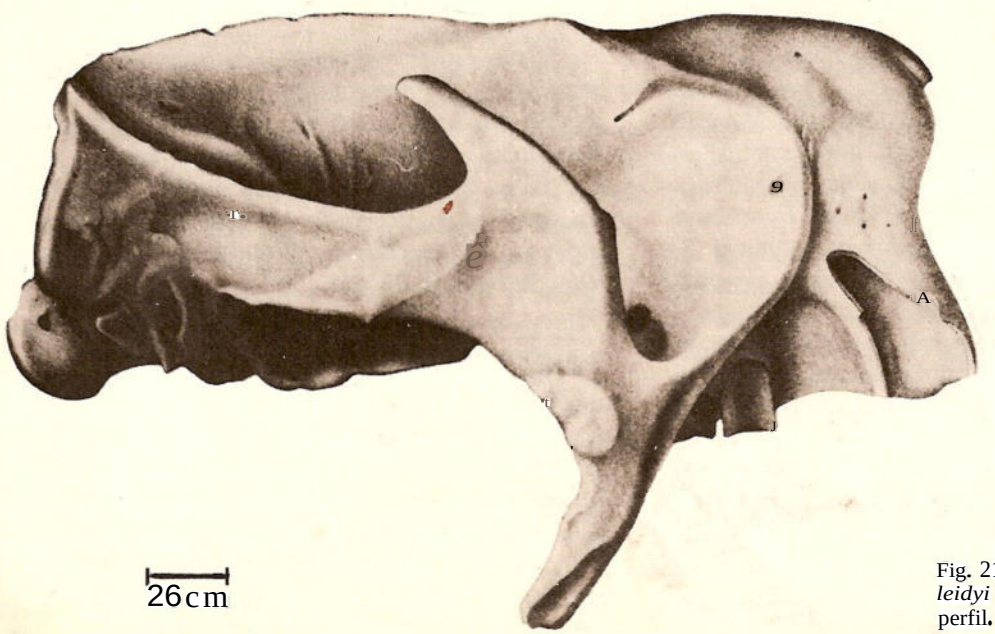


Fig. 213 – *Megalonyx leidyi* Lindahl. Crânio, em perfil.

no inferior (Santacruzense) da Patagônia, conservam ainda estreitas afinidades com os megaloniquídeos. Os gêneros conhecidos são *Planops* Ameghino, 1887 (*P. longirostratus* Ameghino, etc.) e *Prepotherium* Ameghino, 1891 (*P. filholi* Ameghino, etc.). São de maior tamanho que os megaloniquídeos, seus contemporâneos. Seu crânio tem o rostro alongado, estreito e baixo. As séries dentárias, paralelas, no primeiro, divergentes, no segundo, apresentam ainda curto diastema entre os Mj e os M_2^2, sendo os dentes ainda um tanto semelhantes aos dos Megalonychidae. O fémur é de forma retangular, porém não tão largo quanto o dcs Megx[illegible] gritas i[illegible]iha e a fíbula ainda livres e o astrágalo de [illegible] caracteristicamente megaterióide (Fig. 1[illegible]).

Esta subfamília parece ter sido [illegible] dos megaterióides, colateral do dos Megaiher[illegible].

Subfamília Megatheriinae Gill, 18[illegible]2. [illegible] maiores animais da ordem, providos de molares prisciá[illegible]cos, cfuadrangulares, em série contínua, o último menor que os precedentes. 5/4 M.

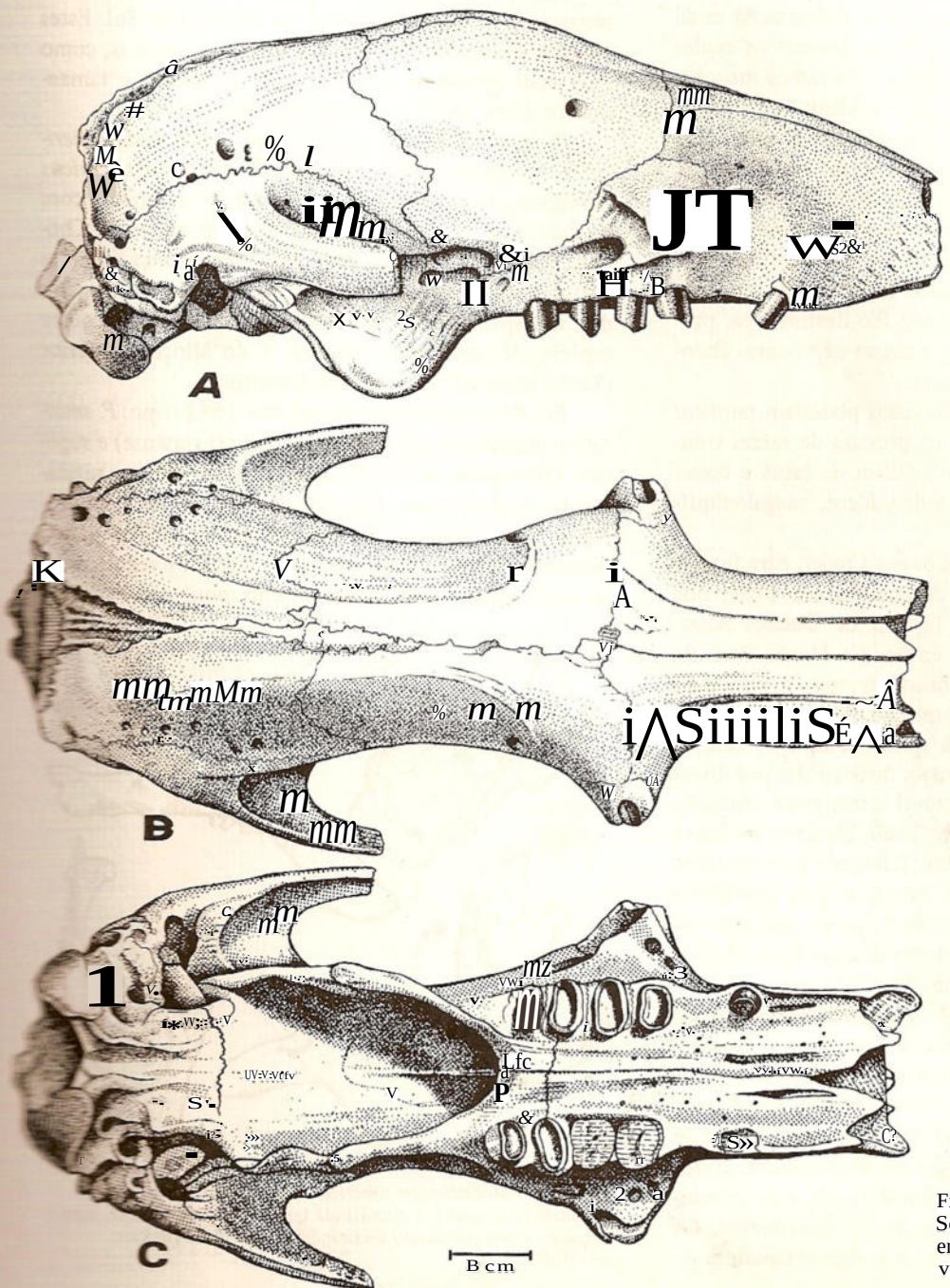


Fig. 214 — *Planops magnus* Scott. Crânio, visto de perfil (*A*), em norma dorsal (*B*) e em norma ventral (C) (segundo Scott)

O gênero tipo desta subfamília e da família respectiva é *Megatherium* Cuvier, 1798, cujo esqueleto apresenta, em sua estrutura geral, claras afinidades com os das atuais preguiças e tamanduás, assemelhando-se o crânio, mandíbula e os dentes, em certos detalhes, assim como a escápula, aos das preguiças, e a coluna vertebral e membros locomotores aos dos tamanduás. A conformação geral dos membros prova que a "preguiça gigante" de Cuvier só podia andar lenta e pesadamente, embora não fosse, talvez, tão lerda quanto as preguiças recentes. O grande tamanho e a complexa estrutura de seus dentes permitem-nos supor que, além de comedor de folhas e brotos suculentos (que constituem a alimentação usual das preguiças), o *Megatherium* devia devorar os caules novos das gramíneas arborescentes e os ramos menores das árvores. Para atingir os ramos altos das árvores, servia-se, provavelmente, de seus membros anteriores, com o auxílio de suas poderosas garras em forma de gancho, enquanto apoiava o peso do enorme corpo sobre o sólido tripé formado pela robusta e musculosa cauda e pelos dois membros locomotores posteriores, firmemente fixos ao solo pela enorme garra recurvada de seu dedo médio. A grande expansão de seu ílio destinava-se, provavelmente, a suportar a grande massa de vísceras abdominais em tal posição semi-erecta.

As enormes garras de suas mãos poderiam também ser instrumentos muito úteis na procura de raízes volumosas de certas plantas, como fazem os tatus e como deviam fazer também os milodontídeos, megaloniquídeos e outros desdentados.

O esqueleto que serviu de base a Cuvier, para fundar o gênero *Megatherium*, foi descoberto em 1789, nos barrancos do rio Lujan, a 16 km de Buenos Aires, achando-se recolhido, desde então, ao Museu Real de Madrid, Espanha. Foi, por muito tempo, a principal, senão a única fonte de informação sobre o gênero e espécie a que pertence. Está quase completo, dele se tendo feito reproduções em gesso, distribuídas por diversos museus da Europa. A notável e completa descrição que Owen fez deste animal em 1860, baseia-se em outra importante coleção osteológica, feita nas proximidades do Rio Salado, na Argentina, 1832, adquirida pelo Museu do Colégio dos Cirurgiões, de Londres, complementada por outra coleção, procedente de Lujan, em 1837, e adquirida pelo Museu Britânico.

Ao gênero *Megatherium* são atribuídas diversas espécies, a maioria delas ainda mal definida. Tais espécies baseiam-se em restos fósseis, coletados nos limos pampeanos da Argentina e no Pleistoceno do Brasil meridional, Uruguai, Chile e Bolívia, pelo menos. A espécie típica do gênero é *M. americanum* Blumenbach, que é também a mais comum e a melhor definida, a ela referindo-se a maioria dos restos até agora descobertos. Os animais desta espécie chegavam a atingir o tamanho de um elefante, embora com proporções diferentes. Três outras espécies — *M. tarijensis* H. Gervais & Ameghino, do planalto boliviano, *M. antiquus* Ameghino e *M. lundii* Gervais & Ameghino — são imperfeitamente conhecidas e de validade duvidosa. Uma espécie de tamanho gigantesco — *M. gallardoi* C. Ameghino & L. Kraglievich (1921) — foi fundada sobre restos descobertos no Pampeano inferior (Ensenadense) da cidade de Buenos Aires. É possível que algumas destas espécies, como, por exemplo, *M. tarijensis* e *M. lundii*, pertençam, de fato, a *Eremotherium*, gênero afim (Figs. 215 a 217).

As espécies do gênero *Megatherium* parecem ter sido restritas à metade meridional da América do Sul. Estes animais deviam ser cobertos por pêlos grosseiros, como seus mais próximos parentes vivos (preguiças e tamanduás) e como todas as demais preguiças terrícolas.

O mais antigo dos gêneros conhecidos é *Megathericulus* Ameghino, 1904, cuja espécie tipo, *M. patagonicus* Ameghino, baseia-se na parte anterior de um crânio, com os dentes, e num astrágalo, do Mioceno médio de Chubut, Argentina, restos estes cuja semelhança com as partes correspondentes de *Megatherium* são muito grandes, a despeito de seu tamanho muito menor. Uma outra espécie, *M. primaevus* Cabrera, é do Mioceno inferior (Santacruzense) de Neuquen, Argentina.

Em *Promegatherium* Ameghino, 1883 (tipo: *P. smaltatum* Ameghino), do Mioceno médio (Friasense) e superior (Mesopotamiense) da Argentina, os dentes, nitidamente megaterióides, dispunham-se já em série ininterrupta, sem diastema. Na mandíbula, de sínfise pouco estendida posteriormente, o bordo inferior é regularmente arredondado, sem bossa, o ramo montante é inclina-

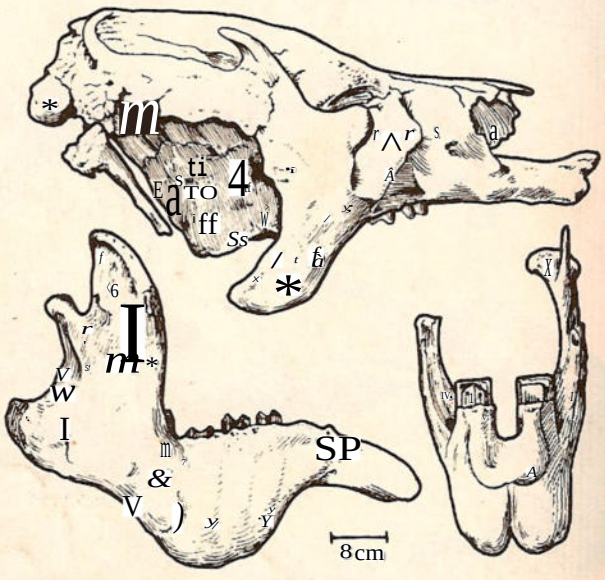


Fig. 215 — *Megatherium americanum* Cuvier. Crânio e mandíbula de perfil, a mandíbula também vista de frente, com o ramo montante direito incompleto (segundo Lydekker, em Hoffstetter).

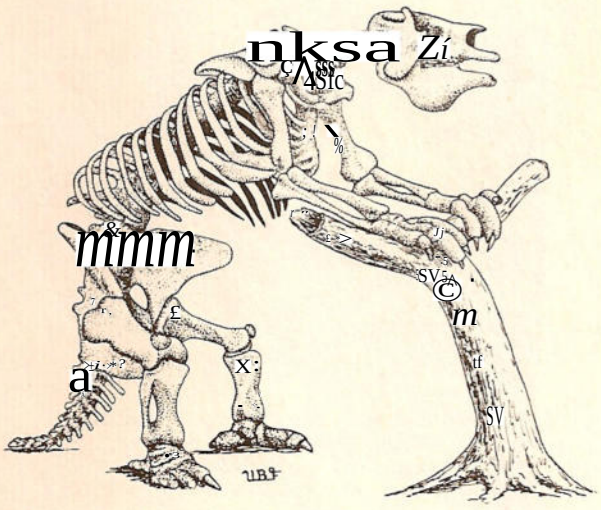


Fig. 216 – *Megatherium americanum* Cuvier. Pleistoceno (Pampeano) da Argentina. Esqueleto montado no Chicago Museum of Natural History. Muitíssimo reduzido.

do para trás, deixando à vista o M_4, o côndilo articular é baixo e a ramificação posterior do canal alveolar é visível externalmente. As espécies deste gênero (*P. remulsum* Ameghino, além do tipo) são de maior tamanho que as de *Megathericulus*.

A partir do Mioceno superior, e sobretudo do Plioceno inferior, toma-se mais nítida a tendência evolutiva deste grupo para as formas de grande tamanho, mais características. Os dentes tornam-se progressivamente mais hipsodontes, a isto correspondendo um aumento na altura dos ossos que os contêm. O ramo montante da mandíbula torna-se progressivamente mais alto e tende cada vez mais para a perpendicularidade. A ramificação posterior do canal alveolar da mandíbula passa para o bordo ântero-interno da base do ramo montante.

No Plioceno superior, *Plesiomegatherium* Roth, 1911 (*P. hammeyeri* Roth), e *Megatheridium* Cabrera, 1928 (*M. annectens* Cabrera), marcam a dicotomia do gmpo em dois ramos paralelos, o primeiro deles caracterizado pelo alongamento pré-dentário da maxila e mandíbula e pela posição recuada da base da apófise zigomática do jugal (sobre o M^2), o segundo, pelo encurtamento do rostro e pela situação mais anterior da base da mesma apófise (sobre o M^1).

Pyramiodontherium Rovereto, 1914 (*P. dubium* Rovereto) representa o primeiro destes filos, no Plioceno inferior da Argentina, ao lado de *Megatheridium*, representante do segundo dos citados filos, que culminou em *Megatherium*, no Pleistoceno, de que já tratamos.

Ao gênero *Eremotherium* Spillmann, 1948, conhecido primeiramente da Venezuela e Equador, pertencem megatérios pleistocênicos, intertropicais, de aspecto mais primitivo que os do gênero tipo, *Megatherium* e seus colaterais. Seu crânio tem região ocipital relativamente alta e pouco larga e região nasal alongada e cilíndrica, além de baixa e estreita. O perfil sagital do crânio é quase retilíneo, sendo as apófises pós-orbitárias dos frontais apenas rudimentares e a arcada zigomática, assim



Fig. 217 – Restauração de duas preguiças gigantes do Pleistoceno (Pampeano) argentino. À direita: *Megatherium americanum* Cuvier, apoiado numa árvore. À esquerda: *Glossotherium rohustum* (Owen). Muitíssimo reduzidos (segundo originais de Knight e Horsfall, este em Scott, respectivamente).

como a órbita, extraordinariamente deslocada para baixo. As séries dentárias são mais afastadas entre si que em *Megatherium* e de contorno interno nitidamente convexo, não retilíneo, como neste último. A bossa inferior da mandíbula, diferentemente do que se observa em *Megatheriumem* que é muito pronunciada, apresenta contorno suave e a sínfise mandibular não se prolonga posteriormente além da vertical do primeiro dente, sendo o ramo ascendente da mandíbula inclinado para trás, descobrindo quase todo o último molar; o côndilo ocupa posição muito mais posterior que em *Megatherium.* No crânio, a pré-maxila é muito mais curta que em *Megatherium,* formando, com o seu par, figura de contorno subtriangular. Os ossos dos membros são alongados, mas a mão pelo contrário, é relativamente curta e larga. O fémur é quase plano, não apresentando a torsão que se vê no de *Megatherium.*

Segundo Spiilmann (1948), o *Eremotherium,* assim como as demais preguiças terrícolas, teria sido animal de estepe seca, alimentando-se de plantas xerófilas, com hábitos particulaimente xilófagos.

A espécie tipo do gênero, a única bem definida, *é E. rusconii* (Schaub), da Venezuela e Equador. Uma espécie menor, *E. elenensis* (Hoffstetter), foi contemporânea no Equador. Ambas são do Pleistoceno.

As espécies centro e norte-americanas (México e Estados Unidos), são também atribuíveis a este gênero, segundo cremos. À centro-americana deve ser £. *rusconii;* as norte-americanas, *E. mirabile* (Leidy) e *E. hudsoni* (White), são escassamente conhecidas. *E. rusconii* seria a única espécie sul-americana, a ela pertencendo, além dos dentes coletados por Lund em caverna do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais (*Megatherium lauriUardii* Lund, insuficientemente definido), o esqueleto da caverna de Jacobina, Bahia, exposto no Museu Nacional, Rio de Janeiro (*E. lundi* Paula Couto) (Figs. 218 a 223).

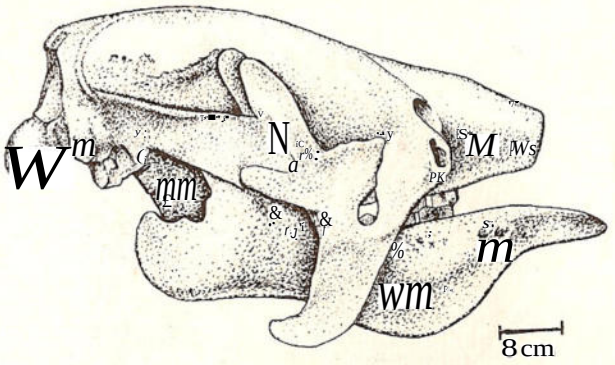


Fig. 218 – *Eremotherium rusconii* (Schaub). Pleistoceno de El Ilatillo, Panamá. Crânio e mandíbula, de perfil. ap. U.S. National Museum (segundo Gazin).

É possível que os restos de megatérios, coletados na parte norte, central e centro-oriental do Brasil pertençam a *Eremotherium,* pelo menos em sua maior parte, e que os restos descobertos na região sul do país sejam referíveis a *Megatherium (M. americanum).*

Em 1944, foi descoberto em Araxá, Minas Gerais, Brasil, um jazigo de vertebrados fósseis do Pleistoceno. É um depósito de sedimentos de origem fluvial, formado por uma mistura de argilas, areias, seixos rolados, madeiras e fósseis, que entulharam enorme caldeirão em antigo \eíto àe córrego que àrenou aquêa parte òo vale e que assenta em grande massa de rocha metamórfica, aflorante na região (Price, 1944).

Mais de 90% do material fóssil, ali depositado, parece pertencer a mastodontes (*Haplomastodon waringi*), distribuindo-se o restante pelas ordens dos desdentados (megatérios), perissodáctilos (*Equus* sp.) e litoptemos (*Macrauchenia patachonica).* Os megatérios pertencem ao gênero *Eremotherium,* provavelmente a *E. rusconii.*

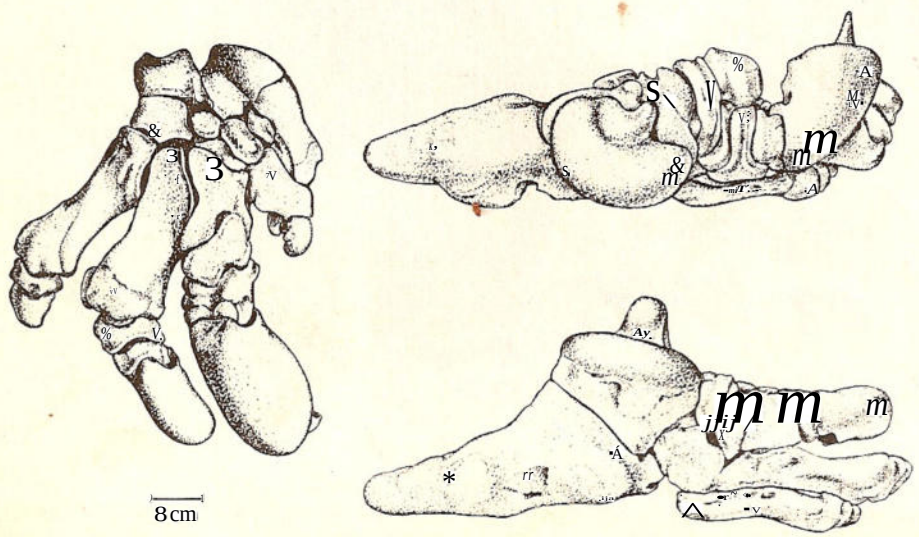


Fig. 219 – *Eremotherium rusconii* (Schaub). Pleistoceno de El Hatillo, Panamá. À esquerda, mão direita, compósita em parte do carpo, vista dorsal (dedo I ausente, o II vestigial). À direita, pé direito, visto da face proximal ou interna (em cima) e da face externa (em-baixo), compósito, em parte (dedos I e II ausentes). U.S. National Museum (segundo Gazin).

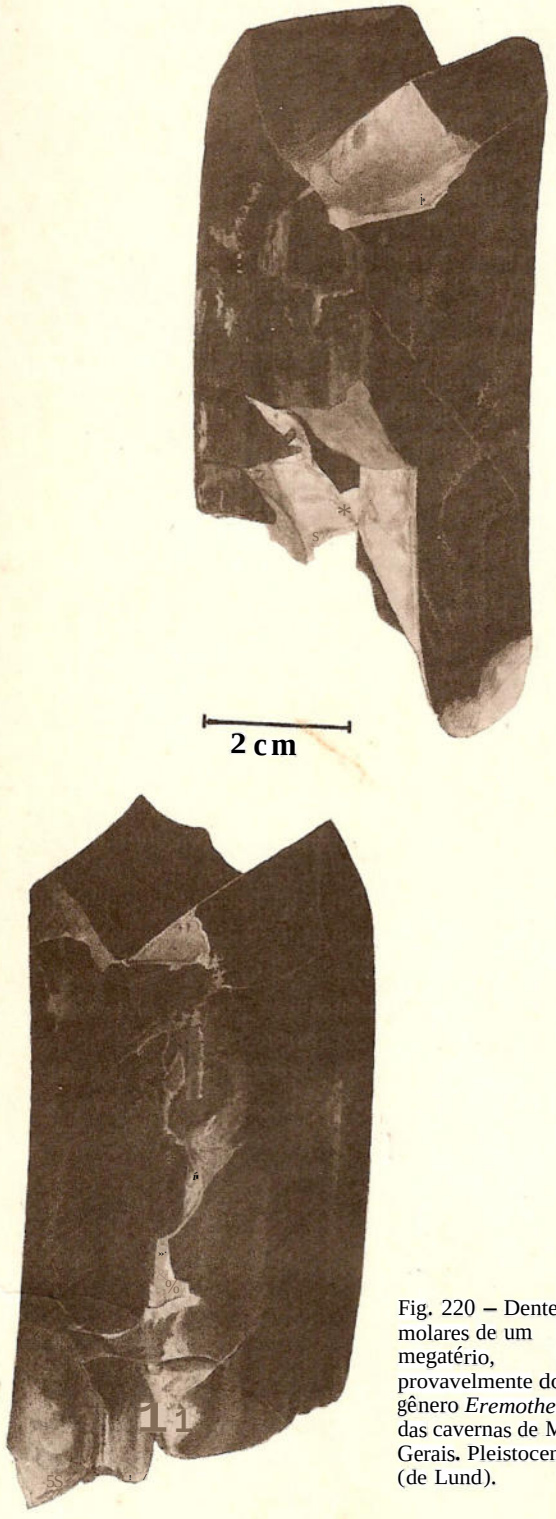


Fig. 220 – Dentes molares de um megatério, provavelmente do gênero *Eremotherium*, das cavernas de Minas Gerais. Pleistoceno (de Lund).

Considerando a feliz localização do depósito e o grande valor educativo de tão notável achado, os fósseis foram conservados *in situ*, em exposição permanente, a primeira, em seu gênero, no Brasil e na América do Sul.

Hoffstetter vê em *Paramegatherium* Kraglievich, 1925 *(P. nazarrei* Kraglievich), forma de grande tamanho, baseada em restos esqueletais escassos, provavelmente do Pleistoceno médio, procedentes do território argentino de Neuquen, um parente próximo de *Eremotherium*.

Subfamflia Nothrotheriinae Kraglievich, 1923. Preguiças terrícolas de tamanho pequeno e médio. Crânio alongado e subcilíndrico; região nasal baixa e ampla; lacrimal saliente; malar expandido verticalmente; pterigóide inflado em amplo "sinus" posterior, longamente aberto para o lado interno. Mandíbula delgada, com lingueta sinsifisiária relativarnente bem desenvolvida. Dentição: 5/4 x 2 ou 4/3 x 2 =18 ou 14 dentes. Último dente superior muito menos expandido ântero-posteriormente que os precedentes. Dente caniniforme anterior presente apenas em gêneros do Mio-Plioceno. Metacarpianos comumente longos e delgados; dedos I (polegar) e V um tanto reduzidos, mas todos os dedos com garras funcionais; falange ungueal do dedo II da mão alongada, ampla, com superfície dorsal convexa. Fémur um tanto amplo e achatado ântero-posteriormente; *fovea capitis femoris* (inserção do ligamento redondo) completamente inclusa na superfície articular do *caput;* as três facetas articulares, distais, do mesmo, independentes entre si. *Tuber caleis* expandido, à semelhança do dos megaloniquídeos. Metatarsiano V com processo aliforme lateral; dedo I (hallux) do pé um tanto reduzido, mas com garra; dedos II, III e IV providos de garra e plenamente funcionais; dedo V presente, mas um tanto reduzido nas formas primitivas e apenas vestigial nas formas finais.

Restos fósseis de animais deste grupo, que encerra megaterídeos de tamanho relativamente pequeno, são conhecidos desde o Oligoceno até o Plioceno, na Argentina, e no Pleistoceno da Argentina, Brasil, Bolívia e América do Norte.

As numerosas formas do Mioceno de Santa Cruz, Patagônia, apresentam complexos problemas de sistemática, não só supra, como intragenérica. Parece que se deu, então, ali ou alhures, na América do Sul, uma radiação adaptativa verdadeiramente explosiva, na evolução do grupo, com diferenciações que, por pequenas que sejam, podem ser tidas, talvez, como indicativas da origem de diversas linhas filéticas, de maior ou menor amplitude.

Os dois gêneros mais antigos são *Proschismotherium* e *Hapaloides*, ambos de Ameghino, 1902, e do Oligoceno superior (Colhueuapiense) da Patagônia. Em *Hapaloides*, o crânio assemelha-se ao de *Hapalops*, mas seu palato não é alargado adiante e os dentes caniniformes são pequenos, separados por curto diastema e implantados na mesma linha longitudinal dos demais dentes. Os ramos mandibulares são curtos e lateral e inferiormente convexos (*H. igtiavus* Ameghino). *Proschismotherium* tem o crânio relativamente curto e largo, com rostro

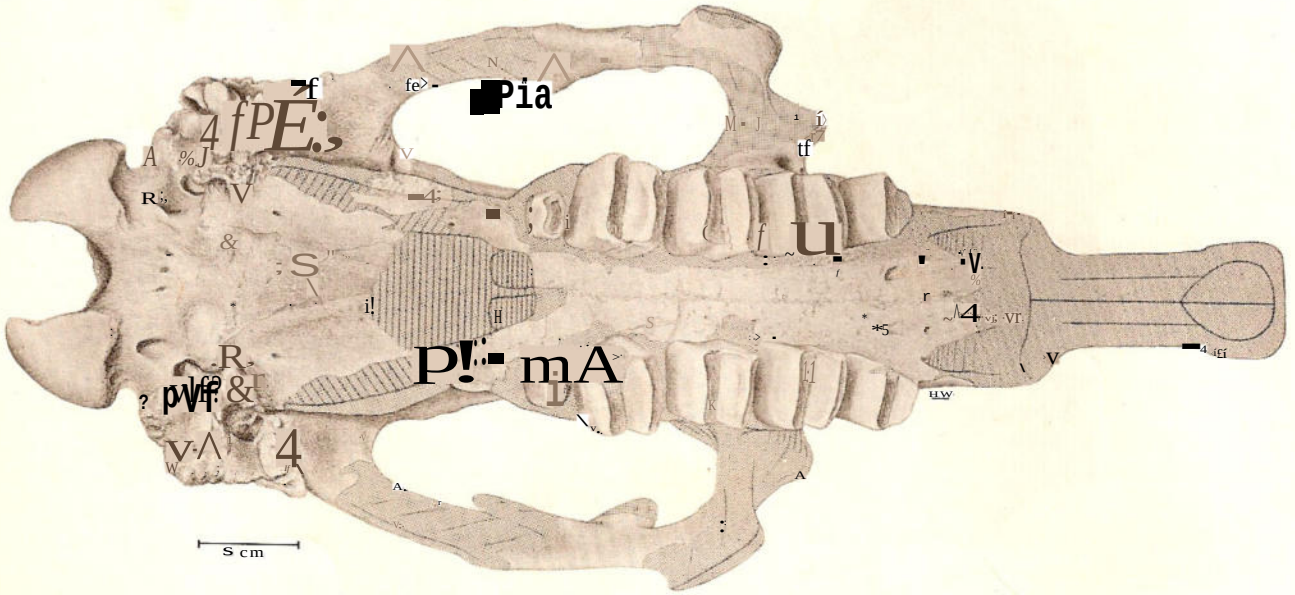


Fig. 221 – *Eremotherium lundi* Paula Couto (*E. rusconii* ?). Crânio, em vista palatal. Pleistoceno de Jacobina, Bahia, Brasil. Museu Nacional, Rio de Janeiro.

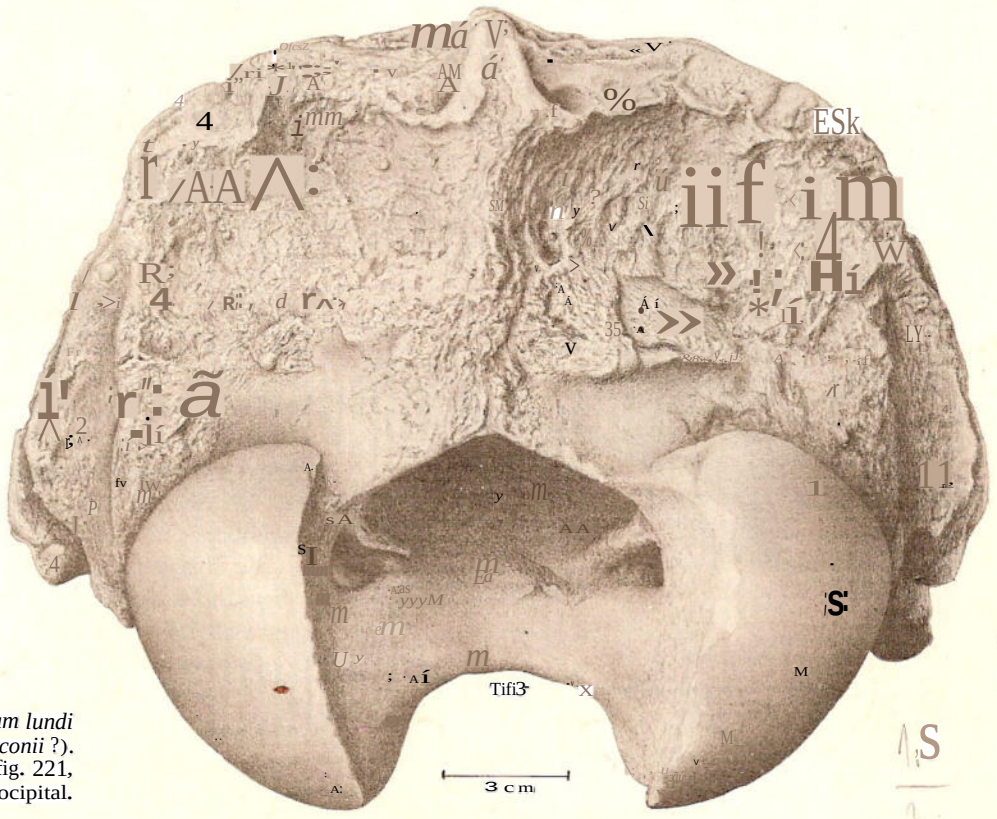


Fig. 222 – *Eremotherium lundi* Paula Couto (*E. rusconii* ?). Mesmo crânio da fig. 221, vista ocipital.

dilatado lateralmente, adiante, e truncado imediatamente antes dos dentes caniniformes; o crânio é achatado em cima, dotado de fraca crista sagital. Os dentes caniniformes são seguidos por longo diastema e seu alvéolo salienta-se exteriormente. A mandíbula, curta e alta, apresenta uma depressão anterior ao caniniforme (Mi), destinada a alojar o caniniforme superior (*P. oppositum* Ameghino).

O Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia é pródigo em gêneros desta subfamília, a grande maioria dos quais fundados por Ameghino e todos eles magistralmente descritos por Scott (1903-1904). Estes gêneros são *Eucholoeops, Hapalops, Schismotherium*, todos de Ameghino, 1887, *Hyperleptus, Pelecyodon, Analcimorphus*, propostos também por Ameghino, em 1891, e *Megalonychotherium* Scott, 1904.

Eucholoeops assemelha-se a *Proschimotherium*, por seu crânio e seus fortes dentes caniniformes. Os ramos mandibulares, de grande espessura e pesados, são muito convexos ventralmente, com sínfise curta (*E. fronto* Ameghino e outras espécies) (Fig. 224).

Hapalops, um dos gêneros melhor conhecidos, que sobreviveu até o Mioceno médio, encerra, pelo menos trinta espécies (*H. rectangularis* Ameghino, tipo *H. longiceps* Scott, *H. elongatus* Ameghino, e outras). Seu crânio é alongado, estreito, dotado de nítida crista sagital com o supra-ocipital inclinado para a frente, superiormente. As pré-maxilas são estreitas e alongadas, com longo ramo anterior, bifurcado posteriormente. Os ramos mandibulares, alongados, não apresentam constrição anterior ao Mj. Os dentes caniniformes são relativamente pequenos, os superiores (M^1) recurvados para trás, os inferiores (Mj) um tanto procumbentes, uns e outros separados dos dentes posteriores por diastema mais ou menos longo. *H. longiceps*, de que se conhece quase todo o esqueleto, é uma das maiores espécies conhecidas deste gênero muito variável. Seu tamanho devia ser equivalente ao de uma anta, embora de proporções diferentes (Fig. 225).

Schismotherium tem o crânio curto e largo, de caixa cerebral muito abobadada e constrição pós-orbital bem pronunciada; cristas sagital e lambdóides bem pronunciadas. A mandíbula é curta, com profundo ramo horizontal e amplo ramo montante, sínfise e respectiva lingueta curtas, a última larga. Dentes em série contínua, sem diastemas. Membros locomotores do tipo comum para a

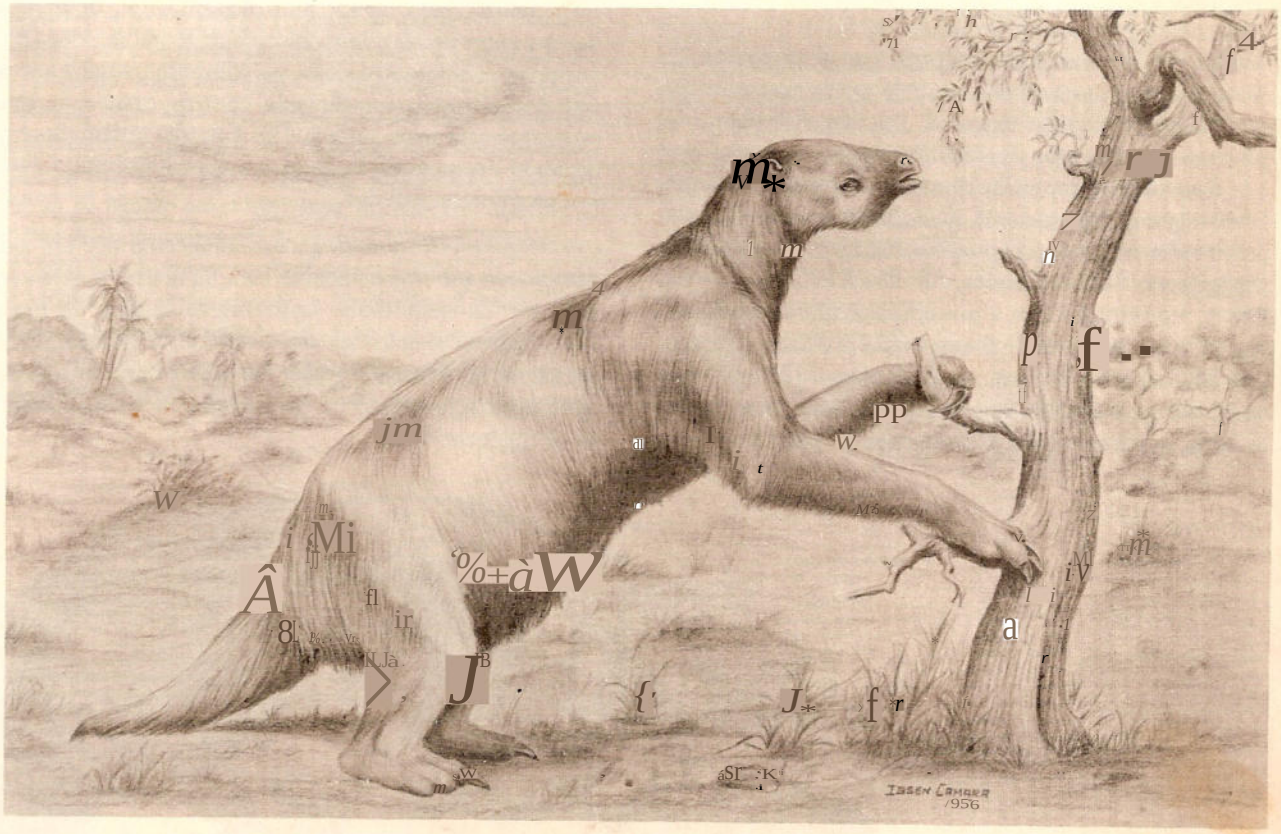
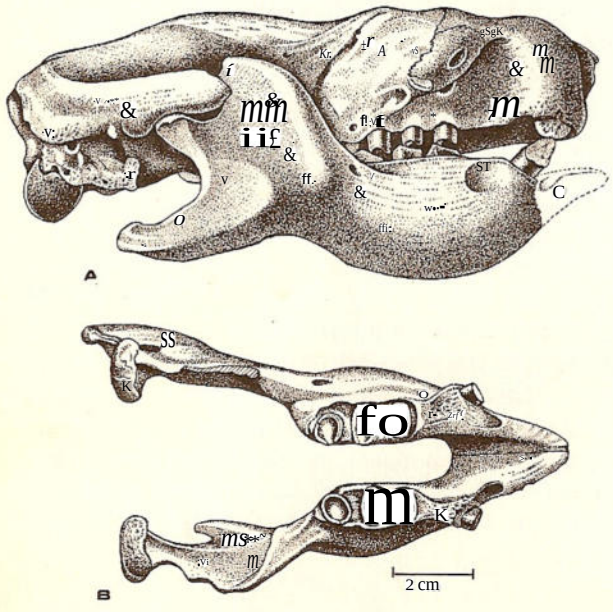


Fig. 223 – *Eremotherium lundi* Paula Couto (*E. rusconii* ?). Restauração de Ibsen de Gusmão Câmara, baseada no esqueleto do Museu Nacional, Rio de Janeiro (cabeça modificada de acordo com espécimes descobertos no Equador). Muitíssimo reduzido.

Fig. 224 – *Eucholoepus* Ameghino. *A – E, externus* Ameghino. Crânio e mandíbula, de perfil. Mioceno de Santa Cruz, Patagônia. *B – E. fronto* Ameghino. Mandíbula vista de cima. Idem (segundo Scott).



família, sendo a mão mais isodáctila que em *Hapalops*. O fémur é notável pela esbelteza e pelo arredondamento de sua diáfise. A espécie tipo é *S. fractum* Ameghino. O gênero é próximo afim de *Analcimorphus*.

Hyperleptus assemelha-se muito a *Hapalops*, de que se distingue principalmente pela forma peculiar de suas pré-maxilas que se apresentam sob o aspecto de placas triangulares, curtas e amplas, cujo ápice é dirigido para a frente, modificação esta a que corresponde, nas maxilas, superfícies articulares de forma também peculiar. Longo diastema separa o M^1 dos demais dentes, sendo o alvéolo do M^1 tão proeminente que toma o focinho notavelmente largo, quase como em *Eucholoeops*. A mandíbula é de ramo horizontal alongado, com bordo ventral apenas ligeiramente convexo, em nítida oposição ao de *Hapalops*. Duas espécies, muito afins entre si, destacando-se *H. garzonianus* Ameghino.

Pelecydon é próximo afim de *Schismotherium*, não só pela forma do crânio e da mandíbula, como pelos dentes em série contínua, sem diastema, os molares posteriores aos M_1 muito comprimidos ântero-posteriormente, sendo, porém, o M^1 muito comprimido transversalmente e alongado ântero-posteriormente. O fémur não apresenta a forma ancestral, cilindróide, presente em *Schismotherium* e *Analcimorphus*, sendo alargado e ântero-posteriormente comprimido, com terceiro trocanter incomumente curto. Os pés são notáveis pelo grande tamanho e grossura do dedo III, provido de garra relativamente enorme. Cinco espécies, sendo *P. cristatus* Ameghino o tipo do gênero.

Em Analcimorphus (A. inversus, A. giganteus Ameghino), o crânio é, em seu aspecto geral, muito semelhante ao das maiores espécies de *Hapalops*, com pequenas diferenças. A dentição apresenta algumas analogias com a dos megateriídeos Planopsinae. O diastema entre os Mj e os demais dentes é curto. O pé é relativamente arcaico. Na opinião de Scott (1904), este gênero constitui, até certo ponto, pelo menos morfologicamente, um elo de ligação entre os Megalonychidae e os Megatheriidae (Planopsinae), embora não possa ser colocado na linha ancestral dos últimos, por ter sido contemporâneo de seus representantes mais antigos. Uns e outros teriam, porém, derivado de ancestral comum, em época não muito anterior ao Mioceno inferior.

Megalonychoterium, gênero conhecido por um simples crânio (M *atavus* Scott), sem os dentes e desacompanhado da mandíbula, aproxima-se muito de *Hapalops*, mafc sua semelhança com *Megalonyx*, notada principalmente na dentição, maior do que a apresentada por qualquer outro gênero do Santacruzense, torna-o distinto de qualquer deles.

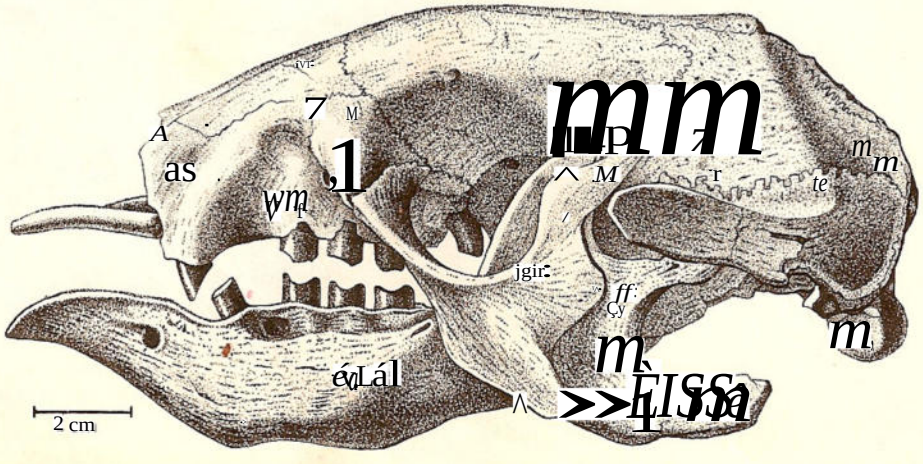


Fig. 225 – *Hapalops longiceps* Scott. Crânio e mandíbula, de perfil. Mioceno (Santacruzense) da Patagônia (segundo Scott).

Neohapalops Kraglievich, 1923, conhecido por um fragmento mandibular, com o M_4 preservado *(N. rothi* Kraglievich), procedente dos clássicos jazigos terciários das barrancas do rio Paraná, na Argentina, é um provável descendente direto de *Hapalops*, na fauna do Mioceno superior (Mesopotamiense) de Entre Rios. A mandíbula lembra sobretudo, no que dela se conhece, a de *Hapalops* e *Hyperleptus,* sendo, porém, de tamanho nitidamente maior que as dos gêneros do Santacruzense.

Outro gênero do Mesopotamiense, *Senetia* Kraglievich, 1925, *(S.mirabilis* Kraglievich), tido por Simpson (1945) como inseparável de *Pronothrotherium,* funda-se num ramo mandibular esquerdo, sem dentes, também coletado nas barrancas do Paraná. A mandíbula assemelha-se muito à de *Nothrotherium,* inclusive na forma e disposição dos alvéolos dentários, com a diferença de que, além de tamanho menor, tem um alvéolo a mais, relativo a um caniniforme inferior (M_1), muito menor que os M_{2-4} e destes separado por curto diastema, dente ausente em *Nothrotherium.*

Pronothrotherium Ameghino, 1907 *(P. typicum* Ameghino), baseia-se, pelo contrário, num fragmento anterior de crânio, com os M^{1-4} esquerdos preservados, procedente da Formação Araucana (Plioceno) do vale de Santa Maria, Catamarca, Argentina, que se assemelha sobretudo à parte correspondente do crânio de *Nothrotherium,* com a única diferença notável da presença do M^1 (caniniforme), reduzido e separado do M^2 por curto diastema, que falta em *Nothrotherium* cujo tamanho mais ou menos igualava. É um gênero que, com *Senetia,* seu provável sinónimo, constitui, segundo Kraglievich, um elo de ligação entre *Hapalops,* do Mioceno inferior, e *Nothrotherium,* através de *Nothropus,* estes do Pleistoceno. Mas, como salientou Hoffstetter (1954), os astrágalos atribuídos ultimamente a *Pronothrotherium* pelo próprio Kraglievich (1928), são bem mais especializados que os dos *Nothrotherium* sul-americanos típicos, o que prejudica de modo sensível tal hipótese de descendência. Caso tais astrágalos tenham mesmo pertencido a *Pronothrotherium,* a idéia mais viável seria a de que este gênero teria participado duma linha filética, que partindo possivelmente de *Hapalops,* teria terminado em *Nothropus,* colateralmente a outro ramo filético originário do mesmo tronco ancestral, culminado em *Nothrotherium* (Fig. 226).

Uma tíbia e uma fíbula, muito semelhantes em tamanho e detalhes essenciais às de *Nothrotherium shastense,* mas com características peculiares, procedentes do Chapadmalalense (Plioceno superior) da costa atlântica da província de Buenos Aires, foram atribuídas a um gênero distinto, *Diheterocnus* Kraglievich, 1928 (D. *sanmartini* Kraglievich), a que se liga também um úmero de grande tamanho (D. *holmhergi* Kraglievich), do Ensenadense (Pampeano inferior argentino. Este gênero e mais *Synhapalops* Kraglievich, 1930, cuja espécie tipo (*S. jujuyensis* Kraglievich), de pequeno tamanho, é conhecida apenas por um astrágalo direito, do Uquiense (limite Plioceno-Pleistoceno) da Argentina, são um tanto duvidosos.

De *Nothropus* Burmeister, 1882 *(N. priscus* Burmeister) conhece-se apenas um ramo mandibular direito, quase completo, com os M_{2-4} preservados, do Pleistoceno superior (Lujanense) de Santa Fé, Argentina, pouco menor que o *DQNOTHROTHERIUM* (15 cm, aproximadamente, de comprimento). Tanto a mandíbula, relativamente mais robusta, como os dentes se assemelham muito aos de *Nothrotherium,* mas a presença de caniniforme (M_1), bem menor que os outros dentes e separado dos mesmos por diastema um tanto longo, assim como o seu menor tamanho (talvez de indivíduo jovem), distinguem-no deste último, seu contemporâneo, para aproximá-lo sobretudo das formas do Mio-Plioceno, como *Senetia* ou *Pronothrotherium* (Fig. 227).

O gênero tipo do grupo é *Nothrotherium* Lydekker, 1889, do Pleistoceno da América do Sul tropical. Distingue-se por sua esbelteza e tamanho relativamente peque-



Fig. 226 – *Pronothrotherium* sp. Crânio e mandíbula, dc perfil (segundo foto de espécime do Field Museum of Natural History, Chicago) reduzido.

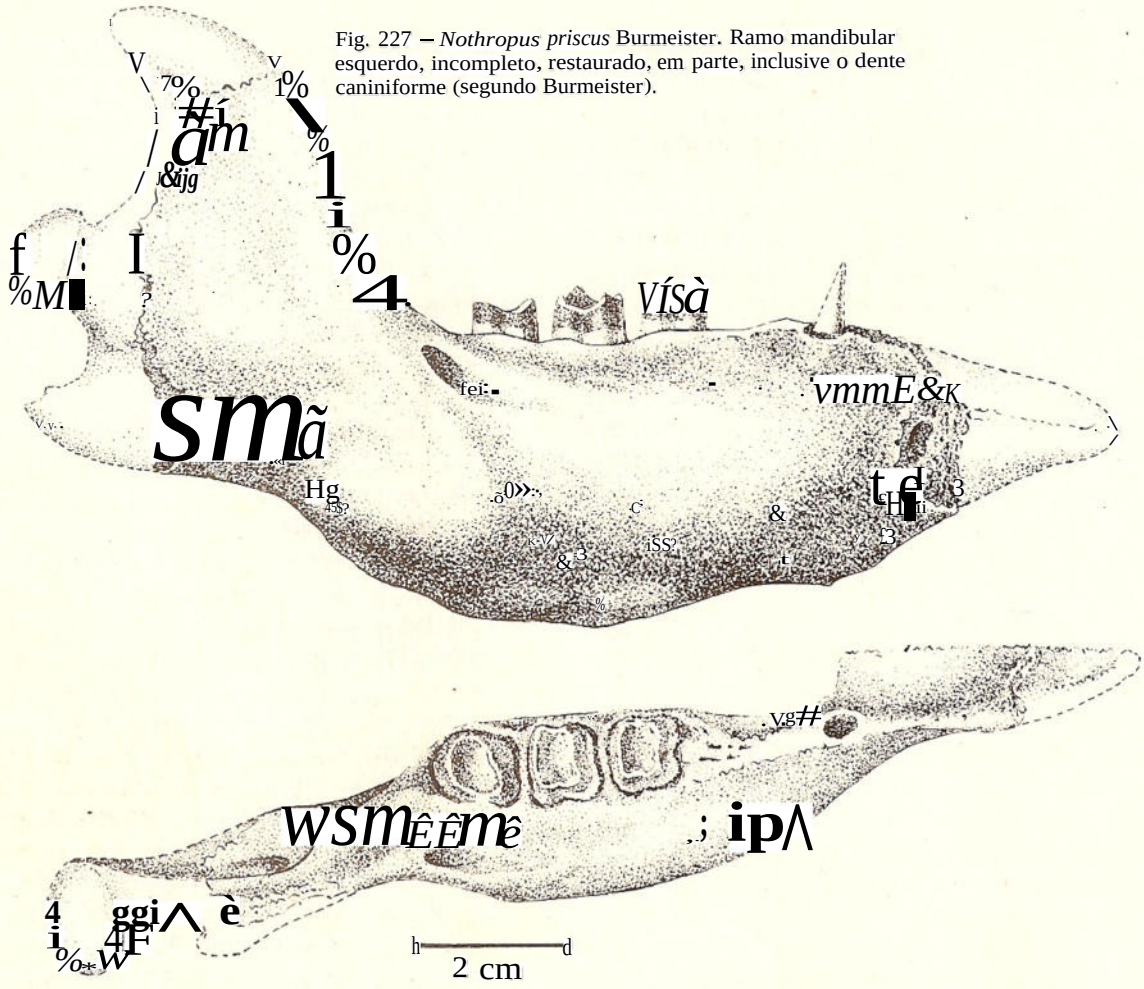


Fig. 227 – *Nothropus priscus* Burmeister. Ramo mandibular esquerdo, incompleto, restaurado, em parte, inclusive o dente caniniforme (segundo Burmeister).

no. Apresenta caracteres arcaicos, menos especializados, que seu próximo afim, norte-americano, *Nothrotheriops*, lembrando mais os ancestrais terciários de ambos. 5/4 M x 2 = 18 dentes. Sua espécie única é *N. maquinense* (Lund), encontradiça, como fóssil, no Pleistoceno superior (Lujanense) das cavernas calcáreas de Minas Gerais e São Paulo, Brasil, pelo menos. Foi fundada sobre numerosos fragmentos fósseis, coletados na caverna de Maquiné, município de Cordisburgo, Minas Gerais. Um esqueleto completo, com suas peças em perfeita conexão, foi descoberto posteriormente pelo próprio Lund, em outra caverna do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais. Um crânio incompleto e outros restos fósseis, procedentes de uma das cavernas do vale do Iporanga, São Paulo, foram descritos por Ameghino (1907) e por Paula Couto (1959) (Fig. 228).

Seu sistema dentário, no dizer de Lund, corresponde perfeitamente ao de *Bradypus* (preguiça tridáctila), seja no que concerne ao número, seja no que se refere à estrutura dentária. As garras, muito estreitas, como as das preguiças modernas, são de tamanhos diversos, como em *Megalonyx*. Seus excrementos apresentam forma e aspectos diferentes dos das preguiças tridáctilas. Enquanto os destas sugerem, por sua forma e consistência, os das cabras e veados, cujo tamanho também igualam, os de *Nothrotherium* eram expelidos em massas muito maiores. Lund atribui tal diferença à conformação diferente do trato intestinal, acrescentando, porém, que a íntima semelhança do sistema dentário, nos dois grupos, sugere regime alimentar idêntico para ambos (filófago).

A despeito de seu tamanho, mais ou menos equivalente ao de uma anta (*Tapirus*), é admissível a hipótese de Lund, de que esta preguiça extinta subisse às árvores, para alimentar-se de suas folhas, como parecem indicar o grande comprimento de suas garras estreitas e a força de sua cauda, aliados à torção do plano de articulação de suas patas traseiras. Nada obsta, porém, que admitamos também, para esta preguiça extinta, a hipótese de que poderia alimentar-se de folhas de árvores ou arbustos de pequena altura, elevando-se no sólido tripé, formado por seus membros locomotores posteriores e por sua forte cauda, e apoiando-se, com suas mãos, no tronco ou em galhos das árvores, para o mesmo fim. Foi bem descrita por Reinhardt (1878).



Fig. 228 – *Nothrotherium maquinense* (Lund). Esqueleto da mão direita, vista dorsal. Pleistoceno de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (de Stock).

O outro gênero conhecido, do mesmo grupo, é *Nothrotheriops* Hoffstetter, 1954. Assemelha-se muito a *Nothrotherium*, mas sua espécie tipo e única é muito maior que *Nothrotherium maquinense*. Distingue-se bem de *Nothrotherium* por diversos caracteres estruturais, alguns mais especializados, outros de aspecto mais primitivo que os do gênero sul-americano, seu contemporâneo. A espécie norte-americana, *Nothrotlieriops shastense* (Sinclair, 1905), conhecida por esqueletos completos, descobertos no Pleistoceno superior de Rancho La Brea, Los Angeles, Califórnia, magistralmente descritos por Stock (1925), e em cavernas, situadas na cratera de um vulcão extinto, em Dona Anna County, estado do Novo México (o último com partes moles, inclusive pêlos e bolos fecais, conservadas), descritos por Lull (1929, 1930), e na escarpa do Grande Canyon do rio Colorado, no Arizona (Rampart Cave) (Wilson, 1942), assim como na caverna de San Josecito, Sierra Madre Oriental, parte sul do estado de Nuevo Leon, província de Zarogoza, México (o último com partes moles, inclusive pêlos e bolos fecais, conservadas), descritos por Lull (1929, adultos, com um esqueleto completo montado no Museu de História Natural) (Paula Couto, 1976) (Figs. 229, 230 e 231).

Testes de C_{14}, a que foram submetidos os restos achados em Dona Anna County, revelaram que a eipécie em questão se extinguiu entre 9.000 e 10.000 anos passados, isto é, nos albores da atual época geológica. Além disso, o exame dos bolos fecais, encontrados ao lado daquele esqueleto, revelou não somente o regime alimentar do animal, como a natureza da vegetação do ambiente em que viveu, provavelmente pouco diferente do meio ecológico recente, na mesma região.

Nothrotherium mexicanum Freudenberg, 1921, do Pleistoceno do México, deve ser indistinguível de *Nothrotheriops shastense* (Sinclair, 1905).

Família Mylodontidae Ameghino, 1889. Desdentados de grande tamanho, alguns quase do tamanho dos maiores megatérios. Dentes prismáticos, de seção transversal arredondada, oval, elíptica ou confusamente triangular, o último inferior em forma de 8, em número de 18 ou 16. Primeiro molar, quando presente, caniniforme, excepcionalmente separado dos seguintes por longo diastema. Último molar inferior maior que os precedentes e mais ou menos profundamente bilobulado, em forma de 8, às vezes com um lóbulo mediano. Mandíbula com região sinflsiária estreita ou mais ou menos alargada, bordo inferior dos ramos horizontais quase retilíneo, processo angular verticalmente amplo, mas pouco extenso, colo do côndilo curto e ramificação posterior do canal alveolar aberta no lado externo. Membros locomotores anteriores relativamente curtos e possantes; úmero com ou sem forame entepicondilóide; falanges ungueais da mão com tendência a achatar-se dorso-ventralmente. Fémur mais ou menos alargado e alongado; fossa ligamentosa de sua cabeça articular, para o ligamento redondo, reduzida a simples chanfradura, situada no bordo posterior da respectiva superfície articular; terceiro trocanter presente, embora fraco, nas formas terciárias; ausente, nas formas finais do grupo; faceta rotuliana unida amplamente com as facetas articulares dos côndilos trocleares. Tíbia e fíbula curtas, raramente fundidas entre si em sua extremidade proximal, pelo menos. Astrágalo de côndilo articular interno em forma de domo; facetas articulares inferiores, para o calcâneo, unidas entre si ou separadas pelo *sulcus talis*, o mesmo acontecendo com as do calcâneo.

Subfamília Mylodontinae Gill, 1872. Crânio relativamente largo, mais cilíndrico e mais curto que o dos Scelidotheriinae, de rostro truncado, largo, às vezes muito expandido lateralmente. Pré-maxilas curtas e largas. Na mandíbula, a região sinfisiária, um tanto encurtada, alarga-se mais ou menos, às vezes em forma de pá. Úmero, desprovido de forame entepicondilóide. Na mão e pé, os três dedos externos são providos de garras, sendo a do dedo III, tanto na mão como no pé, a mais forte.

Esta subfamília é conhecida desde o Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia, onde é representada pelos gêneros *Nematherium* Ameghino, 1887 (*N. angulatum* Ameghino, etc.) e *Analcitherium* Ameghino, 1891

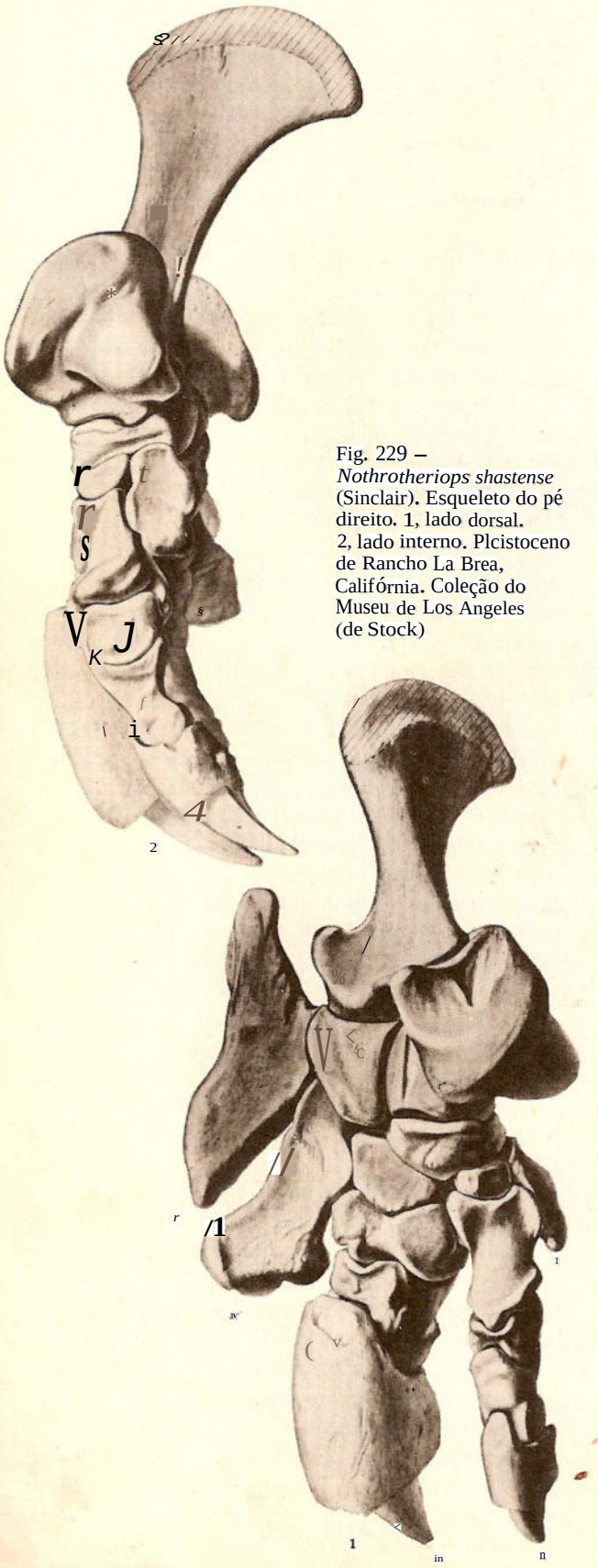


Fig. 229 – *Nothrotheriops shastense* (Sinclair). Esqueleto do pé direito. 1, lado dorsal. 2, lado interno. Plcistoceno de Rancho La Brea, Califórnia. Coleção do Museu de Los Angeles (de Stock)

(A *antarcticum* Ameghino). Em *Nematherium*, as duas séries dentárias superiores e inferiores são nitidamente divergentes para a extremidade anterior do rostro, com o conseqüente alargamento anterior do palato, embora não tanto quanto em *Mylodon*. O crânio é alongado, estreito e baixo, de região pré-orbitária de comprimento aproximadamente um terço do da parte posterior. Em proporções, o crânio não difere muito radicalmente do dos Megalonychidae, seus contemporâneos. O astrágalo é de forma estreita e alongada, muito sugestiva da dos Megalonychidae, mas sua tróclea, com o côndilo externo bem menos expandido ântero-posteriormente, tendendo, nitidamente, a assumir a forma odontóide, é já caracteristicamente milodontídea. Em *Analcitherium*, talvez inseparável de *Nematherium*, as séries dentárias são muito menos divergentes anteriormente, sendo os lados do rostro paralelos entre si e a região pré-orbitária pouco mais curta. Caso estes dois gêneros de fato sejam independentes, parece provável que *Nematherium* seja mais afim com *Mylodon*, enquanto *Analcitherium* parece mais aparentado com *Scelidotherium*.

No Mioceno superior, os representantes conhecidos da subfamília são *Promylodon* Ameghino, 1883, do Mesopotamiense da formação patagônica, *Sphenotherus* Ameghino, 1891, de Catamarca, e *Ranculcus* Ameghino, 1891, do Mesopotamiense dos arredores da cidade do Paraná, Argentina.

Promylodon (*P. smaltatum* Ameghino) baseia-se em dois dentes inferiores, isolados, e numa mandíbula incompleta, com os quatro dentes conservados, esta de indivíduo jovem. O M_1, menor que os outros, é destes separado por curto diastema. O M_4 é bilobulado em 8, quase como em *Lestodon*, sem as colunas suplementares que apresenta em *Mylodon* e *Glossotherium* cujas espécies são de maior tamanho. *Sphenotherus* (*S. zavaletianus* Ameghino) é representado por uma mandíbula incompleta, sèm os dentes, de aspecto peculiar, que apresenta uma mescla de caracteres próprios das subfamílias dos Mylodontinae e Scelidotheriinae, lembrando mais, porém, segundo Ameghino, a de *Lestodon*, embora os M_{1-4} estejam implantados em série contínua, sem diastema entre os M_{1-2}, formando com o eixo longitudinal da mandíbula uma Unha muito oblíqua, ântero-posteriormente. OMj é bem maior que os M_{2-3}., deslocado para fora, salientando-se no rebordo mandibular; era, talvez, de aspecto caniniforme. Os M_{2-3}, muito menores, de contorno elíptico, situam-se em linha bem oblíqua relativamente ao eixo longitudinal da mandíbula. O M_4, em forma de 8 e enorme, achava-se implantado junto à face interna da mandíbula. A região sinfisiária estreita-se, anteriormente aos M_1. Na mandíbula em apreço, os dois ramos mandibulares suturam-se ou soldam-se entre si apenas em sua metade inferior, ficando separados um do outro na metade superior da sínfise.

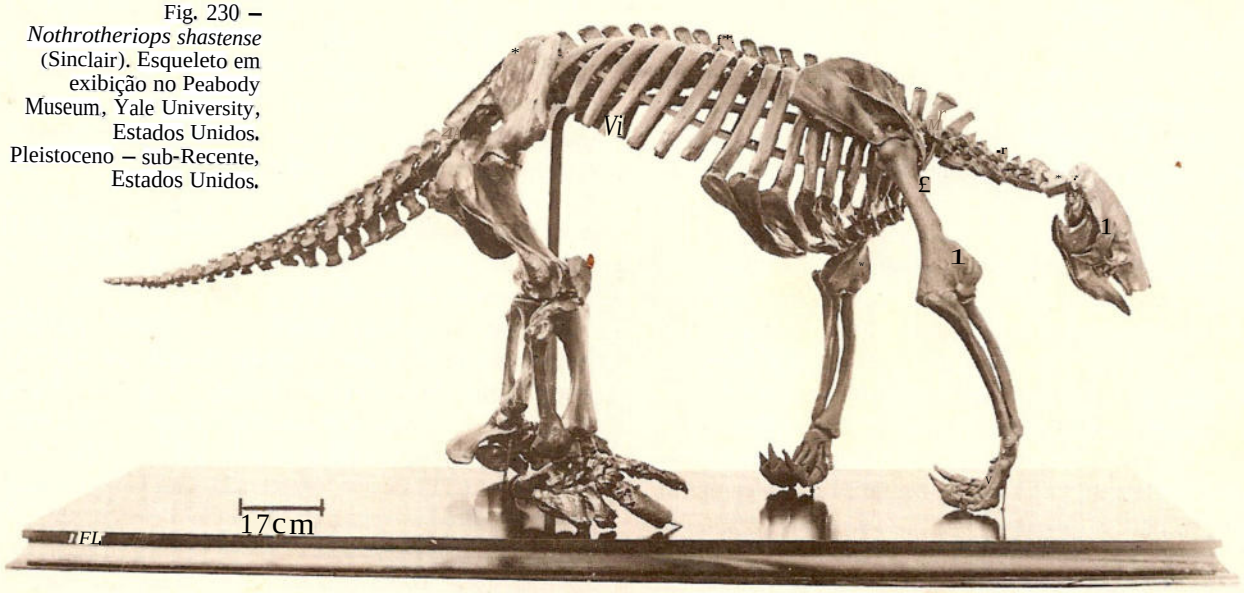


Fig. 230 – *Nothrotheriops shastense* (Sinclair). Esqueleto em exibição no Peabody Museum, Yale University, Estados Unidos. Pleistoceno – sub-Recente, Estados Unidos.



Fig. 231 – *Nothrotheriops shastense* (Sinclair). Pleistoceno e sub-Recente dos Estados Unidos.
Restauração de Ibsen de Gusmão Câmara, baseada no esqueleto achado em D. Ana County, Estado do Novo México, Estados Unidos.

Ranculcus (*R. scalabrinianus* Ameghino), cujo tamanho devia equivaler ao de *Mylodon*, é conhecido por um fragmento mandibular direito, com o M_1 (caniniforme) irregularmente subcilíndrico-triangular, separado do M_2 por longo diastema e situado para fora da linha dos demais dentes, numa protuberância látero-anterior da mandíbula.

No Plioceno inferior da Argentina, *Pleurolestodon* Rovereto, 1914 (*P. acutidens* Rovereto), prenuncia, na fauna Huaiqueriense de Catamarca, os *Glossotherium* pampeanos. Funda-se este gênero num crânio e mandíbula, assim como num astrágalo, de um animal de tamanho mais ou menos equivalente ao de um *Scelidotherium*. O crânio é alto, mas de região pré-orbitária estreita, com parte nasal apenas expandida lateralmente na extremidade anterior. As séries dentárias divergem muito entre si, para a extremidade anterior, sendo os M}, de aspecto parcialmente caniniforme, um tanto afastados lateralmente da linha dos demais dentesNsalicntaaclQ-/\Q numa protuberância externa da maxila e mandíbula, e separados dos M_2^2 por curto diastema. A região sinfisiária, mandibular, embora achatada em pá, é relativamente estreita (Kraglievich, 1921).

O gênero dominante na fauna do Pleistoceno sul e norte-americano parece ter sido *Glossotherium* Owen, 1840. Diferentemente do que se observa nas formas precedentemente consideradas, as facetas articulares de seu astrágalo, para o calcâneo, são fundidas entre si. A espécie melhor conhecida é G. (*Glossotherium*) *robustum* (Owen) (Fig. 217), do Pleistoceno sul-americano, de que se conhece o esqueleto completo. O esqueleto, descrito por Owen, sob o nome de *Mylodon robustus*, procede do limo pampeano da província de Buenos Aires, tendo sido adquirido pelo Colégio de Cirurgiões, de Londres. Tem 3,65 m de comprimento, aproximadamente. Restos desta espécie foram também descobertos no distrito de Águas Claras, município de Sao Gabriel, assim como nas barrancas do rio Garupá, município de Quaraí, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

A espécie tipo do gênero é G. (*Glossotherium*) *uruguayensis* Kraglievich, baseada no fragmento craniano, procedente de Sarandi, Uruguai, sobre que fundou Owen o dito gênero, sem lhe dar, entretanto, designação específica.

Uma espécie do Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais, *Ocnotherium gigas* (Lund, 1842), baseada em dentes isolados, da Lapa da Pedra dos índios N° 1, Cerca Grande, de que se conhece também parte do esqueleto de indivíduo jovem, da Lapa da Escrivânia, pertence a este gênero, sendo provável que se trate de espécie particular à região, G. (*Glossotherium*) *giganteurn* (Lund, 1839), segundo Hoffstetter (1954).

O subgênero G. (*Oreomylodon*) Hoffstetter, 1949, do Pleistoceno dos altos vales andinos do Equador, caracteriza-se por seu rostro extremamente dilatado e pela presença de curto elemento ósseo, pré-nasal. Sua espécie tipo é G. (*Oreomylodon*) *wegneri* (Spillmann).

A forma norte-americana pertence ao subgênero G. (*Paramylodon*) Brown, 1903, de que a espécie tipo é G. (*Paramylodon*) *harlani* (Owen), ricamente representada no Pleistoceno dos depósitos de asfalto de Rancho La Brea, Los Angeles, Califórnia, tendo sido citada também para o Oregon (Packard, 1952) (Fig. 232). É presente no Pleistoceno do México (Alvarez, 1965).

O gênero tipo da família é *Mylodon* Owen, 1840, vizinho do anterior, que se notabiliza pela projeção anterior das pré-maxilas, em curva ascendente, formando um arco que encontra a extremidade anterior dos ossos nasais, a que corresponde um prolongamento anterior da sínfise mandibular. Os dentes são um pouco simplificados e reduzidos à fórmula 4/4, com o desaparecimento do primeiro dente superior. O astrágalo é praticamente idêntico ao de *Glossotherium*, com diferença pouco significativa.

Como demonstrou Kraglievich (1928) e admitiu Leidy (1855), a espécie tipo deste gênero é *M. darwini* Owen, de grande tamanho, a que corresponde a mandíbula coletada por Darwin em Punta Alta, na Patagônia. Outra espécie, de menor tamanho, é conhecida na América do Sul: *M. listai* (Ameghino), antes separada sob os nomes genéricos de *Neomylodon* Ameghino, 1898, ou *Grypotherium* Reinhardt, 1879, de que se encontraram restos esqueletais e de pele, com osteodermas e pêlos mumificados, juntamente com bolos fecais, na caverna de Última Esperança, extremo sul do Chile, que provém de indivíduo morto no começo da época geológica atual (Recente), segundo testes de carbono 14 a que foram submetidos tais restos (10.000 anos, aproximadamente) (Fig. 233).

O gigante da família dos milodontídeos é *Lestodon* Gervais, 1855, do Pleistoceno sul-americano, cuja espécie única, *L. armatus* Gervais, só perde para *Megatherium* e *Eremotherium*, em tamanho, superando, em mais de 1/3, o de *Glossotherium robustum*. Os caniniformes (Mj) são desenvolvidos em fortes defesas, de contorno subtriangu-

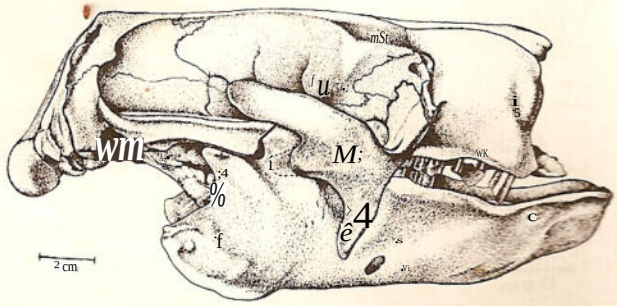


Fig. 232 – *Glossotherium* (*Paramylodon*) *harlani* (Owen). Crânio e mandíbula, de perfil. Pleistoceno (Rancholabreer) de Rancho La Brea, Los Angeles, Califórnia (redesenhado de Stock).

lar ou mais ou menos arredondado, separados dos M_2^2 por longo diastema e salientando-se nos rebordos laterais do focinho, muito alargado. O M_4 é bilobulado em 8. No astrágalo, as facetas de articulação calcaneal são separadas pelo *sulcus talis*.

A espécie *L. armatus* foi fundada sobre fragmentos de maxila e mandíbula, procedentes da província de Buenos Aires, Argentina, e recolhidos ao Museu de História Natural de Paris por Villaderbo e Dupotet. Sob o nome de *L. trigonidens*, Gervais (1873) batizou um pequeno fragmento mandibular, com o dente caniniforme presente, descoberto na província de Buenos Aires. Este e outros nomes propostos por Gervais & Ameghino (1880), são meros sinónimos de *L. armatiis*.

O gênero *Lestodon* é da Formação Pampeana da Argentina e Uruguai, tendo sido encontrado também nos depósitos pleistocênicos de Tarija. No Brasil, sua ocorrência foi verificada no Acre (Paula Couto, 1946), Rio Grande do Sul (Paula Couto, 1940, 1943) e São Paulo (Walfin. 1952).

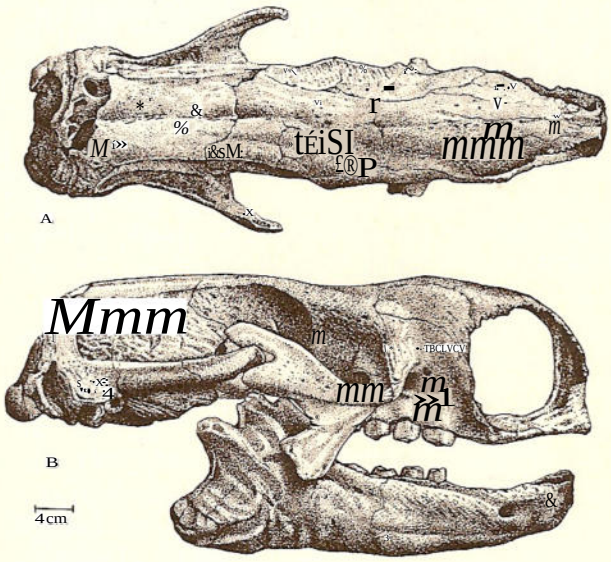


Fig. 233 – *Mylodon darwini* Owen, crânio, em norma dorsal (A) e crânio e mandíbula, de perfil (segundo Reinhardt).

Subfamília Scelidotheriinae Ameghino, 1904. Esta subfamília tem por tipo o gênero *Scelidotherium* Owen, 1839, fundado sobre restos fósseis, descobertos por Darwin (1938), em Punta Arena, Bahia Blanca, Patagônia, durante a viagem de circunavegação do "Beagle". O esqueleto então descoberto media 2,50 m de comprimento, por 1 m de altura. O crânio é relativamente pequeno, alongado, estreito e baixo, e a mandíbula, alongada. Os dentes superiores e inferiores são quase do mesmo tamanho e da mesma forma, sendo sua coroa comprimida, de seção elíptica ou vagamente triangular (5/4 x 2 = 18). Patas tetradáctilas. Tamanho pouco menor que o de *Glossotherium*.

Scelidotherium é bem representado no Pleistoceno da Argentina, Uruguai, Bolívia, Brasil e Chile, pelo menos. A espécie *S. leptocephalum* Owen é do Pampeano argentino, onde é acompanhada por outras duas ou três espécies. *S. tarijensis* (H. Gervais & Ameghino) é de Tarija, planalto sul-boliviano. Estas espécies pouco se distinguem entre si. Talvez sejam simples subespécies de uma só espécie, no caso, *S. leptocephalum*. Este gênero ou um gênero afim é presente no Pleistoceno do México (Alvarez, 1965).

O gênero *Nematherium* Ameghino, 1887, que já consideramos na subfamília Mylodontinae, talvez tenha sido o ponto de partida, no Mioceno inferior, da subfamília de que agora tratamos, e à qual provavelmente pertença.

Neonematherium Ameghino, 1904 (*N. flabelatum* Ameghino), do Mioceno médio (Friasense) da Argentina, conhecido por um palato com dentes, a que Kraglievich associou um astrágalo, é o gênero mais antigo que se liga, sem dúvida, a esta subfamília (Mioceno médio).

Chubutherium Cattoi, 1962 (*C. ferelloi* Cattoi), conhecido por um fémur direito, parte de uma tíbia e um astrágalo, de Chubut, Argentina, é a única forma oligocênica conhecida (Colhueuapiense).

Na Argentina, *Elassotherium* Cabrera, 1939 (*E. altirostre* Cabrera), fundado sobre grande parte duma maxila direita, com todos os dentes, e alguns outros fragmentos cranianos e de costelas, é do Plioceno de Adolfo Alsina, província de Buenos Aires. Parece-se com *Scelidodon*, mas é muito pequeno, com rostro relativamente mais alto e algumas diferenças na morfologia dentária.

Scelidodon Ameghino, 1881, do Plio-Pleistoceno sul-americano, é menos especializado que *Scelidotherium*. Sua pré-maxila é mais curta, a goteira mandibular é medianamente alongada, levantada adiante dos dentes. Nas mãos, o polegar, embora reduzido, é completo. A espécie tipo é *S.* (*Scelidodon*) *patrius* Ameghino, do Pampeano argentino. *S.* (*Scelidodon*) *capellinii* H. Gervais & Ameghino é uma espécie de grande tamanho, do Chile e Argentina, o que acontece também com *S.* (*Scelidodon*) *tarijensis* Ameghino, da Bolívia.

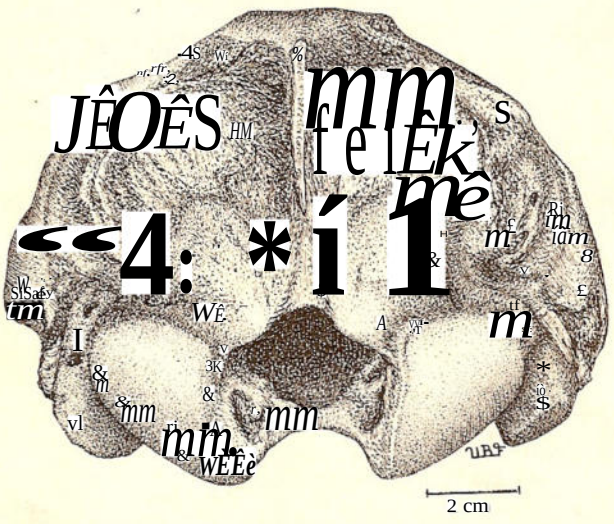
Os restos coletados por Lund, nas cavernas calcáreas do vale do Rio das Velhas, região de Lagoa Santa, senso lato, Minas Gerais, Brasil (Lapas do Baú N°s 1 e 3, dos Coxos, da Escrivânia N°s 1, 4 e 5, do Sumidouro, do Marinho N°s 1 e 2, de Periperi, da Serra das Abelhas, do Taquaral N°s 3 e 4, dos Tatus, Vermelha N° 2 e outras lapas não denominadas) pertencem a 27 esqueletos pelo menos, segundo Winge (1915), e à espécie *S.* (*Catonyx*) *cuvieri* (Lund), que se distingue das espécies do subgênero *S.* (*Scelidodon*) principalmente pela ausência de forame entepicondilóide, no úmero. Restos atribuíveis possi-

velmente a esta espécie, foram coletados também nos Estados brasileiros da Bahia, Paraíba e Ceará, pelo menos (Figs. 234 e 235, 240 e 241).

O gênero *Scelidotheridium* Kraglievich, 1925, a que se ligam espécies de pequeno tamanho (*S. parodii* Kraglievich, etc.), é precursor de *Scelidotherium*, no Plioceno superior (Chapadmalalense) da Argentina.

Superfamília incerta: Família Protobradyidae Ameghino, 1902. A esta família, de validade duvidosa, liga-se uma forma muito pequena, *Protobradys* Ameghino, 1902 (*P. harmonicus* Ameghino), fundada sobre um fragmento de palato, com os alvéolos de cinco dentes, coletado nas camadas de *Notostylops* (Casamaiorense – Eoceno inferior) da Patagônia, Argentina. Segundo Ameghino, o palato é como uma miniatura do de *Mylodon*, com a diferença de ser a parte alargada da maxila desdentada. Sua maior semelhança é, porém, com a parte correspondente do crânio de *Bradypns*, o que sugeriu ao paleontólogo argentino a idéia de que *Protobradys* talvez possa ter sido o tronco originário dos Bradypodoidea, por um lado, e dos Megatherioidea, por outro. Os dentes eram pequenos. Os superiores, em número de cinco, em série contínua, o primeiro e os terceiro ao quinto, cilíndricos, o segundo maior e transversalmente elíptico. A apófise zigomática era desprovida de apófise descendente. Segundo Ameghino, *Protobradys* teria sido difiodonte.

Megatherioidea recentes. Há tendência atual entre os paleontólogos de mamíferos para classificar os gêneros *Bradypus* Linnaeus, 1759, *Scaeopus* Peters, 1865 (= *Arctopithecus* Gray, 1843) e (*Choloepus* Illiger, 1811) entre os Megatherioidea (que incluiriam os Bradypodoidea, em geral, com *Bradypus* e *Scaeopus* entre os Megalonychidae e *Choloepus* entre os Mylodontidae. Há sérias razões de ordem morfológica, não apenas no que concerne à estrutura dentária, como craniana (inclusive região auditiva) e mandibular e esqueletal, em geral, amplamente favoráveis a tal tendência sistemática. Há também razões de ordem morfológica (principalmente craniana), para o estabelecimento de uma distinção genérica entre *Bradypus tridactylus*, tipo do gênero, e *B. torquatus*, conservando-se a primeira em seu gênero original e separando-se a segunda como tipo de gênero à parte, *Scaeopus* Peters, 1865, como *S. torquatus* (Illiger). A proposta de Peters, em tal sentido, é plenamente razoável.



Fíg. 234 – *Scelidodon (Catonyx) cuvieri* (Lund). Vista ocipital de crânio. Pleistoceno de Minas Gerais.

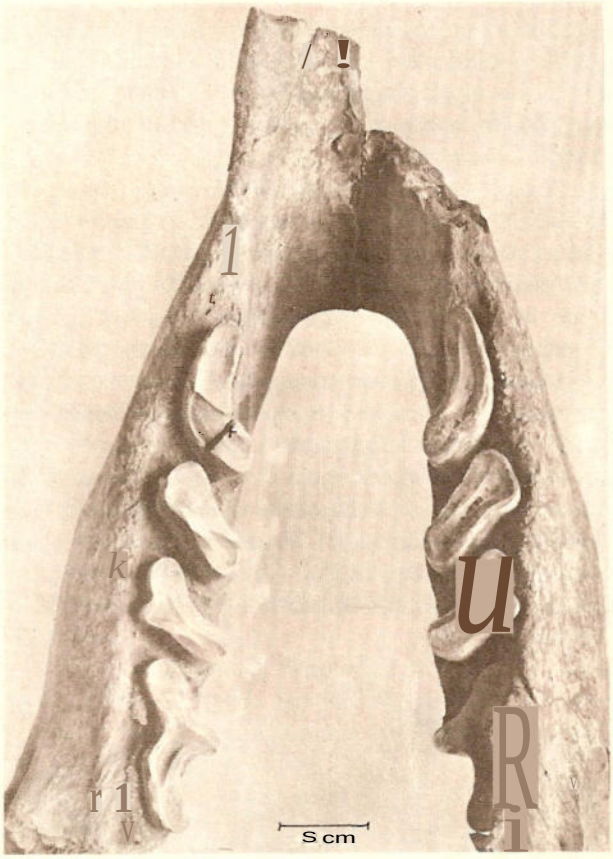


Fig. 235 – *Scelidodon (Catonyx) cuvieri* (Lund). Parte anterior da mandíbula, vista de cima, com todos os seus dentes (de Winge).

Infraordem VERMILINGUA Illiger, 1811. Grupo indubitavelmente muito antigo, conservador de caracteres arcaicos, diretamente herdados duma fonte dasipodóide ou pré-dasipodóide, associados a uma forte especialização para o regime mirmecófago. Habitat terrícola, arborícola ou terrícola-arborícola (Hoffstetter, 1954b).

Segundo Hoffstetter, duas objeções maiores se opõem à idéia da descendência dos Vermilingua a partir dos Megatherioidea: o pé dos tamanduás, primitivo, isodáctilo, normalmente plantígrado, com astrágalo de esti-

lo dasipodóide, não pode ter derivado do das preguiças terrícolas; o regime mirmecófago parece ser uma especialização do regime primitivo dos Edentata, não permitindo a suposição de ancestrais fltófagos, para os tamanduás.

Superfamília Myrmecophagoidea Simpson, 1931. Duas famílias, Myrmecophagidae, a que pertencem os maiores tamanduás modernos e seus mais próximos afins, extintos, e Cyclopidae que contém o tamanduá anão (tamanduá-i) da região amazônica e formas fósseis, pouco conhecidas.

Família Myrmecophagidae Bonaparte, 1838. Neste grupo classificam-se os atuais tamanduás ou "papa-formigas" (mais propriamente: "papa-cupins"), cujos hábitos alimentares incluem exclusivamente substâncias de origem animal, principalmente insetos, entre os quais dão preferência aos cupins. Cabeça tubular, alongada; boca reduzida a uma pequena abertura terminal do focinho; língua vermiforme, tornada viscosa pela secreção que provém das enormes glândulas submaxilares, rapidamente projetável para fora, para recolher as partículas alimentares (insetos), a ela aderidas. Mandíbula reduzida a dois ramos delgados, sem ramo montante. Dedo médio das mãos muito desenvolvido, armado com forte garra falciforme, sendo os outros fracos, de tamanho reduzido e providos de garras menos desenvolvidas, ou suprimidos. Pés pentadáctilos e isodáctilos, com os dedos munidos de garras curtas e recurvadas, plantígrados. Na posição quadrúpede, as mãos apóiam-se ao solo com o dorso dos dedos III e IV, recurvados para a palma. Pele coberta com pêlos duros e abundantes.

Os restos fósseis, atribuíveis a animais desta família, são escassos e fragmentários.

Scotaeopus Ameghino, 1887, do Terciário inferior da Patagônia, considerado por Ameghino como um dos ancestrais dos tamanduás, possui dois dentes na parte anterior da mandíbula. Este gênero é porém muito duvidoso; suas reais afinidades estão ainda por ser definidas com exatidão.

Na Argentina não se conhecem até agora restos fósseis indubitavelmente atribuíveis a qualquer dos três gêneros recentes, mas foram já descritos alguns restos que correspondem a gêneros afins com os atuais.

Os gêneros *Protamandua* e *Promyrmecophaga*, ambos *de* Ameghino, 1904, baseiam-se em espécimes isolados, pouco característicos (calcâneo e astrágalos, respectivamente), o que os torna um tanto duvidosos. Estes pequenos irmecófagos do Mioceno inferior argentino teriam sido de tamanho médio ou pequeno.

Neotamandua Rovereto, 1914, cuja espécie tipo, TV. *conspícua* Rovereto, é baseada num fragmento posterior de crânio, procedente do Plioceno médio (Huayquerien-se = Araucanense) das barrancas do rio Paraná, Argentina, comparável, por seu tamanho e caracteres estruturais, ao de *Tamandua tetradactyla*, parece ter sido colateral da linha que levou a *Tamandua*, podendo ter sido ancestral direto de *Myrmecophaga*, segundo Hirschfeld (1976). Não tinha cauda preênsil, a exemplo *de Myrmecophaga*, mas parece ter sido semi-arborícola, no que lembra *Tamandua.*

O que se conhece da Paleontologia do grupo indica que as linhas filéticas de *Tamandua* e *Myrmecophaga* divergiram entre si nos tempos do Mioceno, a partir de um ancestral comum, tendo cada qual se especializado subsequentemente no modo de locomoção que as caracteriza, com tendência a um modo de vida primariamente arborícola ou primariamente terrícola. Não só no crânio, mas também no esqueleto pós-craniano os dois gêneros atuais, em questão, apresentam modificações estruturais peculiares, como pré-adaptações para os habitats que ocupam, diferenças estas bem claras na estrutura das mãos, pés e vértebras caudais. A mão de *Myrmecophaga* é adaptada a um tipo de locomoção que se traduz em forte flexionamento dos dedos para a sua palma na marcha, de modo a apoiar-se no dorso das juntas entre as falanges I e II, sendo o peso do corpo suportado pela extremidade distai do dedo V e pelas superfícies dorsais dos dedos III e IV. *Tamandua* apresenta também flexão digital semelhante a dos dedos da mão, mas sua modificação para a locomoção terrícola não é tão acentuada quanto em *Myrmecophaga*. As principais diferenças entre ambos, neste ponto, residem no tamanho relativo de seus metacarpianos I, IV e V.

Ambos os gêneros são plantígrados, no que se refere aos pés, mas o pé de *Tamandua é* mais flexível no tornozelo, podendo girar para o lado interno ou mesial, quando o animal se agarra aos galhos das árvores em que sobe.

A cauda de *Tamandua é* nua e preênsil, sendo os centros e processos transversais das respectivas vértebras adaptados a tal função: os processos transversais são mais longos, para inserção de músculos flexores mais fortes; os centros da série de vértebras caudais anteriores são menos robustos e suas extremidades são planas, os arcos neurais são muito curtos e as zigapófIses são amplas e rasas, permitindo maior liberdade de movimento entre as vértebras. Os centros das vértebras caudais medianas são curtos e providos de longos e duplos processos transversos. As vértebras caudais posteriores são semelhantes a falanges, com as extremidades posteriores convexas, de modo a permitirem grande flexibilidade da cauda.

Em *Myrmecophaga*, a cauda é longa, forte e completamente coberta por pêlos duros, que lhe dão aparência de massa e tamanho bem maiores do que na verdade têm (tal é a razão por que o grande *Myrmecophaga* é vulgarmente conhecido como "tamanduá-bandeira"). Os centros de suas vértebras anteriores são curtos, fortes e

arredondados (cilíndricos), com arco neural e processo dorsal maciços; a face posterior dos centros vertebrais inclina-se posteriormente, provocando a curvatura da cauda para baixo, em seguida ao sacro; as zigapófises são profundamente entalhadas, impedindo amplo movimento lateral. As vértebras da série caudal mediana são longas, estreitas e providas de curtas apófises transversais. As vértebras da série posterior da mesma apresentam aspecto comum.

Em *Neotamandua*, segundo o observado na espécie *N. borealis* Hirschfeld, 1976, do Friasense (Mioceno superior) da Colômbia, há considerável redução num dos metacarpianos, à semelhança do que se vê em *Tamandua*, nada se conhecendo, porém, do resto do esqueleto da mão. As condições do tornozelo indicam rotação do pé para uma posição mais plantígrada, como em *Myrmecophaga*. Os centros vertebrais proximais, medianos e distais assemelham-se também, estruturalmente, aos de *Myrmecophaga*, de modo que *Neotamandua* se parece mais com este último do que com *Tamandua*, no que se refere à estrutura do esqueleto caudal, permitindo-nos a conclusão de que sua cauda, a exemplo da de *Myrmecophaga*, não era preênsil, como a de *Tamandua*. *Neotamandua* é de tamanho intermediário entre o de *Tamandua* e o de *Myrmecophaga*. Outras duas espécies, *N. magna* Amegtiino e *N. greslebini* Kraglievich, são do Plioceno argentino.

Os gêneros recentes são *Myrmecophaga* Linnaeus, 1758, com uma espécie, *M. tridactyla* Linnaeus, o vulgar tamanduá-bandeira, conhecido desde o Plioceno superior ou Montehermosense da Argentina (*Nuhezia* Kraglievich, 1934), e *Tamandua* Frisch, também mono-específico – *T. tetradactyla* (Linnaeus), o tamanduá mirim ou tamanduá colete (Fig. 236).

Família Cyclopidae Hirschfeld, 1976. Esta família, que tem por tipo o gênero *Cyclopes* Gray, 1821, com uma espécie amazônica, *C. didactylus* (Linnaeus), o tamanduá anão, completamente arborícola, constitui linha filética colateral à dos grandes tamanduás, segundo demonstra a Paleontologia (Hirschfeld, 1976). O único outro componente desta linha filética é *Palaeomyrmedon* Rovereto, 1914, cuja espécie tipo é conhecida por um crânio quase completo, de uns dez centímetros de comprimento, procedente do Plioceno médio (Huayquerierise) argentino. Embora claramente afim com *Cyclopes*, este gênero extinto é preferentemente admitido como seu colateral, não ancestral direto, na mesma linha filética. Nele, como em *Cyclopes*, a parte mais posterior do palato não é ossificada ao longo da linha média, e, segundo parece, seu pterigóide não alojava expansão da cavidade timpânica, como também acontece neste.

Especializações fundamentais do crânio, relacionadas com o hábito de comer formigas e térmitas, eram já

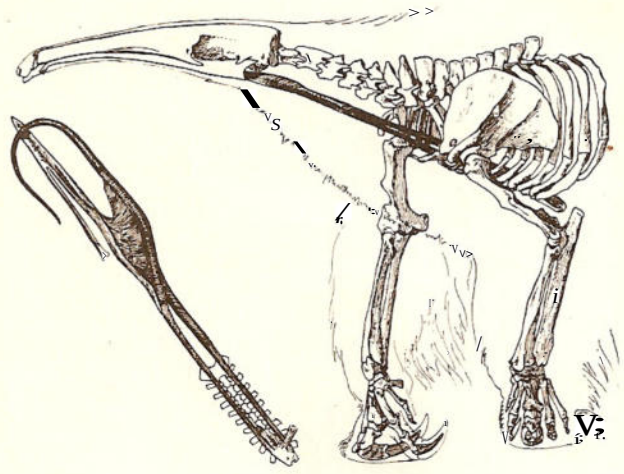


Fig. 236 – *Myrmecophaga tridactyla* (Linnaeus). Tamanduá bandeira. À esquerda: mandíbula e esterno com a longa língua protrátil e aparelho muscular glosso-esternal. À direita: parte anterior do esqueleto, mostrando a posição relativa do aparelho glosso-esternal (redesenhado de A.S. Hartig & Weber, segundo Brehms).

presentes em gêneros anteriores aos tempos do Mioceno. Evolução subsequente conduziu a adaptações secundárias, relacionadas a sistemas alimentares diferentes (Hirschfeld, 1976). Tais especializações refletem-se na estrutura craniana, em que *Tamandua* e *Myrmecophaga* se assemelham entre si e diferem nitidamente de *Cyclopes*. Neste, os pterigóides separados e a presença de apófise coronóide na mandíbula constituem características primitivas, mais especializadas que em *Cyclopes*. *Cyclopes* e *Palaeomyrmedon* têm a região rostral do crânio e mandíbula curta, ao contrário do que se vê em *Tamandua* e sobretudo em *Myrmecophaga*, provido de rostro alongado e afilado, mais ou menos tubuliforme, correspondente a uma língua também longa e fina, mais apropriada ao hábito de papa-formigas. O esqueleto pós-craniano dos três gêneros atuais apresenta características estruturais diferentes, segundo o gênero considerado, cada qual adaptado a um modo de vida particular. Sob este aspecto, *Cyclopes* diferencia-se mais de *Tamandua* e *Myrmecophaga* do que estes dois, entre si. Tais diferenças já estavam estabelecidas desde os tempos do Mioceno, pelo menos.

Infraordem CINGULATA Illiger, 1811. Desdentados couraçados, dotados de carapaça de placas ósseas, que lhes cobre o dorso e os flancos, assim como, em separado, o topo da cabeça e a cauda. A carapaça é, a seu turno, coberta por delgada lâmina córnea. Tatus e gliptodontes.

O sistema dentário tende a apresentar maior número de dentes que o dos desdentados pilosos, apresentando, no mínimo, 28 dentes (molares) simples, sem raízes,

hipsodontes. As vértebras tendem a soldar-se sob a carapaça. Algumas das cervicais fundem-se entre si, em todas as formas. Nas espécies atuais, a carapaça não se apresenta sob a forma de escudo rígido, como nos gliptodontes, mas é quase sempre frequentemente dividida em sólidas faixas transversais, anulares, que nas regiões escapular e pélvica são imobilizadas por sutura ou soldadura, sendo as medianas independentes e móveis, o que permite aos tatus enroscarem-se sobre si mesmos, tomando, em maior ou menor grau, a forma de bola. Pêlos são presentes entre as placas ósseas da carapaça.

Os tatus são os desdentados mais antigos que se conhece na América do Sul, onde são presentes desde os tempos do Eoceno superior (Casamaiorense), pelo menos. A hipótese de que tenham sido o ponto de partida dos demais xenartras é admissível.

Os gêneros do Eoceno sul-americano já eram especializados, pois já eram monofiodontes e desprovidos de dentes nas pré-maxilas.

Com exceção do singular *Peltephilus* Ameghino, gênero extinto, do Terciário médio da Patagônia, todos os outros gêneros de tatus conhecidos, atuais e fósseis, pertencem à família Dasypodidae.

Superfamília Dasypodoidea Simpson, 1931. Neste grupo classificam-se os tatus cuja carapaça é dividida em faixas transversais, anulares e móveis, de placas ósseas, ou composta, mais comumente, por faixas transversais, soldadas entre si e imóveis, nas regiões escapular e pélvica, mas provida de um número variável de faixas transversais, independentes ou móveis, na região média do corpo, de modo a permitir a estes animais embolar-se mais ou menos facilmente. O crânio é alongado, baixo, de rostro afilado. Os dentes são homodontes e hipsodontes, simples tubos de cimento, de forma cônico-prismática, sem esmalte e abertos na base, em número de 28 no mínimo. Apenas em *Dasypus* e *Propraopus* verificou-se a presença de dentição de leite, presumindo-se que todos os tatus possuam os dentes da primeira dentição em sua fase embrionária, dentes estes que são reabsorvidos antes de sua irrupção. As vértebras dorsais e lombares são livres. A língua é vermiforme e estênsil, como a dos tamanduás.

Os tatus alimentam-se de raízes, insetos, cadáveres ou vermes, répteis e outros pequenos animais. São geralmente fossadores. Distinguem-se dos gliptodontes principalmente pela mobilidade de sua carapaça óssea, pelo alongamento e pequena altura de seu crânio, pela delgadeza de sua mandíbula, pela maior simplicidade dos dentes e pela separação das vértebras dorsais e lombares. Além disso, seu tamanho geralmente é muito menor que o dos gliptodontes. São, segundo todas as aparências, originários da América do Sul, onde provavelmente efetuaram toda sua evolução.

O grupo certamente já era presente na fauna do Eoceno inferior (Casamaiorense), e mesmo na do Paleoceno superior (Riochiquense), quando era representado por formas primitivas, conhecidas apenas por placas isoladas de sua carapaça. Com exceção de *Utaetus*, todos os outros gêneros do Eoceno superior (Mustersense) também são conhecidos somente na base de placas do exoesqueleto, o que se pode dizer também de alguns gêneros oligocênicos. Os numerosos gêneros do Mioceno inferior (Santacruzense) são bem conhecidos, sendo alguns deles de características particularmente primitivas, como *Stegotherium*, de carapaça quase ou inteiramente composta por cintas móveis, e os Peltephilidae cujo crânio, curto e truncado, difere muito do crânio alongado e baixo dos tatus modernos. Outros gêneros da mesma época, como *Prozaèdyus*, por exemplo, já se distinguiam pela diferenciação dum escudo escapular, pelo menos.

Os tatus são distribuídos por duas famílias distintas: Dasypodidae e Peltephilidae.

Família Dasypodidae Bonaparte, 1838. Nesta família classificam-se todos os tatus modernos e a grande maioria dos tatus extintos, cuja carapaça óssea, dorsal, é formada por numerosas placas que se distribuem em faixas transversais. A carapaça, na grande maioria das formas conhecidas, divide-se em três partes: anterior, média e posterior. A parte anterior e a posterior são os escudos escapular e pélvico, resultantes da soldadura íntima das faixas transversais de placas ósseas, que os formam; a parte média é constituída por um número variável de faixas transversais, móveis. Segundo parece, a carapaça era composta, primitivamente, apenas por cintas móveis. Um escudete cefálico, formado por placas intimamente unidas entre si, cobre o topo da cabeça. A cauda, geralmente longa, é coberta, em sua maior porção distai, por diversas séries de placas menores que as da carapaça dorsal. A cabeça é de forma oblonga, com focinho um tanto longo e afilado, truncado obliquamente. A língua é achatada e um tanto estênsil. As placas córneas da cobertura da carapaça coincidem, geralmente, com as placás ósseas basais correspondentes, exceto nos Dasypodinae. Os membros locomotores são curtos e fortes, providos de dedos robustos e armados de fortes unhas curvas. O número de dedos é variável nos diversos grupos. A região inferior do corpo não é defendida por carapaça óssea, mas simplesmente coberta por pêlo duro e ralo.

Quatro subfamílias: Dasypodinae, Pampatheriinae, Stegotheriinae e Chlamyphorinae, a segunda e a terceira extintas, todas características do Cenozoico americano.

Subfamília Dasypodinae Gill, 1872. Nesta família são classificadas todas as formas atuais e a grande maioria das formas fósseis, cuja carapaça dorsal é formada por

numerosas placas que se distribuem em faixas transversais. A carapaça, primitivamente composta, ao que parece, apenas por cintas ou faixas móveis, é, na grande maioria das formas conhecidas, dividida em três partes: anterior, média e posterior. As partes anterior e posterior são os escudos escapular e pélvico, respectivamente, resultantes da íntima soldadura das faixas transversais das placas ósseas que os forniam; a parte média é constituída por um número variável de faixas transversais móveis. Um escudete cefálico, formado por placas intimamente unidas entre si, cobre o topo da cabeça. A cauda é geralmente longa e coberta, em sua maior porção distai, por diversas séries de placas menores que as da carapaça dorsal. A cabeça é de forma oblonga, com focinho um tanto longo e afilado, truncado obliquamente. A língua é achatada e um tanto estênsil. A carapaça óssea é coberta por uma película córnea cujas placas coincidem, em geral, com as placas ósseas basais. Os membros locomotores são curtos e fortes, providos de dedos robustos e armados de fortes unhas curvas. O número de dedos é variável nos diversos grupos. A região inferior do corpo não é defendida por carapaça óssea, mas simplesmente coberta de pêlo duro e ralo. Paleoceno ao Recente na América do Sul. Pleistoceno ao Recente, na América do Norte.

Tribo Utaetini Simpson, 1945. Um só gênero, *Utaetus* Ameghino, 1912, o melhor conhecido dos tatus do Paleoceno-Eoceno da América do Sul, onde é representado por diversas espécies, entre as quais destacamos *U. buccatus* Ameghino, do Casamaiorense (Eoceno inferior) da Patagônia. Apresenta já as características essenciais da família não só na carapaça, como no endoesqueleto, embora mescladas com aspectos primitivos. O crânio, conhecido por sua parte distai, é ligeiramente abaulado, sem qualquer declive rápido dos parietais para os frontais, sendo as fossas glenóides situadas um tanto mais para a frente que nos tatus posteriores e em nível com o basiesfenóide, isto é, bem mais baixo que nas últimas formas, pontos em que ele se assemelha ao crânio dos paleanodontes. A mandíbula, que também evoca a dos Palaeanodonta, pela forma de seu ramo montante, que difere muito do de qualquer outro tatu conhecido, não obstante, é de aspecto geral dasipodóide. Pouco se conhece da coluna vertebral. O atlas assemelha-se muito, salvo em pequenos detalhes, ao de *Dasypus*. O áxis ainda não era fundido com a terceira vértebra cervical, caráter primitivo para um tatu, pois a fusão entre as mesmas vértebras já é completa nas formas do Santacruzense. O pélvis já adquirira as características fundamentais dos Xenarthra, mas com pequena especialização, às vezes ausente. Quatro dentes superiores, associados com fragmentos de maxila, além de outros dentes superiores isolados, providos de esmalte, são conhecidos. Os dentes inferiores, todos semelhantes em número de dez em cada ramo mandibular, são pequenos, todos cilíndricos, simples em tipo, com a característica de serem ocos em sua porção basal. Uma pré-maxila, de procedência desconhecida, apresentarem um casquete de esmalte. A [illegible] dasipodóide, é fore. Um fragmento de sua [illegible] cefálica mostra que esta é formada por um mosaico irregular, simples, de placas [illegible] providas de diminutos orifícios (um tanto semelhante à textura com a casca de um ovo), sem folículos pilosos. O escudo escapular era ainda pouco [illegible], como acontece também com as formas posteriores do Santacruzense. O escudo pélvico possui [illegible]. As cintas móveis imbricavam-se [illegible]. As placas são espessas, de ornamentação [illegible] e bem marcada, com uma figura central [illegible] por figuras periféricas, pouco numerosas, com [illegible].

Tribo Euphractini Snfm. 1945. Carapaça de seis a onze cintas móveis. Cima [illegible], terminada em ponta ròmbica. Patas providas de cinco dedos assimétricos, sendo, nas anteriores, apenas o polegar desprovido de garra. Carapaça e região inferior do corpo providas de pêlos compridos, abundantes e cerdosos.

Gênero principal: *Eupkrasrus* Wazier, 1830, cuja espécie *E. sexcinctus* (Linnaeus) é freqüentemente atribuída ao gênero *Dasypus* (rara de seis cintas ou "tatu peludo", "tatu poyu", "QuirqumhoU "Encoberto"). Esta espécie é fóssil no Pampeano argentino, e possivelmente presente no Pleistoceno brasileiro (cavernas de ossadas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, onde Lund coletou restos) (Winge, 1915).

Chaetophractus Fitzinger, 1871, e *Zaëdyus* Ameghino, 1889, são os dois outros gêneros atuais desta tribo. *Chaetophractus villosus* (Desmarest) é representada por restos fósseis no Pampeano argentino. Lund menciona esta espécie recente, da Argentina, como fóssil no Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais, mas Winge (1915) não confirma a identificação feita por Lund.

Outros gêneros, todos extintos, são conhecidos no Oligoceno, Mioceno e Plioceno da Argentina.

Prozaedyus Ameghino, 1891, do Oligo-Mioceno (Deseadense até Friasense) da Argentina, é de pequeno tamanho, ∧ ele correspondendo espécies (*P. proximus* Ameghino e outras) intimamente afins com as do recente *Zaëdyus*, gênero este que deve ter derivado de alguma delas, a menor das quais (*P. exilis* Ameghino) era de tamanho muito inferior ao do atual *Zaëdyus pichyi*. Sob diversos aspectos, este é um dos gêneros de tatus mais arcaicos que se conhece, à parte *Utaetus*. Sua pré-maxila já é desdentada, sendo sua fórmula dentária de 7-8/10. (Figs. 237-5, 238-5 e 239-M).

Stenotatus Ameghino, 1891 (*S. karaikensis* Ameghino, etc.), também do Oligo-Mioceno (Deseadense ao

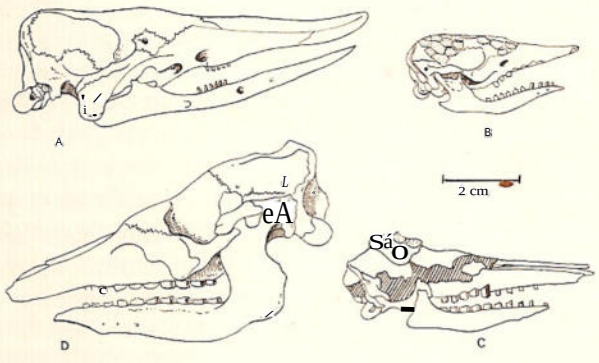


Fig. 237 – Crânios de tatus do Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia, vistos de perfil. *A, Stegotherium tesselatum* Ameghino. *B, Prozaèdius exilis* Ameghino. *C, Stenotatus patagonicus* (Ameghino). *D, Proeutatus lagena* Ameghino (segundo Scott).

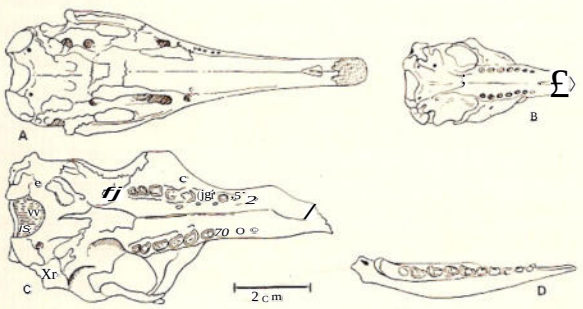


Fig. 238 – Crânios de tatus do Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia, vistos de baixo. *A, Stegotherium tesselatum* Ameghino. *B, Prozaèdius exilis* Ameghino. *C, Proeutatus lagena* Ameghino. *P*, mandíbula de *Proeutatus aenophorus* Ameghino, vista de cima (segundo Scott).

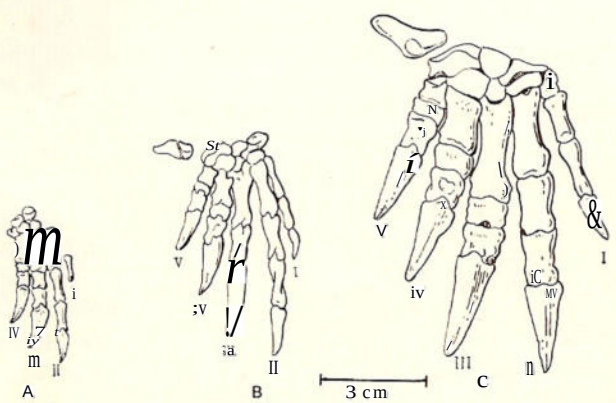


Fig. 239 – Esqueletos de mãos direitas de tatus do Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia. *A, Prozaèdius exilis* Ameghino. *B, Stenotatus patagonicus* (Ameghino). *C, Proeutatus robustus* Scott (segundo Scott).

Friasense) da Argentina, é um gênero paralelo a *Prozaêdyus*, de que, porém, se distingue nitidamente por diferenças que apresenta em todo o seu exo- e endoesqueleto. Os dentes são em número de 9/10, sendo a pré-maxila desdentada. O rostro é alongado e a extremidade anterior da mandíbula comprime-se em lâmina vertical. Os membros locomotores são mais especializados que os de *Prozaedyus* (Figs. 237-C e 239-*B*).

Proeuphractus Ameghino, 1886 (*P. limpidus* Ameghino, etc.), presente do Mioceno superior (Mesopotamiense) ao Plioceno superior (Chapadmalalense), na Argentina, constitui um ramo, talvez colateral ao do atual *Euphractus*. *Macroeuphractus* Ameghino, 1887. (*M. retusns* Ameghino), do Plioceno inferior, médio e superior, distingue-se de *Proeuphractus* principalmente por seu gigantismo (o crânio tem 27 cm de comprimento) e por outras diferenças, notadas em seu escudo escapular, na ornamentação das placas da carapaça, pelo crânio mais pesado e rostro mais afilado, etc.

Paleuphractus Kraglievich, 1934, que tem por tipo a espécie *P. argentinus* (Moreno & Mercerat), do Plioceno inferior da Argentina, é tido como ancestral do moderno *Euphractus*. Seu crânio é proporcionalmente mais largo e mais alto que os deste e de *Chaetophractus*., sendo coberto por um escudete de placas lisas, como o de *Euphractus* cujas placas dorsais da carapaça também se assemelham às do gênero em consideração. Seus dentes, ausentes na pré-maxila, também concordam, em aspecto e número (9/10), com os dos citados gêneros recentes.

Tribo Eutatini Simpson, 1945. Formas robustas, de regime alimentar provavelmente herbívoro. Dentes (geralmente, 9/10) de contorno oval ou piriforme. Ramo montante da mandíbula muito alto. Crânio largo, de rostro alongado e arcada zigomática com ligeira excrescência inferior. Pescoço curto, assim como o tronco que é maciço, com uma gibosidade dorsal. Cauda relativamente curta e grossa.

Esta tribo extinta tem em *Meteutatus* Ameghino, 1902, supostamente presente no Casamaiorense (*M. percarinatus* Ameghino) e certamente representado no Mustersense (*M. attonsus* Ameghino, etc.) e no Deseadense [*M. lagenaformis* (Ameghino)] da Patagônia, o seu mais antigo representante conhecido, sendo todas as espécies descritas fundadas sobre placas isoladas de carapaça.

A este segue-se *Proeutatus* Ameghino, 1891 [*P. oenophorus* (Ameghino), etc.], o mais abundante e variado dos gêneros do Santacruzense, conhecido a partir do Colhueuapiense. É uma forma evidentemente muito afim com *Eutatus*, do Pampeano, de que foi, muito provavelmente, ancestral, sendo de menor tamanho que este. O crânio tem a região frontal intumescida e expandida lateralmente, sendo seu rostro alongado e de bordos paralelos. Dentes: 9/10, o primeiro superior implantado

na pré-maxila. As placas da carapaça caracterizam-se principalmente pelo brusco alargamento distai de sua figura central, lembrando um garrafao (Figs. *231-D*, 238-Ce 239-O.

Doellotatus Bordas, 1932, do Plioceno argentino, tem por tipo a espécie *D. inomatus* (Rovereto), baseada num crânio cuja região frontal é menos inflada, com intumescimento prolongado mais posterior, cobrindo menos a órbita. Pode ser tido como o ancestral direto de *Eutatus* Gervais, 1867, do Pleistoceno (Pampeano) argentino, de maior tamanho, cujo crânio, em £ *punctatus* (Ameghino), de 26 cm de comprimento, tem o rostro progressivamente mais afilado para a extremidade anterior, e os dentes muito afastados da pré-maxila. Este último gênero é conhecido por seu esqueleto e carapaça completos, sendo a última composta por 33 cintas de placas dérmicas.

Tribo Priodontini Weber, 1928. Dois gêneros, ambos recentes: *Cabassous* McMurtrie, 1831, e *Priodontes* Cuvier, 1827. Em *Cabassous*, a carapaça é geralmente provida de onze cintas móveis, estreitas, o tamanho é grande, as patas apresentam cinco dedos assimétricos, armados com unhas largas e fortes. Em *Priodontes*, as cintas móveis da carapaça são dificilmente distinguíveis das cintas fixas, dos escudos escapular e pélvico, em virtude de serem, umas e outras, formadas por placas de forma quadrangular, semelhante, confundindo-se também no tamanho; os membros locomotores são fortes, cobertos de placas pequenas e consistentes, um pouco separadas entre si, e providos de cinco dedos, armados com fortes unhas, entre as quais as dos dedos III, IV e V são falciformes. A espécie única, *P. giganteus* (É. Géoffroy), contém os maiores tatus atuais, conhecidos sob os nomes vulgares de "tatu canastra", "tatu carreta", "tatu gigante" ou "tatu negro de los bosques", cujo comprimento, da ponta do focinho à raiz da cauda, chega a ser de um metro, tendo a cauda uns sessenta centímetros de comprimento (vide Zoologia).

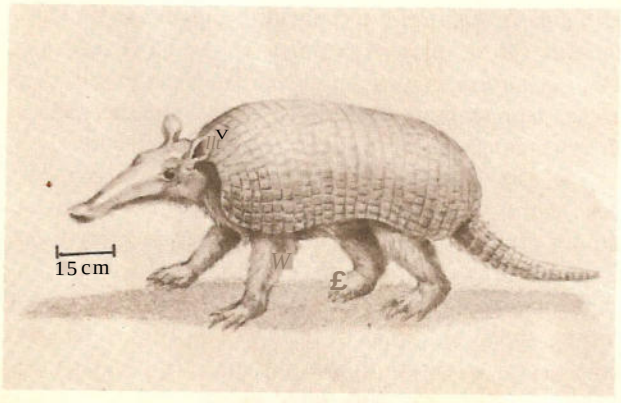


Fig. 240 – *Stegotherium tesselatum* Ameghino. Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia.

Segundo Lund e Winge, a espécie recente, *Cabassous unicinctus* (Linnaeus), é fóssil no Pleistoceno das cavernas calcáreas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, Brasil, e recente, na mesma região. Uma outra espécie, esta extinta, C. *squamicaudis* (Lund), seria também fóssil no Pleistoceno das mesmas cavernas. Ameghino (1907) atribuiu a *C. antiquus* (Lund) um úmero subfóssil, descoberto por Króne, numa caverna da região do vale do Iporanga, Estado de São Paulo, Brasil.

Priodontes ainda não foi citado como fóssil.

Segundo Hoffstetter (1958), o gênero *Vetelia* Ameghino, 1891, do Mioceno inferior (Santacruzense), baseado em placas isoladas, da carapaça, pertence também a esta tribo.

Tribo Tolypeutini Weber, 1925. Carapaça muito convexa, com duas ou três faixas móveis, intermediárias, compostas por placas retangulares pouco numerosas, cuja largura diminui progressivamente à medida que sua situação se aproxima das margens da carapaça. As placas das cintas móveis contrastam muito com as dos escudos; apenas as placas da última fila do escudo escapular se assemelham com as das faixas móveis. A cauda é curta, achatada, triangular, coberta por placas pequenas, tuberculadas e arrumadas em filas longitudinais. Os membros anteriores são tetradáctilos, com os dedos armados com fortes garras, das quais a do dedo III é a maior e muito curva; os membros posteriores são pentadáctilos, com os três dedos centrais mais desenvolvidos que os dois laterais, todos providos de unhas muito largas.

Apenas um gênero, *Tolypeutes* Illiger, 1811, recente, a que pertencem três espécies, vulgarmente conhecidas sob os nomes de "tatu bola", "tatu apara", "mataco", etc. *Tolypeutes mataco* Desmarest é a única das espécies atuais conhecida no estado fóssil, nos depósitos pampeanos (Pleistoceno) da Argentina.

Tribo Dasypodini Simpson, 1945. O gênero tipo desta subfamília e da família de que vimos tratando (Dasypodidae) é *Dasypus* Linnaeus, 1758, que, em senso estrito, entre todos os dasipodídeos, é o que tem a forma mais normal de mãos. É o único dos gêneros recentes provadamente difiodonte, sendo os dentes de leite providos de duas raízes. Os dentes definitivos são em número de 28 ou 32, subcilíndricos, sem raízes, abertos na base. Os dentes da primeira dentição são substituídos pelos definitivos quando o animal atinge seu completo desenvolvimento. Patas pentadáctilas, armadas com fortes garras, sendo o dedo V das mãos, rudimentar. Tamanho pequeno.

A espécie mais antiga que se liga a este gênero, é *D. neogaeus* Ameghino, do Mesopotamiense argentino. O gênero contém umas nove espécies vivas, cuja área de distribuição se estende desde o Texas até o sul da

América meridional. Lund coletou, em cavernas do vale do Rio das Velhas, Estado de Minas Gerais, Brasil, restos aparentemente fósseis ou subfósseis (Pleistoceno?) das espécies ***D. novemcinctus*** ("mulita grande") e ***D. hybridus*** ("mulita"), ambas recentes.

Um gênero muito afim com este, talvez seu sinônimo, ***Propraopus*** Ameghino, 1881, caracteriza o Pleistoceno americano, distinguindo-se principalmente por seu tamanho, maior que o de ***Dasypus***. Uma espécie de grande tamanho (***Pgrandis*** Ameghino) é da Formação Pampeana e do Pleistoceno de Tarija (Bolívia). Sua carapaça tem mais de 70 cm de comprimento. O comprimento total do animal deve ter sido de 1,20 m, aproximadamente. Dois grandes tatus fósseis do Brasil oriental, conhecidos por restos coletados por Lund no Pleistoceno de cavernas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, pertencem também a este gênero: ***P. punctatus*** (Lund) e ***P. sulcatus*** (Lund), o primeiro pouco menor que a espécie argentina, supracitada, a que o segundo equivalia, aproximadamente, em tamanho. Uma espécie do Pleistoceno do Equador, ***P. magnus*** (Wolf), assemelha-se muito a ***P. sulcatus***, assim como ***P. grandis***, de modo que, segundo Hoffstetter (1952), um melhor conhecimento destas três espécies talvez venha a indicar que se trate, de fato, de uma só, ***P. sulcatus*** (Lund). O gênero parece ter atingido a América do Norte, durante o Pleistoceno (Fig. 241).

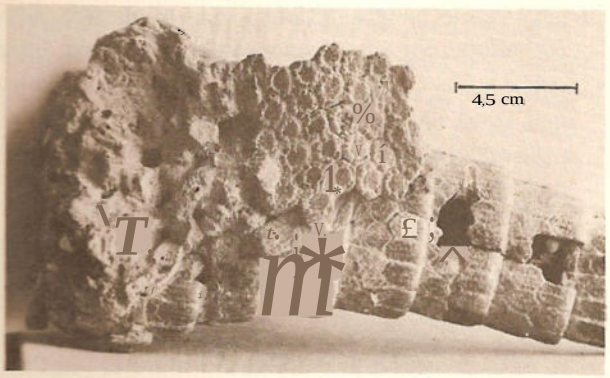


Fig. 241 – *Propraopus punctatus* (Lund). Parte anterior do invólucro caudal, com placas da região posterior da carapaça, deslocadas. Pleistoceno de Minas Gerais, Brasil. Museu da Universidade Zoológica de Copenhague.

Subfamília Stegotheriinae Trouessart, 1898. Inclui formas extintas, do Oligoceno e Mioceno inferior, sul-americanos. Placas de carapaça, isoladas, procedentes do Eoceno inferior (Casamaioriense) da Argentina, são conhecidas sob os nomes de ***Astegotherium*** Ameghino, 1902, ***Coelutaetus*** Ameghino, 1902, e ***Prostegotherium*** Ameghino, 1902, gêneros estes mal definidos, talvez um ou mais sinónimos. ***Pseudostegotherium*** Ameghino, 1902, e ***Stegotheriopsis*** Bordas, 1939, do Colhueuapiense, são muito afins entre si, sugerindo fortemente a forma típica, ***Stegotherium.***

O tipo do grupo é ***Stegotherium*** Ameghino, 1887, do Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia. A extrema redução de seus dentes (7-S/8-7), pequenos e cilíndricos, o incomum alongamento de seu rostro, o alongamento e a fragilidade da mandíbula, superficialmente semelhante à dos tamanduás, são especializações sem paralelo entre os tatus vivos, indicando adaptação a um regime estritamente insectívoro. A carapaça, em geral, e a forma e ornamentação de suas placas são também peculiares. O crânio e o esqueleto, pelo contrário, são indiscutivelmente semelhantes aos de ***Dasypus***. Scott (1903) afirma ser ***Stegotherium***, evidentemente, um ramo colateral, pré-miocênico, do mesmo tronco que terminou em ***Dasypus***. A carapaça de ***Stegotherium*** difere nitidamente da de qualquer outro dasipodídeo santacruzense; era desprovida de escudo escapular, constituído por cintas móveis, sendo o escudo pélvico talvez presente. Compreende, pelo menos, 20 cintas móveis. A aparência das placas sugere que o animal (***S. tesselatum*** Ameghino) foi coberto por densa pelagem (Figs. ***231-A***, ***233-A*** e 240).

Subfamília Pampatheriinae Paula Couto, 1958. A esta subfamília extinta pertencem diversos gêneros extintos, do Eoceno, Mioceno superior, Plioceno e Pleistoceno da América do Sul e do Pleistoceno da América do Norte. São, em geral, de grande tamanho, às vezes gigantes, de regime herbívoro. Dentes: 9/9, o primeiro ou os dois primeiros dos superiores, na maioria dos gêneros, implantados na pré-maxila, ao que corresponde um maior alongamento posterior da mesma. Os dentes anteriores são de contorno oval ou elíptico, sendo os outros bilobulados, desgastados horizontalmente. O crânio tem o rostro afilado; a arcada zigomática é forte, com saliência suborbitária; os pterigóides desenvolvem-se em lâminas verticais. A mandíbula é forte, alta, com longo processo coronóide, amplo ramo ascendente e largo processo angular. A carapaça é do tipo comum, formada, na região média, por três cintas móveis, no mínimo, compostas por grandes placas alongadas, quadrangulares, de face externa rugosa e ornada com fossetas, e nas regiões escapular e pélvica, por escudos rígidos, cujas placas são penta- ou hexagonais. A armadura caudal é formada por placas arredondadas, alongadas, intimamente articuladas e fortemente sulcadas. O esqueleto pós-craniano é também pesado, com anquiloses vertebrais e membros locomotores adaptados ao suporte da pesada carapaça. As garras da mão são obtusas, deprimidas dorso-ventralmente e moderadamente alongadas, tomando as dos pés, cujas falanges são curtas, a forma de cascos.

O gênero mais antigo, que se filia indubitavelmente a esta subfamília, é ***Kraglievichia*** Castellanos, 1927, do

Mioceno superior (Mesopdtamiense), cujo crânio tem 18 cm de comprimento, sendo os dentes anteriores, tanto na maxila, como na mandíbula, de contorno ovalado. As placas de sua carapaça apresentam a parte média longitudinalmente elevada, sendo a periferia deprimida.

· *Vassalia* Castellanos, 1927, do Plioceno inferior (Huaiqueriense), segue-se, na linha de antiguidade. A menor de suas espécies, de tamanho inferior ao do tipo de *Kraglievichia*, é dotada de dentes mais simples, diferençando-se suas placas dérmicas, na ornamentação externa, em que a figura principal forma ampla zona central, um tanto elevada.

Plaina Castellanos, 1927, é um gênero ainda mal definido, com uma espécie — *P. intermédia* (Ameghino) — baseada em placas de carapaças, do Plioceno médio (Montehermosense) e superior (Chapadmalalense) da Argentina.

O gênero melhor conhecido é *Pampatherium* Ameghino, 1875, cuja espécie tipo, *P. humboldti* (Lund), é do Pleistoceno do Brasil (Figs. 242, 247 e 253, onde restos seus já foram encontrados na região do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, e em Estados nordestinos (Ceará e Paraíba), a ela talvez se ligando também restos fósseis, escassos, procedentes do Pleistoceno de Tarija, Bolívia. *P. validus* Ameghino é do Pampeano argentino e do Pleistoceno do Brasil meridional, provavelmente (Rio Grande do Sul). As espécies citadas eram gigantes, em comparação com os maiores tatus modernos (*Priodontes*), o que acontece também com as espécies do gênero *Holmesina* Simpson, 1930, a saber, *H. occidentalis* (Hoffstetter), do Pleistoceno do Equador, e *H. septentrionalis* Simpson, do Pleistoceno do Texas, Oklahoma e Flórida, nos Estados Unidos, e do México. Este último gênero parece dinstinguir-se, de fato, de *Pampatherium*, por características cranianas, dentárias e exoesqueletais, pelo menos, aparentemente mais primitivas, que James (1957), com base num espécime quase completo, não considera, porém, como suficientemente significativas, para dinstingui-lo de *Pampatherium* (Figs. 242, 243, 244 e 250).

Caso a separação genérica entre as formas que vimos de considerar seja válida, é lógico que os dois gêneros em apreço só poderão ser considerados como colaterais entre si, derivados de pampatérios do Mio-Plioceno sul-americano e evoluídos paralelamente (Hoffstetter, 1953).

Um outro gênero, freqüentemente classificado nesta subfamília, *Machlydotherium* Ameghino, 1902, Casamaiorense e Mustersense da Patagonia, cuja espécie tipo (*M. asperum* Ameghino, do Mustersense) é relativamente bem conhecida e de grande interesse, apresenta características que, seguno Hoffstetter (1958), não permitem considerá-lo como ancestral dos pampatérios, mas que, talvez indiquem sua pertinência aos Orophodontoidea, já considerados. Todas as espécies descritas são conhecidas apenas por placas da carapaça, sendo que, da espécie tipo, se possui também um dente bilobulado, um tanto semelhante aos dos pampatérios. As placas, grandes e irregularmente poligonais, assemelham-se, de fato, às de *Eucinepeltus*, por sua ornamentação quase nula, e por

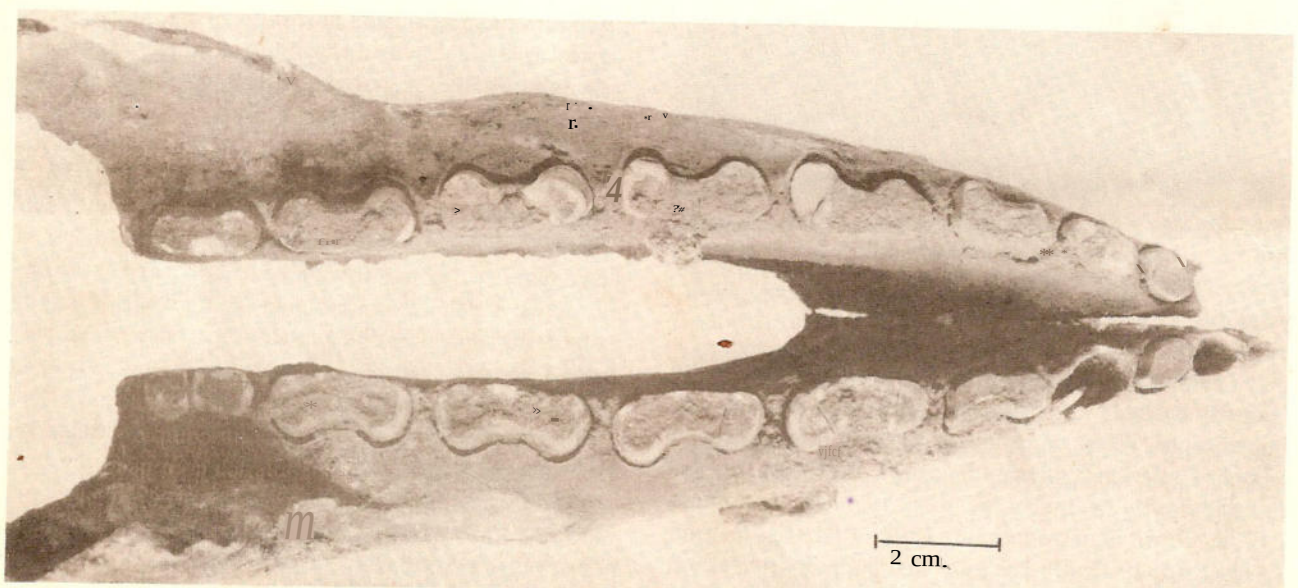


Fig. 242 — *Pampatherium humboldti* (Lund), do Pleistoceno de Minas Gerais, Brasil. Mandíbula, vista de cima, com quase todos os seus dentes (de Winge).

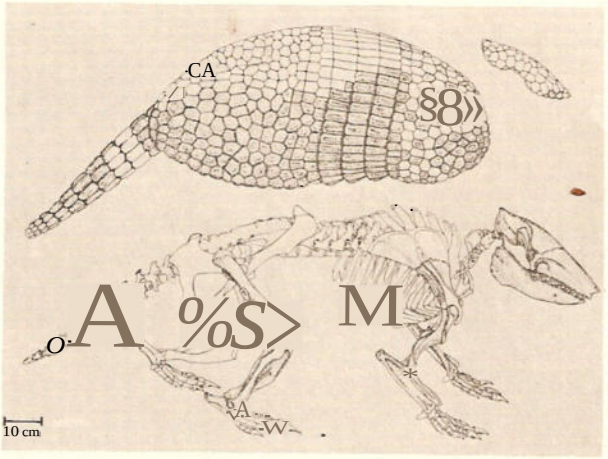


Fig. 243 – *Holmesina septentrionalis* Simpson, do Pleisíoceno do Texas, Oklahoma e Flórida, Estados Unidos. Exoesqueleto, restaurado, em parte (em cima) e endoesqueleto, idem (embaixo) (de G.T.James).

serem pontilhados por diminutos orifícios; as dos escudos fixos apresentam um esboço de figuras ornamentais, secundárias, e alguns folículos periféricos, e as das cintas móveis têm a superfície de imbricação rugosa, mal diferenciada. É um gênero raro.

Subfamília Chlamyphorinae Yepes, 1928. Dois gêneros recentes, *Calyphractus* Fitzinger, 1871, e *Chlamyphorus* Harlan, 1825, o último conhecido desde o Pleistoceno, na Argentina. São diminutos tatus que diferem muito, estruturalmente, dos demais gêneros conhecidos, principalmente pela modificação peculiar de sua carapaça, composta por escudete cefálico, escudo dorsal contínuo, sem interposição de faixas móveis, e escudo anal, vertical, soldado à cintura pélvica. São os vulgares "pichiciego" maior e menor, respectivamente, ambos da fauna argentina moderna.

Família Peltephilidae Ameghino, 1894. Esta família, de características muito peculiares e, mesmo, aberrantes, é conhecida desde o Oligoceno inferior (Deseadense), tendo se extinguido, segundo parece, nos tempos do Mioceno. A forma típica, e também a melhor conhecida, é *Peltephilus* Ameghino, 1887, cujos restos procedem das formações de Deseado e, principalmente, de Santa Cruz, na Patagônia. Suas características aberrantes dão-lhe o aspecto de isolamento, no tempo e no espaço, constituindo um ramo peculiar do grupo dasipodóide, de relativamente curta duração, hábitos talvez carnívoros ou necrófagos.

Sua mais notável característica reside, segundo Scott (1937), no casquete craniano, completamente diferente do de qualquer outro tatu conhecido. Constitui-se de 19 ou 21 placas grandes e pesadas, arranjadas de forma definida, muito rugosas e ornamentadas perifericamente, com fracos canaletes. Tais placas diferenciam-se num par de cornos pré-orbitários, sendo de se supor que outro par de cornos, menor, se localizasse mais à frente, sobre os nasais, dada a espessura destes. O crânio, muito diferente do dos demais tatus, é largo e pesado, com rostro curto e alargado e abóbada craniana abaulada, alongada e espaçosa, provida de crista sagital, sendo os côndilos ocipitais situados abaixo do nível alveolar. O palato é lateralmente mais amplo em sua região média, de modo que as séries dentárias superiores formam um arco alongado, muito notável. A mandíbula, também de aspecto peculiar, com os ramos coossificados, na sínfise, arqueados como os de uma tartaruga, é pouco alta, inclusive no ramo montante, com fossa massetérica bem definida e região angular saliente para trás e para baixo. As vértebras, de um modo geral, pouco diferem das dos outros tatus, sendo, porém, as caudais incomumente numerosas e fortes. Os ossos dos membros locomotores, embora com detalhes particulares, são tipicamente dasipodóides. A dentição é, igualmente, muito peculiar, diferindo nitidamente do que se conhece nos demais dasipodóides. Os dentes (7/7) formam série arqueada, contínua, encontrando-se os de um lado com os do outro, de modo a apresentar, em conjunto, o aspecto de um *U;* são transversalmente subtriangulares, com desgaste oblíquo, de fora para dentro nos superiores, e vice-versa nos inferiores.

No Oligoceno superior (Colhueuapiense), *Parapeltocoelus* Bordas, 1938, de crânio achatado e largo, com pequena constrição pré-orbitária, séries dentárias menos arqueadas que em *Peltephilus* e dentes mais fortes, e *Peltocoelus* Ameghino, 1902, assinalado no Santacruzense, provido de placas dérmicas mais lisas, foram contemporâneos de *Peltephilus. Anantiosodon* Ameghino, 1891, representado por um ramo mandibular esquerdo, muito arqueado, incompleto, delgado e de bordo inferior dobrado para dentro em toda sua extensão, provido de quatro dentes comprimidos e ocupantes dum espaço de 18 mm. É do Mioceno inferior (Santacruzense). *Epipeltephilus* Ameghino, 1904, encerra a série de gêneros conhecidos. É uma forma possante, de idade geológica um tanto imprecisa entre o Mioceno médio (Friasense) e superior (Mesopotamiense). Seu crânio, baixo e largo, de crista sagital apagada, tem 22 cm de comprimento, com dentes transversalmente elípticos.

Superfamília GLYPTODONTOIDEA Simpson, 1931. Os gliptodontes, em geral, apresentam complexo exoesqueleto, representado por forte carapaça dorsal, muito espessa e formada pela reunião de placas ósseas, tetra-, penta- ou hexagonais, às vezes, de uma polegada de espessura, solidamente reunidas entre si por sutura. Tais placas são de grande tamanho e apresentam, em sua face externa, ornamentos esculturados em relevo ou tu-

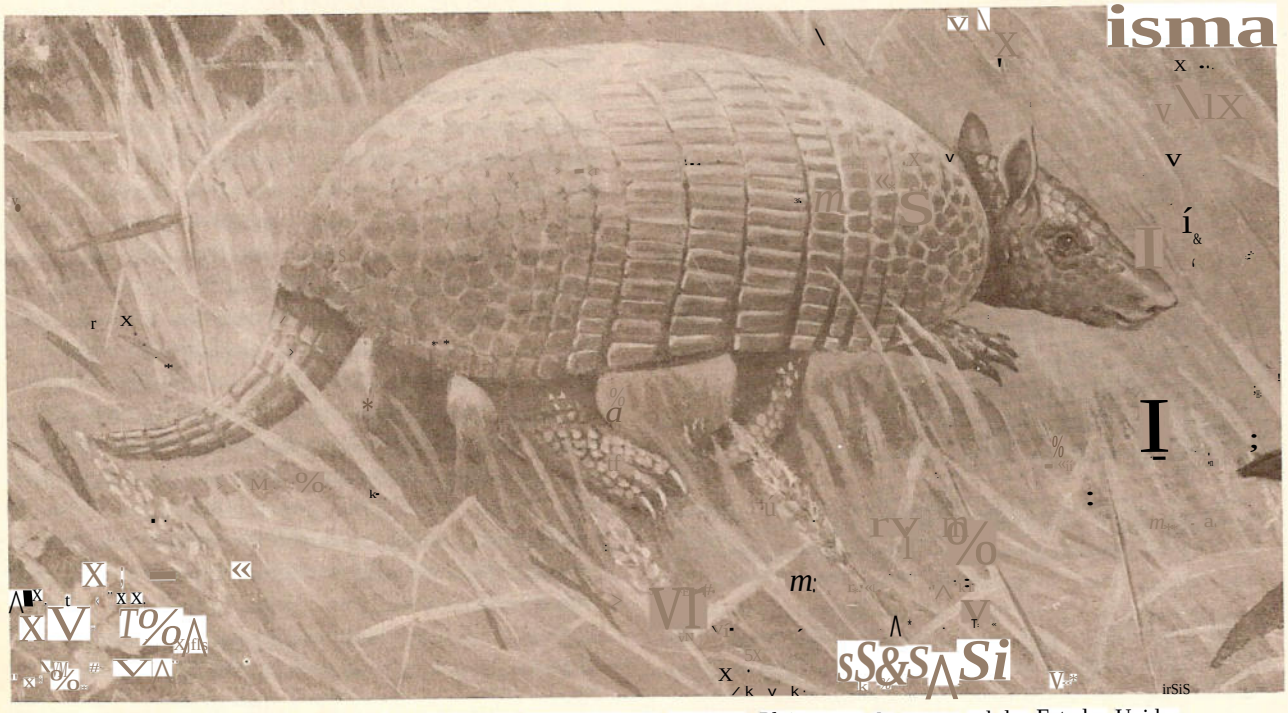


Fig. 244 – Pampatério da espécie *Holmesina septentrionalis* Simpson, Pleistoceno do centro-sul dos Estados Unidos (Texas, Oklahoma e Flórida, pelo menos). Os pampatérios, comuns no Pleistoceno norte e sul-americano, foram os maiores tatus conhecidos, bem maiores que o moderno "tatu carreta", "tatu canastra" ou "tatu gigante" – *Priodontes giganteus* (E. Geofrroy), o gigante do grupo na fauna sul-americana de hoje.

bérculos, tanto esparsos, como dispostos regularmente, em roseta, ou têm a face externa, mais raramente, lisa ou escavada por fossetas. Tal ornamentação varia muito de um gênero para outro e de uma para outra espécie, razão por que é utilizada, frequentemente, na sistemática. Nos indivíduos velhos, as placas da carapaça soldam-se, às vezes, entre si, formando uma carapaça perfeitamente inteiriça. As placas apresentam, por vezes, nos lados, fendas paralelas que, segundo Zittel (1893), provavelmente indicam um vestígio de anéis ou cintas móveis, como os da carapaça dos tatus. Tais placas eram distribuídas em filas transversais, formando o conjunto, freqüentemente um mosaico irregular. As marginais diferem das outras, na forma e ornamentação; em geral, são acuminadas. Os gliptodontes eram, como os tatus, desprovidos de plastrão ventral. Sua cabeça e sua cauda eram também protegidas por carapaça óssea, epidérmica. As placas que constituem o escudete supracraniano eram muito menores que as da carapaça dorsal; eram rugosas e estendiam-se até a região nasal. A cauda, geralmente longa, mas de comprimento que variava de um gênero para outro, era coberta, em sua parte posterior, por sólido envoltório exoesquelético, subcilíndrico, às vezes em forma de clava, composto por placas ósseas, soldadas solidamente entre si; na base, alojava-se num estojo, composto por nove ou dez anéis móveis, transversais, à sua vez formados por duas ou três séries de pequenas placas, mais ou menos lisas ou providas de tubérculos cuja forma e aspecto variam com as espécies. Em *Glyptodon*, a cauda era protegida, de extremo a extremo, por uma série de anéis móveis, de diâmetro decrescente, imbricados entre si. A carapaça dorsal era soldada à coluna vertebral. Adaptando-se ao suporte de tão pesada armadura, o endoesqueleto apresenta modificações notáveis, principalmente em sua coluna vertebral, com soldadura de diversas vértebras, formando a coluna vertebral quase que um só tubo não flexível. O crânio, de forma muito peculiar, é globuloso, pequeno, muito alto, comprimido, truncado anteriormente. A mandíbula, também de forma singular, apresenta desenvolvimento descomunal. O conjunto crânio-mandíbula é de aspecto verdadeiramente surpreendente, bem diverso do que se observa na cabeça dos tatus. Os dentes são em número de 32 e constituem séries contínuas; são prismáticos, de estrutura mais complicada que os dos tatus e algo parecidos com os de alguns roedores. Os membros locomotores são maciços e curtos, em forma de pilares, terminados por garras semelhantes a cascos e lembrando um tanto os dos elefantes; os anteriores são pouco mais curtos e menos pesados que os posteriores. O número de dedos é variável.

Estes desdentados, cujos restos abundam na América do Sul (Terciário e Pleistoceno), presentes também no México e sul dos Estados Unidos (Pleistoceno), são ricos em gêneros e espécies, variando seu tamanho entre o dos tatus recentes e o dos grandes rinocerontes. Pertencem a

uma só família (Glyptodontidae) e repartem-se, segundo a natureza da carapaça, a forma do envólucro caudal e outros caracteres secundários, por quatro subfamílias. O notável invólucro caudal, que difere muito, em aparência e estrutura, de um grupo para outro, e que é, comumente, tomado como base principal de distinção genérica, não tem, porém, tanta expressão sistemática quanto a de algumas outras partes do esqueleto.

Os gliptodontes, em geral, abundam, sobretudo, no Pampeano e no Pleistoceno sul-americanos, sendo representados, nos depósitos pleistocênicos do Brasil, por diversos gêneros e espécies. Eram herbívoros e nutriam-se de gramíneas e folhas de árvores, como os ungulados. Sua extinção data do fim do Pleistoceno, quando em nosso hemisfério, extinguiu-se a maioria dos mamíferos seus contemporâneos.

Estes desdentados, muito antigos, derivaram, indubitavelmente, de formas primitivas, do Terciário sul-americano. Apareceram primeiramente no Eoceno, sendo bem representados no Mioceno sul-americano (Santacruzense — Patagônia). Estes gliptodontes mais antigos (*Glyptatelus, Propalaeohoplophorus)*, precursores, eram de pequeno tamanho em comparação com os membros mais recentes do grupo, mas sobrepujavam, em tamanho, a maioria dos tatus de hoje. Eram primitivos, em relação aos gliptodontes do Pampeano e Pleistoceno, em geral, e apresentavam certas semelhanças com os tatus, como o crânio relativamente alongado, mais normal que o dos últimos gliptodontes. As placas de sua carapaça apresentam ornamentação parecida com a das placas destes; mas a combinação da maioria das anteriores em maior ou menor número de filas transversais de placas imbricadas, comparáveis às placas das faixas móveis dos tatus, denota, talvez, sua posição intermediária entre os tatus, de carapaça móvel, e os gliptodontes, de carapaça rígida.

Segundo Scott, o número de filas transversais, móveis, nesses primitivos desdentados couraçados, não é sempre idêntico, de um lado para o outro, num mesmo indivíduo. Estavam, provavelmente, em vias de desaparecer, para dar à carapaça, sua completa rigidez típica.

As formas do Santacruzense (Mioceno inferior) aproximam-se muito mais dos tatus que dos gliptodontes plio-pleistocênicos, como elos, que foram, da cadeia que ligou os Glyptodontoidea aos Dasypodoidea, segundo Scott (1937), de cuja origem comum, provavelmente dasipodóide, há fortes evidências.

O grande tamanho e a estrutura gliptodontóide mais característica foram atingidos no Plioceno.

Família Glyptodontidae Burmeister, 1879. Esta família abarca todos os gliptodontes conhecidos, distribuídos por quatro subfamílias, próprias do continente americano. Na América do Sul, sua distribuição geológica conhecida estende-se do Eoceno superior ao Pleistoceno; na América do Norte, do Plioceno superior ao Pleistoceno.

Subfamília Propalaeohoplophorinae Castellanos, 1932. Os gêneros classificados neste grupo, todos de pequeno tamanho, alguns mesmo, muito pequenos, são os mais antigos representantes conhecidos dos gliptodontóides. Sua carapaça, ligeiramente flexível, é composta por faixas transversais, duas ou três das quais se sobrepõem, nas margens da carapaça, cujas placas, ornamentadas por sulcos rasos ou por espinhos cónicos e rugosos, são delgadas e raramente coossificadas. O invólucro caudal, de aspecto uniforme, consiste duma região anterior, de cinco anéis móveis no mínimo, imbricados, cada qual formado por duas filas de placas, e de uma região posterior, rígida, em que os anéis transversais são menos distintamente perceptíveis e firmemente encaixados entre si, assemelhando-se, às vezes, à região homóloga dos tatus. O escudete cefálico, muito variável, é composto por placas separadas ou é excepcionalmente inteiriço.

O crânio é alongado, estreito e baixo, com rostro relativamente longo, ocipital alto e mais vertical que o dos gliptodontes posteriores, com os côndilos menos elevados, em relação ao nível dentário; o processo inferior da arcada zigomática é muito menos alongado e as órbitas abrem-se francamente para as fossas temporais. A mandíbula não é tão alta, inclusive em seu ramo ascendente, com sínfise mais curta que nos demais gliptodontes (Figs. *245-B* e).

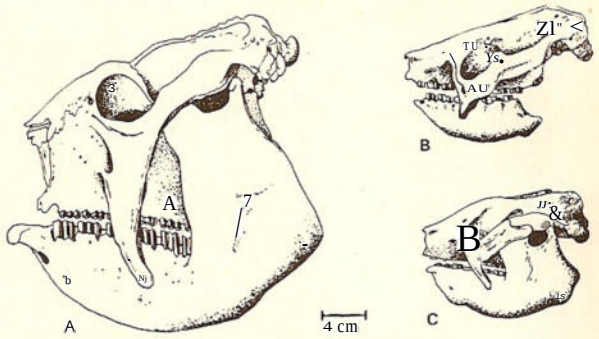


Fig. 245 — Crânios de gliptodontes, vistos de perfil (com a mandíbula). *A, Glyptodon asper* (segundo Burmeister). *B, Propalaeohoplophorus australis* (Moreno). *C, Eucinepeltus complicatus* Brovvn (mandíbula de *E. petestatus* Ameghino). (*A*, Pleistoceno; *B* e C, Mioceno inferior da Argentina) (segundo Scott).

A coluna vertebral é fracionada em maior número de partes separadas, com o atlas, a sexta vértebra cervical e algumas das dorsais livres, assim como as vértebras caudais.

Os ossos dos membros locomotores são mais delgados e mais semelhantes aos dos tatus, apresentando, porém, as patas, maior semelhança com as dos gliptodontes pampeanos, embora relativamente mais estreitas.

Os dentes, tipicamente gliptodontóides, são de fuste menos elevado, sendo os dois anteriores, em cada maxila e em cada ramo mandibular, menores que os posteriores e com os dois seguintes mais simples que nas formas pleistocênicas. *Propalaeohoplophorus* conserva, como reminiscência ancestral, dois incisiviformes superiores, não funcionais.

O gênero mais antigo é *Glyptatelus* Ameghino, 1897 (*G. tatusinus* Ameghino, etc.), do Eoceno superior (Mustersense) e Oligoceno, conhecido principalmente por placas de carapaça e por seus dentes, sendo as placas de contorno quadrangular e unidas por suturas, cada qual ornada por uma figura circular, posterior, precedida e ladeada por figuras periféricas, menores, às vezes rudimentares ou faltantes no que respeita às laterais, lembrando, até certo ponto, as placas do escudo pélvico de *Dasypus*. Os dentes são tipicamente gliptodontóides, com detalhes estruturais próprios.

Propalaeohoplophorus Ameghino, 1887, cuja representação se estende do Oligoceno superior ao Mioceno médio, é o gênero melhor conhecido, dele se possuindo o esqueleto e a carapaça, quase completos. Sua carapaça, curva e abaulada, é constituída por 19 a 20 faixas transversais, na linha média, bifurcadas lateralmente, num total de 27. Em suas placas, uma figura central, maior, plana ou ligeiramente abaulada, é circundada por um certo número de figuras periféricas, separadas entre si e da figura central por sulcos rasos, em que desembocam folículos pilosos, pequenos. O gênero é sobretudo abundante no Santacruzense, representado por diversas espécies, entre as quais *P. ausiralis* (Moreno) e *P. minor* Ameghino (Figs. 245-5, 246-5, 247, 248).

Mais quatro gêneros, todos do Santacruzense, Patagônia, são conhecidos: *Cochlops* Ameghino, 1889, *Asterostema* Ameghino, 1889, *Eucinepeltus* Ameghino, 1891, e *Metopotoxus* Ameghino, 1898.

Em *Cochlops* (*C. muricatus* Ameghino), o crânio tem 16 cm de comprimento, sendo as placas da carapaça penta- ou hexagonais, com ornamentação em roseta, semelhante à de *Glyptodon*, mas com figura central, particularmente na região pélvica, provida dum tubérculo cónico, também presente, embora de tamanho menor, nas figuras periféricas.

Asterostema, gênero de validade um tanto incerta, funda-se em porção facial dum crânio e em placas de carapaça, semelhantes às de *Propalaeohoplophorus*, mas com figura central plana ou, mesmo, ligeiramente côncava. Scott (1903) atribuiu também a ele a parte anterior dum invólucro caudal, cujos anéis posteriores, rígidos, são compostos apenas por uma faixa de placas, ligeiramente imbricadas, de aparência mais dasipodóide que gliptodontóide. A cauda é delgada em sua parte posterior, afilando-se em ponta, e é a menos especializada que se conhece, entre os gliptodontes. No crânio, os nasais

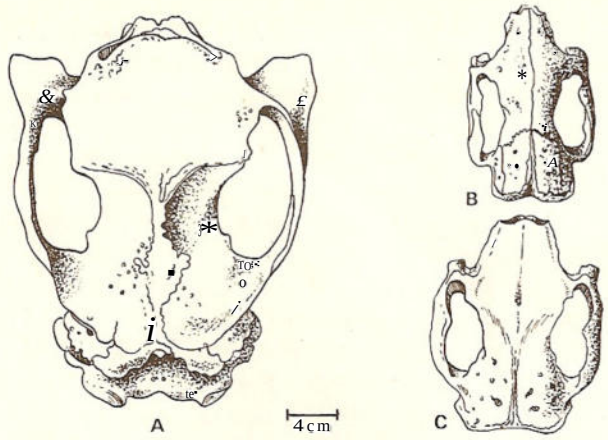


Fig. 246 – Crânios de gliptodontes, vistos de cima. *A*, *Glyptodon asper* (segundo Burmeister). *B*, *Propalaeohoplophorus australis* (Moreno). C, *Eucinepeltus complicatus* Brown. (*A*, Pleistoceno; *B* e *C*, Mioceno inferior da Argentina) (segundo Scott).

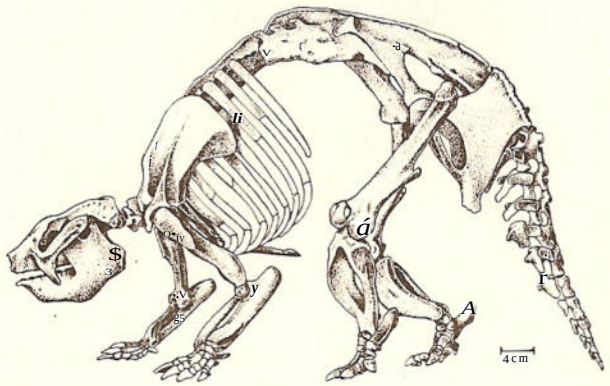


Fig. 247 – *Propalaeohoplophorus australis* (Moreno). Esqueleto restaurado (redesenhado de Scott).

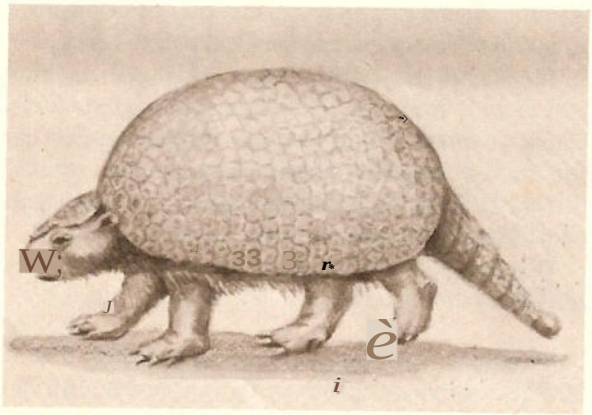


Fig. 248 – *Propalaeohoplophorus australis* (Moreno). Pequeno gliptodonte do Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia.

são mais estreitos e mais pontudos anteriormente, com maior extensão anterior aos ossos maxilares que em *Propalaeohoplophorus*, sendo a região facial, em seu conjunto, muito caracteristicamente diferente do rostro dos outros gêneros seus contemporâneos. Dos oito dentes superiores, de forma peculiar, o M^5 apresenta indício da subdivisão do lóbulo póstero-externo em dois pilares, não observável nos dentes seguintes, peculiaridade esta ausente nos gêneros seus contemporâneos, mas significativamente presente nos posteriores representantes da subordem. Este fato, aliado à falta de especialização maior do invólucro caudal, fazem de *Asterostema* um dos mais prováveis ancestrais de vários gêneros pampeanos. Duas espécies: *A. depressa* Ameghino, da Patagônia, e *A. venezolensis* Simpson, da Venezuela.

Eucinepeltus (*E. petestatus* Ameghino, etc.), o maior dos gliptodontes santacruzenses, caracteriza-se principalmente por seu escudete cefálico, muito peculiar, constituído por 11 a 15 placas, soldadas numa só peça, as quais apresentam uma convexidade central, às vezes perfurada, com suturas salientes. O crânio é deprimido e muito largo, com rostro relativamente longo. A mandíbula difere notavelmente da de *Propalaeohoplophorus* (Figs. 245-Ce 246-C).

Metopotoxus, embora muito imperfeitamente conhecido, é claramente distinto. Caracteriza-se, principalmente, pelo grande encurtamento de seu rostro, com sua superfície dorsal muito inclinada para baixo e para a frente, sugerindo a condição observável no rostro de *Panochthus*, de cuja linha ancestral este gênero miocênico talvez tenha participado.

Subfamília Hoplophorinae Weber, 1925. Grupo muito rico em formas que se distribuem do Mioceno médio ao Pleistoceno e que conservam aspectos mais primitivos, mais aproximados das formas ancestrais, do Santacruzense (Propalaeohoplophorinae), de que se distinguem, de um modo geral, por especialização mais avançada de seu esqueleto, em que o dedo I da mão e pé é ausente, e de seu sistema dentário.

Apoiado sobretudo na morfologia da carapaça e do tubo caudal, Hoffstetter (1958) distribuiu, a título provisório, os numerosos gêneros desta subfamília por sete tribos, a saber:

Tribo Palaeohoplophorini. O gênero mais antigo, *Palaeohoplophorus* Ameghino, 1883, do Mioceno médio (Friasense?) e superior (Mesopotamiense) da Argentina (*P. scalabrini* Ameghino), tem as placas da carapaça e dos méis móveis da cauda, ornadas com uma figura central, medianamente desenvolvida, deprimida, circundada por figuras periféricas, em forma de tubérculos rugosos, separadas entre si e da figura central por sulcos mal definidos, em que desembocam grandes orifícios. O tubo caudal, quase reto, cilíndrico, é constituído por placas contíguas, de aspecto mais ou menos uniforme, inclusive as terminais e laterais, abauladas, limitadas entre si por profundos sulcos, providos de conspícuos orifícios.

No Mioceno superior, outro gênero, *Protoglyptodon* Ameghino, 1885 (*P. primiformis* Ameghino) se distingue por suas placas, de ornamentação mais irregular. A figura central, igual à que se vê em *Glyptodon*, é delimitada por sulcos de largura e profundidade irregulares e circundada por figuras periféricas de tamanho e forma desiguais, separadas entre si por sulcos também irregulares, em que se vêem orifícios profundos e de diâmetro relativamente considerável. No tubo caudal, a figura central, também envolvida por um sulco, em que se abrem grossos orifícios, é circundada por figuras periféricas, de ornamentação confusa.

Aspidocalyptus Cabrera, 1939 (*A. castroi* Cabrera), do Plioceno de Adolfo Alsina, província de Buenos Aires, Argentina, assemelha-se a *Palaeohoplophorus*, na ornamentação de sua carapaça, e a *Protoglyptodon*, na de seu tubo caudal, em que os espaços entre as respectivas figuras são muito mais amplos que no primeiro citado. Sua mandíbula é de ramo horizontal baixo e se assemelha, em geral, à *de Neosclerocalyptus*, sendo, porém, seu ramo ascendente relativamente mais amplo.

Outros gêneros, pouco conhecidos, baseados em placas isoladas, do Mesopotamiense argentino, pertencem também, provavelmente, a esta tribo.

Tribo Plohophorini. Esta tribo distingue-se da dos Hoplophorini pela multiplicação das figuras periféricas de suas placas dérmicas, sugerindo a ornamentação das placas da carapaça dos Panochtini. Seu tubo caudal é desprovido das grandes verrugas laterais, notadas no destes últimos citados.

Parahoplophorus Castellanos, 1931, do Mesopotamiense do Paraná, província de Entre Rios, Argentina, aparece como o gênero mais primitivo do grupo. As placas de sua carapaça têm a figura central envolvida por, no mínimo, 12 a 14 figuras periféricas. A espécie tipo é *P. paranensis* (Ameghino) cujas placas dérmicas apresentam escultura que lembra a de *Plohophorus*.

Plohophorus Ameghino, 1887. As espécies deste gênero são quase todas conhecidas por seus tubos caudais, exceto *P. figuratus*, de que se descobriram também crânios e outros elementos do endoesqueleto e várias carapaças. Todas as espécies são do Plioceno de Monte Hermoso. Em *P. figuratus*, o tamanho é comparável ao de *Neosclerocalyptus ornatus*, porém é mais robusta e as placas de sua carapaça são mais espessas. O crânio, relativamente largo e baixo, é de perfil ocipital menos oblíquo que o de *Neosclerocalyptus*, sendo a mandíbula também muito diferente da deste, em seu ramo montante. O tubo caudal é de ornamentação simplificada; no seu extremo

distai, as grandes figuras ovais, laterais, são contíguas, tocando-se por seus bordos distais. Uma suposta espécie de *Plohophorus* (*P. paivai* Castellanos) funda-se num fragmento de carapaça, procedente do Pleistoceno de Rio Pardo, Rio Grande do Sul, Brasil.

Stromaphorus Castellanos, 1926, cujo tipo é *S. philippii* (Moreno & Mercerat), é do Plioceno inferior (Huaiqueriense) de Catamarca. As placas de sua carapaça, de superfície rugosa, são ornamentadas com maior número de figuras periféricas que as de *Parahoplophorus* (*S. ameghinoi*). O invólucro caudal é constituído por uma série de quatro anéis imbricados, os três primeiros, móveis, o último, anquilosado com o tubo formado pela soldadura de diversos anéis, assemelhando-se mais ao de *Eosclerocalyptus* que ao de *Plohophorus*. O crânio é relativamente curto e estreito, elevado posteriormente. No pé, um tanto esbelto, os metapodiais e as falanges proximais são um tanto alongados.

Stromaphoropsis Kraglievich, 1932 (*S. scavinoi* Kraglievich), *Berthawyleria* Castellanos, 1939 (*B. uncinata* Castellanos, etc.), *Teisseiria* Kraglievich, 1932 (*T. berroi* Kraglievich), do Mesopotamiense uruguaio, e *Plohophorops* Castellanos, 1935 [*P. araucanus* (Ameghino)], do Plioceno inferior (Araucanense) de La Pampa, são conhecidos por fragmentos de carapaça e tubos caudais. O primeiro citado é duvidosamente separável de *Pseudoplohophorus*.

Em *Phlyctaenopyga* Cabrera, 1944, do Huaiquerience (Araucanense) de Catamarca, as placas dérmicas diferenciam-se das de *Stromaphorus* principalmente por sua figura central, muito convexa, às vezes quase hemisférica, sendo o seu crânio curto e largo, principalmente em sua região rostral.

Plohophoroides Castellanos, 1928 (*P. conterminus* Castellanos, etc.), do Chapadmalalense (Plioceno superior), assemelha-se muito a *Plohophorus*.

Em *Coscinocercus* Cabrera, 1939 (*C. marcalaini* Cabrera, etc.), a armadura caudal assemelha-se muito à de *Pseudoplohophorus*, mas as figurinhas periféricas de suas placas são planas e sem perfuração na face ventral do tubo. Os dentes são relativamente grandes e robustos, com grande expansão lateral do primeiro lóbulo. Estes dois gêneros talvez sejam indistinguíveis de *Zaphilus* Ameghino, 1889, do Plioceno uruguaio, como os mesmos (*Z. larrahagae* Ameghino), conhecido por um tubo caudal cónico-cilíndrico, adornado por figuras subelípticas, periféricas, poligonais, pequenas, separadas por sulcos bem marcados, estreitos e profundos, com grande perfuração circular em cada ponto de convergência.

Pseudoplohophorus Castellanos, 1926, assemelha-se muito a *Coscinocercus*, mas as figuras centrais das placas de seu tubo caudal são separadas por sulcos com numerosas perfurações que alternam com pequenos tubérculos granulosos, os quais não constituem figurinhas periféricas bem definidas, sendo as perfurações presentes tanto na face dorsal, como na face ventral do tubo, exatamente como acontece também em *Stromaphoropsis*, seu provável sinónimo, também do Plioceno uruguaio, como a espécie tipo deste gênero, *P. orientalis* (Ameghino).

Tribo Hoplophorini. Esta tribo encerra gêneros do Plio-Pleistoceno sul-americano, com exceção duma forma do Mioceno superior (Mesopotamiense) argentino, baseada em placas isoladas.

O Plioceno inferior marca, segundo parece, o começo de seu maior desenvolvimento que terminou no Pleistoceno. *Eosclerocalyptus* C. Ameghino, 1916, parece ter sido o ancestral direto das formas pampeanas, cujo tamanho ainda não atingira. É do Plioceno inferior. Sua carapaça assemelha-se muito à de *Neosclerocalyptus*, mas as placas que a compõem têm a figura central às vezes deprimida, seu tubo caudal apresenta apenas três pares de figuras laterais, menos diferenciadas, e o casquete supracraniano caracteriza-se por sua ornamentação peculiar. Seu crânio é estreito e elevado, principalmente em sua região posterior. Seus dentes são menos largos.

Eosclerophorus Castellanos, 1948 (*E. paula-coutoi* Castellanos), do Plioceno inferior da Catamarca, assemelha-se muito a *Eosclerocalyptus*, tendo as placas de sua carapaça as figuras centrais mais deprimidas. O tubo central, pequeno e cilindro-cónico, de grandes placas terminais, que ocupam todo o seu *apex*, lembra, porém, muito o dos Lomaphorini, como acentua Hoffstetter (1958), que disto conclui ser difícil admitir ter sido este gênero o ancestral direto de *Hoplophorus*, como pensa Castellanos.

Hoplophractus Cabrera, 1939 (*tt. tapinocephalus* Cabrera), de que se conhece o crânio quase completo, um fragmento mandibular esquerdo e outros elementos do esqueleto pós-craniano, assim como várias placas do escudete cefálico e fragmento da carapaça, do Plioceno de Adolfo Alsina, província de Buenos Aires, Argentina, parece-se com *Eosclerocalyptus*, mas o crânio é notavelmente mais baixo e mais largo, as figuras da carapaça são mais planas e as placas do escudete cefálico são lisas.

Isolinia Castellanos, 1951 (*/. cordubensis* Castellanos), fundado sobre parte duma carapaça, com 29 placas, do Plio-Pleistoceno de Córdoba, aproxima-se, pela forma da figura central de suas placas dérmicas, de *Parahoplophorus* e, pela escultura das figuras periféricas de cada placa, do gênero *Trachycalyptus*, diferençando-se de *Glyptodon* principalmente pela quase ausência dos sulcos entre as figuras ornamentais de cada placa, das quais a central é quase lisa e as periféricas não apresentam rugosidades trabeculares ou alveolares.

Trabalia Kraglievich, 1932 (*T. guimaraensi* Kraglievich) é conhecido por um fragmento distai de tubo

caudal, do Terciário de Durazno, Uruguai, que lembra um tanto o de *Neosclerocalyptus*, diferençando-se, porém, claramente, deste, pelo menor número e maior tamanho das figuras dorsais e pelo menor tamanho das figurinhas intercaladas entre aquelas, que são mais próximas entre si. As figuras ornamentais, principalmente as laterais, são convexas.

Hoplophorus Lund, 1839, tem por tipo a espécie *H. eupkractus* Lund, fóssil no Pleistoceno das cavernas do vale do Rio das Velhas, em Minas Gerais, Brasil, de que se conhece grande parte do endo e do exoesqueleto, inclusive um crânio incompleto, dez dentes, parte da coluna vertebral, das cinturas escapular e pélvica, dois úmeros, rótulas e femur incompleto, uns 2/3 da carapaça, pequenas placas isoladas do escudete cefálico, anéis incompletos da armadura caudal e um tubo caudal praticamente completo, descritos por Paula Couto (1947, 1957). Seu crânio é relativamente mais alongado e mais estreito que o de *Neosclerocalyptus*, de região ocipital baixa, como em *Glyptodon*, um tanto inclinada para a frente, rostro curto, muito expandido lateralmente, embora não tanto quanto em *Neosclerocalyptus*; fossas nasais amplas, mais semelhantes às de *Glyptodon* que as enormes fossas nasais de *Neosclerocalyptus*. Úmero e fémur como em *Neosclerocalyptus*, mas relativamente mais alongados. Carapaça relativamente pouco espessa, mais globulosa, com placas dorsais arredondadas, um tanto semelhantes às de *Glyptodon*, tendendo a apresentar duplo círculo de figurinhas periféricas, como em *Vetiverichthus*. Tubo caudal de aspecto sui generis, muito diferente do de *Neosclerocalyptus*, com dois pares de enormes placas laterais, ornadas com conspícua projeção subcônica e bem separadas entre si, inclusive as distais ou terminais, que não se encontram no *apex*, como as de *Neosclerocalyptus*, mas são separadas, ali, por dupla fila de quatro grandes placas terminais, ornadas quase exclusivamente pela figura central, enormemente expandida, arredondada ou ovalada (Figs. 249, 250 a 252).

Neosclerocalyptus Paula Couto, 1957, do Pampeano da Argentina e Uruguai, tem por tipo *N. omatus* (Owen), a melhor conhecida entre as espécies desta tribo, a que se associam algumas outras espécies, pouco conhecidas, todas de tamanho moderado. A carapaça caracteriza-se, principalmente, por sua forma oblonga e baixa, apresentando, de cada lado de sua região ântero-inferior, um prolongamento em aba, que torna mais profunda a chanfradura cervical da carapaça. As placas, delgadas e bem suturadas entre si, são de face interna plana e face externa com ornamentação simples, sugerindo a dos gêneros do Santacruzense. As placas da região dorsal são quadrangulares, com figura central lisa, hepta- a nonagonal, um tanto deprimida, circundada por figurinhas periféricas poligonais, às vezes comuns a duas placas contíguas, separadas entre si por sulcos fracos, mas nítidos. Nas placas dos rebordos da carapaça, a figura central de cada placa, expandida, em área, ocupa a margem externa da placa, por desaparecimento das figurinhas periféricas. As placas da chanfradura cervical são perfuradas por grandes orifícios ou folículos pilosos. O tubo caudal, cilindro-cônico, um tanto deprimido e com ligeira convexidade ântero-posterior, em sua face dorsal, corresponde a dez vértebras. Apresenta uma série de placas laterais, subovais, que aumentam progressivamente de tamanho da região proximal para a distai, terminando em duas grandes placas terminais, um tanto convexas, que se tocam por suas extremidades distais no ápice (*apex*) do tubo.

O crânio é de região frontal muito convexa, em virtude do grande desenvolvimento dos respectivos *sinus* (seios), sendo os nasais inclinados para baixo; o arco zigomático é muito expandido verticalmente, delimitando a órbita, posteriormente. O ramo montante da mandíbula, bem expandido ântero-posteriormente, é inclinado para a frente. A mão e o pé são tetradáctilos, sendo o quinto dedo anterior de tamanho muito reduzido.

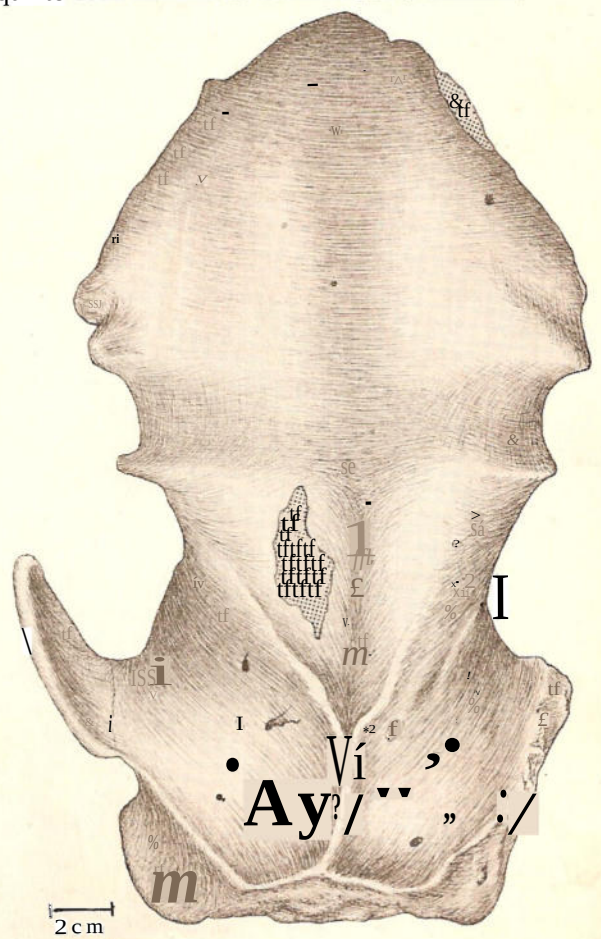


Fig. 249 – *Hoplophorus euphractus* Lund. Crânio incompleto, visto de cima. Pleistoceno de Minas Gerais, Brasil.

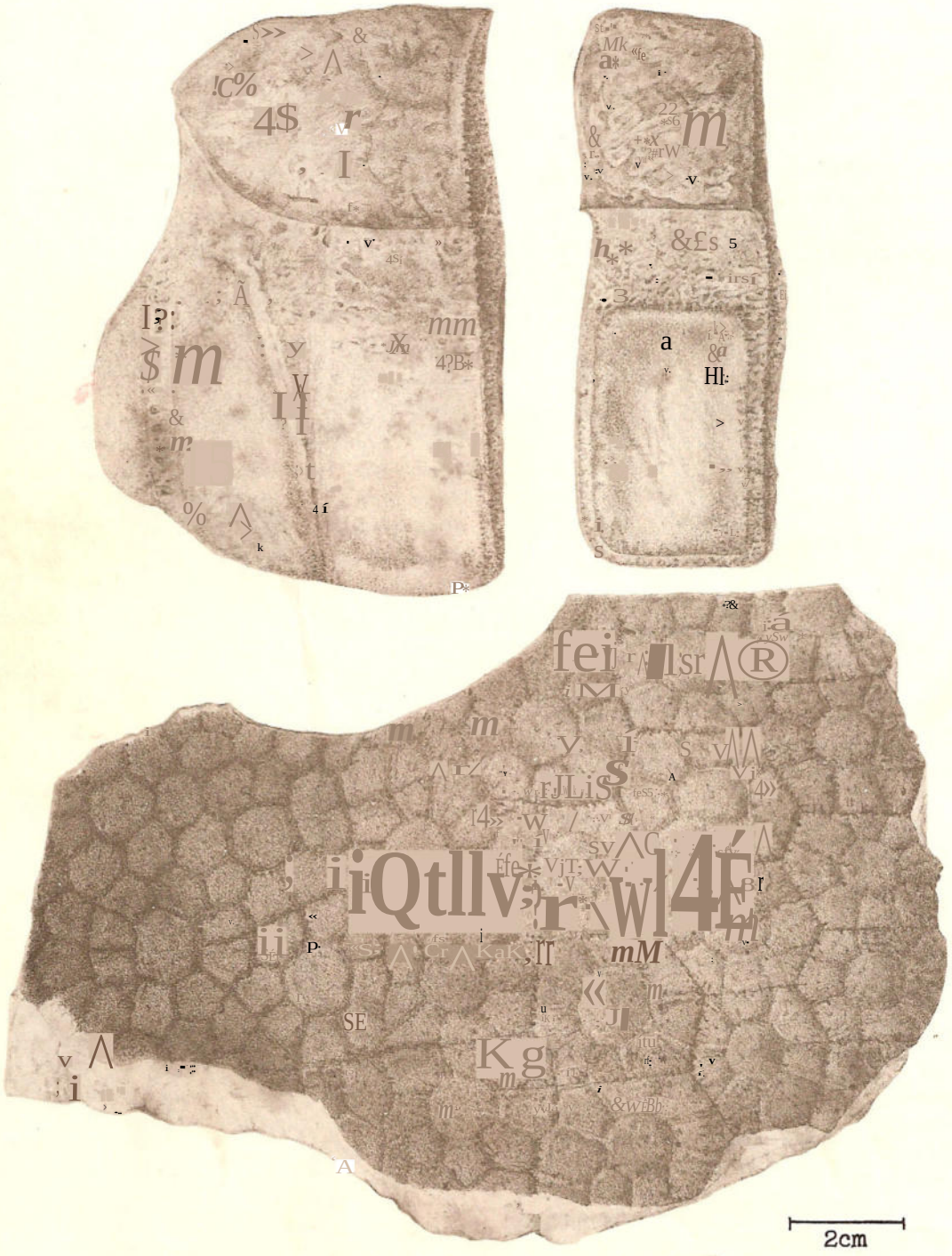


Fig. 250 – *Pampatherium humboldtii* (Lund). Placas das cintas móveis da catapaça (A e B).
Hoplophorus euphractus Lund. Fragmento da carapaça (tipo (C). Pleistoceno de Minas Gerais, Brasil (de Lund)

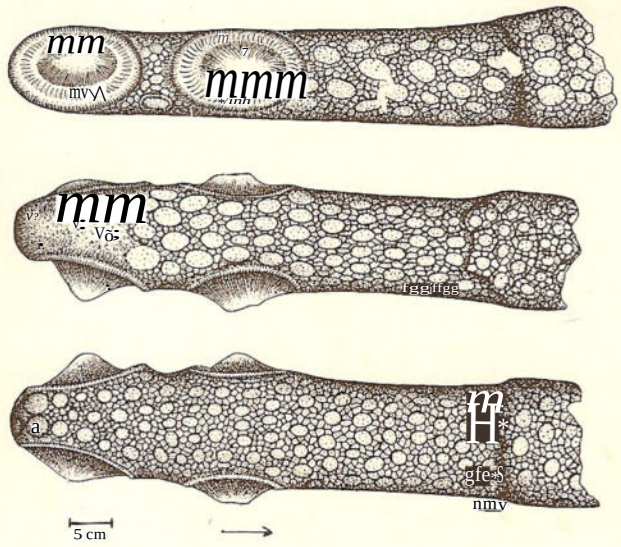


Fig. 251 – *Hoplophorus euphractus* Lund. Tubo caudal, visto em três posições. Pleistoceno de Minas Gerais, Brasil.

Os dentes mais anteriores, principalmente os dois primeiros, são simples, sendo os seguintes trilobulados, com ramificações laterais da lâmina de dentina central, como em *Hoplophorus*.

Tribo Panochtini Simpson, 1945. Esta tribo encerra apenas quatro gêneros conhecidos, *Nopachthus* Ameghino, 1888, *Propanochthus* Castellanos, 1925, ambos do Plioceno, e *Panochthus* Burmeister, 1866 e *Parapanochthus* Moreira, 1970 do Pleistoceno, cujas afinidades com os Hoplophorinae nos parecem, de fato, bem maiores do que com os Doedicurinae, entre os quais eram classificados até pouco tempo.

Do gênero *Nopachthus* conhecem-se duas espécies, *N. coagmentatus* Ameghino e *N. trouessarti* (Moreno), ambas talvez do Plioceno superior e de tamanho pouco menor que *Panochthus tuberculatus*. A carapaça é mais ovoide que a deste; a ornamentação externa de suas placas consiste duma figura central, distinta, que forma grandes ampolas salientes, na região pélvica, rodeada por várias coroas de figurinhas periféricas, todas de superfície lisa ou quase lisa, pontilhada. O tubo caudal, precedido por anéis móveis, cuja ornamentação lembra a de *Stromaphorus*, é largo, mais deprimido dorso-ventralmente que em *Panochthus* e também provido de verrugas laterais.

Propanochthus tem por tipo e espécie única *P. bullifer* (Burmeister), fundada sobre restos procedentes do Plioceno, talvez superior, de Córdoba, Argentina. Seu tamanho é, também, pouco menor que o de *P. tuberculatus*. Sua carapaça deve ter sido pouco mais alongada, menos larga e espessa, mais ovoide e mais grácil que a deste. Cada placa tem uma ampola central, rodeada de coroas de 3 a 4 filas de plaquetas. O tubo caudal, embora lembre muito, por seu aspecto geral, o de *Panochthus tuberculatus*, é mais grácil e menor que o deste, com uma série de quatro grandes verrugas laterais, subovais, cujo tamanho aumenta para a extremidade distai do tubo.

O gênero *Panochthus* é o melhor conhecido dos três e o tipo do grupo. Todas as suas espécies são de grande tamanho, *P.tuberculatus* quase rivalizando com um grande rinoceronte, sob este ponto de vista. Sua carapaça é a maior ou, pelo menos, uma das maiores que se conhecem, entre os desdentados couraçados. É muito bombeada e espessa, alongada em oval, com prolongação lateral anterior. Diversas espécies são conhecidas no Pampeano argentino, além de *P. tuberculatus* (Owen), também representada no Pleistoceno da Bolívia, Uruguai e sul do Brasil, pelo menos. Suas placas são espessas, grandes e poligonais no dorso, menores e mais retangulares nos flancos, onde formam filas transversais que conservam vestígios de imbricação, na vizinhança do bordo livre. A não ser nas placas das proximidades dos rebordos, em que uma figura central aparece, tomando, nas placas da orla da carapaça, o aspecto de grande verruga, todas as demais placas são desprovidas de figura central, constando sua ornamentação externa apenas de um aglomerado

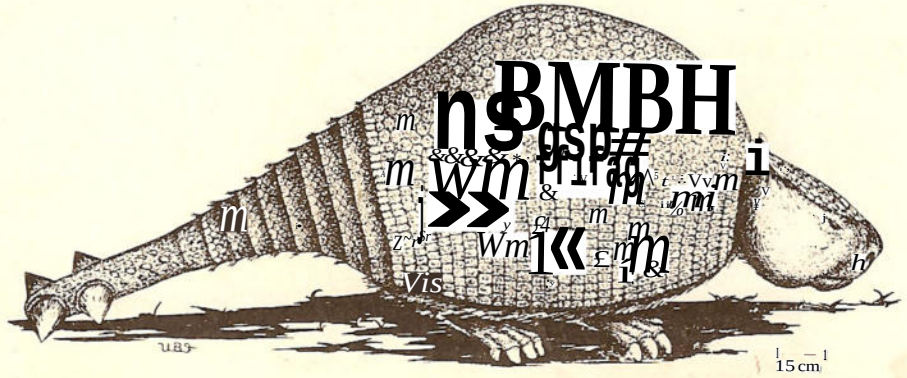


Fig. 252 – *Hoplophorus euphractus* Lund. Ensaio de restauração. Pleistoceno de Minas Gerais, Brasil,

de pequenas figuras uniformes, finamente pontuadas, cujo número pode ultrapassar 50, numa grande placa dorsal, figuras estas separadas entre si por sulcos estreitos e pouco profundos. No casquete craniano, convexo, as placas apresentam figura central, envolvida por tubérculos. A cauda é protegida, na base, por uma série de sete anéis móveis, de diâmetro decrescente, cada qual com duas filas transversais de placas, as posteriores providas de grande verruga rugosa. O último anel anquilosa-se com o robusto, longo e muito deprimido tubo caudal, provido de quatro grandes verrugas laterais, de cada lado. O crânio é enorme, de região frontal muito convexa e nasais descendentes, arco zigomático robusto, em contato com a apófise pós-orbitária do frontal. A mandíbula é de região sinfisiária relativamente alongada e de ramo montante muito alto. Os metapodiais são bem alongados. A mão e o pé são tetradáctilos, com ausência do primeiro dedo, sendo o quinto dedo, em ambos, muito reduzido.

Panochthus é presente no Pleistoceno dos "tanques" ou "cacimbas" de todo o Nordeste brasileiro, onde é representado por uma espécie diferente de *P. tuberculatus*, como já consta de uma citação de Branner (1915), referente a um tubo caudal descoberto no município de Riacho do Sangue, Ceará. A espécie em referência é *P. greslebini* Castellanos (1941). Moreira (1970, p. 548) aponta o fato de que *P. oliveira-roxoi* Castellanos (1941) tem por base um tubo caudal, também do Ceará, em tudo semelhante ao de *P. greslebini*, exceto nas partes faltantes, evidentemente mal restauradas em gesso, no tipo. Por isto ele admite a possibilidade de que *P. oliveira-roxoi* seja sinónimo de *P. greslebini*, com o que concordamos. Diversos tubos caudais fragmentários desta espécie foram coletados no Estado do Ceará. Restos esqueletais e de carapaça, inclusive um tubo caudal completo, procedem de Taperoá, Estado da Paraíba (Moreira, op. cit.).

Parapanochthus Moreira, 1970, tem por tipo a espécie *P. jaguaribensis* (Moreira, 1965), de que se conhecem tubos caudais completos, fragmentos de placas e placas soltas da carapaça e fragmentos de anéis caudais, procedentes de cacimbas dos Estados do Ceará (aluviões pleistocênicos do baixo rio Jaguaribe) e Paraíba (Taperoá). A carapaça é pouco espessa, com as placas da região dorsal ornamentadas com grande figura central subcircular, de superfície irregular, plana ou um tanto côncava (não saliente, como ampola), rodeada por duas a quatro filas de figurinhas periféricas; figura central das placas do rebordo lateral da carapaça muito grandes, convexas e deslocadas para a extremidade ventral das placas. Tubo caudal menor, mais grácil, menos achatado dorso-ventralmente que em *Panochthus*, com extremo distai mais afilado e ornamentação mais parecida com a de *Propanochthus*.

Tribo Lomaphorini Hoffstetter, 1958. O gênero mais antigo é *Urotherium* Castellanos, 1926 (*U. simplex* Castellanos, etc.), cuja presença foi assinalada, com certeza, no Plioceno inferior (Araucanense =Huaiqueriense), médio (Montehermosense) e superior (Chapadmalalense) da Argentina. Uma espécie, duvidosamente pertencente ao mesmo gênero, *U. interundatum* (Ameghino), é do Mioceno superior (Mesopotamiense) de Entre Rios. Seu tubo caudal é quase cilíndrico, obtuso, formado por pequenas placas salientes, sub-retangulares arredondadas, separadas por sulcos largos e profundos, sendo algumas das laterais de tamanho maior, na região distai do tubo. Em algumas espécies, as placas da carapaça são de superfície externa quase lisa, com zona central um tanto mais elevada e circundada por ampla zona anular, provida de amplos orifícios; noutras espécies, as placas são ornadas com asperosidades externas. Em *U. simile* Castellanos, as placas são simplesmente justapostas entre si, como nos Neothoracophorini, não suturadas. O tamanho é variável, segundo as espécies, sendo *U. interundatum* (Ameghino) quase tão grande como um *Panochthus*.

Trachycalyptus Ameghino, 1908 (*T. chapadmalalensis* Ameghino, etc.) é um gênero que, segundo Ameghino, reúne, pelo menos aparentemente, aspectos de *Neuryurus* e de *Neosclerocalyptus*. As placas de sua carapaça são rugosas, fortemente pontuadas, distinguindo-se sua figura central apenas por maior aglomeração do pontilhado. O tubo caudal é composto por placas rugosas, sendo sua zona periférica indiferenciada e prenhe de orifícios vasculares. Apresenta três grandes placas laterais, de cada lado. Suas espécies bem definidas são do Plioceno superior (Chapadmalalense). *T. simplex* (Ameghino) baseado em placas do centro da região dorsal da carapaça, é do Mioceno superior (Mesopotamiense) de Entre Rios, Argentina.

Dois gêneros são conhecidos no Plioceno inferior (Araucanense) da Argentina: *Lomaphorops* Castellanos, 1931, e *Peiranoa* Castellanos, 1946. O primeiro é muito afim com seu provável descendente, *Lomaphorus*, do Pampeano, de que se distingue praticamente apenas por seu menor tamanho [*L. corallinus* (Rovereto)]. O segundo (*P. bullifera* Castellanos) caracteriza-se pelo fato de terem as placas de sua carapaça, na região pélvica, a ornamentação externa constituída por uma figura central, semi-esférica, como em *Nopachthus*, mas rodeada por uma orla periférica radiada, à semelhança do que se vê em *Lomaphorus*, *Lomaphorops* e *Trachycalyptus*. Seu tubo caudal; conhecido apenas por fragmentos, possui ornamentação externa semelhante à de *Trachycalyptus*, lembrando também o de *Urotherium*, embora com diferenciações peculiares.

Lomaphorus Ameghino, 1889, de que se conhecem diversas espécies, todas do Pleistoceno argentino, entre as quais *L. imperfectus* (H. Gervais & Ameghino) é o

tipo e a maior do grupo (tamanho mais ou menos equivalente ao de *Neosclerocalyptus ornatns*). Sua carapaça dorsal é delgada, como *em Neosclerocalyptus*, e composta, na região central, de placas hexagonais e pentagonais, e nos flancos, de placas subquadradas ou retangulares, sempre menos fracamente unidas entre si que em *Neosclerocalyptus*. Cada placa, em geral pequena, tem uma figura central, mais ou menos circular e mais ou menos elevada, sempre deprimida ou escavada em seu centro, com figuras periféricas mal diferenciadas, não separadas entre si, de superfície estriada por impressões que se irradiam para a periferia. A cauda é protegida por um certo número de anéis móveis, seguidos por um tubo caudal cônico-cilíndrico, deprimido dorso-ventralmente, em geral mais curto e mais largo que em *Neosclerocalyptus*, formada por placas poligonais distintas, de zona periférica reduzida ou nula e provido de duas grandes verrugas elípticas, terminais, e algumas outras grandes placas laterais; as duas grandes verrugas terminais são separadas uma da outra em sua extremidade distai, apenas por uma forte chanfradura vertical. A maioria das espécies é de tamanho menor que as de *Neosclerocalyptus*.

Tribo Neothoracophorini Castellanos, 1951. Um só gênero, bem definido, *Neothoracophorus* Ameghino, 1889, conhecido por restos fósseis, procedentes do Pleistoceno (Pampeano) da Argentina e do Uruguai e provavelmente presente também no Pampeano do Brasil meridional, pelo menos. É de tamanho relativamente pequeno, sendo sua carapaça formada por placas pequenas, não articuladas entre si (soltas) durante toda a vida do animal, com face externa ocupada por uma grande figura central saliente, e provida de amplos folículos pilosos. O tubo caudal é desconhecido. Na mandíbula, o ramo montante é pouco inclinado para a frente. O desaparecimento das suturas entre as placas lembra, sobretudo, *Urotherium*, como salienta Hoffstetter (1958). A espécie tipo, *N. elevatus* (Nodot), é do Pampeano uruguaio, e provavelmente do Pleistoceno de Tarija, Bolívia, pelo menos, constando porém que os restos descritos em 1856, por Nodot, e em 1880, por H. Gervais & Ameghino, e recolhidos ao Muséum National d'Histoire Naturelle, em Paris, tenham sido coletados nas margens do Rio das Velhas, em Minas Gerais, Brasil, informação esta que nos parece duvidosa. Outra espécie, *N. depressus* Ameghino, é do Pampeano argentino.

Tribo Neuryurini Hoffstetter, 1958. O gênero único, bem determinado, *Neuryurus* H. Gervais & Ameghino, 1889, em sua conformação apresenta uma mescla de caracteres dos gêneros *Panochthus*, *Neosclerocalyptus* e *Doedicurus*, segundo Ameghino. A espécie tipo, *N. rudis* (Gervais), do Pleistoceno inferior (Ensenadense) argentino, é de grande tamanho. Sua carapaça dorsal é de espessura relativamente considerável, lembrando, segundo Hoffstetter (1958), a de *Trachycalyptus*, formada por placas penta- ou hexagonais, de aspecto geral subquadrado, com superfície externa simplesmente rugosa, em grau variável, com um considerável número de perfurações sumamente pequenas, que lhe dão aspecto esponjoso, unidas entre si por suturas denteadas, mas frouxas. O casquete cefálico lembra muito o de *Panochthus*. A região caudal é envolvida por uma série de anéis móveis, compostos de duas filas de placas de tamanho e forma diferentes, e per um tubo caudal longo e muito deprimido dorso-ventralmente, constituído por placas de formas muito distintas, subquadradas ou retangulares, penta- ou hexagonais, de tamanho relativamente pequeno, porém muito espessas e interligadas por suturas frouxas. Estas placas são de superfície externa também rugosa, um tanto convexa no centro, levantando-se, em algumas, uma zona periférica rugosa, como em *Lomaphorus*. Uma seqüência de grandes verrugas elípticas, com seu maior eixo longitudinal e sua parte central elevada, em forma de cone pontiagudo, muito saliente e áspero, orna as faces externas do tubo.

O crânio sugere mais, por sua forma geral, o de *Neosclerocalyptus*, mas sua região naso-frontal, pouco inclinada para baixo, não é abaulada, como neste citado gênero e em *Panochthus*, mas plana, embora menos que em *Glyptodon*. O arco zigomático é mais delgado, em sua parte pós-orbital, que *em Panochthus e Neosclerocalyptus*, sendo as órbitas francamente abertas para as fossas temporais e adiantadas.

Outras espécies, muito duvidosamente ligadas a este gênero, foram citadas no Mioceno superior (Mesopotamiense) e no Plioceno inferior (Araucanense = Huaiqueriense) da Argentina.

Pseudoeuryurus Ameghino, 1889, fundado em placas de carapaça quadrangulares, com uma saliência arredondada central, e fossetas dispostas concentricamente sobre o resto da superfície, é um gênero mal definido, do Mioceno superior (Mesopotamiense) da Patagônia (*P. lelongianus* Ameghino). A despeito de sua alta antiguidade, teria sido equivalente, em tamanho, a *Panochthus*, porém muito menos forte, pois sua carapaça é relativamente delgada.

Subfamília Doedicurinae Trouessart, 1898. A esta subfamília pertencem diversos gêneros do Mioceno superior, Plioceno e Pleistoceno sul-amcricano, principalmente da Argentina. *Doedicurus* Burmeister, 1874, do Pleistoceno, é o gênero tipo do grupo.

Neste gênero, a cauda é longa, terminada por um tubo muito achatado e engrossado, distalmente, em clava. A extremidade distai do tubo caudal apresenta cicatrizes elípticas, esculturadas, que provavelmente representam a base de espinhos córneos ou, com mais proba-

bilidade, como pretende Cástellanos (1911-1925), de almofadas córneas. A carapaça é hemisférica, alta e composta por grandes placas espessas, planas ou um tanto côncavas, na face externa, atravessadas por três a cinco perfurações e reunidas por suturas. O gênero é característico do Pampeano da Argentina e do Uruguai. A maior espécie ê *D. clavicaudatus* (Owen), que chegava a atingir 3,60 m de comprimento. Seu tubo caudal, duas vezes mais largo na extremidade distai do que na base, como uma clava, atingia 1,30 de comprimento, por mais de 0,35 m de diâmetro máximo. O crânio é particularmente notável pela situação muito alta de suas fossas nasais, o que dá ao perfil superior do mesmo um aspecto subhorizontal ainda maior que o observado em *Glyptodon*, salientando-se os ossos nasais, anteriormente. Os dentes assemelham-se mais aos de *Panochthus*, por sua forma geral, sem ramificações laterais da lâmina central de osteodentina. O úmero é provido de forame entepicondilóide. A mão é essencialmente tridáctila, pois os dedos I e V são rudimentares; o pé é tetradáctilo, sendo o dedo I ausente.

Segundo Castellanos (1940), os *Pachytherium magnun* e *P. giganteum* Lund, dos depósitos pleistocênicos das cavernas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, Brasil, são *Doedicurus clavicaudatus* (Owen), com que também o identifica, conjeturalmente, Trouessart (1897-99). Winge (1915) considera-os, porém, como sinónimos de *Glyptodon clavipes*, sendo esta a opinião que preferimos adotar, pelo menos provisoriamente, não só porque outros restos de *Doedicurus* não foram ainda descobertos em Lagoa Santa, como, principalmente, pelo fato de ter sido Winge o único destes três autores a ter em mãos os restos fósseis respectivos, enviados por Lund a Copenhague.

A espécie D. *clavicaudatus* é presente no Pleistoceno do Brasil meridional (Rio Grande do Sul).

Um dos gêneros mais antigos, que se ligam a esta subfamília, é *Comaphorus* Ameghino, 1886, pouco conhecido, baseado apenas numa placa isolada, da região dorsal da carapaça, coletada no Mesopotamiense (Mioceno superior) das margens de um pequeno arroio de Entre Rios, Argentina (C. *concisus* Ameghino). A placa é retangular, sem desenhos ou esculturas em sua face externa, cuja parte central eleva-se um tanto acima do nível da periferia e é de superfície convexa, caráter que a distingue das de *Neuryurus*, *Plaxhaplous* e *Doedicurus* e que, associado com as perfurações concêntricas, a tornam semelhante à placa referida a *Urotherium interundatum* (Ameghino) (=*Neuryurus interundatum* Ameghino), que talvez também pertença ao mesmo grupo. Além disto, umas trinta perfurações de diversos calibres são presentes na face externa da placa, sem a atravessar, o mesmo acontecendo com as perfurações idênticas observadas na face ventral da placa.

Eleutherocercus Koken, 1888 *(E. setifer* Koken, etc.), cuja distribuição geológica se estende do Mioceno superior ao Plioceno médio da Argentina e Uruguai, é conhecido por seu tubo caudal e partes de sua carapaça que é oblonga e cujas placas, pentagonais, romboidais ou retangulares, são mais firmemente unidas entre si que em *Doedicurus*, com face externa ligeiramente elevada no centro, e perfurada por cerca de 20 orifícios que não atravessam a placa, estando os orifícios maiores agrupados no limite da zona central; na face ventral de cada placa, observam-se cinco a seis orifícios idênticos, nas mesmas condições. O tubo caudal é espatulado e um pouco deprimido dorso-ventralmente, alargado progressivamente para a sua extremidade distai, onde se afila um pouco, em contorno arredondado; duas séries de grandes figuras laterais, um tanto arredondadas e deprimidas em seu centro, cercadas por uma fileira de grandes orifícios (folículos pilosos), ornam suas faces laterais, sendo as demais faces do tubo ornadas por placas circulares ou elípticas, igualmente circundadas por fossetas pilosas, figuras que aumentam de tamanho para a extremidade distai do tubo, na face ventral.

Seguem-se a este, ainda no Plioceno, alguns outros gêneros que participam duma mesma cadeia evolutiva que culminaria nas formas pleistocênicas.

A primeira destas formas é *Prodaedicurus* Castellanos, 1927 [*P. antiquus* (Ameghino), etc.], do Montehermosense (Plioceno médio, da província de Buenos Aires, de que dificilmente se distingue *P. devincenzi* Castellanos, possivelmente de horizonte equivalente ou pouco mais recente, do Uruguai, ambas estas espécies baseadas em fragmentos distais de tubos caudais e escasso número de placas de carapaça.

Xiphuroides Castellanos, 1917, cujo nome se liga à forma característica de seu tubo caudal. Terrarado dorso-ventralmente, similar a um punhal de cardos paralelos e ápice pontudo, é do Plio-Pleistocero regerem.

Castellanosia Kraglievich, 1911 (C. *caui* Kraglievich, etc.), de horizonte posshelmerre rlicèrdcc. Uruguai, também se baseia em partes dt ra.. samass. de contorno lateral menos arredondaca. mais anguloso que o de *Eleutherocercus* e mais cu mer.. sem th arre ao de *Prodaedicurus*.

Daedicuroides Castellanos, 1941 [U. ar.m (Ameghino)], baseia-se na exarem.daae post.r.. aum tubo caudal terminado em porra r..ea.. a do Ineradense (Pampeano inferiort de Mar dal ?.a p.. u de Buenos Aires, cujo tamanho é p.m. m.. am o st *Djedicurus*, ao qual, porém, mu.. se a.. m.ecologicamente.

Doedicurus, de que já totaift cm PhzdmpkMiS Ameghino, 1S54, uma fo.. terminal do grupo, crstrerística, como a úlrrra c saia. do f.. lacustre (Luja-

nense) do Bonaerense ou Pampeano superior (fim do Pleistoceno).

Plaxhaplous (*P. canaliculatus* Ameghino) foi fundado sobre placas dorsais e laterais da carapaça de um animal de enorme tamanho. As placas são fortemente soldadas entre si por suturas fixas muito fortes, dispostas em faixas transversais. A linha de sutura entre as faixas transversais, forma ampla e profunda depressão ou canalete transversal, de fundo côncavo, a que corresponde uma proeminência na superfície externa, características estas que deveriam dar à carapaça um aspecto raro, muito distinto do apresentado pela carapaça dos demais gliptodontes, exceto a região mais posterior da carapaça de *Nopachthus*, que, em seus outros caracteres, se distingue, porém, da de *Plaxhaplous*. As placas deste têm a superfície externa um tanto convexa e ornada com numerosos orifícios que, além de não se disporem em grupos regulares, não perfuram por completo a carapaça, como acontece em *Doedicurus*.

Subfamília Glyptodontinae Trouessart, 1898. Participam deste grupo os gêneros *GlyptodontidiumCabrexa*, 1944, do Plioceno inferior, *Paraglyptodon* Castellanos, 1932, do Plioceno superior da América do Sul, *Clypotherium* Osborn, 1903, do Plioceno superior da América do Norte, *Glyptodon* Owen, 1838, do Pleistoceno sul-americano, *Brachyostracon* Brown, 1912, do Pleistoceno norte-americano, e *Chlamydotherium* Bronn, 1838 (= *Boreostracon* Simpson, 1929), do Pleistoceno norte- e sul-americano. São os gliptodontes típicos.

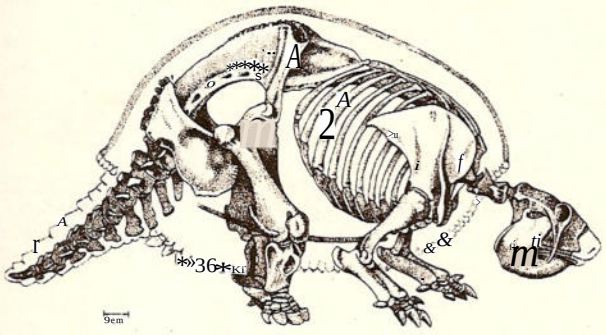


Fig. 253 – *Glyptodon asper* Burmeister. Endoesqueleto (redesenhado de Burmeister).

No gênero *Glyptodon* (Figs. 245-A, 246-A1 e 254) a carapaça, muito espessa, é regularmente bombeada, sem abas ântero-laterais; sua região dorsal é longa, sendo a lombo-sacra curta. As placas são ornamentadas em roseta, com uma figura central, grosseiramente arredondada, envolvida por uma orla de figurinhas periféricas poligonais, separadas da mesma por um sulco circular ou poligonal, largo e profundo, do qual se irradiam para a periferia da placa sulcos retos que separam as figurinhas periféricas entre si; orifícios pilosos são vistos nos sulcos, principalmente nos pontos de confluência dos sulcos irradiantes com o sulco central; as figurinhas periféricas são, às vezes, comuns a duas placas contíguas; numerosas e minúsculas perfurações vasculares, disseminadas na superfície de cada figura ornamental, tornam estas um tanto rugosas. A ornamentação de todo o bordo da carapaça é feita por grandes placas cónicas ou piramidais, que não têm, como as demais, a forma de roseta. A cauda é protegida em toda sua extensão por uma série de anéis móveis, de diâmetro progressivamente menor, para a extremidade distai, formados por duas ou três filas de placas, as distais com tubérculos, que se imbricam entre si, sendo os três pequenos anéis da parte terminal anquilosados num curto tubo.

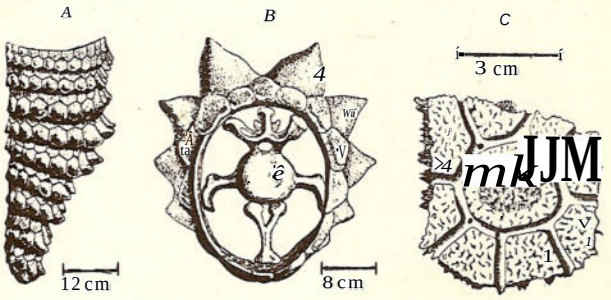


Fig. 254 – *Glyptodon reticulatus* Owen. Pleistoceno superior da Argentina. *A*, tubo caudal. *B*, vértebra caudal, envolvida pelas placas do anel respectivo do tubo caudal. *C*, placa da região dorsal da carapaça (de Zittel, segundo originais de Ameghino).

O crânio, alto e largo, é abruptamente truncado pelo encurtamento das pré-maxilas e nasais, sendo as fossas nasais altas, embora não tanto quanto em *Doedicurus*, de modo que o perfil superior do crânio apresenta ligeiro declive para a frente; a arcada zigomática, provida de enorme apófise descendente, é fraca, em sua parte posterior, não delimitando a órbita, posteriormente. A mandíbula, encurtada, na região sinfisiária, é particularmente alta. O úmero é desprovido de forame entepicondilóide. A mão é tetradáctila, faltando-lhe o dedo externo (V), sendo o interno (I) pequeno e os três médios (II, III e IV) munidos de garras longas e fortes, em forma de casco. O pé é pentadáctilo.

Os dentes são trilobulados, com as cristas de osteodentina providas de numerosas ramificações secundárias, caráter peculiar a esta subfamília.

Numerosas espécies, de tamanho muito variável, deixaram restos fósseis no Pleistoceno da Argentina, Uruguai, Brasil, Bolívia, México, etc.. As maiores chegavam a atingir 1,20 m de altura, por 2 m de comprimento. A melhor conhecida e definida é *G. clavipes* (Burmeister),

do Pampeano argentino e do sul do Brasil, Uruguai, etc. G. *reticulatus* Owen é, talvez, uma subespécie da mesma (Figs. 253, 254).

Restos de gliptodontes, coletados por Lund nos depósitos pleistocênicos das cavernas calcáreas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, Brasil, e estudados por Winge (1915), foram por este atribuídos à espécie *G. clavipes*. Placas de carapaças, procedentes dos municípios de São Gabriel, Rio Pardo, Uruguaiana, Osório e Santa Vitória do Palmar, no Rio Grande do Sul, em Álvares Machado, Estado de São Paulo, e em diversos Estados do Nordeste brasileiro, são perfeitamente atribuíveis à mesma espécie.

Glyptodon fredericensis (Meade, 1953) é uma espécie do Pleistoceno de Oklahoma e Texas, Estados Unidos (Melton, 1964). É conhecida por partes do crânio e mandíbulas, com dentes, e outros restos esqueletais, inclusive da carapaça dorsal e tubo caudal.

No Plioceno inferior (Araucanense) da Argentina, *Glyptodontidium* Cabrera, 1944 (G. *tuberifer* Cabrera), cujas placas médias da carapaça, por sua ornamentação lembram as de *Propalaehoplophorus*, sendo as marginais, porém, já diferenciadas em grossos tubérculos. É o gênero mais antigo que se conhece, na subfamília.

Paraglyptodon Castellanos, 1932 [*P. chapadmalalensis* (Ameghino)], do Plioceno superior da Argentina, cuja carapaça tem as placas ligeiramente côncavas na face interna, com ornamentação externa caracterizada por figuras periféricas mal definidas, constitui provavelmente, um ramo divergente da subfamília.

Glyptotherium Osborn, 1903 (G. *texanum* Osborn) do Plioceno superior do Texas e Arizona, tem a carapaça alongada, com placas fracamente esculpidas e cauda verticilada, mais primitiva que a de *Glyptodon*.

Brachyostracon Brown, 1912 (*B. cylindricus, B. mexicanus* Brown) do Pleistoceno do México, tem a carapaça globulosa, sem abas ântero-laterais, com suas placas marginais desenvolvidas em tubérculos. Seus dentes, um tanto alargados, os anteriores de morfologia simples, apresentam ramificações secundárias das lâminas de ósteo-dentina.

Chlamydotherium Bronn, 1838 (= *Boreostracon* Simpson, 1929), do Pleistoceno sul- e norte-americano, parece ser próximo afim de *Paraglyptodon*, por seus caracteres distintivos, que parecem ampliados dos deste último citado. Na América do Sul, sua presença foi assinalada no Uruguai [*C. subelevatus* (Nodot), etc.] e, muito duvidosamente, no Nordeste do Brasil [*C. oliveirai* Castellanos, cujos restos talvez tenham provindo do Uruguai, na coleção Sellow, pertencendo, provavelmente, a *C. subelevatus*]. Este gênero parece-nos mal definido, pelo menos no que resDeita às espécies sul-americanas.

Segundo Hoffstetter (1958), a zona intertropical sul-americana teria sido a pátria originária dos gliptodontes desta subfamília, que daqui se teriam irradiado para as outras regiões do mesmo continente, e mesmo para a América do Norte.

BIBLIOGRAFIA

AMEGHINO, F. – 1887 – Enumeración sistemática de las espécies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eoceno de la Patagonia austrál. La Plata.

AMEGHINO, F. – 1907 – Notas sobre una pequeña colleción de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga. *Rev. Mus. Paulista*, 7: 59-124. São Paulo.

AMEGHINO, C. &KRAGLIEVICH, L., – 1921 – Descripción del *Megatherium gallardoi* C. Ameghino. *AnalesMus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires,*, XXX: 135-156.

ANTHONY, H. E. – 1918 – The indigenous land mammals of Porto Rico, living and extinct. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, n. ser., *a* (2): 333-435, est. 55-74. New York.

ANTHONY, H. E. – 1926 – Mammals of Porto Rico, living and extinct. Rodentia and Edentata. Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. *New York Acad. Sc.*, *9* (2): 97-241, est. 16-54.

ARREDONDO, O. – 1961 – Descripciones preliminares de dos nuevos generos y especies de edentados del Pleistoceno cubano. *Grupo de Exploraciones Científicas*, ano I (1): 19-42. Havana.

BURMEISTER, H. – *Nothropus priscus*, ein bisher unbekanntes fossiles Faulthier. *Sitzungsb. Kõnigl. Preuss. Akad. Wissensch. Berlin*, II: 613-620, taf. XI.

CABRERA, A. – 1939 – Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Rev. Mus. La Plata* (n.s.), II (Sec. Paleont.): 3-35. Buenos Aires.

CARVALHO, A. M. VIEIRA DE – 1952 – Ocorrências de *Lestodon trigonidens* na mamalofauna de Álvaies Machado. *Boi. Fac. Filos. Ci. Letr. Univ. S. Paulo*, N° 134, Geol. (7): 43-55. S. Paulo.

CASTELLANOS, A. – 1939 – A propósito de los géneros *Plohophorus* y *Panochthus*. *Pub. Fac. Ci. Matem. Fis.-Quim., Nat. Univ. Litoral*, N° 18: 1-277, ilust. Rosário (Argentina).

CASTELLANOS, A. – 1940 – A propósito de los géneros *Plohophorus, Nopacthus* y *Panochthus* (2ª parte). *Ibidem*, VIII: 279-416, figs. 83-169. Rosário (Argentina).

CASTELLANOS, A. – 1941 – A propósito de los géneros *Plohophorus, Nopachthus* y *Panochthus* (3ª parte). *Ibidem*, XI: 417-592, figs. 170-241. Rosário (Argentina).

CATTOI, N. – 1962 – Un nuevo "Xenarthra" del Terciário de Patagonia. *Rev. Mus. Argentino Ci. Nat. "Bernardino Rivadavia"*, Ci. Zool., VIII (11): 123-134, est. I-II. Buenos Aires.

FISCHER, K. – 1971 – Riesenfaultiere (Megalonychidae, Edentata, Mammalia) aus dem Pleistozan der Pio-Domingo Hohle in Kuba. *Wissens. Zeitschrift Humboldt-Universität zu Berlin, Math.-Nat. R.*, XX (4-5): 609-673, figs. 1-83.

GERVAIS, H. & F. AMEGHINO – 1880 – *Les Mammifères fossiles de lAmérique du Sud*. 225 pp.. Librairie F. Savy, Paris – Igon Hermanos, Buenos Aires, editores.

HIRSCHFELD, S. E. – 1976 – A New Fóssil Anteater (Edentata, *Mammalia)* from Colombia, S. A. and Evolution of the Vermilingua. *Jour. Paleont., 50* (3): 419-432, 7 figs..

HOFFSTETTER, R. – 1952 – Les mammifères pléistocènes de la République de lTquateur. *Mém. Soc. Géol. France*, n.s., XXI (1-4), N° 66: 1-391, est. I-VIII. Paris.

HOFFSTETTER, R. – 1953 – Sur la presence d'un Tatou géant du genre *Holmesina* dans le Pléistocène de lTquateur (Amérique du Sud). *Soc. Géol. France, Compt. Rendu Sommaire Séances*, N° 6: 101-102. Paris.

HOFFSTETTER, R. – 1954a – Les Gravigrades (Édentés Xénar-

thres) des cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). *Ann. Sc. Nat., Zool.* (11), 16: 741-764, 4 figs.. Paris.

HOFFSTETTER, R. – 1954b – Phylogénie des Édentés Xénarthres. *Buli Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e. sér., XXVI (3): 433-438. Paris.

HOFFSTETTER, R. – 1958 – Xenarthra. *In* "Traité de Paléontologie", dir. de J. Piveteau, VI (2): 535-636, Masson & Cie., ed., Paris.

HOFFSTETTER, R. – La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). *Buli. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e. sér., 35 (2): 194-203. Paris.

HOOIJER, D. A. – 1962 – A fóssil ground sloth from Curaçao, Netherlands Antilles. *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, Proc., Serv. B, *65* (1): 46-69.

JAMES, G. T. – 1957 – An Edentate from the Pleistocene of Texas. *Journ. Paleont.*, 31 (4): 796-808.

KRAGLIEVICH, L. – 1921 – Estúdios sobre los Mylodontinae. Descripción Comparativa del género *Pleurolestodon* Rovereto. *AnalesMus. Nac. Buenos Aires*, XXXI: 95-118.

KRAGLIEVICH, L. – 1923 – Descripción de dos craneos y otros restos del género *Plimorphus* Ameghino. *Anales Mus. Hist. Nat. Buenos Aires*, XXXIII: 1-56.

KRAGLIEVICH, L. – 1925 – Un nuevo eslabón en la serie filogenética de la subfamilia Nothrotheriinae: Seletas *mirabilis. Ibidem*. XXXIII: 177-193.

KRAGLIEVICH, L. – 1926 – Notas sobre los gravígrados de Sud América. *Anales Mus. Nac. Hist. Nat. "Bernardino Rivadavia"*, XXXIV: 21-36. Buenos Aires.

KRAGLIEVICH, L. – 1928 – Descripción de los astrágalos de los gravígrados terciários de la subfamilia "Nothrotheriinae". *An. Soc. Ci. Argentina, 106*: 332-342. Buenos Aires.

KRAGLIEVICH, L. – 1928 – *Mylodon darwini* Owen es la especie genotipo de *Mylodon* Owen. *Rev. Soc. Argentina Ci. Nat.*, IX: 169-185. Buenos Aires.

KRAGLIEVICH, L. – 1940 – Enumeración y descripción de restos del género *Megalonyx*. *Obras de Geologia y Paleontologia*, dir. de A. J. Torcelli, III (XCII): 785-794. La Plata.

LEIDY, J. – 1868 – Notice of some vertebrate remains from the West Indian islands. *Proc. Acad. Nat. Sei. Philadelphia. 20:* 178-180.

LULL, R. S. – 1929 – A remarkable Ground Sloth. *Mem. Peabody Mus. Yale Univv., 3* (2): X + 21 pp., 9 est.. New Haven, Con..

LULL, R. S. – 1930 – The Ground Sloth *Nothrotherium*. *Amer. Journ. Sei., 20:* 344-356.

LUND, P. V. – 1839 – Blik paa Brasiliens Dyreverden for Sidste Jordomyaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrcne. Lagoa Santa, d. 16d. Novbr. 1837. *Det. Kong. Danske Vidensk. Selskabs Naturvidensk. Mathem. Afhandl.*, VIII: 61-144, est. I-XIII. Copenhague.

MATTHEW, W. D. – 1918 – A revision of the lower Eocenc Wasatch and Wind River faunas. Part 5 – Insectivora (cont.), Glires, Edentata. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 38:* 565-657. New York.

MATTHEW, W. D. – 1919 – Recent discoveries of fóssil vertebrates in the West Indies and theii bearing on the origin of the Antillean fauna. *Proc. Amer. Philos. Soc., 58:* 161-181.

MATTHEW, W. D. – 1931 – Genera and new species of ground sloths from the Pleistocene of Cuba. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 511: 1-5. New York.

MATTHEW, W. D. & C. PAULA COUTO – 1959 – The Cuban Edentates. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 117* (1): 1-56, est. 142. New York.

MELTON Jr., W. G. – 1964 – *Glyptodon fredericensis* (Meade) from the Seymour Formation of Knox County, Texas. *Papers Michigan Acad. Sc., Arts, Let.*, XLIX, 1964: 129-146.

MILLER, G. S., Jr. – 1929 – A second collection of mammals from caves near St. Michel, Haiti. *Smiths. Misc. Coll, 74* (3): 1-8.

PACKARD, E. L. – 1952 – Fóssil edentates from Oregon. *Oregon State College, Oregon State Monographs*, Geol., Nº 8: 12 pp., est.. Corvallis, Oregon.

PASCUAL, R. – 1960 – Una nueva superfamilia "Entelopsoidea". Descripción de la nueva espccie "Entelops parodii". *Acta Geol. Lilloana*, III: 127-146. Tucuman (Argentina).

PAULA COUTO, C. de – 1947 – Contribuição para o estudo de "Hoplophorus euphractus" Lund, 1839. *SummaBrasiliensis Geologiae*, Fundação Gctúlio Vargas, ano II, 1 (4): 1-14, 7 est.. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1956 – On two mounted skeletons of *Megalocnus rodens. Journ. Mammal., 37* (3): 423-427.

PAULA COUTO, C. de – 1956 – Mamíferos fósseis do Cenozoico da Amazônia. *Cons. Nac. Pesq., Boi.* Nº 3: 121 pp., 15 figs., 16 est.. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1957 – Sobre um gliptodonte do Brasil. *Div. Geol. Miner., D.NE.M., Boi.* Nº 165: 1-37, 30 figs.. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1959 – Uma pequena preguiça terrícola de São Paulo. *Anais Acad. Bras. Ci., 31* (1): 91-107, 10 figs.. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1960 – Uma Preguiça terrícola da região do Alto Amazonas, Colômbia. *Boi. Mus. Nac.*, n. s., Geol., Nº 31: 9 pp., 4 figs.. Rio de Janeiro.

REINHARDT, J. – 1878 – Kaempedovcndyr-Slaegten *Coelodon. Vidensk. Selsk. Skr. Raekke, Naturvidensk., Mathem. Afhandl., 12* (3): 257-349, est. I-V. Copenhague.

SABAN, R. – 1958 – Palaenodonta. *In* "Traité de Paléontologie", dir. de J. Piveteau, *VI* (2): 522-533, Masson & Cie., ed.. Paris.

SCOTT, W. B. – 1903 – Mammalia of the Santa Cruz beds. II. Glyptodontia and Gravigrada. *Reports Princeton Univ. Exp. Patagonia*, 1896-1899, *V:* 115-161.

SCOTT, W. B. – 1937 – *A history of land mammals in the Western Hemisphere*. 2ª edição. XIV + 786 pp., ilust.. The MacMillan Co., ed., New York.

SIMPSON, G. G. – 1931 – *Metacheiromys* and the relationships of the Edentata. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 59:* 419-503.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 85:* XVI + 350 pp.. New York.

SIMPSON, G. G. – 1947 – A Miocene glyptodon from Venezuela. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 1368: 1-10. New York.

SIMPSON, G. G. – 1959 – A new middle Eocene edentate from Wyoming. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 1950: 8 pp., 1 fig.. New York.

SINCLAIR, W. J. – 1905 – New Mammalia from the Quatcrnary caves of Califórnia. *Univ. Calif. Publ., Buli. Dept. Geol., 4* : 145-161, est. 19-23. Berkeley.

STOCK, C. – 1913 – *Nothrotherium* and *Megalonyx* from the Pleistocene of Southern Califórnia. *Univ. Califórnia Publ., Dep. Geol, Buli,* 7 (17): 341-358. Berkeley.

STOCK C. – 1917 – Recent studies on the skull and dentition of *Nothrotherium* from Rancho La Brea. *Ibidem, 10* (10): 137-164, 8 figs.. Berkeley.

STOCK, C. – 1925 – Cenozoic Gravigrade Edentates of Western North America. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* Nº 331: IX + 206 pp., 47 est.. Washington.

STOCK, C. – 1942 – A ground sloth in Alaska. *Science, 95:* 552-553.

STOCK, C. & H. G. RICHARDS – 1949 – *A Megalonyx* tooth from the Northwest Territories, Canada. *Ibidem, 110* 12870): 709-710.

TROUESSART, E. L. – 1897-1905 – Catalogue mammalium tam viventium quam fossilium. Nova editio (prima completa). Berlin, R. Friedländer und Sohn. Pt. 1 – 6: pp – 1 – 1969. Suplement, pts. 1-4: pp., 1-929.

WILSON, R. W. – 1942 – Preliminary study of the fauna of Rampart Cave, Arizona. *Contrib. Paleont. Carnegie Inst. Washington, Publ.* 530: 169-185, ilust..

WINGE, H. – 1915 – Jordfundne og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien. *E Museo Lundii*, 5 (2): 321 pp., 42 est.. Copenhague.

Capítulo XIII

Ordem Pholidota Weber, 1904

A esta ordem pertencem os atuais pangolins e seus afins, extintos. Seu crânio é alongado, cilindro-cônico, de rostro afilado ou curto e estreito, ligeiramente truncado anteriormente; órbitas pequenas, de posição central em vista lateral; constrição pós-orbital fraca; arcada zigomática fraca e retilínea, sem apófise pós-orbitária, ou atrofiada e amplamente interrompida; lacrimal presente ou ausente, às vezes fundido com a maxila; região occipital larga. Mandíbula delgada, um tanto retilínea e alongada, com amplas apófise coronóide e angular, ou vareti-forme e com tais apófises pouco perceptíveis. Pescoço curto; cauda longa e móvel, preênsil ou não. Clavícula muito delgada ou ausente. Sacro não soldado aos ílios. Membros locomotores robustos, com úmero do tipo próprio aos fossadores, com ou sem forame entepicondilóide. Patas plantígradas ou subdigitígradas e pentadáctilas, com os dedos bem desenvolvidos e apropriados a cavar; as falanges terminais são lateralmente comprimidas, como as dos tatus, ou bífidas, cobertas por unhas aceradas e fortes, de tamanho moderado. Os dentes, quando presentes, são degenerados, em conjunto quase homodonte, simples, em forma de cavilha, de tamanho progressivamente reduzido, dos anteriores para os posteriores, sem esmalte (parcialmente conservados nas formas prjmitivas), pouco numerosos, os caninos relativamente bem desenvolvidos, fortes e cortantes, de oclusão normal. Quadrúpedes de tamanho pequeno. Corpo coberto por escamas córneas, imbricadas, pelo menos nas formas recentes.

A história paleontológica da ordem pode ser seguida, retroativamente, até o Paleoceno da América do Norte. Os manídeos são conhecidos desde o Oligoceno inferior, tanto na América do Norte como na Europa. Os paleanodontes, tidos agora, com muita probabilidade, como o grupo inicial da ordem, principalmente no que se refere aos Metacheiromyidae, conhecidos desde o Paleoceno, parecem ser de origem muito remota, talvez de tronco proto-insectívoro do fim da era Mesozoica (talvez também originário dos Edentata).

Família Metacheiromyidae Wortman, 1903. Crânio grande, rostro curto, pré-maxilas pequenas, dentes posteriores aos caninos pouco numerosos ou ausentes, talvez substituídos por placas córneas. Esqueleto de tipo primitivo, adaptado a hábitos parcialmente fossadores. Vértebras de tipo normal, primitivo, quatro sacras. Os ossos dos membros locomotores são praticamente idênticos, por sua morfologia, áos dos manídeos e muito semelhantes também aos dos tatus. O úmero, por exemplo, é de morfologia muito similar ao dos edentados, como os

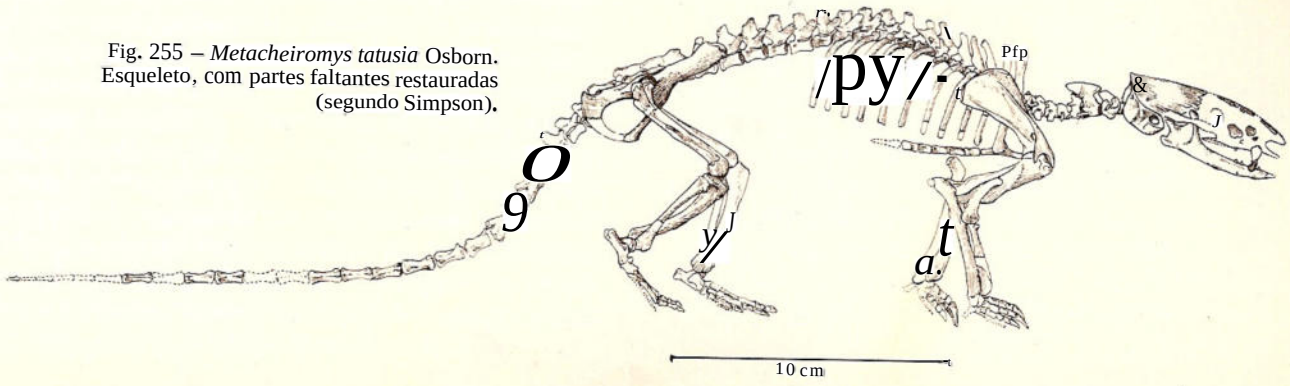
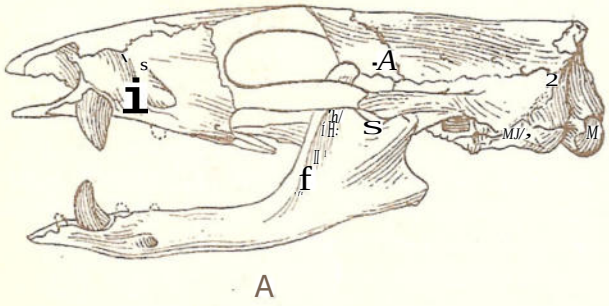


Fig. 255 – *Metacheiromys tatusia* Osborn. Esqueleto, com partes faltantes restauradas (segundo Simpson).

tatus e rnegaterióides; sua crista delto-peitoral é, porém, mais alongada distalmente, como nos manídeos. A família é presente no Paleoceno superior e no Eoceno inferior e médio dos Estados Unidos.

Dois gêneros, ambos extintos: *Palaeanodon* Matthew, 1918, do Paleoceno superior e Eoceno inferior de Wyoming e Novo México, Estados Unidos, e *Metacheiromys* Wortman, 1903, do Eoceno médio de Wyoming, o ultimo dos quais conhecido por seu esqueleto quase completo *(M. dasypus, M. tatusia* Osborn). A grande redução dentária, mostrada por estes gêneros (apenas os caninos são praticamente funcionais em *Metacheiromys)*, e a ausência de articulação vertebral do tipo xenartra foram sempre argumentos negativos dos que duvidavam de suas afinidades próximas com os dasipodídeos (Figs. 255 e 256, 257-C).

Família Epoicoitheriidae Simpson, 1927. As espécies ligadas a esta família são de tamanho muito pequeno, pertencendo a quatro gêneros bem definidos: *Pentapassalus* Gazin, 1952 *(P. pearcei* Gazin, fundada num crânio e



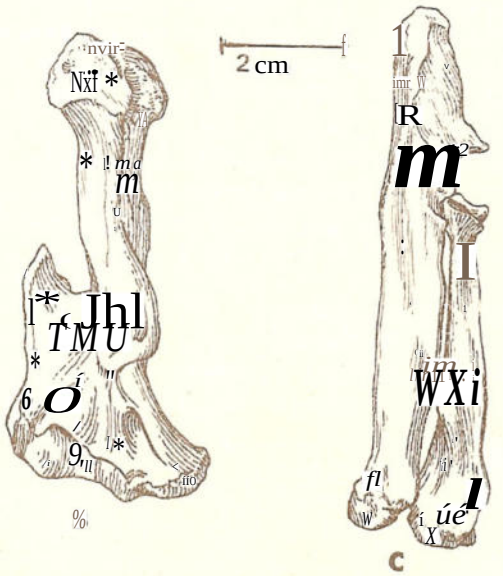


Fig. 256 – *Metacheiromys dasypus* Osborn. A, crânio e mandíbula, de perfil. *E*, úmero direito, visto de frente. *C*, rádio e ulna, vistos do lado externo (segundo Simpson).

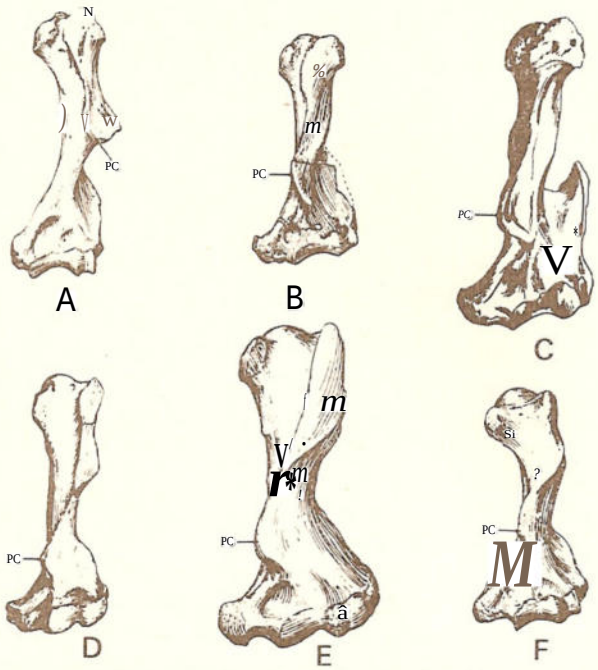


Fig. 257 – Vistas anteriores de úmeros de edentados e folidotos, em comparação. *A*, *Dasypus novemcinctus*. *B*, *Palaenodon woodi*. *C*, *Metacheiromys dasypus*. *D*, *Necromanis quercyi*. *E*, *Teotomanis franconica*. *F*, *Manis aurita*. *PC*, crista peitoral. Escalas diversas (de Emry).

parte do esqueleto pós-craniano), do Eoceno inferior (camadas de Wasatch da Formação Knight, noroeste da bacia do Green River, Wyoming), *Tetrapassalus* Simpson, 1959 *(T. proius* West, conhecida por um ramo mandibular com o último dente preservado, da base do Eoceno médio – Formação Bridge, sul da bacia do Green River, Wyoming, e *T. mokennai* Simpson, tipo, fundada num ramo mandibular incompleto, do Eoceno médio da mesma região), *Epoicotherivm* Simpson, 1927, com a espécie *E. unicum* (Douglas), baseada num crânio com o último dente esquerdo preservado, do Oligoceno inferior de Montana, e *Xenocranium* Colbert, 1942, conhecido por um crânio quase completo, com sua mandíbula, do Oligoceno médio de Wyoming (Fig. 258).

O crânio destes gêneros, curto e piriforme, de rostro deprimido verticalmente e um tanto curto e largo, arcada zigomática delgada, fraca crista sagital, bulas timpânicas volumosas e fechadas, etc., assemelha-se muito ao dos insectívoros Chrysochloridae, particularmente ao da "toupeira" dourada do Cabo (*Chrysochloris*), recente, de modo que se pode atribuir aos mamíferos deste grupo hábitos fossórios. Os alvéolos dentários são de forma circular e de diâmetro decrescente do primeiro para o último, correspondendo a uma só raiz (em *Chrysochloris* os alvéolos são de contorno subtriangular, correspondendo a três raízes). Os dentes *(Xenocranium)* são cilíndricos, unirradiculados, desprovidos de esmalte e cimento, em forma de cavilha, semelhantes aos dos Xenarthra

recentes, sendo o primeiro mais desenvolvido que os posteriores, que não são diferenciados entre si. Os superiores são em número de cinco (*Epoicotherium*) ou quatro (*Xenocranium*), sendo os inferiores em número de seis (*Xenocranium*) (Fig. 258).

Dois outros gêneros, *Cryptoiyctes* Reed, 1954, do Oligoceno inferior de Montana, e *Arctoryctes* Matthew, 1907, do Oligoceno médio e superior e do Mioceno inferior do Colorado e Dakota, ambos conhecidos apenas por seus úmeros muito especializados, largos e atarracados como os da toupeira (*Taipa*), de tipo próprio dos fossadores, são de afinidades ainda não bem definidas.

Segundo Simpson (1959), *Tubulodon* Jepsen, 1932, do Eoceno inferior da América do Norte, tido duvidosamente como um Tubulidentata (vide capítulo XX), talvez seja também membro desta família, no que é corroborado por Emry (1970).

Restos de outros possíveis folidotos extintos, de gêneros indeterminados, procedem do Eoceno inferior da Formação Golden Valley, North Dakota centro-oriental (Metacheiromyidae, talvez *Palaeanodon* sp., segundo West, 1973), e do Eoceno médio tardio da Formação Bridger, nordeste da bacia do Green River, Wyoming (vértebras cervicais fundidas, segundo Robinson, 1963) (Fig. 257-5).

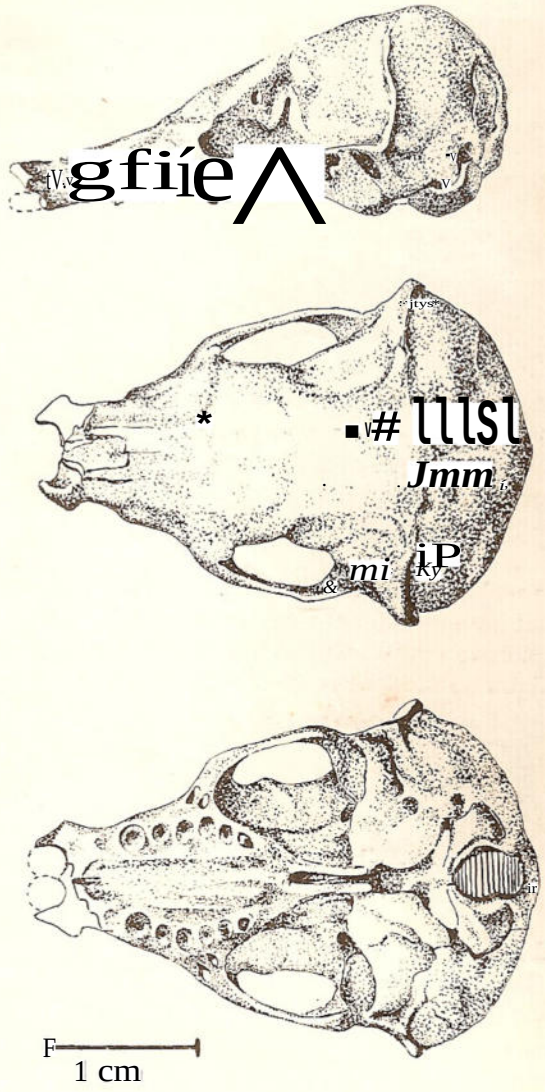
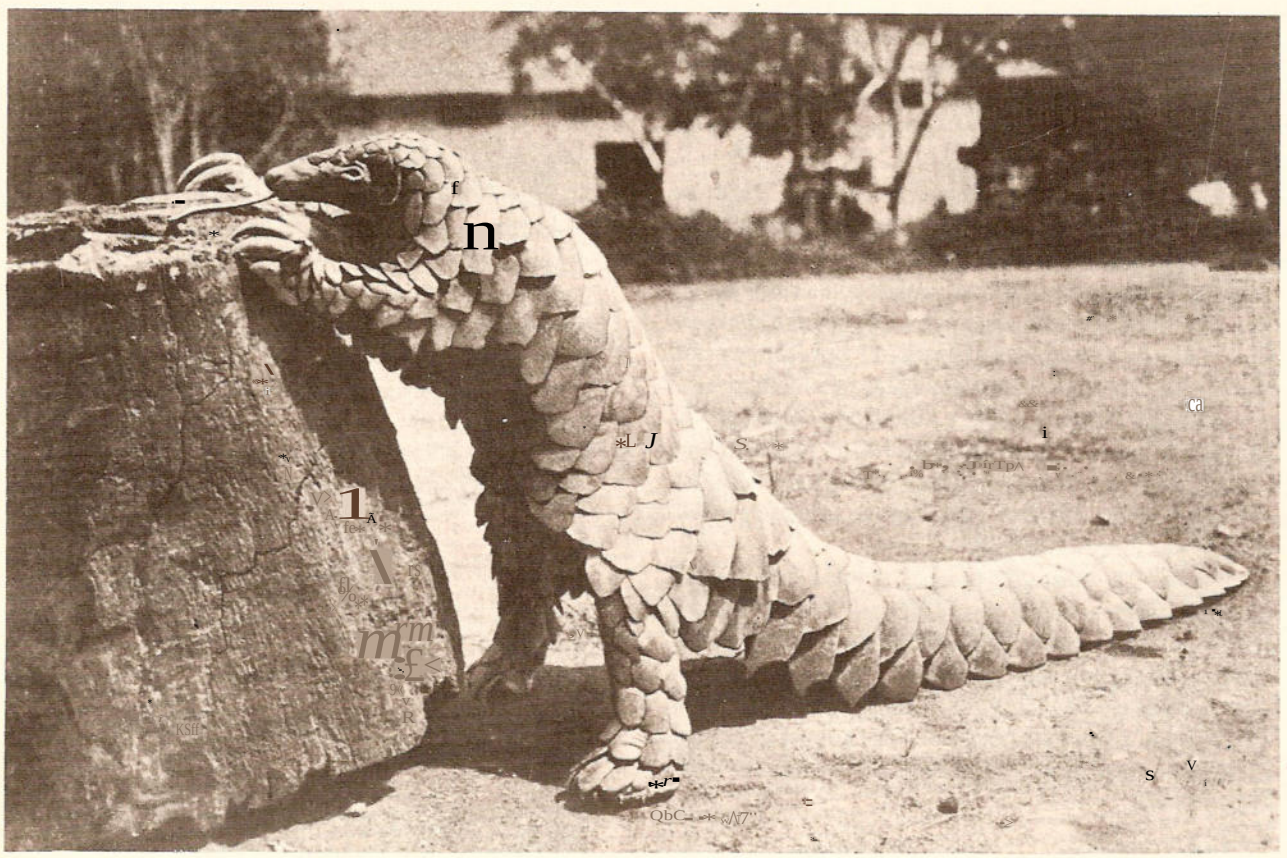


Fig. 258 – *Epoicotherium unicum* Douglas, do Oligoceno inferior de Montana, Estados Unidos. Crânio, visto de perfil (em cima), em norma dorsal (no meio) e em norma ventral (embaixo) (segundo Scott & Jepsen).

Família Manidae Gray, 1821. A esta família pertencem os atuais pangolins afro-asiáticos e seus mais próximos afins extintos, conhecidos por seus restos fósseis, descobertos na Europa e América do Norte.

Necromanis (Fig. 257-D) e *Leptomanis*, ambos de Filhol, 1894, têm por tipo as espécies *N. quercyi*, Filhol baseada num úmero do Oligoceno (fosforitos de Quercy, Bach, França) e *L. edwardsi* Filhol, fundada sobre um teto de crânio, com os ossos nasais presentes, também dos fosforitos de Quercy, em Larnagol, França. O úmero de Bach apresenta a morfologia típica do grupo, com a crista delto-peitoral prolongada em alongada crista peitoral, formando o conjunto uma figura de aspecto espiralado, em volta da diáfise (também notável no úmero dos edentados, principalmente dos tatus e megatherióides, embora nestes a crista delto-peitoral, mais ou menos saliente, não se alongue além da metade proximal da diáfise ou, pelo menos, nunca chegue a atingir as proximidades da epífise distai do osso, como acontece nos manídeos). O perfil da tróclea, no fóssil, é convexo, como em *Manis tetradactyla*, diferentemente do que se vê em *M. pentadactyla* e *M. javanica*, em que tal perfil é côncavo. O teto craniano, incluindo os nasais, de Lanargol assemelha-se mais, de fato, à parte respectiva do crânio dos manídeos do que à de qualquer outro mamífero conhecido, mas seu estado fragmentário impede determinação mais exata, eipbora outros restos indubitáveis de manídeos procedam de depósitos semelhantes, da mesma idade e da mesma área.

Um úmero, rádio e ulna, associados, procedentes de um enchimento de fenda em Solenhofen, Alemanha, atribuível provavelmente ao Burdigalianense (Mioceno), e identificados primeiramente por Quenstedt (1885) como de uma lontra (*Lutra franconica* Quenstedt), foram posteriormente classificados como de um manídeo, assim como a extremidade distai de um úmero, um fémur partido, um calcâneo e três metapodiais, também procedentes de Solenhofen, que Schlosser (1904) atribuíra a *Lutra franconica* Quenstedt, mas considerando-a como um Edentata, embora sem lhe modificar o nome



genérico. Um ano depois, Ameghino (1905), estudando em Paris tais restos, em conjunto com outro material não associado, procedente do Mioceno de Mont-Ceindre, proximidades de Lyon, França, reconheceu neles um manídeo de gênero extinto (*Tentomanis* Ameghino), de modo que o nome específico passou a ser *T. franconica* (Quenstedt) (Fig. 257-*E*). O úmero que Schlosser atribuíra à mesma espécie, sob o nome de *Lutra franconica* Quenstedt, foi então erigido por Ameghino em tipo de uma nova espécie, *Teutomanis quenstedti* Ameghino (1906).

Os outros restos fósseis que Schlosser examinara, em conjunto com o mesmo úmero (vide acima), foram classificados por Ameghino como *Galliaetatus schlosseri* Ameghino, com que ele próprio batizara um metapodial de Mont-Ceindre, na errónea suposição de que pertencesse a um tatu. Mas tanto o úmero tipo de *Teutomanis quenstedti* Ameghino, como o fémur, calcâneo e metapodial referidos a *Galliaetatus schlosseri* Ameghino foram atribuídos por Schlosser (1907) a um só indivíduo, tendo os metapodiais, que Ameghino classificara como metapodiais, sido identificados por Schlosser como metacarpais. Com isto, *Galliaetatus schlosseri* Ameghino passou, automaticamente, a sinónimo de *Teutomanis quenstedti* Ameghino. Em sua contestação, Ameghino estranhou a associação feita por Schlossei, entre o que ele classificara como um manídeo, por um lado, e como um dasipodídeo, por outro, sem que tal controvérsia, em que Schlosser estava com a razão, tivesse chegado então a uma solução. Ambos os autores em apreço estavam, porém, de acordo ao considerarem os metapodiais de Mont-Ceindre e Solenhofen como de uma mesma espécie animal. De toda esta confusão taxinômica emerge *Teutomanis franconica* (Quenstedt) como o nome válido para o animal extinto, a que pertencem tais restos fósseis, certamente um manídeo não edentado (Fig. 257-*Ls*).

Posteriormente, outros restos fósseis de manídeos foram descobertos no Terciário da Alemanha, França e Hungria, pelo menos, segundo comunicações feitas por Dehm (1937), Helbing (1938), Guth (1958) e Viret (1951) e atribuídos a *Teutomanis franconica* ou a pangolins, propriamente ditos.

Na América do Norte, foi recentemente descoberto um manídeo extinto do Oligoceno (*Patriomanis americanus* Emry), portador de características comuns como os dos fósseis do Terciário europeu e de características adicionais, peculiares. Esta espécie baseia-se num crânio, diversas vértebras, partes de um úmero esquerdo e diversas outras partes esqueletais de um só indivíduo, procedentes do Oligoceno inferior (Chadronianense) do con-

dado de Natrom, Wyoming. Apresenta estreitas semelhanças com *Manis* (Emry, 1970).

O genêro *Manis* Linnaeus, 1758, recente na África tropical (*M. gigantea* e *M. tetradactyla* que coexistem na região ocidental e central, *QM. temminckii* habitante das partes meridional e oriental do mesmo continente) e na Ásia meridional (*M. pentadactyla* da Índia e Ceilão, *M. javanica* da Ásia de sudeste, Borneo e Java, e *M. aurita* distribuída na região que compreende Burma, China meridional, Formosa e Hainan), teve uma espécie extinta identificada no Pleistoceno inferior (Vilafranquianense) da Hungria (*Manis hungarica* Kormos, 1934). Pangolins foram presentes também na Ásia, durante o Pleistoceno. Entre eles, *Manis paleojavanica* Dubois, 1908, espécie extinta do Pleistoceno de Java, maior que qualquer das espécies modernas, é o pangolim fóssil melhor conhecido. A espécie atual, *M. javanica* foi identificada sobre restos fósseis, associados com os daquela grande espécie extinta (Figs. *251-F e* 259).

Não há, pois, dúvida de que manídeos viveram na Europa e América do Norte durante o período Terciário ou, pelo menos, em certas épocas do mesmo período (Oligoceno e Mioceno, pelo menos jia Europa; Oligoceno, pelo menos, na América do Norte), assim como na Eurásia, em geral, durante o Pleistoceno, quando o gênero *Manis* já era presente na fauna asiática, pelo menos.

BIBLIOGRAFIA

DEHM, R. – 1937 – Neue Tertiäre Spaltenfiillungen im süidlichen Frankischen Jura (Vorlänfige Mitteilung). *Centrabl. Min. Geol. Palaeont* Abt. B: 349-369.

DUBOIS, E. – 1908 – Eenige von Nederlandschen kant verkregen intkomnten met betrekling tot de kennis der Kendeng – Fauna (Fauna van Trinil). *Tijdschr. K. Nederlandsch Aardr. Genootsch* ser. 2, *24:* 449-458.

DUBOIS, E. – 1926 – *Manis palaeojavanica* the giant pangolin of the Kandang Fauna. *Proc. Akad. Wet. Amsterdam* XXXV: 949-958, ilust..

EMRY, R. J. – 1970 – A North American Oligocene Pangolin and other additions to the Pholidota. *Buli Amer. Mus. Nat. Hist. 142* (6): 455-510, figs. 1-32.

GAZIN, C. L. – 1952 – The lower Eocene Knight Formation of Western Wyoming and its Mammalian Faunas. *Smithson. Miscel. Coll. 117* (8): 1-82.

GUTH, C. – 1958 – Pholidota. *In* "Traité de Paléontologie", dir. J. Piveteau, *VI* (2): 641-647, figs. 1-8 Masson & Cie., ed., Paris.

HELBING, H. – 1938 – Nachweis manisartiger Säugetiere im stratifizierten europäischen Oligocaen. *Eclog. Geol Helvetiae 31* 296-303, 4 figs..

KORMOS, T. – 1934 – *Manis hungarica* n. sp., das erste Schuppentier aus dem europaischen Oberpliozan. *Folia zoologica et hydrobiológica VI* (1): 87-94, 14 figs..

QUENSTEDT, F. A. – 1885 – *Handbuch der Petrefaktenkundes* 4a. ed., 2 vols. Tübingen. Verlag der H. Lauppaschen Buckhandlung, 1239 pp., 443 figs. 100 est.

ROBINSON, P. 1963 – Fused cervical vertebrae from the Bridger Formation (Eocene) of Wyoming. *Univ. Colorado Studies in Geol 1:* 6-9.

SCHLOSSER, M. 1904 – Notizen iiber einige Saugethierfaunen aus dem Miocan von Wurtemberg und Bayern. *Neues Jahrb, Beil – Bd 19:* 485-502, est. 26.

SCHLOSSER, M. 1907 – Review of Ameghino. *Ibidem* pt. 1: 462-466

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli Amer. Mus. Nat. Hist 85:* XVI + 350 pp..

SIMPSON, G. G. – A new middle Eocene edentate from Wyoming. Amer. *MusNovit* 1960: 1-18.

VIRET, J. – 1951 – Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de la Grive- Saind-Alban (Isère). Prémière partie: Chiroptères, carnivores, édentés, pholidotes. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* n 3: 3-104, 23 figs., 4 est..

WEST, R. M. – 1973 – An early middle Eocene Epoicothcriid (Mammalia) from southwestern Wyoming *J. Paleont 47* (5): 929-931.

WEST, R. M. – 1973 – New records of fóssil mammals from the early Eocene Golden Valley Formation, North Dakota. *J. Mammal 54* (3): 749-750.

Capítulo XIV

Ordem Rodentia Bowdich, 1821

Hábitos terrícolas e fossadores, raramente arborícolas ou semi-aquáticos. Dentes permanentes, de crescimento contínuo nas formas mais especializadas, em número de 22 no máximo, sendo os caninos sempre ausentes. São, com raras exceções (algumas formas fósseis, castores, capivaras), animais de tamanho geralmente pequeno ou médio, escavadores, de regime quase exclusivamente vegetariano (frutos, grãos, raízes, folhas), raramente onívoros, como os ratos e "hamsters". Incisivos em número de 2/1. Pré-molares (2/1 a 0/0) quando presentes, separados dos incisivos por longo diastema. Cabeça e focinho geralmente alongados. Órbitas em franca comunicação com as fossas temporais; canal suborbitário alargado, dando passagem a parte do músculo masseter. Membros locomotores mais comumente providos de garras, e excepcionalmente, de unhas, semelhantes a cascos; plantígrados ou semiplantígrados (Figs. 260 e 261).

Alguns roedores acumulam grãos nas luras, aprovisionando para o inverno. Em geral são animais prejudiciais, noturnos, desconfiados, tímidos, industriosos e defendem-se de seus inimigos tanto pela prudência como pela astúcia e agilidade.

Desta ordem participam sete subordens, a saber: Protogomorpha, Sciuromorpha, Theridomyomorpha, Castorimorpha, Myomorpha, Caviomorpha, Hystricomorpha e Bathyergomorpha (vide Wood, 1955, 1958; Wood & Patterson 1959).

Subordem PROTOGOMORPHA Schaub, 1953

Formas relativamente primitivas. Canal suborbitário razoavelmente grande e circular, sem relação com o músculo masseter cuja inserção anterior limita-se ao bordo ventral do arco zigomático. Dentes: 1/1 I, 0/0 C, 2/1 P, 3/3 M (nos Mylagaulidae: 1/1 P); molariformes buno- ou lofodontes, mas sem mesolofo ou mesolofido.

Os roedores desta subordem provavelmente foram o ponto de partida de todos os demais membros da ordem.

Superfamília Ischyromyoidea Wood, 1937. Formas basicamente primitivas. Molariformes superiores tri- ou tetratuberculados, às Vezes lofodontes, sem cristas ântero-posteriores.

Descobertas recentes demonstram que houve considerável diversidade em estrutura dentária e em hábitos, entre os roedores deste grupo, que representam a principal radiação da ordem no Eoceno norte-americano. Eles já estavam em vias de desaparecimento no começo do Oligoceno, tendo sobrevivido até o Miocenn somente na África, ao que parece.

Família Paramyidae Miller & Gidley, 1918. Arco zigomático e estrutura dentária de aspecto primitivo. Canal suborbitário geralmente pequeno e não muito acima do nível do palato. Arco zigomático pesado, inserindo-se

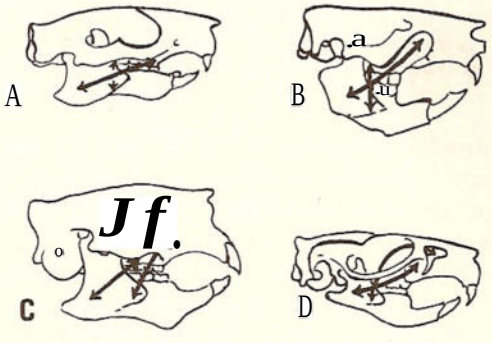


Fig. 260 – Desenhos esquemáticos de quatro tipos zigomassetéricos nos roedores, mostrando o percurso das porções lateral e mesial do músculo masseter (flechas). *A*, tipo protogomorfo. *B*, tipo ciuromorfo. *C*, tipo histricomorfo. *D*, tipo miomorfo (modificado de Romer, segundo A. E. Wood).

o masseter no bordo ventral da raiz maxilar do zigoma. Mandíbula maciça, de coronóide e apófise angular amplos. Bula timpânica geralmente não coossificada com o crânio. Dentes molariformes bunodontes, mas com tendência para a lofodontia, nas formas mais avançadas, sendo os superiores basicamente trituberculados.

Esta família, de origem ainda desconhecida, que Wood considera ancestral de todos os outros grupos da ordem, distribui-se do Paleoceno superior ao Oligoceno médio ou superior, tendo sido melhor representada no Eoceno médio e superior da América do Norte.

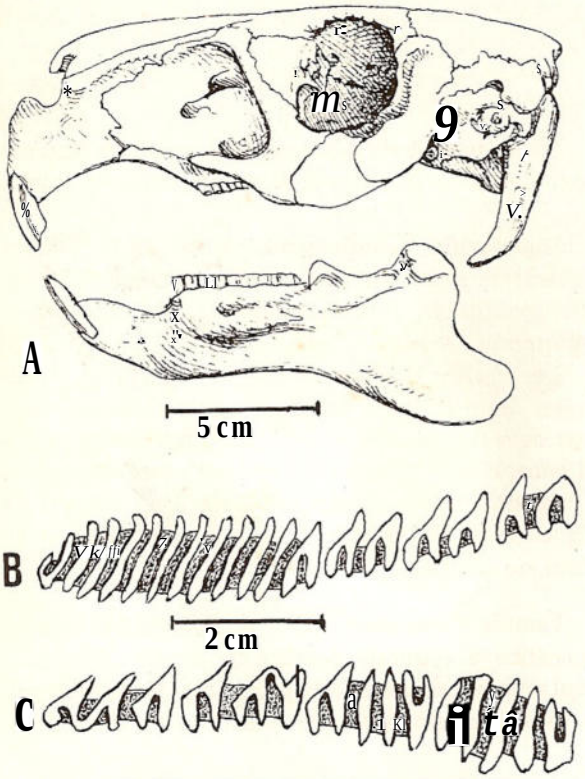


Fig. 261 – *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus), a vulgar capivara sul-americana, moderna. Em cima: Crânio e mandíbula, de perfil. No centro: último pré-molar e molares superiores, esquerdos; embaixo: idem inferiores, direitos

Subfamília Paramyinae Simpson, 1945. Os paramiídeos desta subfamília são relativamente primitivos, com grande percentagem de caracteres arcaicos. Dentes molariformes ainda de aspecto tubérculo-setorial, mas com ausência de paracônido e com cristas acessórias pouco ou muito desenvolvidas. Bula timpânica não ossificada com o crânio. Masseter de inserção limitada ao bordo ventral do arco zigomático. Tamanho médio. Paleoceno superior ao Eoceno superior, na América do Norte, e Eoceno inferior da Europa ocidental.

Ao gênero tipo e mais antigo, *Paramys* Leidy, 1871, atribuem-se diversas espécies (*P. delicatus* Leidy devia assemelhar-se a um rato, segundo Wood, não a um esquilo, como a reconstituiu Matthew). Distribuem-se do Paleoceno superior ao Eoceno médio da América do Norte ocidental, tendo sido algumas assinaladas no Eoceno inferior da Bélgica e França. Tamanho médio.

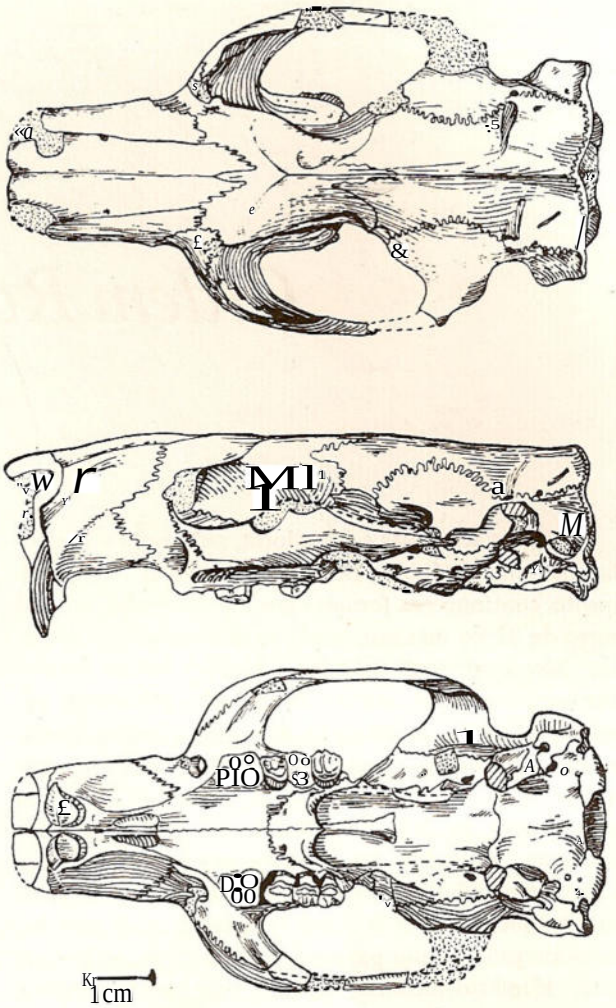


Fig. 262 – *Paramys delicatus* Leidy, crânio, visto de cima, de perfil e de baixo, com a parte anterior dos nasais restaurada. Eoceno (Bridger) dos Estados Unidos (segundo Wood).

O gênero *Paramys é* o mais abundante dos roedores do Eoceno, sendo representado por diversos crânios quase completos. Grande número de espécies, antes a ele atribuídas, são agora classificadas em outros gêneros da mesma família (Fig. 262).

Os outros gêneros do grupo são *Leptotomus* Matthew, 1910, a que pertencem espécies de grande tamanho [*L. leptodus* (Cope) e outras], do Eoceno norte-americano, *Thisbemys* Wood, 1959, um dos membros mais abundantemente representados da família, cujas espécies (*T. corrugatus* Wood e outras) se caracterizam principalmente por seus dentes fortemente corrugados, caracterís-

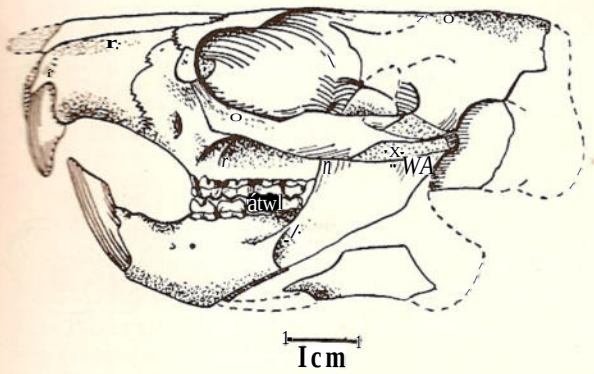


Fig. 263 – *Thisbemys corrugatus* Wood. Crânio e mandíbula, vista lateral. Eoceno superior de Wyoming (segundo Wood).

ricas do Eoceno superior de Wyoming e Utah (Fig. 263), *Microparamys* Wood, 1959, de tamanho muito reduzido, do Eoceno superior de Wyoming, e *Uriscus* Wood, 1962, cuja espécie única (*U. califomicus* Wood), de pequeno tamanho com estrutura dentária semelhante à dos Sciuridae é da base do Eoceno superior da Califórnia.

Subfamília Reithroparamyinae Wood, 1955. Paramiideos de tamanho médio com dentes molariformes relativamente simples. Bula timpânica ossificada ou não. Eoceno da região ocidental da América do Norte.

O gênero principal é *Reithroparamys* Matthew, 1920 [*R. delicatissimus* (Leidy), etc.], cujos molares superiores são progressivamente bilofodontes, com cíngulos anterior e posterior relativamente baixos e metacônulo com tendência a duplicar-se. Bula timpânica ossificada. Sínfise mandibular em forma de vírgula. Eoceno inferior ao Eoceno superior do oeste norte-americano (Figs. 264 e 265).

FranimysWood, 1962 (*F. amherstensis* Wood e outra espécie) é de focinho curto; seus nasais e suas prémaxilas estendem-se muito para trás. Bula timpânica grande não ossificada com o crânio. Membros locomotores posteriores longos. Pré-molares superiores e inferiores de estrutura primitiva, sendo provável que o gênero seja o mais primitivo da ordem. Eoceno inferior de Wyoming e Novo México.

O gênero *Rapamys* Wilson, 1940, pouco conhecido, parece ter constituído, importante estágio na evolução do grupo. Em seu crânio, o canal infraorbitário parece ter sido bem mais desenvolvido que nos demais paramiideos, tendo o masseter aparentemente aumentado seu significado funcional. A espécie *R. fricki* Wilson é do Eoceno superior da Califórnia e Oligoceno inferior de Wyoming.

Tapomys Wood, 1962 [*T. tapensis* (Wilson)] é um gênero de paramiídeos grandes, mas relativamente primitivos, do Eoceno superior da Califórnia.

Subfamília Microparamyinae Wood, 1955. Minúsculos paramiídeos, de molariformes complexos ou mesmo muito complexos, característicos do Eoceno do oeste norte-americano e do Eoceno inferior da Europa. Tiveram larga distribuição geográfica, mas, presumivelmente por seu pequeno tamanho, são escassamente conhecidos.

Esta subfamília parece ter tido importante papel na filogenia dos roedores. Seus gêneros conhecidos são *Microparamys* Wood, 1959, do Eoceno norte-americano e Eoceno inferior da Bélgica e da França [*M. minutus* (Wilson), *M. nanus* (Teilhard), etc.], *Lophiparamys* Wood, 1962, restrito ao Eoceno inferior do oeste dos Estados Unidos [*L. murinus* (Matthew)], com molariformes de estrutura muito complexa, e *Decticadapis* Lemoine, 1883, exclusivo do Eoceno inferior da França (*D. sciuroides* Lemoine).

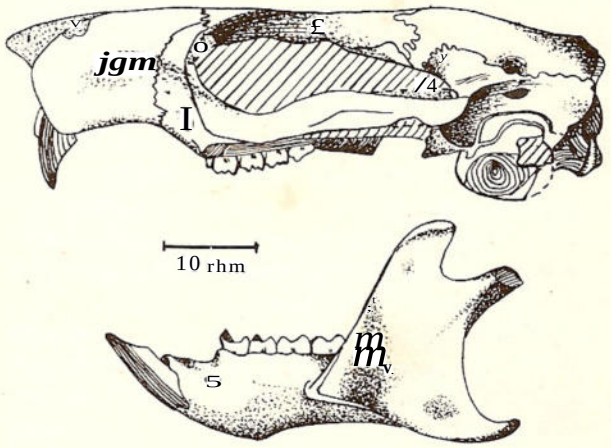


Fig. 264 – *Reithroparamys delicatissimus* (Leidy). Crânio e mandíbula, de perfil. Eoceno superior (Bridger) dos Estados Unidos (segundo Wood).

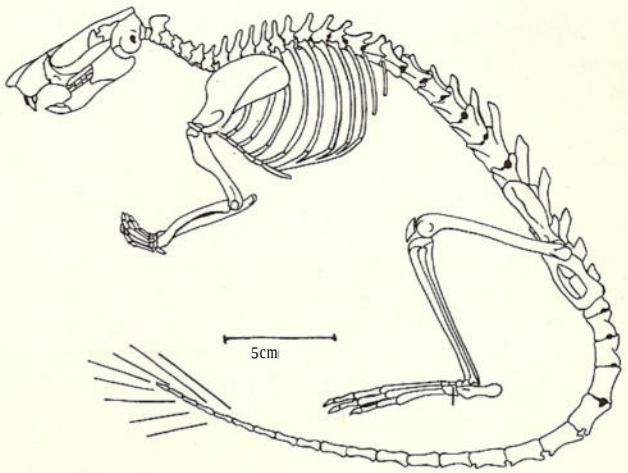


Fig. 265 – *Reithroparamys* Matthew. Restauração do esqueleto, baseada em material fóssil de *R. delicatissimus* (Leidy) e *R. huerfanensis* Wood (segundo Wood).

Subfamília Manistshinae Wood, 1955. Inclui os maiores e mais robustos de todos os paramiídeos, providos de crânio maciço, com bula timpânica coossificada. Mandíbula maciça, com longa sínfise em forma de vírgula. Membros locomotores e patas fortes, sem especialização pronunciada, talvez incipientemente digitígrados. Cúspides dentárias largas e arredondadas. Molariformes inferiores largos e maciços, com diâmetro transversal preponderante. Eoceno inferior ao Oligoceno médio da América do Norte; Eoceno médio e superior da Europa.

Não há evidência de que os roedores desta subfamília tenham dado origem a qualquer outro dos grupos conhecidos, embora a hipótese de que os castores tenham derivado deles seja de se considerar.

O gênero mais antigo é *Pseudotomas* Cope, 1872, cujas espécies (*P. hians* Cope e outras), de focinho curto, processo sinfisiário proeminente, são do Eoceno inferior e médio de Wyoming e Colorado. Segue-se-lhe *Ischyrotomus* Matthew, 1910, de grande tamanho, bula timpânica ossificada, mas separado do crânio, processo pós-orbital relativamente forte, processo sinfisiário mandibular proeminente, focinho moderadamente alongado, zigoma maciço. Suas espécies (*I. petersoni* Matthew e outras) são do Eoceno superior de Wyoming, Utah e Califórnia.

O único gênero europeu, conhecido, é *Plesiarctomys* Bravard, 1850, cujas espécies, entre as quais *P. gervaisii* Bravard, caracterizam o Eoceno médio da Suíça e o Eoceno superior da França.

Manitsha Simpson, 1941, no Oligoceno médio de Dacota do Sul, encerra a série de gêneros conhecidos. É o maior dos paramiídeos conhecidos, atingindo sua espécie única (*M. tanka* Simpson) a metade do tamanho dum castor, com dentes, crânio e mandíbula pouco diferentes dos de *Ischyrotomus*, embora maiores e mais maciços.

Subfamília Prosciurinae. Paramiídeos de tamanho pequeno ou médio, de afinidades um tanto problemáticas, característicos do Eoceno superior ao Oligoceno médio e talvez superior do oeste norte-americano, Oligoceno inferior da Mongólia e Oligoceno médio da Europa.

Mytonomys Wood, 1956, o maior dos membros desta subfamília, é do Eoceno superior e Oligoceno inferior de Utah [*M. robustus* (Peterson)] e do Eoceno superior da Califórnia [*M. burkei* (Wilson)].

Prosciurus Matthew, 1903, cujos molariformes são de estrutura transitória entre os tipos cuspidado e lofodonte, sendo os molares superiores trigonodontes, de cúspide póstero-interna rudimentar e os molares inferiores providos de ampla bacia central, é representado por três espécies, entre as quais *P. vetustus* Matthew, no Oligoceno inferior, médio e superior da América do Norte ocidental.

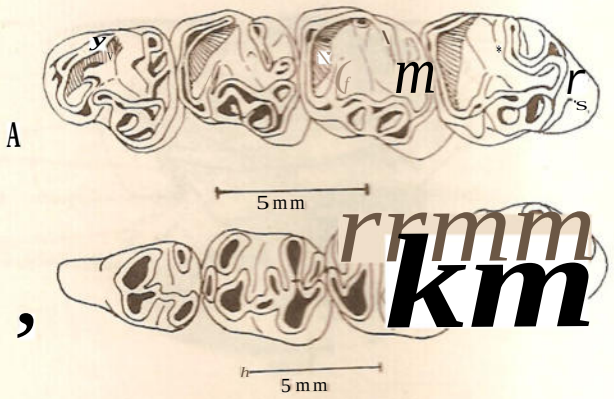


Fig. 266 – *A*, *Plesispermophilus angusridens* Filhol. Eoceno (fosforitos de Quercy) da França. M^1 – ? P_1 (segundo Stehlin & Schaub). *B*, *Sciuravus nitidus* (S. undans ?) Marsh. Eoceno (Bridger beds) dos Estados Unidos. M_3 – P_1 (segundo Schaub).

Cedromys Wilson, 1949, conhecido por duas espécies do Oligoceno inferior de Montana, *C. jeffersoni* (Douglass), e Oligoceno médio do Colorado, *C. wardi* Wilson, lembra particularmente os esquilos, por sua estrutura dentária, razão por que chegou a ser considerado como o gênero desta subfamília mais aproximado destes (Sciuridae), mas que parecem ter derivado de algum paramiino, como por exemplo, *Uriseus*.

Família Sciuravidae Miller & Gidley, 1918. Estrutura zigo-massetérica primitiva. Dentes braquiodontes; molariformes buno-tetralofodontes. Tamanho pequeno.

Os roedores desta família, restritos ao Eoceno, constituem um grupo muito interessante, e provavelmente, importante, que pode ter derivado de paramiídeos do Eoceno inferior. Começam com *Knightomys* Gazin, 1961, *Dawsonomys* Gazin, 1961, e *Sciuravus* Marsh, no Eoceno inferior. *Sciuravus* também presente no Eoceno médio e superior, é o tipo do grupo (Fig. 266). Outra forma do Eoceno inferior e médio, *Mysops* Leidy, 1871, tem os molares superiores trigonodontes. *Pauromys* Troxell, 1923, do Eoceno médio, é um dos gêneros mais interessantes da família apresentando muitas semelhanças com os Cricetidae, de cuja linha ancestral talvez tenha participado. *Tillomys* Marsh, 1872, e *Taxymys* Marsh, 1872, são do Eoceno médio; o primeiro deles talvez também presente no Eoceno inferior e o segundo, no Eoceno superior. *Floresomys* Fries, Hibbard & Dunkle, 1955, mais afim ao *Taxymys* do que com qualquer outro gênero, e com dentição que sugere a dos Heteromyidae, provavelmente é do Eoceno superior de Guanajuato, México. Afora estes gêneros, todos norte-americanos, conhecem-se ainda *Advenimus* Dawson, 1964, do Eoceno superior da Mongólia (*A. burkei* Daw-

son), com dentes braquiobunodòntes, duvidosamente atribuído a esta família, e *Tsinlingomys* Li, 1963, do Eoceno superior de Honan, China, conhecido por fragmentos maxilares, com dentes, como *Advenimus*.

Família Ischyromyidae, Alston, 1876. Encerra roedores do tamanho de *Sciuravus* ou maiores, de molariformes tetralofodontes, mas com cúspides ainda distinguíveis. Masseter às vezes inserido na face anterior do zigoma. Presumivelmente derivados de paramiídeos ou de ciuravídeos do Eoceno superior.

Dois gêneros norte-americanos: *Titanotheriomys* Matthew, 1910, de crânio achatado e largo, face curta e cristas temporais separadas, com a espécie *T. veterior* (Matthew), do Oligoceno inferior (Fig. 267), e *Ischyromys* Leidy, 1856, de crânio também achatado e largo, com canal suborbitário e zigoma primitivos, o último mais forte que no outro gênero, cristas temporais reunidas numa crista sagital e bula timpânica grande, do Oligoceno inferior e médio (Fig. 268).

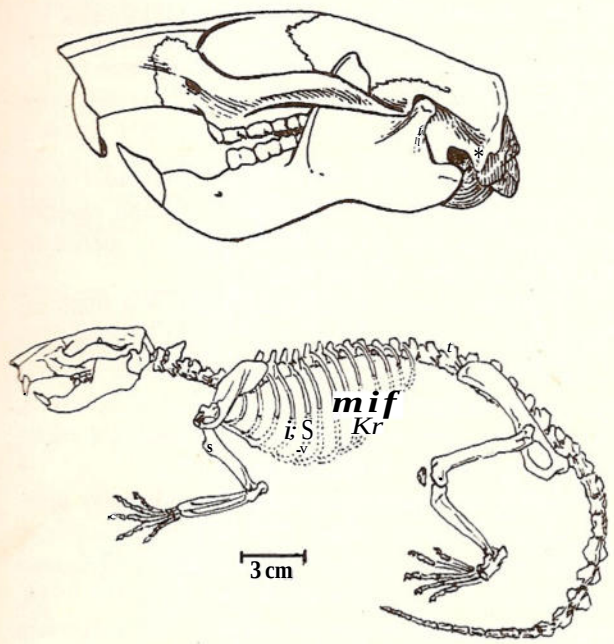


Fig. 267 – Em cima: *Titanotheriomys veterior* (Matthew). Crânio e mandíbula, de perfil, um tanto aumentados. Embaixo: *Ischyromys typus* Leidy. Esqueleto (segundo A.E. Wood).

Família Cylindrodontidae Miller & Gidley, 1918. Roedores fossadores, com dentes molariformes cilíndricos, de coroa alta, tetralofodontes, braquiodontes ou predominantemente hipsodontes. Inserção massetérica limitada ao bordo ventral do zigoma. Presumivelmente originados dos Sciuravidae. Eoceno superior ao Oligoceno superior da América do Norte e Oligoceno da Ásia.

Pareumys Peterson, 1919, com numerosas espécies, progressivamente mais hipsodontes, e *Presbymys* Wilson, 1949, são do Eoceno superior norte-americano. Seguem-se-lhes, no Oligoceno inferior do mesmo continente, *Cylindrodon* Douglass, 1902, com crânio de região cerebral larga e chata, bulas timpânicas grandes, mandíbula e rostro curtos e maciços, molariformes hipsodontes, *Pseudocylindrodon* Burke, 1935, de molariformes menos hipsodontes e incisivos muito maciços (Figs. 269 e 270), e *Ardynomys* Matthew & Granger, 1925, o último também do Oligoceno inferior da Ásia. Outros três gêneros asiáticos, *Cyclomylus* Matthew & Granger, 1923, *Pseudotsaganomys* Vinogradov & Gambaryan, 1952, e *Tsaganomys* Matthew & Granger, 1923, são do Oligoceno da Mongólia. A estrutura de seus dentes molariformes está apagada por desgaste, restando apenas um cilindro de dentina, envolvido por uma camada de esmalte (incompleta em *Tsaganomys*). Nos dois primeiros, os molariformes são providos de raízes; em *Tsaganomys*, o mais especializado, são prismático-cilíndricos, de crescimento contínuo, sendo o crânio curto e muito largo, posteriormente, com fortes cristas sagital e ocipital. *Sespemys* Wilson, 1934, do Oligoceno superior dos Estados Unidos, com dentes braquiodontes, é de afinidades incertas.

Família Protoptychidae Wood, 1937. Bula timpânica e região-mastóide enormemente dilatadas, sugerindo as dos jerbos (Dipodidae) ou as dos "ratos-cangurus" (*Dipodomys*). Crista sagital ausente, com redução do músculo temporal. Dentes molariformes tetralofodontes, de coroa alta, de estrutura presumivelmente derivável da dos Sciuravidae. Um gênero, *Protoptychus* Scott, 1895, do Eoceno superior dos Estados Unidos.

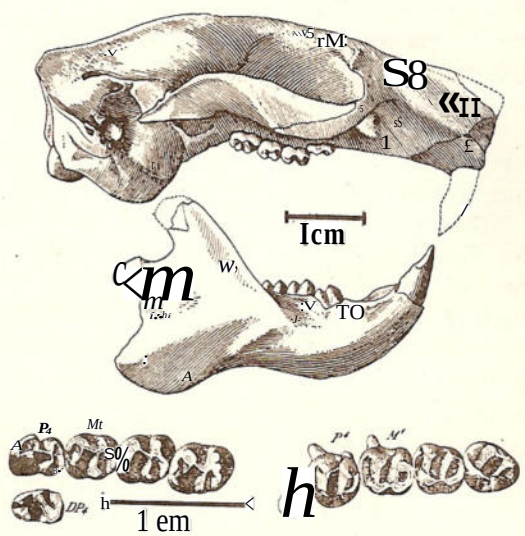


Fig. 268 – *Ischyromys typus lloydi* Troxell. Crânio e mandíbula, em perfil direito e pré-molar e molares inferiores, direitos, e Dp_4 do lado oposto (à esquerda) e pré-molares e molares superiores, todos vistos da superfície de oclusão (de Troxell).

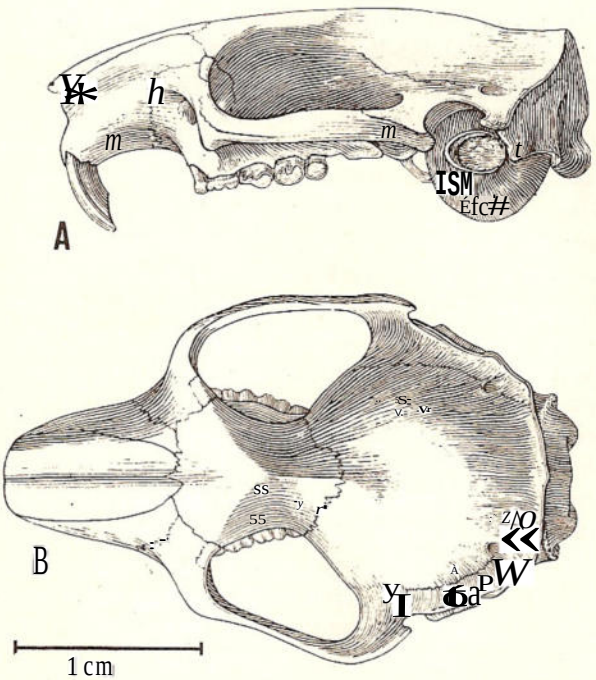


Fig. 269 – *Pseudocylindrodon medius* Burke, do Oligoceno inferior da América do Norte. Crânio, de perfil (A) e visto dê cima (*B*) (de Burke).

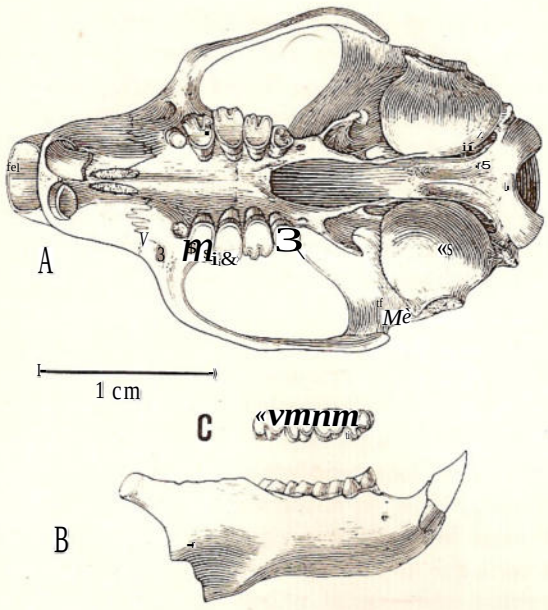


Fig. 270 – *Pseudocylindrodon medius* Burke, do Oligoceno inferior da América do Norte. A, crânio, em vista palatal; *B*, ramo mandibular direito, incompleto, vista externa, e *B*\ último pré-molai e molares do mesmo, vistos de cima (de Burke).

Família Phiomyidae. Esta família, duvidosamente classificada entre os Ischyromyoidea, encerra pequenos roedores cujos dentes inferiores sâo de coroa baixa ou de altura mediana, com quatro cristãs transversais (tetralofodontes), bem desenvolvidas, sendo os superiores desconhecidos. ? /1 P, ? /3 M. Oligoceno e Mioceno da África.

Os gêneros agrupados nesta família constituem problemas de sistemática. É possível que tenham maior afinidade com qualquer das outras famílias desta superfamília (Ischyromyoidea), mas mesmo na sua classificação entre os Ischyromyoidea é imprecisa, dependendo sua confirmação ou negação do conhecimento de sua estrutura zigo-massetérica. Os gêneros são *Phiomys* Osbom, 1908, *Metaphiomys* Osborn, 1908, do Oligoceno egípcio, *Paraphiomys* Andrews, 1914, *Diamantomys* Stromer, 1923, e outros, todos do Mioceno inferior africano (Fig. 271).

Superfamília Aplodontoidea Matthew, 1910. Roedores de hábitos fossadores, com dentes progressivamente hipsodontes e estrutura zigo-massetérica persistentemente primitiva. P^4_4 com tendência para se expandir em tamanho. Caracteristicamente do Mioceno e Plioceno, mas com alguns representantes pré-miocênicos e pós-pliocênicos.

Família Aplodontidae Trouessart, 1897. Dentes molariformes progressivamente hipsodontes, os superiores de estrutura tritubercular modificada, com grandes cônulos, interligados por cristãs adicionais. Eoceno superior ao Recente, na América do Norte; Eoceno superior da Europa; Plioceno inferior da Ásia.

A grande maioria das formas extintas é fóssil do Terciário norte-americano. O único gênero europeu atribuível a esta família é *Maurimontia* Stehlin & Schaub, 1951, cujos molariformes superiores são tetracuspidados, mas de estrutura trigonodonte bem conservada (Aí. *picteti* Stehlin & Schaub), do Eoceno superior.

A série norte-americana começa no Eoceno superior, com *Eohaplomys* Stock, 1925 (*E. serus* Stock) com molares superiores trigonodontes, providos de pequeno hipocone (Fig. 272). *Haplomys* Miller & Gidley, 1918, também com molares superiores trigonodontes, mas sem vestígio de hipocone [*H. liolophus* (Cope)], *Allomys* Marsh, 1877, com molares superiores trigonodontes, providos de pequeno hipocone (*A. nitens* Marsh), e *Meniscomys* Cope, 1879, com molariformes hipsodontes e molares superiores trigonodontes, de três cúspides principais e dois cônulos acessórios intermediários (Aí. *hippodus* Cope), caracterizam o Mioceno inferior. *Liodontia* Miller & Gidley, 1918, com molariformes muito hipsodontes, molares superiores de cinco fossetas, como em *Meniscomys* e molares inferiores estreitos, é do Mioceno médio. *Pseudohaplodon* Miller, 1927, com molares inferiores hipsodontes radiculados, é presente no Plioceno inferior da América do Norte e Ásia. *Ameniscomys* Dehm, 1950,

com molariformes superiores semi-hipsodontes, selenodontes. P_i tetracuspidado e molares inferiores tricuspidados (tuberculados), é do Mioceno superior da Europa, onde foi contemporâneo de *Sciurodon* Schlosser, 1884, com molares trigonodontes providos de ectolofo em U, o último de afinidades ainda questionáveis.

O gênero recente, *Aplodontia* Richardson, 1829 ("castor" das montanhas), habitante da América do Norte, é ali conhecido desde o Pleistoceno.

Família Mylagaulidae Cope, 1881. Roedores altamente especializados, de hábitos fossadores e patas muito modificadas, alguns providos de um par de cornos nasais. Órbitas muito pequenas, esqueleto em suas proporções gerais, semelhante ao de certos Spalacidae. Prémolares (P^4_4) progressivamente maiores e muito hipsodontes, a tal ponto, que podem forçar os molares a desaparecer, reduzindo-os no adulto, de três para dois, um ou nenhum. P^3 ausente (1/1 P). Presumivelmente originários de aplodontídeos do Oligoceno superior ou do Mioceno inferior. Terciário médio e superior do oeste norte-americano.

Promylagaulus McGrew, 1941, forma primitiva, com molariformes hipsodontes-radiculados, e *Mylagaulodon* Sinclair, 1903, com P^3 maior e mais hipsodonte, são do Mioceno inferior. *Mesogaulus* Riggs, 1899, do Mioceno médio e superior, *Ceratogaulus* Matthew, 1902, do Mioceno superior, *Mylagaulus* Cope, 1878, do Mioceno superior e Plioceno inferior, e *Epigaulus* Gidley, 1907, do Plioceno inferior, são formas muito especializadas. Em algumas delas, os nasais eram providos de protuberâncias ósseas (cornos), pelo menos nos indivíduos machos (Fig.

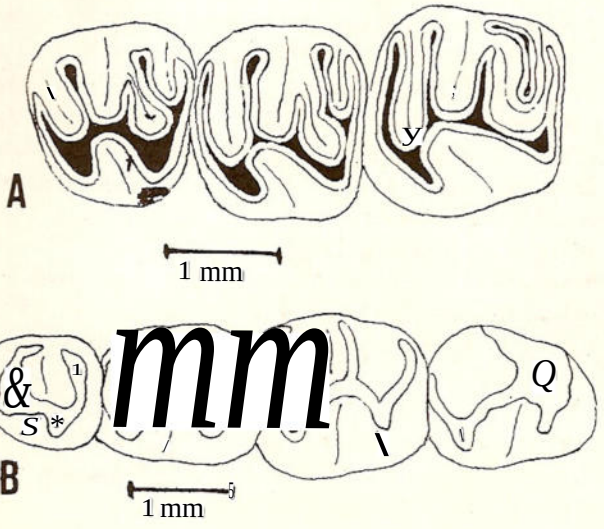


Fig. 271 – *Phiomys andrewsi* Osborn. Oligoceno inferior (Sanoasianense). M^2 – P^1 (em cima, 9 mm) e M_2 – P_X (embaixo, 6 mm, ap.) (segundo Stehlin & Schaub e segundo Schlosser e Osborn, em Schaub, 1958).

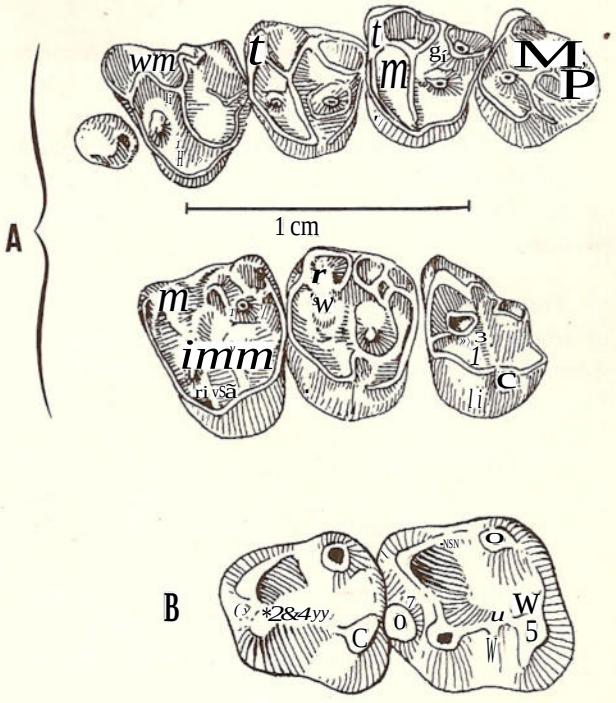


Fig. 272 – *A*, *Eohaplomys serus* Stock. Eoceno superior. M^3 – P^2, em cimaF. *tradux* Stock. Eoceno superior. M^2 – P^1 (segundo McGrew). *B*, *Sciurus* sp. (*Lithomys* Myr). Oligoceno superior (Estampianense). Mj – Pj, muito aumentados (segundo Stehlin & Schaub).

Subordem SCIUROMORPHA Brandt, 1855

Crânio geralmente sem constrição interorbitária; frontal com apófise pós-orbitária; canal infraorbitário comprimido entre o masseter e rostro, longo, estendendo-se uma faixa do masseter à frente dojugal que é longo. Dentes molariformes (5-4/4) (2/1P 3/3M), braquiodontes, muito semelhantes aos dos Paramyidae, mas às vezes mais especializados; molares superiores trigonodontes. São roedores adaptados a diversos modos de vida (terrícolas, fossadores, arborícolas e ao vôo planado). Oligoceno ao Recente, na Europa; Mioceno ao Recente, na América do Norte; Pleistoceno e Recente, na Ásia; Recente, na América do Sul.

Família única: Sciuridae Gray, 1821. Deriváveis dos paramiídeos, principalmente por modificação do masseter e do canal suborbitário.

Subfamília Sciurinae Baird, 1857. A esta subfamília pertencem as formas típicas do grupo. Oligoceno ao Recente, na Europa; Mioceno ao Recente, na América do Norte; Recente, na América do Sul, Ásia e África.

Tribo Sciurini Burmeister, 1854. O gênero tipo, *Sciurus* Linnaeus, 1758 (esquilos arborícolas), é conhecido na Europa e América do Norte, em senso lato, desde

o Mioceno até o Recente, assim como na Ásia e América do Sul, do Pleistoceno ao Recente (Fig. 274).

Tribo Tamiasciurini Simpson, 1945. Um só gênero, *Tamiasciurus* Trouessart, 1880 (esquilo vermelho), atual na América do Norte, onde é conhecido também no Pleistoceno.

Tribo Callosciurini Simpson, 1945. Agrupa os esquilos arborícolas do Oriente (Ásia), de que apenas os do gênero *Sciurotamias* Miller, 1901, são conhecidos como fósseis, no Pleistoceno asiático.

Tribo Marmotini Simpson, 1945. Esquilos terrícolas setentrionais, inclusive marmotas, "cães" do prado, etc., cujos gêneros atuais pertencem à fauna norte-americana e eurasiática.

Os mais antigos dos gêneros extintos conhecidos, são *Protospermophilus* Gazin, 1930 (*P. quatalensis* Gazin e outras espécies), do Mioceno superior do Oregon e Montana e do Plioceno inferior da Califórnia, *Palaearctomys* Douglass, 1903 (*P. montanus* Douglass e outras espécies), do Mioceno superior de Montana e Mioceno ou Plioceno de Nebrasca, e *Arctomyoides* Douglass, 1945 [*A. arctomyoides* (Douglass)], do Mioceno superior de Montana, Estados Unidos.

Palaearctomys assemelha-se muito à *Marmota* mas seus dentes são braquiodontes e pequenos relativamente ao tamanho do crânio, sendo a presença de duas câmaras, que se abrem posteriormente, entre as narinas posteriores e a parte posterior do palato, sua característica mais peculiar.

Um outro gênero extinto, *Paenemarmota* Hibbard & Schultz, 1948, provavelmente do Plioceno médio de Kansas e Nebrasca e México, representa o maior dos ciurídeos marmotinos conhecidos nos depósitos do Cenozoico superior norte-americano (*P. barbouri* Hibbard & Schultz).

Dos gêneros recentes, *Marmota* Frisch, 1775, norte-americano e eurasiático, é representado por espécies fós-

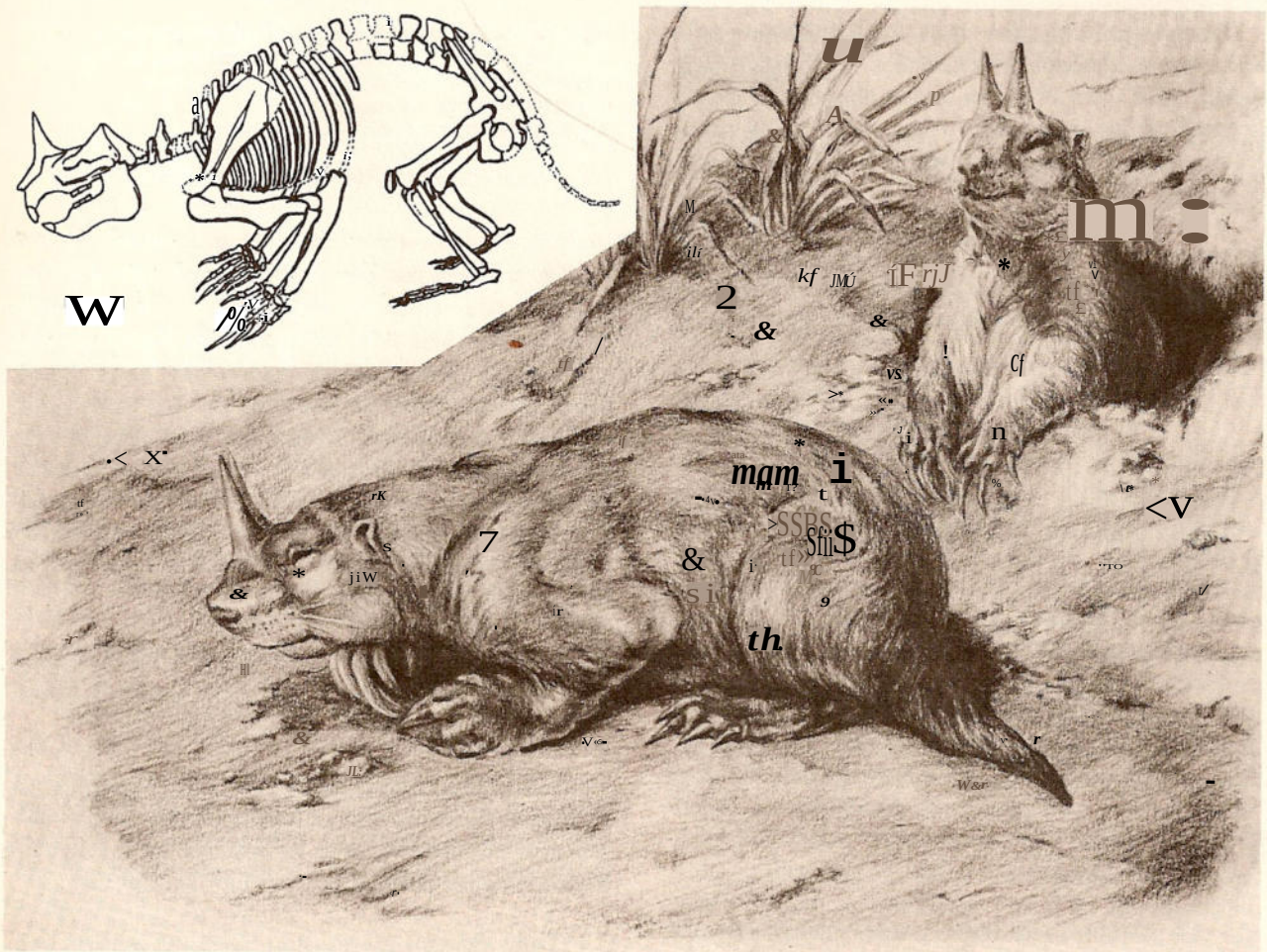


Fig. 273 – *Epigaulus hatcheri* Gidley, roedor ciuromorfo, cornudo. Esqueleto, um tanto restaurado. Mioceno superior (segundo Abel). Restauração (segundo Bruce Horsfall, em W.B. Scott).

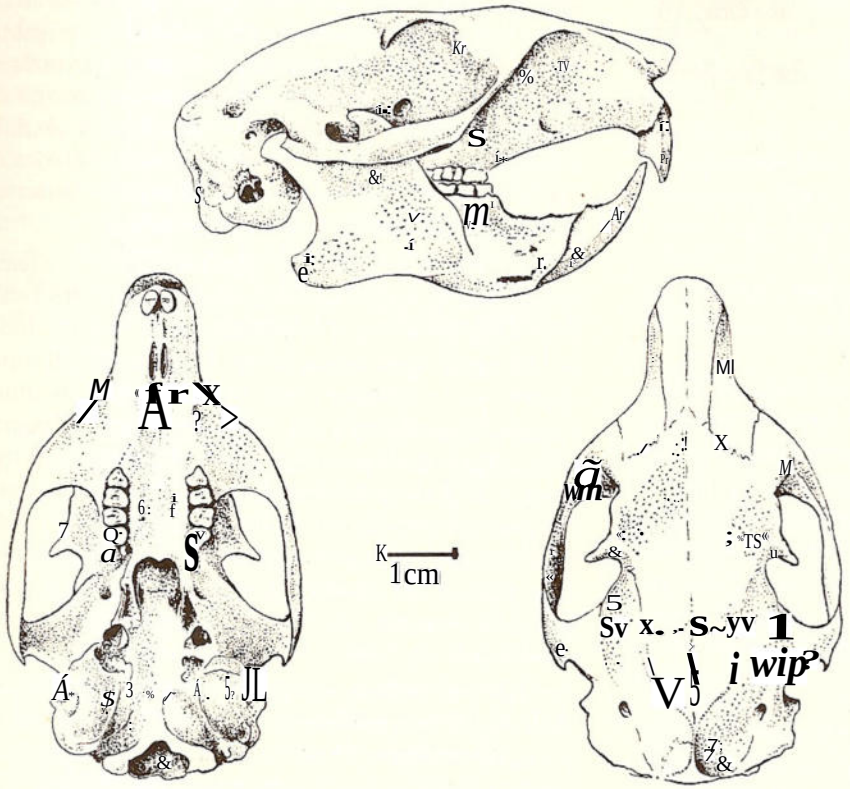


Fig. 274 – *Sciurus* (*Hadrosciurus*) *pyrrhonotus pyrrhonotus* (Wagner). Crânio e mandíbula (de Moojen).

seis extintas, desde o Plioceno médio até o Pleistoceno, na América do Norte, sendo também conhecido no Pleistoceno eurasiático; *Cynomys* Rafinesque 1817, o atual pseudo-"cão" dos prados norte-americano e asiático, tem representação conhecida pelo menos desde o Plioceno superior, na América do Norte; *Citelus* Oken, 1816, o esquilo terrícola da fauna recente da América do Norte, onde é conhecido desde os tempos do Mioceno superior, e na Eurásia, desde o Pleistoceno; *Tamias* Illiger, 1811, atual na América do Norte, é ali sobrevivente do Pleistoceno; *Eutamias* Trouessart, 1880, participante da fauna recente da América do Norte e Europa, tem representação conhecida no Pleistoceno norte-americano.

Subfamília Petauristinae Simpson, 1945. Esquilos voadores, cujos molares em algumas formas são de estrutura muito complicada. Pleistoceno ao Recente, na América do Norte; Recente, na Eurásia. Dos doze gêneros recentes, apenas dois, *Petaurista* Link, 1795 (taguans) e *Glaucomys* Thomas, 1908, são sabidamente sobreviventes do Pleistoceno, o primeiro na Ásia, o segundo na América do Norte.

Subordem MYOMORPHA Brandt, 1855

Tamanho variável entre o camundongo e o rato com dentes bunodontes a lofodontes. Molariformes: 2-0/1-0 P, 2-3/2-3 M. Freqüentemente adaptados ao salto, com correspondente inflação da bula timpânica. Masseter expandido até a frente do zigoma (estrutura "ciuromorfa"), através do zigoma (estrutura "histricomorfa") ou de ambas as formas reunidas (estrutura "miomorfa").

A reunião de todas as superfamílias abaixo consideradas numa mesma subordem é ainda duvidosa, a despeito das semelhanças básicas que apresentam entre si. Caso tal classificação venha a ser confirmada por futuras observações, a conclusão a se tirar disto será a de que os diversos grupos, provavelmente, se originaram dos Ischyromorpha antes de adquirirem a estrutura zigo-massetérica própria de cada superfamília.

Superfamília Muroidea Miller & Gidley, 1918. Masseter expandido através do canal suborbitário e, extra canal, até a frente do zigoma. Pré-molares ausentes; 3-2/3-2 M radiculados, com exceções. Corpo de forma adaptada à corrida, a hábitos fossadores ou, raramente, ao salto.

Família Cricetidae Rochebrune, 1883. Molares tetracuspidados, exceto o M^1 que tem cinco ou seis cúspides, de coroa baixa a muito alta, braquiodontes a hipsodontes. Em certas formas é de crescimento contínuo, de superfície masticatória tuberculada (bunodonte), muito dobrada ou mesmo lamelar. Corredores, fossadores, saltadores ou parcialmente aquatícolas. Oligoceno inferior ao Recente, na Europa e América do Norte; Oligoceno médio ao Recente, na Ásia; Plioceno ao Recen-

te, na América do Sul; Pleistoceno ao Recente, em Madagascar.

Esta é uma das mais ricas e diversificadas famílias de roedores.

Subfamília Cricetinae Murray, 1866. Encerra sete tribos, características do Cenozoico norte- e sul-americano, eurasiático e africano três das quais extintas.

Tribo Eumyini Simpson, 1945. Grupo extinto do Oligo-Mioceno e talvez Plioceno inferior da América do Norte.

Os três gêneros certamente referíveis a esta tribo são *Eumys* Leidy, 1856, do Oligoceno médio e superior, *Leidymys* Wood, 1936, do Oligoceno médio ao Mioceno inferior, e *Scottimys* Wood, 1937, do Oligoceno superior da América do Norte, sendo o primeiro conhecido também no Oligoceno superior da Ásia. Outros gêneros, do Mioceno inferior e superior e do Plioceno inferior da América do Norte, são de afinidades ainda incertas, podendo pertencer a esta tribo ou à que se segue.

Tribo Hesperomyini Simpson, 1945. Esta tribo congrega os ratos típicos do continente americano, representados na América do Norte desde o Plioceno inferior até o Recente e na América do Sul, do Plioceno superior ao Recente, como invasores vindos do Norte, ocupando neste continente nicho ecológico equivalente ao dos Muridae, no Antigo Continente. Seu desenvolvimento foi muito rápido, no Pleistoceno sul-americano. É um grupo de estrutura dentária muito variada, de tipo cricetodontóide primitivo ou evoluído, com tendência geral de encurtamento da coroa dos molariformes.

A maioria dos gêneros é recente. Os gêneros extintos são do Plioceno norte-americano, Pleistoceno sul-americano e sub-Recente das Antilhas. É a tribo mais rica em gêneros, da subfamília.

O gênero mais antigo é *Macrognathomys* Hall, 1930, do Plioceno inferior norte-americano, onde teve por contemporâneo *Peromyscas* Gloger, 1841, ainda vivo (camundongo de patas brancas), ou seu próximo afim. Um gênero, *Pliotomodon* Hoffmeister, 1945, o único dos cricetinos conhecido no Terciário da região Neártica que combina a hipsodontia dos ratos dos bosques (*Neotoma*) com a estrutura dentária dos ratos cricetinos, é do Plioceno médio da Califórnia.

No Plioceno superior da América do Norte, *Cimarronomys* Hibbard, 1953, parece ser mais intimamente afim com *Peromyscus* que com qualquer outro gênero de cricetinos conhecidos. Dos outros gêneros do Plioceno superior norte-americano, apenas dois, *Symmetrodontomys* Hibbard, 1941, e *Parahodomys* Gidley & Gazin, 1933, são extintos. Os demais, *Baiomys* True, 1894, *Onychomys* Baird, 1857, *Eligmodontia* Cuvier, 1837, *Sigmodon* Say & Ord, 1825, *eNeotoma* Say & Ord, 1825, sobreviveram até o Recente. *Proreithrodon* Ameghino, 1908, semelhante a *Reithrodon*, mas com incisivos superiores mais simples (*P. chapadmalalense* Ameghino), é do Plioceno superior da Argentina. *Eligmodontia*, extinto no Pleistoceno norte-americano, é recente na América do Sul. *Bensonomys* Gazin, 1943, do Plioceno superior ou Pleistoceno do Arizona, é seu próximo afim.

Além dos gêneros sobreviventes do Plioceno, a fauna do Pleistoceno norte-americano incluía *Oryzomys* Baird, 1857 (rato do arroz), e *Reithrodontomys* Giglioli, 1837, ambos ainda vivos inclusive na América do Sul, onde tiveram por contemporâneos no Pleistoceno os atuais *Oxymycterus* Waterhouse, 1873, *Blarinomys* Thomas, 1896, *Phyllotis* Waterhouse, 1873, *Reithrodon* Waterhouse, 1873, e *Holochilus* Brand, 1835, e os extintos *Necromys*, *Ptyssophorus*, *Tretomys* e *Bothriomys* todos de Ameghino, 1889, e da Argentina. *Megalomys* Trouessart, 1881, é sub-Recente nas Antilhas, tendo sido encontrado vivo em Martinica e Santa Lúcia, onde foi exterminado no começo do século presente.

Diversas espécies de *Hesperomys*, *Akodon* Meyen, 1833, *Zygodontomys* Allen, 1897, *Blarinomys*, *Oxymycterus*, *Scapteromys* Waterhouse, 1873, *Oryzomys*, *Rhipidomys* Tschudi, 1844, e *Nectomys* Peters, 1861, algumas tidas como extintas são citadas por Winge (1888) como fósseis no Pleistoceno das cavernas calcáreas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais. Embora seja aceitável a hipótese de que grande parte ou mesmo a maioria das espécies recentes sejam sobreviventes do Pleistoceno, as condições de jazimento e coleta do material respectivo nas cavernas, deixam dúvidas a tal respeito, mormente quando se trata de espécies de gêneros recentes.

O gênero *Thomasomys* Coues, 1884, recente na América do Sul, é fóssil no Pleistoceno de Curaçao, Antilhas neerlandesas (Hooijer, 1959).

Tribo Cricetopini Simpson 1945. Esta tribo extinta encerra formas do Terciário asiático. *Cricetops* Matthew & Granger, 1923, é representado por uma espécie de grande tamanho (C. *dormitor* Matthew & Granger) no Oligoceno superior da Mongólia. Em seu crânio, o canal infra-orbitário é grande e arredondado e a raiz inferior do zigoma é estreita e horizontal; seus molares são cricetodontes, os superiores de estrutura que lembra a estrutura romboidal de *Cricetus*, os inferiores, mais primitivos em estrutura, todos buno-lofo-selenodontes. *Selenomys* Matthew & Granger, 1923, acompanha-o no Oligoceno superior da Mongólia.

Kanisamys Wood, 1937, do Plioceno inferior e médio da Índia, é um cricetídeo de afinidades ainda incertas, como *Selenomys* e outros gêneros.

Tribo Cricetodontini Simpson, 1945. Grupo extinto, do Terciário eurasiático e norte-americano.

Sua história paleontológica começa no Oligoceno inferior da Europa, com *Heterocricetodon* Schaub, 1925, *Paracricetodon* Schaub, 1925, de formas primitivas, e *Cricetedon* Lartet, 1851, em que se classificam espécies heteromorfas, algumas das quais talvez referíveis a entidades genéricas distintas, embora afins com esta, que se distribuem por todo o Oligoceno e Mioceno e pelo Plioceno inferior da Europa, pelo Oligoceno médio da América do Norte e talvez pelo Terciário asiático e norte-africano.

Myocricetodon Lavocat, 1952 *(M. cherifiense* Lavocat), de molares cricetodontes, de crista longitudinal muito reduzida ou ausente (estrutura que sugere muito a dos Muridae que podem ter tido origem neste grupo), foi contemporâneo de *Cricetodon ibericum* Schaub e de outros roedores de grupos diversos, no Mioceno superior ou no Plioceno inferior dos Atlas marroquinos, África do Norte.

As outras três formas ligadas a esta tribo, *Plesiodipus* Young, 1927, *Neocricetodon* Schaub, 1934, e *Paracricetodon* Young, 1927, são do Poncianense (Plioceno inferior) da China.

Tribo Cricetini Simpson, 1945. A esta tribo pertencem os cricetídeos vulgarmente chamados "hamsters", eurasiáticos e africanos, conhecidos, como fósseis, na Eurásia a partir do Plioceno inferior.

Sinocricetus Schaub, 1930, de molares semelhantes aos de certos *Cricetus* do Poncianense (Plioceno inferior) da Europa, mas de mandíbula mais primitiva, *Nannocricetus* Schaub, 1934, mendr que o anterior, *cPseudomeriones* Schaub, 1934, o último de afinidades um tanto incertas, lembrando os Hesperomyini, por seu crânio, e os Gerbillinae, por sua estrutura dentária. São do Plioceno inferior da Ásia.

O gênero *Cricetus* Leske, 1779, de crânio muito especializado e molares de estrutura romboidal, tipo do grupo e ainda vivo na Europa e na Ásia Ocidental, é representado por espécies fósseis desde o Plioceno inferior da Europa, o mesmo acontecendo com *Cricetulus* Milne Edwards, 1867, da fauna eurasiática atual, conhecido como fóssil na Ásia desde o Plioceno inferior, e na Europa, desde o Pleistoceno. *Cricetinus* Zdansky, 1928, e *Allocricetus* Schaub, 1930, são do Pleistoceno da Ásia e da Europa, respectivamente.

O gênero asiático atual, *Phodopus* Miller, 1910, é fóssil no Pleistoceno europeu. *Mystromys* Wagner, 1841, de molares com estrutura cricetodontóide, é do Pleistoceno e Recente da África do Sul.

Tribo Myospalacini Lilljeberg, 1866. Cricetinos fossadores, de patas anteriores muito desenvolvidas, olhos pequeníssimos, molares hipsodontes, prismáticos, radiculados ou de crescimento contínuo, os superiores com estrutura coronal em *W*, como os Microtinae. São os ratos-toupeiras da Ásia, onde a tribo é conhecida desde o Mioceno superior e Plioceno inferior, com o gênero *Prosiphneus* Teilhard de Chardin, 1926, de molares radiculados, até o Recente, com o gênero *Myospalax* Laxmann, 1769, com molares sem raízes, conhecido desde o Plioceno.

Tribo Platacanthomyini Alton, 1876. Pequenos cricetinos, de estrutura que em certos detalhes, sugere os Gliridae e, em outros, os Anomalomyinae. Molares braquiodontes. Dois gêneros recentes, na Ásia. Uma forma fóssil no Mioceno (Helvecianense) da Europa, *Neocometes* Schaub & Zapfe, 1953.

Subfamília Anomalomyinae Schaub, 1953. Cricetídeos de rostro estreito, com raiz inferior do zigoma inclinada para fora e canal infraorbitário aparentemente maior que nos Cricetinae em geral. Molares semi-hipsodontes, de estrutura lamelar e radiculados. Molares inferiores com tendência à estrutura trilobular.

Um só gênero, *Anomalomys* Gaillard, 1900, cujas espécies pertencem ao Mioceno superior e Plioceno inferior da Europa.

Subfamília Nesomyinae Major, 1897. Cricetídeos de estrutura dentária variada, com molares cricetodontóides, simples ou complicados, ou de lamelas oblíquas ou transversais, e às vezes, hipsodontes, prismáticos. Sete de seus oito gêneros são recentes em Madagascar, onde o único gênero extinto, *Majoria* Thomas, 1915, foi contemporâneo dos gêneros atuais *Macrotarsomys* Milne Edwards & Grandidier, 1898, de molares cricetodontóides, e *Hypogeomys* Grandidier, 1869, forma de grande tamanho, com molares hipsodontes, prismáticos. Pleistoceno.

Subfamília Tachyoryctoideinae Schaub, 1958. Cricetídeos de molares inferiores um tanto encurtados, radiculados, semi-hipsodontes, com estrutura coronal tendendo a formar um *S* (como em *Tachyoryctes*). Oligoceno asiático.

Dois gêneros: *Tachyoryctoides* Bohlin, 1937, de incisivo inferior forte e molares muito curtos, do Oligoceno de Kansu, e *Aralomys* Argyropoulo, 1939, de molares menos curtos, do Oligoceno do Turquestão.

Subfamília Microtinae Miller, 1896. Cricetídeos de hábitos ligeiramente fossadores, terrícolas ou aquatícolas; crânio maciço, de cristas proeminentes, arcadas zigo-

máticas fortes, canal infraorbitário pequeno e estreito, bula timpânica esponjosa; molares hipsodontes, prismáticos, radiculados ou de crescimento contínuo.

Este grupo encerra grande número de gêneros, a grande maioria dos quais recente e de distribuição holártica. Sua história paleontológica é conhecida a partir do Mioceno superior ou do Plioceno inferior da América do Norte e do Plioceno inferior da Europa. As formas atuais são norte-americanas, eurasiáticas e norte-africanas.

Tribo Lemini Simpson, 1945. Incisivo inferior curto, molares hipsodontes, de crescimento contínuo. Plioceno superior ao Recente na América do Norte; Pleistoceno ao Recente na Eurásia.

Um gênero extinto *Pliolemmus* Hibbard, 1938, do Plioceno superior da América do Norte, onde foi contemporâneo de *Synaptomys* Baird, 1857, que sobreviveu até hoje. *Dicrostonyx* Gloger, 1841, e *Lemmus* Link 1795, participantes da fauna eurasiática e norte-americana atual, são conhecidos na Europa desde o Pleistoceno, sendo o primeiro deles também fóssil no Pleistoceno da Ásia.

Tribo Microtini Simpson, 1948. Incisivo inferior longo e molares muito hipsodontes. Mioceno superior ao Recente na América do Norte; Plioceno ao Recente na Eurásia; Recente na África do Norte.

O gênero mais antigo *é Proamys* Matthew, 1924, do Mioceno superior da América do Norte. *Goniodontomys* Wilson. 1937, do Plioceno médio norte-americano. é um cricetídeo de afinidades duvidosas, assim como *Microtoscoptes* Schaub, 1934, do Plioceno superior da Ásia. *Ogmodontomys* Hibbard, 1941, *Pliopotamus* Hibbard, 1938, providos de molares radiculados, e *Cosomys* Wilson, 1932, são gêneros extintos, do Plioceno superior norte-americano, onde tiveram po/ contemporâneos *MU momys* Major, 1902, *Ondatra* Link, 1795, *ePhenacomys* Merriam, 1889, todos ainda vivos. *Dolomys* Nehring, 1898, e *Lagurus* Gloger, 1841, participantes da fauna recente da Europa e América do Norte, respectivamente, o último também asiático, são conhecidos como fósseis no Plioceno superior norte-americano e europeu. *Aliophaiomys* Kormos, 1932, de molares de crescimento contínuo, com *Lagurus* e outros, é gênero extinto, do Plioceno superior da Europa.

No Pleistoceno, além dos gêneros supracitados como ainda vivos, citam-se *Sycium* Cope, *1899*, *Anaptogonia* Cope, 1871, extintos, e *Neofiber* True, 1884, recente, todos da América do Norte, onde também viveram os atuais *Clethrionomys* Tilesius, 1850, e *Pitymys* McMurtrie, 1831, encontradiços, outrossim, no Pleistoceno da Eurásia, de cuja fauna, como da norte-americana, ainda participam. Os gêneros *Eothenomys* Miller, 1896, ç *Alticola* Blanford, 1881, atuais na Ásia, são ali conhecidos desde o Pleistoceno. *Tyrrhenicola* Major, 1905, é um gênero endémico, fóssil, no Pleistoceno, e subfóssil da região mediterrânea (Córsega, Sardenha). *Microtus* Schrank, 1798 (rato dos prados ou dos campos), recente na América do Norte, Europa e Norte da África, é sabidamente sobrevivente do Pleistoceno norte-americano e europeu.

Tribo Ellobiini Simpson, 1945. Um gênero extinto, *Ungaromys* Kormos, 1932, de pequeno tamanho, com *Gerrmnomys* Heller, 1936, tidos por alguns autores como participantes da tribo Microtini, são do Pleistoceno inferior europeu. O atual *Ellobius* Fischer, 1814, da Ásia e Europa oriental, é conhecido no Pleistoceno da Palestina e África do Norte.

Subfamília Gerbillinae Alston, 1876. Crânio com tendência para a forma característica dos roedores saltadores, com parte cerebral dilatada, rostro fraco e estreito, nasais alongados em ponta, forame infra-orbitário pequeno ou mesmo, estreito, bula timpânica e mastóide frequentemente intumescidos. Mandíbula com alta apófise articular e pequena apófise coronóide. Incisivos superiores sulcados; molares hipsodontes, tetratuberculados a lofodontes ou de estrutura semelhante à dos microtinos. Gerbos.

Dez gêneros, todos recentes, na África, Ásia e Europa oriental. Apenas *Gerbillus* Desmarest, 1804, afro-asiático, é citado como fóssil no Plio-Pleistoceno do extremo oriente (China).

Família Muridae Gray, 1821. Crânio de forma alongada, bulas timpânicas não esponjosas, canal infraorbitário grande em sua parte superior (passagem do masseter), e estreito na parte inferior (passagem do nervo), jugal delgado ou rudimentar. 3/3 ou 2/2 M braquiodontes e semi-hipsodontes, de cúspides bunóides, arranjadas em três filas transversais, ou lofodontes, derivados por modificação da estrutura dos cricetídeos. Adaptados à corrida, ocasionalmente fossadores ou semi-aquáticos. Plioceno ao Recente, na Eurásia; Pleistoceno ao Recente, na Austrália; Recente em todos os continentes.

O grupo é tido como de origem relativamente recente, como descendente dos cricetídeos. Seu centro de dispersão foi o sudeste asiático e Indonésia. Este grupo e o dos Chiroptera (morcegos) foram os únicos grupos de mamíferos placentários não aquáticos a invadir a Austrália antes do homem, tendo atingido também a Nova Guiné, como saltador de ilhas pelo menos em três períodos de invasão; o primeiro, provavelmente, no Pleistoceno inferior.

Subfamília Murinae Murray, 1866. Este é um dos grupos de mamíferos mais ricos em gêneros (73, pelo menos, de que apenas uns 5 são extintos). Plioceno inferior ao Recente, na Eurásia; Pleistoceno ao Recente, na Ásia. Nativo da Eurásia, África e Austrália e introduzido pelo homem nos demais continentes.

Parapodemus Schaub, 1938, de molares superiores com apenas duas cúspides acessórias internas, *Anthracomys* Schaub, 1938, do tamanho de um rato, *tProgonomys* Schaub, 1938, de molares superiores de tipo mais primitivo que os de *Parapodemus*, são do Plioceno inferior da Europa. Segue-se-lhes, no Plioceno médio da Europa, *Stephanomys* Schaub, 1938, também presente no Pleistoceno asiático. *Rhagamys* Major, 1905, é uma das formas endémicas da região mediterrânea, conhecida por restos fósseis no Pleistoceno, e sub-Recente na Córsega e Sardenha.

Todos os outros gêneros conhecidos são recentes. *Micromys* Dehne, 1841 (camundongo anão), *Rattas* Frisch, 1775 (rato comum) e *Nesokia* Gray, 1842, (rato da peste) são conhecidos na Ásia desde o Pleistoceno, assim como *Apodemus* Kaup, 1829 (rato do campo) e *Mus* Linnaeus, 1758 (camundongo comum),também identificados no Pleistoceno da Europa, o primeiro destes igualmente do Pleistoceno da África do Norte. *Mastacomys* Thomas, 1882 (rato "gerbo"), da fauna recente da Austrália, é ali conhecido a partir do Pleistoceno.

Subfamília Otomyinae Thomas, 1897. Três gêneros africanos, sendo dois atuais e um extinto, *Palaeotomys* Broom, 1937, do Pleistoceno do Transvaal, muito afim com o atual *Otomys*.

Subfamília Phloeomyinae Alston, 1876. Pleistoceno ao Recente, na Indonésia; Recente, na Ásia insular.

Dos sete gêneros incluídos neste grupo, apenas um, *Coryphomys* Schaub, 1937, de grande tamanho e molares inferiofes desprovidos de cúspides acessórias, é extinto, fóssil do Pleistoceno da ilha de Timor.

Uma forma do Mioceno inferior do Oregon, *Palustrimys* Wood, 1935, conhecida por um simples dente, assemelha-se muito aos Muridae, mas sua exata posição sistemática é duvidosa.

Superfamília Spalacoidea Wood, 1958. Este grupo é de afinidades incertas, podendo, talvez, ser considerado como inseparável dos Muroidea, dependendo o esclarecimento desta questão de melhores conhecimentos paleontológicos.

Inclui formas fossadoras, mais ou menos adaptadas à vida subterrânea, com orelhas e olhos pequenos e reduzidos. Molariformes: 1/1 P, 2/2 M, sendo os P^4_4 os únicos presentes de sua série e os M^3_3 ausentes, todos semi-hipsodontes a muito hipsodontes, mas radiculados, geralmente pentalofodontes, com redução de certos elementos, chegando a tetralofodontia.

Família Spalacidae Gray, 1821. Família **única**, com duas subfamílias distintas. Oligoceno superior e Mioceno superior ao Recente.

Subfamília Spalacinae Thomas, 1896. Adaptação máxima à vida subterrânea. Orelhas quase desaparecidas; olhos cobertos de pele, membros curtos. Crânio muito especializado; arcadas zigomáticas muito curvas para dentro; canal suborbitário relativamente grande, com masseter pouco expandido sobre a face, na frente do zigoma, passando seu ramo mesial pelo canal suborbitário. Oligoceno superior; Plioceno superior ao Recente, na Europa; Recente, na Ásia e África. Ratos "toupeiras".

O gênero mais antigo, *Rhizospalax* Miller & Gidley, 1919, com dentes molariformes encurtados e de estrutura muito variável entre si, e certas peculiaridades incomuns. É do Oligoceno superior da Europa.

Depois de longo hiato na história paleontológica do grupo, vamos encontrá-lo representado no Plioceno da Europa por *Pliospalax* Kormos, 1932, do Plioceno inferior e *Prospalax* Mehely, 1908, do Plioceno superior, este com dentes molares de estrutura em forma de *S* deitado, derivável da estrutura mais simples de *Pliospalax*.

Subfamília Rhizomyinae Thomas, 1896. Fossadores (tocas). Olhos e orelhas pequenos. Canal infraorbitário pequeno, na maioria das vezes em forma de fenda, basicamente muróide, com o masseter. Crânio menos especializado. Molariformes braquiodontes a muito hipsodontes, radiculados, de estrutura primária tetralofodonte. Mioceno superior, Plioceno médio (?) ao Recente, na Ásia; Pleistoceno ao Recente, na África. Ratos dos bambus.

O gênero *Rhizomys* Gray, 1831, ainda representado na fauna asiática, é conhecido, na Ásia, em depósitos do Mioceno superior e do Plioceno médio em diante. *Pararhizomys* Teilhard de Chardin & Young, 1931, com dentes braquiodontes, é do Plioceno inferior da China, e *Protachyoryctes* Hinton, 1933, e *Brachyrhizomys* Teilhard de Chardin, 1942, o último um tanto primitivo, com dentes braquiodontes, são do Plioceno superior da Índia (Isiwaliks) e China, respectivamente. *Bramus* Pomel, 1892, é do Pleistoceno norte-africano.

Superfamília Geomyoidea Weber, 1904. Miomorfos de forma externa semelhante à dos murídeos primitivos ou adaptados ao salto ou à vida subterrânea. Estrutura zigo-massetérica como nos ciurídeos ou castorídeos, com o ramo lateral do masseter expandido sobre a face, em frente ao zigoma, como nos murídeos, sendo o canal

suborbitário muito reduzido, comprimido, não muito distintamente separado da fossa massetérica. Jugal reduzido ou ausente. Mastóide geralmente bem desenvolvido, sendo muito intumescido nas formas adaptadas ao salto, assim como a bula timpânica. Dentes molariformes (1/1 ou 0/0 P, 3/3 M) braquiobunodontes nas formas primitivas, ou progressivamente hipsolofodontes, nos gêneros mais evoluídos.

Família Eomyidae Depéret & Douxami, 1902. Miomorfos de tamanho pequeno ou muito pequeno, de molariformes pentalofodontes ou sugerindo os dos cricedontídeos. Crânio um tanto semelhante ao dos heteromiídeos primitivos e cricetídeos. Esqueleto pós-craniano desconhecido.

Subfamília Eomyinae Wood, 1955. É o grupo mais antigo conhecido na Europa, desde o Eoceno superior até o Mioceno inferior e na América do Norte, do Eoceno superior ao Oligoceno médio.

Eomys Schlosser, 1884, de molares superiores braquiodontes e tetracuspidados e molariformes inferiores um tanto parecidos com os dos cricetodontídeos, é do Eoceno superior da Europa (Fig. 275), tendo *sidoProtadjidaumo* Burke, 1934, forma também bunodonte, seu contemporâneo na América do Norte.

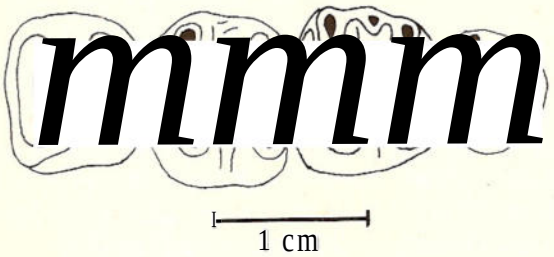


Fig. 275 – *Eomys zitteli* Schlosser, do Eoceno (fosforitos de Quercy, França). A partir da direita: P^1 – M^3 fsegundo Stehlin & Schaub, em Schaub, 1958).

Adjidaumo Hay, 1899, com dentes braquiodontes, muito afim com *Eomys* e *Paradjidaumo* Burke, 1934, participaram da fauna norte-americana dos tempos do Oligoceno inferior e médio. *Pseudotheridomys* Schlosser, 1926, é do Oligoceno inferior e Mioceno da Tcheco-Eslováquia, *sendoRhodamomys* Depéret, 1902, também muito afim com *Eomys*, do Oligoceno superior e Mioceno inferior da Europa, assim como *Omegodus* Pomel, 1854. *Ritteneria* Stehlin & Schaub, 1951, forma minúscula, com molariformes muito simplificados, braquiodontes, e *Ligerimys* Stehlin & Schaub, 1950, de molares superiores um tanto parecidos com os de *Pseudotheridomys* participaram das faunas do Mioceno inferior (Aquitanianense) e do Mioceno superior (Burdigalianense), respectivamente, ia Europa.

Kansasimys Wood, 1936, do Plioceno médio norte-americano, cujos molares inferiores são de estrutura cricetodontóide, talvez pertença também a esta subfamília, em que se classifica também *Meteomys* Kretzoi, 1952, do Pleistoceno da Hungria.

Subfamília Yoderimyinae Wood, 1955. A esta subfamília pertencem eomiídeos ainda providos de 2/1 P (com retenção do P^3, além do P^4), de molariformes superiores caracterizados por uma ligação anterior do paracone e metacone, ao longo da margem bucal, e cíngulo anterior, tanto nos superiores, como nos inferiores, muito longo; cúspides roliças, não reduzidas a cristas estreitas.

O único gênero descrito é *Yoderimys* Wood, 1955, do Oligoceno inferior de Wyoming, Estados Unidos. Um outro gênero, ainda não descrito, é presente do Oligoceno inferior de Vieja, Texas (Wood, 1955). Segundo Schaub (1958), este gênero (*Yoderimys*) nada tem a ver com os Eomyidae, sendo por ele classificado entre os Pseudosciuridae.

Família Heteromyidae Allen & Chapman, 1893. Miomorfos pequenos ou diminutos, corredores ou saltadores-bípedes, de forma exterior muróide, cauda tão ou mais longa que o corpo. Crânio leve, com mastóide e bula timpânica intumescidos, jugais muito reduzidos e extremidade anterior dos nasais prolongadas anteriormente ao rebordo pré-maxilar. Apófise coronóide muito pequena, inclinada para tràs. Molariformes braquiodontes ou hipsodontes, às vezes muito hipsodontes, de crescimento contínuo, basicamente bilofodontes, tetracuspidados. Oligoceno inferior ao Recente, na América do Norte; Recente na parte setentrional da América do Sul.

Subfamília Perognathinae Wood, 1935. Dentes molariformes braquio-hipsodontes, radiculados. Duvidosamente representada no Oligoceno médio. Presente na América do Norte, do Mioceno inferior ao Recente. Estritamente norte-americana.

Um gênero muito primitivo, talvez uma forma ancestral da família, *Heliscomys* Cope, 1873, do Oligoceno inferior ao Mioceno médio da América do Norte, é duvidosamente classificado nesta subfamília. Seus molares são tetracuspidados, com cúspides acessórias internas nos molares superiores, e externas, nos inferiores.

Apletotomeus Reeder, 1961, com molariformes braquiodontes, fortemente radiculados, cúspides baixas, molares hexacuspidados, com ligeira tendência à bilofodontia. É do Oligoceno médio dos Estados Unidos. *Mookomys* Wood, 1931, é do Mioceno inferior e médio,

seguindo-se-lhe *Perognathoides* Wood, 1935, do Mioceno superior e Plioceno inferior.

O atual *Perognathus* Wied, 1839, é conhecido desde o Mioceno norte-americano.

Subfamília Heteromyinae Alston, 1876. Molariformes caracterizados pela junção aboral e oral dos dois lóbulos transversais da coroa, transformando o vale intermediário numa bacia central. Mioceno inferior ao Recente, na América do Norte; Recente, na região setentrional da América do Sul.

Akrmiomys Reeder, 1961, cujos molares hraquiodontes se assemelham aos de *Heliscomys* e *Apletotomeus*, mas cujos caracteres gerais parecem ligá-lo mais à subfamília de que tratamos. É do Oligoceno médio do Colorado. Um lapso paleontológico separa-o da forma seguinte, *Proheteromys* Wood, 1932, característica do Mioceno inferior e médio. *Periodimys* Matthew, 1924, é do Mioceno médio e superior, a ele se seguindo *Diprionomys* Kellog, 1910, do Plioceno inferior e médio, e *Liomys* Merriam, do Plioceno superior, Pleistoceno e Recente. *Heteromys* Desmarest, 1817, é atual na América Central e na América do Sul setentrional.

Subfamília Dipodomyinae Coues, 1875. Molariformes radiculados, às vezes hipsodontes, de crescimento contínuo e estrutura coronal em forma de *H*. As formas finais do grupo são adaptadas ao salto, com bula timpânica intumescida.

A história paleontológica conhecida do grupo, integralmente norte-americana, começa no Plioceno inferior, com *Cupidinimus* Wood, 1935, que sobreviveu até o Plioceno superior, pelo menos, tendo tido por contemporâneo, no Plioceno médio, *Prodipodomys* Hibbard, 1939, e no Plioceno superior, *Dipodomys* Gray, 1841, ainda vivo ("ratos cangurus"). *Etadonomys* Hibbard, 1943, é do Pleistoceno de Kansas.

Subfamília Florentiamyinae Wood, 1936. Dentes molariformes providos de cíngulos anterior e posterior, exceto os M^{2-3} que só têm o cíngulo anterior. Mioceno inferior da América do Norte (Fig. 276).

Florentiamys Wood, 1936, único gênero conhecido.

Família Geomyidae Grill, 1872. Geomióides fossadores, de cauda curta. Crânio adaptado à vida subterrânea; bula timpânica e mastóide não intumescidos; jugal reduzido ou ausente; nasais não ultrapassando o plano do rebordo incisivo da pré-maxila. Mandíbula com apófise coronóide vertical e mais alta que o côndilo. Dentes radiculados nas formas primitivas, mas rapidamente evoluídos para a forma hipsodonte, de crescimento contínuo; molariformes construídos no mesmo plano estrutural dos heteromiídeos, mas de evolução mais rápida (particularmente nos Geomyinae). Mioceno médio ao Recente, na América do Norte.

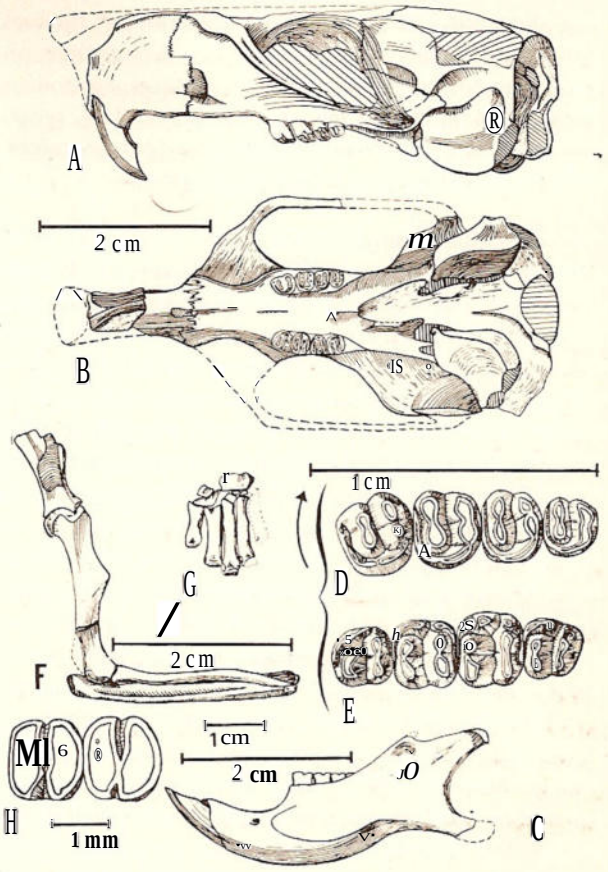


Fig. 276 – *A – F, Florentiamys loomisi* A. E. Wood, do Mioceno inferior do Wyoming. *A* e *By* crânio, visto de perfil e de baixo. C, ramo mandibular esquerdo, em vista lateral *D eE*, da direita para a esquerda, $P^4 - M^3$ esquerdos, e $P_4 - M_3$ direitos. *F* e *G*, membro locomotor anterior, direito e mão do mesmo. *H*, *Florentiamys lulli* A. E. Wood, do Mioceno inferior do Oregon, Mj_{-2} esquerdos (de A.E.Wood).

Subfamília Entoptychinae Miller & Gidley, 1918. Porção angular da mandíbula desenvolvida principalmente abaixo do nível alveolar. Molariformes superiores radiculados, de crescimento progressivamente contínuo, com união entre os lofos começada proximamente à parede interna da coroa; pré-molares molariformes, formando duas cristas unidas numa ou em ambas as extremidades, não bilobulados; molares bilobulados; desgastados em *U*.

Os gêneros conhecidos, todos do Mioceno inferior da América do Norte, são *Entoptychus* Cope, 1878, e *Pleurolicus* Cope, 1870, do Oregon, e *Gregorymys* e *Grangerimys* ambos de Wood, 1936. Em *Entoptychus* o crânio é forte, de rostro alongado e estreito, com grande

bula timpânica, não separada do mastóide; os molares (4/4), prismáticos, compostos por dois pilares transversais, separados por um sulco, não têm raízes. *Pleurolicus* assemelha-se muito ao gênero *Heteromys* atual, sendo seus molares (4/4) braquiodontes, providos de raízes, como os dos outros dois gêneros supracitados.

Subfamília Geomyinae Baird, 1857. Crânio de características extremamente típicas dos fossadores. Porção angular da mandíbula desenvolvida principalmente acima do nível alveolar. Incisivos superiores mais frequentemente sulcados, às vezes com numerosos sulcos. Dentes molariformes hipsodontes, de crescimento contínuo nas formas vivas, de lofos unidos primeiramente no centro da coroa; pré-molares bilobulados, nas formas recentes; molares de uma só coluna. Grupo tipicamente norte-americano ("pocket gophers"), conhecido desde o Mioceno inferior até o Recente.

O gênero mais antigo é *Dikkomys* Wood, 1936, do Mioceno inferior de Nebrasca, com molares hipsodontes providos de raiz, como acontece também com os de *Pliosaccomys* Wilson, 1936, do Plioceno médio. *Pliogeomys* Hibbard, 1954, do Plioceno superior de Oklahoma, é do tamanho de um pequeno *Geomys bursarius* adulto recente. *Nerterogeomys* Gazin, 1942, muito afim com *Geomys* de que talvez seja mero subgênero, é do Plioceno superior ou do Pleistoceno inferior do Arizona. *Parageomys* Hibbard, 1944, e *Plesiothomomys* Giddey & Gazin, 1933, são do Pleistoceno.

Dos gêneros recentes, *Thomomys* Wied, 1839, é o mais antigamente conhecido, pois data pelo menos do Mioceno superior. *Geomys* Rafinesque, 1817, é presente na fauna norte-americana a partir do Plioceno, juntamente com *Cratogeomys* Merriam, 1895, identificado desde o Plioctno superior.

Dois gêneros de posição sistemática incerta, *Griphomys* Wilson, 1940, do Eoceno superior da Califórnia, muito primitivo, e *Diplolophus* Troxell, 1923, do Oligoceno médio do oeste norte-americano, cuja dentição segere muito a dos murídeos, são duvidosamente classificados entre os Geomyoidea.

Superfamília Dipodoidea Weber, 1904. Dentes: 1/1 I, 0/0 C, 1-0/0 P, 3/3 M, os incisivos às vezes sulcados, os molariformes braquiodontes a hipsodontes, de plano estrutural original semelhante ao dos cricetídeos primitivos, evoluindo progressivamente para o seu próprio padrão. Forame suborbitário grande, dando passagem a um ramo do masseter (com sulco separado) para o nervo suborbitário. Bula timpânica geralmente intumescida. Comumente saltadores.

Se os dipodóides têm algo em comum com os muróides, é de se supor que estes grupos tenham se separado imediatamente após sua origem de tronco ancestral comum. A retenção de um pré-molar superior (P^4) nos dipodóides menos progressivos, denota que este grupo não pode ser considerado como descendente de qualquer dos muróides conhecidos, como afirma Wood (1956). Mas por enquanto, nada se pode dizer de decisivamente conclusivo a respeito de suas afinidades subordinais, sendo pois, sua classificação entre os Myomorpha ainda pendente de confirmação.

Família Zapodidae Coues, 1875. Molariformes de coroa baixa ou imediatamente desenvolvida. Forame suborbitário de tamanho médio. Bulas timpânicas pequenas, não intumescidas. Metatarsianos centrais não fundidos entre si. Adaptação à corrida rápida ou ao salto. Eoceno inferior (?), Plioceno médio ao Recente, na América do Norte; Oligoceno e Pleistoceno ao Recente, na Europa; Plioceno inferior ao Recente, na Ásia.

Subfamília Sicistinae Allen, 1901. Molares tetracuspidados, lembrando os dos cricetídeos. Pé não alongado. Subfamília mais primitiva. Eoceno superior (?) e Mioceno inferior, na América do Norte; Oligoceno e Pleistoceno ao Recente, na Europa; Plioceno inferior ao Recente, na Ásia.

Se *Simimys* Wilson, 1925, for um zapodídeo, como parece certo, segundo Schaub, a história paleontológica do grupo pode ser recuada até o Eoceno superior da América do Norte, onde este gênero, cujo molares inferiores diferem dos de *Plesiosminthus* em detalhes estruturais, é representado pela espécie *S. simplex* Wilson.

Plesiosminthus Viret, 1926, de molares de aspecto nitidamente cricetodontóide, é presente no Oligoceno superior e Mioceno inferior da Eurásia, sendo *Schaubeumys* Wood, 1935, que se assemelha muito àquele, por seus molares, presente no Mioceno inferior da América do Norte (Fig. 277).

Heterosminthus Schaub, 1930, forma pequena, que alguns autores preferem classificar entre os dipodídeos, é do Plioceno inferior de Kansu, Ásia.

O gênero atual, *Sicista* Gray, 1827 ("camundongos" listrados), da Eurásia é do Pleistoceno.

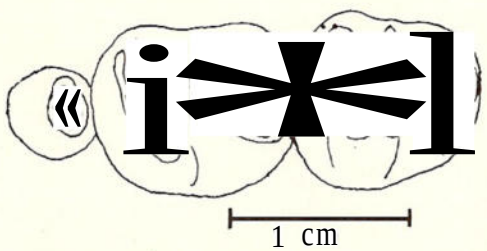


Fig. 277 – *Plesiosminthus schaubi* Viret. Oligoceno superior (Estampianense). M^2 – P^1 (segundo Stehlin & Schaub).

Subfamília Zapodinae Trouessart, 1880. Molares semi-hipsodontes, de estrutura tetracuspidada, muito modificada pelo grande desenvolvimento do paracônido e pela presença de longos e estreitos sinclinais da coroa.

O único gênero extinto conhecido é *Pliozapus* Wilson, 1936, do Plioceno médio norte-americano. Seus molares inferiores, de paracônido normal e quatro sinclinais internos, lembram os *Allactaga* e seus afins.

Os atuais *Napaeozapus* Preble, 1899, e *Zapus* Coues, 1875, ambos norte-americanos, sendo o último também presente na fauna da China, são conhecidos desde o Pleistoceno da América do Norte.

Família Dipodidae Waterhouse, 1842. Molariformes braquiodontes a mesodontes; nas formas primitivas, hipsodontes, em todas as formas modernas de estrutura superficialmente similar à dos microtinos e progressivamente mais afastada dos cricetinos. Forame infraorbitário grande. Bulas timpânicas intumescidas. Tíbia e fíbula mais ou menos alongadas, soldadas em sua parte distai, sendo os três metatarsianos médios geralmente soldados entre si. Roedores provavelmente descendentes dos zapodídeos, altamente adaptados ao salto. Plioceno inferior ao Recente, na Ásia; Pleistoceno ao Recente, na Europa e norte da África.

Subfamília Allactaginae Vinogradov, 1930. Incisivo superior não sulcado. Molares alongados. Ramo vertical do jugal pouco alargado. Pré-maxilas projetadas à frente dos nasais. Bulas timpânicas fracamente intumescidas. Pé pentadáctilo. Mioceno superior ao Recente, na Ásia; Pleistoceno ao Recente, na Europa.

Dos gêneros conhecidos, *Protalactaga* Young, 1919, do Mioceqo superior (Vindobonianense) e Plioceno inferior (Poncianense) da Ásia, é o mais antigo. Seus molares inferiores sugerem muito os de *Heterosminthus* por sua estrutura coronal, que é, porém, pouco mais complicada.

Do Plioceno da Ásia são também *Brachyscirtetes* Schaub, 1934, representado por uma espécie de tamanho mais avantajado, de pé relativamente curto, e *Paralactaga* Young, 1927, de molares braquiodontes, os superiores com quatro dobras côncavas (sinclinais) externas.

Apenas *Allactaga* Cuvier, 1836, entre os três gêneros atuais (jerbos pentadáctilos, etc.), é conhecido no estado fóssil, no Pleistoceno da Europa.

Subfamília Dipodinae Murray, 1866. Incisivos superiores sulcados. Molariformes encurtados e simplificados. Ramo vertical do zigoma largo. Bulas timpânicas e mastóides muito intumescidos. Pré-maxilas mais curtas que na subfamília anterior. Pé tridáctilo. Plioceno inferior e Pleistoceno ao Recente, na Ásia. Recente, na Europa e África.

Sminthoides Schlosser 1924, de molares superiores tetracuspidados, com cíngulo anterior e mesolofo reduzido, é o único gênero extinto conhecido, do Plioceno inferior da Ásia. Dos seis gêneros recentes (jerbos) eurasiáticos e africanos, apenas *Dipus* Zimmerman, 1780, é conhecido como fóssil, no Pleistoceno da Ásia.

Superfamília Gliroidea Simpson, 1945. Esta superfamília é classificada entre os Myomorpha com dúvida. Talvez ficasse melhor classificada numa subordem própria, independente. Encerra roedores trepadores. Seu crânio é de frontal estreito, desprovido de apófise pós-orbitária. Estrutura zigo-massetérica primitiva ou tendendo para a forma mais evoluída dos murídeos. Forame infraorbitário relativamente pequeno atravessado, não obstante, por um ramo do masseter. Bulas timpânicas grandes e intumescidas. Molariformes braquiodontes, de coroa baixa e estrutura trigonodonte, modificada (o que os afasta, sobremodo, dos Muroidea).

Os gêneros desta superfamília formam um grupo compacto, de origem desconhecida, eurasiático e africano, presente na Europa desde o Oligoceno, pelo menos.

Família Gliridae Thomas, 1897. Estrutura zigo-massetérica do tipo miomorfo, mas com apenas pequena parte do masseter passando pelo forame infraorbitário. Molariformes (4/4), de coroa baixa, caracterizada por uma estrutura peculiar, de cristas paralelas. Tamanho pequeno. Oligoceno médio ao Recente, na Europa; Recente na Ásia e África.

Subfamília Glirinae Thomas, 1897. Parte inferior da raiz do arco zigomático larga e voltada para cima. Mioceno inferior ao Recente, na Europa; Recente na Ásia.

Os gêneros mais antigos, que se ligam a este grupo, são *Caenomys* Lydekker, 1885, e *Peridyromys* Stehlin & Schaub, 1951, ambos do Mioceno inferior da Europa, juntamente com *Heteromyoxus* Dehm, 1938, este presente também no Mioceno médio ou superior, assim como *Brachymys* Meyer, 1847.

Três gêneros extintos são conhecidos no Pleistoceno: *Leithia* Lydekker, 1896, que encerra o maior dos gliróides conhecidos, com molares superiores quadráticos, de trigono não fendido, e molares inferiores de estrutura similar aos de *Dryomys* do Pleistoceno da ilha de Malta; *Hypnomys* Bate, 1918, pouco menor que *Leithia* de molares superiores também quadráticos e molares inferiores alongados, de três cúspides linguais, do Pleistoceno das ilhas Baleares; e *Philistomys* Bate, 1937, do tipo primitivo, rostro curto, forame pré-orbitário mais estreito que nos gêneros recentes e molariformes de cristas simples e pouco numerosas, do Pleistoceno da Palestina.

Entre os gêneros recentes, *Glis* Brisson, 1762, *Muscardinus* Kaup, 1829, e *Eliomys* Wagner, 1843, são presentes no Pleistoceno europeu.

Outras formas fósseis, menos conhecidas, são citadas no Plioceno e no Pleistoceno inferior da Europa.

Subfamília Gliravinae Schaub, 1958. Molariformes braquiodontes. 2/0 P. Molares superiores trigonodontes, com mesolofo, simples; molares inferiores tetracuspidados. Tamanho pequeno.

Gênero único: *Gliravus* Stehlin & Schaub, 1951, cujas espécies se distribuem pelo Oligoceno superior e Mioceno inferior da Europa.

Subordem CASTORIMORPHA Wood, 1955

Roedores com um ramo lateral do masseter expandido na frente do zigoma e forame suborbitário estreito, como nos Sciuridae, e uma forte crista, intermediária entre este e a fossa relativa àquele ramo muscular. Molariformes lofodontes, partindo de estrutura pentalofodonte. Adaptações primariamente fossórias.

Os castores apresentam relações de semelhança com diversos outros grupos de roedores; inclusive Sciuridae e Geomyoidea, não havendo porém, nenhuma evidência que favoreça mais a idéia de sua maior afinidade com um ou outro dos grupos em referência.

Superfamília Castoroidea Gill, 1872. Duas famílias, Castoridae e Eutypomiiaae, sendo muito maior a distinção entre as duas que a existente entre as subfamílias dos Castoridae.

Família Castoridae Cray, 1821. Molariformes: 2-1/1 P, 3/3 M. Molares relativamente simples, basicamente pentalofodontes, com tendência progressiva para a hipsodontia. Crânio pesado, com bulas timpânicas pequenas e longo tubo auditivo externo, dirigido para cima. Hábitos aquáticos ou fossórios. Distribuição holártica. Oligoceno superior ao Recente, na Europa; Oligoceno inferior ao Recente, na América do Norte; Mioceno superior ao Recente, na Ásia.

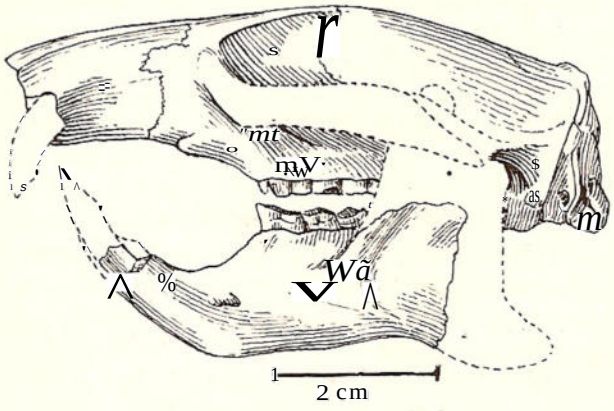


Fig. 278 — *Agnotocastor praetereadens* Stirton. Oligoceno (White River beds). Crânio e mandíbula, de perfil (69 mm) (segundo A.E. Wood).

Subfamília Castorinae Gray, 1825. Crânio de rostro alargado e aprofundado e caixa cerebral estreitada; região basiocipital conspicuamente deprimida em fossa. Molariformes de crescimento limitado, mas muito hipsodontes, de modo que a estrutura heptalofodonte reduzida pouco se modifica com a idade, nunca chegando, talvez, a desaparecer.

Esta subfamília inclui os castores atuais e seus mais próximos afins conhecidos na América do Norte, desde o Oligoceno inferior até o Mioceno inferior e do Plioceno ao Recente, na Europa, do Mioceno superior ao Recente, e, na Ásia, do Plioceno ao Recente.

O gênero mais antigo é *Agnotocastor* Stirton, 1935, do Oligoceno norte-americano (2/0 P) (Fig. 278), onde é seguido por *Palaeocastor* Leidy, 1869, *Hystricops* Leidy, 1858, e *Euhapsis* Peterson, 1905, do Mioceno inferior, o último dos quais tem o crânio muito semelhante aos dos Mylagaulidae, de ocipital muito inclinado para a frente, quase tão largo quanto longo, bulas timpânicas pouco intumescidas e molariformes pequenos. Na Europa, *Palaeomys* Kaup, 1832, é comum ao Mioceno superior e Plioceno inferior e, na Ásia, *Sinocastor* Yoúng 1934, que alguns autores distinguem de *Castor*, caracteriza o Plioceno da China.

O atual *Castor* Linnaeus, 1758, comum à fauna moderna da América do Norte e Eurásia, é fóssil nos mesmos continentes desde o Plioceno.

Subfamília Castoroidinae Trouessart, 1880. Estrutura zigo-massetérica modificada pela passagem do fuste do incisivo superior sob (em vez de sobre) o forame suborbitário, sendo a área anteorbitária, de inserção do masseter, dividida em dois planos pela crista resultante da passagem do fuste do dente; parte posterior das narinas horizontalmente dividida pela fusão mediana dos ossos palatinos sobre as raízes dos molariformes. Dentes de crescimento contínuo, de estrutura coronal penta- a heptalofodonte, paralela.

Grupo extinto, fóssil do Oligoceno superior ao Pleistoceno da Europa e do Mioceno ao Pleistoceno da América do Norte e Ásia.

Steneofiber Géoffroy, 1833, é conhecido por diversas espécies, distribuídas pelo Oligoceno superior e Mioceno inferior e médio da Europa, cujos molares são, como os dos diversos gêneros da subfamília Castorinae, de estrutura pentalofodonte completa, o que se dá tam-

bém com *Monosaulax* Stirton, 1935, do Mioceno e Plioceno inferior da América do Norte e Europa.

Um gênero do Plioceno inferior e médio norte-americano, *Eucastor* Leidy, 1858, encerra formas providas de dentes menos hipsodontes que *Dipoides* Schlosser, 1902, do Plioceno norte-americano e eurasiático, cujas espécies são de pequeno tamanho, com dentes muito hipsodontes e cujos molares superiores têm a estrutura da coroa em forma de um *S* deitado.

Amblycastor Matthew, 1918, do Mioceno médio e superior da América do Norte e Ásia, tem a estrutura pentalofodonte de seus molares complicada por um sistema de dobras de esmalte também observado em alguns dos membros da subfamília Castorinae (Fig. 279). No Mioceno da Europa, *Anchitheriomys* Roger, 1898, apresenta analogias com *Amblycastor* sendo o esmalte de seus incisivos sulcado longitudinalmente, como nos daquele.

No Plioceno superior, *Procastoroides* Barbour & Schultz, 1937, participou da fauna norte-americana tendo *Trogontherium* Fischer, 1809, sido seu contemporâneo na Europa (Fig. 279). O último citado, cujos molares superiores apresentam estrutura lamelar que lembra a de *Archaeomys*, sendo o último molar mais alongado que os anteriores, sobreviveu na Europa até o Pleistoceno, quando viveu também na Ásia.

Paradipodoides Rinker & Hibbard, 1952, cujos caracteres mandibulares se aproximam dos de *Castor* e *Castoroides* Forster, 1838, forma gigante, do tamanho de um urso pequeno, muito especializada, caracterizam o Pleistoceno norte-americano.

Família Eutypomyidae Miller & Gidley, 1918. Molariformes tetracuspidados e lofodontes, de estrutura muito complexa. Crânio basicamente semelhante ao dos castorídeos, sugerindo também o dos ciurídeos, mas sem apófises pós-orbitárias. A estrutura dos pés indica adaptações um tanto peculiares.

Embora Schaub (1953, 1958) prefira separar esta família da dos Castoridae, considerando-a como de posição sistemática incerta, Wood (1955), apoiado nas fortes semelhanças de sua estrutura craniana com a dos castores, opina pela necessidade de agrupá-la com estes numa mesma superfamfiia, como aqui está feito.

Um só gênero, *Eutypomys* Matthew, 1905, do Oligoceno médio e superior da América do Norte, cuja espécie única era de grande tamanho (seu crânio tem aproximadamente, 70 cm de comprimento).

Subordem THERIDOMYOMORPHA Wood, 1955

Forame infraorbitário grande, dando normalmente passagem a um ramo do masseter. Dentes molariformes superiores ê inferiores de estrutura pentalofodonte, com

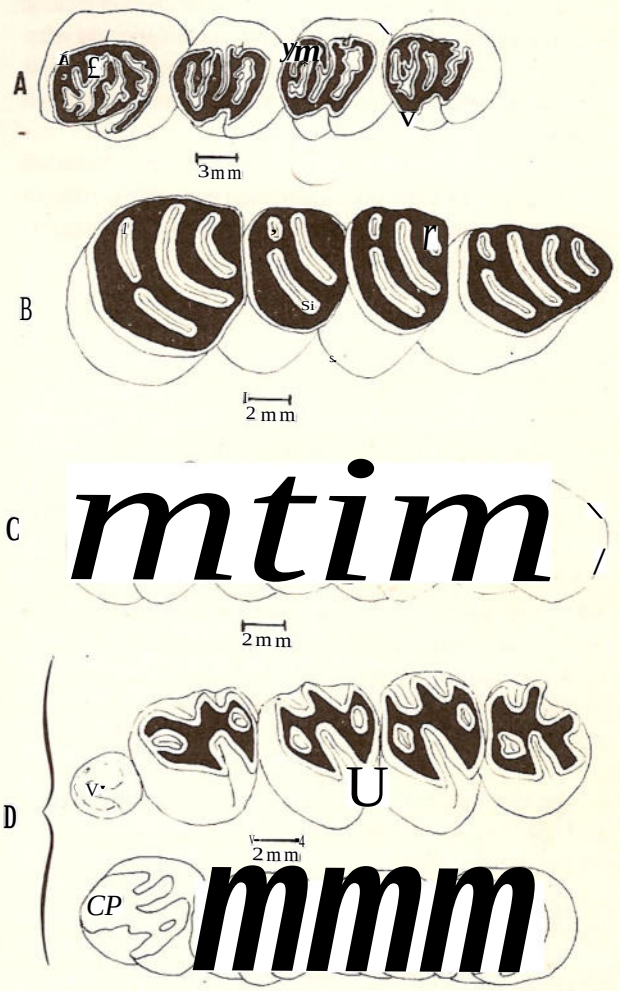


Fig. 279 – *Amblycastor tunguriensis* Striton. Mioceno superior. M_3 – Pj (36 mm). *B*, *Trogontherium cuvieri* Fischer. M^3 – P^1 (40 mm). Pleitoceno. C, *Trogontherium boisvilletii* (Laugel). Pleistoceno. M_3 – P, (38 mm). *D*, *Eupetaurus cinereus* Thomas. Recente M^3 – P^2 esquerdos (em cima) e M_3 – P_2 direitos (embaixo), aumentados. (*A*, segundo Stirton; *B* e C, segundo Stehlin & Schaub; *D*, segundo Jentnik, todos em Schaub, 1958).

mesolofo e mesolofido bem desenvolvidos. Ângulo mandibular no mesmo plano do ramo ascendente. Eoceno e Oligoceno da Europa; Oligoceno (?), Mioceno ao Recente, na África.

Superfamília Theridomyoidea Lavocat, 1951. Dentes molariformes (1/1 P, 3/3 M) bunodontes a lofodontes e braquiodontes a extremamente hipsodontes.

Família Theridomyidae Alston, 1876. Forame infraorbitário com sulco para a passagem do nervo suborbitário. Jugal em contato com o lacrimal, sendo o ramo montante do arco jugal muito desenvolvido. Molariformes lofodontes e mesodontes a extremamente hipsodontes; molares plicidentados, pentalofodontes. Eoceno superior ao Oligoceno médio da Europa.

A estrutura dentária destes roedores do Terciário médio europeu, de aspecto avançado, embora seja paralela à dos Caviomorpha não indica necessariamente qualquer relação de afinidade mais próxima com os roedores sul-americanos.

Esta família é derivável de algum gênero de Pseudosciuroidea (*Adelomys* ou algum próximo afim), não podendo ser tida como ancestral dos grupos sul-americanos, nem dos Hystricomorpha.

Subfamília Theridomyinae Winge, 1887. Grupo característico do Eoceno superior ao Oligoceno médio europeu.

Além do gênero tipo, *Theridomys* Jourdan, 1837, do Oligoceno inferior e médio (Fig. 280), comporta ainda *Trechomys* Lartet, 1869, do Eoceno superior (Fig. 281), *Isoptychus* Pomel, 1853, do Oligoceno inferior, *BlainviUimys*, Stehlin & Schaub, 1950 (Fig. 281) e *Oltinomys* Stehlin & Schaub, 1950 (Fig. 282). Estes dois do Oligoceno médio, dos quais os cinco últimos são por alguns autores, tidos como simples subgêneros do primeiro citado. Um outro gênero do Oligoceno inferior *PseudoItinomys* Lavocat, 1951, é próximo afim com os mesmos.

Subfamília Archaeomyinae Schlosser, 1884. Séries dentárias convergindo para a frente. Palato com sulcos laterais muito profundos, com bordo anterior ao nível do bordo anterior do pré-molar e bordo posterior nivelado com o do M^2. Molares plicidentados, com nítida tendência para a estrutura lamelar. Oligoceno médio da Europa.

Dois gêneros: *Archaeomys* Laizier & Parieu, 1839, com dentes mais hipsodontes que os dos Theridomyinae (Fig. 280), e *Taeniodus* Pomel, 1853 (Fig. 282).

Subfamília Issiodoromyinae. Molares hipsodontes, os superiores com hipsodontia restrita à parte interna da coroa, estruturalmente pentalofodontes reduzidos porém com o desgaste a um estado final bilobulado. Orifícios palatinos anteriores muito longos, palato ósseo reduzidíssimo. Bulas timpânicas grandes. Oligoceno inferior e médio da Europa; Oligoceno, Mioceno inferior da África.

Issiodoromys Croizet, 1845, tipo do grupo, é o único gênero seguramente classificável aqui (Fig. 283). Outros gêneros são presentes no Oligoceno dos Fosforitos de Quercy, França (*Sciuromys* Schlosser, 1884, *Pseudosciuromys* Stehlin & Schaub, 1951) e da África (*Neos-*

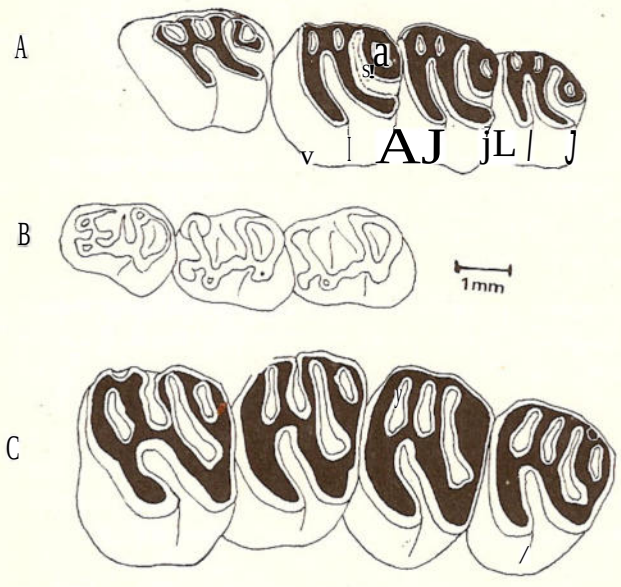


Fig. 280 – *A*, *Archaeomys chinchilloides* Gervais. Eoceno (fosforitos de Quercy, França). $M^3 - P^1$ (9,5 mm). *B*, *Adelomys depereti* Stehlin & Schaub. Base do Eoceno superior (Ludiense inferior). $M_2 - P_4$ (7 mm). *C*, *Theridomys lemhronicus* Bravard. Oligoceno superior (Estampianense). $M^3 - P^1$ (11 mm) (segundo Stehlin & Schaub, em Schaub, 1958).

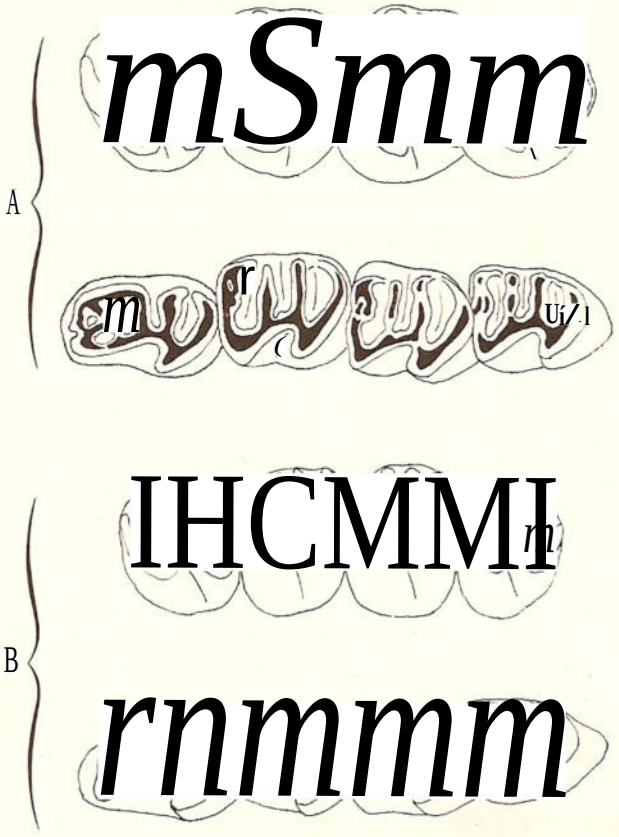


Fig. 281 – *A*, *Trechomys bonduelli* Lartet. Eoceno superior (Ludianense superior). $M^3 - P^1$ (em cima, 9 mm) e $M_3 - P_1$ (embaixo, 10 mm). *B*, *BlainviUimys gregarius* (Schlosser). Eoceno (fosforitos de Quercy). $M^3 - P^1$ (em cima, 7,7 mm) e $M_3 - P_4$ (embaixo, 9,7 mm) (segundo Stehlin & Schaub).

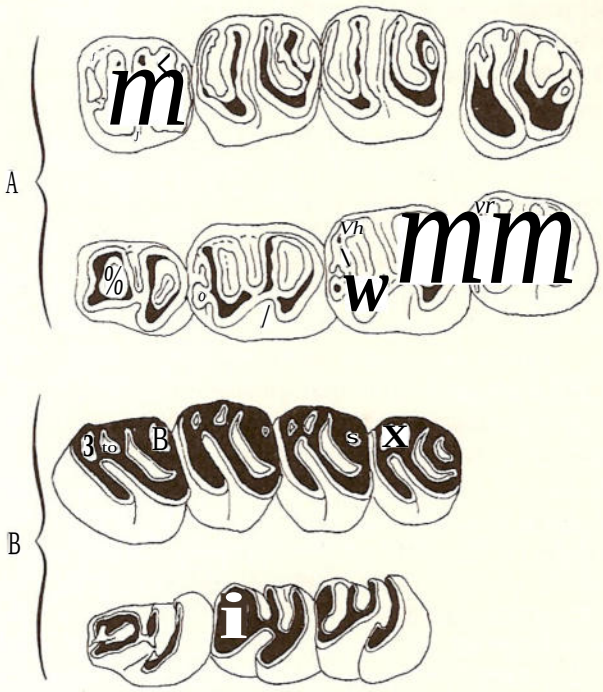


Fig. 282 – *A, Oltinomys platyceps* (Filhol). Eoceno (fosforitos de Quercy). $M^2 - P^1$ (em cima, 8,2 mm) e $M_3 - Pl$ (embaixo, 12,5 mm). *B, Taeniodus curvistriatus* (Laizier & Parieu). Oligoceno superior (Estampianense). $M^3 - P^1$ (em cima, 8,3 mm, ap.) e $M_2 - ?_1$ (embaixo, 7 mm,ap.) (segundo Stehlin & Schaub, em Schaub, 1958).

ciuromys Stromer, 1922). *Apodecter* Hopwood, 1929, encerra formas de tamanho muito pequeno.

Dois gêneros, que alguns autores duvidosamente ligam aos Theridomyidae, com espécies do tamanho de uma cobaia ou pouco maiores, ambos do Mioceno inferior da África sul-ocidental, *Diamantomys* e *Pomonomys* propostos por Stromer, 1922, são separados por Schaub (1958), numa família própria, Diamantomyidae, de posição sistemática incerta. Por outros autores são classificados entre os Ischyromyoidea, numa mesma família (Phiomyidae) com *Phiomys*, *Paraphiomys*, etc., que, de posição sistemática ainda duvidosa, são por vezes também classificados embora com séria dúvida, na subfamília de que tratamos (Vide Phiomyidae).

Família Pseudosciuridae Zittel, 1893. Palato largo, retangular. Molariformes braquiodontes, buno- a sublofodontes, os superiores triangulares a retangulares e tetracuspidados, os inferiores tetracuspidados (paracônido geralmente preservado), de entocônido e hipocônido ligados entre si por uma crista transversal. Hipoconulido presente apenas nas formas primitivas. Eoceno médio ao Oligoceno médio da Europa.

Esta família pode ter dado origem à dos Theridomyidae, por intermédio de *Adelomys* ou de algum outro gênero muito próximo do mesmo, o qual, por outro lado, muito se aproxima também do paramiídeo *Decticadapis* (a julgar pelo espécime original deste), de modo a fazer, segundo Wood, da seqüência formada pelas pequenas espécies de *Paramys*, do Eoceno mais inferior, a *Decticadapis* e a *Adelomys*–uma série filogenética natural.

Adelomys Gervais, 1848-1852, cujas espécies se distribuem do Eoceno médio ao Oligoceno inferior da Europa, apresenta tendência progressiva para a plicidentia (plicatura do esmalte dos acidentes estruturais da coroa dentária), aproximando-se da estrutura pentalofodonte. *Suevosciurus* Dehm, 1937, do Eoceno superior e Oligoceno inferior e médio, talvez seja um seu mero sinónimo. *Masillamys* Tobieu, 1954, com 2P superiores, é do Eoceno médio. *Pseudosciurus* Hensel, 1856, com molares superiores de cúspides subcrescentiformes, é do Eoceno superior e do Oligoceno inferior da Europa.

Família Pedetidae Owen, 1847. Roedores de grande tamanho, saltadores. Molariformes: 1/1 P, 3/3 M. Muito semelhantes a alguns Theridomyidae, na estrutura da região zigo-massetérica e infraorbital, na forma geral do crânio, na estrutura do palato e por suas bulas timpânicas intumescidas.

No entanto, a estrutura de seus dentes que, com o desgaste, apresentam apenas dois prismas de esmalte, cada qual terminado por uma cúspide, o esmalte multisseriado de seus incisivos, etc., constituem razões ponderáveis para que se duvide de suas relações com os Theridomyomorpha ou com qualquer outra das subordens conhecidas. Sua consideração aqui é feita, pois, em caráter provisório.

O grupo é tipicamente africano.

Parapedetes Stromer, 1926, mais especializado que o gênero recente, do qual, pois, não teria sido ancestral, é do Mioceno inferior da África. O gênero recente, *Pedetes* Illiger, 1811, é conhecido desde o Pleistoceno.

Subordem incerta

De posição sistemática ainda mais duvidosa que a dos Pedetidae, a superfamília Ctenodactyloidea, considerada a seguir, apresenta, porém, muitos aspectos estruturais em comum com os Theridomyidae, que podem ser interpretados como indicativas de origem comum, a partir de um tronco ancestral paramiídeo, no Eoceno inferior ou mais provavelmente, de convergência evolutiva.

Superfamília Ctenodactyloidea Simpson, 1945. Encerra duas famílias: Tataromyidae, extinta, e Ctenodactylidae, recente. Estas duas famílias são muito afins entre si. Os gêneros aqui classificados na família Tataro-

myidae por alguns autores, são considerados como Ctenodactylidae primitivos.

Família Tataromyidae Bohlin, 1946. Molariformes braquiodontes a hipsodontes; pré-molar simples; molares superiores com duas cúspides internas e duas cristas e cíngulos anterior e posterior, externos. Molares inferiores de trigonido reduzido ao protocônido e metacônido, interligados por um lofo transverso; outro lofo transverso posterior, liga o entocônido ao hipocônido, comunicando-se, outrossim, com o lofo anterior por uma crista mediana longitudinal, assim como com o hipoconulido. Oligoceno superior ao Plioceno inferior da Ásia.

Kakaromys Matthew & Granger, 1923, do Oligoceno asiático, é conhecido por uma espécie de pequeno tamanho, de molares simples, tetracuspidados.

Tataromys Matthew & Granger, 1923, também do Oligoceno asiático, encerra espécies de maior tamanho, com dentes braquiodontes, de raízes longas.

Leptotataromys e *Yindirtemys* ambos de Bohlin, 1946, do Oligoceno da Mongólia, são muito afins com *Tataromys*.

Sayimis Wood, 1937, cuja espécie tipo é do Plioceno inferior da Ásia, é um gênero mais especializado, cujos molares apresentam hipsodontia unilateral. Outras espécies talvez sejam presentes no Oligoceno e Mioceno da Ásia.

Família Ctenodactylidae Gervais, 1853. Esta família, hoje limitada ao norte da África, é conhecida naquele continente desde o Mioceno quando – segundo Wood (1974) – teria para ali emigrado, a partir da Ásia. Fósseis de roedores deste grupo ocorrem nos Siwaliks da Índia desde o Mioceno superior até o Plioceno inferior, sendo abundantes no Oligoceno da Mongólia e Kansu e também representados no Oligoceno médio de Kazakhstan (sudoeste da Ásia Soviética). Wood pensa que os Ctenodactylidae e os Cricetidae tiveram ancestrais comuns, que teriam vivido em época não anterior ao Eoceno. *Pectinator* Blyth, gênero africano recente, é duvidosamente presente no Plioceno inferior da Ásia. Gundis.

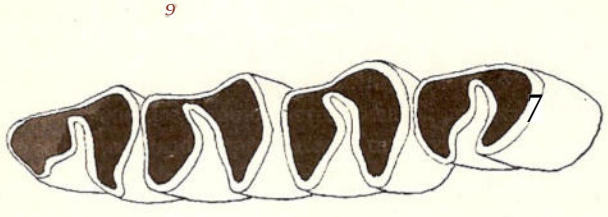


Fig. 283 – *Issiodoromys terminus* Stehlin & Schaub. Oligoceno superior (Estampianense superior). M_3 – P, (10 mm, ap.) (segundo Stehlin & Schaub, em Schaub, 1958).

Subordem HYSTRICOMORPHA Brandt, 1855

Forame suborbitário muito grande, dando passagem ao ramo profundo do masseter, originado na região anteorbitária. Molariformes (1/1 P, 3/3 M) com mesolofo, os superiores, e mesolofido, os inferiores, às vezes presentes. Esmalte dos incisivos unisseriado.

Superfamília Hystricoidea Gill, 1872. Contém uma só família, Hystricidae.

Família Hystricidae Bumett, 1830. Roedores de grande tamanho, de pelagem parcialmente transformada em fortes espinhos. Molariformes de estrutura basicamente pentalofodonte, modificada, e mais ou menos hipsodontes, de raízes incompletas nas formas evoluídas. Regiões nasal e frontal intumescidas e arqueadas. Bulas timpânicas relativamente pequenas. Oligoceno ao Recente, na Europa; Plioceno médio ao Recente, na Ásia; Recente, na África.

Duas subfamílias, ambas recentes: Hystricinae e Atherurinae, a primeira das quais com representantes fósseis conhecidos.

Subfamília Hystricinae Murray, 1866. Porcos-espinhos, propriamente ditos, do Antigo Continente.

O único gênero extinto é *Sivacanthion* Colbert, 1933, do Plioceno inferior dos montes Siwaliks, Ásia meridional. Seus molares inferiores são de estrutura muito complicada. Dos gêneros recentes, apenas *Hystrix* Linnaeus, 1758, da Ásia e África, é conhecido no estado fóssil, na Ásia, desde o Plioceno médio. Uma espécie do Plioceno inferior de Piquermi, Grécia, é maior que o porco-espinho atual. O gênero é também presente no Pleistoceno da Europa, participando, outrossim, da fauna moderna da Itália (talvez introduzido pelo homem).

Superfamília Thryonomyoidea Wood (1955), reúne aqui as duas famílias dos Thryonomyidae e Petromuridae, baseado, em parte, em semelhança morfológica, sem qualquer apoio paleontológico, embora sem esquecer suas óbvias semelhanças com os Octodontídae e Echimyidae, que levaram alguns autores a classificar os gêneros respectivos nestas famílias sul-americanas.

Considerando, porém, que as possibilidades de terem roedores africanos atingido a América do Sul, para dar origem aos Caviomorpha e vice-versa, de roedores sul-americanos terem transposto o oceano Atlântico, para originar as famílias aqui consideradas, no território africano, são por demais remotas. Wood (op. cit.) prefere considerar as semelhanças apontadas entre as formas dos dois continentes, como resultantes de paralelismo evolutivo sem significação de afinidade próxima, separando as duas famílias africanas numa mesma superfamília, a

exemplo do que sucede com as duas famílias sul-americanas, envolvidas no caso, a que não se opõem os caracteres distintivos das duas famílias, nem sua distribuição geográfica.

Família Thryonomyidae Pocock, 1922. Crânio maciço, de rostro largo e alto, crista sagital muito saliente. Incisivo superior trissulcado. Molariformes (4/4 P, 1-3/1-3 M) semi-hipsodontes, de coroa larga e alta, tri- a tetralofodontes (provavelmente derivados de formas pentalofodontes), com os pré-molares permanentes suprimidos, como nos Echimyidae.

Paraulocodus Hinton, 1933, do Plioceno inferior dos Siwaliks, Ásia meridional, tem molares mais braquiodontes que os do atual *Thryonomys* da África, sendo o pré-molar superior mais reduzido.

Família Petromuridae Wood, 1955. Crânio largo e achatado, sem constrição interorbitária. Masseter do tipo histricomorfo, orifício suborbitário grande, com canal para o nervo. Bulas timpânicas grandes, intumescidas, com apófise parocipital justaposta. Molariformes (1/1 P, 3/3 M) de estrutura aparentemente simplificada da forma tetra- ou pentalofodonte, bilobulados, quando novos.

O gênero único é *Petromus* Smith, 1831, atual, na África, onde é conhecido desde o Pleistoceno.

Subordem BATHYERGOMORPHA Tullberg, 1899

Forame infraorbitário pequeno, não dando passagem a qualquer ramo do masseter, a não ser em casos raros, embora o masseter seja um tanto complexo e muito diferenciado. Os dentes molariformes são variáveis em número (6/6 a 2/2), provavelmente em virtude de condição particular dos dentes de leite. São complicados, muito hipsodontes, mas de crescimento limitado e estrutura simplificada; geralmente reduzida a um círculo, às vezes com retenção de uma dobra. Hábitos fossórios subterrâneos. Mioceno inferior e Pleistoceno ao Recente, na África.

Grupo muito especializado, de afinidades completamente desconhecidas, embora se possa presumir que tenha derivado dos Paramyidae, no Eoceno inferior ou médio, segundo Wood.

Superfamília Bathyergoidea Osbom, 1910. Encerra uma só família, considerada abaixo.

Família Bathyergidae Waterhouse, 1841. Roedores fossórios, altamente especializados, com incisivos superiores muito fortes, prolongando-se seu fuste acima ou além dos molares. Mioceno inferior e Pleistoceno ao Recente, na África.

Um gênero, de afinidades um tanto incertas, *Bathyergoides* Stromer, 1926, é do Mioceno inferior da África. Um outro gênero extinto, *Gypsorhynchus* Broom, 1934, representa a família no Pleistoceno do mesmo continente, ao lado de *Cryptomys* Gray, 1864, recente fóssil no Pleistoceno de Sterkfontein. Quatro outros gêneros, inclusive *Bathyergus* Illiger, 1811, são recentes.

Subordem CAVIOMORPHA Wood, 1955

Forame infraorbitário muito grande, quase do tamanho da órbita, dando passagem ao ramo profundo do músculo masseter até a face, à frente da raiz do zigoma, cuja parte inferior é estreita. Frontais não estreitados na região interorbitária. Ângulo mandibular tipo histricognata, isto é, voltado para fora (exceto nos Cavioidea). Dentes: 1/1 I, 0/0 C, 1/1 P, 3/3 M x 2 = 20; molariformes de estrutura basicamente penta- ou tetralofodontes, mais ou menos modificada, os molares com mesolofo (os superiores) e mesolofido (os inferiores) e, nas formas pentalofodontes, com adição de um novo lofo (crista) transverso, seja nos molares superiores (neolofo), seja nos inferiores (neolofido). Oligoceno ao Recente, na América do Sul; Pleistoceno ao Recente, na América Central e do Norte.

Este grupo, estritamente americano, a que pertencem os porcos-espinhos americanos, em geral, as préas e cobaias, capivaras, pacas, chinchilas, nutrias, degus, tucotucos e os "ratos espinhosos", foi separado dos Hystricomorpha, do Antigo Continente, com base, apenas, em dados de ordem filogenética, e paleogeográfica, pois não há dúvida de que ele se constituiu, como tal, a partir, pelo menos, dos tempos do Oligoceno inferior, não tendo tido relações de afinidades com os Hystricomorpha, senso estrito, desde o Eoceno.

As famílias que constituem esta subordem, descendentes de tronco ancestral comum, aparecido subitamente no Oligoceno, evoluíram isoladamente, na América do Sul durante o Terciário, tendo, no Plioceno, invadido a América do Norte. É admissível que o tronco ancestral do grupo tenha procedido da América do Norte, nos albores do Eoceno, através do sistema de ilhas a que devia estar então reduzido o istmo de Panamá, submerso, em sua maior parte, durante quase todo o Terciário, se aceitarmos a hipótese mais corrente até agora, reforçada por Wood.

Lavocat (1969, 1971), apoiado por Hoffstetter (1972), sugere origem transatlântica, a partir dos Phiomorpha (Phiomyidae) eocênicos da África do Norte, para os Caviomorpha, hipótese esta que ganhou mais consistência com a nova aceitação universal da teoria da deriva continental, sob novo enfoque (tectônica de placas), segundo a qual África e América do Sul estariam

então bem mais aproximadas entre si do que hoje, facilitando a travessia transatlântica por migração pacífica, em balsas naturais, por exemplo. Wood (1974) não aceita tal hipótese, afirmando inclusive, que o Atlântico Sul já tinha pelo menos 3.000 km de largura no fim do Cretáceo, tendo sido presumivelmente mais largo ainda no Eoceno superior. Sem negar a indiscutível semelhança estrutural que existe entre os Phiomorpha (Phiomyidae) africanos e os Caviomorpha sul-americanos, Wood prefere a hipótese de um tronco ancestral comum para ambos estes grupos, que teria existido nos continentes do hemisfério setentrional, nos tempos do Terciário inferior, propondo para o mesmo o nome de Franimorpha, com base em *Franimys* gênero primitivo de protogomorfos do Eoceno inferior norte-americano. Os Franimorpha teriam evoluído independentemente na América do Norte e na Ásia, embora nada se conheça ainda de sua presença pretérita no último dos citados continentes. O nível de evolução correspondente aos Caviomorpha teria sido atingido na América Central no fim do Eoceno, quando um ou mais imigrantes teriam atingido a América do Sul, ao mesmo tempo em que o nível correspondente aos Phiomorpha teria sido também atingido no sudoeste da Ásia e enviado alguns de seus membros à África antes do começo do Oligoceno. O nível correspondente aos Hystricidae, a que presentemente Wood restringe os Hystricomorpha do Antigo Continente, teria também derivado do mesmo tronco ancestral, em tempo desconhecido, no sul ou sudeste asiático (Wood, 1975).

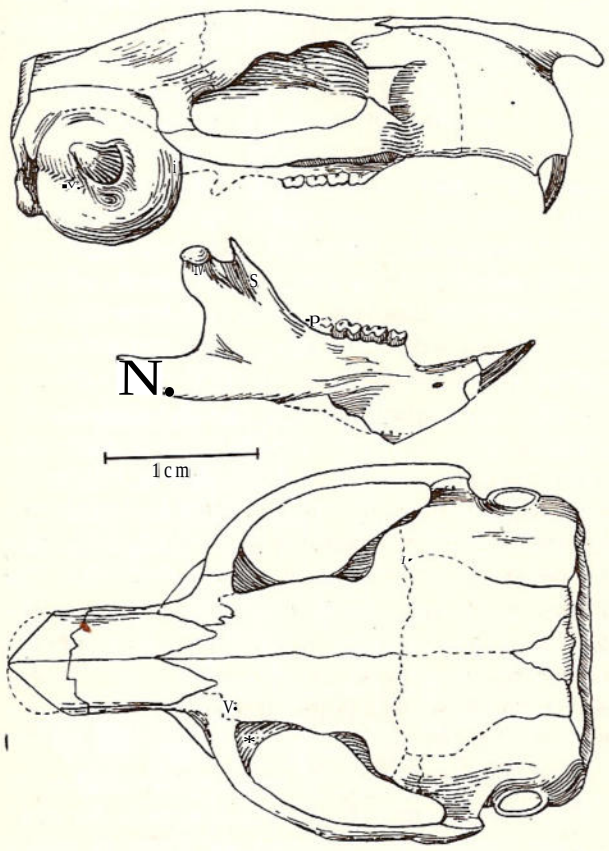


Fig. 284 – *Platypittamys brachyodon* Wood. Crânio e mandíbula, de perfil, e crânio, visto de cima. Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia (segundo Wood).

Tal controvérsia, cada vez mais acesa e baseada ainda puramente em hipóteses, parece-nos estar longe de atingir lugar comum, razão por que, sem solução definitiva à vista, ficamos provisoriamente com Wood (1955), cuja sistemática aqui adotamos, pelo menos em sua maior parte, deixando de lado a modificação proposta pelo mesmo autor (Wood, 1975) para a mesma.

Baseado no estudo de *Platypittamys*, Wood (1949, 1950) afirma que os Caviomorpha parecem apresentar afinidades definidas com os Paramyidae (*Rapamys* por exemplo) e Sciuravidae, do Eoceno norte-americano, o que sugere origem geográfica ortodoxa para estes roedores.

Submetido a intensa radiação adaptativa, o grupo multiplicou-se nas diversas famílias que o caracterizam.

O paralelismo evolutivo entre esta subordem e a dos Hystricomorpha foi tão estreito, é tão notável, que se torna praticamente impossível separar uma da outra com base apenas nos caracteres morfológicos, seja do esqueleto, seja do sistema dentário e das partes moles. Isto sugere, de fato, origem comum para ambos, de tronco ancestral único.

Superfamília Octodontoidea Simpson, 1945. Molariformes radiculados, mais ou menos hipsodontes ou de crescimento contínuo, com pentalofodontia completa, embora secundária, nas formas primitivas. Crânio provido, geralmente, de longa apófise parocipital, retilínea ou curva sob a bula timpânica que é intumescida e excepcionalmente muito desenvolvida. Pés pentadáctilos. Roedores pequenos, um tanto primitivos em seus caracteres, originários presumíveis dos demais caviomorfos (exceto talvez os Erethizontoidea).

Família Octodontidae Waterhouse, 1839. Dentes d» coroa baixa a alta; molariformes de crescimento contínuo e estrutura simplificada, superfície masticatória em forma de 8. Os gêneros mais primitivos incluem espécies adaptadas à corrida rápida, os mais especializados são de hábitos semifossórios. Oligoceno inferior ao Recente, na América do Sul. Pleistoceno das Antilhas.

Esta família, dadas as semelhanças estruturais que apresenta com os Echimyidae, por um lado, e com os Capromyidae, por outro, talvez tenha derivado de um ou de outro destes grupos, mais provavelmente, talvez, do último, nos tempos do Oligoceno ou em tempos pré-oligocênicos, segundo Landry (1957).

O gênero mais antigo que se conhece, é *Platypittamys* Wood, 1949 (Figs. 284 e 285), cujos molariformes (pré-molo-molares) são de coroa baixa, sendo os pré-molares mais simples que os molares, e cujo masseter, aparentemente ainda não passava através do forame pré-orbitário. Este gênero é, segundo todas as aparências, o mais primitivo dos roedores sul-americanos conhecidos, embora sua situação relativamente tardia, no tempo, torne claro o fato de não poder ter sido o ancestral de todos os demais caviomorfos. Sua dentição mostra, porém, que ele se situa nas proximidades do tronco ancestral dos caviomorfos posteriores, adaptados à corrida (Chinchilloidea, Cavioidea, Hydrochoeroidea e Octodontoidea). Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia.

Segue-se-lhe, no Oligoceno superior (Colhuehuapiense) da Patagônia, o gênero *Ectodon* Ameghino, 1902, cuja espécie única, de tamanho muito pequeno, tem molares inferiores bilobulados, semelhantes aos do atual *Octomys* mas de lóbulos desiguais, sendo o M_3 tão desenvolvido quanto os anteriores. *Acaremys* Ameghino, 1887, de pré-molares molariformes, foi seu contemporâneo, tendo sobrevivido, porém até o Midceno inferior, quando conviveu com *Sciamys* Ameghino, 1887, cujos molares são de estrutura simplificada.

Palaeoctodon Rovereto, 1914, cujos dentes da série pré-molo-molar inferior são muito simplificados, é do Plioceno argentino, assim como *Pithanotomys* Ameghino, 1887, que sobreviveu até o Pleistoceno e cujos dentes da série pré-molo-molar se assemelham aos do atual *Octomys* sendo o M_3 equivalente, em tamanho, aos anteriores e o lógulo anterior do pré-molar inferior triangular.

Alterodon Anthony, 1920, é do Pleistoceno das Antilhas.

Cinco gêneros caracterizam a fauna sul-americana recente (degus), entre os quais *Octodon* Bennett, 1832, é o tipo da família e superfamília.

Família Echimyidae Miller & Gidley, 1918. Esta é a família mais rica em gêneros entre os Caviomorpha. Próximos dos octodontídeos, mas com molares providos de fossetas anterior e posterior mais profundas, cristas (lofos) transversais mais oblíquas, com decidida tendência para a redução e perda do metalófido. P_4^4 ausentes exceto nos gêneros mais primitivos, permanecendo os molares de leite concomitantemente com a dentição definitiva. Dentes molariformes braquiodontes, radiculados. Oligoceno inferior ao Recente, na América do Sul. Pleistoceno ao Recente, na América Central e Antilhas.

A esta família pertencem roedores caviomorfos cuja distribuição geográfica abrange a região Neotropical, de Nicarágua até a Patagônia. São denominados "ratos espinhosos". Entre os quinze gêneros vivos reconhecidos, apenas um não tem distribuição totalmente tropical ou subtropical. Os gêneros extintos são dezoito, quatro deles antilhanos. As formas vivas classificam-se em duas subfamílias naturais: Echimyinae e Dactylomyinae, mas os gêneros extintos, inclusive alguns que antes se classificavam, um tanto forçadamente, entre os Echimyinae, são hoje, preferentemente, distribuídos por duas subfamílias particulares. Adelphomyinae e Heteropsomyinae, esta última também com gêneros vivos. Patterson & Pascual (1968) sugerem a inclusão dos Myocastorinae entre os Echimyidae, com os quais apresentam características comuns, como sejam processos parocipitais muito longos, processo lateral do supraocipital proeminente, processo coronóide muito reduzido, presença de quatro lófidos bem desenvolvidos nos molares inferiores e cinco lófidos e uma fosseta pequena no quarto molar de leite (dm_4), além de não se ajustarem bem entre os Capromyidae ou em suas vizinhanças, como os colocam alguns autores. Além disso, a família Capromyidae é de distribuição puramente antilhana, segundo os atuais conhecimentos.

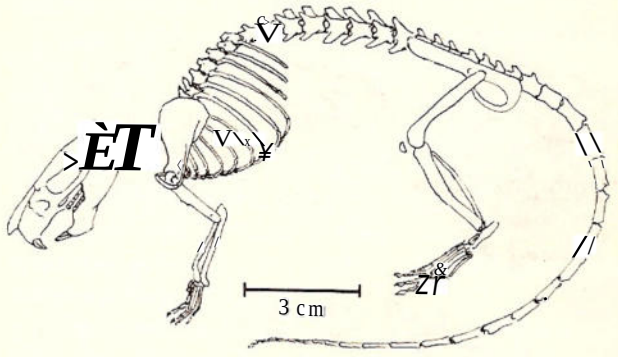


Fig. 285 – *Platypittamys brachyodon* A.E. Wood. Esqueleto. Oligoceno inferior da Argentina (segundo A.E. Wood).

Subfamília Echimyinae Murray, 1816. Dentes molariformes mesodontes, relativamente longos, com os lofos (os superiores) e lófidos (os inferiores) um tanto fortes, tendendo a formar lamelas transversais, e os vales transversos nitidamente persistentes (Patterson & Pascual, 1968). Cauda pouco mais curta que a cabeça e corpo reunidos ou de comprimento equivalente ao dos mesmos. Arborícolas.

Gêneros: *Echimys* Cuvier, 1809 (= *Loncheres* Illiger, 1811), de tamanho grande, pés pequenos e largos, molares superiores com dois sulcos internos transversais ou dirigidos para trás e dois sulcos externos transversais, os molares inferiores com disposição estrutural inversa à dos superiores. Diversas espécies sul-americanas e uma da Martinica. *Diplomys* Thomas, 1896, com o P_4 e os molares superiores tetralaminados, os inferiores trilaminados, é do Panamá e Colômbia. *Isothrix* Wagner, 1845,

sem espinhos, é da Venezuela, Peru e Brasil (Amazonas e norte do Mato Grosso). *Phyllomys* Lund, 1840, de tamanho médio a grande, com molares superiores tetralaminados, nove espécies, distribuídas pelo litoral brasileiro, do Pará ao Rio Grande do Sul, e também presente no interior dos estados do Ceará, Bahia e Minas Gerais, pelo menos, é por alguns autores, considerado como sinónimo de *Echimys*.

Subfamília Dactylomyinae T\te, 1935. Aspecto murino, pelagem sem espinhos. Dentes pré-molo-molares braquiodontes, radiculados, largos, lofos e lófidos um tanto fracos, vales profundos. Dedos III e IV das mãos e pés alongados (com uma exceção). Cauda geralmente muito longa.

Essa família é tida até o momento apenas como recente, embora *Kannabateomys* Jentik, 1891, tenha sido citado por Lund, Winge e Ameghino como fóssil no Pleistoceno das cavernas calcáreas de Minas Gerais e da região do Iporanga, São Paulo, Brasil, com base em restos de *K. amblyonyx amblyonix* (Wagner), recente, ah coletados.

Enquanto não se fizer, porém, uma coleta cuidadosa nas cavernas de Minas Gerais e São Paulo, pelo menos, sob o ponto de vista estratigráfico, nada se poderá dizer de positivo sobre a presença, em tempos geológicos pretéritos, das formas recentes, cujos restos foram ah coletados no século XIX, por Lund, e nos albores do século XX, por Krõne.

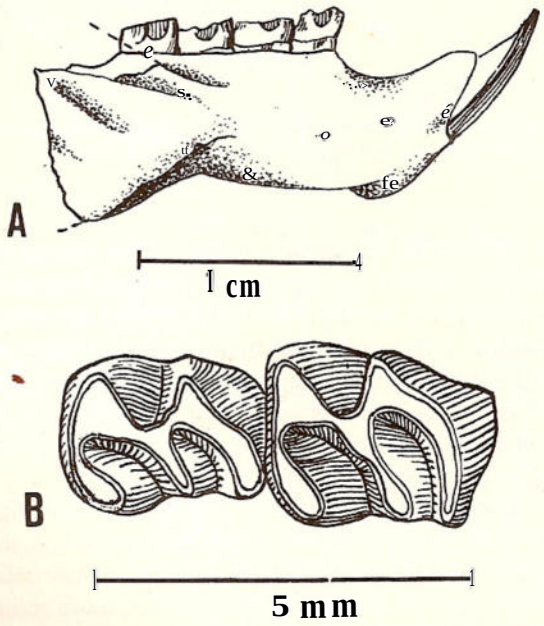


Fig. 286 – *A*, *Deseadomys arambourgi* Wood & Patterson 1959. Oligoceno inferior da Patagônia. Fragmento de ramo mandibular direito, com dentes, visto de lado. *B*, *D. loomisi* Wood & Patterson, 1959. Idem. Min direitos, vistos de cima (segundo Wood & Patterson).

Gêneros: *Dactylomys* I. Géoffroy Saint Hilaire, 1838, de tamanho grande dedos III e IV das mãos e pés muito alongados, polegar rudimentar, hallux presente, última falange alongada, unhas curtas e achatadas. Dentes pré-molo-molares superiores com dois sulcos externos e um grande sulco transversal interno, os inferiores com um sulco interno e um grande sulco transversal. Três espécies recentes, Brasil, Peru, Bolívia e Equador. *Thrinacodus* Günther, com pequeno alongamento digital, interessando apenas a mão, de polegar muito pequeno. Três espécies, Colômbia e Venezuela. *Kannabateomys* Jentink, 1891, de tamanho grande, mãos e pés como em *Dactylomys*. Molariformes superiores com três sulcos externos e amplo sulco interno, orientados obliquamente para trás e lâminas estreitas, os molares inferiores semelhantes aos superiores, mas de estrutura inversa. Paraguai e Brasil meridionais. *K. amblyonyx* Wagner, única espécie, talvez presente no Pleistoceno (vide acima).

Subfamília Heteropsomyinae Anthony, 1917. Dentes pré-molo-molares braquiodontes a hipsodontes, com alguma hipsodontia lateral, os superiores com tendência a apresentar contornosubcircular a quadrado; sulcos pouco persistentes, convertendo-se em fossas após pouco uso tanto nos pré-molo-molares superiores, quanto nos inferiores. Ohgoceno inferior ao Recente.

Protacaremys Ameghino, 1902 (*Archaeocardia* Cossman, 1902) e *Protadelphomys* Ameghino, 1902, ambos do Ohgoceno superior da Argentina, são os gêneros mais antigos, referidos – o último com alguma dúvida – a esta subfamília. *Eumysops* Amegh., 1888, é do Plioceno superior e Pleistoceno da Argentina (Fig. 290 e 291).

Nada se conhece ainda a respeito da história paleontológica desta subfamília entre os tempos finais do Ohgoceno e os do Plioceno superior.

Doze são os gêneros recentes, tipicamente sul-americanos, dois deles também presentes na fauna centro-americana e um, pelo menos, em Porto Rico. Dos gêneros recentes, *Carterodon* Waterhouse, 1848, foi conhecido primeiramente como fóssil, através de material coletado por Lund – *C. sulcidens* (Lund) – em cavernas da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil onde sua presença no Pleistoceno, embora possível e, mesmo, talvez ainda provável, não nos parece, porém, ainda certa.

Subfamília Adelphomyinae Patterson & Pascual, 1968. Dentes pré-molo-molares submesodontes a mesodontes, sem hipsodontia unilateral; lofos e lófidos com tendência a se tornarem marcadamente oblíquos, às vezes laminares; molares superiores com metalofo e posterolofo unidos precocemente, de modo a transformar a dobra mediana em metafosseta, sendo as demais dobras ou sulcos persistentes; molares inferiores com ten-

dência marcada para a redução e perda do metalófido. Oligoceno inferior ao Plioceno inferior da América do Sul.

Os gêneros mais antigos são *Deseadomys* Wood & Patterson, 1959 (Fig. 286), com duas espécies de Chubut, e *Xylechimys* Patterson & Pascual, 1968 (*X. obliquus* Patterson & Pascual), ambos do Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia. *Adelphomys* Ameghino, 1887, e *Stichomys* Ameghino, 1887, que alguns autores classificam entre os Myocastorinae, são do Mioceno inferior (Santacruzense) da Argentina.

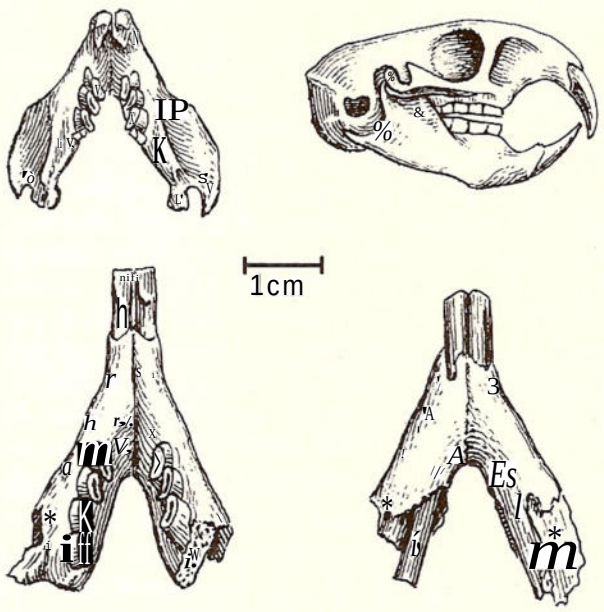


Fig. 287 – Em cima: *Ctenomys lujanensis* Ameghino. Pampeano argentino. À esquerda, mandíbula, vista de cima; à direita, crânio e mandíbula, de perfil. Embaixo: *Actenomys latidens* (Gervais & Ameghino). Mesopotamiense (Mioceno superior) da Argentina. Mandíbula incompleta, vista de cima (à esquerda) e de baixo (à direita), com incisivos e molares (de Ameghino, segundo Zittel).

Subfamília Myocastorinae Ameghino, 1904. Aparência geral robusta. Crânio com fortes cristas, para inserção dos músculos temporais; processos parocipitais com tendência a alongar-se, atingindo alongamento extremo em *Myocastor*. Mandíbula com crista massetérica ampla, em prateleira, estendida posteriormente ao longo do processo angular. Pré-molo-molares braquiodontes a hipsodontes; dobras labiais (externas) e linguais (internas) das formas mais recentes convertidas em fossetas, nos dentes superiores e inferiores, após grande desgaste; lofos e lófidos de tamanho progressivamente maior dos dentes anteriores para os posteriores; M_3 comumente com quatro lófidos, seja pela retenção do metalófido, seja pela adição de um terceiro lófido. Hábitos semifossóricos e semi-aquáticos. Mioceno ao Recente. Nutrias, coipus, ratões do banhado.

O aparecimento desta subfamília parece ter-se dado nos tempos do Mioceno inferior (Santacruzense), na Patagônia, com o gênero *Neoreomys* Ameghino, 1887, que Wood & Patterson (1959) preferem classificar entre os Dasyproctidae (Figs. 288 e 289). Neste gênero, como em *Paramyocastor* Ameghino, 1904, do Plioceno superior (Montehermosense) da Argentina, os dentes molariformes são originalmente constituídos por lâminas transversais oblíquas e cúspides fracas, assumindo a estrutura dobrada apenas após algum desgaste. *Neoreomys* é também presente no Mioceno superior de La Venta, Colômbia (*N. huilensis* Field).

O gênero *Prospaniomys* Ameghino, 1902, é do Oligoceno superior da Argentina. Segue-se-lhe ali, no Mioceno inferior, *Spaniomys* Ameghino (*S. modestus* Ameghino). *Isomyopotamus* Rovereto, 1914, é conhecido no Plioceno superior da Argentina, em que o gênero recente, *Myocastor* Kerr, 1792 (nutria, ratão do banhado) é também presente.

Lund coletou em cavernas da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil, restos de uma subespécie de *Myocastor coypus* provavelmente subfósseis, de idade sub-Recente. O gênero não é mais presente naquela latitude, mas apenas no Brasil meridional, Paraguai, Uruguai, Argentina e Chile, de inverno frio. Sua presença no Pleistoceno das cavernas é prefeitamente admissível, mormente porque o clima atual da região é impróprio à sua subsistência ali.

Eumysops Ameghino, 1888, muito duvidoso, é outro gênero citado no Plioceno superior da Argentina.

Família Ctenomyidae Tate, 1935. Crânio robusto, de rostro largo, com apófises pós-orbitais do processo jugal e do frontal bem desenvolvidas, principalmente a primeira citada. Forame infra-orbitário geralmente desprovido do canal inferior, para a passagem do nervo. Bulas timpânicas grandes, piriformes, um tanto deslocadas para trás. Ocipital muito largo. Cauda reduzida, mais curta que os membros posteriores. Mãos providas de fortes garras. Hábitos subfossórios.

Família de validade um tanto discutível, tida como aparentemente derivada, nos últimos tempos do Terciário, de algum octodontídeo, entre os quais há autores que preferem classificar os gêneros a ela atribuídos, Plioceno ao Recente, na América do Sul.

De seus seis gêneros, cinco (*Actenomys* Burmeister, 1888, *Eucelophorus* Ameghino, 1909, *Xenodontomys* Kraglievich, 1927, *Megactenomys* Rusconi, 1930, *eProctenomys* Pascual, Pisano & Ortega, 1965) são extintos, característicos do Plioceno argentino (Fig. 287). O único

gênero vivo, *Ctenomys* BlainviUe, 1826 (tuco-tuco), é conhecido desde oPleistoceno (Fig. 287).

É possível que o gênero *Dicolpomys* Winge, 1888, extinto, a que pertence uma espécie fóssil *(D. fossor* Winge) nas cavernas de Minas Gerais, Brasil, pertença também a esta família ou à família Octodontidae, muito próxima desta. A espécie em questão baseia-se em ramos mandibulares com dentes, coletados por Lund nas cavernas de Lagoa Santa. Compreende roedores do tamanho de um camundongo, cujos dentes inferiores são de forma mais primitiva que os dos representantes recentes do grupo *(Ctenomys).*

À mesma espécie foram atribuídos por Ameghino (1907) restos fósseis, procedentes das cavernas da região do Iporanga, São Paulo. Entre tais despojos, avulta a metade anterior de um crânio de indivíduo adulto, com ambos os incisivos e o primeiro molariforme de cada lado presentes, sendo os três últimos molares de cada lado representados apenas por seus alvéolos. Os molares em apreço, de estrutura um tanto complicada, diferem dos de *Ctenomys* e demais gêneros do mesmo grupo, assim como dos dos octodontídeos, por apresentarem raízes distintas e obliteradas, embora muito curtas, segundo Ameghino.

Família Aorocomidae Miller & **Gidiey, 1918**: Crânio de rostro estreito e alongado, bulas timpânicas grandes e intumescidas. Dentes molariformes de crescimento contínuo, sendo os molares superiores [illegible] uma só ranhura externa e interna, [illegible] dos, e os inferiores muito mais compl[illegible] ranhuras internas e uma externa, assurr[illegible] dos microtinos. Mioceno superior ou Plioceno u[illegible] matina; Recente na América do Sul.

A história paleontológica desta família é [illegible] à dos Ctenomyidae de que seja talvez inseri[illegible] do Landry (1957). Dois gêneros: *Protabrocz*[illegible] r L[illegible] vich, 1927, extinto, do Mioceno superior (Me[illegible] miense) ou do Plioceno argentino, e *Abrocor*[illegible] house, 1837 ("rato chinchila"), da fauna sul-[illegible] moderna.

Família Capromyidae Smith, 1842. Molariformes de crescimento contínuo, com duas ranhuras (sulcos) ocupadas por cimento. Corpo robusto. Hábitos terrícolas ou arborícolas. Recente (hutias), nas Antilhas.

Alguns gêneros extintos, do Pleistoceno ou sub-Recente das Antilhas *(Isobolodon, Aphaetreus* e *Ithyocorr tia),* classificados entre os Echimyinae por Simpson (1945) e Wood (1955), são tidos por outros autores (Landry, 1957, por exemplo) como pertencentes ao grupo de que estamos tratando, que Landry considera simples subfamília (Capromyinae) dos Echimyidae, enquanto outros autores os colocam entre os Chinchilloidea ou Octodontoidea. *Isobolodon* Allen, 1916, de molares superiores simplificados, é subfóssil em Haiti, como *Aphae-*

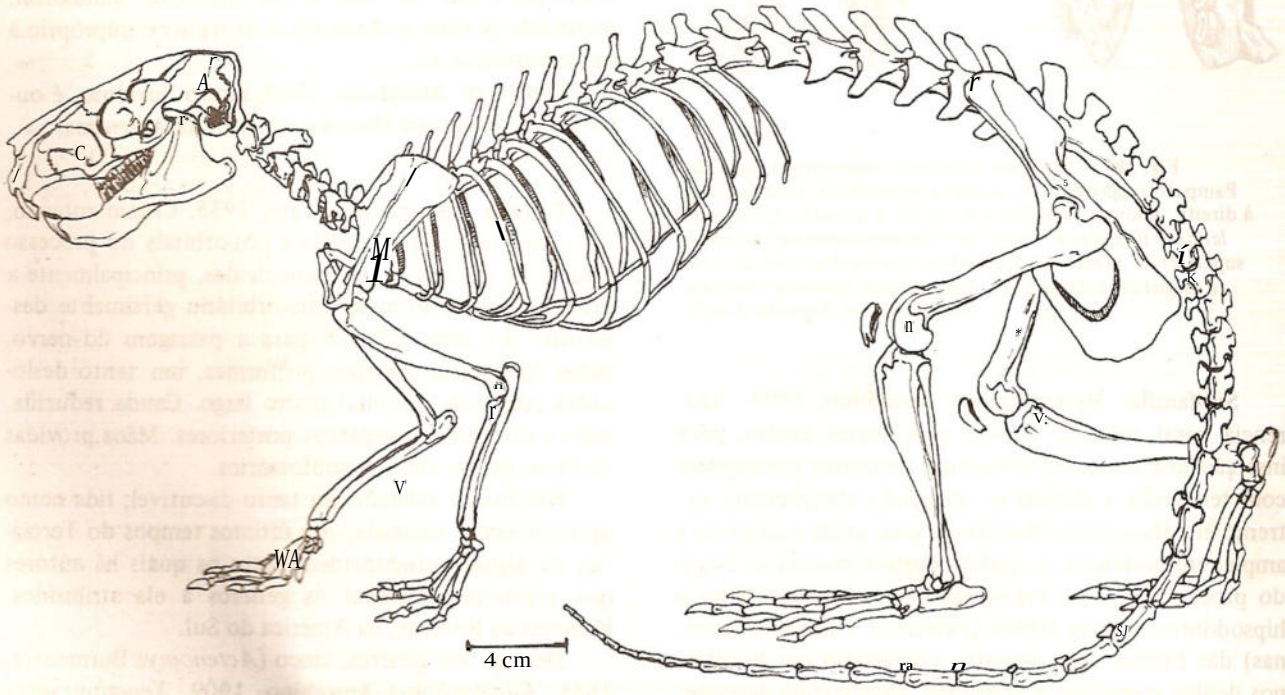


Fig. 288 – *Neoreomys auirrz*[illegible]: Ameghino. Restauração do esqueleto. A cauda, inteiramente conjectural, foi restaurada de acordo com [illegible] modemo *Myocastor* (a de *Neoreomys* pode ter sido mais curta) (segundo Scott).

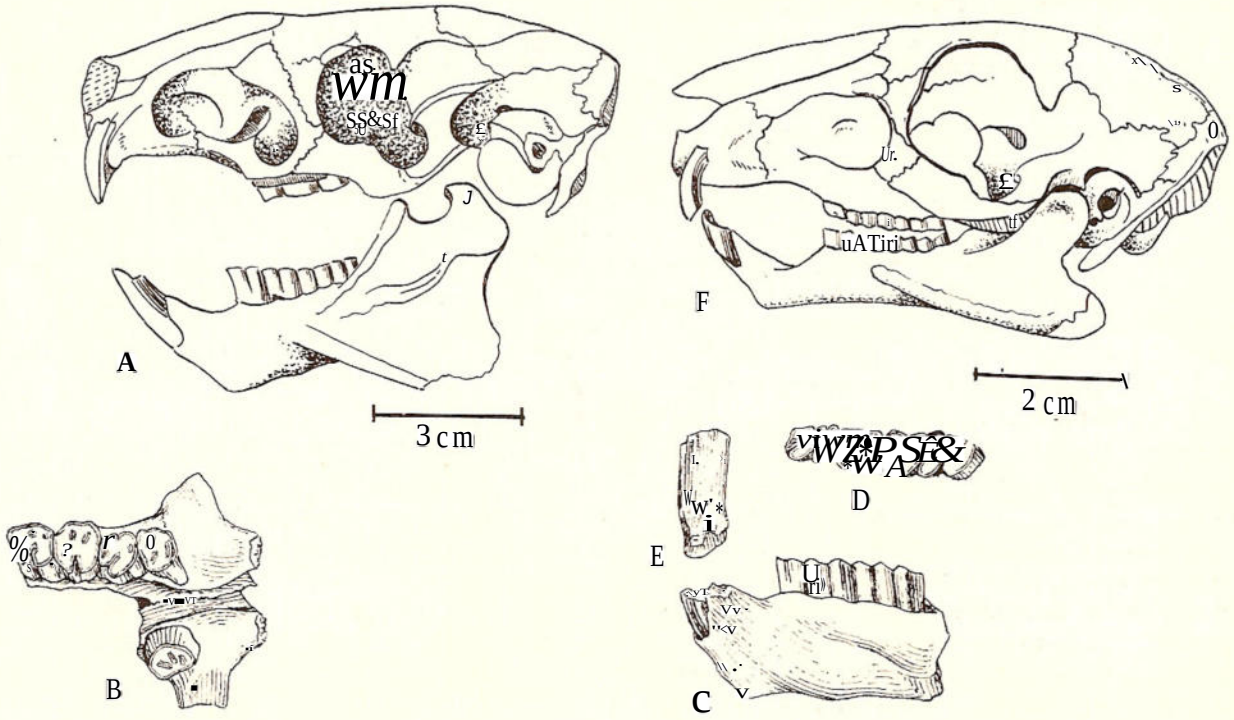


Fig. 289 – *A* e *E*, *Neoreomys australis* Ameghino. *A*, crânio e mandíbula, de perfil. *B*, fragmento de maxilas com quatro molares direitos e um esqúerdo, vistos da face de oclusão. *C*, fragmento de ramo mandibular esquerdo com o incisivo e três molares, em vista aboral. *D*, P_4 – M_3 esquerdos, vistos da face de oclusão. *E*, molar inferior, visto de frente. *F*, *Eocardia excavata* (Ameghino), crânio e mandíbula, de perfil (*A* e *E*, segundo Rovereto; # a *D*, segundo Zittel).

treus Miller, 1922, de molares superiores transformados em lâminas estreitas. Dois gêneros centro-americanos, *Brotomys* e *Broomys* ambos de Miller, 1916, são certamente sub-Recentes.

Superfamília Chinchilloidea Kraglievich, 1940. Esta superfamília agrupa famílias que, exceto a dos Chinchillidae, têm sido classificadas em outras superfamílias, a saber: Dinomyidae (inclusive os Heptaxodontidae), Cuniculidae e, com alguma dúvida, Dasyproctidae, todas antes classificadas entre os Cavioidea ou mesmo entre os Octodontoidea.

O agrupamento dos Dinomyidae, Chinchillidae e Cuniculidae numa mesma superfamília é baseado na estrutura dos dentes pré-molo-molares, de tipo lamelar ou proximamente lamelar. Os Dasyproctidae são excluídos por Schãub deste agrupamento, como família de posição sistemática indefinida, embora sob certos aspectos, inclusive dentários (pré-molares e molares hipsodontes, de superfície masticatória, quando ainda não desgastada, mostrando uma confusão de cúspides, mas após o desgaste, estruturada progressivamente em lofos transversais, dobras e, finalmente, ilhas de esmalte), se aproximem dos Cuniculidae, com os quais, aliás, outros autores chegam mesmo a agrupá-los, como subfamílias de uma mesma família.

Família Dinomyidae Miller & Gidley, 1918. Pré-molo-molares muito hipsodontes, de estrutura lamelar dominante embora variável, segundo os gêneros, chegando a corresponder ao plano pentalofodonte, com lâminas extras, ou com redução do número de lofos transversos, embora não tão grande quanto a observada nos chinchilídeos fósseis. Mioceno, Plioceno e Recente, na América do Sul; Pleistoceno ao sub-Recente, nas Antilhas. Pacaranas (*Dinomys* Peters, 1873) e afins.

Subfamília Potamarchinae Simpson, 1945. Formas de tamanho pequeno ou médio, com molares braquiodontes, radiculados. Mioceno e Plioceno da Argentina.

Quatro gêneros: *Scleromys* Ameghino, 1887, do Mioceno inferior, *Olenopsis* Ameghino, 1889, do Mio-Plioceno, às vezes classificado entre os Myocastorinae (Fig. 292), *Simplimus* Ameghino, 1904, de tamanho pequeno, do Mioceno médio (Friasense), e *Potamarchus* Burmeister, 1885, um pouco maior, com M^3 pentalofodonte e uma crista extra, pequena, do Plioceno inferior, todos da Argentina.

Subfamília Eumegamyinae Kraglievich, 1932. Grupo muito especializado, de molariformes hipsodontes, de estrutura lamelar, seriada. Entre as formas que encerra, algumas atingiram tamanho descomunal, incluindo os

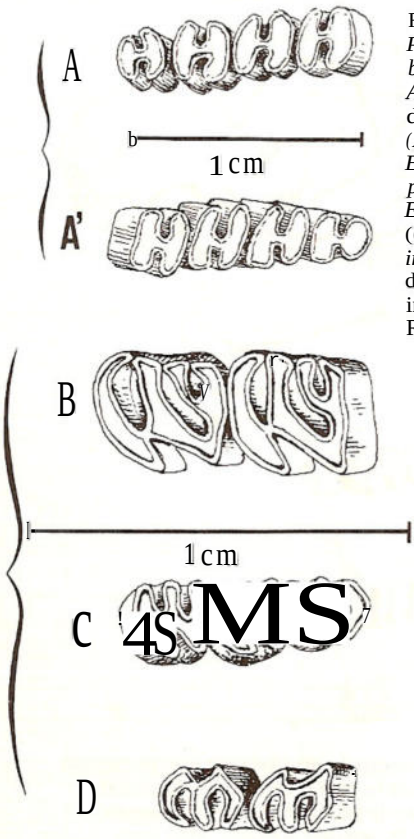


Fig. 290 – *Pseudoptaeomys brevis* (Rovereto). *A eA* séries dentárias superior *(A)* e inferior *(A')*. *Eumysops ponderosus (B)*, *Eumysops parvulus* (O e *Eumysops intermedius (D)*, de Rovereto, M_{1-2} inferiores (segundo Rovereto).

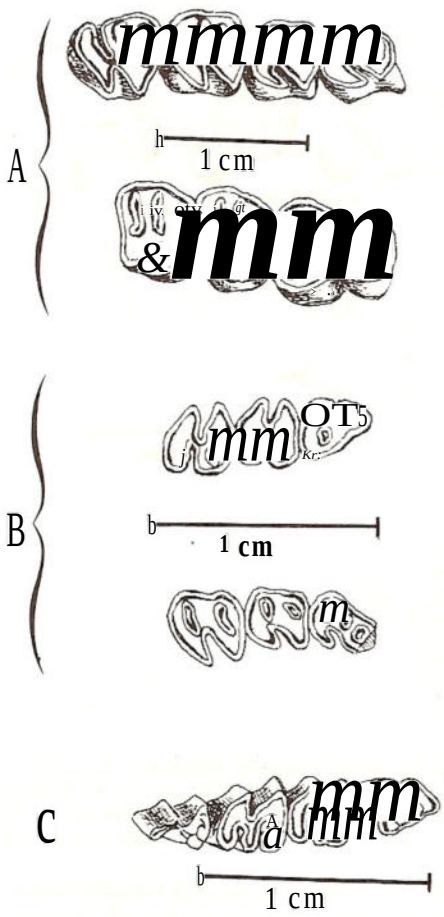


Fig. 291 – Roedores capromiideos do Plioceno argentino. *A, Isomyopotamus affinis* Rovereto, séries pré-molo-molares inferior (em cima) e superior (embaixo), direitos *B, Eumysops plicatus* Ameghino, último pré-molar inferior e dois primeiros molares inferiores, esquerdos (em cima) e idem, superiores (embaixo). *C, Eumysops laeviplicatus* Ameghino, série pré-molo-molar inferior, esquerda (segundo Rovereto).

maiores roedores conhecidos, equivalentes, em tamanho, a um rinoceronte. Mioceno e Plioceno sul-americanos, inclusive da ilha de Trindade.

Eumegamys Kraglievich, 1926, em cuja sinonímia se incluem diversos outros nomes genéricos (Fields, 1957, p. 360) encerra roedores de tamanho gigantesco, cujo crânio chega a atingir 11,5 cm e o fémur, 30,3 cm de comprimento. Molariformes pentalofodontes, com as cristas ou lofos transversais separados por intervalos, ocupados por cimento, tendo o pré-molar uma pequena lamela extra, anterior. Mioceno superior (Mesopotamiense) e Plioceno da Argentina (Fig. 293).

O gênero *Phoberomys* Kraglievich, 1926, tem por tipo a espécie *P. burmeisteri* (Ameghino), gigantesco roedor cujo tamanho igualava, aproximadamente o de um rinoceronte. É do Mioceno superior ou do Plioceno inferior, provavelmente da Argentina, Brasil e Peru, pelo menos, sendo a espécie já citada conhecida apenas na Argentina. A espécie *P. praecursor* Kraglievich, que a precedeu no Terciário argentino, pode ter sido sua ancestral. *P. burmeisteri* foi identificado também no Plioceno do Acre, Brasil.

P. bordasi Patterson, 1942, espécie baseada em dois dentes (P_4 e Mi) direitos, é da região do alto Rio Purus, Acre.

Seu P_4 concorda com os dentes homólogos das outras espécies do mesmo gênero por sua tetralofodontia, sendo o primeiro lofo ou lâmina transversal pequeno. É a menor das espécies do gênero, de tamanho inferior ao de uma capivara.

Tetrastylus Ameghino, 1886, cujas espécies eram de tamanho médio e gigantesco, caracteriza o Mio-Plioceno argentino. Seus molares são tetralofodontes (tetrmu dos), exceto, às vezes, o M^3 (Figs. 294 e 295).

Um fragmento mandibular direito, de uma espécie deste gênero (*T. walteri* Paula Couto), com o incisivo, o P_4 e os M_{1-2} preservados, procede da Lapa do Borges, município de Pedro Leopoldo, região de Lagoa Santa, Minas Gerais, onde foi coletado pmtamente com restti de mastodonte, pecaris e SmLaLrderiari o- afrr. A espécie *T. wilteri*, fcrma rcbmta e ae zmiama- ar ta a- do, ocupando, segunde parete, o marto legar em tum a

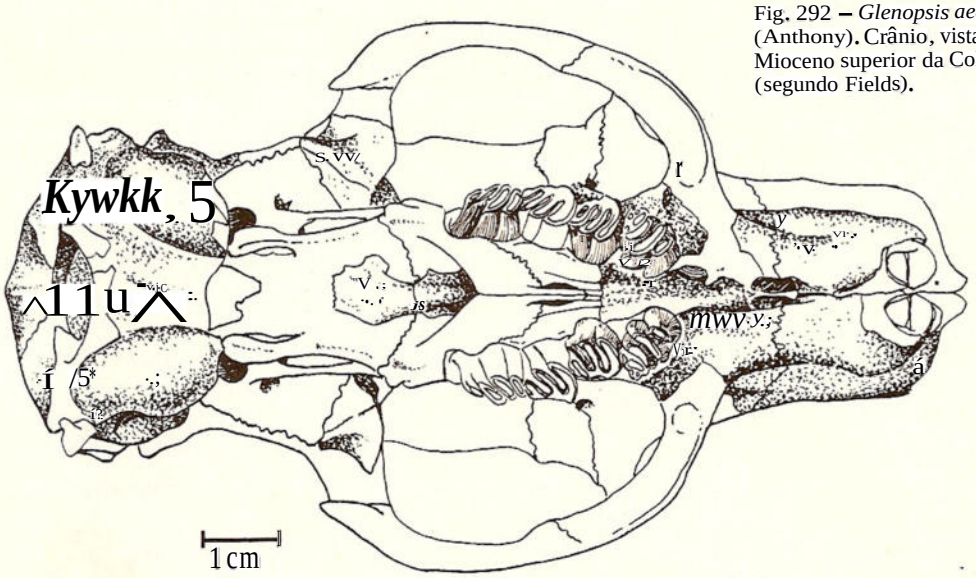


Fig. 292 – *Glenopsis aequatorialis* (Anthony). Crânio, vista palatal. Mioceno superior da Colômbia (segundo Fields).

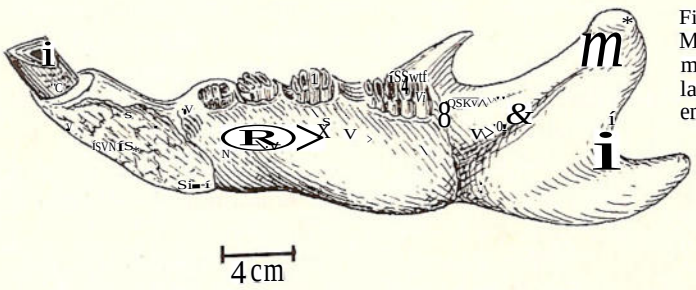


Fig. 293 – *Eumegamys* sp. Mioceno daPatagônia. Ramo mandibular direito, em vista lateral, interna (de Burmeister, em Zittel).

nho entre suas congéneres. Talvez represente uma sobrevivência de *Tetrastylus* no Pleistoceno brasileiro (Fig. 295).

Telicomys Kraglievich, 1926, do Plioceno médio e superior (Montehermosense e Chapadmalalense), muito se aproxima de *Tetrastylus* contendo também espécies de grande tamanho.

A *Gyriabrus* Ameghino, 1891, pertencem formas pequenas, de molares penta- ou trilofodontes, conforme o grau de desgaste. Suas espécies são presentes no Plioceno argentino e uruguaio. Eram maiores que um coipu ou ratão do banhado *Myocastor*.

A *Pseudosigmomys* Kraglievich, 1931, pertence uma espécie do Mioceno superior ou Plioceno inferior da Argentina, com molares cuja coroa, larga e quadrangular, consta de três lâminas (lofos) em forma de *S*.

Telodontomys Kraglievich, 1931, é outro gênero do Plioceno argentino. Funda-se sua espécie tipo sobre um molar isolado, hexalaminado, muito comprimido ântero-posteriormente, com 12,5 cm de diâmetro ântero-posterior.

Subfamflia Neoepibleminae Simpson, 1945. Dentes molariformes compostos por lofos transversais que chegam ao número de sete ou oito, formados por uma lâmina contínua, de esmalte, dobrada repetidamente em ziguezagues paralelos, e intercalados por cimento à semelhança do que se observa em alguns Elasmodontomyinae. Plioceno argentino.

O gênero tipo *é Neoepiblema* Ameghino, 1889, cuja espécie única procede do Mioceno superior (Mesopotamiense) da Patagônia. Seu próximo afim, *Dabbenea* Kraglievich, 1926, é do Plioceno argentino.

Subfamflia Elasmodontomyinae Anthony, 1917. Dentes molariformes hipsodontes, mas geralmente de crescimento limitado, compostos por lâminas (lofos) estreitamente apertados ou bem separados entre si, com cimento sempre presente entre as lâminas de esmalte e dentina. Crânio maciço, com fortes cristas massetéricas. Plioceno sul-americano (?); Pleistoceno e sub-Recente, nas Antilhas.

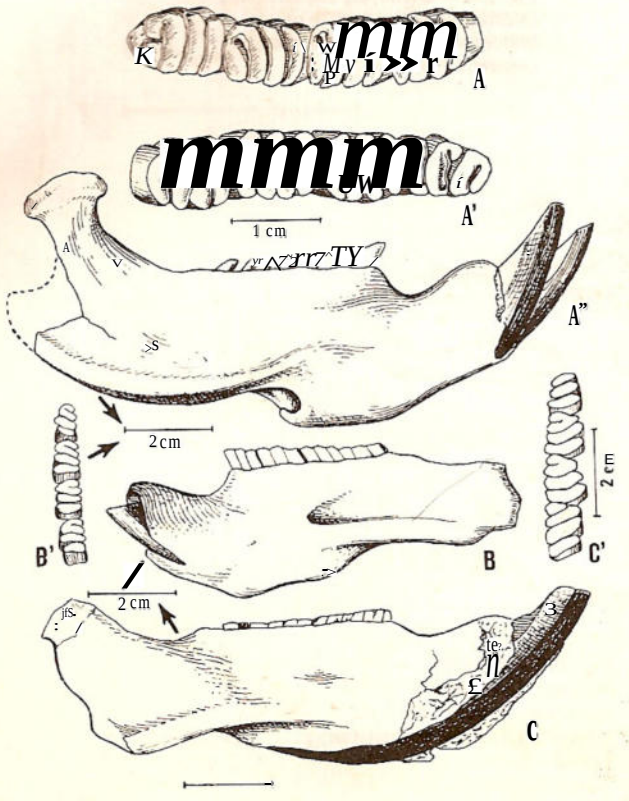


Fig. 294 – *A*, *A'* e A'', *Tetrastylus intermedius* Rovereto. *A* e *A'*, dentes molariformes superiores (A) e inferiores (A 9, vistos da superfície de oclusão (últimos das séries, à esquerda: M); *A"*, ramo mandibular direito, quase completo, visto do lado externo *B* e *B\ Tetrastylus laevigatus* Ameghino. *B*, ramo mandibular direito, incompleto, lado externo, e *B* molariformes do mesmo, vistos de cima. *C* e *C\ Tetrastylus diffisus* Ameghino. *C*, ramo mandibular direito, incompleto, lado externo, e *C'* molariformes do mesmo, vistos de cima (*A*, *A'* e Å ", segundo Rovereto; *B*, *B\ C eC'*, segundo Ameghino).

Essa família apresenta estreitas afinidades com a dos Neoepibleminae, de que vimos de tratar.

Elasmodontomys Anthony, 1916 (= *Heptaxodon* Anthony, 1917), do Pleistoceno de Porto Rico, tem o incisivo superior fracamente sulcado, molariformes superiores pentalofodontes (quando desgastados) ou, mesmo, heptalofodontes (quando novos), sendo as lâminas estreitas e apertadas entre si, e molariformes inferiores tetralofodontes. Tamanho da "vizcacha" das planícies (*Lagostomus*).

Em *Clidomys* Anthony, 1920, do Pleistoceno da Jamaica, os dentes molariformes são desprovidos de raízes, trilofodontes (trilaminados), sendo as lâminas de esmalte separadas por largos sulcos, cheios de cimento.

Em *Quemisia* Miller, 1929, do Pleistoceno do Haiti, cujo tamanho e forma geral se aproximam dos de *Elasmodontomys* e cuja espécie única baseia-se numa mandíbula de indivíduo jovem, os molariformes inferiores têm os sulcos interlaminares dirigidos para trás.

Amblyrhiza Cope, 1868, do Pleistoceno das Pequenas Antilhas (San Martin e Anguilla), assemelha-se a *Potamarchus* e um tanto menos a *Cuniculus* (pacas) e *Dinomys*, por seus molares superiores, tetralofodontes (o M^3 com pequena lâmina extra, posterior), sendo seus molares inferiores mais simples, trilofodontes. Seu crânio, na espécie tipo, tem 40 cm de comprimento.

Spirodontomys e *Speoxenus*, ambos de Anthony, 1920, muito afins entre si, são mal conhecidos. São do Pleistoceno ou sub-Recente da Jamaica.

Dois gêneros do Mioceno ou Plioceno argentino, *Tetrastylomys* e *Pentatostylomys* Kraglievich, 1926, imperfeitamente conhecidos, com molares tetra- e pentalofodontes, respectivamente, oferecem alguma analogia com *Clidomys* e *Speoxenus*, segundo Kraglievich. Suas afinidades são incertas, havendo autores (Landry, 1957) que os classificam entre os Neoepibleminae.

Família Dasyproctidae Smith, 1842. Dentes molariformes muito hipsodontes, de quatro sulcos, pentalofodontes, com complicações secundárias muito variáveis. Crânio alongado, muito diferente do dos Cuniculidae, de frontais largos, achatados, apófise pós-orbitária bem desenvolvida, bulas timpânicas grandes e intumescidas, apófise parocipital curta. Mão tetradáctila; patas posteriores alongadas, pés tridáctilos. Corredores.

Esta família recente, caracteristicamente sul- e centro-americana e antilhana é representada, no Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia, pelos gêneros *Cephalomys* Ameghino, 1897, de molariformes hipsodontes e sulcos externos, nos molares superiores, muito profundos (Fig. 296) e *Litodontomys* Loomis, 1914, de molariformes de coroa alta, cimento presente nas dobras, esmalte não estendido até a base dos dentes, nas faces lingual e anterior, P_4 alongado, não molariforme.

Família Chinchillidae Bennett, 1833. Molariformes de crescimento contínuo, bi- a trilaminados, com tal estrutura progressivamente reduzida, com o desgaste, a uma pequena área próxima da base da coroa, de modo a ser rapidamente perdida (Wood, 1955). Bulas timpânicas grandes. Mandíbula com crista massetérica lateral pouco desenvolvida e apófise coronóide fraca. Forma externa adelgaçada, pés alongados, tri- ou tetradáctilos. Adaptação ao salto, pelo menos parcial. Oligoceno médio ao Recente, na América do Sul.

Scotamys Loomis, 1914, de molares inferiores com sulco muito largo, o pré-molar com dois sulcos, é do Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia. Segue-se-lhe, no Oligoceno superior (Colhueuapiense), e sobretudo no Mioceno inferior (Santacruzense) da mesma re-

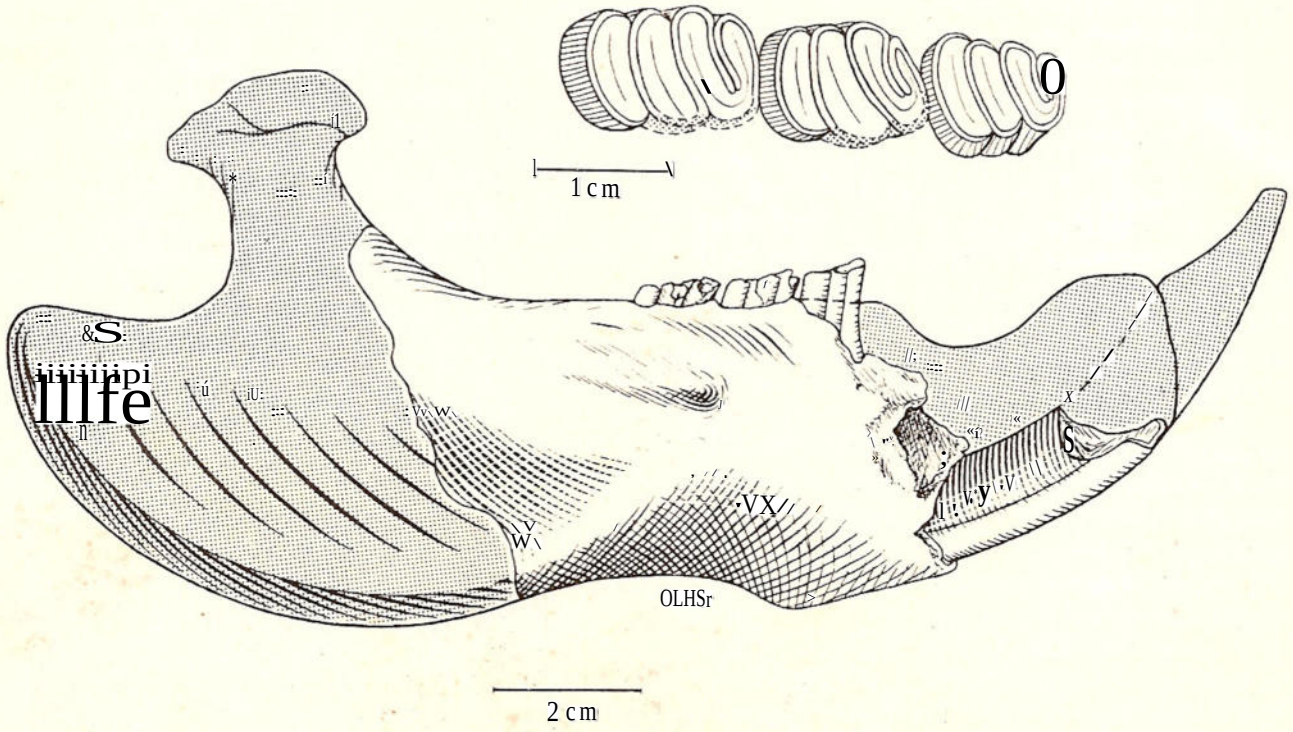


Fig. 295 – *Tetrastylus walteri* Paula Couto. Ramo mandibular direito, incompleto, visto do lado externo, e o último pré-molar e os dois primeiros molares inferiores do mesmo, vistos de cima. Pleistoceno de Minas Gerais, Brasil

gião, o gênero *Perimys* Ameghino, 1887, com diversas espécies, de tamanho muito variável. Seus dentes molariformes, sem raízes, têm as lâminas transversais separadas entre si por amplos sulcos, com cimento. Crânio semelhante ao de *Lagostomus*. Membros locomotores anteriores mais longos e mais pesados que os posteriores.

No Mioceno inferior fSantacruzense) da Patagônia, além de *Perimys*, identificaram-se *Prolagostomus*, *Pliolagostomus*; *Scotaeumys* e *Sphodromys*, todos de Ameghino, 1887. Em *Prolagostomus*, os malariformes têm as lâminas transversas, de esmalte, estreitadas entre si, sendo os sulcos intermediários sem cimento. Os molares inferiores são arredondados oralmente. Os membros posteriores são mais longos que em *Perimys*. Em *Pliolagostomus*, os molares inferiores, bilaminados, têm as duas lâminas muito comprimidas ântero-posteriormente, de grande diâmetro transversal, sendo a lâmina anterior do Mj pouco menor que a posterior. Em *Scotaeumys* os molares superiores são mais primitivos que nos outros membros extintos da família, apresentando estágio estrutural intermediário entre os dos atuais *Chinchilla* e *Lagostomus*.*Sphodromys* tem o Mx de estrutura mais complicada que nos outros gêneros, com duas lâminas transversais, imperfeitas, separadas entre si e da parte posterior do dente por dois sulcos ou dobras de esmalte precedidas por um prolongamento anterior, estreito, da coroa dentária.

Euphilus Ameghino, 1889, muito próximo de *Lagostomus* caracteriza-se por seus molares inferiores, com as duas primeiras de suas três lâminas transversais reunidas extemalmente em *U*, sendo a primeira menor que a segunda e a terceira ou posterior, muito maior. Mioceno superior de Entre Rios.

Lagostomus Brookes, 1808, é o único dos três gêneros recentes conhecido por espécies fósseis, a partir do Plioceno superior (Chapadmalalense) da Argentina, onde é representado por *L. (Lagostomus) euplasius* (Ameghino). A ele pertencem as atuais "vizcachas" das planícies.

Lagidium Meyen, 1833 ("vizcacha" dos montes) e *Chinchilla* Bennett, 1829 (chinchila), menores que *Lagostomus* são apenas recentes.

Família Cuniculidae Miller & Gidley, 1918. A esta família, que alguns autores preferem considerar como subfamília dos Dasyproctidae, pertencem as pacas, grandes roedores recentes da América Central e do Sul. As principais características da família são próprias do gênero tipo, *Cuniculus*.

Cuniculus Brisson, 1762. Crânio muito largo, em virtude da extraordinária expansão lateral da arcada zigomática, que também tem grande expansão dorso-ventral e cuja superfície externa é fortemente corrugada. A arcada zigomática forma ampla cápsula óssea que encerra cavidade de ressonância, comunicante com a cavidade

bucal. O palato é provido anteriormente de um par de cristas longitudinais, uma de cada lado, que o limita do lado facial. Os incisivos apresentam face externa avermelhada. A mão e o pé são pentadáctilos, mas o dedo I (polegar) da mão é muito curto e os dedos II, III e IV do pé são bem mais longos que os laterais, I e V. A espécie tipo, C. *paca* (Linnaeus), com subespécies regionais, próprias de terras baixas e de hábitos florestais e ribeirinhos, é muito comum no Brasil e tida por Lund e Winge como fóssil no Pleistoceno das cavernas do vale do Rio das Velhas, Estado de Minas Gerais. É um dos maiores roedores vivos, seu tamanho sendo, em média, de 80 cm, inclusive a cauda.

Ao gênero *Stictomys* Thomas, 1924, que alguns autores não distinguem de *Cuniculus*, pertence uma espécie, *S. taczanowski* (Stolzm.) ("sachacui" dos nativos), que habita as florestas das regiões montanhosas (páramos andinos) do Equador, entre 1.800 e 3.000 metros de altitude. Não conhecida como fóssil.

Superfamília Cavioidea Kraglievich, 1930. Dentes molariformes de coroa média ou alta, basicamente tetralofodontes (tetralaminados), mas logo reduzidos à bilofodontia e compostos por dois prismas de esmalte nos molares superiores, ligados entre si, por seu lado bucal e, nos inferiores, por seu lado lingual, hipsodontes, sem raízes (estas presentes apenas em *Phanomys*).

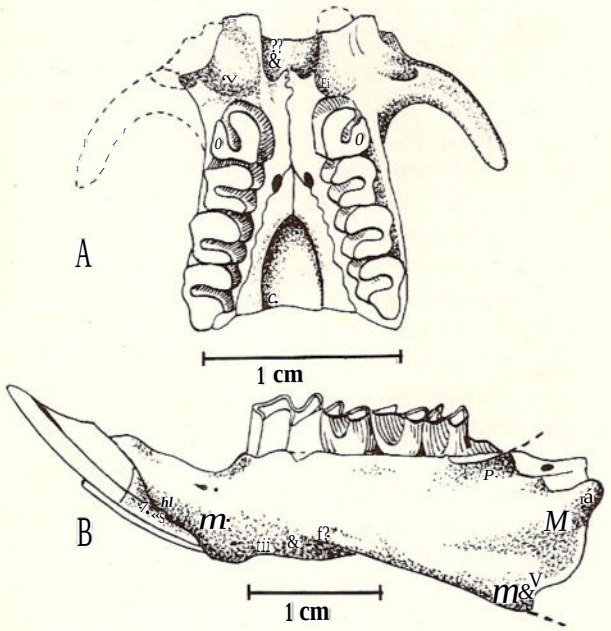


Fig. 296 – *A*, *Cephalomys* sp., fragmento craniano, com dentes, em vista palatal. *B*, *C. arcidens* Ameghino, ramo rnandibular esquerdo, visto do lado externo. Oligoceno inferior da Patagônia (segundo Wood & Patterson).

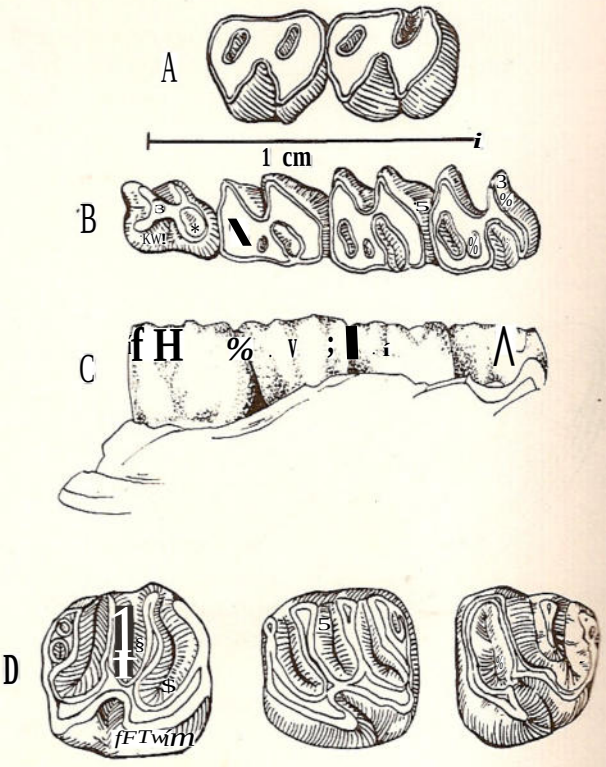


Fig. 297 – *A*, *Chubutomys simpsoni* Wood & Patterson. $M_{2,3}$ esquerdos, vistos de cima. *B eC*, *Asteromys punctus* Ameghino, P_4 – M_3 direitos, vistos de cima (*B*) e do lado lingual (C). *D*, *Protosteiromys medianus* (Ameghino), dentes molares superiores. Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia (segundo Wood & Patterson).

Família Eocardiidae Ameghino, 1891. Gêneros mais antigos, com dentes hipsodontes, radiculados. Molariformes de coroa medianamente elevada ou alta, os superiores com três sulcos externos, fracos e efémeros, de modo que os dentes se simplificam com o desgaste, quase divididos em dois prismas por profundo sulco interno, os inferiores sempre com sulco mediano menor e efémero. Gêneros mais recentes com dentes de crescimento contínuo e sulco interno mais profundo. Oligoceno inferior ao Mioceno inferior da América do Sul.

Os roedores desta família podem ser considerados como a radiação inicial dos cavióides, de que resultou a origem do tronco básico da superfamília.

Subfamília Luantinae Wood & Patterson, 1959. Molariformes mesodontes a hipsodontes, sem cimento, os inferiores com o segundo e terceiro sulcos internos unidos.

Asteromys Ameghino, 1897, com molariformes inferiores mesodontes, de coroa baixa, com amplo sulco interno. P_4 mais simples que os molares. Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia.

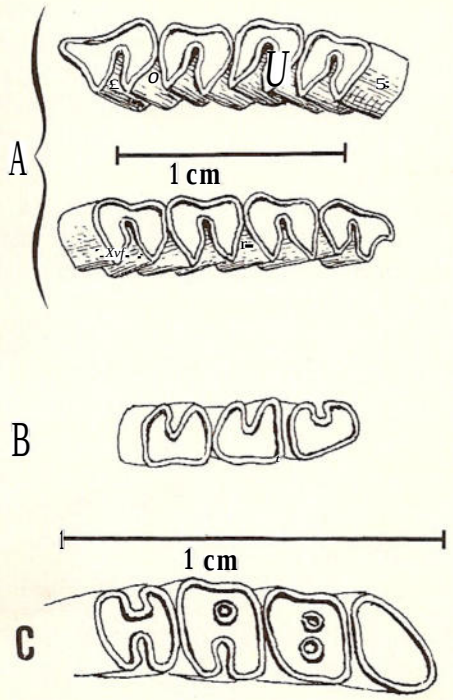


Fig. 298 – Roedores do Plioceno argentino. *A*, *Dolichotis andina* Rovereto, séries pré-molo-molares superior (em cima) e inferior (embaixo), direitas. *B*, *Neophanomys biplicatus* Rovereto, eocardiídeo (?), último pré-molar e os dois primeiros molares inferiores, esquerdos. *C*, *Phtoramys pulcher* Rovereto, octodontídeo, série pré-molo-molar inferior, direita (segundo Rovereto).

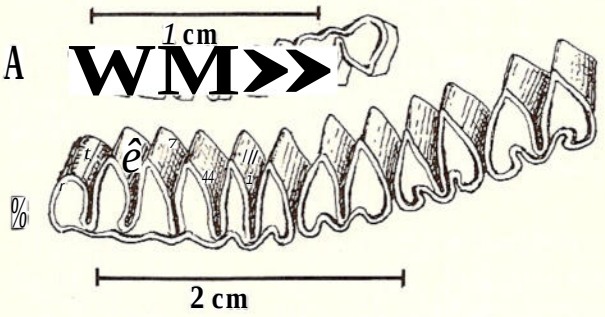


Fig. 299 – Roedores caviídeos do Plioceno argentino. *A*, *Cardiomys ameghinorum* Rovereto, série pré-molo-molar inferior, esquerda. *B*, *Cardiomys australis* (Ameghino), série pré-molo-molar superior, esquerdo (de Rovereto).

Luantus Ameghino, 1899, de molariformes mesodontes e coroa consideravelmente mais alta que em *Asteromys*, sendo os dois lóbulos dos molares inferiores separados, do lado interno, por profundo sulco, oposto ao sulco externo. É do Oligoceno superior (Colhueuapiense) e Mioceno inferior (Santacruzense) da Argentina.

Subfamília Eocardiinae Wood & Patterson, 1959. Molariformes hipsodontes a hipselodontes, com sulcos (fossetas) externos, nos molares inferiores, e internos, nos inferiores, fracos e efémeros. Oligoceno inferior (Deseadense) ao Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia.

Chubutomys Wood & Patterson, 1959, do Deseadense, é o gênero mais antigo que se conhece. Seus molariformes têm a coroa bem mais alta que os de *Asteromys*, quase hipselodontes; o esmalte é, com o desgaste, interrompido na face anterior e no ângulo póstero-interno dos dentes e mais persistente no lado interno que nos gêneros posteriores do mesmo grupo (Fig. 297).

Os outros três gêneros, *Eocardia*, *Schistomys* e *Phanomys*, todos de Ameghino, 1887, são do Mioceno inferior (Santacruzense). Em *Eocardia*, os dentes molariformes são hipsodontes, sem raízes, bilobulados, menos simplificados que nos Caviidae, os superiores com três sulcos, os inferiores com dois. Pré-molar mais simples que os molares. Crânio menos achatado que nos Caviidae, de rostro mais curto. Membros posteriores mais curtos que os anteriores. Semelhante a *Dolichotis* (mara), porém de menor tamanho (Fig. 298). Em *Schistomys*, seu próximo afim, o pré-molar superior é molariforme, mas o inferior é mais simples que o de *Eocardia*. *Phanomys é* dotado de dentes molares hipsodontes e radiculados. *Neophanomys* Rovereto é, talvez, seu sinónimo (Fig. 298-*A*).

Família Caviidae Waterhouse, 1839. Dentes molariformes prismáticos, relativamente simples, de crescimento contínuo, extremamente hipsodontes, mas de hipsodontia unilateral, bilobulados, com os dois lóbulos interligados por um istmo de dentina e esmalte. Mandíbula com ranhura, para inserção do masseter. Deriváveis dos Eocardiidae. Mioceno superior ao Recente, na América do Sul. Cobaias ou porquinhos da índia, preás e formas afins, cuja distribuição geográfica abrange quase toda ou mesmo toda a América do Sul e a parte adjacente da América Central, até o norte do Panamá.

Três subfamílias: Cardiomyinae, do Plioceno sul-americano, Caviinae e Dolichotinae, conhecidas desde o Plioceno até hoje, na América do Sul.

Os Cardiomyinae ocupam, de certo modo, pela complicação de seus dentes, segundo Kraglievich, posição intermediária entre os Caviinae e Dolichotinae, por um lado, e os Cardiatheriinae, estes do grupo das capivaras. A estrutura biprismática de seus molares aproxima-os nitidamente dos Caviinae, de que se teriam destacado, como um ramo divergente, muito especializado e completamente extinto. Seus gêneros conhecidos são *Cardiomys* Ameghino, 1885, *tParodimys* Kraglievich, 1932, do Plioceno argentino (Fig. 299).

A subfamília Cardiomyinae originou-se, provavelmente, de caviídeos primitivos, em fins do Oligoceno ou nos primórdios do Mioceno, segundo Kraglievich, pois os gêneros pliocênicos são já bastante especializados para que possam ser considerados como os seus primeiros representantes.

Subfamília Cardiomyinae Kraglievich, 1930. M^3 mais complicado que M^{1-2}, com quatro a cinco, ou mesmo seis a sete lóbulos, sendo o pré-molar inferior tri-, em vez de bilobulado. Pré-molar superior e M^{1-2} cordiformes. Gêneros primitivos e especializados. Plioceno da Argentina.

Procardiomys Pascual, 1961, do Plioceno inferior, *Cardiomys* Ameghino, 1885, e *Parodimys* Kraglievich, 1932, são os únicos gêneros bem definidos (Fig. 310).

Subfamília Caviinae Murray, 1866. Molariformes superiores com apenas um sulco externo, posterior, bilobulados (biprismáticos), o M^3 às vezes trilobulado, com cimento entre os lóbulos, em algumas formas. Pré-molar inferior com lóbulo anterior menor que o posterior. Roedores pequenos, de patas curtas, Plioceno ao Recente, na América do Sul.

A este grupo pertencem as cávias, preás ou cobaias, propriamente ditas, os mocós e cuis.

Grande é o número de formas fósseis atribuídas a esta subfamília, sendo *Palaeocavia* Ameghino, 1889, *Neocavia* Kraglievich, 1932, e *Macrocavia* Rusconi, 1933, entre os gêneros extintos, todos do Plioceno argentino, os melhor definidos. *Allocavia* Pascual, 1962, é do Plioceno interior da Argentina.

Dos três gêneros recentes, *Cavia* Palias, 1766, *Galea* Meyen, 1831, e *Microcavia* Gervais & Ameghino, 1880 (cuis ou cobaias das montanhas), este é o único conhecido como fóssil, no Pleistoceno argentino.

A citação de *Cavia* e *Galea* como fósseis no Pleistoceno das cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil, feita por Winge (1888), baseado nos trabalhos de Lund, é muito duvidosa, embora provável, pelas razões já expostas em relação a outros grupos recentes, de que Lund coletou restos na mesmas cavernas.

Subfamília Dolichotinae Pocok, 1922. Molariformes como nos caviinos. Crânio modificado para a postura erecta, como nos coelhos, com rostro longo e forame magno deslocado para a sua base. Formas semelhantes aos coelhos, saltadoras e corredoras, de membros adelgaçados. Mão com número par de dedos, dotados de garras; pés com dedos em número ímpar, dotados de unhas em forma de cascos. Mioceno superior ao Recente, na América do Sul. Maras.

Dos quatro gêneros extintos, fósseis no Plioceno argentino, *Orthomyctera* Ameghino, 1889, *Pliodolichotis* Kraglievich, 1927, *Dolicavia* Ameghino, 1916, e *Prodolichotis* Kraglievich, 1932, o último é citado por Fields (1957) como presente no Mioceno superior de La Venta, Colômbia (Fig. 300).

O único gênero *recente*, *Dolichotis* Desmarest, 1820 (mara, "coelho" da Patagônia), é conhecido desde o Pleistoceno (Pampeano argentino), onde é representado por espécies extintas.

O gênero *Prodolichotis* parece ter sido o ancestral direto do atual *Dolichotis*. Sua espécie tipo, *P. prisca* (Rovereto) é do Araucanense de Catamarca (Fig. 300).

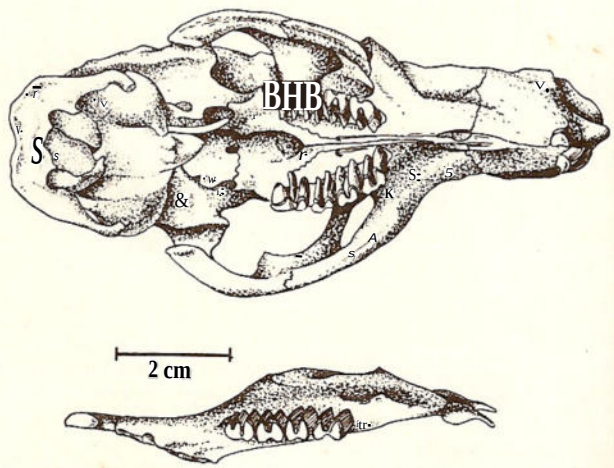


Fig. 300 – *Prodolichotis pridiana* Fields. Crânio, vista palatal, e mandíbula, vista de cima. Mioceno superior (La Venta), Colômbia (segundo Fields).

Superfamília Hydrochoeroidea Hartenberger, 1975. Dentes molariformes secundariamente complicados: P^4 e M^{1-2} bilobulados, cada lóbulo com profundo sulco externo; M^3 extraordinariamente alongado, como nos Cardiomyinae, com o primeiro lóbulo semelhante aos dos P^4 e M^{1-2} sendo os demais convertidos em delgadas lâminas transversais, cujo número pode chegar até dezoito, intercaladas por cimento, também presente nos sulcos externos e entre os lóbulos dos outros molares; P_4 e Mj trilobulados, o P_4 com cada um dos três lóbulos provido de sulco interno e o terceiro lóbulo invertido, em relação aos dois primeiros; M_2 semelhante ao M_1 mas com segundo lóbulo tendendo a se separar em duas lâminas transversais, independentes; M_3 como M_2 ou com lóbulo mediano e também com o lóbulo posterior ou, mesmo, com os três lóbulos divididos, cada qual, em duas lâminas transversais, independentes, intercaladas por cimento. Mandíbula com profundo sulco externo, para inserção do ramo médio do masseter. Dedos reduzidos, com especialização mesaxônica e ungulígrada e unhas transformadas em cascos (Fig. 261).

É possível que os Hydrochoeridae e os Caviidae, pelo menos, tenham surgido de evolução dos Eocardiidae oligo-miocênicos, sul-americanos. Descobertas recentes evidenciaram, porém, que os Hydrochoeridae, pelo menos, já estavam diferenciados como tais, ao lado dos Eocardiidae, desde os tempos do Oligoceno, talvez, mesmo, do Oligoceno inferior (Deseadense), quando já constituíam entidade taxonômica diversa da destes. Por tal motivo, Hartenberger (1975) adota classificação vertical para os Hydrochoeridae, separando-os em superfamília independente (Hydrochoeroidea), colateral às dos Octodontoidea, Chinchilloidea, Cavioidea e Erethizontoidea cuja grande antiguidade geológica, na América do Sul, demonstrada por Wood & Patterson (1959), evidencia origem mais antiga do que a até pouco tempo suposta para eles neste continente. Se os Hydrochoeridae descenderam de algum Eocardiidae, deve ter sido de gênero ainda desconhecido, talvez pré-oligocênico.

Família Hydrochoeridae Gill, 1872. A esta família pertencem os maiores roedores modernos, de hábitos semi-aquáticos, as capivaras, carpinchos ou capinchos, também denominados "porcos" d'água (o *Sus hydrochaeris* Linnaeus), "Le Cabiai" de Buffon ou "Capiguara" de Azara, que habitam as partes mais quentes da América do Sul e Panamá.

São conhecidos na América do Sul desde os tempos do Oligoceno. Fósseis de roedores deste grupo são também conhecidos no Plioceno e Pleistoceno da América do Sul, assim como no Pleistoceno da América Central (Leidy, 1886) e da região sudeste dos Estados Unidos.

Duas subfamílias: Cardiotheriinae, extinta, e Hydrochoerinae, recente.

Subfamflia Cariatheriinae Kraglievich, 1929. M_3^3 menos complicados que nos Hydrochoerinae; M^3 com onze lâminas ou lofos transversais, no máximo. Molares anteriores com os lóbulos ou prismas unidos entre si por istmo de esmalte e dentina, os superiores pelo lado externo ou aboral, os inferiores pelo lado interno ou oral. Pequenas capivaras primitivas, extintas, precursoras, do Terciário médio e superior.

Os gêneros conhecidos são *Villarroelomys* Hartenberger, 1975 (Fig. 301), *Procardiatherium* Ameghino, 1885 (Fig. 302), *Anchimys* Ameghino, 1886, *Plexochoerus* Ameghino, 18&6, *Eucardiodon* Ameghino 1891, *Anchimysops* Kraglievich, 1927, de caracteres dos mais primitivos, muito menos especializados que os dos gêneros *Cardiatherium*. Ameghino, 1883, e *Plexochoerus* Ameghino, 1886, por exemplo, e *Neoanchimys* Pascual & Bondesio, 1961, todos mais ou menos afins entre si, distinguindo-se principalmente pelo número de lâminas transversais do M^3 e distribuídos do Plioceno inferior ao Plioceno superior. *Xenocardia* Pascual & Bondesio, 1963, é do Plioceno inferior da Argentina.

Villarroelomys tido como do Deseadense (Oligoceno inferior) de Salla Luribay, Bolívia, tem sua espécie tipo e única, *V. boliviensis* Hartenberger, baseada num M_3 direito, incompleto, com cinco cristas ou lâminas transversais e quatro sinclinais (Fig. 301).

Subfamília Hydrochoerinae Weber, 1928. M_3^3 mais complicado que os dos Cardiatheriinae, atingindo o máximo de especialização, com um grande número de lâminas transversais (M^3 com mais de dez até dezoito; M_3 com cinco ou seis). Lóbulos (prismas) dos molariformes anteriores subdivididos, não interligados. Apófises paracipitais muito desenvolvidas, mais do que qualquer outro grupo da ordem Rodentia (Fig. 272).

Esta subfamília vem do Plioceno argentino, quando era representada pelos gêneros *extintos Protohydrochoerus* Rovereto, 1914, *Chapalmatherium* Ameghino, 1908, *Nothydrochoerus* Rusconi, 1935, e *Hydrochoeropsis* Kraglievich, 1930, os dois últimos do Plioceno médio. O gênero *Neochoerus* Hay, 1926, a que pertencem capivaras de grande tamanho, é do Pleistoceno norte e sul-americano (Fig. 303). O gênero atual, *Hydrochoerus* Brisson, 1762, é conhecido desde o Pleistoceno.

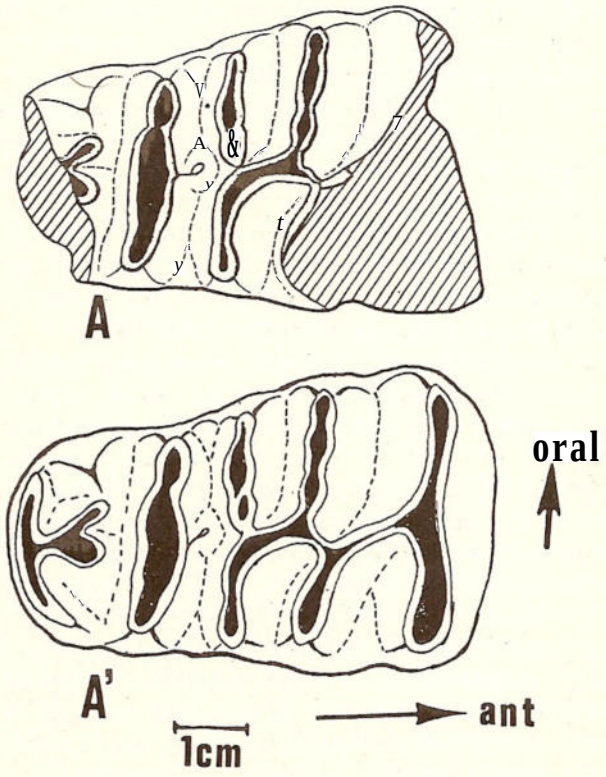


Fig. 301 – *Villarroelomys bolivianus* Hartenberger. *A eA* M_3 direito, em vista oclusal. .4, fragmentado; .4', restaurado hipoteticamente. As flechas indicam as direções oral e anterior (de Hartenberger).

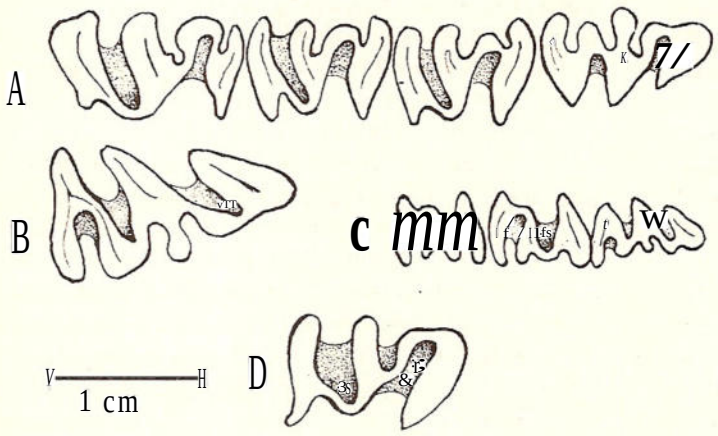


Fig. 302 – *A*, série pré-molo-molar de *Procardiatherium* sp., do Plioceno de Chasicó. *B*, P^4 tipo de *Cardiatherium crassum* (Ameghino). C, P^4 – M^2 tipo de *Procardiatherium simplicidens* Ameghino. *D*, M^1 tipo de *Cardiatherium denticulatum* (Ameghino). Todos do Plioceno (de Bonaparte).

Protohydrochoerus e *Chapalmatherium* pertencem, segundo Kraglievich, a um filo de capivaras bem diferente do que conduziu ao gênero recente e às grandes espécies extintas, do gênero *Neochoerus* assim como *Hydrochoeropsis* motivo que levou o mesmo autor a incluí-los numa subfamília distinta, Protohydrocheorinae, colateral à dos Hydrochoerinae, com capivaras de tamanho médio e gigantesco, adaptadas à vida em planícies (segundo parece indicar o comprimento insólito de seus membros locomotores), com rostro alongado e estreito, incisivos sem sulco na face anterior, M^3 formado por até dez prismas, de bordo externo fendido, P_4 com seu penúltimo sulco incluso no prisma intermediário e disposto adiante da última fenda externa e M_3 composto por apenas três lâminas transversais, subfamília esta que Simpson (1945) considera, porém, inseparável da dos Hydrochoerinae.

O gênero *Protohydrochoerus* baseia-se em fragmentos de maxilas, pré-maxilas e mandíbulas, com dentes preservados, assim como em vértebras, fragmentos de escápula, ossos longos dos membros locomotores anterior e posterior e elementos ósseos das mãos e pés, todos de tamanho avantajado, procedentes do Plioceno médio (Monte Hermosense), elementos estes muito maiores que os seus homólogos no esqueleto da capivara recente, alguns duas vezes maiores que os desta (os metacarpianos, por exemplo). Comparando o comprimento dos membros locomotores de *Protohydrochoerus* com o de diversos gêneros extintos e recentes de diversos grupos de mamíferos sul-americanos, Kraglievich (1940) concluiu que *Protohydrochoerus* tinha o antebraço, a perna e os metapodiais muito mais compridos que os dos mamíferos anfíbios ou semi-anfíbios, como a capivara de hoje, e, finalmente, que aquela gigantesca capivara pliocênica, de tamanho maior que o do tapir americano e comparável com o do tapir asiático (*Tapirus malayanus*), pois atingia aproximadamente 90 cm de altura na região posterior do corpo, não foi anfíbia, mas um roedor estritamente terrícola, habitante das planícies e bom corredor, com hábitos semelhantes aos de *Dolichotis* (mara ou "cobaia" da Patagônia) (Fig. 296).

O gênero *Chapalmatherium*, fundado sobre restos de esqueleto, procedentes do horizonte Chapadmalalense (Plioceno superior) da Formação Araucana, em Chapadmalal, Argentina, e atribuído por Ameghino e por Rovereto, segundo Kraglievich, a um ungulado Litopterna, da família Proterotheriidae, é, de fato, uma capivara relacionada com *Protohydrochoerus*, embora de tamanho muito menor, comparável ao do gênero vivo (*Hydrochoerus*). Restos mais completos, recentemente descritos por Reig (1952), inclusive um crânio quase perfeito e ramos mandibulares incompletos, vieram confirmar o ponto de vista de Kraglievich.

As capivaras atuais são semi-anfíbias, aquatícolas (rios e lagos da América do Sul e de regime alimentar vegetariano (vegetais aquáticos ou não, dando preferência ao arroz e ao milho).

A espécie fóssil *H. irroratus* Ameghino, do andar Montehermosense (Plioceno médio) da Formação Araucana, Argentina, é um tanto duvidosa. A espécie *H. holmesi* W. Holmes é do Pleistoceno da Flórida.

As outras espécies fósseis sul-americanas não se distinguem absolutamente da espécie recente (*Hydrochoerus hydrochaens*) (Figs. 272 e 304).



Fig. 303 – *Neochoerus giganteus* (Lund). Os dois últimos molares superiores direitos, superfície de oclusão. Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais (de Ameghino, segundo original de Gervais).

Lund (1839) descreveu brevemente uma espécie fóssil do Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais, que denominou *H. sulcidens*, tendo citado também como fóssil a forma atual, no Brasil (*H. hydrochaeris hydrochaeris*).

Lias (1872) encontrou nas proximidades de Jacaré, Estado da Bahia, em tufos marnosos, estratificados, de idade pleistocênica, dentes fósseis de capivara, associados a conchas de moluscos fluviais de espécies ainda vivas.

Winge (1888) citou também a espécie atual entre os fósseis das cavernas de Minas Gerais, assim como uma outra forma que considerou como uma subespécie da espécie recente – *H. hydrochaeris giganteus* Lund, extinta, de que, aliás, não se distingue *H. sulcidens*, forma esta pertencente, porém, segundo Kraglievich, ao gênero *Neochoerus* a que corresponde uma espécie de tamanho, do Pleistoceno da Carolina do Sul, Estados Unidos: *Neochoerus (Neochoerus) pinckneyi* Hay, também identificada no Pleistoceno do Texas.

Este gênero extinto, que se distingue de *Hydrochoerus* na estrutura de seus últimos molares superiores, constituídos por quatorze a dezessete prismas laminares, conformados como os de *Hydrochoerus*, no maior prolongamento, para trás, da base do incisivo mandibular, na maior retração da crista massetérica e na menor elevação da apófise coronóide mandibular, deve incluir, seguramente, conforme Kraglievich (1930), todas as grandes espécies extintas da América Central e do Sul, descritas até então como pertencentes ao gênero *Hydrochoerus*.

As outras espécies que Kraglievich considera no gênero *Neochoerus* são: *N. (N.) robustus* (Leidy), da Nicarágua, América Central, *N. (N.) magnus* (H. Gervais & Ameghino), do Pampeano superior (Boanerense) da Província de Santa Fé, Argentina quase duas vezes maior do

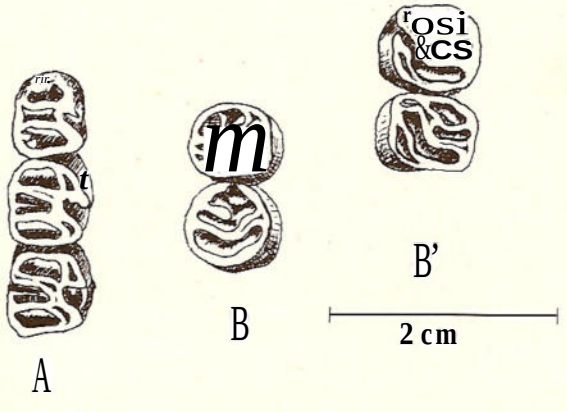


Fig. 304 – *Neosteiromys bombifrons* Rovereto, do Mioceno superior da Argentina. *A*, molares inferiores, esquerdos. *B*, molares superiores direitos. *B'*, último pré-molar e primeiro molar superior, direitos. Face de oclusão (segundo Rovereto).

que a capivara atual, *N. (N.) giganteus* (Lund), do Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais, Brasil, e *N.(Pliohydrochoerus) tarijensis* (Ameghino), dos depósitos pleistocênicos do planalto de Tarija, Bolívia. O gênero é também fóssil no Pleistoceno do México.

A espécie *N. (Neochoerus) giganteus* (Lund) foi a primeira das grandes espécies de capivaras extintas, do Pleistoceno, revelada ao conhecimento do mundo científico. Esta espécie, que poderia, talvez, pertencer ao subgênero *Pliohydrochoerus* Kraglievich, juntamente com a espécie de Tarija, mas que Kraglievich liga diretamente ao subgênero *Neochoerus* caracteriza-se, segundo Winge (1888), pelo pequeno desenvolvimento de seu P_4 e de seu incisivo mandibular, não obstante o grande tamanho do animal. A ela referiu Ameghino, em 1889, um ramo mandibular, com o incisivo e os molares preservados, mas um tanto estragados, descoberta na formação pampeana de Luján (Província de Buenos Aires) (Fig. 303).

É possível que *N. (N.) pinckneyi* Hay e *N. (N.) robustus* (Leidy) sejam indistinguíveis de *N. (N.) magnus* (H. Gervais & Ameghino), como supôs Leidy e admitiu Kraglievich, que seria, pois, uma espécie de distribuição norte-, centro- e sul-americana.

Em *N. (Pliohydrochoerus) tarijensis* (Ameghino), o último molar superior consta de quatorze ou quinze prismas laminares. Futuras pesquisas talvez venham a demonstrar que não haja razão ponderável para separar esta espécie das demais espécies do mesmo gênero, num subgênero, à parte.

Superfamília Erethizontoidea Simpson, 1945. Molariformes geralmente mesodontes a subhipsodontes, com a coroa provida de uma série de cristas ou lofos que, nos superiores, são em número de quatro a cinco (sendo a quinta crista, neste caso, resultante de neoformação).

Esta superfamília é um tanto isolada, já distinta da dos Cavioidea nos tempos do Oligoceno inferior (Deseadense), como um ramo colateral ao destes, ambos originados de um tronco caviomorfo básico.

Família Erethizontidae Thomas, 1897. Família única, a que pertencem os porcos-espinhos americanos, semi-arborícolas ou arborícolas, que não diferem essencialmente dos "ratos" espinhosos (Echimyidae), mas são muito mais especializados. Dentes molariformes (pré-molares e molares) radiculados. Bulas timpânicas proeminentes. Patas anormalmente modificadas para a vida arborícola. Oligoceno médio ao Recente, na América do Sul; Plioceno superior ao Recente, na América do Norte.

Os mais antigos gêneros conhecidos são *Protosteiromys* Wood & Patterson, 1959, e *Eosteiromys* Ameghino, 1902, do Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia. Em *Protosteiromys*, os molares são de coroa mais baixa que os das formas que se seguem (exceto *Eosteiromys*),

fisicamente tetralofodontes, os superiores com uma quinta cristã rudimentar (neolofo). Em *Eosteiromys* os molares são de estrutura pentalofodonte completa, sem modificações ulteriores.

Três gêneros são conhecidos no Oligoceno superior (Colhueuapiense) da Argentina: *Parasteiromys* Ameghino, 1904, um tanto duvidoso, *Hypsosteiromys* Patterson, 1958, cujos molariformes apresentam lofos (cristãs) mais altos e mais comprimidos e fossetas mais profundas que nas outras formas e forte depressão maxilar, anteriormente à série dentária, e *Steiromys* Ameghino, 1887, o último sobrevivente, ao que parece, até o Plioceno.

Neosteiromys Rovereto, 1914, com molares cilindriformes, é do Araucanense (Mioceno superior) da Argentina (Fig. 304).

O único dos gêneros recentes, identificado no estado fóssil, é *Erethizon* Cuvier, 1822, a que pertence o porco-espinho da América do Norte, onde o gênero é conhecido desde o Plioceno superior provavelmente originário de tronco sul-americano. *Erethizon dorsatum* (Linnaeus) foi recentemente identificado no Pleistoceno do México (Hibbard & Mooser, 1963).

O porco-espinho arborícola sul-americano, recente, *Coendou* Lacépède, 1799, é duvidosamente fóssil no Pleistoceno da Argentina e das cavernas de Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil.

BIBLIOGRAFIA

AMEGHINO, F. – 1907 – Notas sobre una pequeña colleción de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga. *Rev. Mus. Paulista, 1:* 59-124. São Paulo.

DAWSON, M. R. – 1964 – Late Eocene Rodcnts (Mammalia) formlnner Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 2191, 15 pp., illust. New York.

DICE, L. R. – 1929 – The Phylogeny of the Leporidae, with description of a new genus. *Journ. Mammal., 10* (4): 340-344. Baltimore.

GIDLEY, J. W. – 1912 – The lagomorphs an indepcndcnt order. *Science 36:* 285-286.

HIBBARD, C. & O. MOOSER – 1963 – A porcupine from the Pleistocene of Aguas Calientes, México. *Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan,* XVIII (16): 245-250, 1 est., 2 figs. Ann Harbor.

KRAGLIEVICH, L. – 1930 – Los mas grandes carpinchos actuales y fósiles de la sub-família Hydrochoerinae. *Anales Soc. Ci. Argentina,* CX: 59-96. Buenos Aires.

LANDRY, S. O., Jr. – 1957 – The interrelationships of the New and Old World Hystricomorph rodents. *Univ. Califórnia Publ. Zool, 56* (1): 1-118, est. 15, 37 figs. Berkeley e Los Angeles.

LEIDY, J. – 1886 – *Taxodon* and other remains from Nicaragua. *Proc. Acad. Nat. Sei. Philadelphia,* XXXVIII: 275-277 figs. 1-3.

LIAIS, É. – 1872 – *Climat, Géologie, Faune et Géographie Botanique du Brésil* 640 pp., 1 mapa. Paris.

LUND, P. V. – 1839 – Blik paa BrasiUen Dyreverden for Sidste Jordomvaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrcnc. Lagoa Santa, d. 16d. Novbr. 1837. *Det Kongelige Danske Vidensk. Selskabs Naturvidensk. Mathem. Afhandlinger VIII:* 61-144, est. I-XIII. Copenhague.

SCHAUB, S. – 1953 – Remarks on the Distribution and Classification of the "Hystricomorpha". *Verh. Naturf Ges. Basel, 64:* 389-400.

SCHAUB, S. – Simplicidentata. *In* "Traité de Paleóntologie", dir. de J. Piveteau, Masson & Cie., VI (2): 659-818. Paris.

WINGE, H. – 1888 – Jordfundne og nulevend Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasiliens. *E Museo Lundii, I:* 1-200, est. I-VIII. Copenhague.

WOOD, A. E. – 1949 – A new Oligocene rodent genus from Patagonia. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 1435: 1-54, figs. 1-8. New York.

WOOD, A. E. – 1955 – A revised classification of the Rodents. *Journ. Mammal, 36* (2): 165-187.

WOOD, A. E. – 1955 – Rodents from the lower Yoder formation of Wyoming. *Journ. Paleont., 29* (3): 519-524, 1 fig.

WOOD, A. E. – 1958 – Are there Rodent Suborders? *SystematicZool*, 7 (4): 169-173.

WOOD, A. E. & PATTERSON B. – 1959 – The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Buli. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 120* (3): 281428. Cambridge, Mass.

WOOD, A. E. – 1962 – The Early Tertiary Rodents of the Family Paramyidae. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, n. s., 52 (1): 261-Philadelphia.

Capítulo XV

Ordens Anagalida Szalay & Mc Kenna, 1971 e Lagomorpha Brandt, 1855

Os anagálidos, extintos, e os lagomorfos, constituem duas ordens de mamíferos placentários que parecem ter relações de afinidades próximas entre si; os primeiros citados, como ancestrais, e os últimos, como descendentes daqueles.

Ordem ANAGALIDA Szalay & McKenna, 1971

Nesta ordem agrupam-se mamíferos placentários pequenos ou grandes, do Terciário mais inferior da Ásia, que tiveram sua antiga existência revelada por fósseis, procedentes de localidades da Mongólia meridional, exploradas pelo American Museum of Natural History, de New York, na década dos 1920, e por expedições conjuntas das Academias de Ciências da União das Repúblicas Soviéticas Socialistas e da Polónia, depois da segunda grande guerra.

A maioria das famílias, agora classificadas nesta ordem, participantes de uma radiação cretácica e terciária endémica à Ásia, foram antes consideradas como pertencentes à ordem Insectivora. Na verdade, segundo estudos recentes, seus mais próximos afins vivos são os Lagomorpha, também de origem asiática, provavelmente a partir dos Anagalida, no Paleoceno.

Entre as principais características da ordem Anagalida citam-se as seguintes: pré-molares posteriores molariformes; molares superiores muito alongados transversalmente e mais ou menos estreitos ântero-posteriormente, de talon praticamente ausente, o protocone mais ou menos amplamente afastado dos para- e metacone, estes com tendência a aproximarem-se entre si, de cada lado da linha média, transversal, do dente; molares inferiores com trigonido comprimido ântero-posteriormente; prémolo-molares superiores tendendo à forma prismática ou unilateralmente hipsodonte, com a estrutura coronal logo obliterada pelo uso; incisivos com tendência a se tornarem procumbentes; esqueleto (principalmente o do pé), segundo o que dele se conhece, um tanto semelhante ao dos lagomorfos. Cretáceo superior ou Oligoceno superior da Mongólia.

Cinco famílias são referíveis a esta ordem: Zalambdalestidae, Eurymylidae, Pseudictopidae, Anagalidae e Didymoconidae.

Família Zalambdalestidae Gregory & Simpson, 1926. Esta família caracteriza o Cretáceo superior (Formação Djadochta) e o Paleoceno superior (Gashato) da Mongólia meridional.

ZaJambdalestes Gregory & Simpson, 1926, do Cretáceo superior da Mongólia, é conhecido por seu crânio (Fig. 305), dentes inferiores e restos fragmentários de outras partes esqueletais. O rostro é alongado e estreito, assim como os nasais; as órbitas, baixas, são bem separadas entre si, destacando-se em seu rebordo anterior curta apófise lacrimal, sobreposta ao forame lacrimal, marginal; rebordo inferior da maxila fortemente deprimido sob o forame pré-orbitário, logo adiante do P^3; abóbada palatina longa e imperfurada; fossa glenóide transversal e plana, limitada posteriormente por uma crista do alisfe-

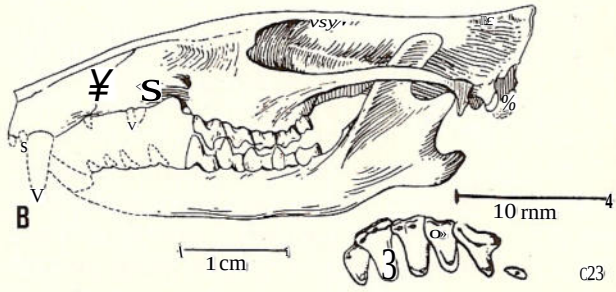


Fig. 305 – *Zalambdalestes* Gregory & Simpson, gênero de anagalídeos do Cretáceo superior da Mongólia. Crânio e mandíbula, de perfil, e dentes superiores vistos da face de oclusão.

nóide, reta e estiliforme. Mandíbula de rebordo inferior uniformemente convexo em quase toda sua extensão, exceto sob o ramo montante, em que é ligeiramente côncava; apófise coronóide alta, estreita e um tanto inclinada para trás, separada do côndilo de faceta articular ampla; apófise angular curta e dirigida obliquamente para cima e para trás. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M. O I^2 teria sido grande e caniniforme, com função de canino; o I^3 teria sido muito pequeno e implantado logo à frente da sutura pré-maxilo-maxilar; o C^1, também pequeno, estaria situado no meio do longo diastema que medeia entre o I^3 e o pequeníssimo P^2 (P^1 ausente); o P^3, alto e pontudo, de contorno subtriangular, tem protocone pequeno e uma cúspide principal, marginal, situada entre o parastilo e o metastilo; o P^4 é molariforme; os molares são alongados transversalmente, curtos, sem hipocone, lembrando o tipo zalambdodonte; são trituberculados, com paracone e metacone bem distintos, protocone bem afastado lingualmente das cúspides externas; cíngulo externo sem cúspides estilares fortes; M^3 pequeno, de contorno um tanto triangular; I_1 grande como o I^2, um tanto procumbente, os I_2-$_3$ pequenos e estiliformes, assim como o C_1 e o P_2 (P_1 ausente); P_3 grande e birradiculado, com grande cúspide principal, cortgnte, e curto talonido unicuspidado; P_4 molariforme, mas bem mais alto que os molares, com trigonido alto, em que o paracônido, além do protocônido e do metacônido, é bem distinto. Molares com talonido normal, o M_3 com acréscimo de um hipoconulido, encostado no entocônido. Bacia pélvica de tipo primitivo, forte; fémur de colo amplo e trocanteres bem desenvolvidos. *Z. lechei* Simpson. Cretáceo superior da Formação Djadochta, Mongólia meridional.

Praolestes Matthew, Granger & Simpson, 1929. Inclui pequenos zalambdalestídeos cujo P_3 apresenta paracônido elevado e metacônido com tendência a situar-se no ângulo póstero-lingual do protocônido; P_4 com trigonido plenamente formado, o metacônido alto e projetado ântero-lingualmente. Molares semelhantes aos dos insectívoros geolabidinos, por paralelismo evolutivo, segundo Szalay & McKenna (1971). *Praolestes nanus* Matthew, Granger & Simpson, espécie única, baseia-se num fragmento de mandíbula esquerda com P_3 - M_X e alvéolos do P_2 (birradiculado), procedente do Paleoceno superior (Gashato) da Mongólia meridional.

Família Eurymylidae Matthew, Granger & Simpson, 1929. Esta família, cuja classificação entre os Lagomorpha já foi considerada, é representada pelo gênero *Eurymylus* Matthew & Granger, 1925, do Paleoceno superior da Mongólia. Seus dentes tendiam já para a hipsodontia. Infelizmente, a dentição superior dos exemplares disponíveis (fragmentos maxilares) está desgastada, impedindo melhor conhecimento da estrutura coronal. Os molares superiores e inferiores, estes do tipo tubérculo-sectorial, mais simples que os dos leporídeos, assemelham-se, porém, sugestivamente aos destes, em seu aspecto geral, o mesmo acontecendo com o tamanho e posição do forame pré-orbitário, à forma do palato e à disposição dos dentes inferiores, com o talonido dos anteriores no mesmo nível do trigonido dos posteriores. O alongamento do incisivo inferior e a ausência do I^2 (1/1 I) e do P^2 (2/2 P) tornam este gênero inaceitável como ancestral direto dos lagomorfos do Eoceno e mais recentes (Fig. 306), sendo mais provável que uns e outros tenham descendido de tronco ancestral comum, no Paleoceno.

Família Pseudictopidae Matthew, Granger & Simpson, 1929. Outra família endémica do Terciário inferior da Ásia, conhecida por um gênero, *Pseudictops* Matthew, Granger & Simpson, do Paleoceno superior (fauna Gashato) da Mongólia meridional. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M, os incisivos e caninos pequenos e de contorno circular, os pré-molares de tamanho progressivamente maior, dos Pj aos P_4^4, os posteriores mais molariformes; P^3 de contorpo triangular, com fortes cristas de ligação entre o protocone e os paracone e metacone. P^4 e os molares, semelhantes ao P^3, mas sua coroa é alongada transversalmente e as cúspides estilares, principalmente o parastilo, tendem a tomar vulto; cíngulo posterior volumoso, sem formar hipocone. Mandíbula forte, de contorno inferior côncavo, e alta. P_3 - M_3, os únicos dentes inferiores conhecidos, progressivamente maiores, dos anteriores para os posteriores. A uma maior altura do trigonido corresponde uma redução ântero-posterior do mesmo, com redução do paracônido, enquanto o talonido aumenta de importância, com as respectivas cúspides principais, acrescidas do hipoconulido, no M_3, bem desenvolvidas; o protocônido envia crista transversal ao paracônido e ao metacônido. *P. lophiodon* Matthew, Granger & Simpson é a espécie única, de grande tamanho.

Szalay & McKenna (1971) opinam que parece plausível, no momento, a hipótese de que *Pseudictops* tenha se originado dos conjuntos faunísticos de Gashato e Nemeget (Mongólia), a partir de um ancestral semelhante aos anagalídeos primitivos, com trigonidos comprimidos ântero-posteriormente e talonidos estreitos. O talonido caracteristicamente estreitado do M_3 de *Pseudictops*, *Eurymylus*, anagalídeos e lagomorfos parece-lhes ser uma característica compartilhada por todos eles, que teria sido provavelmente presente num ancestral comum, anterior à diversificação destes grupos.

Família Anagalidae Simpson, 1931. Esta família, de posição sistemática incerta, até pouco tempo atrás, encerra dois gêneros extintos, do Oligoceno da Ásia. Atribuída, primeiramente, aos Insectivora (Simpson, 1931),

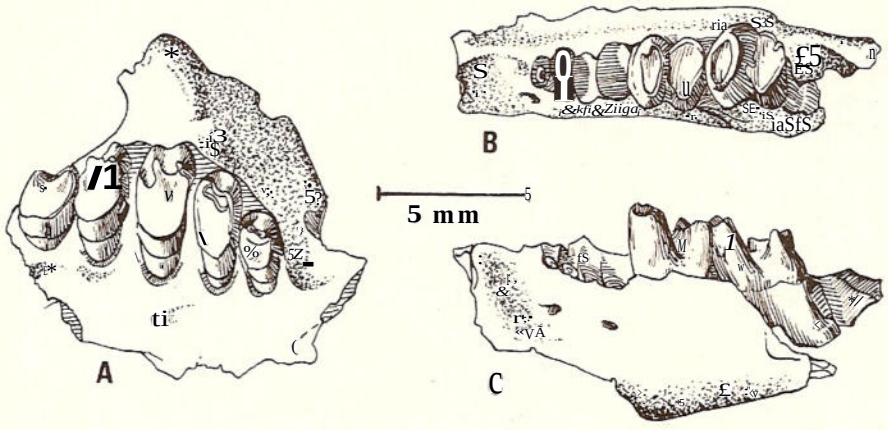


Fig. 306 – *Eurymylus laticeps* Matthew & Granger, anagalídeo do Paleoceno superior da Mongólia. *A*, pré-molar e molares superiores, vista oclusal. *B e C*, fragmento mandibular, visto de cima *(B)* e do lado externo ou aboral (C) (segundo Matthew & Granger).

foi, a seguir, deslocada para a ordem dos Primates, como participante da superfamília Tupaioidea (Simpson, 1945). Bohliri (1951), corroborado por McKenna (1963), retomando o assunto, concluiu por sua não vinculação com os Primates, atribuindo-lhe posição sistemática incerta entre os mamíferos. Tal conclusão baseou-se não apenas no reestudo da dentição *de Anagale*, como nos diversos aspectos do que se conhece de sua osteologia, principalmente de sua região auditiva e dos pés.

Szalay & McKenna (1971), em revisão da fauna Gashato (Mongólia), com base no material ali coletado na década dos 1920, concluíram ser esta família típica de uma nova ordem (Anagalida), endémica do Cretáceo e Terciário inferior da Ásia, em que classificam também as outras famílias aqui consideradas.

Estes euterianos primitivos atravessaram longo período de isolamento, durante o Terciário médio, na Ásia central, de clima então provavelmente temperado, evoluindo, juntamente com seus próximos afins, em graus e vias diferentes. McKenna (1963) opinou representarem os anagalídeos um ramo oligocênico, conservador, de algum tronco mamífero primitivo, do Cenozoico antigo ou mesmo do Mesozoico superior, que se adaptou a hábitos fossórios, com o uso de suas fortes patas anteriores. Não se sugere com isto que os anagalídeos conhecidos tenham tido, forçosamente, hábitos fossórios, mas que obtivessem seu alimento do subsolo. O extremo desgaste de seus dentes, com tendência à hipsodontia (unilateral-lingual), reforça tal opinião.

Khashanagale Szalay & McKenna, 1971. Anagalídeos primitivos, distintos de *Anagale* pelos talonidos transversalmente mais estreitos, em seus molares inferiores, e por seus molares menos bicolunares. Molares inferiores de cúspides mais distintas, com a proporção entre o seu comprimento e sua largura posterior diminuindo do anterior para o posterior. Uma espécie, *K. zofiae* Szalay & McKenna, do Paleoceno superior de Gashato, Mongólia meridional.

Anagale Simpson, 1931. Crânio de rostro moderadamente alongado, afunilado anteriormente, muito alargado, juntamente com os frontais, posteriormente; pré-maxilas reduzidas; órbitas em franca comunicação com as fossas temporais; caixa craniana bem desenvolvida; malar estendido até a cavidade glenóide. Timpânico e entotimpânico aparentemente coossificados, por anquilose das suturas entre tais partes da bula auditiva, o entotimpânico simplesmente justaposto aos petrosal, basiesfenóide e alisfenóide e provido de asa descendente, que forma a parede mediana da bula. Delgado septo ósseo, cuja superfície ventral é contínua com o assoalho da bula, liga-se a esta, em oposição à suposta sutura anquilosada, formando, com o resto da bula e sob a face ventro-lateral da mesma, parte de um anel timpânico expandido. Mãos providas de garras, comprimidas lateralmente e fendidas; pés com falanges ungueais espatuladas, suportes de garras provavelmente achatadas ou, talvez mais propriamente, de unhas, combinação esta muito rara nos mamíferos. Fórmula dentária euteriana, primitiva: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M; pré-molares bem menores e mais simples que os molares, os P} birradiculados, o P^1 unicuspidado, de contorno subelíptico; P^2 unicuspidado, trirradiculado, comprimido lateralmente, o P_2 birradiculado; P^{3-4} de contorno subtriangular, tricuspidados; $M^{1\sim2}$ subquadrangulares, com protocone alto e prismático, paracone e metacone bem separados, a base do paracone juntando-se com a crista anterior do protocone; plataforma do hipocone representada por curto cíngulo, situado na face posterior do trigono; M^3 bem mais largo que longo, subtriangular-alongado e bem menor que os molares anteriores; P_3 maior que P_2 e birradiculado, com ponta do protocônido alta, precedida por alta lâmina ântero-lingual, que se continua com a curva

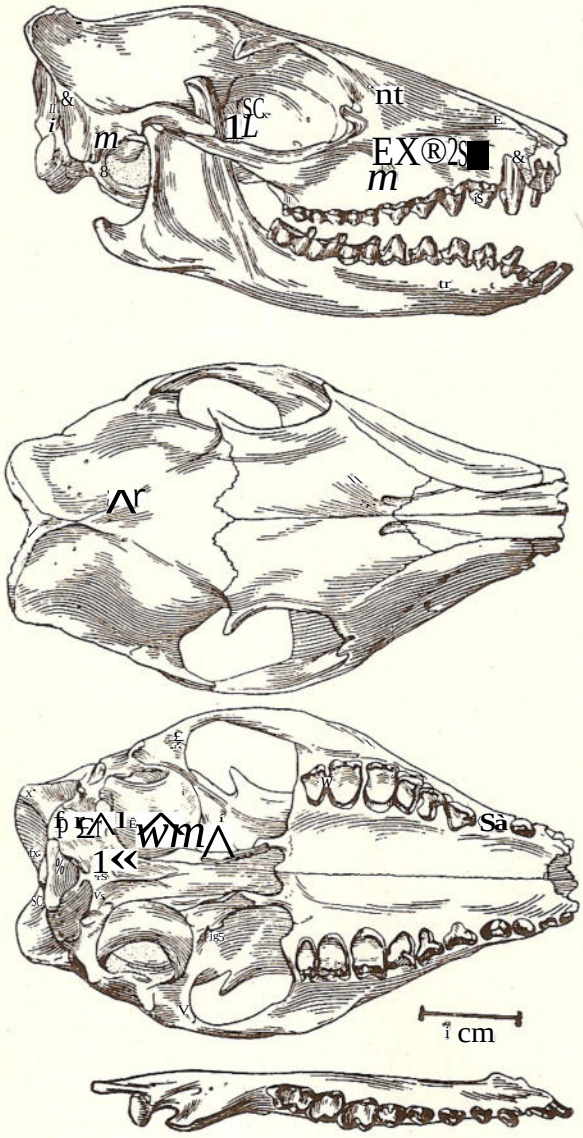
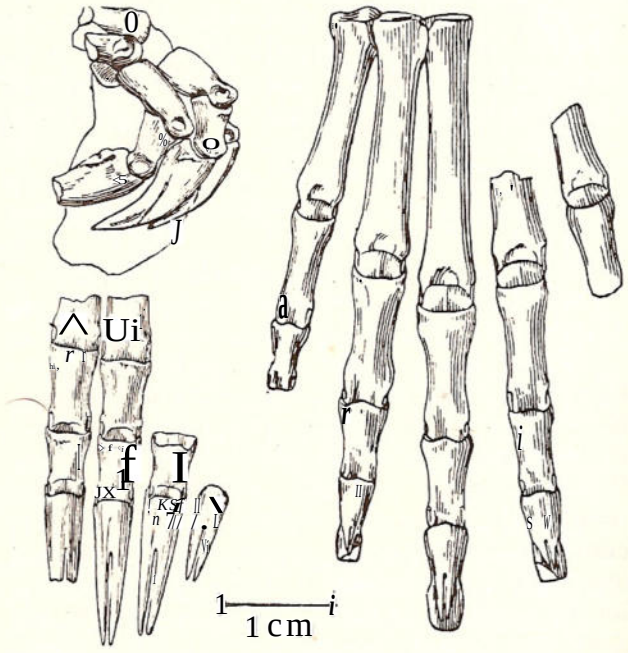


Fig. 307 – *Anagale gobiensis* Simpson, do Oligoceno inferior da Mongólia. Crânio e mandíbula, de perfil (em cima) e crânio em norma dorsal (ao centro) e ventral (embaixo), com os dentes superiores. Mandíbula vista de cima, com os dentes inferiores (de Simpson).

labial do protocônido e que teve função de paracônido, sendo seguida por duas cristas, com curto talonido unicuspidado; P_4 muito diferente do P_3, com trigonido provido de duas cúspides principais (protocônido e metacônido), o paracônido substituído por duas baixas saliências do protolófido, o talonido largo e escavado, provido de entocônido, hipocônido, metastilido e hipoconulido; M_{1-3} bilobulados, mais longos que largos, com dois crescentes linguais (metacônido e entocônido), o trigonido mais alto que o talonido, com protocônido e metacônido dominantes e paracônido apertado contra o

Fig. 308 – *Anagale gobiensis* Simpson. Oligoceno inferior da Mongólia. À esquerda: falanges da mão direita (?) *in situ* (em cima) e vistas da face dorsal (embaixo). À direita: vista dorsal do esqueleto do pé direito (restaurado, em parte, pelo pé esquerdo) (de Simpson).



metacônido; talonido curto e com borda contínua de esmalte, sobressalente nos locais do hipocônido e entocônido. Uma espécie, *A. gobiensis* Simpson, do Oligoceno inferior da Mongólia (Figs. 307 e 308).

Anagalopsis Bohlin, 1951. Muito semelhante a *Anagale*, com pequenas diferenças no sistema dentário e na estrutura craniana, como sejam extensão do esmalte dos P^4 - M^3 até o interior dos alveólos, P^1 unirradiculado, P^2 birradiculado e sem a suave intumescência no rebordo posterior, cortante, que sugere, em *Anagale*, a antiga presença de um metacone, P^4 sem metacone e sem parastilo, P_3 com protocônido sem lâmina anterior, P_4 ainda mais contrastante, em estrutura, com o P_3 e, parece, com paracônido reduzido. Oligoceno (?) do Kansu ocidental, China (*A. kansuensis* Bohlin).

Família Didymoconidae Kretzoi, 1943. Anagálicos do Eoceno superior ao Oligoceno superior da Ásia.

Cinco gêneros:

Mongoloryctes Van Valen, 1966, o mais antigo, com uma espécie, *M. auctus* (Matthew & Granger, 1925), do Eoceno superior da Formação Irdin Manha, Mongólia. Assemelha-se muito a *Ardynictis*, de que se distingue principalmente pelo maior tamanho e maior diâmetro transversal do M^1.

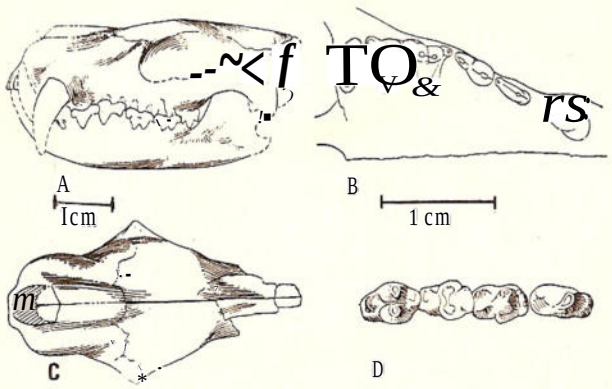


Fig. 309 – *Didymoconus colgatei* Matthew &Granger. Oligoceno inferior da Ásia. *A*, crânio e mandíbula incompletos, de perfil. *B*, dentes superiores, vistos da face de oclusão. C, crânio incompleto, visto de cima. D, molariformes inferiores, vistos de cima. (de Matthew & Granger, em Gromova).

Kennatherium Mellet & Szalay, 1968, tem por tipo e espécie única *K. shirensis* Mellet £ Szalay, baseada numa parte posterior de mandíbula com Mi e alvéolo do M_2, faltando-lhe a metade dorsal da apófise coronóide. Sua mandíbula apresenta as cristas massetéricas lateral e mesial fortemente desenvolvidas e processo angular distinto e dobrado. Formação Ulan Shireh (Eoceno superior, aproximadamente) da Mongólia central.

Ardynictis Matthew & Granger, 1925. Molares superiores com o arastilo e metastilo fortes, paracone e metacone mais ou menos fundidos entre si, protocone em forma de crista alongada e mais ou menos curva; hipocone ausente. Molares inferiores com protocônidcye metacônido bem distintos, numa mesma linha transversal, e paracônido rudimentar. Oligoceno inferior da Ásia (Fig. 310).

Didymoconus Matthew & Granger, 1924. Dentes: ? /? I, 1/1 C, 3/3 P, 2/2 M, os incisivos pequenos e aglomerados, canino de tipo carnívoro normal, Pi ausentes; P^2_{2-3} simples, birradiculados, comprimidos lateralmente, com alta cúspide aguçada, anterior, e talon e talonido curtos e unicuspidados; P^4_4 molariformes; molares semelhantes aos dos leptictídeos, os superipres com protocone oposto aos paracone-metacone, estes ladeados externalmente por cúspides parastilar e metastilar subiguais, mais desenvolvidas no P^4; forte cíngulo posterior, estendido lingualmente além do protocone e provido de cúspide interna (hipocone estilar). Molares inferiores com protocônido e metacônido altos, cónicos, subiguais, e paracônido pequeno e baixo, o talonido com margem posterior elevada em crista transversal, incluindo o hipocônido e o entocônido. M_2 ligeiramente maior que Mls ambos com talonido mais estreito que o trigonido. Mandíbula curta e alta, a sínfise fortemente suturada.

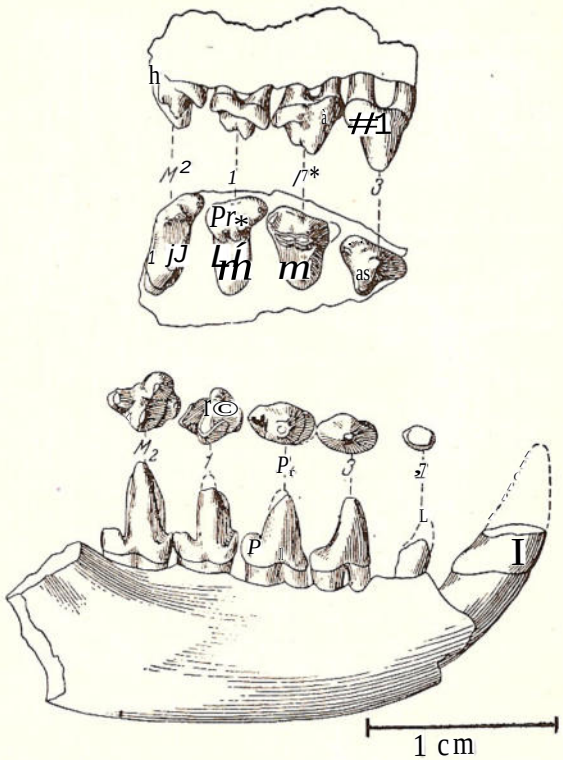


Fig. 310 – *Ardynictis furunculus* Matthew & Granger. Oligoceno inferior da Ásia. Em cima: P^{3-4} e M^{1-2}, vistos de perfil e da face de oclusão. Embaixo: P_{2-4} e M_{1-2}, vistos da face de oclusão e de perfil (de Matthew & Granger, em Gromova).

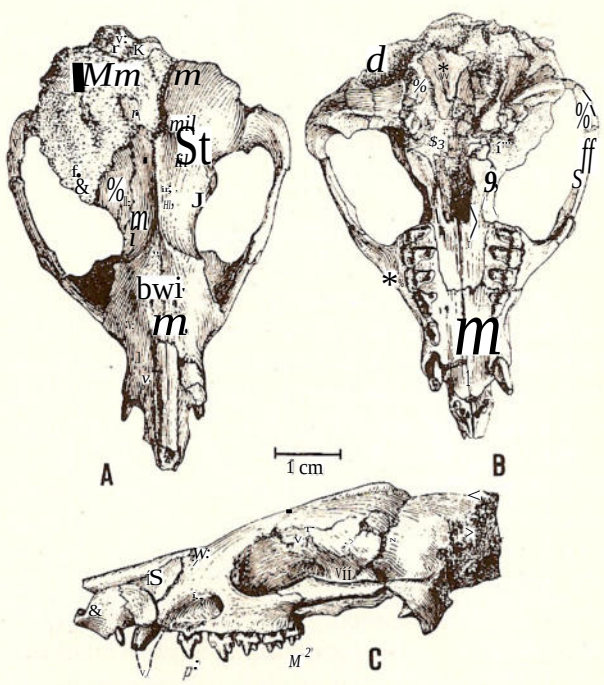


Fig. 311 – *Tshelkaria rostrata* Gromova, do Oligoceno da Ásia. Crânio incompleto, visto de cima (A), de baixo (*B*) e de perfil (O (de Gromova).

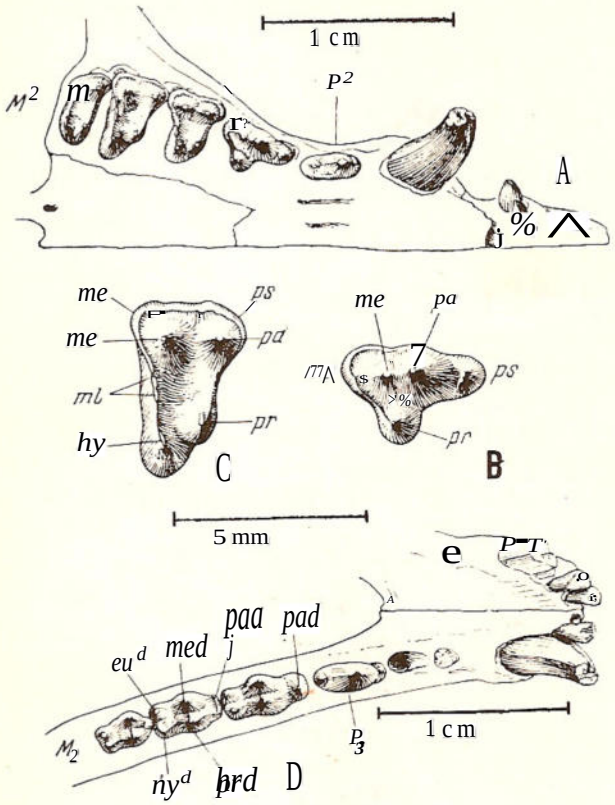


Fig. 312 – *Tshelkaria rostrata* Gromova. *A*, dentes superiores, em vista da superfície de oclusão. *B*, P^3, idem. C, M^1, idem. *D*, dentes inferiores, idem (de Gromova).

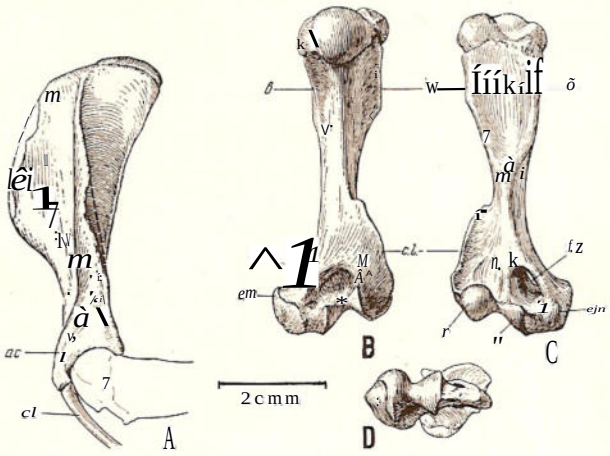


Fig. 313 – *Tshelkaria rostrata* Gromova. *A*, escápula direita, com suas articulações para o úmero e a clavícula. *B* a *D*, úmero direito, visto de trás *(B)*, de frente (O e da extremidade articular, distai *(D)* (de Gromova).

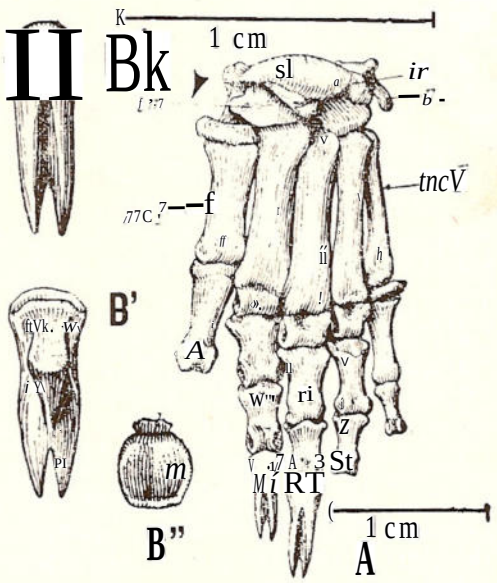


Fig. 314 – *Tshelkaria rostrata* Gromova. *A*, esqueleto da pata anterior direita, incompleto. *B*, *B'* e *B'* falange ungueal, vista de cima *(B)*, de baixo (*B'*) e da face articular (*B"*) (de Gromova).

Didymoconus colgatei Matthew & Granger, 1924, espécie única, é do Oligoceno inferior da Formação Hsanda Gol, Mongólia exterior (Fig. 309).

Tshelkaria Gromova, 1960, é do Oligoceno superior da Ásia (Figs. 311 a 316).

Ordem LAGOMORPHA Brandt, 1855

Os mamíferos pertencentes a esta ordem têm os incisivos superiores, em número de quatro, dispostos em pares, sendo um par anterior, principal, bem desenvolvido, e um par posterior, muito pequeno, colocado atrás do grande par principal (2/1 I) (ao nascer, o indivíduo apresenta três pares de incisivos, mas o inciviso externo de cada lado cai durante a juventude). Os incisivos são cobertos de esmalte. Caninos ausentes. Molariformes (3/2 P, 3-2/3-2 M) hipsodontes, compostos de dois ou três prismas angulares (os P anteriores às vezes são estruturalmente diferentes dos M) (Fig. 317). Séries dentárias superiores mais afastadas entre si que as inferiores. A articulação do cotovelo, modificada, não permite movimento de rotação do antebraço. Crânio longitudinalmente convexo, de rostro longo, largo na base, mas afilando-se para a extremidade distai (Fig. 318); osso maxilar de estrutura reticulada em sua porção anteorbitária; cavidade glenóide para o côndilo mandibular rasa e transversalmente alongada, permitindo movimentos transversais da mandíbula. Canal pré-orbitário pequeno. Animais de tamanho pequeno a médio.

Até agora não se conhece nenhuma forma viva ou extinta que estabeleça uma ligação indiscutível entre os Lagomorpha e os Rodentia, cuja história paleontológica ainda é muito incompletamente conhecida, embora o pouco conhecimento que possuímos a seu respeito seja

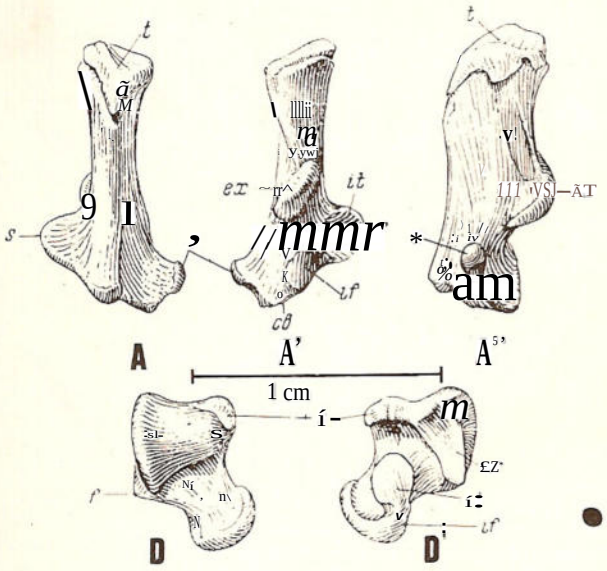


Fig. 315 – *Tshelkaria rostrata* Gromova. Calcâneo visto de baixo *(A)*, de cima *(A')* e de perfil *(A")*. Astrágalo visto de cima *(D)* e de baixo *(D')* (de Gromova).

suficiente, segundo Gidley, para indicar claramente dois fatos importantes: a) que os dois grupos em apreço são de origem muito remota, mas as formas conhecidas apresentam apenas ligeiras modificações a partir do Oligoceno inferior até hoje; b) que tanto num grupo como no outro, o dente incisivo escalpriforme se constitui num caráter já presente nas mais antigas formas fósseis conhecidas e que, desde os tempos mais remotos, até certo ponto limitava seus hábitos alimentares, concorrendo, em grande escala, para a retenção de caracteres primitivos similares, de parte aparte.

As semelhanças que existem entre lagomorfos e roedores devem, pois, ser consideradas como resultantes de evolução convergente, não como indicadoras de afinidades próximas entre estes dois grupos.

Os lagomorfos melhor conhecidos são os do grupo dos leporídeos, que inclui as atuais lebres (*Lepus*, *Sylvilagus*) e coelhos *(Oryctolagus)* e seus afins. São animais bem caracterizados por suas orelhas compridas e patas posteriores muito alongadas, adaptadas ao salto. Os animais do grupo dos ocotonídeos, cujas orelhas e pernas são curtas, representados atualmente pelo gênero *Ochotona*, habitante das regiões montanhosas da Ásia, Europa sul-oriental e América do Norte ocidental, são menos proeminentes. Duas são as famílias estabelecidas: Ochotonidae e Leporidae, recentes.

Parece que a Ásia central possa ser considerada como a pátria dos Lagomorpha, cuja dicotomia nas duas famílias recentes é, sem dúvida, muito antiga, datando do Oligoceno. O centro de sua evolução e radiação localizou-se na Holártica.

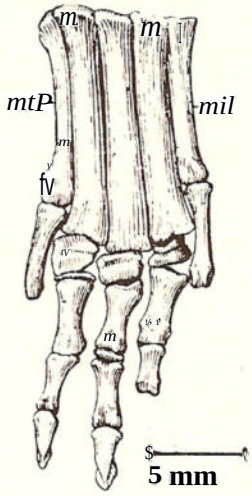


Fig. 316 – *Tshelkaria rostrata* Gromova. Esqueleto do pé direito, vista anterior (de Gromova).

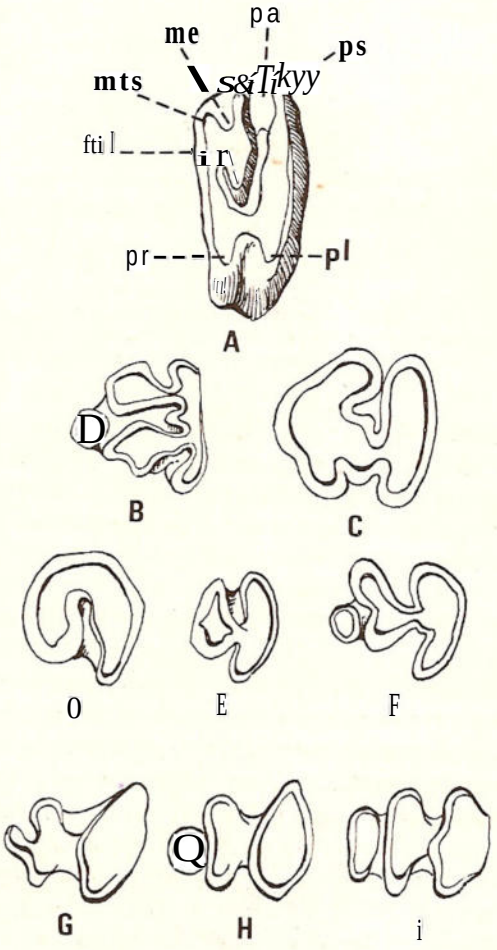


Fig. 317 – Pré-molares e molares de lagomorfos. *A*, estrutura de um molar superior, segundo interpretação de Hiirzeler (em Viret). *me*, metacone; *ml*, metacônulo; *mts*, metastilo; *pa*, paracone; p/, protocônulo; pr, protocone; *ps*, parastilo. *B* a *F*, pré-molares inferiores, anteriores, de *Prolagus* (*B*), *Lagopsis* (C), *Amphilagus* (D), *Titanomys* (*E*) *ePiezodus* (*F*), muito aumentados. G a /, *Prolagus*, último molar inferior em espécies do Aquitaniense (G), do Burdigalianense inferior *CH*) e do Vindoboniancnse (/). (*B* a /, segundo Viret).

As famílias desta ordem, Ochotonidae e Leporidae, parecem representar os extremos de divergentes tendências morfológicas. Segundo Burke (1941), a hipótese de que a forma dos dentes dos ocotonídeos tenha derivado dos leporídeos, embora às vezes inferida, ainda depende de demonstração.

Família Ochotonidae Thomas, 1897. Crânio baixo; frontais contraídos, sem processo pós-orbitário; um forame pré-molar é visto sobre os dentes do mesmo nome. Clavícula completa. Membros locomotores posteriores curtos, tão curtos quanto os anteriores. Cauda não aparente, externalmente. 3/2 P, 2-3/2-3 M sem raízes, com dobras transversais de esmalte.

A distinção entre os seus gêneros é baseada principalmente na estrutura do primeiro pré-molar inferior, como acontece também com os leporídeos.

Dos gêneros mais antigos que se ligam a esta família, os mais representativos são *Sinolagomys* Bohlin, 1937 (Fig. 319) e *Titanomys* Meyer, 1843, ambos do Oligoceno superior, o primeiro da Ásia, o segundo da Europa, onde é conhecido também até o Mioceno médio. Em *Titanomys*, os molares são em número de 2/2 M, sendo o primeiro pré-molar inferior bilobulado, com os dois lóbulos interligados por úma banda de esmalte.

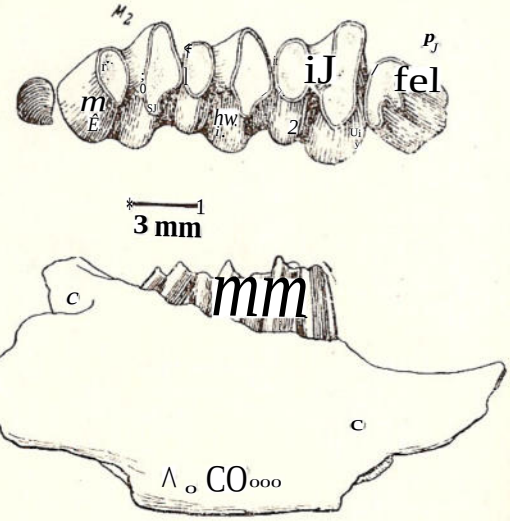


Fig. 319 – *Sinolagomys tatalgolicus* Gureev. Em cima: P_3 - M_2 direitos. Embaixo, fragmento mandibular direito, com P_3 - M_2, lado externo (de Gureev).

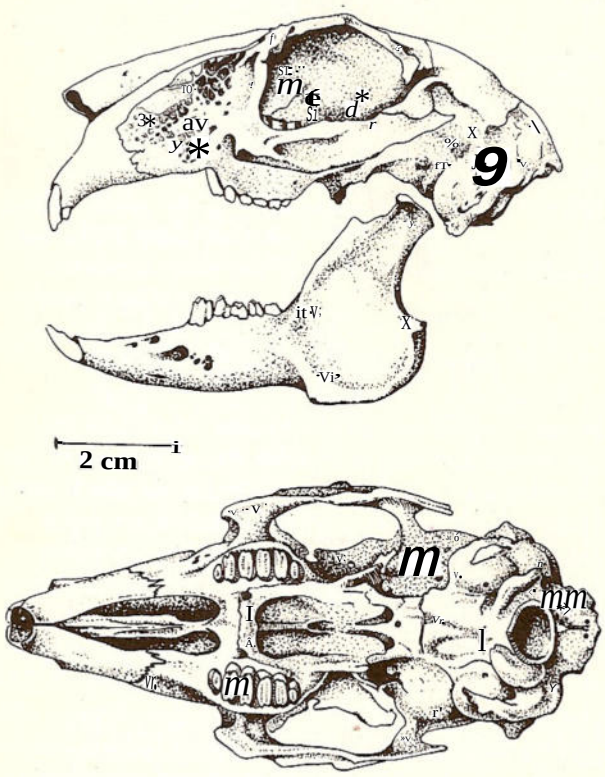


Fig. 318 – *Lepus europaeus* Lannaeus. Crânio e mandíbula, de perfil (4), e crânio, visto de baixo (*B*). (4, segundo Grassé; 5, segundo Krause, *in* Dechaseaux).

Amphilagus Pomel, 1854, do Oligoceno superior e Mioceno da Europa, apresenta 2/3 M, sendo o primeiro pré-molar inferior simples, com apenas um sulco externo profundo, e o M_3 reduzido. M^3 muito pequeno ou ausente.

Em *Piezodus* Viret, 1929 (*P. branssatensis* Viret), do Oligoceno superior da França, com 2/2 M, os molares superiores são bráquio-hipsodontes, de coroa alargada transversalmente. Em seu primeiro pré-molar inferior, bilobulado, o lóbulo anterior, precedido por pequeno pilar, tende a se subdividir.

Segue-se *Prolagus* Pomel, 1853, cujas espécies se distribuem do Mioceno médio ao Pleistoceno e Recente da Europa, com 3/2 P, 2/2 M, tendo os últimos representantes conhecidos se extinguido na Córsega em tempos históricos.

Lagopsis Schlosser, 1884, com 3/2 P, 2/3 M, do Mioceno europeu, *Amtrolagomys* Stromer, 1926, do Mioceno inferior da África sul-oriental (*A. inexpectatus* Stromer), *Proochotona* Khomenko, 1916, do Plioceno da Bessarabia, Ásia (*P. exilis* Khomenko) e *Ochotonoides* Teilhard de Chardin & Young, 1931, do Pleistoceno da China, são os outros gêneros extintos conhecidos.

O gênero recente, *Ochotona* Link, 1795 (os vulgares "pikas", "coelhos" das rochas, etc.), habitante das regiões montanhosas do norte da Sibéria, do Himalaia, do sudoeste da Europa e das Montanhas Rochosas, é conhecido na Ásia desde os tempos do Plioceno e, na América do Norte, a partir do Pleistoceno.

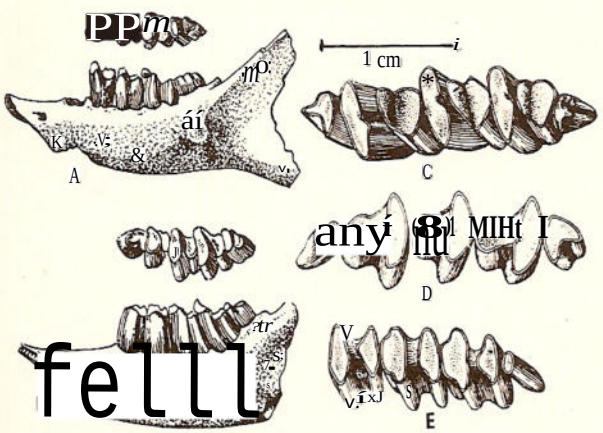


Fig. 320 – Lagomorfos do Eoceno superior. A, *Shamolagus grangeri* Burke, e *B, Gobiolagus tolmachovi* Burke, ambos da Mongólia. Fragmentos mandibulares e dentes inferiores, vistos de cima e do lado externo (segundo Burke). *C, Procaprolagus mongolicus* Gureev, P_3 - M_3 direitos (da esquerda para a direita). *D, Procaprolagus vetustus* (Burke), P_3 - M_3 esquerdos (da direita para a esquerda). *E, Ochotonolagus argyropouli* Gureev, P_4 - M_3 (a partir da esquerda). Oligoceno da Mongólia (de Gureev).

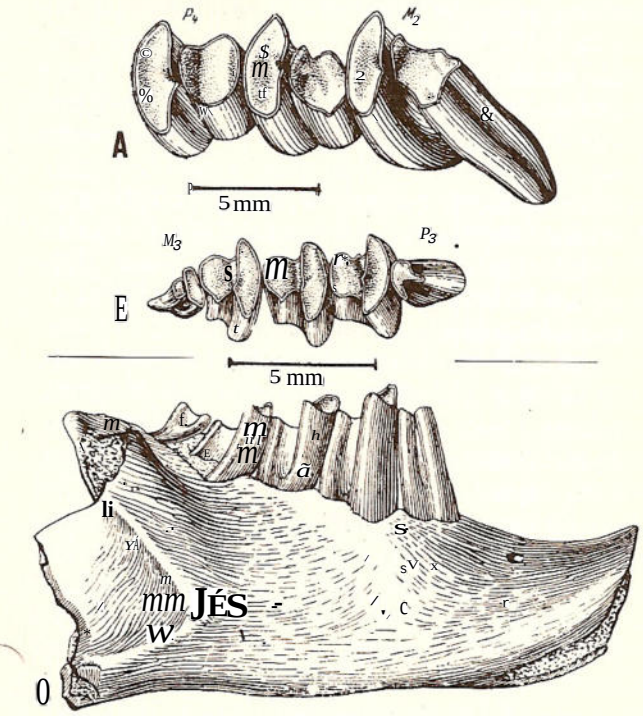


Fig. 321 – *A, Procaprolagus maximus* Gureev, P_4 - M_2 esquerdos. *B e C, Procaprolagus orlovi* Gureev, P_3 - M_3 direitos, (*B*) e fragmento de ramo mandibular direito com P_3 - M_3 (de Gureev). Oligoceno da Mongólia.

Família Leporidae. Crânio estreitado. Dentes: 2/1 I, 0/0 C, 3/2 P, 3/3 M. Clavícula incompleta. Membros posteriores longos. Cauda curta. Orelhas longas.

Esta família, de longa história geológica, como a anteriormente considerada, é conhecida desde os tempos do Eoceno superior. Compreende três subfamílias: Palaeolaginae, Archaeolaginae, extintas, e Leporinae, recente (Dawson, 1958).

Subfamília Palaeolaginae Dice, 1929. P^{3-4} menos molariformes que M^{1-2}, comumente com persistência de caracteres primitivos. Primeiro pré-molar inferior (P_3) com um sulco externo adicional, anterior.

Os gêneros mais antigos, classificáveis nesta subfamília, embora com alguma dúvida, são *Mytonolagus* Burke, 1934, *Lushilagus* Li, 1965, *Shamolagus* e *Gobiolagus* Burke, 1941, do Eoceno superior da *Ásia*, *Procaprolagus* Gureev, 1960 e *Desmatolagus* Matthew *Sc* Granger, 1923, do Oligoceno asiático e norte-americano. Segundo Dawson (1958), os gêneros do Eoceno e Oligoceno, inclusive, acrescentamos, *Ochotonolagus* Gureev, 1960, e *Agispelagus* Argyropoulo, 1940, parecem estar mais próximos do tronco originário dos ocotonídeos e leporídeos do que os paleolaginos típicos, do Oligoceno norte-americano. Seus caracteres morfológicos parecem indicar que suas maiores afinidades são mesmo com os leporídeos. Estes gêneros diferenciam-se e caracterizam-se principalmente em detalhes da estrutura dentária (Figs. 320, 321, 322 e 323).

A subfamília Palaeolaginae constitui amplo grupo básico, mais primitivo que as outras subfamílias, inclusive as formas primitivas das mesmas até os mais recentes leporídeos, e presumivelmente ancestral dos Archaeolaginae e Leporinae, segundo Dawson.

As formas típicas da subfamília, *Palaeolagus* Leidy, 1856 *(P. haydeni* Leidy, etc.) (Fig. 324), *Megalagus* Walker, 1951 *[M. brachyodon* (Matthew), *etc.] eLitolagus* Dawson, 1958 (*L. molidens* Dawson), são do Oligoceno norte-americano.

Palaeolagus é um leporídeo primitivo, menos adaptado ao salto que os outros lagomorfos conhecidos. Seus dentes molariformes são de coroa alta, mais hipsodontes que em *Mytonolagus* e *Megalagus*, com dobras de esmalte simples. Os pré-molares superiores são menos molariformes que em *Archaeolagus*. A base anterior do arco zigomático situa-se mais para trás e tem extensão lateral menos abrupta que nos Archaeolaginae típicos.

O gênero é presente nos depósitos do Oligoceno inferior e superior e do Mioceno inferior das "Grandes Planícies" e possivelmente no Oligoceno inferior da Califórnia e Mioceno inferior do Texas e Oregon. Sua espécie típica, *P. haydeni*, é o leporídeo mais comum em certas localidades do Oligoceno médio.

Megalagus, embora contemporâneo do anterior, era melhor adaptado ao salto, apresentando sob este ponto

de vista, estágio evolutivo idêntico ao do atual *Oc/iotona*. Os dentes, especializados em direção um tanto aberrante, conservam caracteres arcaicos; os molariformes superiores são providos de raízes em seu lado interno, sendo os inferiores de coroa relativamente baixa. Restos fósseis deste gênero caracterizam os depósitos do Oligoceno inferior, médio e superior e do Mioceno inferior das "Grandes Planícies", Estados Unidos. Este gênero parece ter descendido de *Mytonolagus*, mas os caracteres de sua estrutura dentária tornam improvável a hipótese de ter sido ancestral dos leporídeos mais avançados.

Litolagus tem os dentes molariformes hipsodontes e com cimento bem desenvolvidos. Sua espécie tipo, *L. molidens*, é mais evoluída que sua contemporânea *Palaeolagiis haydeni*, na maior molarização de seus pré-molares, na estrutura palatal, na posição mais posterior dos frontais, etc. A base anterior do arco zigomático é menos abruptamente estendida lateralmente que na última citada espécie, aproximando-se menos da condição observada nos leporídeos mais evoluídos. Este gênero do Oligoceno médio de Wisconsin é um possível ancestral de

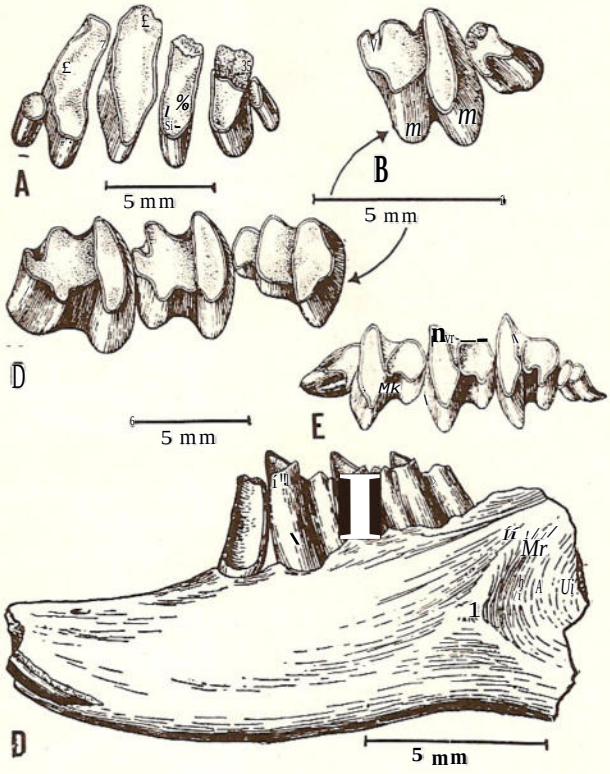


Fig. 322 – Lagomorfos do Oligoceno da Mongólia. *A – D*, *Desmatolagus robustus* Matthew & Granger. *A*, P^2 - M^3. *B*, P_3-$_4$. C, P_4 - M_2. *D*, ramo mandibular esquerdo, incompleto, com dentes, visto do lado externo. *E*, *Agispelagus simplex* Argyropoulo, P_3 - M_3. Dentes vistos da superfície de oclusão, os pré-molares à esquerda (de Gureev).

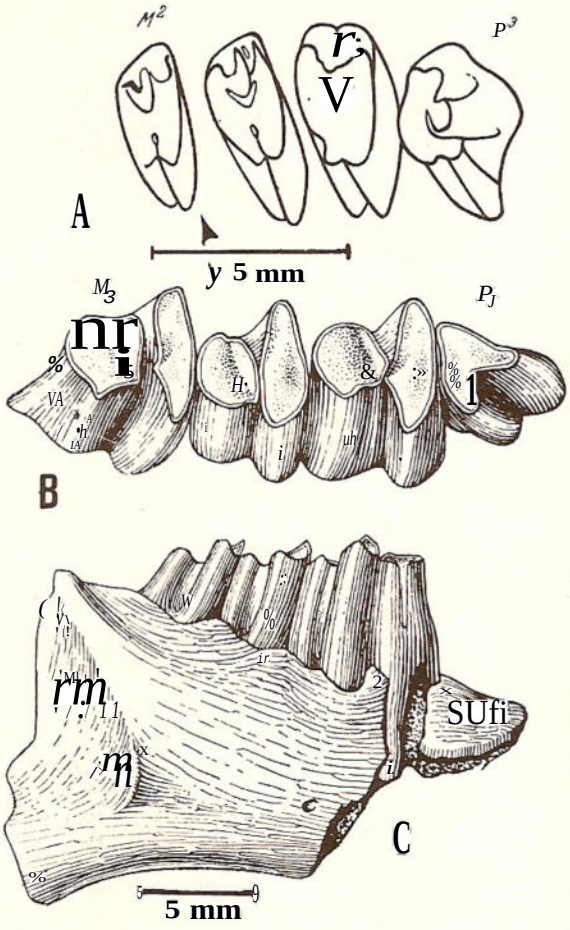


Fig. 323 – *Agispelagus youngi* Gureev. *A*, P^3 - M^2, esquematizados. *B*, P_3 - M_3 direitos. C, fragmento de ramo mandibular direito, com P_3 - M_3, visto do lado externo. Oligoceno da Mongólia (de Gureev).

alguns dos leporídeos posteriores. A condição um tanto primitiva de sua estrutura zigomática e o estágio relativamente avançado de sua dentição tomam improváveis suas afinidades com os Archaeolaginae. *Oreolagiis* Dice, 1917, do Mioceno norte-americano, talvez pertença também a esta subfamília (Fig. 325).

Subfamília Archaeolaginae Dice, 1929. Molariformes hipsodontes, os superiores com apenas um sulco interno, os pré-molares comumente mais molariformes que nos paleolaginos; primeiro pré-molar inferior (P_3) com duas reentrâncias externas. Crânio mais evoluído que o dos paleolaginos, com base anterior do arco zigomático mais avançada.

Quatro gêneros: *Archaeolagiis* Dice, 1917 [*A. primigenius* (Matthew), etc.], do Mioceno inferior e médio do Oregon, Califórnia e Dacota do Sul e talvez México, *Hypolagus* Dice, 1917 [*H. vetus* (Kellog, 1910), etc.], do

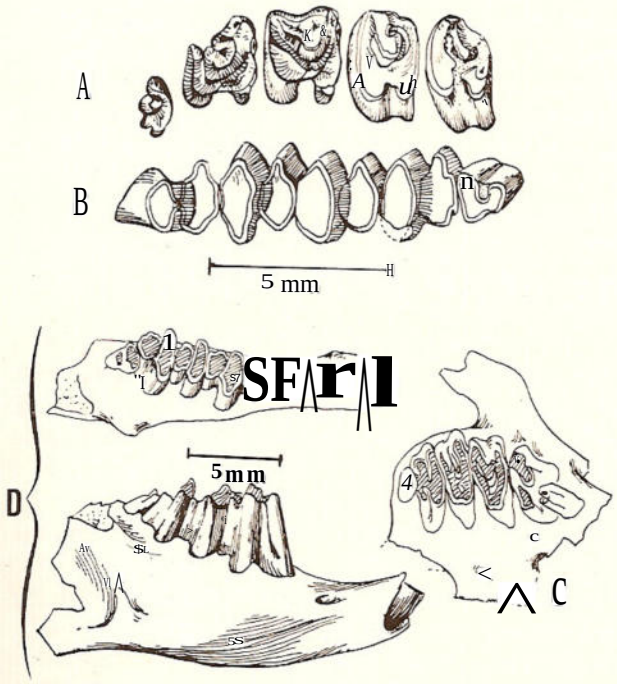


Fig. 324 — *A* e *B, Palaeolagus haydeni* Leidy, do Oligoceno norte-americano. Dentes superiores (*A*) (P^2 - M^2) e inferiores (*B*) (P_3 - M_3), em vista oclusal (segundo A. E. Wood). *C a E, Desmatolagus gobiensis* Matthew & Granger, do Oligoceno da Mongólia. Dentes superiores (C) e fragmentos mandibular (*D* e *E*), visto de cima (*D*) e do lado externo (*E*) (segundo Matthew & Granger).

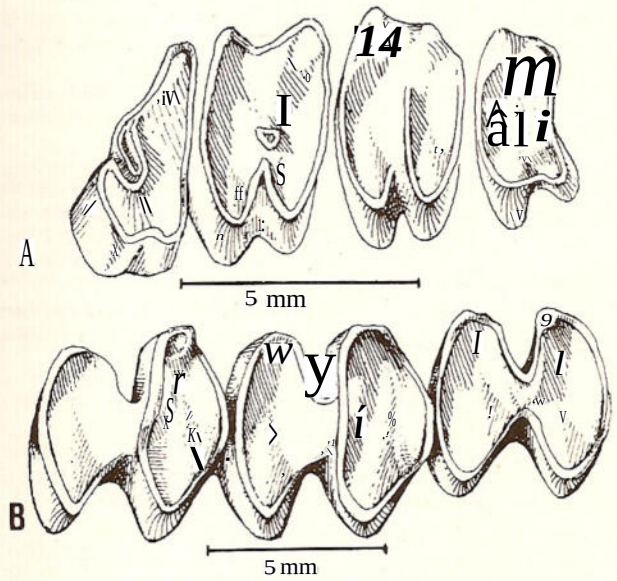


Fig. 325 — *Oreolagus wallacei*. Em cima: P^3 - M^2 esquerdos. Embaixo: P_4 - M_2 direitos, todos vistos da superfície de oclusão (segundo M. R. Dawson).

Mioceno médio ao Pleistoceno inferior da América do Norte ocidental e da Eurásia, e talvez do Plioceno médio de Chihuahua, México, e Pleistoceno inferior de Kansas, e *Pliolagus* Kormos, 1934, do Pleistoceno inferior da Europa. Um outro género, *Panolax* Cope, 1874 (*P. sanetaefidei* Cope), baseado em dentes molariformes isolados, do Mioceno superior ou Plioceno inferior da formação Santa Fé, Novo México, e possivelmente do sul da Califórnia, é duvidosamente atribuível a esta subfamília.

Embora mais evoluídos que os paleolaginos, em seus aspectos gerais, *Archaeolagus* retém ainda certos caracteres dentários mais arcaicos que os de *Hypolagus*, por exemplo, do que é difícil diferenciá-lo, particularmente com base em espécimes incompletos.

Hypolagus situa-se em nível mais avançado de desenvolvimento evolutivo que seu provável ancestral, *Archaeolagus*. *Notolagus* apresenta maior complexidade das dobras de esmalte nos P^2 e P_3 que os outros gêneros da mesma subfamília. Pode ter descendido de uma das espécies de *Hypolagus* (*H. apachensis* Gazin, por exemplo).

Pliolagus apareceu na Europa durante o Vilafranqueanense, sendo talvez indistinguível de *Hypolagus*, com que também se parece *Serengetilagus* Dietrich, 1945, uma forma aparentemente isolada do Pleistoceno inferior da África oriental.

Subfamília Leporinae Trouessart, 1880. Os gêneros desta subfamília são mais evoluídos que ns paleolaginos na estrutura geral do crânio e mandíbula, como sejam, parte palatina do palato mais curta, base zigomática anterior mais definida, bordo ventral da fossa massetérica da mandíbula proeminente, etc. Dentes molariformes hipsodontes. Estrias e reentrâncias do esmalte dos molariformes em geral apagadas a complexamente dobradas. Primeiro pré-molar inferior (P_3) com duas reentrâncias externas, como nos arqueolaginos, e uma reentrância póstero-intema, de aspecto variável.

Esta subfamília distribui-se no tempo a partir do Plioceno inferior (Poncianense) ao Recente. O seu representante mais antigo conhecido é *Alilepus* Dice, 1931, do Plioceno inferior e médio da Eurásia, que estrutural e cronologicamente pode estar próximo da ancestralidade dos leporinos posteriores, sugerindo origem eurasiática para a subfamília que pode ter descendido dos paleolaginos ou dos arqueolaginos, dúvida que só poderá ser esclarecida quando se conhecer melhor a história miocênica dos leporinos. Seu crânio e mandíbula são de aspecto moderno.

Em *Pratilepus* Hibbard, 1939 (*P. kansasensis* Hibbard), do Plioceno superior ou do Pleistoceno inferior (Blanquense) do Kansas, a extremidade posterior do incisivo inferior situa-se sob o trigonido do P_3, nomeio da altura da mandíbula. A reentrância póstero-interna

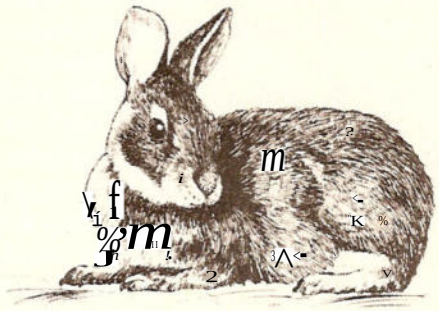


Fig. 326 – *Sylvilagus* (*Tapeti*) *brasiliensis* (Linnaeus). Recente.

do P_3, provida de esmalte mais espesso, não se une com a reentrância póstero-externa, abrindo-se para a face lingual do dente ou constituindo uma ilhota isolada.

No Antigo Continente, o primeiro registro de *Lepus* Linnaeus, 1785, verifica-se no Pleistoceno inferior (Vila-franquennense). Na América do Norte, sua ocorrência mais antiga está no limite Plio-Pleistoceno (Blanquense, talvez Pleistoceno mais inferior). O gênero é hoje comum à Eurásia, África e América do Norte, a ele pertencendo as lebres e seus mais próximos afins (Fig. 261).

Nekrolagus Hibbard, 1939, do Pleistoceno médio norte-americano, baseia-se em restos de um indivíduo imaturo de *Lepus*, a despeito de certos caracteres dentários aberrantes e talvez atávicos que apresenta.

Sylvilagus Gtay, 1867, gênero estritamente americano, também é conhecido seguramente na América do Norte a partir do Pleistoceno inferior. Sua ocorrência no Plioceno norte-americano, assinalada por alguns autores é duvidosa, pois os restos em que se baseiam para tal inferência, pertencem provavelmente a um ocotonídeo. O gênero é fóssil no Pleistoceno sul-americano, procedente da América do Norte, tendo restos de *Sylvilagus (Tapeti) brasiliensis* (Linnaeus) sido coletados por Lund nas cavernas de ossadas do vale do Rio das Velhas, em Minas Gerais, segundo confirma Winge (1888). Tais restos pertencem provavelmente à subespécie *S. (Tapeti) brasiliensis minensis* Thomas (Fig. 326).

Segundo Lund, Waterhouse, Lydekker e Winge, os restos fósseis, procedentes das aludidas cavernas, só se distinguem das partes homólogas dos indivíduos recentes do mesmo grupo por seu tamanho um pouco maior.

Ameghino (1907) identificou entre ossos fósseis coletados em cavernas da região do Iporanga, São Paulo, um fragmento da parte posterior de um ramo mandibular direito, com os últimos molares, que julga pertencer ao atual *Sylvilagus (Tapeti) brasiliensis minensis*. A peça, que está fossilizada e em estado de conservação muito precário, é de difícil estudo, em virtude das incrustações calcáreas que a envolvem. Não nos parece porém que haja perfeita garantia de que tais restos, como os das cavernas de Minas Gerais, procedam de fato do Pleistoceno, havendo possibilidades de que sejam dg Recente ou sub-Recente, muito embora as espécies recentes ou pelo menos grande número delas possam ter se originado no Pleistoceno.

Dos outros gêneros atuais, *Pronolagus* Lyon, 1903, da África ("lebre" das rochas), *Caprolagus* Blyth, 1845, da Ásia (coelho de Bristly), e *Oryctolagus* Lilljeborg, 1874, da Europa e norte da África (coelhos comuns) são conhecidos também como fósseis, o primeiro, desde o Pleistoceno, o segundo, no Plioceno da Eurásia e no Pleistoceno da Ásia, e o terceiro, no Pleistoceno europeu.

BIBLIOGRAFIA

AMEGHINO, F. – 1907 – Notas sobre una pequeña colleción de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga. *Rev. Mus. Paulista*, 7: 59-124. São Paulo.

BOHLIN, B. – 1951 – Some mammalian remains from Shih-ehr-mach'eng, Hui-hui-p'u area, Western Kansu. *In* Hedin, Seven Reports from the scientific expedition to the northwestern provinces of China. Estocolmo, voL 6, Vertebrate Paleontology 5, pp. 1-47, figs. 1-83, est. 1-7 (citado por McKenna).

BURKE, J. J. – 1941 – New Fóssil Leporidae from Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, N° 1117: 1-23, figs. 1-9. New York.

DAWSON, M. R. – 1958 – Later Tertiary Leporidae of North America. *Unto. KansasPaleont. Contrib., Vertebrata*, art. 6: 1-75, figs. 1-39, est. 1-2.

McKENNA, M. – 1963 – New evidence against tupaioide affinities of the mammalian family Anagalidae. *Amer. Mus. Novit.*, 2158, 16 pp., 6 figs..

MELLET, J. S. & SZALAY, F. S. – 1968 – *Kennatherium shirensis* (Mammalia, Paleoryctoidea), a new Didymoconid from the Eocene of Asia. Amer. *Mus. Novit.*, 2342, 5 pp.

RUSSEL, L. S. – 1959 – The Dentition of Rabbits and the Origin of the Lagomorpha. *Nat. Mus. Canada, Contrib. to Zool.*, 1958, *Buli.* N° 166: 41-45. Ottawa.

SIMPSON, G. G. – 1931 – A New Insectivore from the Oligocene, Ulan Gochu Horizon, of Mongolia, *Amer. Mus. Novit.*, N° 505: 1-22, figs. 1-5.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli Amer. Mus. Nat. Hist.., 85*: XVI + 350 pp.

SZALAY, F. S. & McKENNA, M. C. – 1971 – Beginning of the Age of Mammals in Asia: the late Paleocene Gashato Fauna, Mongolia. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 144* (4): 269-318, figs. 1-35, tab. 1-3.

WINGE, H. – 1888 – Jordfundne og nulevende Gnawere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasiliens. *E Museo Lundii, /*: 1-200, est. I-VIII. Copenhague.

Capítulo XVI

Coorte Mutica Linnaeus, 1766.
Ordem Cetacea Brisson, 1762

Os cetáceos são mamíferos aquáticos, mais ou menos pisciformes, de pele nua e macia e corpo cilíndrico. Sua cabeça é pouco ou nada diferenciada do tronco. Seu crânio é profundamente modificado, com caixa cerebral globulosa e narinas situadas muito posteriormente, na superfície superior da cabeça. Membros anteriores transformados em nadadeiras, sendo os posteriores apenas vestigiais. Mandíbula desprovida de ramo montante. Clavícula e sacro ausentes. Dentes, quando presentes, heterodontes ou homodontes e mais ou menos numerosos. Cauda expandida para os lados, horizontalmente, servindo de leme. Glândulas mamárias situadas na região inguinal, contíguas à abertura genital (Figs. 327 a 330).

Devido a seu modo de vida e à semelhança de seu corpo com o dos peixes, os cetáceos distinguem-se completamente dos outros mamíferos.

Os ossos dos cetáceos, principalmente as vértebras, são distinguíveis por sua textura esponjosa, porosa. As epífises de suas vértebras e dos ossos dos membros permanecem separadas do corpo do osso, por muito tempo. As vértebras cervicais são freqüentemente comprimidas, em forma de disco e, às vezes, mais ou menos anquilosadas entre si.

A filogenia dos cetáceos é ainda muito obscura. Embora os carnívoros pinípedes (focas) e os sirênios (peixe-boi e seus afins) sejam francamente considerados como descendentes de mamíferos terrestres, quadrúpedes, que teriam retomado à vida aquática, os cetáceos admitem menos facilmente idêntica hipótese, pois sua adaptação à vida marinha é mais completa. A presença dç membros posteriores atrofiados, na maioria dos cetáceos, levou alguns naturalistas a considerá-los como descendentes de quadrúpedes, que pelo menos poderiam arrastar-se nos baixios, como deviam fazer os Ichthyosauria e Plesiosauria, répteis marinhos do Mesozoico.

Os Archaeoceti, por muitos caracteres de sua estrutura, parecem constituir um ramo do primitivo tronco creodonte, que se teria transformado em devorador de peixes. Mas os basilossaurídeos ou zeuglodontes, principalmente, pela forma especial de seu crânio, de aspecto um tanto reptiliano (crocodiliano), teriam — segundo Trouessart — descendido dos ictiossauros. A comparação entre eles e estes répteis marinhos do Mesozoico seria muito mais instrutiva, sob o ponto de vista evolutivo, ainda segundo Trouessart, do que uma comparação direta entre os cetáceos recentes e os ictiossauros, que na opinião de alguns autores, parecem ter sido também vivíparos, como os mamíferos. Os autores modernos não admitem, porém, tal filogenia reptiliana direta para os cetáceos.

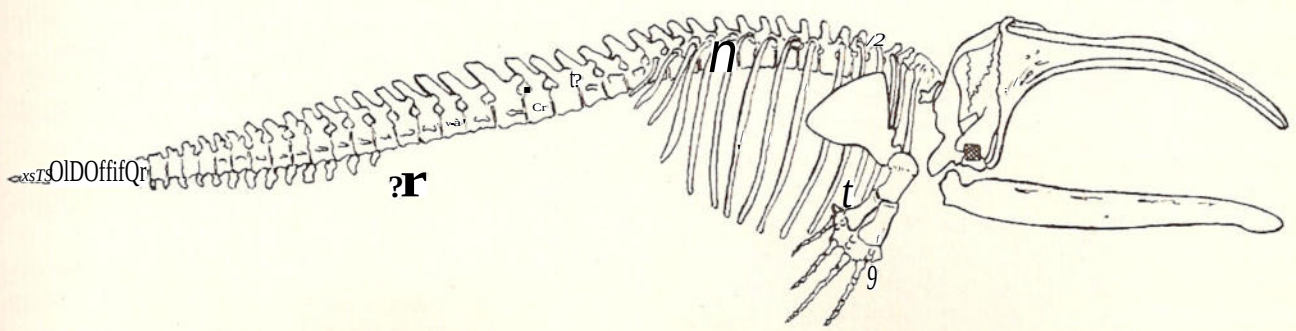


Fig. 327 — *Eubalaena australis*. Esqueleto (14 a 17 m de comprimento) (de Gregory, segundo original de Van Beneden).

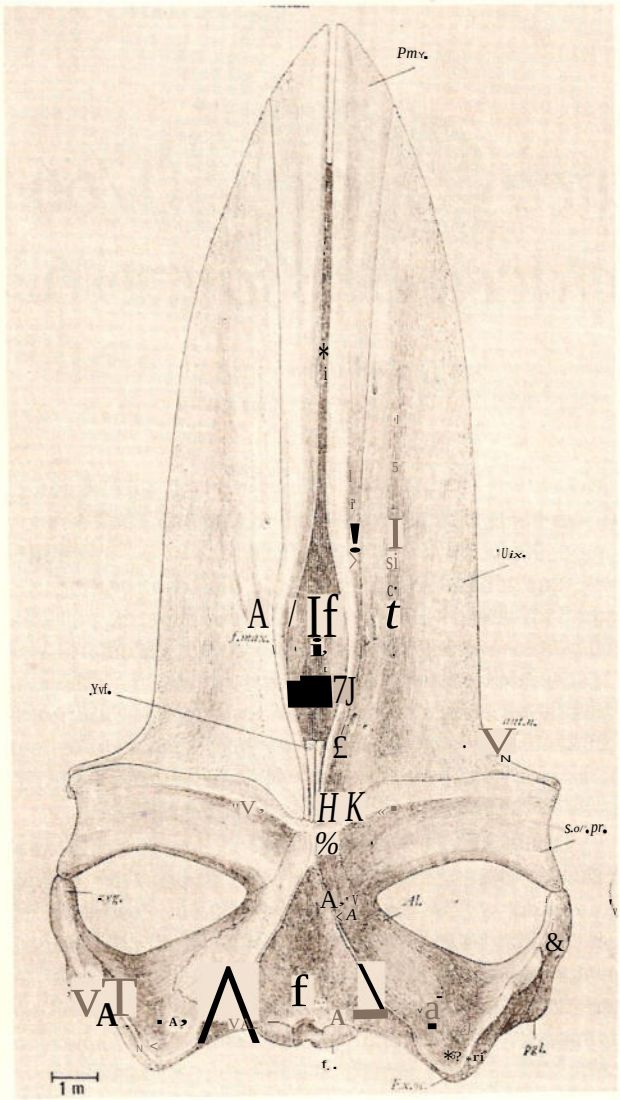


Fig. 328 – Crânio de um cetáceo misticeto (*Pelocetus calvertensis* Kellog), do Mioceno médio e superior de Calvert County, Maryland, Estados Unidos, em vista dorsal, um tanto restaurado. *Ai*, alisfenóide; *ant. n.*, chanfradura anteorbitária; *Bo*, basiocipital; C, côndilo ocipital; *ex. oc.*, exocipital; *f max.*, forame maxilar; *f ov.*, forame oval; *f. pt.*, processo hamular do pterigóide; *f. n.*, chanfradura ou incisão jugular; *f.* pr., processo descendente ou lateral do basiocipital; *Max.*, maxila; *Na*, nasal; o. c., canal óptico\ *Pal.*, palatino; *Par.*, parietal; *pgi*, processo pós-glenóide; *Pmx.*, pré-maxila; *pr.* p., processo posterior do periótico; Pí, pterigóide; *S.* ocsupra-ocipital; *Ty*, bula timpânica; *V*, vômer; *zyg*, processo zigomático (de Kellog).

Quanto à baleia, verdadeiro desdentado marinho, cujo feto apresenta, atavicamente, vestígios de dentes, que se vão tornando cada vez mais indistintos, até desaparecerem antes do nascimento, para darem lugar às produções córneas conhecidas sob o nome de barbatanas, descendem de formas que possuíam dentes. Aliás, já foram descobertos restos fósseis de baleias extintas que realizam, aparentemente, o elo intermediário entre os tipos providos de dentes e os membros atuais do grupo, desdentados.

A origem e evolução dos misticetos constituem questões cuja solução se mostra, entretanto, muito difícil, visto que tal grupo se originou em tempos geologicamente muito remotos, e o número de fósseis conhecidos é ainda insuficiente para dar uma idéia clara sobre tais questões. Evoluíram paralelamente com os odontocetos, mas não derivam destes.

O que se pode afirmar com certeza, é que os Archaeoceti, Odontoceti e Mysticeti constituem três linhas filéticas muito antigas, que já se achavam definidas antes do Terciário médio e adaptadas a um mesmo modo de vida.

Os únicos vestígios fósseis de animais desta ordem conhecidos no Brasil, são um dente que pertenceu a um odontoceto extinto, da família Platanistidae, e diversos fragmentos ósseos muito pouco expressivos.

Subordem ARCHAEOCETI Flower, 1883

É o grupo mais antigo. Encerra formas primitivas, extintas, em que os elementos cranianos, em geral, conservam as inter-relações normais dos outros mamíferos, com a cavidade cerebral alongada e estreita e face prolongada em rostro e sem recobrimento de um osso por outro. Narinas externas abertas na parte ântero-superior do rostro, alongado e baixo, sendo os nasais longos. Dentição heterodonte (3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2-3/3 M), os dentes anteriores de uma só raiz e apropriados a segurar a presa, os posteriores bi- ou trirradiculados, próprios para triturá-la; pré-molares e um ou mais molares superiores trirradiculados. Sete vértebras cervicais, livres, de centro relativamente curto; doze a quinze dorsais e treze lombares; uma ou duas sacras e numerosas caudais. Costelas de duas cabeças articulares. Corpo alongado, adaptado à vida marinha, como o dos cetáceos modernos.

Família Protocetidae Stromer, 1908. Encerra os gêneros mais primitivos, conhecidos no Eoceno médio da África e América do Norte.

Protocetus Fraas, 1904, do Eoceno médio do Egito, é o gênero mais antigo que se conhece. Suas espécies (P. *atavus* Fraas) não deviam ter mais que 2,50 m de comprimento. Eram pequenos cetáceos, de características ainda um tanto rememorativa das dos mamíferos terrestres, e cuja adaptação à vida marinha não era ainda tão comple-

ta quanto a dos cetáceos modernos. Eram animais provavelmente pelágicos, derivados, talvez, de ancestrais terrestres ou que viviam em pântanos.

O gênero *Pappocetus* Andrews, 1920, que se lhe segue, ainda no Eoceno médio, é conhecido por duas mandíbulas de indivíduos jovens, procedentes da Nigéria, África. Sua dentição indica um grau de especialização ligeiramente maior que o mostrado por *Protocetus*.

O outro gênero conhecido, *Eocetus* Fraas, 1904, também do Eoceno médio do Egito, maior que *Protocetus*, é de aspecto bem diferente. Seu crânio lembra, principalmente, os dos grandes cetáceos da família Basilosauridae, do Eoceno superior (narinas em posição anterior, grande fossa temporal, cristas lambdóide e sagital salientes, etc.), mas seus dentes assemelham-se muito aos de *Protocetus*.

Eocetus ou um gênero afim, de corpo alongado, teria constituído o tronco ancestral dos Basilosauridae; os tipos de corpo curto e de pequeno tamanho, como *Protocetus* e *Pappocetus* teriam dado origem aos Dorudontidae.

Família Dorudontidae Miller, 1923. Tamanho relativamente pequeno. Pescoço proporcionalmente longo; vértebras cervicais livres, sendo as dorso-lombares providas de amplo arco neural e fortes apófises transversais, delas não se distinguindo, morfologicamente, as vértebras sacras, e todas de corpo não muito alongado. Eoceno superior do Egito, Europa e América do Norte; Mioceno inferior da Europa e Nova Zelândia.

Dorudon Gibbes, 1845 (Fig. 331), e *Zygorhiza* True, 1908, são os dois gêneros conhecidos, o primeiro, no Eoceno superior do Egito e América do Norte, o segundo, no Eoceno superior da Inglaterra e América do Norte. Seu crânio apresenta, ainda, caracteres primitivos, reminiscentes dos *Protocetus* mas o periótico já denota uma evolução no sentido dos cetáceos atuais. Os dentes são em número de 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M, diferenciando-se estes dois gêneros entre si principalmente em detalhes da estrutura dentária. O tamanho não ultrapassava a 8,50 m de comprimento (*D. osiris*).

Dois outros gêneros, *Phococetus* Gervais, 1876, e *Kekenodon* Hector, 1881, representam a família no Mioceno inferior da França e Nova Zelândia, respectivamente, sendo ainda incompletamente conhecidos, principalmente o primeiro citado. Talvez se trate de um só gênero.

Família Basilosauridae Cope, 1867. Tamanho gigantesco. Pescoço curto, tronco e cauda alongados. Corpo das vértebras dorsais posteriores, lombares, sacras e caudais, alongado. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M; incisivos caniniformes; pré-molares e molares comprimidos lateralmente, birradiculados, com dentículos nos

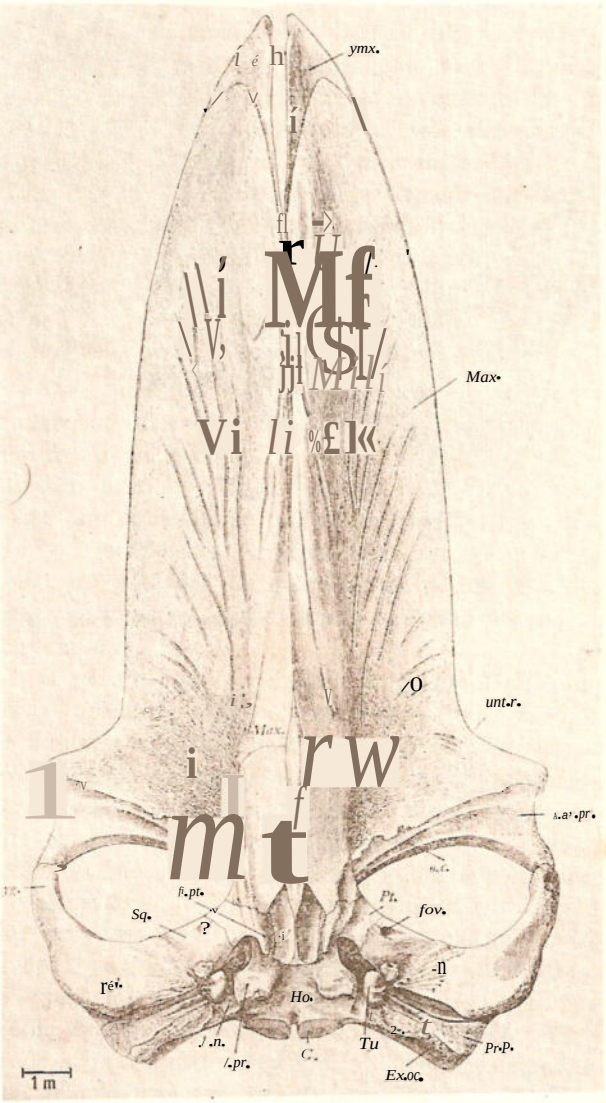


Fig. 329 – *Pelocetus calvertensis* Kellog. Mesmo crânio da fig. 328, em vista ventral. Para abreviaturas, vide fig. 328 (de Kellog).

bordos anterior e posterior ou só no bordo posterior (como nos Dorudontidae).

Basilosaurus Harlan, 1834 (= *Zeuglodon* Owen, 1839), do Eoceno superior da América do Norte, tem a região pós-torácica do corpo extraordinariamente alongada, com mais de trinta vértebras longas, de modo que o tórax parace pequeno em relação com o resto do esqueleto, compreendendo quinze vértebras. O animal podia atingir 20 m de comprimento.

Prozeuglodon Andrews, 1906, do Eoceno superior do Egito, assemelhava-se muito a *Basilosaurus* de que

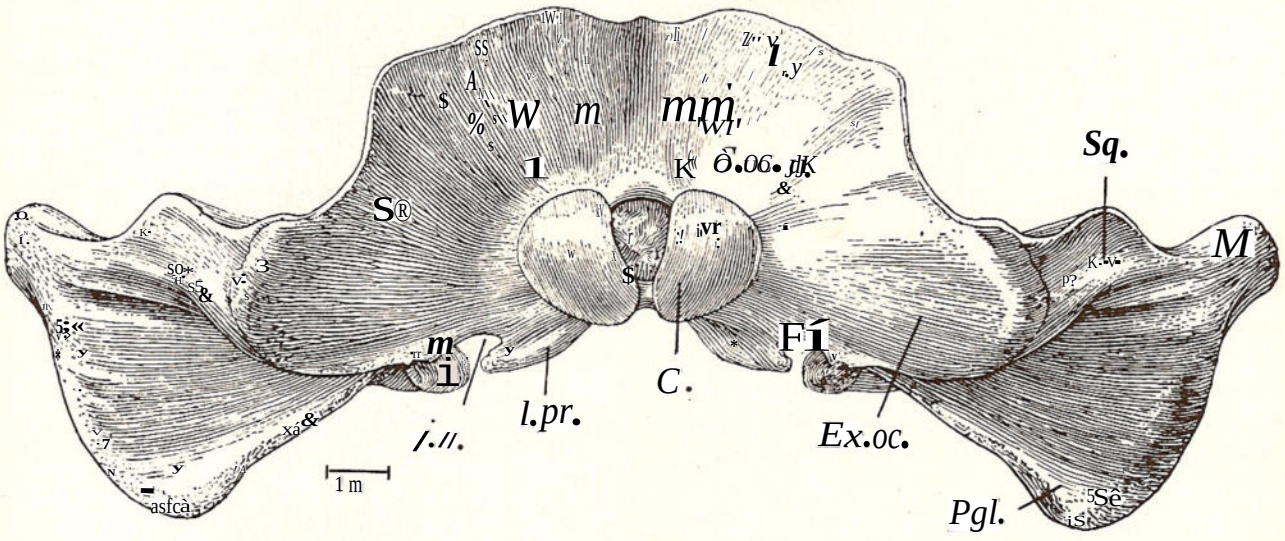


Fig. 330 – *Pelocetus calvertensis* Kellog. Mesmo crânio das Figs. 328 e 329, em vista ocipital. Abreviaturas na fig. 328 (de Kellog).

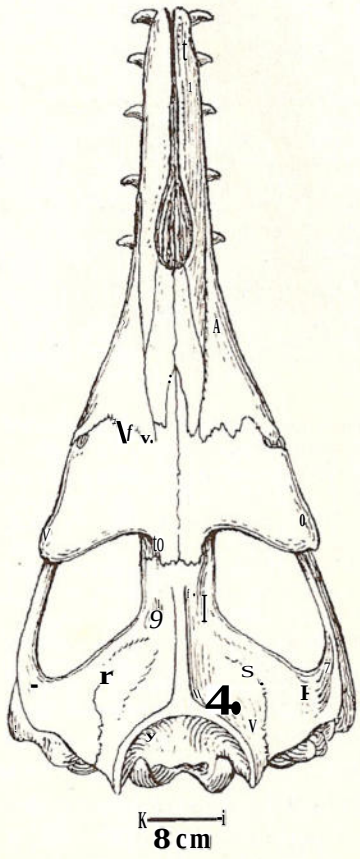


Fig. 331 – *Domdon stromeri* Kellog, cetáceo do Eoceno superior do Egito. Crânio visto de cima (segundo Kellog).

difere em detalhes da estrutura craniana e dentária, principalmente.

Platyosphys Kellog, 1936, do Oligoceno inferior da Ucrânia, é conhecido, sobretudo, por suas vértebras; as lombares providas de corpo muito alongado, sendo os processos transversais das vértebras lombares anteriores extraordinariamente espessos, no sentido ântero-posterior.

Outros gêneros, do Eoceno superior da América do Norte, Oligoceno superior e Mioceno inferior da Europa, muito incompletamente conhecidos, são de posição sistemática incerta (Fig. 332).

Subordem ODONTOCETI Flower, 1867

Crânio um tanto assimétrico, com as narinas recuadas para cima da cabeça e dirigidas para cima, reunidas num evento comum. Ossos nasais atrofiados; ossos maxilares muito expandidos posteriormente, sobrepondo-se parcialmente aos frontais. Pré-maxila desdentada, mas maxilas e mandíbula providas de dentes numerosos, às vezes presentes apenas na mandíbula ou mesmo reduzidos a um só par. Periótico livre. Ramos mandibulares mais ou menos retilíneos, soldados na sínfise. Costelas anteriores providas de duas cabeças articulares, tendo as posteriores apenas uma. Compreende esta subordem as "baleias" providas de dentes e seus afins, os golfinhos fluviais e marinhos e cachalotes.

Este grupo é representado por formas fósseis desde o Eoceno superior (Squalodontoidea, extintos). As atuais superfamílias Platanistoidea (susus, toninhas,

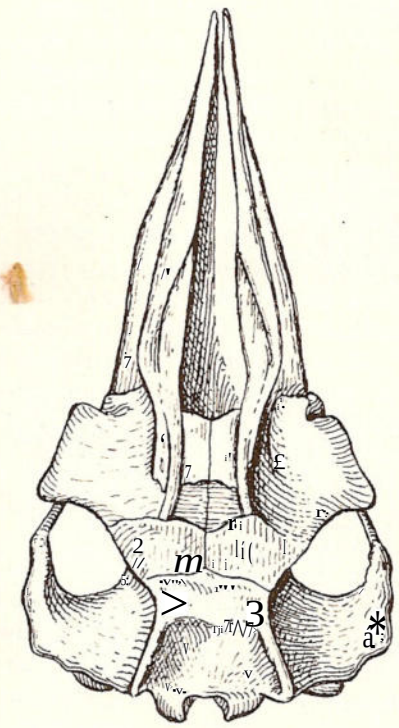


Fig. 332 – *Patriocetus grateloupii* Abel, cetáceo primitivo do Oligoceno superior da Áustria. Crânio visto de cima (segundo Abel).

etc.), Physeteroidea (cachalotes, etc.) e Delphinoidea (golfinhos, belugas, narval) são conhecidas desde os tempos do Mioceno inferior e médio.

Superfamília Squalodontoidea Simpson, 1945. Nesta superfamília agrupam-se os odontocetos mais antigos e primitivos, do Eoceno, Oligoceno e Mioceno, todos extintos.

Família Agorophiidae Abel, 1913. A esta família pertencem os gêneros mais antigos e mais primitivos da subordem.

Dois são os gêneros conhecidos: *Agorophius* Cope, 1895, e *Xenorophus* Kellog, 1923, ambos do Eoceno superior da América do Norte. Em seu crânio, os ossos maxilares, expandidos posteriormente, cobrem o processo supra-orbitário do frontal. O arranjo telescópico (embricamento) dos componentes da parte anterior do crânio já se faz notar, diferindo, porém, de um dos citados gêneros para o outro.

Em *Agorophius*, o rostro, por sua forma geral, lembra o dos Misticetos, o que levou alguns autores a considerar este gênero, embora com dúvida, como um possível ancestral destes, dos quais porém se afasta por outros caracteres estruturais e pela presença de um dente serrilhado.

Família Squalodontidae Brandt, 1873. Focinho pontudo. Ossos nasais atrofiados, muito curtos, não protegendo o evento. Dentes um tanto semelhantes aos dos esqualos, mas bi- ou trirradiculados, presentes nas pré-maxilas, maxilas e mandíbula, diferenciados (3/3 I, 1/1 C, 4-5/4 P, 7/7 M), sendo os incisivos e caninos cónicos e pontudos, unirradiculados e os molariformes bi- ou trirradiculados, de coroa comprimida lateralmente e de bordos anterior e posterior denticulados. O arranjo telescópico dos ossos cranianos é mais avançado que nos Agorophiidae. O esqueleto pós-craniano é pouco conhecido.

Uns doze gêneros fósseis, extintos, do Oligoceno superior ao Mioceno superior da Europa, Mioceno inferior da América do Sul, Austrália e Nova Zelândia e Mioceno médio e superior da América do Norte, se classificam nesta família, dentro da qual constituem dois grupos morfológicos, caracterizados, um, pelo rostro curto, o outro, por seu rostro alongado. Um gênero é citado no Plioceno inferior (?) da Argentina (formações estuarinas).

O gênero tipo do grupo, *Squalodon* Grateloup, 1840, caracteriza o Mioceno inferior, médio e superior da Europa e o Mioceno médio e superior da América do Norte. Pertence ao grupo morfológico de rostro alongado e estreito, de que é um dos gêneros menos especializados, como acontece também com *Phoberodon* Cabrera, 1926, do Mioceno inferior da Argentina, de rostro menos alongado e provido de 56 dentes que são de aspecto mais primitivo que os de *Squalodon* que tinha de 56 a 62 dentes e cujo corpo media, aproximadamente, 4,90 m. *Neosqualodon* Dal Piaz, 1904, do Mioceno inferior da Sicília, é o mais especializado dos esqualodontes deste grupo, com um rostro três vezes mais longo que a cavidade cerebral e com uma dentição heterodonte, de mais ou menos 120 dentes (Figs. 333 e 334).

Prosqualodon Lydekker, 1894, do Mioceno inferior da Patagônia e Nova Zelândia, é um dos esqualodontes de rostro curto e largo. É o gênero melhor conhecido, provido de 56 dentes (14 em cada maxila e em cada ramo mandibular) (Fig. 335).

Prionodelphis Frenguelli, 1922, é do Plioceno inferior da Argentina.

Superfamília Platanistoidea Simpson, 1945. Nesta superfamília classificam-se os golfinhos fluviais.

Família Platanistidae Gray, 1863. Os odontocetos desta família distinguem-se dos demais, principalmente por suas vértebras cervicais completamente livres e algo mais compridas que as dos outros cetáceos. O focinho é comprido e estreito, mas sólido. A maxila apresenta uma crista saliente, dirigida para baixo. Os dentes são muito numerosos. Os membros anteriores são largos e trunca-

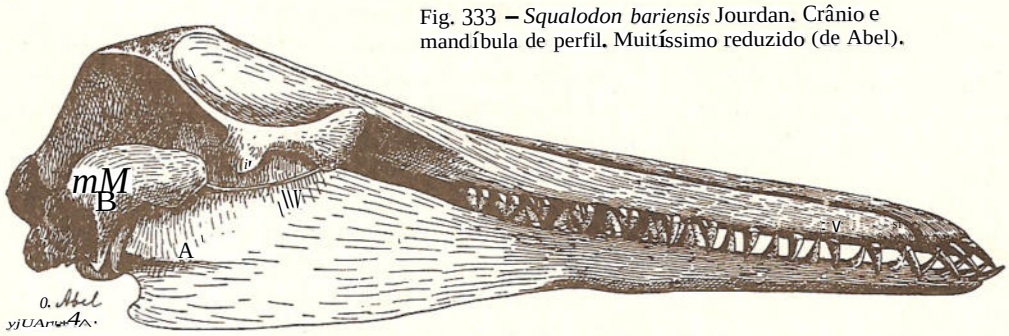


Fig. 333 – *Squalodon bariensis* Jourdan. Crânio e mandíbula de perfil. Muitíssimo reduzido (de Abel).

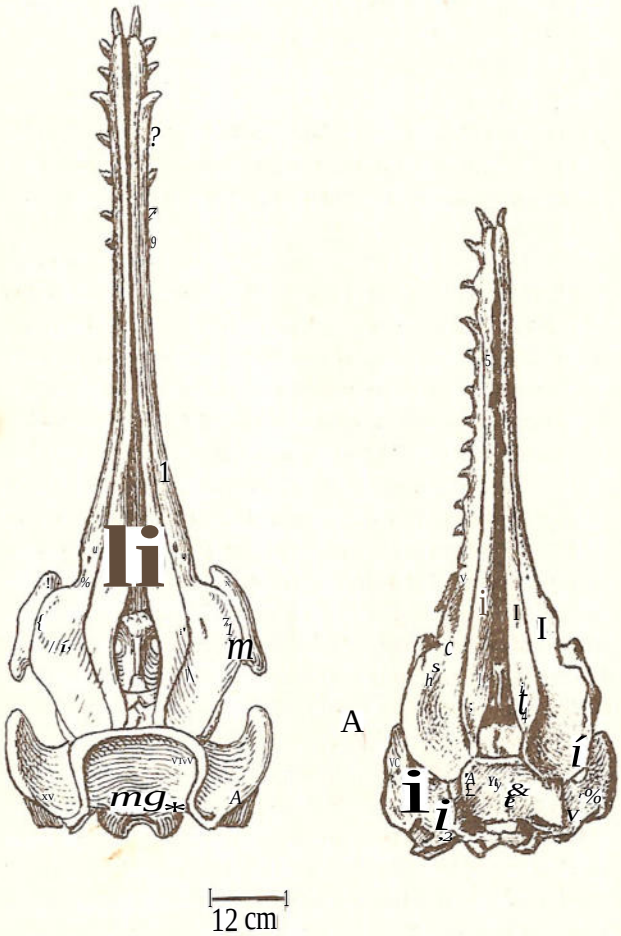


Fig. 334 – Cetáceos odontocetos, longirrostros. *A*, *Squalodon calvertensis* Kellog, do Mioceno médio de Maryland, Estados Unidos. *B*, *Phoberodon arctirostris* Cabrera, do Mioceno inferior da Argentina. Crânios, vistos de cima (segundo Cabrera).

dos. O evento abre-se externamente em forma de crescente ou em sentido longitudinal. Hábitos fluviais ou estuarinos.

Três subfamílias: *Platanistinae* Flower, 1867, *Iniinae* Flower, 1867 e *Stenodelphinae* Miller, 1923.

A primeira é conhecida no Mioceno médio da América do Norte (*Zarhachis* Cope, 1868), no Mioceno superior da Europa (*Pachyacanthus* Brandt, 1871) e, atualmente, nos rios Ganges e Indo, onde vive o gênero tipo, *Platanista* Wagler, 1830 (*P. gangetica* Lebeck, o vulgar "susu"). A segunda é representada no Mioceno, Plioceno e Pleistoceno da América do Sul (*Proinia* True, 1910, Mioceno inferior, *Saurodelphis* Burmeister, 1891, *Inia*/*Sotodelphis* Rovereto, 1915, *Ischyrorhynchus* Ameghino, 1891, Plioceno), no Plioceno inferior da América do Norte (*Hesperocetus* True, 1912) e hoje, no rio Amazonas e no Orenoco (*Inia* D'Orbigny, 1834) e nos rios da China (*Lipotes* Miller, 1918). A terceira tem representantes fósseis conhecidos no Plioceno médio (*Lonchodelphis* Allen, 1924) e Pleistoceno (*Stenodelphis* Gervais, 1847) da América do Norte e no Plioceno da América do Sul (*Pontistes* Burmeister, 1885, *Pontivaga* Ameghino, 1891) e é representada hoje pelo gênero *Stenodelphis* supracitado, cuja espécie única (*S. blainvillei* Gervais) é frequentadora do estuário do Rio da Prata (o popular "Franciscano") e da Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul (a vulgar "Toninha").

Plicodontinia Miranda Ribeiro, 1938, considerado como ancestral não muito remoto do atual *Inia* é um gênero extinto, cuja espécie única, *P. mourai* Miranda Ribeiro, é conhecida por um dente fóssil quase completo, coligido na areia da barranca do rio Juruá, em Aquidabã, Acre (Paula Couto, 1948) (Fig. 336).

Superfamília Physeteroidea Gill, 1872. Nesta superfamília agrupam-se as "baleias de bico" (Ziphiidae) e os cachalotes e afins (Physeteridae), extintos e recentes.

Família Ziphiidae Gray, 1865. Grande assimetria craniana. Pré-maxilas e maxilas desdentadas; mandíbula muito alongada, provida de dentes cónicos, em número variável, cobertos de cimento. Vértebras cervicais, na maioria soldadas entre si. Costelas comumente com uma só cabeça articular.

No decorrer da evolução do grupo, houve nítida tendência para a redução numérica de seus dentes, de modo a restarem um ou dois pares de dentes funcionais na mandíbula.

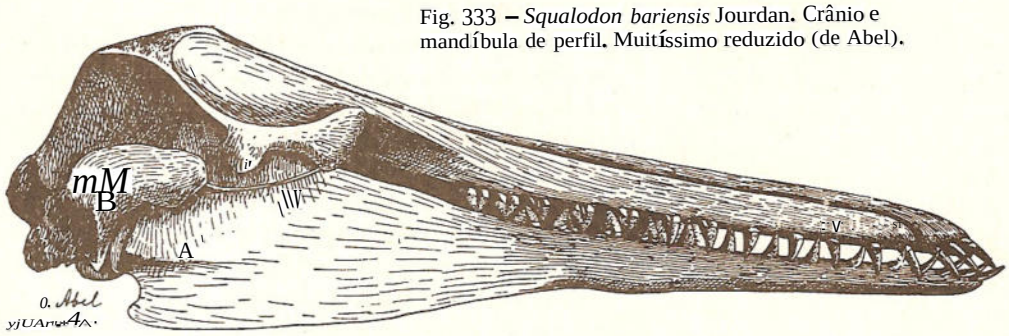


Fig. 333 – *Squalodon bariensis* Jourdan. Crânio e mandíbula de perfil. Muitíssimo reduzido (de Abel).

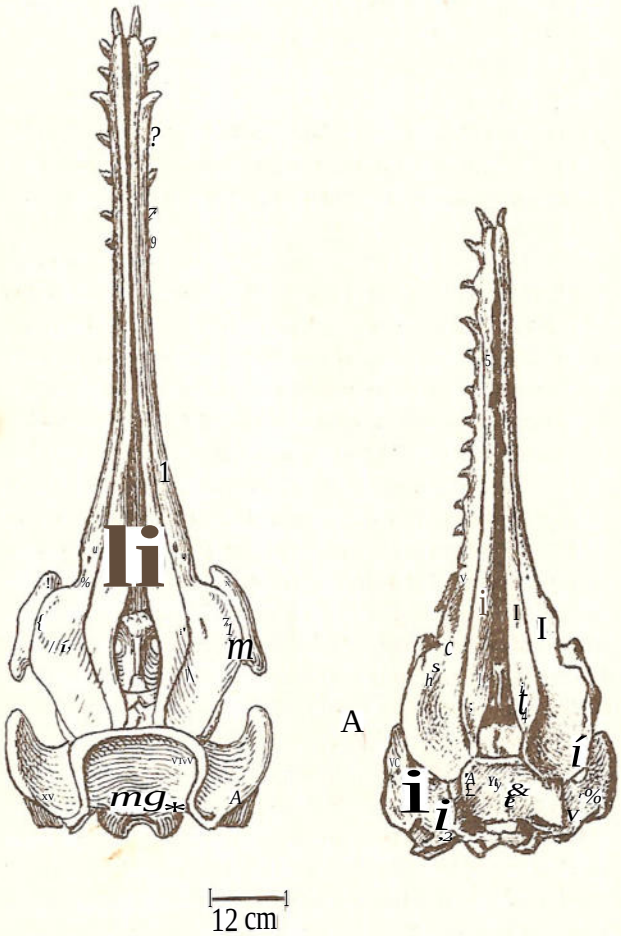


Fig. 334 – Cetáceos odontocetos, longirrostros. *A*, *Squalodon calvertensis* Kellog, do Mioceno médio de Maryland, Estados Unidos. *B*, *Phoberodon arctirostris* Cabrera, do Mioceno inferior da Argentina. Crânios, vistos de cima (segundo Cabrera).

dos. O evento abre-se externamente em forma de crescente ou em sentido longitudinal. Hábitos fluviais ou estuarinos.

Três subfamílias: *Platanistinae* Flower, 1867, *Iniinae* Flower, 1867 e *Stenodelphinae* Miller, 1923.

A primeira é conhecida no Mioceno médio da América do Norte (*Zarhachis* Cope, 1868), no Mioceno superior da Europa (*Pachyacanthus* Brandt, 1871) e, atualmente, nos rios Ganges e Indo, onde vive o gênero tipo, *Platanista* Wagler, 1830 (*P. gangetica* Lebeck, o vulgar "susu"). A segunda é representada no Mioceno, Plioceno e Pleistoceno da América do Sul (*Proinia* True, 1910, Mioceno inferior, *Saurodelphis* Burmeister, 1891, *Inia*/*Sotodelphis* Rovereto, 1915, *Ischyrorhynchus* Ameghino, 1891, Plioceno), no Plioceno inferior da América do Norte (*Hesperocetus* True, 1912) e hoje, no rio Amazonas e no Orenoco (*Inia* D'Orbigny, 1834) e nos rios da China (*Lipotes* Miller, 1918). A terceira tem representantes fósseis conhecidos no Plioceno médio (*Lonchodelphis* Allen, 1924) e Pleistoceno (*Stenodelphis* Gervais, 1847) da América do Norte e no Plioceno da América do Sul (*Pontistes* Burmeister, 1885, *Pontivaga* Ameghino, 1891) e é representada hoje pelo gênero *Stenodelphis* supracitado, cuja espécie única (*S. blainvillei* Gervais) é frequentadora do estuário do Rio da Prata (o popular "Franciscano") e da Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul (a vulgar "Toninha").

Plicodontinia Miranda Ribeiro, 1938, considerado como ancestral não muito remoto do atual *Inia* é um gênero extinto, cuja espécie única, *P. mourai* Miranda Ribeiro, é conhecida por um dente fóssil quase completo, coligido na areia da barranca do rio Juruá, em Aquidabã, Acre (Paula Couto, 1948) (Fig. 336).

Superfamília Physeteroidea Gill, 1872. Nesta superfamília agrupam-se as "baleias de bico" (Ziphiidae) e os cachalotes e afins (Physeteridae), extintos e recentes.

Família Ziphiidae Gray, 1865. Grande assimetria craniana. Pré-maxilas e maxilas desdentadas; mandíbula muito alongada, provida de dentes cónicos, em número variável, cobertos de cimento. Vértebras cervicais, na maioria soldadas entre si. Costelas comumente com uma só cabeça articular.

No decorrer da evolução do grupo, houve nítida tendência para a redução numérica de seus dentes, de modo a restarem um ou dois pares de dentes funcionais na mandíbula.

A família é conhecida desde o Mioceno inferior da Europa e América do Sul, onde é representada por *Squalodelphis* Dal Piaz, 1916, e *Notocetus* Moreno, 1892, da Patagônia, respectivamente, o último dos quais é o mais primitivo, possuindo 56 dentes superiores e 76, inferiores, cónicos, longos e curvos. Em seu crânio, a maxila expande-se até o supra-ocipital, apresentando em seu bordo póstero-interno uma cristã, contra a qual se escora a pré-maxila. Em *Squalodelphis* os dentes são em número de 30 superiores e outros tantos inferiores, sendo os posteriores unicuspidados, em vez de tricuspidados (uma cúspide principal e uma minúscula cúspide anterior e posterior àquela), como os de *Notocetus*.

Diversos gêneros são conhecidos no Mioceno médio e superior da Europa e América do Norte, alguns deles bem mais próximos das formas atuais que os já citados. Dois deles, *Choneziphius* Duvernoy, 1851, e *Mesoplodon* Gervais, 1850, sobreviveram até o Plioceno médio. O crânio do primeiro, muito dissimétrico, tem 70 cm de comprimento aproximadamente, sendo o rostro medianamente alongado e muito ligeiramente intumescido lateralmente, em sua parte média. É o único dos gêneros

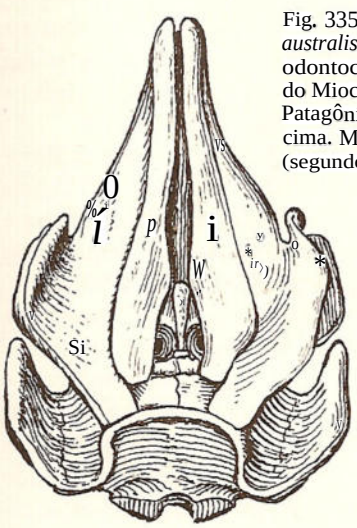


Fig. 335 – *Prosqualodon australis* Lydekker, cetáceo odontoceto, brevirrostro, do Mioceno inferior da Patagônia. Crânio, visto de cima. Muito reduzido (segundo Kellog).

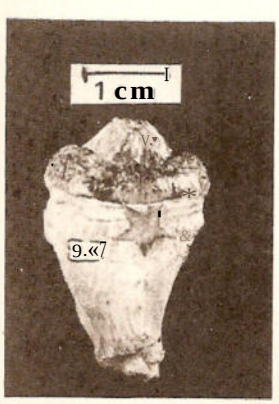


Fig. 336 – *Plicodontinia mourai* Miranda Ribeiro. Dente tipo. Mioceno superior ou Plioceno inferior (?) do alto Amazonas.

do Mioceno superior a conservar vestígios dos alvéolos pré-maxilares. Em *Mesoplodon*, os dentes já se achavam reduzidos a apenas um dente funcional, comprimido lateralmente em cada ramo mandibular, às vezes seguido por dois a quatro pequenos dentes caducos.

Berardiopsis Portis, 1886; talvez sinónimo do atual *Berardius* Duvernoy, 1851, é conhecido por algumas vértebras caudais, fósseis no Plioceno médio da Europa.

Incacetus Colbert, 1944, do Mioceno do Peru, é uma forma de aspecto um tanto ambíguo, lembrando sobretudo os Ziphiidae, e em certos detalhes estruturais do crânio e sistema dentário, os Delphinidae. Seu crânio tem 42 cm de comprimento, mais ou menos.

Dos quatro gêneros recentes, *Ziphius* Cuvier, 1823 (baleia de dois dentes), tipo da família, é o único presente em todos os oceanos.

Família Physeteridae Gray, 1821. Estrutura craniana modificada, com depressão da superfície súpero-posterior, para alojar o órgão produtor de espermacete; pré-maxila direita prolongada até a região supra-ocipital, sendo a esquerda mais curta, recobrindo, em parte, o frontal; nasal e frontal esquerdos apenas com pequena área livre, entre a extremidade posterior da maxila do mesmo lado e a extremidade póstero-interna da pré-maxila direita. Mandíbula muito alongada, provida de grande número de dentes cónicos, cobertos por espessa camada de cimento. Mioceno inferior da América do Sul; Mioceno inferior ao superior e Plioceno médio da Europa; Mioceno médio ao Plioceno inferior e Pleistoceno da América do Norte; Plioceno inferior da Austrália; Recente, nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico.

Subfamília Hoplocetinae Cabrera, 1926. Os gêneros mais antigos são do Mioceno inferior da América do Sul: *Apenophyseter* Cabrera, *1926*, *Diaphorocetus* Ameghino, 1892, e *Idiorophus* Kellog, 1925, todos ainda providos de numerosos dentes superiores e inferiores.

Os gêneros do Mioceno médio em diante (*Hoplocetus* Gervais, 1848-1852, *Aulophyseter* Kellog, 1927, etc.) apresentam já tendência, comum a todos os Physeteridae, de redução numérica dos dentes, à medida que se acentua a depressão da face, em virtude do desenvolvimento, cafda vez maior, do órgão do espermacete (Fig. 337).

Subfamília Physeterinae Flower, 1867. Esta subfamília é conhecida a partir do Mioceno inferior, sendo representada por restos fósseis nos depósitos marinhos da mesma época, na Europa, onde sua representação conhecida vai até o Plioceno médio. O grupo é presente também através de todo o Mioceno e no Pleistoceno da América do Norte, assim como no Plioceno inferior da Austrália. Um gênero recente (*Physeter* Linnaeus, 1758).

Ontocetus Leidy, 1859, do Mioceno médio e superior da América do Norte e Mioceno médio do Japão, era o gigante da família. Seu crânio atingia 3,65 m de comprimento, pelo menos. Três grandes dentes eram presentes em cada pré-maxila. Os dentes mandibulares eram enormes, de uns 30 cm de comprimento, alojados, como nos superiores, em enormes alvéolos separados.

Nove outros gêneros, pelo menos, são conhecidos no Mioceno médio e superior da América do Norte (*Oryterocetus* Leidy, 1853, *Dinoziphius* Van Beneden, 1880, etc.) e Mioceno superior da Europa (*Prophyseter* Abel, 1905, etc.), no Plioceno inferior da Austrália (*Physetodon* McCoy, 1879) e no Plioceno médio da Europa (*Balaenodon* Owen, 1846, e outro).

O gênero *Physeter* Linnaeus, 1758, a que pertence o cachalote (P. *catodon*), presente em todos os oceanos, é o único representante atual da subfamília, sendo citado, como fóssil, no Mioceno superior e no Pleistoceno da América do Norte e no Mioceno inferior, médio e superior da Europa.

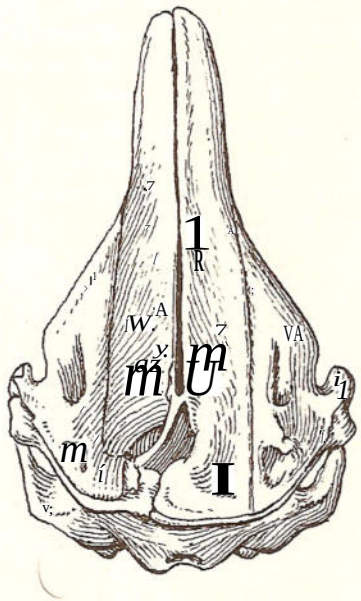


Fig. 337 – *Aulophyseter morricei* Kellog, baleia de espermaceti do Mioceno médio da Califórnia. Crânio, visto de cima (segundo Kellog). Muito reduzido.

Subfamília Kogiinae Gill, 1871. Esta subfamília é de pequena representação conhecida no tempo e no espaço. Encerra as formas pigméias das baleias de espermacete.

Kogiopsis Kellog, 1929, do Plioceno inferior da América do Norte, é o único gênero extinto, fóssil conhecido. *Kogia* Gray, 1846, a baleia de espermacete anã – *K. breviceps* (Blainville) – é o único gênero recente, encontradiço nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico.

Superfamília Delphinoidea Flower, 1864. Rostro alargado na base, muito longo nos grupos primitivos, e mais ou menos encurtado nas formas posteriores. Pré-maxilas, em geral, desdentadas; maxilas e mandíbulas providas de numerosos dentes unirradiculados. Crânio, de um modo geral, achatado ou um tanto convexo e arredondado. Golfinhos e seus próximos afins, recentes e extintos.

Família Eurhinodelphidae Abel, 1901. Rostro extremamente longo, estreito, com longa pré-maxila desdentada, mais longa que a maxila (exceto em *Eurhinodelphis*). Crânio um tanto convexo ou provido de crista transversal. Maxila espessada sob as órbitas e frontais expandidos sobre o crânio, cobrindo, às vezes, o supra-ocipital. Dentes mais ou menos numerosos, na maxila e mandíbula. Mioceno inferior da América do Sul; Mioceno inferior ao superior da Europa; Mioceno médio da América do Norte; Mioceno superior do Japão.

Argyrocetus Lydekker, 1894, é do Mioceno inferior da Argentina. Em seu crânio, a maxila atinge o supra-occipital, sendo a cavidade pós-orbitária já inexistente; dois pequenos frontais, limitados de cada lado pelo bordo interno das maxilas, são presentes no bordo súpero-posterior do crânio, precedidos pelos dois pequenos nasais quadrangulares. Mandíbula provida de 50 dentes em cada ramo, sendo 10 posteriores à sínfise que atingia os 3/5 do comprimento total da mandíbula (89 cm).

Seu contemporâneo, no Mioceno inferior da Europa, *Ziphiocetus* Dal Piaz, 1909, era maior. Os dentes anteriores do rostro, eram implantados numa goteira e provavelmente fixados por um ligamento dentário; os posteriores eram implantados em alvéolos individuais.

O gênero *Eurhinodelphis* Du Bus, 1867, caracteriza o Mioceno médio marinho da América do Norte e o Mioceno superior da Europa e Japão. Sua mandíbula é mais curta que o rostro. Este, por sua vez, era mais curto que o crânio propriamente dito. Os dentes maxilares posteriores, eram em número de 60, de cada lado, sendo precedidos por dentes implantados numa ranhura alveolar estreita. Os frontais, muito pequenos, são comprimidos ântero-posteriormente entre os pequenos nasais e o supra-ocipital, podendo ser recobertos pelo último. A sínfise mandibular ultrapassa ligeiramente a porção livre de cada ramo da mandíbula. O número total de dentes era de, aproximadamente, 220. Este cetáceo, ao que parece, foi a baleia mais abundante nos mares do Mioceno superior da Europa e atingia uns 4,50 m de comprimento (Fig. 338).

Família Hemisyntrachelidae Sijper, 1936. Esta família extinta contém apenas dois gêneros, *Lophocetus* Cope, 1867, conhecido por um crânio quase completo, do Mioceno médio de Maryland, América do Norte, e

Hemisyntrachelus Brandt, 1873, do Plioceno inferior da Europa, que apresenta semelhança com *Tursiops*, delfinídeo recente.

Família Acrodelphidae Abel, 1905. Crânio achatado, de frontais estreitos, rostro longo, maxila, às vezes expandida até a extremidade distai do rostro de dentes providos de fino serrilhado. Família extinta, representada no Mioceno inferior ao Plioceno inferior da Europa, Mioceno inferior da África e no Mioceno médio ao Plioceno inferior da América do Norte.

Acrodelphis Abel, 1900, presente através de todo o Mioceno, na Europa, e no Mioceno médio da América do Norte, foi muito abundante. Era muito especializado, de rostro extremamente fino, provido de dentes muito apertados entre si, os anteriores de coroa delgada e longa, os posteriores curtos, curvos, como a coroa provida de cúspides acessórias e rebordo serrilhado.

Champsodelphis Gervais, 1848-1852, e *Heterodelphis* Brandt, 1873, do Mioceno médio e superior da Europa, distinguem-se pouco do último citado.

Schizodelphis Gervais, 1861, tem o crânio muito parecido com o do atual platanistídeo *Stenodelphis*, demostro muito alongado, com o frontal menos encoberto que nos gêneros supracitados e os nasais ainda mais comprimidos ântero-posteriormente. Na mandíbula, observa-se um profundo sulco, paralelo à borda alveolar; um outro sulco é presente na região sinfisiária, que ocupa dois terços do comprimento da mandíbula. Os dentes são pequenos, lisos, pontudos, um pouco curvos e implantados obliquamente, em número de, aproximadamente, 50 de cada lado. O gênero é conhecido através de todo o Mioceno e no Plioceno da Europa, no Mioceno inferior da África, no Mioceno médio e superior e no Plioceno inferior da América do Norte.

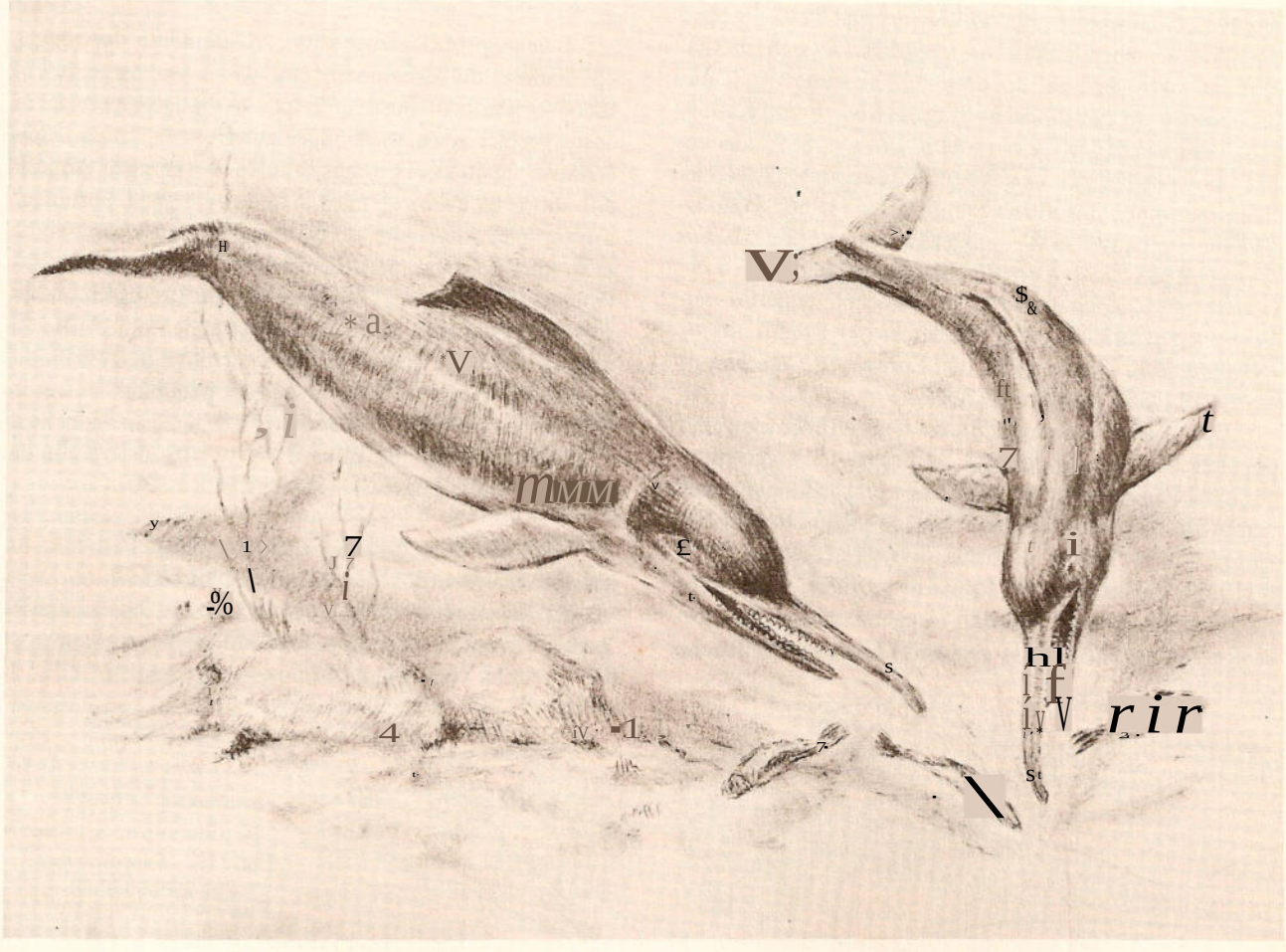


Fig. 338 – Restauração hipotética de toninhas de rostro alongado, afim com *Eurhinodelphis*, comuns nas faunas do Mioceno inferior do Pacífico setentrional. 1,80 a 2,40 m de comprimento (modificado de Mitchell-Dalzell).

Eoplatanista Dal Piaz, 1916, do Mioceno inferior da Europa, e *Potamodelphis* Allen, 1921, do Mioceno médio da Europa e Plioceno inferior da América do Norte, assemelha-se mais a *Schizodelphis* que aos outros gêneros da mesma família supraconsiderados.

Família Monodontidae Gray, 1821. Crânio pouco elevado, de rostro curto. Dois gêneros, ambos recentes: *Delphinapterus* Lacépède, 1804 (baleia branca), habitante dos oceanos setentrionais, e *Monodon* Linnaeus, 1758 (narval), do Ártico e Atlântico Norte, ambos conhecidos desde o Pleistoceno, o primeiro, na América do Norte, e o segundo, na América do Norte e Europa.

Família Delphinidae Gray, 1821. Agrupa os mais numerosos dos odontocetos atuais, encontrados em considerável abundância em todos os oceanos. Sua cabeça apresenta rostro (ou bico) alongado, a que corresponde, no crânio, um rostro bem mais longo que a parte craniana propriamente dita. As vértebras cervicais são livres, exceto o atlas e o áxis que são soldados entre si.

Três gêneros são conhecidos no Mioceno inferior, sendo dois europeus (*Protodelphinus* Dal Piaz, 1922, e outro) e um norte-americano (*Delphinavus* Lull, 1914). Uns quatorze gêneros são presentés no Mioceno médio da América do Norte, entre os quais *Kentriodon* Kellog, 1927 (Fig. 339), e *Delphinodon* Leidy, 1869, são conhecidos por esqueletos quase completos, que se assemelham muito aos dos atuais *Sotalia* Gray, 1866, e *Cephalorhynchus* Gray, 1846, respectivamente. *Stereodelphis* Gervais, 1848-1852, é do Mioceno médio europeu.

Os gêneros conhecidos no Mioceno superior são *Delphinopsis* Miiller, 1853, *Macrochirifer* Brandt, 1874, *Pithanodelphis* Abel, 1905, da Europa, e *Ceterhinops* Leidy, 1877, da América do Norte.

Dos gêneros recentes, *Steno* Gray, 1846 (golfinho de bico longo), e *Delphinus* Linnaeus, 1758 (golfinho comum), são conhecidos na Europa, em sedimentos marinhos do Plioceno inferior e médio, sendo *Orcinus* Fitzinger, 1860 ("baleia" assassina) e *Tursiops* Gervais, 1855 (golfinho de focinho em forma de garrafa), conhecidos no Plioceno médio e superior, respectivamente. *Pseudorca* Reinhardt, 1862 (falsa assassina) é fóssil no Plioceno superior da Europa e Japão. *Globicephala* Lesson, 1828, é presente no Pleistoceno norte-americano. Estes gêneros vivem hoje em todos os oceanos, exceção feita de *Steno* e *Tursiops*, ausentes dos mares polares. Sete outros gêneros são conhecidos apenas como recentes (vide Zoologia) (Fig. 340).

Família Phocaenidae Bravard, 1885. A esta família pertencem os porcos-marinhos ou marsuínos, que lembram muito os golfinhos (Delphinidae), por seu aspecto geral. São todos de focinho curto. Habitam os oceanos em geral, exceto os mares polares. Sua representação paleontológica ainda é escassamente conhecida, resumindo-se a dois gêneros do Mioceno superior da Europa (*Palaeophocaena* e *Protophocaena* ambos de Abel, 1905, o último dos quais distingue-se dos gêneros atuais principalmente pela maior expansão posterior das pré-maxilas), e a um gênero do Pleistoceno da Nova Zelândia (*Phocaenopsis* Huxley, 1859). Dois gêneros recentes *Phocaena* Cuvier, 1817, e *Neophocaena* Palmer, 1899.

Subordem MYSTICETI Flower, 1864

Baleias propriamente ditas, vulgarmente denominadas "baleias de barbatanas", por terem seu sistema dentário atrofiado e substituído por barbatanas que fazem destes cetáceos os mais especializados da ordem. Seu crânio é simétrico, com nasais curtos e um tanto estendidos sobre os eventos, maxila muito alargada posteriormente, não cobrindo os frontais, lacrimais pequenos, separados do jugal, periótico soldado ao timpânico. Ramos mandibulares não reunidos em sínfise, ligeiramente convexos para fora. Costelas, ordinariamente providas de uma só cabeça articular. Esterno curto e largo, resumido a uma só peça. A ocorrência de pequenos e fracos dentes, nos embriões, escondidos nas gengivas, constitui a única indicação de que os misticetos derivaram de ancestrais providos de dentes (Figs. 328 a 330).

Família Cetotheriidae Cabrera, 1926. Parietais, na grande maioria dos gêneros, unidos entre si na linha média superior do crânio, onde formam crista sagital; nasais e frontais dispostos de modo mais semelhante ao

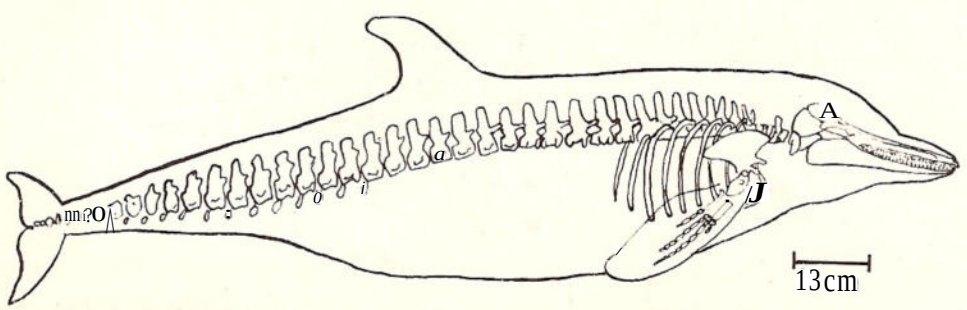


Fig. 339 – *Kentriodon* sp., um porco-marinho do Mioceno (comprimento aproximado: 1,65 m) (segundo Kellog).

dos mamíferos terrestres que os dos odontocetos. O ocipital avança, mais ou menos notavelmente sobre o crânio, em concomitância com uma maior ou menor recorrência dos elementos rostrais para trás. Formas primitivas conhecidas, na Nova Zelândia, em depósitos marinhos do Oligoceno inferior, na Europa, do Oligoceno médio ao Plioceno inferior, na América do Sul, em sedimentos marinhos do Mioceno inferior, e na América do Norte, no Mioceno médio e superior.

Os três gêneros oligocênicos são *Mauicetus* Benham, 1939, do Oligoceno inferior da Nova Zelândia, *Pachycetus* Van Beneden, 1883, e *Cetotheriopsis* Brandt, 1871, do Oligoceno médio e superior, respectivamente, da Europa, o último também presente no Mioceno inferior da América do Sul. Em *Mauicetus* as narinas externas são notavelmente avançadas, os ossos nasais são longos, a fossa temporal é mais longa que larga e a crista sagital é formada pelos frontais e parietais.

Com a evolução do grupo, as narinas externas recuaram, progressivamente, com encurtamento dos nasais e maior aproximação entre estes e o supra-ocipital, tornando-se as fossas temporais cada vez mais curtas e mais largas.

Aglaocetus Kellog, 1934, é outro gênero do Mioceno inferior sul-americano. Uns doze gêneros representam o grupo em depósitos marinhos do Mioceno médio e superior da América do Norte, sendo um deles também fóssil no Plioceno inferior da Europa. Quatro gêneros são conhecidos no Mioceno superior da Europa, entre eles o tipo da família, *Cetotherium* Brandt, 1843, cujo crânio apresenta forte empuxo dos elementos rostrais para trás, de modo que seu bordo posterior ultrapassa a linha transversal que une os ângulos pré-orbitários das apófises supra-orbitárias dos frontais, concomitantemente com o avanço do supra-ocipital para além da linha de ligação imaginária entre as extremidades anteriores dos processos zigomáticos. Estes e outros caracteres estruturais, presentes, também, de forma mais ou menos variável, em alguns dos outros gêneros, já referidos, parecem constituir um prenúncio das condições estruturais próprias dos Balaenopteridae, que provavelmente teriam derivado de algum gênero desta família.

Os últimos representantes conhecidos do grupo são *Amphicetus* e *Heterocetus* ambos de Van Beneden, 1880, e do Plioceno inferior da Europa.

Família Balaenopteridae Gray, 1864. Cabeça de comprimento menos que um quarto menor que o comprimento total do corpo. Mãos (nadadeiras peitorais) tetradáctilas, estreitas e longas. Vértebras cervicais articuladas entre si, não fundidas, de corpo um tanto longo e muito intumescido, arredondado. Nadadeira dorsal presente. Parte inferior do corpo com numerosos sulcos longitudinais. Barbatanas curtas e largas. Mioceno superior ao Pleistoceno na América do Norte; Plioceno inferior e médio, na Europa; Recente em todos os oceanos.

Mesoteras Cope, 1870, do Mioceno superior da América do Norte; é o gênero mais antigo do grupo. Outros gêneros extintos são conhecidos no Plioceno inferior e médio da Europa, sendo *Notiocetus* Ameghino, 1891, do Plioceno argentino.

Dos gêneros atuais, *Balaenoptera* Lacépède, 1804 (rorqual), é conhecido, como fóssil, no Plioceno superior e Pleistoceno da América do Norte e no Plioceno inferior e médio da Europa e *Megaptera* Gray, 1846 (baleia corcunda), foi identificada no Plioceno inferior e no Pleistoceno norte-americano e no Plioceno médio europeu.

Família Balaenidae Gray, 1825. Os mais primitivos dos misticetos atuais, de crânio muito grande, de comprimento equivalente, no mínimo, a um quarto do comprimento total do corpo, com os ossos da região rostral recobrindo os elementos posteriores e o supra-ocipital

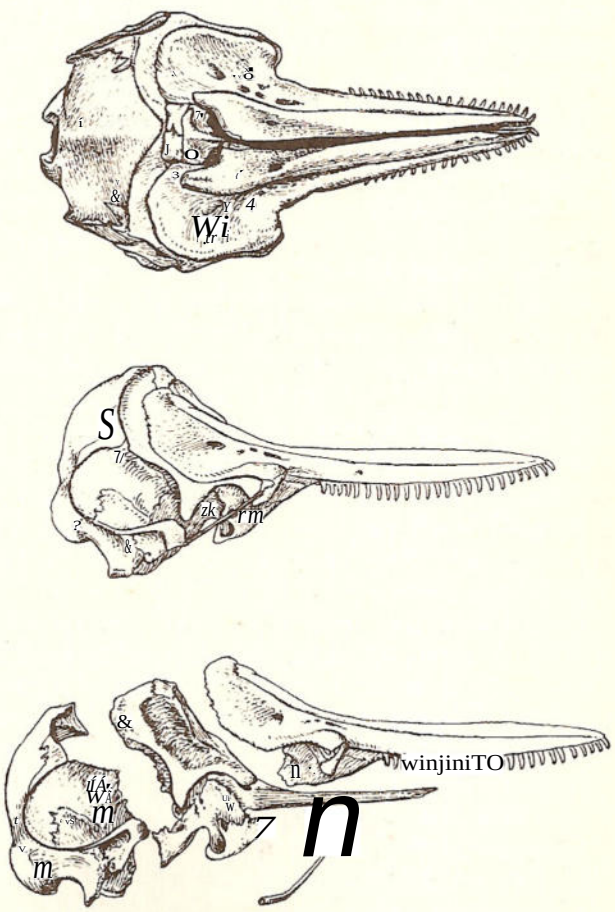


Fig. 340 – *Tursiops truncatus* Montagu. Crânio, visto de cima, de perfil e desarticulado. Muito reduzido (segundo Kellog).

avançado muito anteriormente, muito além da extremidade anterior dos processos zigomáticos; parietais excluídos do topo do crânio; frontal aparecendo apenas sob a forma de estreita faixa, entre os nasais e o supra-ocipital. Mãos (nadadeiras peitorais) pentadáctilas, largas e truncadas. Ramos mandibulares muito longos e convexos, achatados intemamente e providos de côndilos articulares esféricos. Timpânico anguloso, quase quadrado e apenas ligeiramente inflado. Vértebras cervicais fundidas entre si, algumas delas livres; vértebras lombares e caudais curtas. Nadadeira dorsal ausente. Face ventral do corpo lisa. Barbatanas muito longas e estreitas. Mioceno inferior e Pleistoceno da América do Sul; Plioceno inferior ao superior da Europa. Recente, nos oceanos Ártico, Atlântico e Pacífico.

O gênero mais antigo que se liga a esta família, é *Morenocetus* Cabrera, 1926, do Mioceno inferior da Argentina.

Seguem-se-lhe, no Plioceno inferior da Europa, *Protobalaena* Du Bus, 1867, e *Balaena* Linnaeus, 1758, o último gênero também presente no Plioceno médio e superior da Europa e recente (baleia, propriamente dita), no Ártico. *Balaenotus* e *Balaenula* ambos de Van Beneden, 1872, são dois gêneros extintos, do Plioceno médio da Europa.

O único dos outros géneros atuais conhecido no estado fóssil é *Eubalaena* Gary, 1864, do Pleistoceno da América do Sul. Vive hoje em todos os oceanos, exceto o Ártico.

BIBLIOGRAFIA

DECHASEAUX, C. – 1961 – Cetacea. *In* "Traité de Palcontologie", direção de J. Piveteau, *VI* (1): 831-881. Masson & Cie., ed., Paris.

MIRANDA RIBEIRO, A. de – 1938 – *Plicodontinia mourai* g. e esp. nov. *Livro Jubilar do Professor Lauro Travassos* (1913-1933), pp. 319-321. Rio de Janeiro.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 85:* XVI + 350 pp. New York.

TROUESSART, E. L – 1886-1902 – Cétacés. *In* "La Grande Encyclopédie", *10:* 161-164 Paris.

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité de Paléontologie, IV* (1), Paléozoologie: 155-187. O. Doin & R. Oldenbourg, ed., Paris, Munich e Leipzig.

ZITTEL, K. A. von – 1925 – *Text-book of Palaeontology*, III: 80-89, revisado por Schlosser. MacMillan & Co., Ltd., ed., London.

Capítulo XVII

Ordem Creodonta Cope, 1875

Compreende mamíferos extintos, de estrutura ainda muito generalizada. Eram mamíferos digitígrados ou semiplantígrados, de cérebro pouco circunvolucionado e de tamanho variável entre pequeno e grande. Hábitos predadores principalmente carnívoros, às vezes onívoros ou, mesmo, insectívoros ou necrófagos. Crânio relativamente volumoso, alongado e baixo, dotado de fortes cristas sagital e ocipital, com região rostral bem desenvolvida e cápsula cerebral reduzida, de tamanho avantajado, relativamente ao do resto do corpo; bula timpânica raramente ossificada. Corpo alongado, cauda muito desenvolvida. Patas comumente pentadáctilas, às vezes tetradáctilas. Úmero com crista deltoide proeminente. No carpo, o escafóide, o central e o lunar são quase sempre separados. Falanges ungueais fendidas, um tanto embotadas e achatadas, inferiormente. Dentição geralmente completa (3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M); molares cortantes, primitivamente tribosfênicos, mais ou menos uniformes em tamanho, com a coroa estruturada em Fo paracone e o metacone muito aproximados entre si; dentes carniceiros apenas ligeiramente diferenciados, de posição variável, na série pré-molo-molar. Segundo se depreende do estudo do ouvido interno, a artéria estapediana, presente nos répteis, nos quais atravessa a columela (correspondente ao estribo dos mamíferos), assim como no embrião dos mamíferos, persistia em muitos creodontes adultos.

Os creodontes eram particularmente numerosos na América do Norte nos primórdios do Cenozoico, isto é, na época do Paleoceno superior (família Oxyaenidae), quando foram ali contemporâneos dos mais antigos carnívoros fissípedes (Carnívora vera) conhecidos, pertencentes à extinta família dos Miacidae, o que nos leva a supor que os primeiros representantes da ordem viveram nos tempos do Cretáceo superior e que o ponto de partida dos carnívoros, propriamente ditos, descendentes prováveis de insectívoros, se localize nos meados ou fins daquele período. A família dos Miacidae encerra formas de transição entre os insectívoros e os fissípedes mais evoluídos, de que foram, provavelmente, o ponto de partida. Estes mesmos grupos continuaram presentes na América do Norte durante o Paleoceno superior, quando a Eurásia mantinha creodontes e fissípedes primitivos.

Os tempos do Eoceno marcaram o apogeu dos Creodonta, então diversificados em duas famílias (Oxyaenidae e Hyaenodontidae), a que pertencem as formas típicas do grupo, presumivelmente derivadas de insectívoros ou anagálidos cretácicos. A distribuição geográfica das formas eocênicas conhecidas abrange a América do Norte, Europa (Eoceno inferior ao superior) e Ásia (Eoceno superior).

O grupo parece ter entrado em acentuado declínio nos tempos do Oligoceno médio, quando o gênero *Hyaenodon* tipo da família Hyaenodontidae, a última a extinguir-se, vivia na América do Norte, Europa, África, e muito provavelmente, na Ásia.

A partir dos tempos do Oligoceno superior, não se conhece a existência de creodontes na América do Norte e Europa, embora possamos supor que tal inexistência de animais deste grupo, de então em diante, naquelas regiões, seja mais aparente que real, visto que os representantes mais avançados do grupo são, segundo os atuais conhecimentos, do Mioceno inferior da África e Plioceno inferior da Ásia, onde há grande lapso na cronologia geológica do grupo, entre o Oligoceno inferior e o Mioceno inferior e Plioceno inferior, respectivamente, como a indicar que, a despeito de não se terem ainda descoberto na África e Ásia restos de creodontes em sedimentos das épocas geológicas intermediárias entre as supracitadas, o grupo continuou ali sua evolução ou que, tendo continuado a evoluir em qualquer das outras regiões em que se conhece a existência anterior de representantes seus (América do Norte e Europa), tenha, dali, realizado migrações para a África e Ásia.

Superfamília Oxyaenoidea Osbom, 1910. Contém os creodontes mais característicos, dotados de dentes carniceiros diferenciados, crânio de tamanho moderado, mandíbula forte, patas plantígradas, pentadáctilas, com garras embotadas e mais ou menos fendidas, na ponta. Nas formas aquatícolas, os dedos eram expandidos, em comprimento.

Família Oxyaenidae Cope, 1877. Dentes carniceiros: M^1 e M_2. M^2 um tanto reduzido, tendendo a desaparecer. M^3_3 ausentes. Corpç alongado, de aspecto provavelmente um tanto semelhante ao dos felídeos, com patas adaptadas ao salto, à natação ou para trepar e cauda muito longa. Paleoceno superior ao Eoceno médio, na América do Norte; Eoceno da Europa e Eoceno superior da Ásia.

Subfamília Oxyaeninae Cope, 1877. Formas especializadas, com rostro curto, dentes molariformes (pré-molares e molares) cortantes, pré-molares reduzidos, os P^{3-4} dotados de cúspides internas. M^2 às vezes ausente. M_2 mais forte que o M_1.

Meia dúzia de gêneros conhecidos, aproximadamente, dos quais o mais antigo é *Oxyaena* Cope, 1874, com diversas espécies, do Paleoceno* superior e Eoceno inferior da América do Norte e Eoceno superior da Ásia, as quais atingiam tamanho pouco maior que o de um coati *(Nasua)*, no máximo, apresentando diferenças estruturais de significado provavelmente evolutivo, do Paleoceno superior para o Eoceno, com reduções progressivas no número de incisivos, encurtamento da região sinfisiária da mandíbula, etc. (*O. lupina* Cope, *O. forcipata* Cope, e outras espécies) (Figs. 341 e 342).

Outros dois gêneros são presentes no Eoceno inferior da América do Norte: *Dipsalidictides* Denison, 1938, e *Protopsalis* Cope, 1880. *ArgiUotherium* Davies, 1884, é uma forma de afinidades um tanto duvidosas, do Eoceno inferior da Europa. *Protopsalis* é intermediário em especialização dentária entre *Oxyaena* e *Patriofelis* Leidy, 1870, do Eoceno médio norte-americano, este último, derivado, provavelmente, de uma forma vizinha de *Oxyaena* e cujas espécies {*Patriofelis ulta* Leidy, *P. ferox* Marsh) equivaliam, em tamanho, a uma onça (jaguar), com crânio tão volumoso quanto o de um leão. Seu esqueleto é bem conhecido, de estrutura que permite a hipótese de que suas espécies deveriam ser adaptadas à marcha sobre solos fofos, como os dos pântanos, margens de rios, etc.

Um gênero, *Sarkastodon* Granger, 1938, é representado no Eoceno superior da Mongólia, Ásia, por uma espécie {*S. mongoliensis* Granger) de tamanho avantajado, cujo crânio atingia 50 cm de comprimento e cujo carniceiro superior era muito especializado no sentido lamelar, cortante (Fig. 343).

Subfamília Palaeonictinae (Osbom, 1892) Denison, 1938. Rostro curto 2/2 M; carniceiros (P^4 e M j) grandes e tituberculados, de estrutura menos cortante que os de *Patriofelis* denotando, como o resto da dentadura, adaptação menos carnívora que os deste último gênero do Eoceno médio. Seus gêneros pouco diferem do mesmo, na estrutura craniana e do esqueleto dos membros locomotores.

Dipsalodon Jepsen, 1930, do Paleoceno superior de Wyoming, Estados Unidos, cuja dentição inferior, único elemento conhecido, sem carniceiro diferenciado, é de aspecto primitivo; é o gênero mais antigo da subfamília.

Seguem-se-lhe, no Eoceno inferior dos Estados Unidos, os gêneros *Palaeonictis* Blainville, 1842, também identificado no Eoceno inferior da França {*P. gigantea* Blainville), de dentição pouco evoluída, menos secodonte que a de *Dipsalodon*, e molares algo rememorativos dos dos Insectivora, e *Ambloctonus* Cope, 1875,

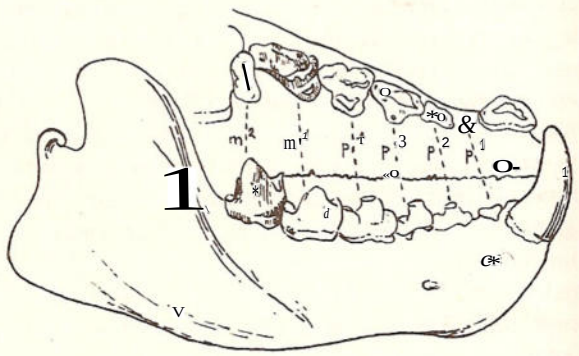


Fig. 341 – Dentes superiores (vistos de baixo) e inferiores (de perfil) de creodonte {*Oxyaena*). Os carniceiros achuriados) são o M^1 e o M_2 (segundo Matthew).

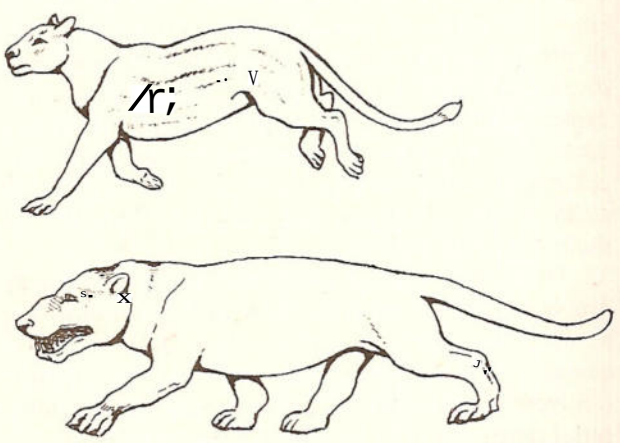


Fig. 342 – Creodontes restaurados. Em cima: *Oxyaena* sp., do Paleoceno superior e Eoceno inferior da América do Norte. Embaixo: *Hyaenodon* sp., do Eoceno superior ao Oligoceno médio da Europa e América do Norte e do Oligoceno inferior da Ásia e África.

caracterizado pela redução de seu M_2 desprovido de metacônido e com protocônido e paracônido interligados por cristas cortantes, e talonido quase nulo.

Paroxyaena Martin, 1906, cujo P^4 é evocativo, por sua estrutura, do dos outros membros desta subfamília, é aqui classificado com alguma dúvida. É do Eoceno superior da Europa.

Família Hyaenodontidae Leidy, 1869. 3-2/3 M. Carniceiros: $M\frac{1}{2}$ ou Ml . P^4 e M^1 tuberculados. M^3 ausente ou muito pequeno. Crânio incomumente alongado, com bula timpânica muito raramente ossificada; mandíbula alongada e baixa ou relativamente curta e alta. Patas do tipo mesaxônico, adaptadas à corrida; pé pentadáctilo, digitígrado ou subplantígrado; falanges ungueais comprimidas lateralmente e fendidas na extremidade distai. Eoceno inferior ao Oligoceno médio, na América do Norte e Europa; Oligoceno inferior ao superior, Plioceno inferior, na Ásia; Oligoceno superior ou Mioceno inferior, na África.

Subfamília Hyaenodontinae Trouessart, 1885. Creodontes de tamanho pequeno a relativamente grande. 3-2/3 M, os superiores tuberculados ou secodontes, os inferiores tribosfenicos ou secodontes, com ou sem metacônido e talonido. Distribuição geocronológica idêntica à da família.

Tribo Proviverrini (Schlosser, 1886) Van Vaien, 1966. Creodontes, na maioria, pequenos ou de tamanho médio, não maiores que uma raposa, com tendência para especialização carnívora. 3/3 M, os superiores tricuspidados, os inferiores tubérculo-sectoriais (tribosfenicos), providos de metacônido.

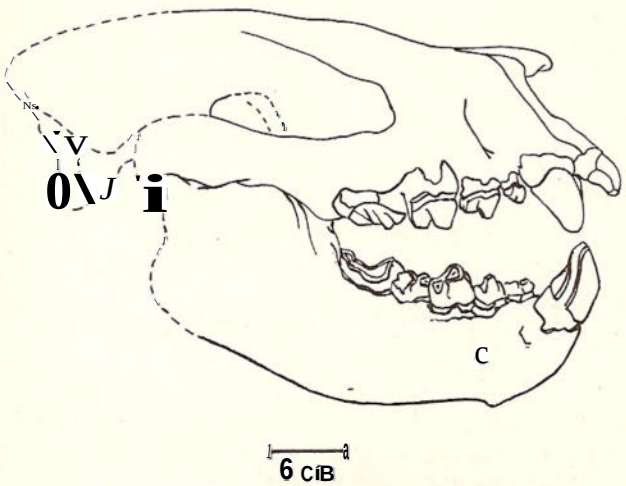


Fig. 343 – *Sarkastodon mongoliensis* Granger. Linhas gerais do crânio e mandíbula, de perfil. Eoceno da Mongólia (segundo Granger).

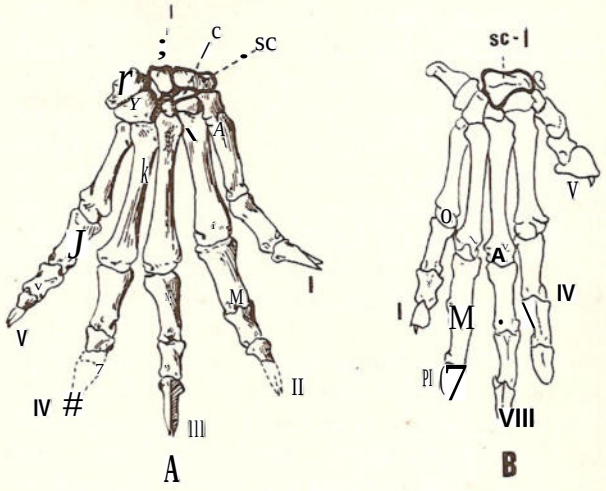


Fig. 344 – Pata anterior de um carnívoro creodonte, *Tritemnodon* sp., do Eoceno (à esquerda), em comparação com a de um carnívoro fissípede *(Panthera tigris)*. *c*, central; *l*, semilunar; *sc*, escafóide; *sc.-l*, escafolunar (segundo Piveteau).

A história desta tribo começa no Eoceno inferior da América do Norte com *Sinopa* Leidy, 1871 (*S. rapax* Leidy), também presente no Eoceno médio daquele continente e da Europa (Bélgica), de corpo longo e delgado, assim como o crânio cuja bula timpânica não é ossificada. Em diversos pontos de sua estrutura, este gênero apresenta caracteres evoluídos no sentido carnívoro pleno. *Tritemnodon* Matthew, 1906, foi seu contemporâneo na América do Norte, dele se distinguindo em diversos aspectos de sua estrutura dentária e esqueletal (Fig. 344).

Proviverra Riitimeyer, 1862, tipo do grupo, baseia-se num fragmento craniano procedente do Eoceno da Suíça. Suas espécies distribuem-se pelo Eoceno inferior e médio da Europa. Outros gêneros do Eoceno médio europeu são *Imperatoria* e *Geiselotherium* ambos de Matthes, 1952, e mais uns três, de afinidades um tanto duvidosas.

Quercitherium Filhol, 1882, do Eoceno superior dos fosforitos de Lamandine (Quercy), França (*Q. tenebrosum* Filhol), apresenta singulares características dentárias. Seus pré-molares são espessados, com esmalte granuloso, dotados de cúspide alta, sendo o P_2 maior que todos os dentes seguintes. Não se nota diferenciação de qualquer dos dentes molariformes em carniceiros. A série dos molares é mais curta que a dos pré-molares. As morfologias craniana e mandibular denotam a antiga presença de fortes músculos mastigatórios.

Paracynohyaenodon Martin, 1906, do Eoceno superior euro-asiático (fosforitos de Quercy, França, e Mongólia), aproxima-se, por sua estrutura dentária, de seu contemporâneo, no Quercy, *Cynohyaenodon* Filhol, 1873, e de *Proviverra*. Outros gêneros são conhecidos no Eoceno médio e superior da Europa.

Metasinopa Osborn, 1909, de que apenas o Mj possui metacônido, com o talonido de todos os molares inferiores cortante, é do Oligoceno inferior do Egito.

Dissopsalis Pilgrim, 1910, do Mioceno superior ou Rioceno inferior da Índia, demonstra que os creodontes sobreviveram além do Terciário médio e que viveram na Ásia meridional, pelo menos, muito tempo depois de sua extinção na Europa e América do Norte, conservando, porém, tipo estrutural primitivo. 3/3 M, com carniceiro bem diferenciado, denotando especialização particular.

Tribo Hyaenodontini (Leidy, 1869) **Van Valen**, 1966. 3-2/3 M, todos cortantes, os carniceiros nitidamente especializados, os molares inferiores desprovidos de metacônido e de talonido, este às vezes presente, mas fraco, e os molares superiores às vezes sem protocone. P_4 mais alto que Mj. Corpo mais forte que o dos outros creodontes conhecidos, com membros locomotores providos de fortes garras e adaptados à corrida. São os creodontes mais completamente adaptados ao regime carnívoro, que devem ter tido papel ecológico muito semelhante ao dos felinos modernos, nas faunas de seus tempos. Derivaram talvez dos Proviverrini.

O mais antigo dos gêneros conhecidos, *Propterodon* Martin, 1906, é duvidosamente presente no Eoceno médio da Suíça e certamente presente no Eoceno superior da Mongólia. Teria sido também presente no Oligoceno inferior da América do Norte. Apresenta características intermediárias entre as dos Proviverrini e as de *Hyaenodon*.

Pterodon Blainville, 1839, segue-se-lhe no Eoceno médio ou superior da Europa, onde sua presença foi também constatada no Oligoceno inferior. Foi identificado também no Eoceno superior da América do Norte e Ásia e no Oligoceno inferior da África. *P. grandis* é do Eoceno superior europeu e norte-americano. *P: dasyuròides* Gervais é do Oligoceno inferior da Europa e P. *africanus* Andrews, do Oligoceno inferior do Egito. As espécies do gênero equivaliam a um lobo, em tamanho. 3/3 M, os superiores espessos, com forte protocone, os inferiores com talonido pequeno e cortante, alto, com forte protocônido e robusto paracônido. Ii e P_1 geralmente ausentes. Caninos muito fortes. Crânio pesado, de rostro curto e forte crista sagital. Suas espécies talvez fossem necrófagas.

Apterodon Fischer, 1881, e *Hemipsalodon* Cope, 1885, são do Oligoceno inferior da Europa e Egito e da América do Norte, respectivamente. O primeiro, pelo menos, talvez encerrasse espécies de hábitos aquáticos. *Ischnognathus* Cope acompanhou *Hemipsalodon* no Oligoceno inferior da América do Norte.

Hyaenodon Laizer & Parieu, 1838, é amplamente representado no Eoceno superior e no Oligoceno eurasiático e norte-americano, tendo sido assinalado também no Oligoceno inferior da África. As espécies conhecidas (*H. mustelinus, H crucians, H cruentus, H. horridus*, etc.) variam entre um cão e um urso, em tamanho. Dentes: 2/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M; os molares superiores têm o metastilo transformado em longa lâmina sendo desprovidos de protocone, enquanto aos inferiores falta o metacônido. Carniceiros (M^2_3) bem diferenciados. Crânio relativamente volumoso, morfologicamente variável, segundo as espécies, longo e estreito ou curto e alargado, de cápsula cerebral mais ampla que nos outros creodontes. Membros locomotores alongados e delgados ou curtos e grossos, patas pentadáctilas, talvez semidigitígradas. O aspecto interno deve ter sido semelhante ao de uma hiena atual (Fig. 345).

No Mioceno inferior da África do Sul, *Metapterodon* Stromer, 1926, é o último remanescente conhecido desta tribo. Sua espécie única, baseada em restos escassos e fragmentários, comportava animais de pequeno tamanho. P^4 e M^{1-2}, pelo menos, com forte protocone, como em *Pteredon*.

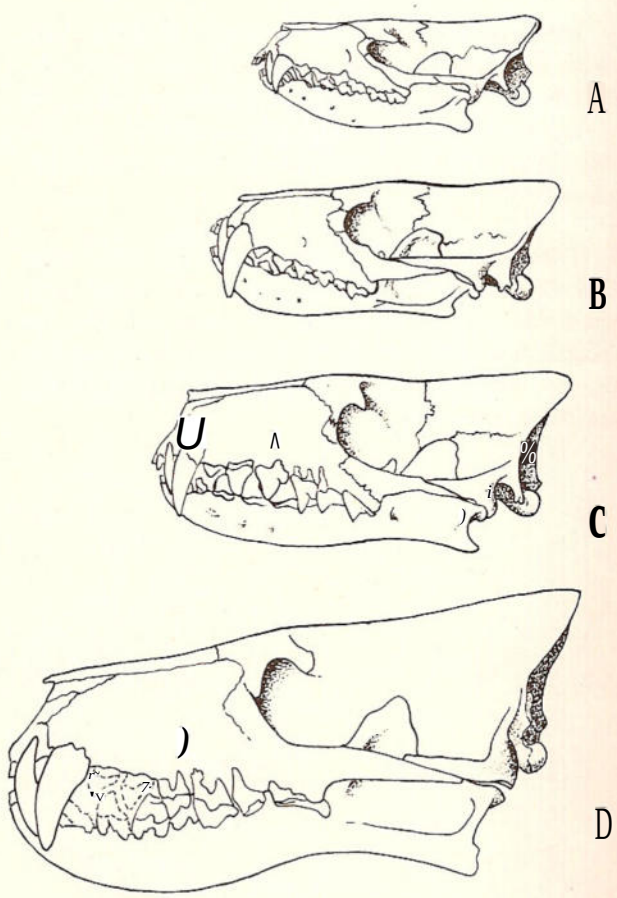


Fig. 345 – Crânios e mandíbulas de diversas espécies de *Hyaenodon* do Oligoceno (White River) norte-americano. *A, H. mustelinus; B, H, crucians; C, H. cruentus; D, H. horridus* (segundo Scott).

Subfamília Limnocyoninae Wortman, 1902. Duas tribos do Eoceno norte-americano e europeu, constituem esta subfamília. Crânio largo e M^1 e M_2 com função de carniceiros, como nos oxienídeos, porém mais próximos dos hienodontídeos na maioria de suas características.

Tribo Limnocyonini (Wortman, 1902) Van Valen, 1966. Cinco gêneros conhecidos no Eoceno da América do Norte e Europa.

Prolimiocyon Matthew, 1915, começa a série de gêneros conhecidos, no Eoceno inferior de Wyoming, Estados Unidos, e talvez da Europa. É o único gênero com os M_3^3 presentes, embora rudimentares.

Limnocyon Marsh, 1872, do Eoceno médio e superior dos Estados Unidos, apresenta crânio um tanto encurtado, com fortes cristas sagital e ocipital; bula timpânica não ossificada e ouvido médio atravessado pela artéria estapedial. Base do crânio com características de creodonte, mescladas a aspectos que lembram a base craniana dos Fissipedia. Dentes: 3-2/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/2 M; I^3, quando presente, reduzido: Pl birradiculados; incisivos inferiores muito pequenos; Ml_{-2} de trigonido completo e talonido escavado. Membros locomotores curtos, um tanto arqueados. *L. medius* Wortman, camadas de Bridger, Wyoming (Figs. 346 e 347).

Thinocyon Marsh, 1872, não maior que um gato doméstico, era um creodonte de membros locomotores longos e delgados, talvez subdigitígrados, do Eoceno médio da América do Norte. Os elementos ósseos da região órbito-temporal de seu crânio mostram disposição geral semelhante à dos Carnívora, propriamente ditos (Fissipedia), embora conbinada com características um tanto primitivas, em relação ao crânio destes.

Oxyaenodon Wortman, 1899, e *Thereutherium* Filhol, 1876, encerram a série de gêneros desta tribo, no

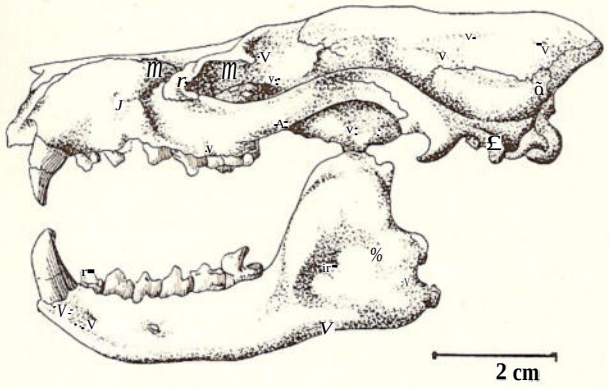


Fig. 346 – *Limnocyon venis* Marsh. Crânio e mandíbula, dc perfil. Eoceno médio (Bridger beds) dos Estados Unidos (segundo Matthew).

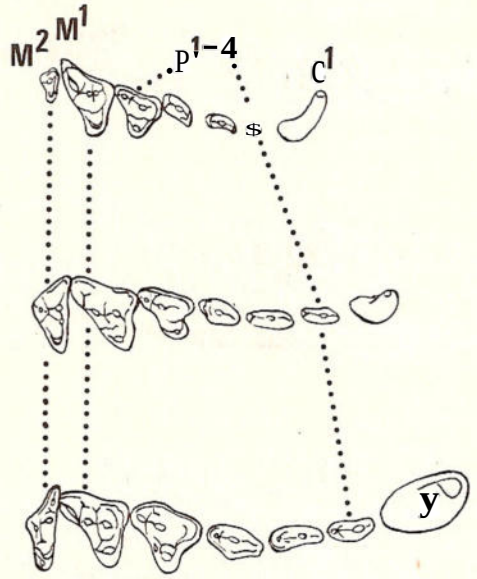


Fig. 347 – Dentes superiores de carnívoros hienodontídeos. Em cima: *Thereutherium thylacodes*; no centro: *Thinocyon velox*\ embaixo: *Limnocyon verus* (de Piveteau).

Eoceno superior da América do Norte e Europa, respectivamente. O primeiro, de crânio curto e largo, mandíbula de sínfise caracteristicamente arredondada e dentes em número de 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/2 M, de morfologia que denota tendência para regime alimentar nitidamente carnívoro, parece ter sido adaptado à corrida. O segundo, conhecido por fósseis procedentes dos fosforitos de Quercy, França (*Tthylacodes* Filhol), tinha a região rostral do crânio notavelmente curta e mandíbula robusta, com apófise coronóide bem desenvolvida. Sua dentição, com os pré-molares unirradiculados, M^2 reduzido e molares inferiores com metacônido fraco, denota hábitos carnívoros, que pouco deveriam diferir dos de certos mustelídeos recentes (Fig. 347).

Tribo Machaeroidini (Matthew, 1909) Van Valen, 1966. Apenas dois gêneros, ambos escassamente conhecidos e do Eoceno norte-americano, participam deste grupo: *Machaeroides* Matthew, 1909, do Eoceno médio, e *Apataelurus* Scott, 1937, do Eoceno superior. Pela morfologia de sua mandíbula, o primeiro não se afasta do tipo creodonte normal, mas o fato de ser o rebordo inferior de sua região sinfisiária um tanto prolongado para baixo denota tendência para uma especialização algo semelhante à encontrada nos felídeos do grupo dos "tigres-dentes-de-sabre", especialização esta que deve ter atingido também os caninos superiores, que devem ter sido um tanto longos. Tal aspecto morfológico particular é bem mais acentuado em seu provável descendente, *Apataelurus* mais desenvolvido no sentido carnívoro. A apófise coronóide da mandíbula deste último, muito baixa, assim como a região angular respectiva, está

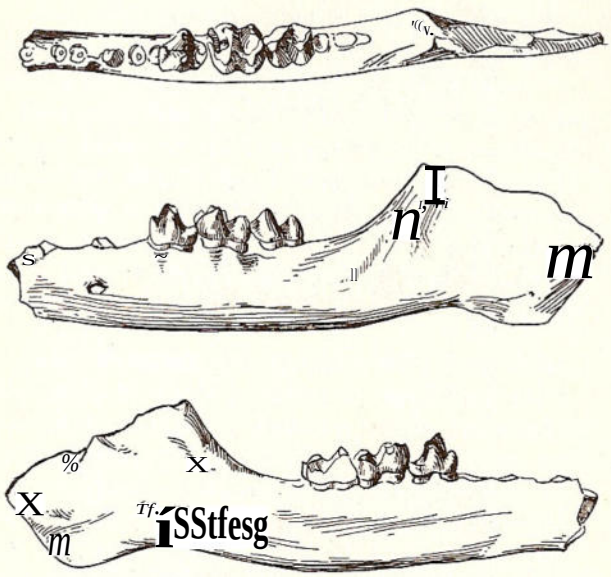


Fig. 348 – *Creotarsus lepidus* Matthew & Granger. Fragmento mandibular tipo, visto de cima, do lado externo e do lado interno. Eoceno inferior (camadas de Wasatch) de Wyoming, Estados Unidos (segundo Matthew & Granger). Aumentado.

provavelmente relacionada com a possibilidade de ampla abertura da boca, para facilitar o uso dos longos caninos superiores.

Superfamília ou Ordem incerta. Uma família de posição sistemática duvidosa entre os Creodonta, representada por um gênero, é presente no Eoceno inferior da América do Norte (Creotarsidae).

Família Creotarsidae Hay, 1930. Gênero único: *Creotarsus* Matthew & Granger, 1918, conhecido por uma espécie (C *lepidus* Matthew & Granger, 1918), baseada num ramo mandibular incompleto, com os P_4-M_2 preservados, e outros elementos esqueletais, principalmente dos membros locomotores posteriores. Os elementos tarsianos são, sob certos aspectos, de tipo que lembra principalmente os Mesonychidae, hoje classificados entre os Condylarthra, juntamente com os Arctocyonidae, embora a estrutura tarsal, não permita, em seu conjunto, aproximação maior com qualquer das outras famílias conhecidas, seja entre os creodontes, seja entre os condilartras (Fig. 348).

BIBLIOGRAFIA

MacINTYRE, G. T. – 1966 – The Miacidae (Mammalia, Carnivora). Part. 1. The systematics of *Ictidopappus* and *Protictis*. *Buli Amer. Mus. Nata Hist., 131*: 115-210.

HVETEAU, J. – 1961 – Carnívora. *In* "Traité de Paléontologie", dir. J. Piveteau, *VI* (1): 641- Masson & Cie., ed., Paris.

SCOTT, W. B. – 1937 – *A History of Land Mammals in the Western Hemisphere* XIV + 786 pp., ilust. Chapter XXII – Creodonta: 630-645. MacMillan Co., ed., New York (2a. edição).

SIMPSON, G. G. – 1941 – The funtion of saber-like canines in carnivorous mammals. *Amer. Mus. Novit.*, no 1130.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Qassification and a Qassification of Mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 85:* XVI + 350 pp.

VAN VALEN, L. – 1966 – Deltatheridia, a new order of mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 132* (1): 1-126, figs. 1-17, est. 1-8, tab. 1-26.

VAN VALEN, L. – 1969 – The multiple origins of the placental carnivores. *Evolution, 23* (1): 118-130, fig.s 1-11.

ZITTEL, K. A. von – 1893 – Traité de Paléontologie, I (IV), Vertebrata (Mammalia), pp. 583-690. O Doin, Paris & R. Oldenbourg, Leipzig – Munich, ed..

ZITTEL, K. A. von – 1925 – *Text-kook of Paleontology*, III: 48-80. Rev. M. Schlosser. MacMillan Co., ed., London.

Capítulo XVIII

Ordem Carnívora Bowdich, 1821

Os mamíferos pertencentes a esta ordem distribuem-se por grande variedade de formas extintas e recentes, a maioria delas terrestres, algumas aquáticas, de tamanho pequeno, médio (a maioria) ou grande, corpo flexível, assim como a coluna vertebral, clavícula, ausente ou rudimentar e patas geralmente preênseis e munidas de garras, retrácteis ou não, digitígradas, semiplantígradas ou plantígradas, tetra- ou pentadáctilas (nos Pinnipedia, as patas transformaram-se em nadadeiras, com os dedos interligados por membrana natatória). No crânio, as órbitas comunicam-se francamente com as fossas temporais, sendo as arcadas zigomáticas bem apartadas da parede lateral da cápsula cerebral e um tanto levantadas, em conexão com a maior massa e maior força do músculo temporal. A mandíbula, de articulação transversal, move-se apenas no sentido vertical (ortal). Os dentes, difiodontes, heterodontes e braquiodontes, são particularmente adaptados ao regime alimentar respectivo; os incisivos, comumente em número de 3/3 I, são relativamente pequenos e mais ou menos pontudos; os caninos, às vezes de tamanho descomunal (Machairodontinae, por exemplo), são fortes, pontudos e mais ou menos secodontes (cortantes), sendo os molares posteriores, nas formas de regime alimentar misto (ursos por exemplo), de coroa baixa e triturante, tuberculada. Os P^4 e M_1 das formas de hábitos mais nitidamente carniceiros, principalmente nas formas recentes, têm a função precípua de cortar a carne, recebendo, por isto mesmo, o adjetivo de *carniceiros;* são geralmente os maiores dentes das séries pré-molomolar. A dentição de leite é sempre presente e funcional.

A história geológica da ordem começa no Paleoceno, com os Miacoidea que não sobreviveram, segundo parece, ao Eoceno, mas que, ainda no Paleoceno, teriam dado origem aos primeiros Feloidea e Canoidea, que estavam fadados a expandir-se enormemente em diversas linhas de radiação adaptativa, de então em diante, principalmente a partir do Eoceno. Os carnívoros marinhos (Pinnipedia) são conhecidos a partir do Mioceno, mas podem ter tido origem mais remota, de ancestrais Miacoidea ainda indetermináveis.

Subordem FISSIPEDIA Blumenbach, 1791

Cabeça menor, em relação ao resto do corpo, que nos Creodonta, seus prováveis colaterais, com cérebro mais desenvolvido. 3/3 ou 2/2 I, 1/1 C, muito desenvolvidos, 4/4 P ou menos, cortantes, sendo o P^4 e o M_1 os carniceiros, em todos os grupos; os molares, principalmente, apresentam grande diversidade estrutural, de um grupo para outro, sendo os superiores e os dois últimos inferiores (M_{2-3}), às vezes, muito embotados, com tendência a desaparecer, outras vezes, muito desenvolvidos. As patas são penta- ou tetradáctilas, com o polegar e o dedo I do pé às vezes atrofiados, plantígradas semidigitígradas ou digitígradas, neste caso com as garras retrácteis, sendo as falanges ungueais pontudas, comprimidas lateralmente e curvas, nunca bífidas.

Esta subordem de mamíferos é caracteristicamente holártica, dali tendo se dispersado para a região Neotropical, no continente americano, e para as partes meridionais do Antigo Continente (Ásia e África). Os grupos que dela participam conservam, em seu aspecto geral, estreitas semelhanças com os Creodonta, seus colaterais, principalmente as formas primitivas. Três superfamílias: Miacoidea, Canoidea e Feloidea.

Entre os fissípedes, os viverrídeos, hienídeos e felídeos (Feloidea) foram sempre e em toda a parte muito menos numerosos, em gêneros, que os canídeos, ursídeos, mustelídeos e procionídeos (Canoidea) e, na América do Sul, a família dos procionídeos (coatis) é bem mais antiga que as dos canídeos, ursídeos, mustelídeos e felídeos, pois é conhecida neste continente desde os tempos do Mioceno superior até hoje, sendo as demais representadas na fauna sul-americana a partir do Plioceno superior e Pleistoceno.

Os carnívoros fósseis e recentes da América do Sul pertencem todos à subordem Fissipedia.

Infraordem Miacoidea Simpson, 1931. Encerra as formas carcterísticas mais primitivas, agrupadas numa sô família que se classificava, até pouco tempo atrás, a exemplo de Cope, entre os Creodonta, como grupo final daquela ordem (então tida como subordem dos Carnivora), constituindo um estágio estrutural intermediário entre estes e os Fissipedia. Hoje ela é considerada como o grupo básico dos Fissipedia. Seus dentes carniceiros, por exemplo, são definitivamente os P^4 e M_X.

Os miacóides mais antigos são do Paleoceno médio (Formação Torrejon) dos Estados Unidos, tendo o grupo se diversificado através do Eoceno, para se extinguir nos tempos do Eoceno superior ou do Oligoceno inferior. Um fato que bem denota o quão incompletos são ainda nossos conhecimentos paleontológicos, a tal respeito, é o de que as formas paleocênicas, conhecidas, são as mais especializadas, com os molares reduzidos a 2/2 M, condição excepdonal entre os mamíferos de então, que demonstra não somente uma acentuada aceleração evolutiva, como que as formas paleocênicas, em questão, só podem ser tidas como colaterais da linha filética que conduziu às formas posteriores, não como ancestrais destas, a não ser que admitíssemos uma evolução reversiva em grau superior ao hoje considerado como plausível.

Família Miacidae Cope, 1880. Dentes carniceiros (P^4 e M_i) mais primitivos e menos eficientes, como tais, do que nas outras famílias. Molares superiores trituberculados, os inferiores tribosfenicos, de trigonido preponderante e alto e talonido pequeno. Patas pentadáctilas, com as falanges ungueais não bífidas, mas conservando ainda vestígios da antiga fenda, características de seus ancestrais comuns com os Creodonta, em que tais falanges, como já vimos, são bífidas. No carpo, os ossos escafóide e lunar soldam-se entre si, pelo menos nas formas finais do grupo, mas o central é livre, o que constitui uma transição entre o carpo ancestral, de ossos livres, e os dos Fissipedia posteriores, em que o escafóide, o lunar e o central se anquilosam entre si num só elemento carpal, muito desenvolvido, denominado escafdunar. Fémur com terceiro trocanter, pequeno. Bula timpânica não ossificada. Carnívoros de tamanho pequeno a moderado, possíveis ancestrais das formas seguintes.

Subfamília Viverravinae Matthew, 1910. Grupo mais antigo e mais especializado, com 2/2M. Crânio um tanto alongado, lembrando o das civetas. Fémur provido de terceiro trocanter proeminente. Patas digitígradas. Nos gêneros mais antigos, os carniceiros eram ainda pouco especializados e a fíbula articulava-se com o calcâneo, sendo o astrágalo perfurado.

Tribo Ictidopappini Van Valen, 1969. Mandíbula relativamente curta e robusta: pré-molares inferiores de diâmetro transversal relativamente longo; paracônido dos P_{3-4} fraquíssimos; talonido do P_4 pequeno e estreito; trigonido do M_X relativamente baixo e paracônido relativamente anterior; talonido do mesmo relativamente alto; P^3 pequeno; lóbulo do protocone do P^4 estendido diretamente para o lado lingual, a partir do paracone, produzindo nítida concavidade no vale posterior; molares superiores bem transversos, retendo importante faculdade secodonte nos M^{1-2}; plataforma estilar ampla; paracone e metacone mais aproximados entre si que nos Viverravini (Van Valen, 1966).

Gênero único: *Ictidopappus* Simpson, 1935, do Paleoceno médio dos Estados Unidos. Uma espécie (*I. mustelinus* Simpson), baseada em dois espécimes que talvez procedam de um mesmo indivíduo (Maclntyre, 1960). Este gênero é particularmente notável por combinar características primitivas com adaptações carniceiras relativamente avançadas.

Tribo Viverravini, novo nível. Carniceiros (P^4 e M_j) já bem diferenciados, embora relativamente pequenos, o superior (P^4) com parastilo forte e o inferior (M_j) com talonido, além do trigonido, cortante. Molares superiores com paracone e metacone aproximados entre si, mas bem distintos individualmente. M^1 com curto hipocone ou ausente.

A história paleontológica conhecida, do grupo, começa com *Didymictis* Cope, 1875, do Paleoceno médio e superior (Formação Torrejon e Fort Union) e do Eoceno inferior (Formação Wasatch e Wind River) dos Estados Unidos (*D. haydenianus*, *D. protenus* Cope), com dentição maciça, o M^1 sem hipocone, o M_X com talonido escavado (Fig. 349).

Viverravus Cope, 1872, do Eoceno inferior e médio (camadas de Bridger) dos Estados Unidos (*V. dawkinsianus* Cope e outras espécies), tem os carniceiros (P^4 e M_i) já mais diferenciados, o inferior (M_X) com talonido escavado e o M^1 provido de pequeno hipocone. Uma espécie dos fosforitos de Quercy (Eoceno superior), França (*V. angustidens* Filhol) é um tanto duvidosamente atribuída a este gênero que também teria sido, talvez, presente no Oligoceno inferior da Ásia (Fig. 349).

As incontestáveis semelhanças morfológicas de *Viverravus* com os modernos Viverridae (civetas) admitem duas hipóteses: a) de que tenha sido ancestral destes; b) de que tais semelhanças signifiquem apenas paralelismo evolutivo.

Plesiomiacis Stock, 1935, do Eoceno superior (Sespe) da Califórnia, Estados Unidos, encerra a história paleontológica do grupo. Sua espécie única, *P. progressus* (Stock), tem o carniceiro superior (P^4) com parastilo reduzido, comprimido ântero-posteriormente, não tão

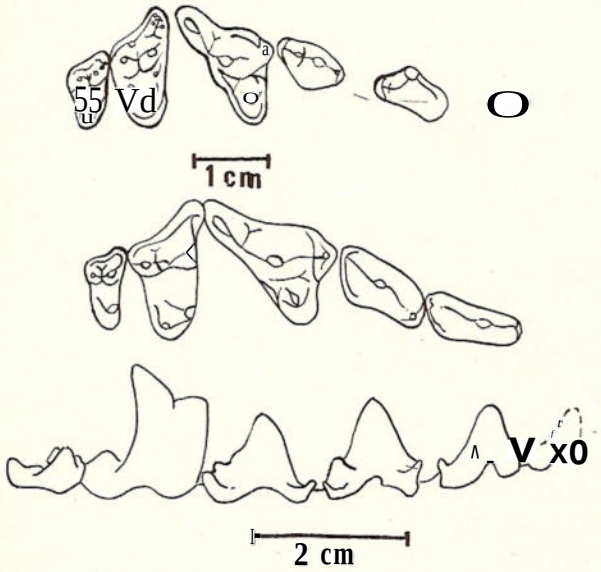


Fig. 349 – Dentes de carnívoros viverravinos. Em cima, *Didymictis protenus* Cope, das Formações Wind River e Wasatch (P^2 - M^2). No centro e embaixo: *Viverravus sicarius* Matthew, do Eoceno (Bridger) (P^2 - M^2, no centro, e P_1 - M_2, embaixo) (segundo Matthew).

bem desenvolvido quanto em *Viverravus* sendo seus pré-molares inferiores mais curtos que os deste, e seu tamanho pouco maior que o de *V. sicarius*.

Subfamília Miacinae Trouessart, 1885. Molares não reduzidos em número de (3/3 M) ou reduzidos a 2/2M. Carniceiros (P^4 e MJ mais decididamente desenvolvidos neste sentido, o P^4 com as cúspides internas diminutas ou ausentes. Crânio de tamanho moderado. Fémur com resquícios do terceiro trocanter. Fíbula não articulada com o calcâneo.

Uintacyon Leidy, 1871, e *Miacis* Cope, 1872, equivalentes em tamanho a um mão pelada (*Procyon cancrivorus*) e a um cão, respectivamente, têm suas espécies distribuídas por todo o Eoceno norte-americano, sendo *Miacis* também representado no Eoceno superior da Eurásia.

Em *Uintacyon* os molares posteriores são grandes, os inferiores de talonido cortante, o M^5 sem hipocone, os carniceiros pequenos. Em *Miacis*, um dos gêneros melhor conhecidos, os carniceiros, de tamanho moderado a grande, e os molariformes posteriores a eles são bem diferenciados, sendo, entre os miacídeos, o que mais se aproxima do grupo seguinte (o dos canóides), por sua morfologia. M^1 com pequeno hipocone e Mi com talonido escavado. M_3^3 muito pequenos ou ausentes (Fig. 350).

Se por sua dentição este gênero é estruturalmente o ancestral ideal dos canídeos, com os quais apresenta estreitas semelhanças sob este ponto de vista, o mesmo não pode se dizer em relação à morfologia de seus membros locomotores que, como os dos demais gêneros desta subfamília, se afasta claramente da dos canídeos; eram plantígrados, talvez adaptados a hábitos arborícolas, não semidigitígrados, adaptados à corrida.

Vulpavus Marsh, 1871, outro gênero do Eoceno inferior e médio (camadas de Winder River e Bridger) dos Estados Unidos, com fórmula dentária completa (44 dentes) e carniceiros ainda pouco especializados, não apresenta, ao contrário de *Miacis*, qualquer semelhança particular cornos canídeos, evocando pela forma geral do corpo, os viverrídeos e mustelídeos. Seu crânio, de rostro curto, é dotado de relativamente ampla cavidade cerebral, em contraste com o dos creodontes, seus contemporâneos. A bula timpânica não teria sido ossificada. Suas espécies (K *palustiis* Marsh e outras) são de tipo muito primitivo, com especializações dentárias (tendência às reduções dentárias supracitadas) que não permitem a hipótese de que tenha sido ele o tronco ancestral dos demais Fissipedia (Fig. 351).

Outros gêneros do Eoceno norte-americano são: *Vassacyon* Matthew, 1909, com pré-molares pequenos e molares grandes, os inferiores de talonido escavado, não cortante, e a mandíbula alta, do Eoceno inferior; *Oodectes* Wortman, 1901, com molares inferiores de forte trigonido e talonido cortante, estruturalmente intermediário, sob certos pontos de vista, entre *Vulpavus* e *Miacis* e *Palaearctonyx* Matthew, 1909, de pré-molares reduzidos, molares baixos, achatados, lembrando mais os creodontes Arctocyonidae, ambos do Eoceno médio; *Tupocyon* Stock, 1934, e *Pleurocyon* Petersen, 1919, estes do Eoceno superior que parece ter marcado o fim dos miacídeos.

Superfamília Canoidea Simpson, 1931. Reúne esta superfamília os carnívoros Fissipedia antes separados por Flower, 1869, nos grupos Arctoidea e Cynoidea, unificados por Winge, em 1895, sob o nome de Arctoidei, em que incluiu também os carnívoros marinhos, hoje separados numa subordem a parte (Pinnipedia). Sua bula timpânica, indivisa ou apenas ligeiramente dividida, tem sua parede externa formada pelo osso timpânico, do formato de um pires, como nos Pinnipedia. Canal carotideano longo e forame pós-glenóide sempre presente. Membros locomotores penta- ou tetradáctilos, providos de garras não retráteis (exceto em *Ailurus* um procionídeo), digitígrados, semidigitígrados, semiplantígrados ou plantígrados.

Quatro famílias: Canidae, Ursidae, Procyonidae e Mustelidae, cujos dentes são adaptados a um regime mais ou menos onívoro, sendo alguns ursídeos quase exclusivamente vegetarianos.

Família Canidae Gray, 1821. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3-2/3(4)-2 M, adaptados a um regime carnívoro



Fig. 350 – *Miacis* sp., pequeno carnívoro de patas curtas c cauda longa, talvez arborícola, pelo menos em parte, e provável ancestral direto dos canídeos. Reduzido.

ou onívoro, com pré-molares cortantes e molares tuberculados, triturantes, os superiores trituberculados, mais largos que longos, sendo o carniceiro superior (P^4) constituído por uma lâmina cortante, formada pela união de dois lóbulos, e o inferior (Mj) com trigonido alto, cortante, de que o metacônido é a cúspide mais baixa, e talonido escavado, raramente cortante, seguido por um M_2 mais comprimido lateralmente e menor. Crânio moderadamente alongado, com ampla cavidade cerebral, canal do alisfenóide presente e processo parocipital proeminente, limitando-se com a bula timpânica. Membros locomotores delgados, mais adaptados à corrida que os de qualquer outro grupo da ordem. Patas digitígradas, originalmente pentadáctilas, tornando-se os dedos I da mão (polegar) e o do pé (hallux) muito reduzidos, com o correr da evolução; garras embotadas, não retráteis, próprias para escavar. Cauda longa. Osso penial presente.

Esta família inclui os cães, em geral.

A origem do tipo dos canídeos confunde-se com a de todos os canóides. Em outros termos, os canídeos, ursídeos e procionídeos, pelo menos, podem ser tidos como descendentes de ancestrais comuns. Huxley chamou a atenção para a semelhança morfológica que existe entre a mandíbula de *Otocyon* Muller, canídeo recente da África ocidental, de dentição arcaica (possui quatro dentes além do número normal, fato que, fora deste grupo, só é observado no dos marsupiais, que é um grupo de características primitivas), e a dos procionídeos dos gêneros *Procyon* (mão pelada) *zPotos* (jupará), americanos. A mesma semelhança é notada quando se comparam os dentes, principalmente os carniceiros e os molares destes dois tipos. Os procionídeos, por sua vez, aproximam-se, pelos mesmos caracteres, dos marsupiais carnívoros (*Perameles* por exemplo). Os próprios canídeos, aliás, parecem, por alguns de seus caracteres, ter descendido de ancestrais implacentários. Segundo Huxley, os ossos epi-

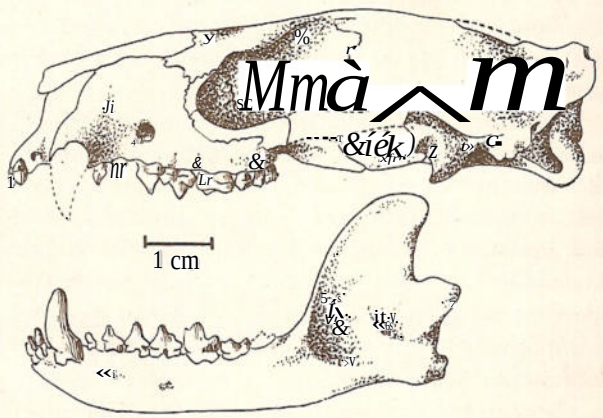


Fig. 351 – Craíiio e mandíbula de *Vulpavus profectus* Matthew, do Eoceno médio (Bridger inferior) da América do Norte (segundo Matthew).

pubianos, apenas indicados nos cães, em estado fibroso, representam um resto dos ossos marsupiais de seus pretensos ancestrais primitivos, que teriam sido, sob este ponto de vista, idênticos aos marsupiais. A seu turno, Filhol mostrou que o gênero *Cynodictis*, fóssil no Eoceno superior e Oligoceno inferior da Europa, pode ter dado origem, através de modificações morfológicas sucessivas, às atuais famílias dos canídeos, mustelídeos, viverrídeos e, mesmo, dos felídeos. A fórmula dentária deste gênero (42 dentes) é a mesma que a dos cães propriamente ditos. *Cynodictis* participa da mesma família (Canidae) e da mesma subfamília (Caninae) que os cães, podendo ser considerado como ancestral direto de *Canis*. Pode-se admitir, por outro lado, que algumas de suas espécies tenham dado origem aos viverrídeos, mustelídeos e ursídeos, seja direta, ou, indiretamente.

A família dos canídeos compreende seis subfamílias: Caninae, Simocyoninae, Otocyoninae, recentes, Amphicynodontinae, Amphicyoninae e Borophaginae, extintas.

A história paleontológica da família remonta ao Eoceno superior da América do Norte e Europa, desde quando o grupo é presente na fauna do hemisfério setentrional até hoje. Sua distribuição geográfica atual abrange também os continentes meridionais. *O Canis dingo* Blumenbach, da Austrália, provavelmente foi ah introduzido pelo homem pré-histórico, retornando, após, ao estado selvagem.

Subfamília Caninae Gill, 1872. Carniceiro inferior (Mj) com talonido escavado, não cortante, e M_{2-3} subovais e tuberculados.

Esta subfamília é conhecida desde o Eoceno superior da América do Norte e Europa, onde é representada por diversos gêneros extintos. O gênero *Canis* Linnaeus, tipo do grupo, é conhecido desde o Plioceno superior, na América do Norte.

Os gêneros mais antigos são *Procynodictis* Wortman & Matthew, 1899, do Eoceno Superior (camadas de Uinta) da América do Norte, cujos molares superiores são destituídos de cônulos intermediários (paracônulo e metacônulo), e *Cynodictis* Bravard & Pomel, 1850, do Eoceno superior (camadas de gipsita de Paris, etc.) e Oligoceno inferior (fosforitos de Quercy, etc.) da Europa, com diversas espécies. *Cynodictis* conserva ainda caracteres um tanto arcaicos, que lembram os Miacidae, em sua dentição, com 2/3 M que, pelo trigonido mais baixo e mais cortante de seu *Mi* (carniceiro inferior), pela redução de seu M_2, pelo igual desenvolvimento das cúspides principais do trigono de seus molares superiores, dotados de forte cíngulo basal, denotam, porém, um estágio evolutivo mais progressivo, juntamente com outros caracteres esqueletais. Suas espécies eram de corpo alongado e flexível, com membros locomotores relativamente curtos, pentadáctilos, falanges ungueais estreitas, curvas e pontudas, de garras parcialmente retráteis.

Piveteau (1961) chama a atenção para o fato de não se encontrar no continente europeu nenhum descendente de *Cynodictis* cuja ligação com as formas ulteriores só se encontra no continente norte-americano, como se os *Cynodictis* europeus simplesmente fossem descendentes emigrados de espécies do Eoceno norte-americano e como se seus próprios descendentes tivessem voltado à América, nos tempos do Oligoceno.

Segundo os atuais conhecimentos paleontológicos, parece que a história desta subfamília, pelo menos no que diz respeito á linha filética que deu origem aos representantes modernos do grupo, a partir do Oligoceno se desenvolveu no continente norte-americano, de onde, de tempos em tempos, teria o continente europeu recebido ramos laterais, que se extinguiram sem descendência. A analogia com a história geológica dos equídeos é impressionante, como afirma Piveteau.

Pseudocynodictis Schlosser, 1911, que muitos autores confundem com *Cynodictis*, parece constituir a continuação da linha evolutiva deste último gênero, no Oligoceno inferior da América do Norte (*P. vulpiceps* Wortman & Matthew), onde sobreviveu até o Oligoceno superior, sendo conhecido por esqueletos completos. Por seus molares superiores, mais quadrangulares, pelo trigonido, mais baixo e mais cortante, por seu carniceiro inferior e por suas bulas timpânicas grandes, bem ossificadas e fixas no crânio, este gênero apresenta indubitavelmente, um grau de evolução mais avançado do que *Cynodictis*.

Outro gênero que o acompanhou, através de todo o Oligoceno, na América do Norte, foi *Daphoenus* Leidy, 1850, também conhecido por esqueletos completos, de aspecto um tanto felino, cujas espécies variavam em tamanho entre o de uma raposa e o de um chacal ou de coiote, sendo maiores que as de *Pseudocynodictis*. Fórmula dentária primitiva: 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M x 2 = 44 dentes de tipo arcaico, para o grupo, pequenos, tipo este, não obstante, persistente, com modificações de caráter secundário nos canídeos modernos. Suas espécies eram de corpo alongado, delgado, de cauda longa e membros locomotores relativamente curtos, lembrando muito o dos lobos, e um pouco o dos gatos.

Nothocyon Matthew, 1899, também presente na América do Norte, através de todo o Oligoceno, provido de molares grandes, carniceiro superior (P^4) pequeno e molares inferiores com forte hipocônido, e *Mesocyon* Scott, 1890, seu contemporâneo no Oligoceno superior do mesmo continente, com 2/2 M, carniceiro inferior (Mj) com trigonido em cúpula e talonido cortante, sendo o talonido dos M_{2-3} escavado, sobreviveram até os tempos do Mioceno inferior, a partir de quando, se operou, no continente norte-americano, uma grande diversificação na família dos canídeos, expressa no grande

número de gêneros que surgiram, constituindo diversas linhas de radiação adaptativa, muitas delas paralelas à que culminou nos canídeos modernos, e extintas ainda no Terciário.

Cynodesmus Scott, 1893, com molares semelhantes aos do lobo *(Canis lupus)*, pré-molares providos de cúspides altas e de pequenas cúspides secundárias e de membros locomotores pentadáctilos, é do Mioceno inferior de Dakota do Sul, Estados Unidos, quando também viveram as espécies primitivas de *Tomarctus* Cope, 1873, gênero abundantíssimo nos tempos do Mioceno médio e que sobreviveu até os tempos do Plioceno inferior, sendo que já possuía estrutura muito próxima da do atual *Canis*.

Alopecodon Viret, 1933, uma forma esporádica no continente europeu; onde é fóssil no Mioceno médio, provavelmente procede de ancestrais norte-americanos emigrados.

Tephrocyon Merriam, 1906, seu contemporâneo no continente americano, que alguns autores consideram, no máximo, como simples subgênero de *Canis (T. temerarius* Leidy), encerra, com *Leptocyon* Matthew, 1918, no Plioceno inferior, a série terciária conhecida dos gêneros desta subfamília, de que mais três gêneros extintos — *Aenocyon* Merriam, 1918, também tido, por muitos autores, talvez com muita razão, como simples subgênero de *Canis*, norte-americano, *Theriodictis* Mercerat, 1891, sul-americano, e *Sivacyon* Pilgrim, 1932, asiático — são conhecidos no Pleistoceno, quando diversos gêneros recentes, como *Canis* Linnaeus, 1758, *Vulpes* Frisch, 1775, *Urocyon* Baird, 1857, *e Dusicyon* H. Smith, 1839, pelo menos, fizeram seu aparecimento.

Grande é o número de espécies fósseis de *Canis*, conhecidas, a partir do Plioceno superior da América do Norte. Numerosas espécies distribuem-se pelo Pleistoceno da Eurásia, América do Norte e Austrália. Entre os componentes de uma fauna fóssil, de aspecto pleistocênico, de La Brea, Peru, foram identificados restos de um canídeo extinto, muito semelhante a *Canis (Aenocyon) dirus* Leidy, o lobo extinto norte-americano.

O cão doméstico é comumente designado sob a denominação de *Canis familiaris* Linnaeus, mas, das muitas formas de cães pleistocênicos da Europa, como sejam C *spalletii* Strobel, C *intermedius* Woldrich, C *suessii* Woldrich, C *mickii* Woldrich, C. *fems* Woldrich e outros, alguns, pelo menos, como o C. *mickii* e C *fems*, cujos restos se encontram nas cavernas de ossadas, devem ser considerados como raças de cães domésticos, pré-históricas. Parece indubitável que o cão acompanha o homem desde remotos tempos pré-históricos. Na Europa, os restos de cães domésticos encontrados juntamente com os testemunhos da existência do homem pré-histórico são numerosos. O cão doméstico já era, sem dúvida, presente entre as populações humanas da idade da pedra polida (Neolítico) (C *familiaris fossilis* Pictet). Os concheiros da Dinamarca, os restos das palafitas dos lagos suíços, e das terramares neolíticas da Itália setentrional são pródigos em despojos fósseis do cão doméstico. A raça mais antiga parece ser o C *familiaris palustris* Riitimeyer, dos concheiros dinamarqueses, das palafitas suíças *(C. itiostranzewi)* e das terramares italianas. Este "cão das turfeiras" era de pequeno porte e aproximava-se do chacal e do perdigueiro pela estrutura de seu esqueleto. Pouco maior e mais forte que este, o C *familiaris matrixoptimae* Jeitelles, o "cão da idade do bronze", de focinho mais afilado, é tido como provável ancestral dos cães de pastor (mastins), dos cães d'água e dos grandes cães de caça. Ter-se-ia originado, a seu turno, do *Canis pallipes* Sykes, da Índia, que teria sido levado para a Europa, no estado doméstico, por migrações humanas, procedentes da Ásia, segundo Trouessart. O "cão da idade do ferro", maior ainda que o C *familiaris matrixoptimae*, teria derivado possivelmente do *Canis lupus* linnaeus (lobo) (Fig. 382-*E)* ou de uma forma ancestral comum com este. O C *familiaris decumanus* Nehring, de grande tamanho è da mesma época, apresenta também semelhanças notáveis com o lobo recente da Europa. O dingo *(Canis dingo* Blumenbach), australiano, é conhecido desde o PleistocenOj tendo sido, provavelmente, levado para a Austrália pelo homem pré-histórico.

A despeito de já ter sido objeto de numerosas pesquisas e estudos, a filogenia dos cães apresenta, ainda, muitas lacunas e problemas.

Lund descobriu, entre os restos fósseis, pleistocênicos, das cavernas de ossadas do vale do Rio das Velhas, em Minas Gerais, Brasil, despojos que atribuiu a diversas espécies de canídeos até então classificadas no gênero típico, *Canis*. Estas espécies hoje são geralmente distribuídas por diversos gêneros, característicos da fauna sul-americana. São, na grande maioria, recentes. Sua presença no Pleistoceno, embora admissível, não está, porém, comprovada inequivocamente, dadas as condições sob as quais foram feitas as coletas de seus despojos.

Segundo Simpson (1945), talvez alguns dos exemplares fósseis sul-americanos atribuídos a *Canis* pertençam, de fato, a *Aenocyon*, já citado, característico do Pleistoceno norte-americano.

Dusicyon (Cerdocyon) ensenadensis (Ameghino) e *D. (Dusicyon) proplatensis* (Ameghino) são do Ensenadense (Pleistoceno inferior) da Argentina.

Chrysocyon Hamilton Smith, 1839. À espécie única, C. *brachyurus* (Uliger), pertencem canídeos de membros locomotores muito alongados e relativamente delgados, de corrida macia, cauda relativamente curta. Crânio alongado, com região frontal um tanto deprimida, rostro longo e afilado, arcada zigomática relativamente delgada e dorsalmente convexa. Dentes carniceiros (P^4 e M j) rela-

tivamente pequenos. É o vulgar "guará", "aguará-guazu", "lobo de crina" ou "lobo brasileiro", de 1,30 m de comprimento (cabeça e tronco em conjunto) e uns 75 cm de altura, nas espáduas, encontradiço nos campos e margens de pântanos da Bolívia oriental, Brasil, Uruguai, região norte da Argentina e, provavelmente, Paraguai, pelo menos. Winge (1895-96) cita a presença de *C. brachyurus* como fóssil, no Pleistoceno das cavernas calcáreas do vale do Rio das Velhas, Estado de Minas Gerais, Brasil. (Figs. 1, 4, 5 a 9, 23, 25, 28 a 30, 32, 35, 37, 39, 41, 44, 50, 51, 53, 55 a 58, 70).

Subfamília Simocyoninae Zittel, 1893. Carniceiro inferior com talonido cortante, não escavado. Grupo originado, talvez, de *Cynodictis* ou de forma próxima, com tendência a desenvolver talonido cortante, enquanto os Caninae, provavelmente derivados do mesmo tronco, tenderam a desenvolver talonido escavado, não cortante.

Esta subfamília, cuja história remonta, pelo menos, ao Oligoceno médio da América do Norte, derivou, provavelmente, de canídeos mais antigos (Caninaê), como *Cynodictis*, por exemplo, como vimos de dizer, por redução numérica e simplificação dos molares.

Tendo em vista a vasta distribuição geográfica das formas fósseis e a relativa antiguidade geológica do grupo, assim como a disjunção dos gêneros recentes, *Cuon* (Ásia), *Lycaon* (África) e *Speothos* (América do Sul), pode-se suspeitar de que este grupo seja artificial, pelo menos em parte, reunindo formas cuja semelhança morfológica resulte, simplesmente, de evolução paralela, caso que deve ter sido comum na evolução dos Canidae.

O gênero mais antigo, *Brachyrhynchocyon* Loomis, 1936, do Oligoceno médio da América do Norte, apresenta, em sua dentição, tendências estruturais que se acentuaram nos gêneros posteriores, como *Enhydrocyon* por exemplo.

Temnocyon Cope, 1878, do Oligoceno superior (estágio de John Day) do Oregon, com molares superiores de contorno triangular e molares inferiores de talonido cortante *(T. altigenis* Cope), é um dos supostos ancestrais remotos do atual *Cuon*. *Haplocyon* Schlosser, 1901, seu contemporâneo no Oligoceno superior (Estampiense) da Europa, extinto no Mioceno inferior (Aquitaniense), é de rostro curto, carniceiro superior (P^4) munido de forte dentículo interno e carniceiro inferior (Mj) com metacônido e talonido cortante. *Haplocyonoides* Hiirzeler, 1940, também presente no Mioceno inferior europeu, é seu próximo afim.

Enhydrocyon Cope, 1879, foi, talvez, um descendente de *Brachyrhynchocyon*, no Mioceno inferior da América do Norte. Seu crânio é muito encurtado e seus dentes maciços apresentam um certo paralelismo com os dos hienídeos. 2/3 P, o P^4 (carniceiro superior) desprovido das cúspides anteriores; 2/2 M muito pequenos. *Philotrox* Merriam, 1906, de mandíbula curta e forte, dotada de três pré-molares, é também do Mioceno inferior.

Thaumastocyon Stehlin & Helbing, 1925, uma forma do Mioceno médio da Europa, baseada em fragmentos mandibulares, com dentes, é considerada por alguns autores, juntamente com *Agnotherium* Kaup, 1833, do Plioceno (que Simpson classifica entre os Hyaenidae, como sinónimo de *Lycyaena* Henel, 1862) e *Tomocyon* Viret, 1929, do Mioceno médio, participante de um filo particular (Thaumastocyoninae), caracterizado pelo grande desenvolvimento do carniceiro inferior, sem metacônido e essencialmente cortante, e pela redução numérica dos pré-molares, em condição análoga à observada nos felídeos.

Os movimentos de mastigação processar-se-iam em sentido mais vertical, provocando superfície de desgaste subvertical ou oblíqua nos dentes, em vez de mais próximo do horizontal, como nos demais canídeos, de modo a produzir áreas de desgaste horizontais nos dentes pré-molares e molares.

Euoplocyon Matthew, 1924, o único gênero conhecido no Mioceno superior norte-americano, constitui, por seus caracteres estruturais, como que um elo de ligação na suposta linha filética, que começando em *Temnocyon* teria vindo até *Cuon* que dele difere apenas pela redução numérica de seus molares (2/2 M) e peia menor complexidade de seus pré-molares.

Araeocyon Thorpe, 1922, norte-americano, *eSimocyon* Wagner, 1858, e *Metarctos* Gaudry, 1860, europeus, são do Plioceno inferior. *Simocyon* de crânio curto, alto e largo, dotado de fraca crista sagital e arcada zigomática muito saliente, 2/2 M, o M_2 com talonido alongado, como o dos ursos, e pré-molares anteriores muito pequenos, às vezes mesmo reduzidos a 1/1 P (P^4_4), certamente era de regime onívoro, talvez predominantemente vegetariano, como o de certos canídeos recentes (Fig. 352).

Speothos Lund, 1839 (= *Icticyon* Lund, 1843; *Abathmodon* Lund, 1845) representa a subfamília na fauna pleistocênica e recente da América do Sul. É o menor dos três gêneros atuais da subfamília Simocyoninae e o que apresenta maior redução e especialização dentária. Seus dentes variam, em número, entre 36 e 40, condição semelhante à observada nas martas. 1/2 M, o carniceiro inferior (Mi) sem a cúspide interna (metacônido) da lâmina secante, sendo o talon representado pelo hipocônido e também secante. O gênero originou-se aparentemente de precursor comum com *Cuon* Hodgson e *Protocyon* Giebel, algum tempo depois da divergência de *Lycaon* Brooks, a partir do mesmo ramo filético. *Temnocyon* Cope ou outro gênero análogo, do Oligoceno norte-americano, pode ter sido o vínculo de ligação entre

os Simocyoninae e os Caninae, segundo Matthew. A mesma hipótese pode ser aplicada, talvez com mais razão, a *Nothocyon* Matthew, do Oligo-Mioceno dos Estados Unidos. O gênero foi primeiramente conhecido no estado fóssil e posteriormente como forma viva. Sua espécie recente, *S. venaticus* Lund, é de tamanho equivalente ao de uma raposa comum, mas de membros locomotores e cauda curtos e cabeça grande (comprimento aproximado: 60 cm).

Associados a restos da espécie atual (*S. venaticus*), coletou Lund, nas cavernas do vale do Rio das Velhas, Minas Gerais, Brasil, restos que atribuiu a uma espécie extinta, *S. pacivorus* Lund, que se diferencia da espécie recente, segundo Winge (1895-96), sob diversos aspectos.

"As pacas – escreve Lund – constituíam seu principal alimento, delas provindo a espantosa quantidade de ossadas que mencionei em minha última memória sobre a Lapa da Cerca Grande".

Protocyon Giebel, 1855 (= *Palaeocyon* Lund, 1843) é um gênero extinto, do Pleistoceno sul-americano. À sua espécie única, *P. troglodytes* (Lund), pertence um grande cão extinto, de que Lund coletou ossadas fósseis, em cavernas do vale do Rio da Velhas, Minas Gerais, Brasil. Compreende animais de estrutura vigorosa e maciça, pernas curtas e tamanho aproximadamente equivalente ao do lobo europeu. De natureza voraz e rapinante,

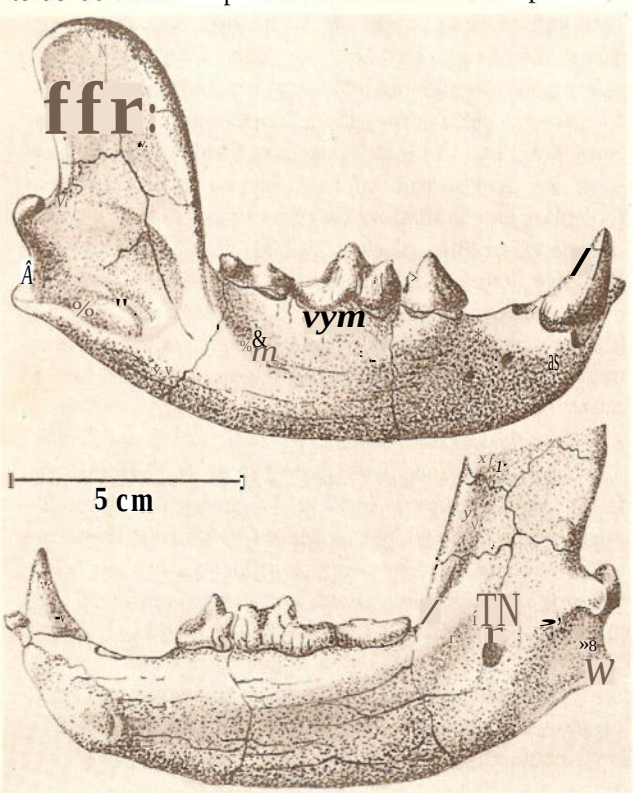


Fig. 352 – Mandíbula de *Simocyon diaphorus* Gaudry, do Mioceno superior (Pocianense) de Piquermi, Grécia, em perfil externo (em cima) e interno (embaixo) (segundo Gaudry).

eram de hábitos talvez similares aos do atual *Speothos* a julgar pela grande semelhança morfológica que se nota entre dois gêneros, segundo Kraglievich (1952). Sua principal fonte de alimento teria sido também os roedores, particularmente capivaras e pacas que caçariam, reunindo-se em alcatéias. Cães do gênero *Protocyon* parecem ter sido muito comuns no Brasil nos tempos do Pleistoceno, não somente em Minas Gerais, como no Nordeste e outras regiões do país.

Duas espécies foram citadas por Lund, como fósseis nas cavernas da região de Lagoa Santa: *Protocyon troglodytes* (Lund) e *P. validus* (Lund).

O *P. troglodytes* era essencialmente carnívoro e alimentava-se não só de roedores, como os já citados, como de pecaris ou porcos do mato (caititus, queixadas) e outros animais menores, segundo se depreende dos restos fósseis que se acharam, ao lado dos seus, nas cavernas. *P. validus* como *P. lycodes* (Lund), é seu sinónimo.

Segundo Revilliod (1925, 1926), *Canis morenoi* Lydekker e *C. nehringi* Ameghino, do Pampeano argentino, assim como *C. tarijensis* Ameghino, do Pleistoceno de Tarija, Bolívia, pertencem ao gênero *Protocyon* e à mesma espécie de Lagoa Santa, *P. troglodytes* (Lund). Nas mesmas condições parece-nos estar *Protocyon scagliarum* Kraglievich, 1952, do Pleistoceno argentino, que, em nossa opinião, seria, no máximo, uma subespécie de *P. troglodytes* cujo tamanho igualava.

L. Kraglievich inclui neste gênero a espécie *Canis texanus* Troxell, do Pleistoceno de Rock Creek, Texas, Estados Unidos, alargando assim a distribuição geográfica do gênero, que teria sido pan-americana em vez de estritamente sul-americana, como se supunha até agora.

Finalmente, o gênero *Cuon* Hodgson, 1837, do Pleistoceno e Recente da Ásia, onde tem larga distribuição geográfica, inclusive nas ilhas da Indonésia, e frequente no Pleistoceno europeu, tem o crânio relativamente mais curto e mais largo que o de *Canis* sendo seus molares reduzidos a 2/2 M pequenos, os pré-molares superiores mais altos e mais pontudos, os inferiores mais fortes, embora mais delgados, o carniceiro (*Mt*) mais cortante, com talonido dotado de cúspide aguda, membros locomotores mais curtos que os de *C. lupus* (lobo).

Subfamília Amphicynodontinae Simpson, 1945. Esta subfamília, cuja evolução se processou principalmente no Antigo Continente, sendo as formas conhecidas em sua maioria restritas à Europa, começou, parece, no Eoceno superior, com formas de pequeno tamanho, para extinguir-se nos tempos do Plioceno inferior, com espécies do tamanho do urso.

Plesiocyon Schlosser, 1887, do Eoceno superior (fosforitos de Quercy), com 2/3 M, às vezes classificado entre os Lutrinae (lontras), encabeça a série de gêneros atribuídos a esta subfamília.

Amphicynodon Filhol, 1882, do Oligoceno europeu, e *Pachycynodon* Schlosser, 1887, do Oligoceno eurasiático e Mioceno inferior da América do Norte, com pré-molares relativamente simples e delgados, carniceiro inferior um tanto baixo e molares (3/3 M) grandes, subquadrangulares, lembram os Ursidae sendo tidos, por alguns autores, como prováveis ancestrais destes.

Cephalogale Jourdan, 1862, de relativamente longa sobrevivência, e conhecido na Europa a partir do Oligoceno inferior até o Plioceno inferior, sendo também presente no Mioceno inferior da Ásia. Começa uma linha filética de gêneros de dentição similar à dos Caninae. Em *Cephalogale* o crânio é de rostro curto, como à mandíbula, os membros locomotores, delgados, as patas, semidigitígradas; o M^3 é ausente, o M^1 triangular-arredondado, o M^2 suboval (Fig. 353).

Pariatis Scott, 1893, do Oligoceno e do Mioceno inferior da América do Norte, conhecido por fragmentos mandibulares, muito semelhante a *Amphicynodon* seu contemporâneo europeu, teria atingido o continente americano, através da Ásia. É tido, às vezes, como um ancestral dos Procyonidae (coatis e mãos peladas), pertencendo, provavelmente, à mesma linha filogenética que partindo de *Amphicynodon* teria se orientado no sentido dos ursos, com uma derivação para o lado dos procionídeos.

Um gênero do Oligoceno inferior da Ásia e outro, do Mioceno inferior norte-americano, pouco conhecidos, são também classificados, com dúvida, nesta subfamília.

Subfamília Amphicyoninae Trouessart, 1885. A este grupo extinto, do Terciário, pertencem canídeos cuja especialização os aproxima notavelmente dos ursos, diferençando-os nitidamente dos outros canídeos, e mesmo dos demais fissípedes. Originaram-se, provavelmente, do mesmo tronco (Amphicynodontinae) que teria evoluído no sentido dos ursos e procionídeos. Foram os carnívoros dominantes, nas faunas do Mio-Plioceno.

A série começa com *Psendamphicyon* Schlosser, 1887, com 2/3 M, os superiores com cíngulo fraco, o Mi dotado, como o P_4 de cúspide anterior, proeminente, gênero este que aparecido no Eoceno superior, se extinguiu nos tempos do Oligoceno inferior, na Europa.

Amphicyon Lartet, 1836, que viveu na Europa desde o Oligoceno superior até o Plioceno inferior, na América do Norte, nos tempos do Mioceno médio e superior, e na Ásia, durante o Mioceno superior e o Plioceno médio, quando se teria extinguido, inclui espécies de tamanho variável, algumas das quais nada ficam a dever ao grande urso cinzento norte-americano, parecendo-se com "lobos descomunais". Fórmula dentária completa (3/3 M), mas M^3 sempre pequeno, M^{1-2} trituberculares, com as cúspides em Fe molares inferiores delgados, com talonido pouco ou muito cortante, todos adaptados a um regime onívoro, denotando, sob este aspecto, tendência para o tipo ursídeo, muito embora a subfamília a que pertence, não possa ser considerada como ancestral dos ursídeos, por sua especialização geral. É talvez, colateral destes (Ursidae), confirmando diversos exemplos de evolução paralela, operada não só entre os canídeos em suas diversas subfamílias, como entre algumas destas e os ursídeos e, mesmo, os procionídeos.

Psendocyon Lartet, 1851, também com 3/3 M, os superiores com fraco protocone e os inferiores de talonido reduzido, todos com forte cíngulo, é do Oligoceno superior e Mioceno inferior e médio da Europa.

Entre os diversos gêneros presentes no Mioceno inferior da América do Norte, todos mais ou menos vizinhos entre si, *Daphoenodon* Petersen, 1909, cujo esqueleto é bem conhecido, foi o maior canídeo de seu tempo, com a altura de 60 cm, aproximadamente, nas espáduas.

Pseudarctos Schlosser, 1839, e outros prováveis descendentes de *Amphicyon*, participaram das faunas do Mioceno médio e superior da Europa, sendo *Pseudarctos* um canídeo de aparência um tanto ursóide, focinho curto, 3/3 M, os pré-molares pequenos, assim como o carniceiro inferior (Mi), e membros locomotores curtos.

A subfamília parece ter-se extinguido nos tempos do Plioceno, quando viveram na Ásia dois gêneros ainda mal conhecidos, *Vishnucyon* e *Arctamphicyon*, ambos de Pilgrim, 1932, baseados apenas em dentes isolados, do Plioceno inferior, o primeiro, e do Plioceno médio, o segundo, da índia (Siwaliks).

Subfamília Borophaginae Simpson, 1945. Das subfamílias extintas esta é a menos antiga. Começando no Mioceno inferior, com formas ainda pouco especializadas, extinguiu-se nos tempos do Pleistoceno, com gêneros que apresentam estado avançado de especialização, particularmente constatável na redução e simplificação da dentição.

O gênero mais antigo é *Borocyon* Peterson, 1910, do Mioceno inferior norte-americano (*B. robustum* Peterson). *Aelurodon* Leidy, 1858 (*A. saevus* Leidy), com pré-molares de tamanho quase normal, o P^4 ou carnicei-

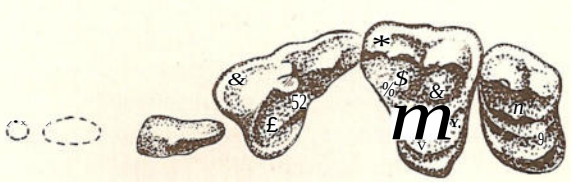


Fig. 353 – Molares superiores esquerdos de *Cephalogale geoffroyi* Jourdan, do Oligoceno da França (segundo Piveteau).

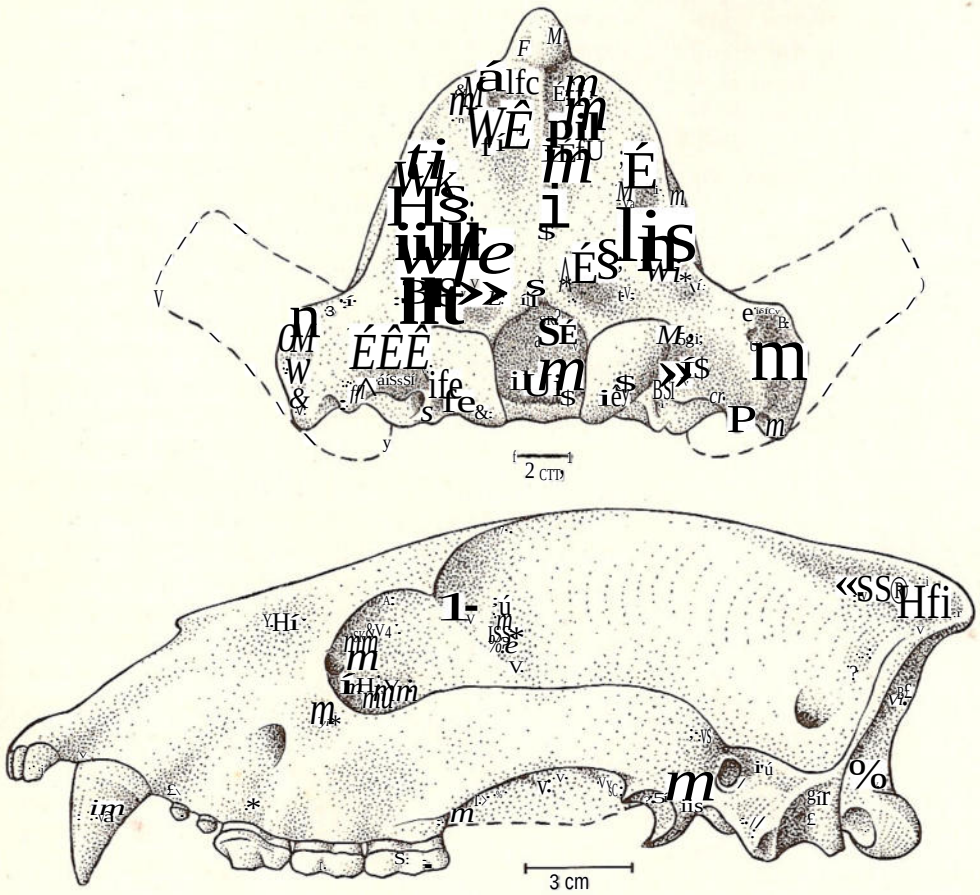


Fig. 354 – *Indarctos atticus* (Withofer). Crânio, visto da região ocipital (em cima) e de perfil (embaixo). Plioceno inferior de Samos (Samos II), Grécia (de Thenius).

ro superior com forte parastilo, o Pi ainda presente e o Mi (carniceiro inferior) de metacônido e talonido bem desenvolvidos, como *Pliocyon* Matthew, 1918, é do Mioceno superior e Plioceno inferior, também da América do Norte, tendo sido, ali, *Pliogulo* White, 1941, seu contemporâneo.

Gobicyon Colbert, 1939, é um gênero asiático, do Mioceno superior da Mongólia, de estágio estrutural muito próximo do *deAelurodon*.

Osteoborus Stirton & Vanderhoof, 1933, do Mioceno superior e Plioceno inferior e médio norte-americanos, mostra já nítido avanço no sentido da especialização, com redução e simplificação mais avançados da dentição.

A *Borophagus* Cope, 1892, o último dos representantes conhecidos da subfamília, cuja distribuição abrange o lapso de tempo decorrido a partir do Plioceno superior até o Pleistoceno, na América do Norte, pertenciam cães enormes e pesados, semelhantes aos ursos, cujos pré-molares maciços, embora um tanto reduzidos em número (4/4-3P), molares (2/3 M) muito largos, crânio curto e pesado, sugerem hábitos semelhantes aos das hienas [*B. gidleyi* (Matthew), *B, pachyodon* (Merriam), *B. cynoides* Matthew & Stirton].

Família Ursidae Gray, 1825. Carnívoros mais propriamente onívoros, que se nutrem de carne, frutos, raízes, mel, etc. Seu corpo é pesado e robusto. Cabeça arredondada, de focinho mais ou menos alongado e truncado. Pescoço curto. Membros locomotores pesados e plantígrados; patas pentadáctilas, sendo o dedo V tão grande e forte quanto os outros, todos providos de fortes garras recurvadas, não retráteis. Cauda curta. Molares grandes e quadráticos, subquadriláteros alongados, multituberculados, sem diferenciação de carniceiros típicos; pré-molares pequenos comparativamente com os molares; caninos robustos. Fórmula dentária: 3/3 I, 1/1 C, 4-1/4-1 P, 2/3 M. Esqueleto muito semelhante ao dos cães, porém relativamente mais pesado e mais curto. Patas adaptadas para agarrar e escavar.

A despeito da diferença notável no aspecto externo e no gênero de vida, ursos e cães são extraordinariamente vizinhos e ligados entre si pelos Amphicyoninae fósseis. Os ursídeos são, provavelmente, um ramo lateral mais recente dos canídeos, que, partindo talvez dos Amphicyoninae, no Mioceno, atingiu seu desenvolvimento máximo na época atual.

Os ursídeos habitam hoje a Europa, a Ásia, inclusive as ilhas de Sonda, a África setentrional, a América do

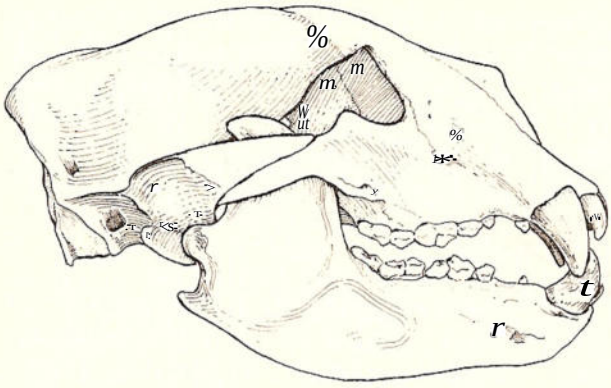


Fig. 355 – Crânio e mandíbula de *Arctodus* (*Tremarctotherium*) *californicum* (Merriam), de perfil. Muito reduzidos (de Merriam & Stock).

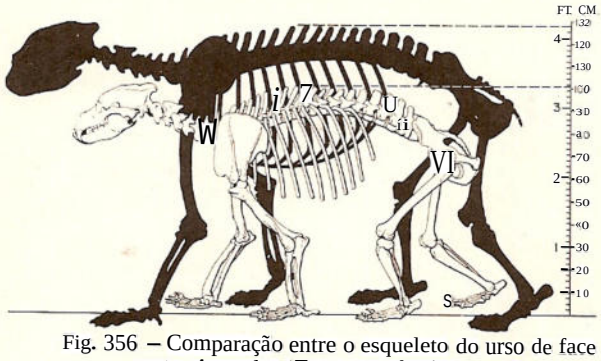


Fig. 356 – Comparação entre o esqueleto do urso de face curta, *Arctodus* (*Tremarctotherium*) *californicum* (Merriam) de Rancho La Brea, Califórnia (Pleistoceno), em silhueta, e o do urso cinzento recente, mas extinto, da Califórnia (*Ursus horribilis* Ord), em linha de contorno (de Stock).

Norte (Fig. 382-iT) e a América do Sul, assim como a região ártica. Seu primeiro aparecimento na América deu-se nos tempos do Plioceno inferior, segundo os atuais conhecimentos. É um grupo originário do Antigo Continente. Uma das espécies mais notáveis e mais conhecidas é o *Ursus spelaeus* Blumenbach, o gigantesco e vigoroso "urso das cavernas", que abundou em toda a Europa durante o Pleistoceno.

Esta família abriga diversos gêneros extintos distribuídos desde o Mioceno médio até o Pleistoceno, e diversos gêneros recentes.

Hemicyon Lartet, 1851, do Mioceno médio e superior da Europa, Mioceno superior da Ásia e Mioceno superior e Plioceno inferior da América do Norte, e *Ursavus* Schlosser, 1899, conhecido, na Europa, desde o Mioceno médio até o Plioceno inferior, são os gêneros mais antigos da família. O primeiro deles, freqüentemente classificado entre os Canidae-Amphicynodontinae, com sistema dentário que sugere o de *Cephalogale*, é, pela redução incipiente de seus pré-molares e pelo aumento de tamanho de seus molares que tendem para a forma quadrática, em virtude da duplicação de sua cúspide lingual, mais claramente evoluído no sentido dos ursos, entre os quais pode ser perfeitamente incluído. Seu esqueleto é quase completamente conhecido (*H. ursinus*, de grande tamanho). O segundo (*Ursavus*), dotado de pré-molares pequenos, o P^4 (carniceiro) um tanto encurtado, com forte protocone, os molares superiores alongados, os inferiores com talonido bem desenvolvido e esmalte levemente corrugado, atingia o tamanho de um lobo (*U. elmensis* Stehlin, *U. depereti* Schlosser).

Dinocyon Jourdan, 1861, uma forma do Mioceno superior e Plioceno inferior da Europa e do Plioceno da América do Norte, conhecida por restos fragmentários, rivalizava em tamanho com os maiores ursos atuais (como o urso pardo do Alasca, por exemplo), P^4 largo e complexo; 2/3 M, dos superiores triangular-arredondado (M^1) ou oval (M^2), com os inferiores com talonido curto e cortante. Este gênero, como *Hemicyon*, por vezes é classificado entre os Canidae-Amphicynodontinae ou separado, com *Dinocyon*, *Agriotherium* e *Indarctos*, pelo menos, numa subfamília (Hemicyoninae), em contraposição à dos Ursinae, dentro da família Ursidae.

Agriotherium Wagner, 1837, é outro gênero que inclui espécies de grande tamanho, molares mais maciços que os de *Hemicyon*, os superiores de contorno já mais retangular, de tipo nitidamente onívoro. É presente na Europa, através de todo o Plioceno, sendo comum também no Plioceno inferior e médio da América do Norte e, na Ásia, desde o Plioceno médio, pelo menos, até o Pleistoceno.

Indarctos Pilgrim, 1913, do Plioceno inferior da Europa e América do Norte e Plioceno médio da Ásia, é muito afim com *Agriotherium*, mas seu M^1, mais quadrangular, e seu M^2, provido de "talon", são de aspecto mais ursóide (Fig. 354).

Plionarctos Frick, 1926, forma pouco conhecida, do Plioceno inferior da Califórnia, parece aproximar-se do atual *Tremarctos* Gervais, 1855, dos Andes (urso de óculos), conhecido, no Pleistoceno do México, por uma espécie maior que *T. ornatus*, recente, e sua possível ancestral direta (*T. mexicanus* Stock).

O gênero extinto no Pleistoceno norte-americano é *Arctodus* Leidy, 1854 (incluindo *Tremarctotherium* Kraglievich, 1926).

O gênero extinto no Pleistoceno norte-americano é *Arctodus* Leidy, 1854 (incluindo, como subgêneros, *Arctotherium* Bravard, 1854, *Tremarctotherium* Kraglievich, 1926, e *Pararctotherium* Ameghino, 1904), ursos de face curta, como o atual *Tremarctos* andino, e prémolares apertados entre si e agrupados de forma irregular. As espécies de *Arctodus* (*Tremarctotherium*) eram animais tão grandes quanto o enorme urso pardo atual (*Ursus middendorfi*), do Alasca. Incluem a maioria dos ursos de face curta do Pleistoceno norte-americano, co-

mo A *(Tremarctotherium) yukonense* Lambe, do Canadá, *A. (T.) simum* Cope, de Pensilvânia, *A. (T.) californiciim* Merriam, da Califórnia, talvez inseparável de *A. (I.) simum, A. (Arctodus) pristinus* Leidy e *A. (A.) haplodon* Cope (as duas últimas mais aproximadas do atual *Tremarctos ornatus* sul-americano e dos ursos típicos) (Figs. 355, 356 e 357).

Originários da América do Norte, os ursos de face curta invadiram a América do Sul no Pleistoceno, dando origem aos subgêneros sul-americanos *Arctodus (Arctotherium)*, a que pertencem espécies de grande tamanho, e *A. (Pararctotherium)* que inclui espécies de tamanho relativamente pequeno.

Segundo Kraglievich, *Arctodus (Tremarctotherium)* teria sido o ponto de partida das grandes espécies pampeanas de *Arctodus (Arctotherium)*, por migração partida da América do Norte durante o Plioceno superior. Embora presuma também que a América do Norte tenha sido igualmente o berço das pequenas formas sul-americanas do subgênero *A. (Pararctotherium)* ou, pelo menos, das espécies que deram origem a estas, Kraglievich acrescenta que ainda nos faltam provas definitivas a favor de tal presunção.

Na América do Norte, as ossadas de *Arctodus (Tremarctotherium)* foram encontradas nas "*Megalonyx* beds" e nas cavernas de Port Kennedy, de Franksston, Pensilvânia, do Monte Shasta, em Pottercreek, Califórnia, nos depósitos de asfalto do Rancho La Brea, Los Angeles, e no Pleistoceno do Canadá e México.

Na América do Sul *Arctodus (Arctotherium) angustidens* (Bravard) e *A. (Arctotherium) bonaerense* (Gervais) são da Formação Pampeana.

O pequeno urso fóssil das cavernas de Minas Gerais, conhecido a princípio apenas por fragmentos de maxila e mandíbula, com dentes, coletados por Lund na lapa da Escrivânia nº 5, região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil, pertence ao subgênero *Arctodus (Pararctotherium)* que inclui espécies menores e menos especializadas que as de *Arctodus (Arctotherium)*, com molares relativamente maiores que os deste, particularmente os inferiores, e crânio notavelmente convexo e provido de crista sagital relativamente fraca. Tais são *Arctodus (Pararctotherium) enectum* e *A. (P.) pamparum* ambas de Ameghino e características do Pampeano superior da Argentina, e *A. (PJ brasiliensis* (Lund), do Pleistoceno superior de Tarija, Bolívia, e das cavernas calcáreas de Minas Gerais, Brasil (Paula Couto, 1960). Destas espécies, *A. (P.) enectum* é a de maior tamanho, seguindo-se-lhe, em escala decrescente, *A. (P.) pamparum* consideravelmente menor, e *A.(P.) brasiliense* ainda menor e aproximada, em tamanho, do pequeno *Ursus tibetanus*, da Índia (Figs. 358, 359 e 360).

Dos gêneros atuais, *Ursus* Linnaeus, 1758, *Helarctos* Horsfield, 1825, e *Melursus* Meyer, 1793, os dois últimos asiáticos, são seguramente sobreviventes do Pleistoceno, sendo *Ursus* conhecido na Europa desde o Plioceno inferior, a ele se referindo diversas espécies extintas, entre as quais avulta, por seu tamanho agigantado, o famoso *Ursus spelaeus* Blumenbach, o grande urso das cavernas da Europa, que foi contemporâneo do homem pré-histórico, dele se conhecendo esqueletos completos (Figs. 369 e 382-*F*).

Família Procyonidae Bonaparte, 1850. A esta família pertencem os atuais coatis e mãos peladas sul-americanos e seus afins norte-americanos e asiáticos, atuais e fósseis, de tamanho pequeno ou médio, sobretudo arborícolas, e de regime alimentar onívoro. 3/3 I, 1/1 C, 4-3/4-3P, 2/2-3 M.

A história paleontológica desta família, embora ainda obscura, parece indicar sua maior afinidade com os cães, a despeito de serem os procionídeos plantígrados, como os ursos. A família é tipicamente americana, pois os gêneros *Ailurus* Cuvier, 1825, o vulgar panda, *QAUUropoda* Milne Edwards, 1870, o panda gigante, vivem fora da América, na Índia meridional. *Parailurus* Schlosser, 1899, do Plioceno inferior da Europa, e *Sivanasua* Pilgrim, 1931, do Mioceno superior da Europa e Plioceno inferior da Ásia, extintos, são os únicos gêneros fósseis extra-sul-americanos, conhecidos.

A alimentação dos procionídeos inclui frutos, mel, ovos, insetos, escorpiões, aves, répteis e pequenos mamíferos.

Três são as subfamílias que participam deste grupo: Cynarctinae, Procyoninae e Ailurinae.

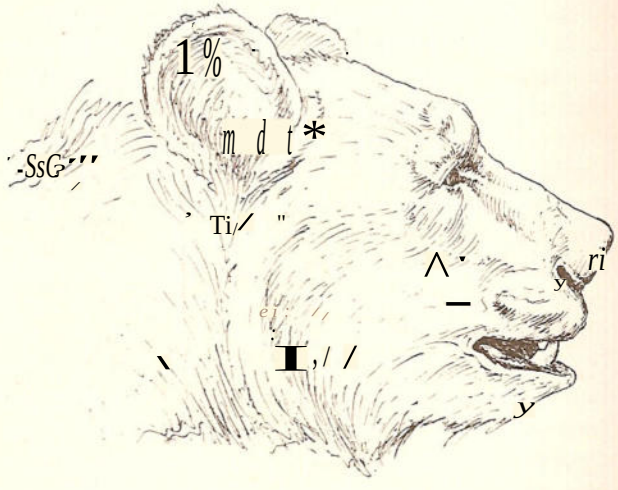


Fig. 357 – *Arctodus* (*Tremarctotherium*) *califomicum* (Merriam) Pleistoceno superior de Rancho La Brea, Califórnia. Cabeça restaurada Muito reduzida (segundo Merriam & Stock).

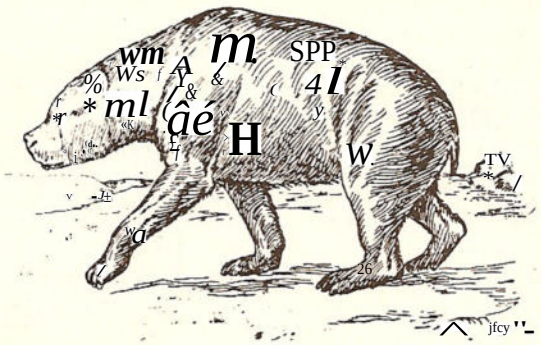


Fig. 358 – *Arctodus* (*Arctotheriwn*) *bonaerense* (Gervais), o grande urso do Pleistoceno sul-americano (de Rusconi).



Fig. 359 – *Arctodus* (*Pararctotherium*) *brasiliense* (Lund). Crânio incompleto, em vita palatal, com toda a dentadura, exceto os P^{1-3} direitos. Lapa da Lagoa Funda, município de Pedro Leopoldo, Minas Gerais, Brasil.

Subfamília Cynarctinae McGrew, 1937. Grupo extinto, ancestral, do Mioceno e Plioceno da América do Norte, onde é representado por *Cynarctoides* McGrew, 1938, do Mioceno inferior de Nebrasca, e *Cynarctos* Matthew, 1932, do Mioceno médio do Colorado e Mioceno superior de Nebrasca e do Plioceno inferior, cujos molares já mostram nítida tendência evolutiva no sentido de uma maior complicação estrutural.

Subfamília Procyoninae Gill, 1872. Coatis propriamente ditos, estritamente americanos, cujos gêneros mais antigos são *Phlaocyon* Matthew, 1899 (Fig. 362), e *Aletocyon* Romer & Sutton, 1927, do Mioceno inferior da América do Norte, o primeiro sobrevivente até o Mioceno superior, quando foi contemporâneo, na América do Norte, das espécies mais antigas do atual gênero *Bassariscus* Coues, 1887, o "gato" de cauda anelada norte-americano, seguindo-se, na América do Sul, *Cyonasua* Ameghino, 1885, do Mioceno superior, muito parecido com os coatis modernos, *Pachynasua* Ameghino, 1904, do Plioceno inferior ao Plioceno superior, e *Brachynasua* C. Ameghino *Sc* Kraglievich, 1925, do Pleistoceno.

O gênero *Edapliocyon* Wilson, 1960, do Mioceno do Texas, sugere muito o moderno *Bassariscus* por seus molares de cíngulo interno, não sendo, porém, seu P^4 cortante. Talvez ocupe, por seus caracteres estruturais, posição central, primitiva, entre os procionídeos.

Dos gêneros hodiernos, *Bassariscus*, norte-americano, parece ser o mais antigo, pois, como acabamos de dizer, já foram encontrados restos fósseis, a ele atribuíveis, desde o Mioceno superior. *Procyon* Storr, 1780, da América do Norte e do Sul [*P. lotor* (Linnaeus), *P. cancrivorus* Cuvier, os populares "mãos peladas"] e *Nasua* Storr, 1780 (*N. uasua*), da América do Sul, são conhecidos apenas a partir do Pleistoceno. Os demais gêneros recentes são desconhecidos no estado fóssil. *Nasua nasua* parece ser fóssil no Pleistoceno das cavernas calcáreas do vale do Rio das Velhas (região Lagoa Santa, senso lato), Minas Gerais, Brasil (Winge, 1895-1896).

Subfamília Ailurinae Trouessart, 1885. Grupo eurasiático, identificado na Europa, a partir do Mioceno (Burdigaliense), com o gênero *Schlossericyon* Crusafont Pairo, 1960, conhecido por um fragmento mandibular com parte importante da dentadura, em que a série pré-molo-molar tem os seus dentes progressivamente maiores, a partir do pré-molar mais anterior.

Sivanasua Pilgrim, 1931, é forma eurasiática, do Mioceno superior (Europa) e Plioceno inferior (Ásia).

Parailums Schlosser, 1899, de pré-molares bem mais simples que no atual *Ailurus* e molares muito complicados, é do Plioceno da Europa (linhitos poncianenses da Hungria; "Red Crag" da Inglaterra).

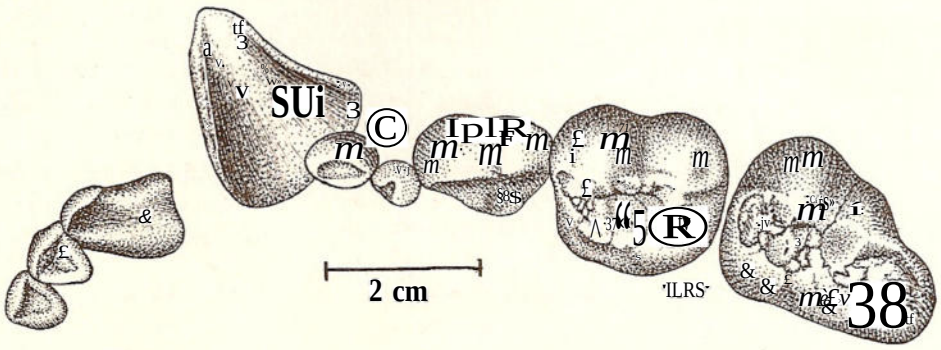


Fig. 360 – *Arctodus (Pararctotherium) brasiliense* (Lund). Dentes superiores esquerdos do crânio da Fig. 359.

O moderno *Ailuropoda* Milne Edwards, 1870, o panda gigante da Ásia, conhecido desde o Pleistoceno provavelmente é um ramo lateral deste mesmo grupo, que tem por tipo o gênero *Ailurus* Cuvier, 1825, conhecido apenas na fauna moderna (panda) da Ásia (vide Zoologia).

Dois gêneros do Mioceno norte-americano, *Zodiolestes* Riggs, 1945, a que pertence uma espécie do Mioceno inferior, de características ósteo-dentárias que a aproximam do atual *Bassariscus* e *Kolponomos* Stirton, 1960, do Mioceno (?) do Estado de Washington, cujos hábitos teriam sido semelhantes aos da lontra marinha (*Enhydra*), são procionídeos de posição sistemática ainda indefinida, o último deles sugerindo, sob certos aspectos, os canídeos Amphicynodontinae (*Allocyon*).

Família Mustelidae Swainson, 1835. Os mustelídeos são carnívoros pequenos ou de tamanho médio, delgados e alongados, irrequietos e de hábitos freqüentemente sanguinários. Originários do Antigo Continente, sua distribuição geográfica é quase universal, pois têm representantes atuais e fósseis, desde o Terciário, na Eurásia, África setentrional e América do Norte e do Sul. São as vulgares doninhas, martas, lontras e seus afins. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 2-4/2-4 P, 2-1/2-1 M; carniceiros (P^4 e M_2) cortantes, o P^4 com a cúspide anterior seguida por longa lâmina afiada e com forte protocone, o M_2 com talonido bem desenvolvido, com metacônido rudimentar ou ausente; M^2 muito pequeno, presente apenas em algumas formas primitivas; M_2 muito reduzido ou ausente. Corpo alongado, de patas comumente pentadáctilas, dedos curtos e palmados na base, providos de garras curtas, recurvadas e freqüentemente retráteis, plantígradas ou digitígradas.

A esta família filiam-se seis subfamílias, cinco das quais recentes, também representadas por formas fósseis, e uma extinta.

Subfamília Mustelinae Gill, 1872. P^4 com pequena cúspide lingual, mais longo que M^1; M^2 ausente, na maioria dos gêneros; Mj de talonido em cúpula ou cortante. Martas, fuinhas, arminhos, doninhas, furões, taíras, glutões e seus afins, recentes e extintos.

A família Mustelidae é polimorfa e, talvez, polifilética, possivelmente derivada dos canídeos Amphicynodontinae do Terciário europeu, que encerra formas com Mx de talonido cortante, talvez ancestrais dos mustelinos (martas, fuinhas, etc.) ou de talonido em cúpula, de que teriam derivado os melinos (teixugos).

Os gêneros de mustelinos fósseis, extintos, distribuídos pelo Terciário europeu e norte-americano, são numerosos (mais de 20). O mais antigo, *Plesictis* Pomel, 1846, é do Oligoceno inferior da Europa e talvez da América do Norte, a ele pertencendo diversas espécies do tamanho da fuinha. *Megalictis* Matthew, 1907, do Mioceno inferior norte-americano, destaca-se sobretudo por seu grande tamanho, equivalente ao da onça, sendo o maior dos mustelídeos conhecidos.

Stenogale Schlosser, 1887, forma de pequeno tamanho, do Oligo-Mioceno europeu, com dentição mais cortante que a de *Plesictis*, por vezes é classificado entre os felídeos Proailurinae.

Entre os gêneros recentes, *Mustela* Linnaeus, 1758 (doninhas, furões, arminhos) é seguramente conhecido desde o Pleistoceno, na Eurásia, América do Norte e do

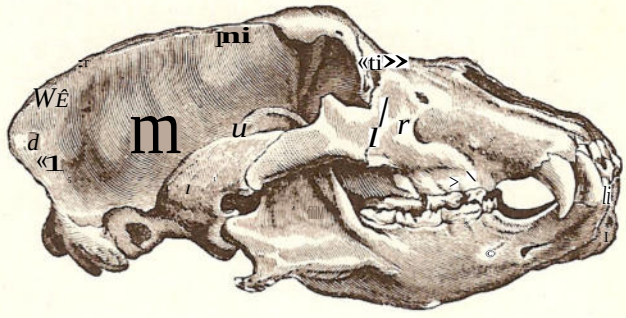


Fig. 361 – *Ursus spelaeus* Blumenbach, o gigantesco urso das cavernas do Pleistoceno europeu. Crânio e mandíbula, de perfil. Muitíssimo reduzidos (de Gaudry).

Sul, atribuindo-se-lhe, porém, com alguma dúvida, restos fósseis, procedentes do Terciário norte-americano, desde o Mioceno superior, e europeu, a partir do Plioceno inferior; *Martes* Frisch, 1775 (martas propriamente ditas) é presente na Eurásia, desde o Plioceno inferior e na América do Norte desde o Plioceno superior, pelo menos. Os gêneros sul-americanos, recentes, *Grison* Oken, 1816, *Grisonella* Thomas, 1912, e *Lyncodon* Gervais, 1844, são conhecidos desde o Pleistoceno, o primeiro deles inclusive do Pleistoceno norte-americano, quando e onde foi contemporâneo de *Guio* Frisch, 1775 (glutão).

Grison intermedius (Lund), espécie fundada sobre um ramo mandibular direito, incompleto, com pré-molares (inclusive os carniceiros) presentes, coletada na Lapa da Escrivânia, região de Lagoa Santa, senso lato, Minas Gerais, é duvidosa, não se distinguindo, talvez, de *G. allamandi* Bell, recente, cuja presença no Pleistoceno é incerta.

Outro gênero sul-americano, recente, *Galera* Browne, 1789 (taíras, papas-mel, iraras) é também duvidosamente presente no Pleistoceno das cavernas de Minas Gerais [*G. barbara* (Linnaeus)].

Subfamília Mellivorinae Gill, 1872. Pequena representação conhecida no tempo e no espaço.

Um gênero do Plioceno inferior (Poncianense) da China, *Eomellivora* Zdansky, 1924, talvez participante de uma subfamília à parte, é a única forma extinta conhecida. Alguns autores separam-na, juntamente com *Perumium* Orlov, 1948, mustelídeo de grande tamanho, do Poncianense de Odessa, numa subfamília particular (Peruniinae), cujas afinidades mais estreitas são com os glutões.

O atual *Mellivora* Storr, 1780 (ratei ou "teixugo" melívoro, isto é, papa-mel), africano, é citado, como fóssil, no Plioceno médio da índia.

Subfamília Melinae Burmeister, 1850. Pré-molares muito pequenos, inclusive o P^4 (carniceiro superior); 1/2 M, o carniceiro inferior (M_X) com talonido grande e metacônido geralmente presente, o M^1 grande e complicado. Teixugos, propriamente ditos, animais fossadores, de vida noturna, garras embotadas, plantígrados ou semiplantígrados.

Esta família recente é conhecida na Europa desde o Mioceno médio; na Ásia, desde o Plioceno inferior. Dos gêneros europeus conhecidos, *Trochitis* Meyer, 1842, do Mioceno médio e superior e Plioceno inferior, é o mais antigo do grupo. Este e outros gêneros do Terciário europeu parecem ter sido colaterais do filo que culminou no atual *Meles*, não seus ancestrais, alguns deles incluindo mesmo, formas aberrantes.

Promeles Zittel, 1890, do Plioceno inferior de Piquermi, Grécia, com 3/3 P, 1/2 M, o carniceiro superior (P^4) alongado, o M^1 de contorno quadrangular, embora tritubercular, com forte cíngulo, inclui espécies mais afins com os teixugos *QMeles*) recentes.

Melodon e *Parataxidea*, ambos de Zdansky, 1924, são gêneros do Mio-Plioceno asiático, o primeiro do Mioceno superior e Plioceno inferior, o último do Plioceno inferior.

Entre os gêneros recentes, *Meles* Brisson, 1762 (teixugos verdadeiros), da fauna eurasiática, parece ser o mais antigo, pois vem do Plioceno inferior da Ásia, sendo conhecido também no Plioceno superior e Pleistoceno da Europa (Fig. 363), seguindo-se-lhe *Taxidea* Waterhouse, 1839 (teixugo americano), cuja distribuição geológica, na América do Norte, estende-se do Plioceno superior ao Recente.

Subfamília Mephitinae Gill, 1872. Esta subfamília, que alguns autores consideram inseparável da dos Melinae, é de distribuição principalmente norte-americana, sendo conhecida, no continente respectivo, desde o Plioceno inferior (*Pliogale* e *Martinogale* ambos de Hay, 1930) até o Recente (*Mephitis* Cuvier, 1800; *Spilogale* Gray, 1865; *Conepatus* Gray, 1837). *Trocharion* Major, 1903, é do Mioceno superior da Europa, sendo *Promephitis* Gaudry, 1861, do Plioceno eurasiático. Outros dois gêneros extintos (*Brachypotoma* Brown, 1908, e *Osmotherium* Cope, 1896) são do Pleistoceno norte-americano, onde um deles é sobrevivente do Plioceno superior (*Brachypotoma*).

Uma espécie do gênero *Conepatus* (C *altiramus* Reig), de tamanho médio, é conhecida por restos fósseis, procedentes do Plioceno (Chapadmalalense) das barrancas da costa atlântica entre Mar del Plata e Miramar, Argentina (Reig, 1952).

Um mustelídeo muito vizinho do atual *Conepatus suffocans* é citado por Boule (1920) como fóssil do Pleistoceno de Tarija, planalto sul-boliviano. Burmeister e Ameghino indicam a presença de diversas espécies do mesmo gênero no Pleistoceno (Pampeano) argentino.

C *suffocans* (Illiger) é citada como fóssil nas cavernas calcáreas de Minas Gerais, onde Lund coletou restos que ele e Winge atribuíram a esta espécie recente, duvidosamente presente no Pleistoceno das cavernas.

Segundo Coues, C *suffocans* seria a espécie única do gênero, devendo os outros nomes específicos serem relegados à sua sinonímia. Winge, neste ponto, concorda com Coues dizendo ser impossível encontrar diferenças de valor específico nas muitas variações de coloração do pêlo, etc., que se notam nos animais deste grupo. Segundo Winge, *Mephitis westermanni* Reinhardt, baseado num espécime recente, coletado em Lagoa Santa, é indistinguível de *Conepatus suffocans* assim como *Mephitis primaeva* Burmeister e *M mercedensis* Ameghino, estes baseados em restos fósseis no Pampeano argentino.

Subfamília Leptarctinae Gazin, 1936. Grupo extinto, de pequena representação conhecida, no tempo e no espaço, cujos gêneros, do Terciário médio norte-americano, apresentam semelhanças com os Procyonidae.

O gênero mais antigo, *Mephititaxus* White, 1941, do Mioceno inferior, é um mustelídeo de caracteres um tanto mesclados com aspectos procionídeos. *Craterogale* Gazin, 1936, do Mioceno superior de Nebrasca, é de crânio curto e alargado, apófises pós-orbitárias bem desenvolvidas, cristas temporais fortes e distintas, não reunidas numa crista sagitai, bulas timpânicas bem soldadas ao crânio, dentes fracos, em relação ao crânio, carniceiro superior de parastilo reduzido e protocone colocado muito anteriormente, como em *Mustela*, por exemplo. Seu contemporâneo no Mioceno superior, *Leptarctus* Leidy, 1856, que sobreviveu até o Plioceno inferior e que já foi classificado como um Procyonidae, assemelha-se muito a ele na morfologia craniana, mas seus dentes são de estrutura bem distinta. O carniceiro superior (P^4) deste gênero, triturante em vez de cortante, e o seu M^1 sugerem os dos procionídeos; em seu crânio, as cristas temporais dispõem-se semelhantemente às de *Plesictis* e a bula timpânica não possui conduto auditivo ossificado, caráter este primitivo para os mustelídeos como para os canídeos.

Subfamília Lutrinae Baird, 1847. Mustelídeos aquatícolas, de tamanho moderado e cauda bem desenvolvida, servindo como elemento importante à sua movimentação subaquática. Carniceiro superior com cúspide lingual (protocone) bem desenvolvida e molares inferiores providos de metacônido e talonido cortantes.

A história paleontológica desta subfamília começa no Oligoceno inferior da Europa, onde o gênero *Potamotherium* Géoffroy, 1833, que é presente também no Mioceno inferior e de que se conhece o esqueleto completo, se apresenta já como uma forma muito diferenciada, cujas especializações esqueletais não permitem seja considerada na linha ancestral direta das lontras atuais (*Lutra*). Sua dentição, mais primitiva e menos especializada que a destes seus parentes modernos, é de fórmula mais completa, embora muito semelhante à destes.

Paralutra Roman & Viret, 1934, baseado num fragmento mandibular, com dentes menos especializados que os das lontras atuais, é do Mioceno superior europeu.

Diversos gêneros extintos são conhecidos na América do Norte, desde o Mioceno médio até o Plioceno superior, assim como no Plioceno inferior da Eurásia e Plioceno médio da Ásia e África, todos eles de características lutrinas bem definidas. *Enhydriodon* Falconer, 1868, por exemplo, do Plioceno inferior (Europa), médio (África) e superior (Ásia) do Antigo Continente, a que se ligam espécies de tamanho avantajado, apresenta acentuada adaptação à vida aquática.

Nesolutra Bate, 1935, e *Cyrnaonyx* Helbing, 1935, são formas extintas, do Pleistoceno de Malta e do continente europeu, respectivamente.

Entre os gêneros recentes, *Lutra* Brisson, 1762 (lontras comuns), da Eurásia e América do Norte e do Sul, é conhecido, na Europa, desde o Plioceno inferior, na América do Norte, a partir do Plioceno superior e, na América do Sul, do Pleistoceno em diante. *Enhydra* Fleming, 1822 (lontra marinha, do Pacífico setentrional), é fóssil no Plioceno superior da Inglaterra.

Na América do Sul, o gênero *Lutra* é hoje representado pela espécie *L. platensis* Waterhouse, do Brasil meridional e Argentina, pelo menos. A outra lontra moderna, do Brasil e Uruguai, pertence ao gênero *Pteronura* Gray, 1837 (*P. brasiliensis* Zimmerman), que não é conhecido no estado fóssil.

Superfamília Feloidea Simpson, 1931. Bula timpânica muito dilatada e dividida em dois compartimentos por um septo ósseo, perfurado por pequeno forame; canal auditivo ossificado e muito curto; apófise parocipital bem justaposta à bula timpânica, e apófise mastóide, na maioria dos gêneros, curta; canal carotidiano e forame glenóide pequenos, o último às vezes ausente. Membros locomotores penta- ou tetradáctilos, semiplantígrados ou digitígrados.

A esta superfamília ligam-se os viverrídeos (civetas, genetas, etc.), hienídeos (hienas), do Antigo Continente, e felídeos (gatos, em geral), de distribuição praticamente universal.

Embora este grupo seja reconhecido como perfeitamente natural, é difícil fazer-se a diagnose dos caracteres comuns a todos os subgrupos, nele classificados.

Família Viverridae Gray, 1821. Felóides conservadores de alguns caracteres primitivos, de tamanho moderado ou pequeno, esguios e ligeiros, próprios, hoje, das regiões quentes do Antigo Continente. Dentes 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/2 M, de morfologia que sugere muito a de *Cynodictis*, canídeo extinto, do Terciário inferior da Europa. P^4 (carniceiro superior) alongado, de cúspide anterior (parastilo) relativamente forte ou rudimentar e cúspide interna forte e muito avançada; molares superiores trituberculados, os inferiores, inclusive o carniceiro (M_1) de trigonido alto, com suas três cúspides bem desenvolvidas, e talonido escavado. Crânio baixo e alongado, com crista sagitai e ocipital fortes; canal do alisfenóide comumente presente; forame pós-glenóide ausente; bula timpânica grande e separada em duas partes (ou timpânico) por um septo cuja presença se faz notar externamente. Membros locomotores curtos e finos, penta- ou, às vezes, tetradáctilos, semiplantígrados ou digitígrados. Cauda longa.

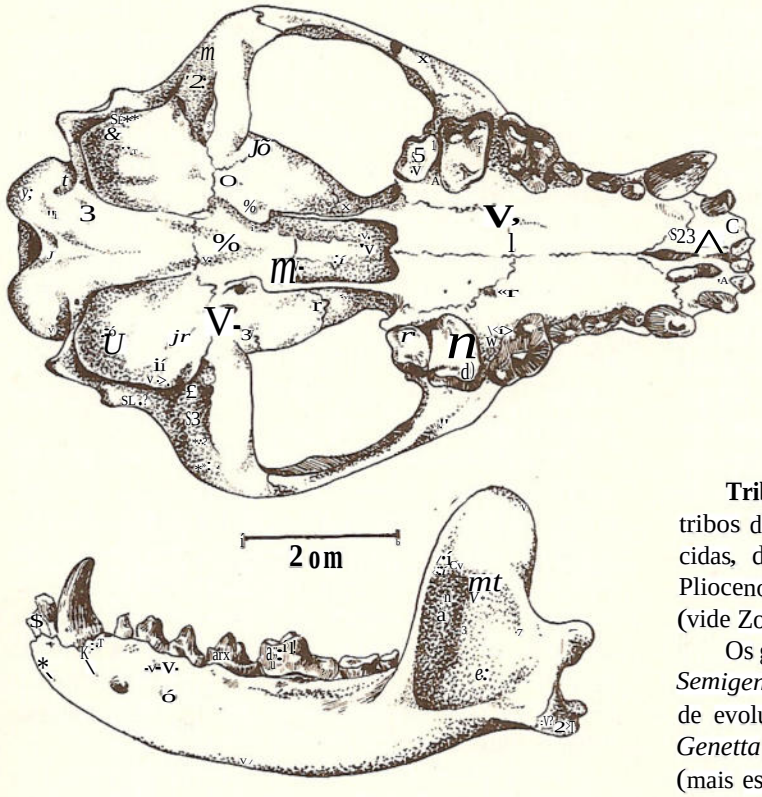


Fig. 362 – Crânio, em vista palatal, e mandíbula, de perfil, de *Phlaocyon ieuscosteus* Matthew. Mioceno inferior e médio do Colorado, Estados Unidos (segundo Matthew).

Este grupo apresenta-se um tanto heterogéneo, encerrando seis subfamílias, algumas das quais são perfeitamente consideradas por certos autores como merecedoras de distinção familiar (Herpestinae, por exemplo) e uma (Stenoplesictinae) composta por gêneros que, por seus caracteres estruturais, um tanto ambíguos, são admitidos, por vezes, entre os mustelídeos (Mustelinae).

Adotamos aqui a sistemática apresentada por Simpson (1945).

Subfamília Stenoplesictinae Schlosser, 1923. Grupo de parca representação paleontológica, talvez originário do Eoceno superior europeu, que sobreviveu, na Europa, ao que parece, até os tempos do Mioceno médio.

Stenoplesictis e *Palaeoprionodon*, ambos de Filhol, 1880, do Eoceno superior ou do Oligoceno inferior da Europa (fosforitos de Quercy, França), são notáveis por sua dentição cortante, sugestiva da dos felídeos, talvez testemunha duma comunidade de origem dos Viverridae e Felidae. *Leptoplesictis* Major, 1903, do Mioceno médio da Europa, é o último representante conhecido da subfamília, a que duvidosamente se agrega um outro gênero extinto, do Oligoceno inferior da Ásia.

Subfamília Viverrinae Gill, 1872. Conduto auditivo externo curto. Molares cortantes. Almíscares, ginetas e seus próximos afins, extintos e recentes. Mioceno ao Recente.

Tribo Viverrini Winge, 1895. Esta é a única das duas tribos da família representada por formas fósseis conhecidas, de presença constatada no Mioceno da Eurásia, Plioceno asiático e na fauna recente da Eurásia e África (vide Zoologia).

Os gêneros extintos, conhecidos, são quatro, a saber: *Semigenetta* Helbing, 1927, do Mioceno europeu, ramo de evolução rápida, colateral do que culminou no atual *Genetta* com apenas 1/2 M, sendo o M_2 muito pequeno (mais especializado, pois, que os gêneros vivos da mesma subfamília, todos com 2/2 M bem desenvolvidos); *Tungurictis* Colbert, 1939, do Mioceno superior da Ásia, ramo ainda portador de características primitivas, provavelmente nascido do mesmo tronco de que se originou o filo do atual *Viverra* Linnaeus, 1758, que, em senso lato, é tido como presente, na Europa, desde o Mioceno médio, e na Ásia, desde o Plioceno inferior; *Vishnuictis* Pilgrim, 1932, do Mioceno superior e Plioceno inferior da índia (Siwaliks), que pertence a outro filo cuja dentição muito se assemelha à de *Viverra* mas cujo crânio, muito altò, alongado e estreito, o distingue dos gêneros recentes; e *Jourdanictis* Viret, 1951, conhecido por restos fragmentários, do Mioceno da França, e de posição sistemática imprecisa, oscilando entre os Viverrinae e os Herpestinae.

Subfamília Herpestinae Gill, 1872. Viverrídeos pequenos, com dentes de cúspides mais aguçadas que as dos viverrinos e de conduto auditivo externo em forma de tubo alongado.

Todos os gêneros conhecidos participam da fauna africana moderna, sendo *Herpestes* Illiger, 1811, o único deles que, em sentido lato, é apontado como fóssil, na Europa, desde o Oligoceno superior.

Família Hyaenidae Gray, 1860. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 4-3/4-3 P, 1/1-2 M; caninos fortes; pré-molares muito espessos, os anteriores pequenos, o carniceiro superior (P^4) muito alongado e muito forte, com uma cúspide

anterior, seguida por longa lâmina cortante; molares muito reduzidos em tamanho, exceto o carniceiro inferior (Mi), grande e bilaminado, com talonido pequeno. Crânio largo, de rostro moderadamente alongado, arcadas zigomáticas bem convexas para fora e crista sagital saliente; canal do alisfenóide ausente; bulas auditivas não interseptadas, mas de cavidade entotimpânica pequena e cavidade ectotimpânica grande. Membros locomotores tetradáctilos e digitígrados, garras não retráteis, os anteriores mais longos que os posteriores. Hienas. Mioceno superior ao Recente, no Antigo Continente.

Subfamília Ictitheriinae Trouessart, 1897. Grupo extinto, com apenas um gênero conhecido, *Ictitherium* Wagner, 1848, do Plioceno inferior (Poncianense) da Eurásia, que parece marcar a transição entre os Hyaenidae e os Viverridae, assemelhando-se a estes por sua dentição, que no entanto é de tipo mais nitidamente hienídeo. Seu crânio mescla também caracteres típicos dos viverrídeos com caracteres nitidamente hienídeos.

Subfamília Hyaeninae Mirart, 1881. Hienas propriamente ditas distribuídas por cinco gêneros, sendo três extintos. Mioceno superior ao Pleistoceno, na Ásia; Plioceno inferior ao Pleistoceno, na Eurásia; Recente, na África.

Hyaenictis Gaudry, 1861, do Plioceno inferior (Poncianense) da Europa, é o gênero mais antigo, cujo único molar superior (M^1) é ainda bem desenvolvido, sendo o M_2 ainda presente, mas diminuto, em vias de desaparecer, e o Mi (carniceiro inferior) grande e sem metacônido.

Lycyaena Henel, 1862, por vezes tido como um canídeo Simocyoninae, baseado em espécimes fragmentários, é do Plioceno inferior e médio da Eurásia. A exemplo de *Hyaenictis* seus dentes são mais estreitos que os de *Hyaena* e seu M_2 é ainda presente, mas pequeno.

Euryboas Schaub, 1941, do Pleistoceno inferior (Vilafranquianense) da Europa e África, é uma forma muito especializada, de membros locomotores alongados, série dentária quase retilínea, sem imbricação dos pré-molares que são cortantes, sugerindo um tanto os dos felídeos, não dilatados, como os das hienas.

Um gênero de afinidades muito duvidosas, *Ailuraena* Stirton & Christian, 1940, assinalado no Plioceno superior do Texas, embora inicialmente atribuído a esta família (Hyaenidae), por alguns autores é considerado como um felídeo.

As hienas propriamente ditas, pertencentes aos dois gêneros recentes, *Hyaena* Brisson, 1762 (hiena malhada) e *Crocuta* Kaup, 1828 (hiena pintada), ambas africanas, a primeira também asiática, são conhecidas desde o Terciário. *Crocuta* teve sua presença assinalada na Ásia desde o Mioceno superior até o Pleistoceno, quando se extinguiu ali e na Europa, onde é conhecida a partir do Plioceno superior (Fig. 364). *Hyaena* é fóssil no Plioceno superior e Pleistoceno da Europa, sendo presente na Ásia desde o Pleistoceno até hoje.

Família Felidae Gray, 1821. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 3-2/3-1 P, 1/1 (2) M, todos quase que exclusivamente cortantes, incisivos pequenos, caninos robustos e pontiagudos, de rebordos anterior e posterior cortantes, às vezes serrilhados, principalmente os superiores; carniceiro superior (P^4) trilobulado, em lâminas, com protocone presente; carniceiro inferior (Mx) bilobulado (bilaminado), com as duas lâminas convergentes, e talonido rudimentar ou ausente; M^1_2 sempre muito pequenos, sendo

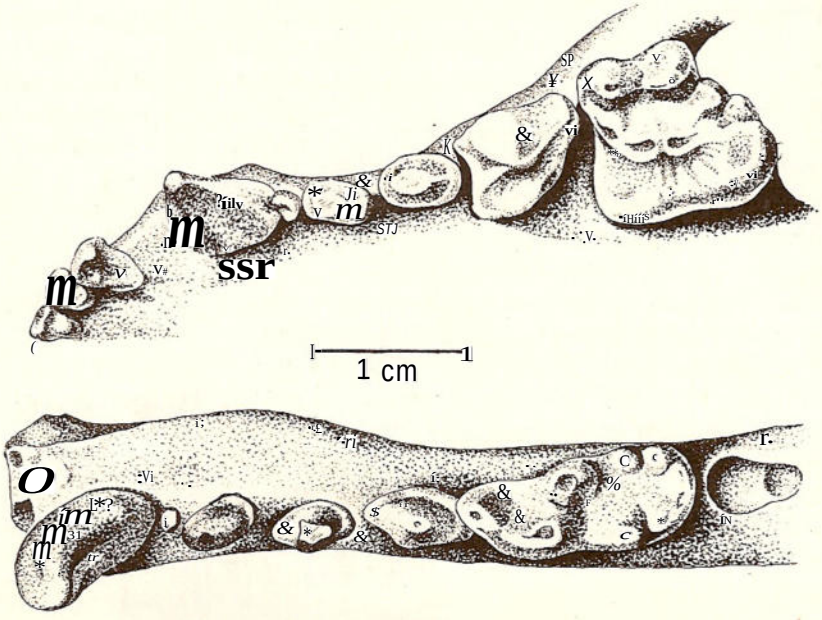


Fig. 363 – Séries dentárias esquerdas, superior (em cima) e inferior (embaixo), de *Meles thorali* Viret, em vista oclusal. Pleistoceno inferior (Vilafranquianense) da França (segundo Viret).

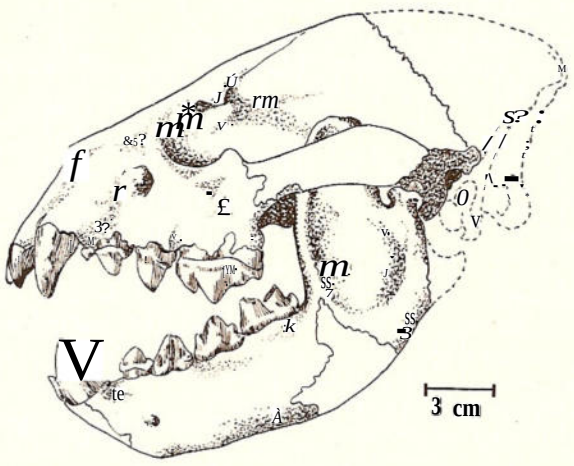


Fig. 364 – Crânio e mandíbula de *Crocuta tungurensis* Colbert, hiena do Mioceno médio (Vindobonianense) da Mongólia (segundo Colbert).

o M_2 comumente ausente. Crânio arredondado, de rostro curto, arcadas zigomáticas afastadas; bula auditiva volumosa, bem arredondada, de superfície externa lisa, dividida por um septo perfurado, em dois compartimentos (ecto- e entotimpânico), de curto meato auditivo externo. Mandíbula robusta, movendo-se no sentido vertical, côndilo transversal. Clavícula rudimentar, não funcional. Membros locomotores longos e delgados, digitígrados, os anteriores pentadáctilos, os posteriores mais comumente tetradáctilos, de garras retráteis.

A história paleontológica dos felídeos é das mais conhecidas e a filogenia deste grupo é perfeitamente demonstrativa, sob o ponto de vista evolutivo. As mais antigas formas ancestrais conhecidas são do Eoceno superior ou do Oligoceno inferior da América do Norte e Europa. Eram muito primitivas e estavam ainda longe dos tipos especializados mais recentes, seja no seu sistema dentário, seja em sua estrutura geral. As transformações operaram-se na estrutura craniana e na do sistema dentário, este submetido a sucessivas transformações, acompanhando as sofridas pelo crânio. Os atuais felídeos do gênero *Panthera* Oken (leão, tigre, leopardo, jaguar e seus mais próximos afins) são muito especializados e apresentam extrema simplificação do sistema dentário, simplificação esta que se processou exclusivamente nos molares e pré-molares, reduzidos em número.

Quatro subfamílias: Proailurinae, Nimravinae, Felinae e Machairodontinae, sendo as duas últimas as finais do grupo, a elas pertencendo os felinos (gatos, em geral) e os "tigres-dentes-de-sabre", respectivamente. A única ainda presente na fauna moderna é a dos Felinae, sendo as demais extintas.

Uma outra subfamília extinta, Hyainailourinae Simpson, 1945, com um só género *Hyainailourus* Biedermann, 1863, do Mioceno eurasiático, é duvidosamente considerada dentro da família Felidae.

Admite-se, geralmente, a comunidade de origem dos felinos e dos "tigres-dentes-de-sabre", sendo o gênero *Dinictis* Leidy, um felídeo Nimravinae, do Oligoceno e Mioceno da América do Norte, tido como o provável ponto de origem comum destes dois grupos. O gênero *Hoplophoneus* Cope, do Oligoceno e Mioceno inferior dos Estados Unidos, indubitavelmente é mais aparentado com os "tigres-dentes-de-sabre".

Subfamília Proailurinae Zittel, 1893. Encerra formas primitivas, de dentição relativamente completa (3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/1 M), pentadáctilas e semidigitígradas, do Terciário eurasiático.

Proailurus Filhol, 1879, do Eoceno superior ou do Oligoceno inferior e Mioceno da Europa, aproxima-se, estruturalmente, por seu crânio, principalmente, do tipo felídeo, dos Nimravinae, de que trataremos a seguir, parecendo ter pertencido ao filo que originou os Machairodontinae, a despeito das semelhanças que também apresenta com os musteHdeos típicos.

Mellivorodon Lydekker, 1884, do Plioceno médio dos Siwaliks, índia, é pouco conhecido, assim como *Vinayakia* Pilgrim, 1932, também do Plioceno asiático.

Subfamília Nimravinae Trouessart, 1885. Grupo de difícil definição, a que se ligam gêneros de características estruturais muito mutáveis através do ciclo evolutivo, mas que diferem bastante dos felídeos das outras subfamílias para merecer separação como subfamília particular. São felídeos extintos, do Terciário norte-americano e do Antigo Continente, cujas afinidades com os demais grupos da mesma família são difíceis de compreender, dado que a complexidade de suas semelhanças e diferenças para com os mesmos torna praticamente impossível uma idéia mais clara a respeito. As intermigrações operadas entre as faunas da América do Norte e do Antigo Continente (Eurásia, particularmente) durante o Terciário, cooperaram em grau ponderável para o estabelecimento de tal confusão nas inter-relações filéticas em consideração.

Cope deu aos felídeos desta subfamília o título de "falsos dentes-de-sabre", alusivo à sua mais notável especialização e à falsa impressão de afinidade próxima que, por isto mesmo, dão com os "tigres-dentes-de-sabre" verdadeiros.

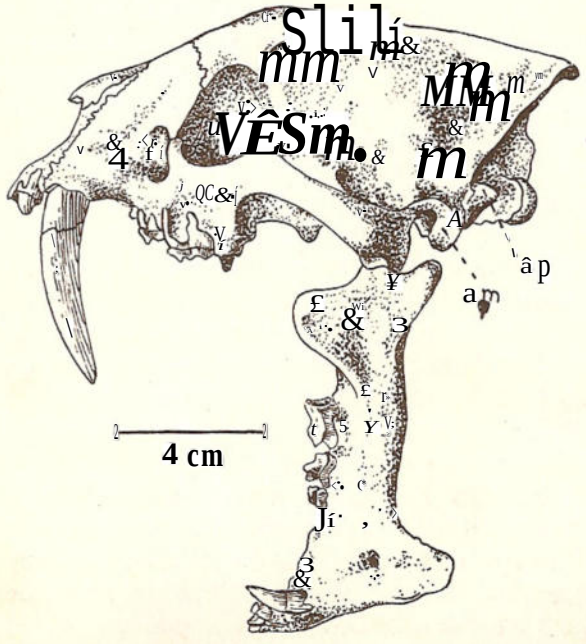
Ailurictis Trouessart, 1885, com 3/3 P, 1/2 M, o carniceiro inferior (Mx) sem metacônido e com forte talonido, o M_2 reduzido, sínfese mandibular com rebordo agudo, é fóssil na Europa desde o Eoceno superior até o Oligoceno médio.

Dinictis Leidy, 1854, com 3-4/3 P, 2-1/2 M, o carniceiro inferior (Mj) de tipo mais nitidamente felídeo, com metacônido e talonido; o canino superior já alongado e curvo, serrilhado em seu bordo posterior, a sínfise mandibular com rebordo inferior expandido para baixo, bula auditiva incompletamente ossiíicada, corpo e cauda alongados, inclui espécies de tamanho moderado (D. *felina* Leidy, *D. squalidens* Cope, *D. cyclops* Cope), do Oligoceno superior (camadas de White River) e do Mioceno inferior e médio (camadas de John Day) dos Estados Unidos. É uma forma que, a despeito de extremamente primitiva, mas já um tanto especializado como "dente-de-sabre", talvez não esteja muito afastada do tronco ancestral comum dos Nimravinae, Felinae e Machairodontinae (Fig. 365).

Dinailurictis Helbing, 1922, do Oligoceno médio (Estampianense) da França, conhecido apenas por seu canino e dois pré-molares superiores, parece ter sido próximo afim de *Dinictis*.

Nimravus Cope, 1879, de crânio estruturalmente intermediário entre o dos felinos e o dos "tigres-dentes-de-sabre", com 4-3/3-2 P, 1/1-2 M, o carnicçiro inferior (Mi) sem metacônido, o canino superior moderadamente alongado, a sínfise mandibular de rebordo inferior normal; é representado por diversas espécies (*N. debilis* Cope, *N. gomphodus* Cope e outras), que se assemelham muito às de *Ailurictis* e que caracterizam o Oligoceno superior e o Mioceno inferior dos Estados Unidos (Fig. 366).

Fig. 365 – Crânio e mandíbula de *Dinictis squalidens* Cope, de perfil. Oligoceno médio (White River) dos Estados Unidos (segundo Matthew).



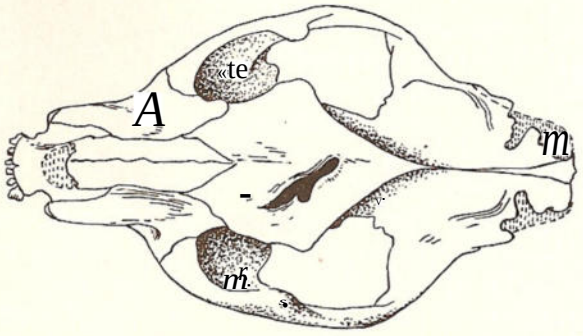


Fig. 366 – Crânio de *Nimravus bumpensis*, visto de cima, com a marca de uma perfuração, produzida, provavelmente, por estocada de canino superior de *Eusmilus* (de Piveteau).

Pogonodon Cope, 1880, do Mioceno inferior norte-americano (camadas de John Day), é ali representado por uma espéie de tamanho relativamente grande (*P. platycopis* Cope), cujo crânio igualava o de uma sussuarana, espécie esta por vezes atribuída a *Dinictis* [*Felis (Puma) concolor*].

Dois outros gêneros do Mioceno inferior (formação John Day) da América do Norte são *Archaelums* Cope, 1879, e *Dinaelums* Eaton, 1922, o primeiro muito afim com *Nimravus* talvez indistinguível do mesmo, o segundo mais especializado e mais semelhante aos felinos que os procedentemente considerados, incluindo a maior das espécies de seu grupo presente na formação John Dav.

Pseudaelurus Gervais, 1848-1852, com 3/3-2 P, 1/1 M, de crânio ainda estruturalmente primitivo, muito semelhante *aProailurus*, talvez seu descendente, é presente na Europa através de todo o Mioceno, tendo espécies suas sido também identificadas no Mioceno inferior da África e no Mioceno inferior e Plioceno inferior e médio da América do Norte.

Metailurus Zdansky, 1925, de caninos longos e com rebordos anterior e posterior serrilhados e cortantes, parece ter sido muito comum na Ásia nos tempos do Mioceno superior e Plioceno inferior. Alguns autores consideram-no como um possível descendente do último considerado.

Therailurus Piveteau, 1948, uma forma de aspecto geral um tanto mais macairodontino que *Metailuris*, é do Plioceno inferior da França e do Pleistoceno da África do Sul.

Subfamília Felinae Trouessart, 1885. Gatos propriamente ditos, cuja história paleontológica parece ter começado no Antigo Continente ainda nos tempos do mioceno superior, marcando o início de uma linha filética que, substituindo as mais antigas e primitivas supraconsideradas, seria a única a sobreviver até os tempos geológicos modernos, com marcante presença na fauna de todos os continentes, exceto a Austrália.

Apenas quatro gêneros extintos: *Sivaelurus* Pilgrim, 1913, de face um tanto curta, *Vishnufelis* Pilgrim, 1932, *Dinofelis* Zdansky, 1926, e *Sivapanthera* Kretzoi, 1929, os três primeiros do Plioceno inferior (Vindoboniense) e o último do Pieistoceno da Ásia.

Todos os outros gêneros conhecidos são recentes, incluindo os gatos em geral (gato, tigre, leão, onça, sussuarana ou puma, leopardo, lince, panteras e seus próximos afins). O tipo do grupo é *Felis* Linnaeus, 1758, com 28 a 30 dentes segundo a presença ou ausência do primeiro pré-molar superior, de cada lado. Patas anteriores relativamente pouco alongadas, providas de garras retráteis, muito curvas, cortantes e pontudas. Pupila alongada verticalmente. Este gênero é representado hoje por diversas espécies, distribuídas por subgêneros e participantes da fauna da Europa, Ásia, África, América do Norte e América do Sul (vide Zoologia). Os outros gêneros atuais são *Acinonyx* Brookes, 1828, afro-asiático, e *Panthera* Oken 1816, com três subgêneros, a que pertencem o leão, a pantera e o tigre, do Antigo Continente, e o jaguar ou onça, americano.

Destes, os do gênero *Felis* parecem sér os de história paleontológica mais antiga, datando do Mioceno superior ou do Plioceno inferior da Europa, com diversas espécies extintas, através do Plioceno europeu e no Plioceno superior e Pieistoceno eurasiático e no Pieistoceno americano, distribuídas por diversos subgêneros.

Nos depósitos pleistocênicos das cavernas da Europa, encontram-se, em geral, restos do leão das cavernas, *Panthera* (*Leo*) *spelaea* (Goldfuss), que pouco ou nada se distingue do leão afro-asiático atual, e *Panthera* (*Leo*) *leo* (Linnaeus), leão comum, que habitava ainda a Europa, no período histórico. Restos de leopardo, *Panthera* (*Panthera*) *pardus* (Linnaeus), de lince, *Felis* (*Lynx*) *lynx* Linnaeus, de diversos outros gatos, inclusive do *Felis* (*Felis*) *catus* Linnaeus, espécie a que pertencem os gatos selvagens do Antigo Continente e os gatos domésticos, descendentes daqueles, e mesmo de tigre, *Panthera* (*Tigris*) *tigris* (Linnaeus), segundo Brongniart, são também encontrados no Pieistoceno das cavernas da Europa, principalmente da Bélgica, França meridional e Gibraltar (Fig. 367).

O Felis atrox Leidy, do Pieistoceno da Califórnia e México, era um "leão" gigantesco, uma quarta parte maior que o leão africano atual, igualando em tamanho ao enorme *F. spelaea* (leão das cavernas), do Pieistoceno europeu.

Na formação pampeana da Argentina, acham-se restos de espécies extintas de *Felis* e das espécies recentes *F.* (*Puma*) *concolor* Linnaeus, o puma, sussuarana ou "leão" da América, e *Panthera* (*Jaguarius*) *onca* (Linnaeus), o jaguar ou onça, que são também representados nas cavernas de ossadas do Brasil, juntamente com outras espécies de *Felis*, como veremos.

Lund coletou restos de diversas espécies recentes deste gênero nas cavernas calcáreas do vale do Rio das Velhas, Estado de Minas Gerais, Brasil, restos estes que foram estudados por Winge (1895-1896) e que pertencem às seguintes espécies, e provavelmente às seguintes subespécies: *Felis* (*Noctifelis*) *tigrina tigrina* Erxleben, *F.* (*Noctifelis*) *tigrina wiedii* Schinz., *F.* (*Herpailurus*) *yagouarondi* É. Géoffroy, *F.* (*Leopardus*) *pardalis* Linnaeus, *F.* (*Puma*) *concolor concolor* Linnaeus e *Panthera* (*Jaguarius*) *onca* (Linnaeus). Sua presença no Pieistoceno é duvidosa, embora admissível.

O British Museum, de Londres, possui diversos ossos, procedentes de Minas Gerais, Brasil, que Lydekker não conseguiu distinguir de *Panthera* (*Jaguarius*) *onca* a que Ameghino também atribuiu restos fósseis ou subfósseis, coletados por Krône, numa das cavernas do vale do rio Iporanga, Estado de São Paulo, Brasil.

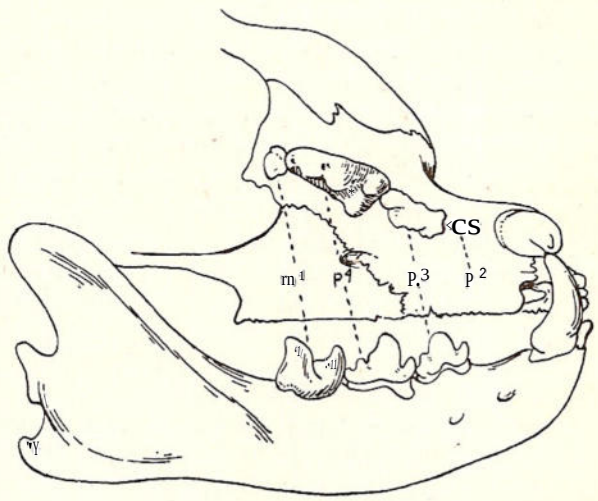


Fig. 367 – Dentes superiores (vistos de baixo) e inferiores (de perfil) de carnívoro fissípede (*Panthera leo*, leão), com os carniceiros (P^4 eMJ achuriados (segundo Matthew).

Acinonyx, hoje afro-asiático, como já vimos, foi identificado por restos fósseis no Plioceno superior da Europa.

Subfamília Machairodontinae Gill, 1872. Felídeos extintos, na maioria de grande tamanho, providos de enormes caninos superiores, transformados em formidáveis defesas, em forma de sabre bigume, denticulados no bordo posterior, que dão a estes animais aspecto muito peculiar.

A especialização dos caninos superiores em dentes-de-sabre, não foi exclusiva dos animais deste grupo, pois existiu também em dois outros grupos de mamíferos carnívoros, pelo menos (*Thylacosmilus* Riggs, marsupial borienídeo, do Plioceno sul-americano, e *Apataelurus* Scott, creodonte, do Eoceno norte-americano).

Os conhecidos caninos em forma de sabre eram mal adaptados para cortar, e deviam ser destinados principalmente a dar estocadas. Com esta suposição concordam as especializações osteológicas e miológicas dos "tigres-dentes-de-sabre". É, porém, possível que tais dentes fossem também usados em curtas cutiladas.

A adaptação principal dos caninos em forma de sabre é, segundo Simpson (1941), mais compatível com hábitos predatórios do que com os de devorador de cadáveres ou de carne corrompida, ao contrário do que supõem Bohlin (1940) e outros, que admitem terem tido esses formidáveis caninos a finalidade precípua de desmembrar a presa morta ou de destacar nacos de carne apodrecida.

A função de cortar a carne compete principalmente aos dentes carniceiros (P^4 e M_1), sendo os caninos e incisivos destinados a segurar e dilacerar a presa, fato este que pode ser observado nos carnívoros dotados de caninos normais, como acentua Simpson.

É, pois, bem mais provável que os grandes caninos em forma de sabre fossem destinados a ferir, de estocada, os grandes ungulados e herbívoros em geral. Cravados nas proximidades duma artéria principal, cortada sem dificuldade, apressavam a morte da presa, que morria esvaindo-se em sangue, que era bebibo por seu atacante.

Os grandes felinos atuais, como o tigre e o jaguar, por exemplo, usam os seus caninos não só para dilacerar a presa, como para matá-la instantaneamente, rompendo com eles sua medula espinhal, por trituração das vértebras cervicais.

Esta pode ter sido também uma das principais funções, senão a principal função do enorme canino superior dos "tigres-dentes-de-sabre", cujas presas habituais talvez fossem animais de grande porte, volumosos, como as "preguiças gigantes ou terrícolas" (megatérios, milodontes) ou "tatus" gigantes (gliptodontes), de que talvez arrancassem, com tais dentes, peças de sua carapaça óssea, e mesmo mastodontes.

Alguns autores, principalmente Abel (1939), não admitem, porém, que os "tigres-dentes-de-sabre" pudessem abrir bastante a boca, para que lhes fosse possível usar seus poderosos caninos superiores, em estocadas. Matthew (1910) já demonstrara, porém, a faculdade que tinham estes animais de baixar a mandíbula até à vertical (Fig. 370), tendo, além disso, Bohlin (1940, 1947) e outros, tornado evidentes as falhas da objeção de Abel. Embora os argumentos expendidos pelo último possam ser logicamente aplicados a alguns animais providos de dentes de sabre, não são, porém, conclusivos para os "tigres-dentes-de-sabre".

O emprego de seus poderosos caninos superiores, em estocadas, podia oferecer a estes animais outra vantagem que era a de fazer de tais dentes elementos de retenção da presa, enquanto esta se debatia para libertar-se. Nesta

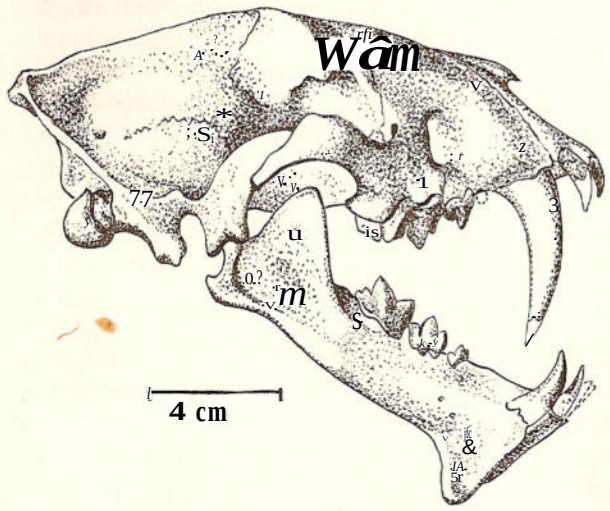


Fig. 368 – Crânio e mandíbula de *Hoplophoneus primaevus* Leidy, do Oligoceno norte-americano (segundo Scott & Jepsen).

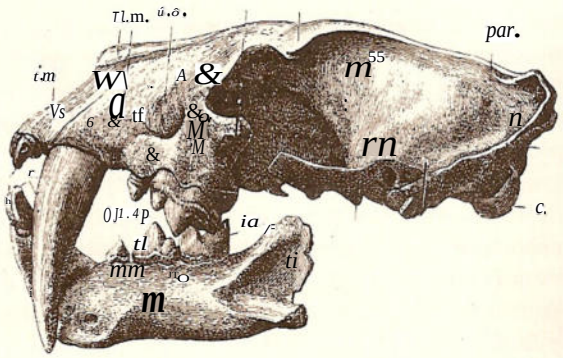


Fig. 369 – *Megantereon megantereon* Croizet & Jobert, do Plioceno superior ou Pleistoceno inferior da Europa. Crânio e mandíbula incompleta (de Gaudry).

função secundária, os caninos superiores de *Smilodon* eram ajudados pelas patas anteriores, que, como demonstrou Schaub (1925), eram ainda melhor adaptadas para agarrar e manter a presa do que as dos felinos. Suas garras eram mais retrráteis e mais preênseis do que as dos últimos.

Os "tigres-dentes-de-sabre" são conhecidos na Europa desde o Oligoceno inferior até o Pleistoceno. Habitaram também o sul da Ásia, no Plioceno inferior, médio e superior, assim como a América do Norte, desde o Oligoceno inferior até o Pleistoceno. Sua presença na América do Sul limita-se ao Pleistoceno.

Excetuando-se as espécies do gênero *Smilodon*, mais recentes, a base do crânio difere essencialmente da dos felídeos atuais, mas o estudo das espécies européias de *Machairodus* revelou que elas apresentam uma passagem quase insensível da estrutura primitiva â conformação

mais moderna da base do crânio. O esqueleto, em geral, é menos especializado que o dos felinos.

Hoplophoneus Cope, 1874, do Oligocenc norte-americano, talvez seja, ali, um imigrante do Antigo Continente. Sua presença no continente americano remonta, pelo menos, ao Oligoceno inferior, em cuja formação White River foram coletados diversos esqueletos muito bem conservados, com algumas especializações prematuras, que o afastam da linha ancestral das formas pleistocênicas. A maior de suas espécies igualava ao puma – *Felis (Puma) concolor* e a menor era um pouco inferior ao lince – *F. (Lynx) rufus* (Fig. 368).

O número de dentes é muito variável de uma espécie para outra (3/3 1, 1/1 C, 3-2/3-2 P, 1/1 M x 2= 28 ou 32), sendo os incisivos pontiagudos e curvos, os caninos superiores largos, longos, um tanto comprimidos lateralmente, à semelhança de um sabre curvo, com fios finamente serrilhados; os pré-molares assemelham-se muito aos dos felinos, inclusive o carniceiro superior (P^4), assim como o carniceiro inferior (M_X). O crânio, também semelhante ao dos felinos, é mais alongado e menos globuloso que o de *Felis*; a bula timpânica parece não ter sido ossificada, exceto no que diz respeito ao timpânico, de paredes ósseas muito finas, bem afastado dos processos mastóide e parocipital; mandíbula de apófise coronóide notavelmente baixa e região sinfisiária com rebordo inferior prolongado em apófise dirigida para baixo como em geral acontece com os mamíferos carnívoros dotados de caninos superiores em forma de sabre, o que deu margem à hipótese, bem plausível, de que tal apófise extra tinha a finalidade de proteger o canino superior. Membros locomotores curtos e robustos, pentadáctilos.

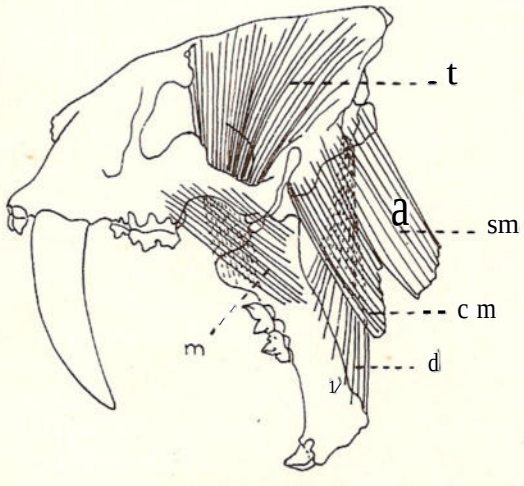


Fig. 370 – Crânio de "tigre-dentes-de-sabre", *Smilodon*, com a mandíbula (alguns músculos reconstituídos) (cm, cleidomastóide; d digástrico; *m*, masseter; *smy* estemo-mastóide; *t* temporal) (segundo Matthew).

Eusmilus Cervais, 1875, do Oligoceno europeu e norte-americano, talvez tenha descendido de *Hoplophoneus* ou se tenha originado independentemente deste, em um ou outro dos citados continentes, sendo mais avançado em especialização, que acentua porém a tendência evolutiva iniciada com *Hoplophoneus*. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 2/1 P, 1/1 M. Na mandíbula, o côndilo situa-se em nível mais baixo que *Hoplophoneus*, elevando-se a apófise coronóide a um nível pouco superior ao do ápice do carniceiro (M_X) inferior. Suas espécies, numerosas, distribuem-se por todo o Oligoceno europeu, sendo algumas presentes no Oligoceno médio e superior da América do Norte.

Sansanosmilus e *Ailuromachairodus* ambos de Kretzoi, 1929, caracterizam o Mioceno médio da Europa, sendo o primeiro deles citado também no Plioceno inferior da Ásia. Aproximam-se, sob certos aspectos, dos Nimravinae de caninos longos.

Machairodus Kaup, 1833. Dentes: 3/3 I, 1/1 C, 2-1/2P, 1/1 M, o carniceiro superior (P^4) comumente com quatro cúspides externas, em virtude da subdivisão da primeira (parastilo) em duas, e o inferior (Mj) sem metacônido ou com metacònido rudimentar, e comumente sem talonido, sendo os P_3^3 pequeníssimos; canino superior muito alongado, curvo, sendo o inferior relativamente pequeno, ambos serrilhados, em seus rebordos anterior e posterior. Mandíbula com ampla apófise descendente, no rebordo inferior da região sinfisiária-mentoniana. Bula timpânica bem ossificada. Diversas espécies, entre as *quaisM aphanistus* Kaup, do tamanho do leão, é do Plioceno inferior da Europa, onde o gênero é conhecido desde o Mioceno superior. Outras espécies são conhecidas no Plioceno inferior da Europa e Ásia, África e América do Norte.

Ischyrosmilus Matthew, 1918, é do Plioceno norte-americano.

Megantereon Croizet & Jobert, 1918, do Plioceno médio da Ásia e do Plioceno superior da Eurásia, inclui espécies de tamanho mais ou menos equivalentes ao da pantera. Seu canino superior, muito alongado, curvo, é desprovido de serrilhas. Carniceiro superior (P^4) com dentículo interno relativamente forte, parastilo simples (não bífido, como em *Machaerodus*); P_3^3 medianamente reduzidos. Crânio de rostro curto e apófise glenôide muito alongada para baixo. Mandíbula com apófise submentoniana bem desenvolvida. Membros locomotores curtos e grossos. *M. megantherеon* Croizet & Jobert é do Plioceno superior ou do Pleistoceno inferior (Vilafranqueanense) da Europa (Fig. 369).

Paramachairodus Pilgrim, 1913, inclui espécies do Plioceno inferior (Poncianense) e médio da Índia, que parecem próximas de *Machairodus aplmnistus*, sendo uma espécie citada no Plioceno inferior da Europa.

Heterofelis Cook, 1922, é do Plioceno norte-americano, tendo sido predecessor, e talvez ancestral direto de *Smilodon*, do qual difere apenas em detalhes estruturais, muito embora seus membros locomotores, bem mais curtos e mais esbeltos que os do último citado, pareçam desfavorecer tal hipótese de descendência, pelo menos em relação à única espécie conhecida (*H\ catocopsis* Cook).

Homotherium Fabrini, 1890, parece ter encerrado a linha evolutiva do grupo, no Plioceno superior ou no Pleistoceno inferior (Vilafranqueanense) da Europa. Suas espécies eram robustas, de tamanho avantajado, mas de membros locomotores um tanto alongados e delgados, pelo menos em *K crenatidens* Fabrini, do Vilafranqueanense da França, tão diferente, sob este ponto de vista, de *Megantereon* quanto o guepardo *(Acinonyx)* difere da pantera — *Panthera (Panthera)* — segundo Schaub.

Enfim, *Smilodon* Lund, 1842, o grande "tigre-dentes-de-sabre" americano, foi, no Pleistoceno, o último dos felídeos de seu grupo.

Encerra uma sô espécie, *S. popnlatçr* Lund, que compreende duas subespécies, *S. populator populator* Lund, sul-americana, e *S. populator californicus* Bovard, norte-americana, esta última de tamanho geralmente menor que o da subespécie típica e de formas um tanto mais gráceis. A *Smilodon populator populator* pertencem restos fósseis, descobertos no Pampeano argentino e no Pleistoceno de Tarija (Bolívia), de Rio Bamba (Equador), das cavernas de ossadas de Minas Gerais e do Rio Grande do Sul (Brasil).

Referindo-se a *Smilodon* afirmou Lund que, quanto ao tamanho, este singular carnívoro da fauna extinta rivalizava muito bem com as maiores formas de felinos e ursídeos de hoje, sendo o tamanho de seus caninos superiores muitíssimo maior que o dos dentes homólogos de todas as espécies de carnívoros terrestres, vivos e extintos. Tendo em vista as dimensões de suas falanges ungueais, concluiu Lund que o *Smilodon* devia ser de estrutura mais pesada que a de todos os gatos vivos, inclusive o leão, conclusão esta que foi confirmada por achados posteriores.

Seu sistema dentário apresenta grande redução numérica: 3/3-2 I, 1/1 C, 2/2-1 P, 1/1 M. Os incisivos são relativamente pequenos; os pré-molares anteriores são de tamanho reduzido, de uma só cúspide; o P^4 ou carniceiro superior é bem desenvolvido, geralmente com três cúspides externas, sendo a mesial a mais desenvolvida; os caninos superiores, enormes, um tanto curvos para trás, em forma de sabre bigume e acuminados, comprimidos lateralmente, Finamente estriados, principalmente em sua parte posterior, medindo, em linha reta, pelo menos 27 centímetros de comprimento, cabendo 20 cm à parte extra-alveolar; são separados do P^4 por curto diastema. Na mandíbula, o diastema que separa os pré-molares dos caninos é bem longo; nele se encaixa o canino superior, como demonstra uma depressão que existe no lado externo do ramo horizontal da mandíbula. Os três incisivos inferiores aumentam de tamanho do externo para o interno, sendo o último separado por curto intervalo de seu homólogo, do ramo oposto da mandíbula; os caninos inferiores são pequenos, medindo apenas 3 cm de comprimento, fora do alvéolo, constrastando, pois, com o enorme desenvolvimento dos caninos superiores; o carniceiro inferior (Mx) é destituído de metacônido e de tanolido. A apófise submentoniana da mandíbula é apenas ligeiramente saliente, sendo a apófise coronóide baixíssima. Os membros locomotores anteriores são mais robustos que os posteriores, numa desproporção bem mais acentuada que nos tigres e leões modernos, denotando isto um modo diferente de capturar e matar os animais apresados. Da estrutura de seu crânio e particularmente de sua mandíbula, concluiu Matthew que *Smilodon* tinha a faculdade de abrir a mandíbula até à vertical, de modo a poder usar seus formidáveis caninos superiores como punhais, no apresamento e sacrifício dos animais que caçava (Figs. 370 a 376).

Os depósitos pleistocênicos de Rancho La Brea, Los Angeles, Califórnia, contêm uma quantidade fabulosa de restos fósseis deste grande felídeo *(S. populator californicus)*, do qual rica série de crânios, mandíbulas e outros restos esqueletais se conservam no "Los Angeles County Museum". É interessante notar que seu número ultrapassa, naqueles depósitos, numa proporção de 30 para 1, segundo Scott (1937), o dos indivíduos *áeFelis atrox* o que não significa, necessariamente, ter sido este último menos comum que o "tigre-dentes-de-sabre", mas sim, que por ter um cérebro mais desenvolvido, era mais inteligente, evitando com bem maior sagacidade o perigo da armadilha de asfalto. O mesmo pode ser dito, *mutatis mutandis* do "lobo" de Rancho La Brea (*Aenocyondirus)*, em relação aos seus próximos afins do Pleistoceno californiano, dotados também de cérebro mais desenvolvido e igualmente bem menos numerosos, naqueles depósitos de asfalto, que o dito "lobo",

Os restos de *Smilodon populator populator* coletados por Lund, foram achados na Lapa do Baú (dentes, vértebras e ossos de membros locomotores de, pelo menos, um adulto e um indivíduo juvenil), na Lapa da Escrivânia nº 1 (maxilas, vértebras e ossos de membros locomotores de, pelo menos, quatro esqueletos), na Lapa da Escrivânia nº 5 (máxilas, vértebras e ossos de membros de dois esqueletos, no mínimo, além de ossos de mão e pé, etc.), na Lapa da Onça (um incisivo, uma mandíbula, um úmero e uma tíbia), na Lapa de Periperi (alguns dentes e ossos de mão e pé), na Lapa Vermelha (dentes e ossos de membros de três indivíduos, no mínimo) e numa caverna não especificada (uma tíbia) (Fig. 374).

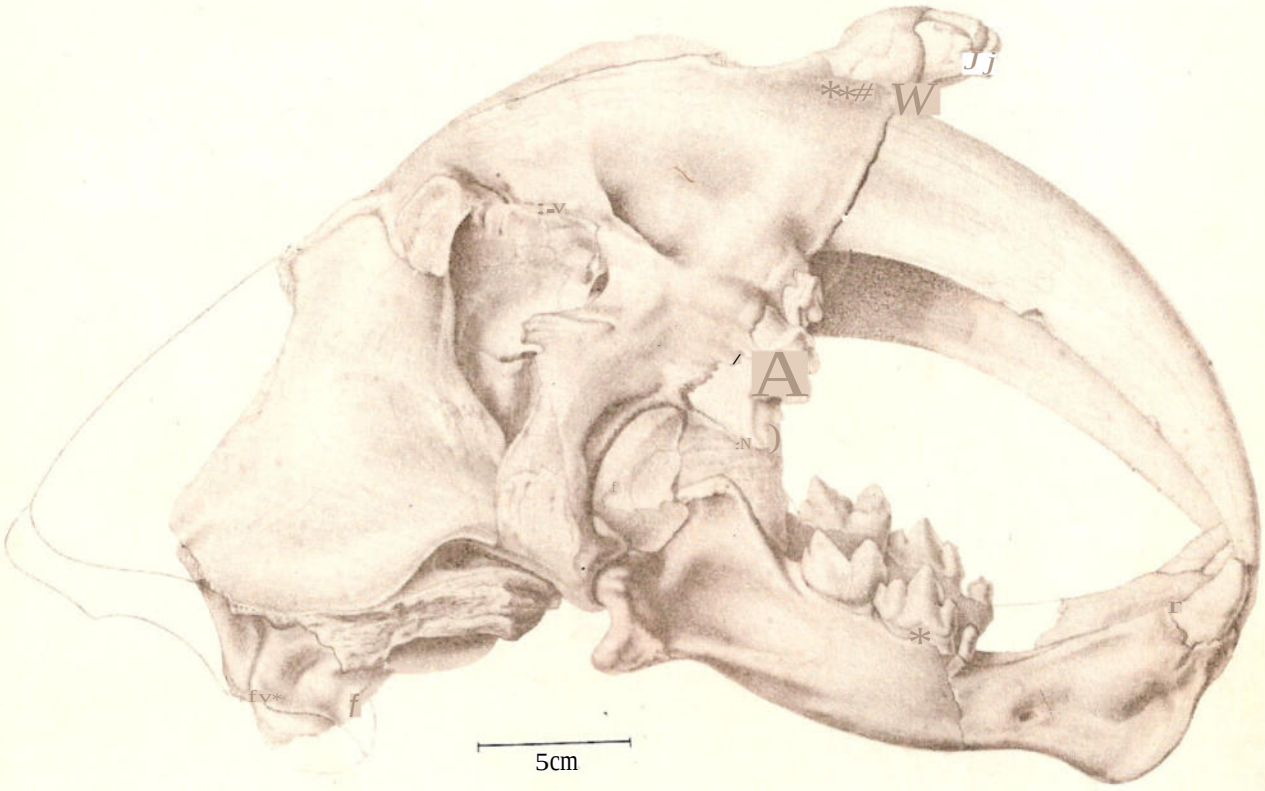


Fig. 371 – Crânio e mandíbula de *Smilodon populator populator* Lund, do Pleistoceno da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (modificado de Blainville).

Um belo crânio quase completo, foi coletado por Claussen numa das cavernas de Lagoa Santa, senso lato, Minas Gerais, e vendido pelo mesmo, por 4.000 francos, à Academia de Ciências do Instituto de França que posteriormente o doou ao Museu Nacional de História Natural de Paris, onde ainda se acha. Este crânio foi figurado por Blainville, em sua monumental "Ostéographie" (G. *Felis* est. XX). Equivale em tamanho, ao crânio do leão, mas o grande desenvolvimento de seus caninos superiores dá-lhe a aparência de muito maior e um aspecto bem particular. O lado direito do crânio está completo, restando do esquerdo apenas o canino superior. A mandíbula está reduzida também a seu ramo direito, mas o canino inferior esquerdo e os outros dentes inferiores do mesmo lado estão conservados. O rostro é curto e a cápsula cerebral é muito alongada e comprimida lateralmente, com alta crista sagital. As órbitas são completamente abertas atrás, comunicando francamente com as fossas temporais. A arcada jugal é muito forte. A bula timpânica é mcdiocremente volumosa. Como nos caês, o canal lacrimal perfura somente o osso lacrimal, sendo o orifício condilóide colocado, como nos felinos, numa depressão que lhe é comum com o orifício posterior, que se reúne com o orifício carotidiano (Figs. 371 a 373).

Subordem PINNIPEDLA Illiger, 1811

Carnívoros adaptados á vida marinha. Seus membros locomotores, de segmentos proximais curtos e partes distais alongadas, têm os dedos, em número de cinco, interligados por uma membrana natatória (sindactilia). Crânio achatado, de rostro curto, apresentando constrição pòs-orbitária; osso lacrimal ausente ou rudimentar; órbitas grandes. Dentição completa, mas com caracteres regressivos, com pré-molares e molares homodontes, simplesmente cónicos ou, além disto, providos de uma cúspide acessória anterior, e outra posterior, um tanto comprimidos transversalmente, os últimos molares comumente ausentes; caninos geralmcnte fortes. Coluna vertebral de região cervical fortemente desenvolvida e de

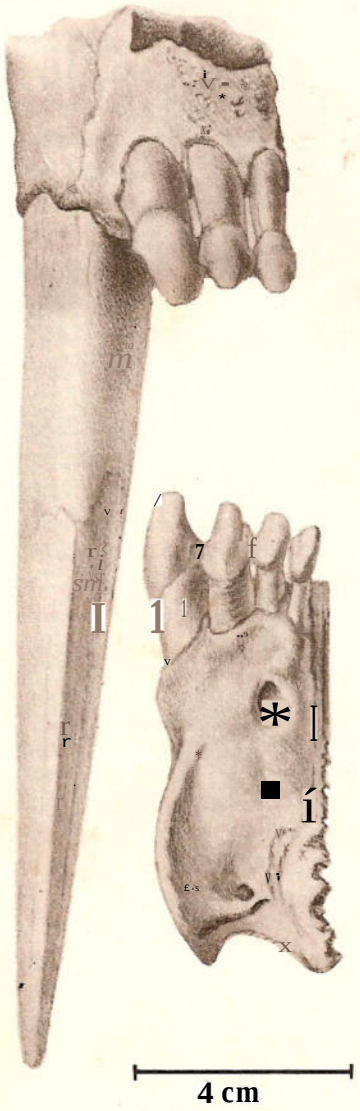


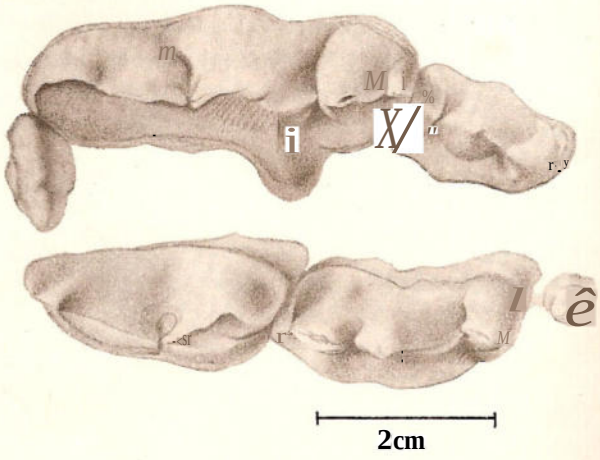
Fig. 372 – *Smilodon populator populator* Lund. Incisivos e caninos superiores e inferiores direitos, em seus alvéolos, vistos de frente (segundo Blainville).

região caudal curta e afilada. Otárias, focas e seus próximos afins, muito semelhantes aos carnívoros terrestres.

Os pinípedes são, segundo toda a verossimilhança, descendentes de carnívoros terrestres, de família indeterminada, de que se teriam destacado precocemente.

Família Semantoridae Orlov, 1931. Grupo de validade duvidosa, cujo gênero único, conhecido, é *Semantor* Orlov, 1931, com uma só espécie, baseada em restos fósseis pós-cranianos, procedentes do Plioceno inferior da Sibéria. Tais restos, se de fato pertencessem a um pinípede, confirmariam as afinidades dos animais desta subordem com as lontras (Mustelidae-Lutrinae), mas, segundo Thenius (1949), devemos considerar também a possibilidade de que tais fósseis tenham pertencido a um lutrino

Fig. 373 – *Smilodon populator populator* Lund. P^3 - M^1 e P_3 - M_3 direitos, vistos de sua face de oclusão (segundo Blainville).



altamente especializado para a vida aquática, não a um pinípede.

Família Otariidae Gray, 1825. Esta família recente, de carnívoros marinhos, que talvez seja o grupo originário, primitivo, dos Pinnipedia, se é que estes não tiveram origem difilética, como supõe McLaren, é representada nos arquivos paleontológicos desde o Mioceno inferior, marinho, da América do Norte ocidental, até o Mioceno superior da mesma região, Mioceno marinho do Japão, assim como no Plioceno médio e superior do Pacífico, na América do Norte, e Pleistoceno de diversas regiões.

Simpson (1945, pp. 121-122) admite apenas duas divisões sistemáticas maiores entre os Pinnipedia, além da família Semantoridae, extinta: famílias Otariidae e Odobenidae. Mitchell (1968) eMitchell & Tedford (1973) chegam ao outro extremo, considerando os Odobenidae como uma subfamília dos Otariidae e subdividindo esta em grande número de outras subfamílias, a maioria das quais, no que concerne aos grupos extintos, monogenérica, segundo o que abaixo se segue:

Família Otariidae Gray, 1825
+ Subfamília Enaliarctinae Mitchell & Tedford, 1968
  + *Enaliarctos* Mitchell & Tedford, 1968
    Mioceno inferior da Califórnia
+ Subfamília Desmatophocinae Hay, 1930
  + *Desmatophoca* Condon, 1906 (Fig. 377)
    Mioceno inferior da América do Norte ocidental
+ Subfamília Dusignathinae Mitchell, 1968
  + *Dusignathus* Kellog, 1927
    Mioceno superior da América do Norte ocidental
+ Subfamília Allodesminae Kellog, 1931

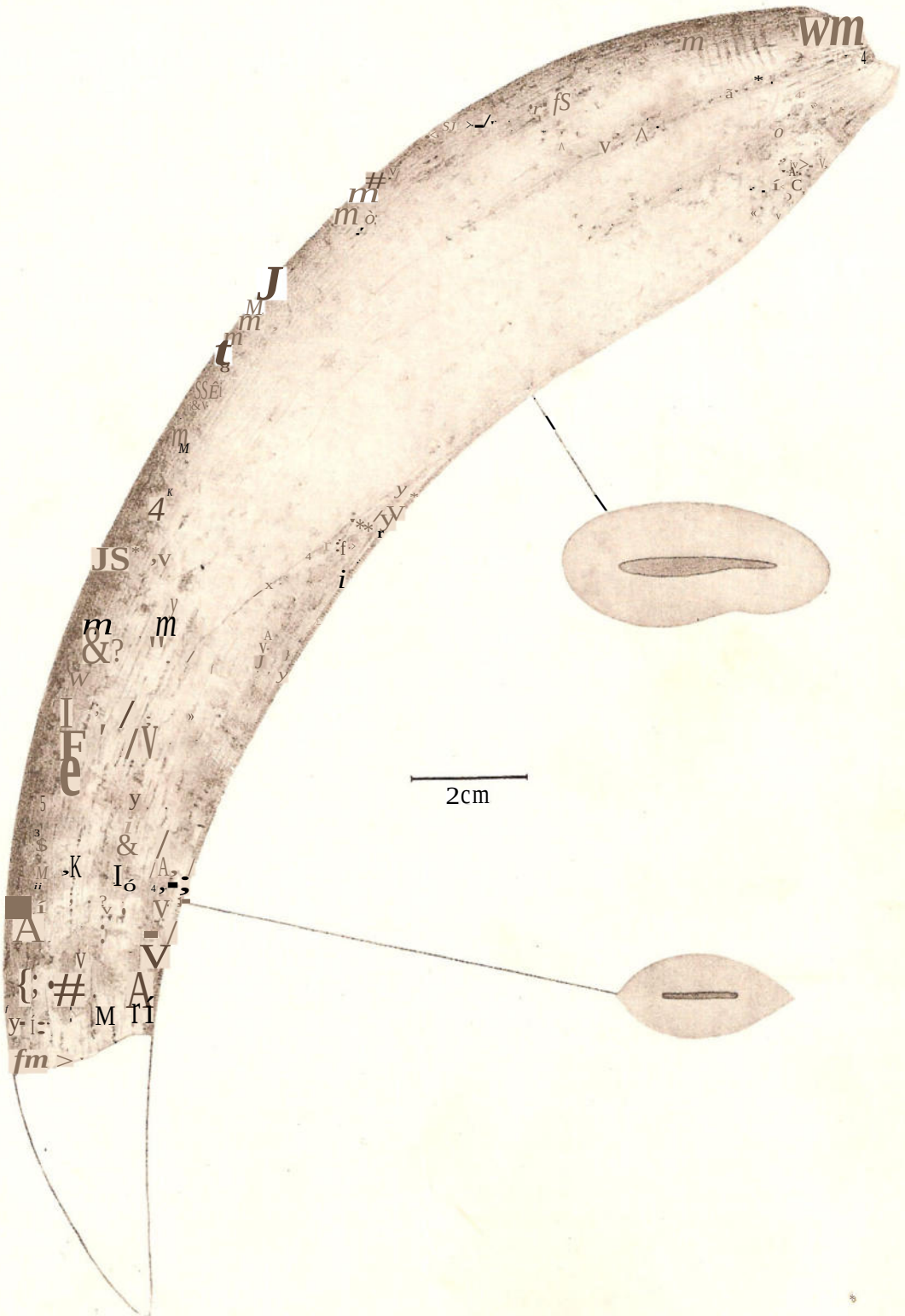
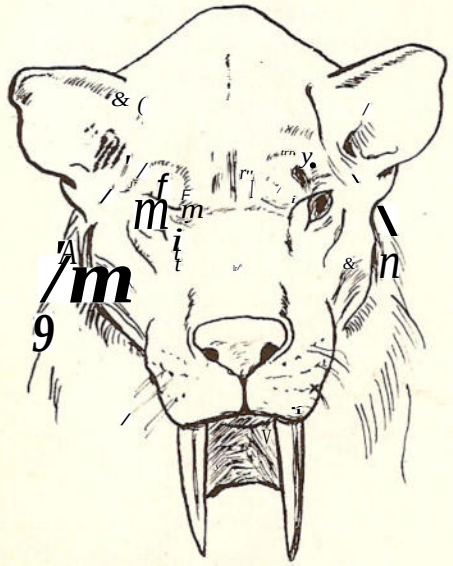


Fig. 374 – *Smilodon populator populator* Lund. Canino superior, com a ponta restaurada, visto de perfil e em duas secções transversais, relativas aos pontos indicados pelas linhas retas.
Região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (de Lund).

Fig. 375 – *Smilodon populator califomicus*. Cabeça restaurada (segundo Ch. Knight).



+ *Allodesmus* Kellog, 1922
  Mioceno inferior, idem
+ Subfamília Imagotariinae Mitchell, 1968
  + *Imagotaria* Mitchell, 1968
    Mio-Plioceno de Santa Bárbara Califórnia
+ Subfamília Otariinae Gray, 1925
  Tribo Otarriini Mitchell, 1968
  + *Oriensarctos* Mitchell, 1968
    Mioceno do Japão
    Otaria Peron, 1816
    Recente nas costas e ilhas em volta da América do Sul meridional
    Zalophus Gill, 1866
    Pleistoceno do Pacífico na América do Norte ocidental
    Neophoca Gray, 1859
    Recente: costa meridional da Austrália e do extremo sul da Nova Zelândia
    Eumetopias Gill, 1866
    Pleistoceno do Pacífico, América do Norte ocidental, e do Atlântico, na América do Sul.
    Recente: Pacífico setentrional
  Tribo Arctocephalini Mitchell, 1968
    Arctocephalus Géoffroy & Cuvier, 1826
    Plioceno da América do Sul. Pleistoceno da Nova Zelândia. Recente: regiões austrais, antárticas, ao sul da América do Sul, África, Austrália e Nova Zelândia
    Callorhinus Gray, 1859
    Recente: Pacífico setentrional
  + *Pitlianotaria* Kellog, 1925
    Mioceno inferior do Pacífico, na América do Norte
+ Subfamília Odobeninae Allen, 1880
  + *Prorosmarus* Berry & Gregory, 1906
    Mioceno superior do Atlântico, na América do Norte
  + *Trichecodon* Lankester, 1865
    Plioceno médio ao Pleistoceno da Europa
  + *Alachtherium* Du Bus, 1867
    Plioceno médio da Europa.
    Odobenus Brisson, 1762. Pleistoceno do Atlântico, na América do Norte e Europa. Recente: regiões árticas.

Talvez haja exagero no extremo polifiletismo admitido por Mitchell & Tedford dentro da família Otariidae

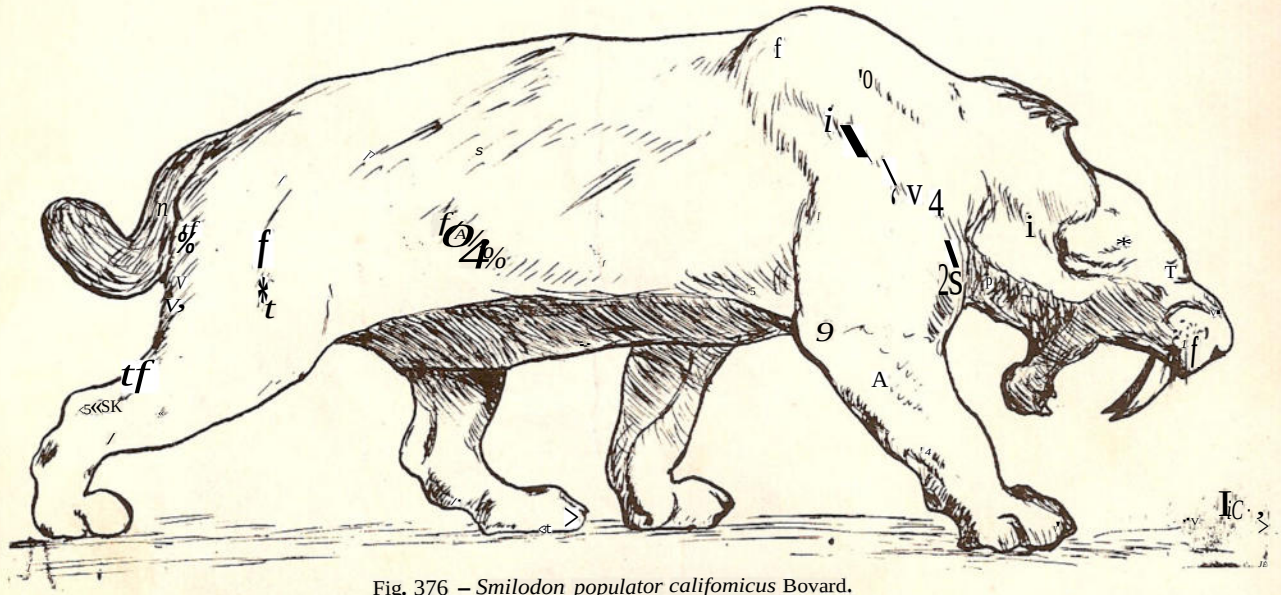


Fig. 376 – *Smilodon populator califomicus* Bovard. Restauração (segundo original de Knight).

e que um meio-termo entre Simpson (1945) e Mitchell & Tedford (1973) fosse melhor indicado. Isto, porém, é o máximo que podemos dizer aqui.

Entre as subfamílias admitidas por Mitchell & Tedford, a dos Enaliarctinae parece-nos bem fundada, em virtude das características estruturais do que se conhece do esqueleto e sistema dentário de seu gênero único, *Enaliarctos*, intermediárias entre as dos carnívoros terrícolas do grupo dos canóides e as dos pinípedes típicos, e também em vista de sua antiguidade geológica. Ela representa uma linha de canóides aquáticos, de estrutura possivelmente derivada da dos ursídeos hemicioninos, com adaptação à vida marinha. A estrutura craniana se assemelha, até certo ponto, à do crânio da lontra marinha, *Enhydra lutris*, e da lontra fluvial, *Lutra canadensis*, bem como, superficialmente, à de *Potamotherium*, lutrino extinto do Oligoceno, altamente especializado para a vida aquática.

Enaliarctos parece mais intimamente relacionado com os arctóides terrestres das famílias dos Ursidae, Procyonidae, Mustelidae e Canidae, no que concerne à estrutura de sua região auditiva e ossos vizinhos. Existe íntima semelhança morfológica, em tal região, com o ursídeo *Cephalogale* e, principalmenté, com *Potamotherium*, tido como um mustelídeo lutrino do Oligo-Mioceno, fato que não deixa de ser significativo, em vista de ter sido este mustelídeo extinto também muito especializado para a vida aquática. O cérebro e a dentição de *Enaliarctos* indicam também clara afinidade com os dos carnívoros arctóides.

No que se refere aos Pinnipedia, suas maiores semelhanças estruturais com os Otariidae são inegáveis, sugerindo sua maior aproximação com estes do que com os Phocidae. A estrutura anatômica do que se conhece de *Enaliarctos* sugere, pois, fortemente, ter sido este um elo da cadeia evolutiva que, partindo de ursídeos hemicioninos, no Terciário, teria levado aos Otariidae. Parece, portanto, que o tronco ancestral, originário dos Otariidae deva ser procurado entre os Enaliarctinae ou, em última análise, entre os Ursidae-Hemicyoninae. Isto corrobora, pois, a opinião universal de que Ursidae e Otariidae são estreitamente relacionados entre si.

Dos gêneros recentes, *Arctocephalus*, a que pertencem as focas das regiões antárticas, habitantes das águas marinhas que medeiam entre o sul da América do Sul, África, Austrália e Nova Zelândia e a Antártica, é fóssil no Plioceno sul-americano e no Pleistoceno da Nova Zelândia; *Zalophus* ("leão" marinho californiano), do Pacífico central e costas da Califórnia, Nova Zelândia, Japão e Austrália, é conhecido no Pleistoceno marinho da América do Norte ocidental, Austrália e Nova Zelândia; *Eumetopias* ("leão" marinho setentrional), do Pacífico norte, vem também do Pleistoceno, sendo fóssil em depósitos marinhos do Pacífico, na América do Norte, e do Atlântico, na América do Sul. *Otaria* ("leão" marinho austral), das costas continentais e insulares sul-americanas, não é conhecido no estado fóssil.

Quanto aos pinípedes da subfamília Odobeninae, com um só gênero recente, *Odobenus* ("vaca" marinha), das regiões árticas, são representados nos arquivos pale-

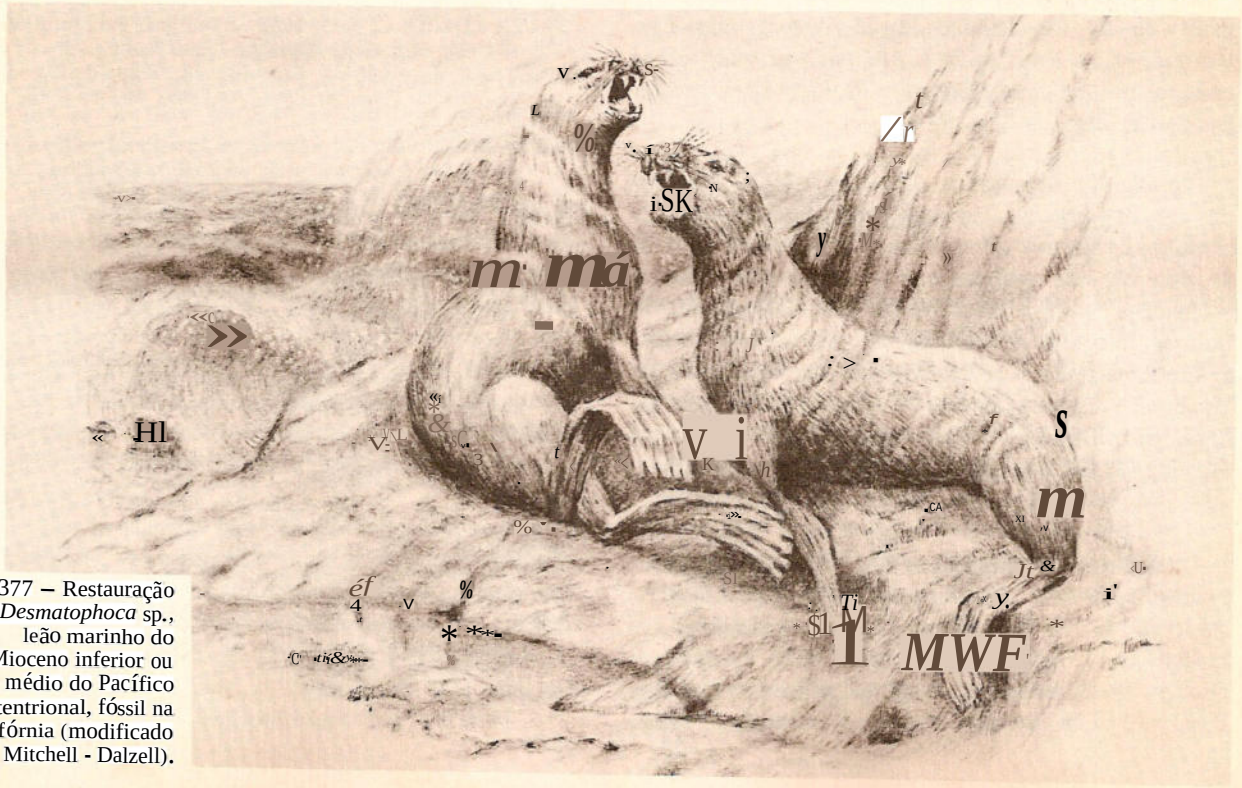


Fig. 377 – Restauração de *Desmatophoca* sp., leão marinho do Mioceno inferior ou médio do Pacífico setentrional, fóssil na Califórnia (modificado de Mitchell - Dalzell).

ontológicos pelos seguintes gêneros extintos: *Prorosmarus* de características estruturais que lembram um tanto as dos Otariinae, fóssil no Mioceno marinho superior das costas ocidentais da América do Norte; *Trichecodon* do Plioceno médio e superior e Reistoceno marinhos da Europa; *Alachtherium* do Plioceno médio europeu. O gênero atual, *Odobenus* é fóssil em depósitos marinhos do Reistoceno do Atlântico, na América do Norte e Europa.

Família Phocidae Gray, 1825. As focas, propriamente ditas, presentes hoje em todos os mares e costas marinhas, constituem um grupo cuja história paleontológica remonta aos tempos do Mioceno. Subdivide-se em quatro subfamílias, todas recentes: Phocinae, Monachinae, Cystophorinae e Lobodontinae, das quais apenas a última citada não tem representantes fósseis conhecidos.

Subfamília Phocinae Gill, 1866. Seus gêneros mais antigos são *Miophoca* Zapfe, 1937, e *Leptophoca* True, 1906, do Mioceno médio marinho e da costa atlântica da América do Norte (Maryland), respectivamente. *Prophoca* Van Beneden, 1876, é do Mioceno superior da Bélgica. O Plioceno médio, marinho, da Europa, deu-nos a conhecer *Callophoca*, *Platyphoca* e *Phocanella* todos de Van Beneden, 1876, dos penhascos de Anvers, Bélgica, de que se conhecem apenas ossos dos membros locomotores e vértebras. Todos esses gêneros extintos assemelham-se muito aos gêneros atuais. *Phoca* Linnaeus, 1758, é o único gênero atual conhecido no estado fóssil, sendo presente em depósitos marinhos do Mioceno médio, em diante, na Europa, assim como do Rioceno inferior ao Reistoceno, na América do Norte. A ele pertence a foca comum, do Ártico, Atlântico e Pacífico setentrionais, lago Baical, etc.

Subfamília Monachinae Trouessart, 1904. Presente nos arquivos paleontológicos desde o Mioceno superior, marinho, da Europa *(Mouatherium* Van Beneden, 1876, da Bélgica), esta subfamília tem representantes fósseis conhecidos também no Plioceno médio e superior da Europa (*Palaeophoca* Van Beneden, 1859, de Antuérpia e, talvez, da Itália, e *Pristiphoca* Gervais, 1852-1853, de Montpellier, respectivamente) e do Plioceno superior do Egito (*Pristiphoca*). O único gênero atual, *Monachus* Fleming, 1822 (foca frade), dos mares tropicais e subtropicais, não tem representante fóssil conhecido.

Subfamília Cystophorinae Gill, 1866. Um só gênero extinto, *Mesotaria* Van Beneden, 1876, cujo esqueleto sugere o de *Phoca* e *Otaria* de caninos cónicos, sem cíngulo basal, mas de coroa estrangulada, na base, do Rioceno médio de Anvers, Bélgica, e de outras regiões da Europa. Os dois gêneros recentes, a que se ligam a foca de touca (*Cystophora* Nilsson, 1820) e a foca "elefante" (*Mirounga* Gray, 1827), não têm representação paleontológica conhecida.

BIBLIOGRAFIA

BOHLIN, B. – 1940 – Food habit of the Machaeorodonts, with special regard do *Smilodon. Buli. Geol. Inst. Upsala,* XXVIII: 156-174, figs. 1-4. Uppsala.

BOHLIN, B. – 1947 – The sabre-toothed tigers once more. *Ibidem*, XXXII: 11-20, 1 fig. Uppsala.

CHURCHER, C. S. – 1959 – Fóssil Canis from the Tar Pits of La Brea, Peru. *Science, 130* (3375): 564-565.

GROMOVA, V. – 1960 – O novom semeistre (Tschelkariidae) primitivnikh (Creodonta) iz Oligotsena AziL *Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk*, U.S.S.R., 77: 41-78, 16 figs., 4 est.

KRETZOI, M – 1943 – *Kochictis centennii* n.g., n. sp., az egeresi felsb Oligocémboe. *Földani Közlóng 73:* 10-17, est. 1.

LUND, P. V. – 1842 – Blik Paa Brasiliens Dyreverden for Sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. Lagoa Santa, 30te. Januar 1841. Det Kongelige Danske *Vidensk. Selskabs Naturv. Mathem. Afliand.*, IX: 137-208, est. XXVIII-XXXVIII. Copenhague.

MATTHEW, W. D. – 1910 – The Phylogeny of the Felidae. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist.*, XXVIII: 289-316.

MITCHELL, E. M & R. R TEDFORD – 1973 – The Enaliarctinae a New Group ôf Extinct Aquatic Carnívora and a Consideration of the Origin of the Otariidae. *Ibidem, 151* (3): 201-284, figs. 1-27.

ORLOV, J. A. – 1933 – *Semantur macrurus* (Ordo Pinnipedia) fam. Semantoridae, fam. nova) aus den Neogen-Ablagerungen Westsibiriens. *Trav. Inst. Paleozool., 2:* 165-268, est. XIV-XXIII. Leningrado – Moscou.

PAULA COUTO, C. de – 1955 – O "tigre-dentes-de-sabre" do Brasil. *Cons. Nac. Pesq., Boi.* nº 1, 30 pp., 11 figs., 4 est. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, G de – 1960 – Um urso extinto do Brasil. *Boi Soc. Bras. Geol., 9* (1): 5-27. São Paulo.

PIVETEAU, J. – 1961 – Carnívora. *In* "Traité de Paléontologie", dir. J. Piveteau, *VI* (1): 641-820. Masson & Cie., ed., Paris.

REIG, O. A. – Sobre la presencia de mustelidos mefitinos en la formacion de Chapadmalal. *Rev. Mus. Municipal Ci. Nat. Trad. Mar del Plata, 1 (1):* 45-51, 4 figs. Mar del Plata.

SCOTT, W. B. – *A history of land mammals in the Western Hemisphere*. XIV + 786 pp., illust. Macmillan Col, ed, New York (2a. edição).

SIMPSON, G. G. – 1941 – The function of saber-like canines in carnivorous mammals. *Amer. Mus. Novit.*, no 1130. New York.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 85:* XVI + 350 pp. New York.

THENIUS, E. – 1949 – Ueber die systematisch und phylogenetische Stellung der Genera *Promeles* und *Semantor*. Sitz. der. "*osten. Akad. Wiss., 158* (4): 323-336.

WILSON, J. A. – 1960 – Miocene Carnivores, Texas Coastal Plain. *Journ. Paleont., 34* (5): 983-1000, illust.

VINGE, HL – 1895-1896 – Jordfundne og nulevende Rovdyr (Carnívora) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasiliens. *E Museo Lundii, 2* (2): 1-120, 8 est. Copenhague.

ZITTEL, K. A. von – 1893 – *Traité de Paléontologie*, I (IV), Vertebrata (Mammalia), pp. 583-690. O. Doin, Paris, & R. Oldenbourg, Leipzig-Munich, ed.

ZITTEL, K. A. von – 1925 – *Text-book of Palaeontology*, III: 48-80. Rev. M. Schlosser, MacMillan Co., ed., London.

Capítulo XIX

Superordem Protoungulata Weber, 1904

A este grupo pertencem a maioria dos ungulados muito primitivos do começo da idade dos mamíferos (Terciário mais inferior), representando essencialmente a fase inicial da radiação adaptativa dos mamíferos dotados de casco.

Seis são as ordens participantes desta superordem: Condylarthra, Iitopterna, Astropotheria, Trigonostylopoidea, Notoungulata e Tubulidentata, de que trataremos a seguir.

Ordem CONDYLARTHRA Cope, 1881

Esta ordem inclui os mais primitivos ungulados conhecidos, que se distribuem pelo Paleoceno-Eoceno da América do Norte e do Sul e Europa. Os condilartras podem ter constituído o elo de ligação entre os mamíferos unguiculados e os ungulados, de que teriam sido, pois, ancestrais, apresentando estritas afinidades com os Creodonta, os mais primitivos carnívoros conhecidos, seus contemporâneos e provavelmente saídos de um tronco ancestral comum, pré-Cenozoico.

Nestes herbívoros ou onívoros, a dentadura era do tipo placentário primitivo, completo (44 dentes), as patas eram pentadáctilas, plantígradas ou semidigitígradas, com os ossos do carpo articulados em série longitudinal com os respectivos dedos. O astrágalo é dotado de colo longo, terminado por uma superfície articular arredondada, para o navicular, sendo freqüentemente perfurado. O crânio apresenta rostro alongado e cavidade cerebral pequena; as órbitas abrem-se completamente para as fossas temporais.

Os pré-molares e molares são do tipo bunodonte e braquidonte, em geral, com todas as cúspides primitivas, inclusive as accessórias, do trigono, "talon", trigonido e talonido presentes e bem desenvolvidas; no M_3, o terceiro lóbulo, quando presente, é curto. Úmero dotado de forame entepicondilóide. O tamanho era pequeno, não ultrapassando o de um grande cão.

Como as outras ordens de ungulados conhecidas (Perissodactyla, Artiodactyla, Litopterna, etc.) eram já representadas no Paleoceno e Eoceno, é óbvio que se elas se originaram de condilartras, como se pensa e é bem possível, sua origem deve remontar aos albores do Paleoceno ou, muito mais provavelmente, aos últimos tempos do Mesozoico, isto é, ao Cretáceo, período em que devem, pois, ter vivido os condilartras mais primitivos, ainda desconhecidos, ancestrais dos condilartras do Paleoceno-Eoceno, que foram colaterais das mais primitivas formas conhecidas dos outros grupos de ungulados. Seus costumes deviam assemelhar-se muito aos dos Insectivora, seus prováveis ancestrais.

Família Arctocyonidae Murray, 1866. Condilartras de corpo esbelto, extremidades delgadas. Dentes molares (3/3 M) de coroa baixa, os superiores tendendo para a forma quadrangular e multituberculados, os inferiores com talonido bem desenvolvido; pré-molares simples, um tanto reduzidos, em tamanho. Patas pentadáctilas e plantígradas; escafóide e central coossificados. A dentição demonstra hábitos alimentares onívoros.

Subfamília Oxyclaeninae Matthew, 1937. Molares do tipo tritubercular, bunodonte, os superiores com hipocone, quando presente, rudimentar; os inferiores com paracônido ainda presente.

Grande é o número de gêneros atribuídos a esta subfamília, a grande maioria deles no Paleoceno norte-americano.

O tipo de grupo é *Oxiclaenus* Scott, 1892, do Paleoceno inferior (Puercense), cujos molares superiores são providos de forte hipocone, como os de outros gêneros, seus contemporâneos (Fig. 378) e do Paleoceno médio e superior e Eoceno inferior (*Chriacus* Cope, 1883, do Paleoceno inferior ao Eoceno inferior; *Tricentes* Cope, 1883, do Paleoceno médio, e outros (Fig. 379).

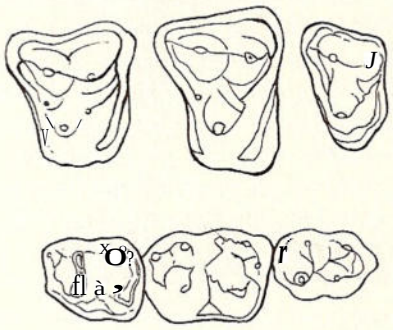


Fig. 378 – *Oxyclaenus cuspidatus*. Dentes superiores e inferiores (segundo Gregory).

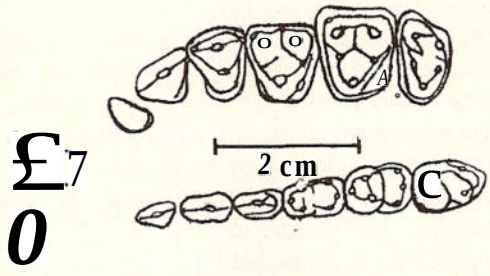


Fig. 379 – *Tricentes subrigonus*. Eoceno inferior dos Estados Unidos. Molares superiores e inferiores.

Deltatherium Cope, 1881, do Paleoceno médio (camadas de Torrejon e Fort Union) é conhecido por seu crânio e mandíbula completos (*D. fundaminis* Cope), com todos os dentes preservados. Seus molares superiores são desprovidos de hipocone, tendo os molares inferiores o paracônido bem distinto (Fig. 380).

Outros gêneros são conhecidos no Paleoceno inferior (*Carcinodon* Cope, 1885, etc.), *médio* (*Mimotricentes* Simpson, 1937, etc.) e superior da América do Norte.

Subfamília Arctocyoninae Giebel, 1855. Molares bunodontes, de coroa baixa, os superiores tetratuberculados e quadrangulares, com hipocone normalmente desenvolvido; os inferiores quadrilátero-alongados, com paracônido rudimentar ou ausente, exceto no Mi.

Os condilartras desta subfamília são os que apresentam dentadura que mais se afasta do tipo carnívoro, pouco se diferençando da dos demais condilartras, embora lembrando um tanto a dos ursos, de alimentação onívora. Suas patas, plantígradas e pentadáctilas, são munidas de falanges ungueais estreitas e recurvadas, como as dos Carnivora.

Apenas quatro gêneros são conhecidos: *Claenodon* Scott, 1892, de crânio maciço e robusto e tamanho equivalente ao de um urso (C *corrugatus* Cope), do Paleoceno médio norte-americano (camadas de Torrejon), *Arctocyon* Blainville, 1841, do tamanho de um lobo (*A. primaevus* Blainville, 1841), cujo crânio é particularmente notável pela pequenez de sua cavidade cerebral e pelo grande afastamento das arcadas zigomáticas, do Paleoceno superior da Europa (França), como *Arctocyonides* Lemoine, 1891, conhecido por um crânio completo, de Cernay, França, muito semelhante ao de *Arctocyon*, e *Anacodon* Cope, 1882, do Eoceno inferior (camadas de Wasatch) de Wyoming, Estados Unidos (*A. ursidens* Cope), cuja mandíbula é particularmente interessante pelo prolongamento da região sinfisiária para baixo.

Subfamília Triisodontinae Scott, 1892. Molares superiores tituberculados, de cúspides fortes, cónicas e baixas e hipocone rudimentar, molares inferiores de paracônido reduzido, tendendo a fundir-se com o metacônido, e talonido baixo.

Esta subfamília agrupa também apenas quatro gêneros conhecidos; *Eoconodon* Matthew & Granger, 1921, de molares superiores com hipocone rudimentar e cônulos accessórios presentes e membros locomotores maciços, e *Baiaconodon* Gazin, 1941, próximo do anterior, ambos do Paleoceno inferior (Puercense); *Triisodon* Cope, 1881, com molares superiores tituberculados, desprovidos de hipocone, mas com dentículos maciços e arredondados, pré-molares fortes, caninos grandes, molares inferiores de paracônido rudimentar, ligado ao metacônido, e talonido bem desenvolvido, de bordo externo cortante e bordo interno serrilhado, membros locomotores mais reduzidos que os de *Eoconodon*, e *Goniacodon* Cope, 1888, de molares superiores com pequeno hipocone e os inferiores de paracônido submediano, assemelhando-se muito aos dos Oxyclaeninae, supraconsiderados, estes dois últimos gêneros do Paleoceno médio (Torrejonense), todos da América do Norte.

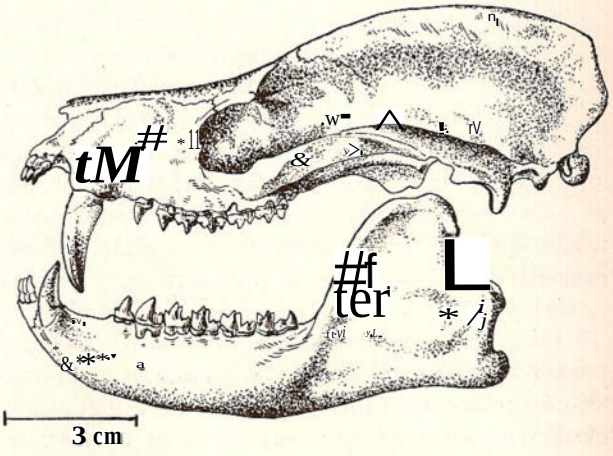


Fig. 380 – Crânio e mandíbula de *Deltatherium fundaminis* Cope, de perfil. Plioceno médio.
(Formação Torrejon) dos Estados Unidos (segundo Matthew).

Superfamília Mesonychoidea Osbom, 1910. Encerra condilartras muito interessantes. 3-2/3 M, os molares superiores trituberculados, assim como o último prémolar, providos de cúspides altas e um tanto rombudas. Molariformes inferiores com as cúspides colocadas em série, sendo a central a mais desenvolvida, e com talonido cortante. Patas pentadáctilas a tridáctilas, com os dedos III e IV mais desenvolvidos que os demais, falanges ungueais embotadas, mais semelhantes a cascos que a garras. Cérebro muito pequeno.

Uma só família cujos gêneros constituem complexa série evolutiva, tendo sido as espécies mais antigas do tamanho de um lobo, aproximadamente, e as espécies posteriores ultrapassando o tamanho dos maiores ursos.

Seus hábitos alimentares constituem problema ainda a resolver, dado que suas maxilas e mandíbulas, relativamente fracas, com dentes muito desenvolvidos e músculos mastigadores fracos, deixam margem a dúvidas, a tal respeito.

Família Mesonychidae Cope, 1875. Encerra oito gêneros conhecidos, distribuídos entre o Paleoceno e o Eoceno da América do Norte e Eurásia.

Microciaenodon Scott, 1892, incompletamente conhecido, com espécies de pequeno porte, é do Paleoceno médio (Torrejonense) dos Estados Unidos, onde suas espécies foram contemporâneas das espécies mais antigas do gênero *Dissacus* Cope, 1881 *(D. saurognathus* Worman), gênero este também presente no Paleoceno superior e no Eoceno inferior (estágios de Wasatch e Wind River), do Novo México e de Wyoming, Estados Unidos, cujos molares eram em número de 3/3, os superiores com dentículos arredondados, o M_2 com forte metacõnido, sendo o úmero provido de forame entepicondilóide e as patas pentadáctilas.

Pachyaena Cope, 1874, do Eoceno inferior (estágio de Wasatch) do Novo México e Wyoming e da bacia de Paris, França (P. *gigantea* Boule), contém espécies cujo tamanho variava entre o de um leão e o de um urso, mas de cabeça relativamente bem mais volumosa. Dentes: 3/2 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M, os molares superiores fortes, muito parecidos com os de *Dissaciis* os inferiores com metacõnido pouco desenvolvido. Membros locomotores robustos.

Synoplotherium Cope, 1872, sem metacõnido nos molares inferiores e de crânio e membros locomotores um tanto alongados e patas tetradáctilas, é do Eoceno médio (camadas de Bridger) dos Estados Unidos *(S. lanius* Cope, *S. vorax* Marsh), assim como as espécies mais antigas do gênero *Mesonyx* Cope, 1872 *(M obtusidens* Cope, Figs. 381 e 382-*E)*, gênero este que parece ter sobrevivido até o Eoceno superior (Formação Uinta) dos Estados Unidos, sendo conhecido por esqueletos completos, cujo crânio é quase tão grande quanto o de um urso, mas cujas partes restantes não o fazem maior que um lobo. Bula timpânica ossificada: cavidade cerebral pequena. Membros locomotores adaptados à corrida, digitígrados, o que constitui estágio evolutivo mais adiantado, em relação aos demais gêneros. Molares superiores com as cúspides externas mais ou menos contíguas, em série; os inferiores desprovidos de metacõnido e com talonido coitante.

Harpagolestes Wortman, 1901, é outro gênero do Eoceno médio e superior dos Estados Unidos, de crânio volumoso, tamanho do de um grande urso, relativamente desproporcional com o resto do esqueleto (*H. imrmnis* Matthew).

A série de gêneros conhecidos desta família é encerrada no Eoceno superior da Mongólia, Ásia, por *Andrewsarchiis* Osborn, 1924, de tamanho descomunal, cujo crânio, de rostro estreito e alongado e arcadas zigomáticas muito apartadas da parede lateral, encerrando amplas fossas temporais, atingia o comprimento de um metro (*A. mongolienses* Osborn), desconhecendo-se o resto do esqueleto que devia ultrapassar a 4 m de comprimento. Dentes superiores: 31, 1C, 4P, 3M, sendo o I médio o maior, o canino provavelmente muito grande, os molariformes um tanto simplificados, relativamente aos dos gêneros anteriores (regressão estrutural), o P^4 um tanto molariforme (Fig. 382).

Família Hyopsodontidae Lydekker, 1889. Esta família agrupa condilartras de pequeno tamanho, menores que uma lebre comum, providos de molariformes muito bunodontes, de coroa baixa. Por suas características estruturais, muito generalizadas, estes pequenos mamíferos do começo do Terciário são de posição sistemática ainda algo insegura. Gassificados primeiramente entre os Artiodactyla, foram, em seguida, tidos como macacos (Primates) e, subsequentemente, incluídos entre os Insectivora, antes de serem definidos como Condylarthra.

Este fato é bem demonstrativo das dificuldades que se apresentam ao sistemata, à medida que se aprofunda nos tempos geológicos e se aproxima das formas originais dos grupos de sua especialidade. Quanto mais antigas e primitivas são essas formas, tanto maiores são as semelhanças que apresentam com muitas outras formas, tidas como pertencentes a grupos distintos, fato que depõe fortemente a favor da hipótese de uma origem comum de grupos que posteriormente se diferenciaram entre si, tornando-se perfeitamente definidos.

Seu crânio assemelha-se muito aos dos Primates eocênicos, mas seus dentes não admitem tal aproximação. Suas patas armadas de garras embotadas em vez de cascos, não são propriamente indicativas de afinidades com os ungulados, inclusive com os Condylarthra, mas, como os mamíferos desta ordem são tidos como o elo de

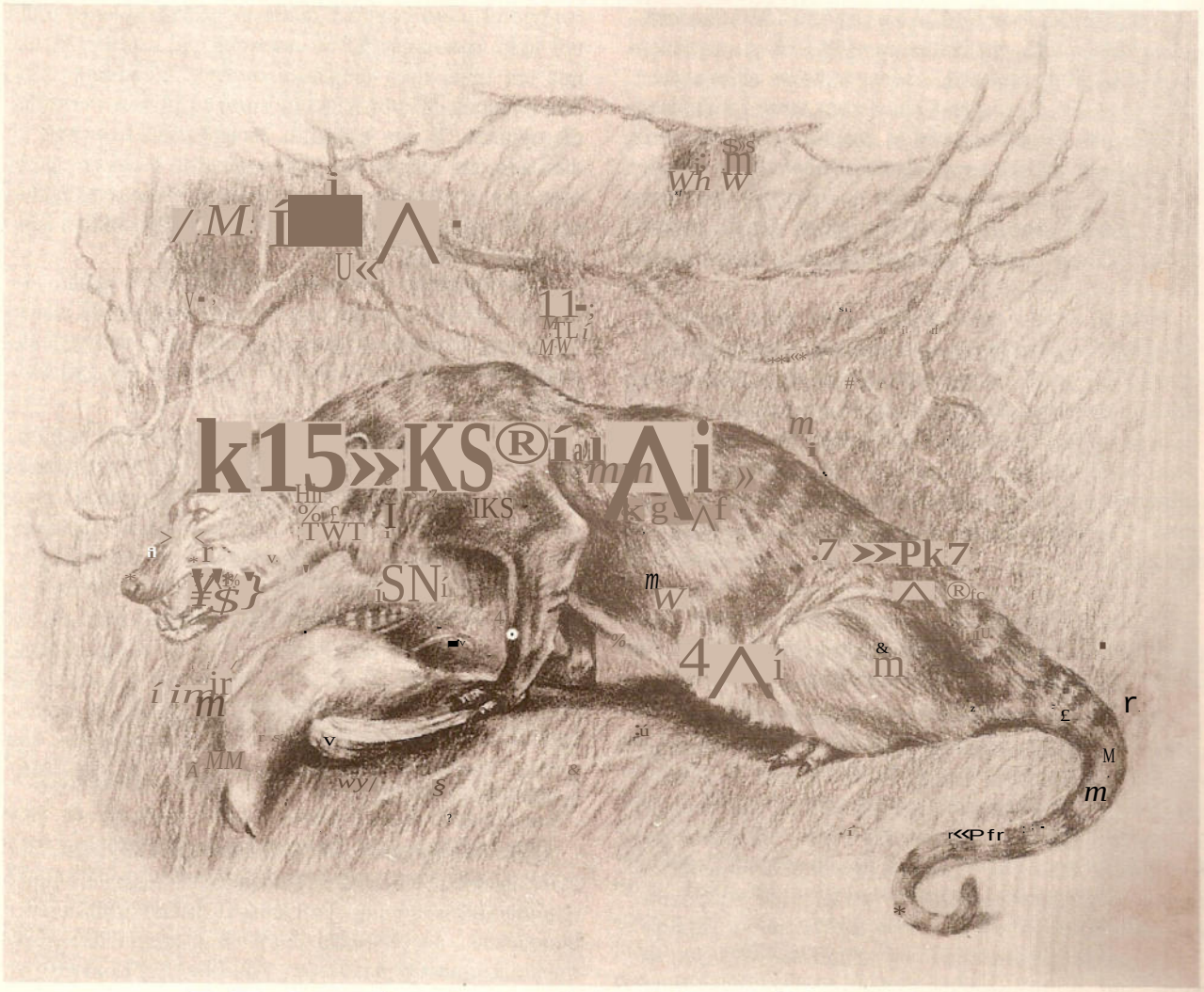


Fig. 381 – Restauração *deMesonyx*, proto-ungulado do Eoceno médio norte-americano.

ligação entre os tipos dotados de garras e os providos de casco, a idéia de que alguns de seus membros mais primitivos retivessem garras, herdadas de seus ancestrais Insectivora, é plausível e aceitavel. Aliás, entre os Perissodactyla, os Chalicotherioidea eram dotados mais propriamente de garras que de cascos, fato que reforça a possibilidade de que os Hyopsodontidae sejam, de fato, condilartras.

Subfamília Mioclaeninae Matthew, 1937. A este grupo de validade ainda não bem firmada, ligam-se meia dúzia de gêneros paleocênicos, cujas afinidades estão por ser ainda perfeitamente definidas. Seus P^{m}_{1} são mais ou menos alargados, às vezes inflados, os inferiores geralmente muito simples, e seus M^{3}_{3} são mais ou menos reduzidos. Distribuição exclusivamente norte-americana. A maior espécie atingia o tamanho da raposa.

Os mais antigos são *Tiznatzinia* Simpson, 1936, e *Choeroclaenus* Simpson, 1937, do Puerco (Paleoceno inferior), o segundo dos quais pode ser considerado, estruturalmente, como o ancestral de *Mioclaenus*. Seu astrágalo assemelha-se muito ao dos Creodonta, mas seus dentes lembram sobretudo os dos Artiodactyla bunodontes primitivos (Dichobunidae) que podem ter tido neste gênero paleòcênico (*Gioeroclaenus*) o seu ponto de origem.

O gênero tipo do grupo é *Mioclaenus* Cope, 1851, do Paleoceno médio (camadas de Torrejon), de série dentária contínua, pré-molares relativamente curtos, muito inflados (*M. lemuroides* Matthew).

Subfamília Hyopsodontinae Trouessart, 1879. Encerra formas do Paleoceno e Eoceno norte-americano, de pequeno tamanho, de hábitos provavelmente semi-arborícolas. Seus P^{4}_{4} de tamanho geralmente moderado, não são inflados. O crânio, pouco maior que o de um ouriço (*Erinaceus*), assemelha-se muito ao dele. As patas são pentadáctilas, com os dedos dotados de unhas

que se assemelham mais a garras que a cascos, não sendo o polegar e o hallux opostos.

Os caracteres acima citados baseiam-se, particularmente, na forma típica do grupo *Hyopsodus* Leidy, 1870, cujas espécies distribuem-se do Eoceno inferior ao Eoceno superior. *H decipiens* Matthew é do Eoceno Médio (camadas de Bridger) (Fig. 383).

Os outros gêneros ligados a esta subfamilia *(Oxyacodon* Osborn e Earle, 1895, *Haplaletes* Simpson, 1935, *Protoselene* Matthew, 1897, etc., do Paleoceno) são conhecidos apenas por seus dentes.

Família Phenaeodontidae Cope, 1881. Dentadura geralmente completa, do tipo bunodonte; molares fundamentalmente tetracuspidados, os superiores, quadrangulares, pouco mais largos que longos *P\-* mais simples que os posteriores e todos menos complexos que os molares. Crânio alongado, com região ocipital estreita e longa e alta crista sagital. Patas anteriores e posteriores curtas, pentadáctilas, aparentemente semidigitígradas, tendendo à tridactilia, de simetria mesaxônica. Astrágalo com faceta de articulação tibial escavada longitudinalmente no centro, de cabeça arredondada, imperfurado.

Cinco são os gêneros conhecidos: *Desmatoclaenus* Gazin, 1941, do Paleoceno inferior e médio, *Tetraclaenodon* Scott, 1892, do Paleoceno médio, *Gidleyina* Simpson, 1925, do Paleoceno superior, e *Phenacodus* Cope, 1873, e *Ectocion* Cope, 1882, do Paleoceno superior e Eoceno inferior, todos da América do Norte, sendo *Phenacodus* conhecido também por uma espécie do Eoceno inferior da Europa.

De todos estes gêneros, o melhor conhecido é *Phenacodus* tipo da família, do qual diversos esqueletos completos foram encontrados na bacia paleocênica de "Big Horn", em Wyoming *(P. primaevus* Cope, do tamanho de um lobo), enquanto que restos de outra espécie

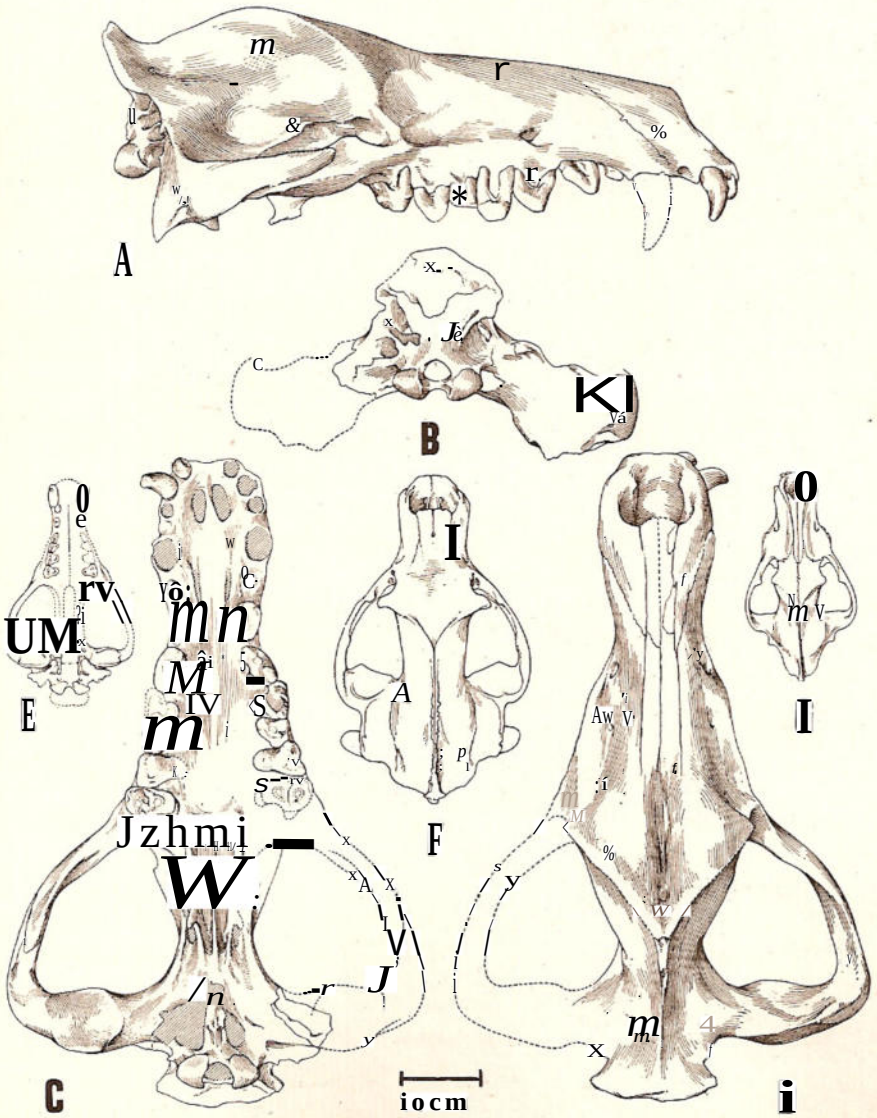


Fig. 382 – *Andrewsarchus mongoliensis* Osborn, proto-ungulado do Eoceno superior (Formação Irdin Manha) da Mongólia. *A, B,* crânio, visto de perfil 04) e da região ocipital (*B*). *C* e *Z),* o mesmo, visto de.baixo e em norma dorsal, respectivamente, em comparação com os de *Mesonyx obtusidens* (*E*), seu próximo afim, do Mioceno médio e talvez superior da América do Norte, do urso pardo, recente, do Alasca *(Ursus arctos gyas) (F)* e do lobo atual (*Canis lupus)* (*G*) (de Osborn).

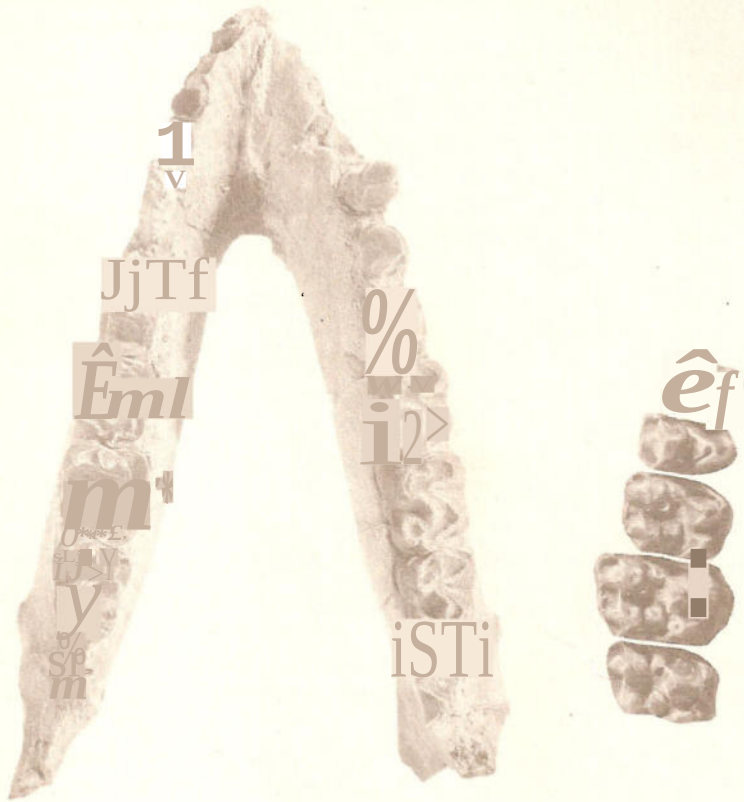


Fig. 383 – *Hyopsodus paulus* Leidy, do Eoceno médio norte-americano. À direita: P^3 - M^3 direitos, face de oclusão; à esquerda: mandíbula com dentes conservados, vista de cima, incompleta. Muito aumentados (cortesia do American Museum of Natural History).

(*P. Wortmani* Cope, do tamanho da raposa) procedem do Eoceno inferior (camadas de Wind River, cuja localidade típica situa-se no centro de Wyoming). A estrutura de suas patas, principalmente das posteriores, é altamente interessante: o plano axial do pé passa pelo meio do dedo médio **(III)**, que é alargado, sendo o primeiro **(I)** e o quinto (V) dedos reduzidos, em vias de desaparecerem, produzindo um pé tridáctilo, do tipo perissodáctilo. O astrágalo é semelhante ao dos Carnivora; apenas os Hyracoidea, entre os ungulados recentes, possuem um astrágalo de tal tipo (Figs. 384 a 387).

Tetraclaenodon de que se conhecem restos esqueletais esparsos, inclusive do crânio e mandíbula, apresenta dentes bunodontes muito semelhantes aos do equídeo eocênico *Hyracotherium*. Seus membros locomotores são delgados; o carpo é alternado, um tanto diferente do de *Phemcodus*. O astrágalo é perfurado. *T. puercensis* Cope, das camadas de Torrejon de Novo México e Montana, teria sido do tamanho do cão comum.

Os demais gêneros são conhecidos sobretudo por dentaduras ou dentes isolados, sendo que pelo menos um deles quando melhor conhecido, talvez venha a ser classificado entre os Creodonta.

Família Periptychidae Cope, 1882. Molares bunobraquiodontes, os superiores trituberculados, de estrutura muito característica, com o protocone com tendência inusitada a deslocar-se para o centro da coroa e com o hipocone ou o protostilo ocupando posição mais lingual que aquele. As patas são plantígradas; astrágalo de colo curto, articulando-se com o cubóide, perfurado por forame bem desenvolvido. É o grupo mais primitivo. Paleoceno norte-americano.

Os gêneros ligados a esta família apresentam, pelo menos na estrutura de suas patas, estreitas semelhanças com os Pantodonta-Pantolambdidae, do Eoceno, em cuja vizinhança já foram classificados, mas deles diferem muito por seus molares bunodontes. Duas subfamílias são conhecidas.

Subfamília Anisonchinae Osbom & Earle, 1895. Encerra formas pequenas e leves, de estrutura dentária relativamente simples, com dentes de coroa alta e aguda. Apresentam algumas semelhanças com os Hyopsodontidae. Paleoceno inferior e médio.

Os gêneros mais antigos, *Hemithlaeas* Cope, 1882 (*H. Kowalewskyanus* Cope), *Conacodon* Matthew, 1897, e *Anisonchus* Cope, 1881 (*A. agapetillus* Cope), do Paleoceno inferior, o último também conhecido no Paleoceno médio, são conhecidos principalmente por dentes isolados e dentaduras incompletas, tendendo os molares à forma triangular. *Coriphagus* Douglas, 1908, e *Haploconus* Cope, 1882, do Paleoceno médio, são melhor conhecidos. O primeiro deles, a despeito de sua idade, é

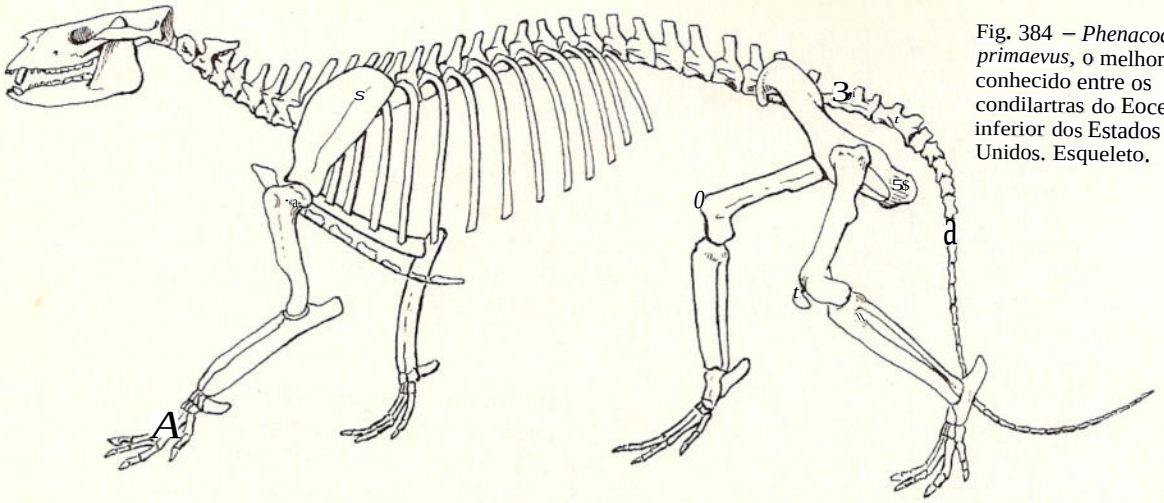


Fig. 384 – *Phenacodus primaevus*, o melhor conhecido entre os condilartras do Eoceno inferior dos Estados Unidos. Esqueleto.

o mais primitivo, sob o ponto de vista morfológico, dos jnembros conhecidos desta subfamília, tendo algumas de suas espécies sido classificadas entre os Creodonta-Oxyclaenidae, classificação esta não corroborada por sua estrutura dentária. O último gênero, çujas espécies foram descritas por Cope *(H. lineatus, H. angustus, K entoconus)* é conhecido pela parte anterior de um crânio e mandíbula, partes dum esqueleto *(H. angustus)* e fragmentos de maxilares, com dentes molariformes (*H. lineatus*), que apresentam notáveis semelhanças com os de *Tetraclaenodon*. Os membros locomotores são delgados.

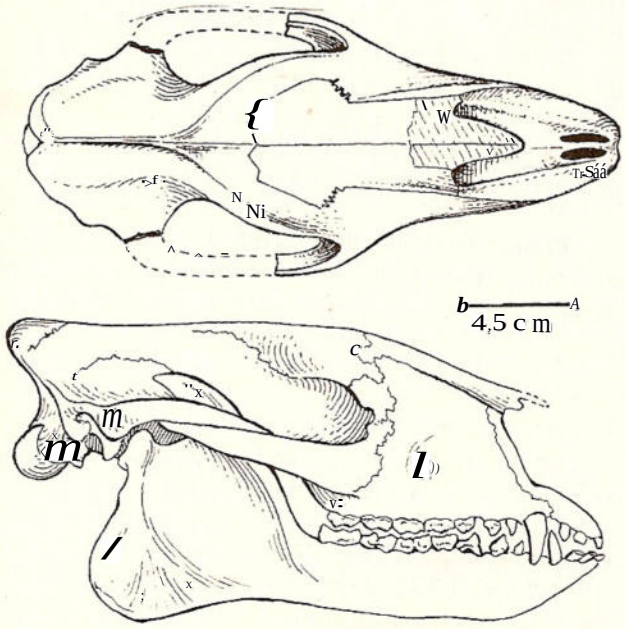


Fig. 385 – *Phenacodus primaevus* Cope, condilartra norte-americano do Eoceno inferior. Crânio e mandíbula. Em cima: crânio, visto de cima. Embaixo: crânio e mandíbula, de perfil (segundo Cope e Gregory, respectivamente).

Subfamília Periptychinae Osbom e Earle, 1895. Espécies de tamanho relativamente avantajado, com membros locomotores maciços e patas de tipo um tanto semelhante às dos Pantodonta. Seus molares são completos, de coroa baixa, com proliferação incomum de suas cúspides. Paleoceno.

O gênero tiipo do grupo, *Periptychus* Cope, 1881, do Paleoceno médio e superior (camadas Torrejon, Novo México: *P. rhabdodon* Cope; camadas Wasatch, Wyoming: *P. primaevus* Cope). Os dentes são altamente especializados, com camada de esmalte muito desenvolvida, sulcada; os pré-molares são muito grandes, um tanto arredondados, sulcados verticalmente; os molares são quase quadrados. No crânio, o mastóide mostra-se amplamente à superfície. O tamanho devia igualar ao do carneiro. *Ectoconus* Cope, 1884, com seus molares superiores dotados de oito cúspides e pré-molares superiores bicuspidados, patas pentadáctilas, plantígradas, do Paleoceno inferior (camadas Puerco, Novo México), é o melhor conhecido (E *ditrigonus* Cope; E *majusculus* Matthew).

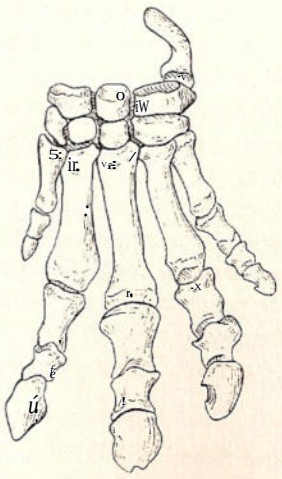


Fig. 386 – Esqueleto de pata anterior de condilartra (*Phenacodus*) paleocênico (segundo Gregory).

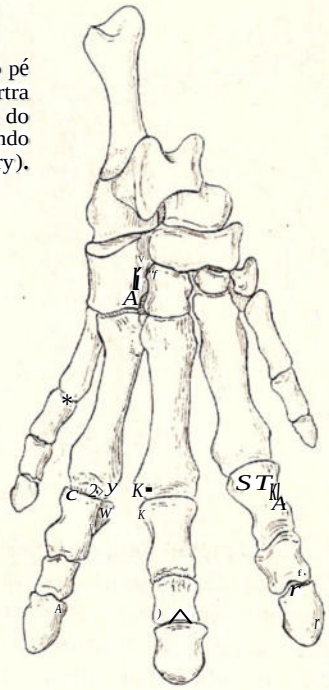


Fig. 387 – Esqueleto do pé direito de condilartra *(Phenacodus)* do Paleoceno (segundo Gregory).

Seu esqueleto é quase totalmente conhecido, lembrando, notavelmente, o dos Tubulidentata, assim como o dos Creodonta-Arctocyonidae (Figs. 388 e 389). Suas espécies, que deviam ser subplantígradas, igualavam às uc *Periptychus* em seu tamanho relativamente grande. *Carsioptychus* Simpson, 1936, também do Paleoceno inferior (camadas de Wagonroad, Utah: C *hamaxitus* Gazin), de que se possui um crânio quase completo, acompanhado da respectiva mandíbula [camadas de Puerco: C *coarctatus* (Cope)], tem os dentes mais triangulares, com maior obliquidade coronal. O crânio é relativamente mais curto que o de *Periptychus*.

Família Meniscotheriidae Cope, 1882. Condilartras de tamanho médio, cujo aspecto lembra o dos Hyracoidea. Série dentária contínua aproximadamente, decidida e prematuramente mais evoluída que a das outras famílias da mesma ordem, suas contemporâneas. Molares bunoselenodontes ou lofodontes, os superiores com ectolofo em forma de W, os inferiores, inclusive o último pré-molar, com dois crescentes em V. Pré-molares superiores tricuspidados; os três pré-molares inferiores, anteriores, simples. Carpo e tarso seriados, com falanges ungueais estreitas, em forma de pequenos cascos. Astrágalo grandemente alongado. Paleoceno superior e Eoceno inferior da América do Norte. Paleoceno superior da Europa. Duas subfamílias.

Subfamília Meniscotheriinae Simpson, 1937. O único gênero conhecido, *Meniscotherium* Cope, 1974, do Paleoceno superior e Eoceno inferior da América do Norte, cujas espécies (M *robustum* Cope, *M terrae-rubrae* Cope), são de pequeno tamanho, igualando, mais ou menos um cão fox-terrier, apresenta dentes do tipo lofoselenodonte, com molares superiores tetracuspidados, sendo o hipocone reunido ao metacônulo por uma cristã e as outras cúspides selenodontes, mas o crânio é de aspecto primitivo, e como em todos os condilartras, tinha os lóbulos olfativos e o cerebelo muito grandes. Os membros locomotores anteriores são mais curtos que os posteriores (Fig. 390).

Subfamília Pleuraspidotheriinae Simpson, 1935. Dentadura mais ou menos completa, do tipo bunoselenodonte. Molares superiores tetracuspidados, em V; último pré-molar, P^4, molariforme. Dois últimos pré-molares e os molares inferiores também tetracuspidados. Patas pentadáctilas. Paleoceno superior da Europa.

Dois gêneros conhecidos: *Pleuraspidotherium* Lemoine, 1878, e *Orthaspidotherium* Lemoine, 1885.

Pleuraspidotherium do Taneciano de Cernay, próximo de Reims, é conhecido por crânios muito maltratados e diversos ossos. O crânio é deprimido, como o dos marsupiais Didelphidae, com um prolongamento ântero-lateral do frontal, dé cada lado, ao longo dos nasais. O timpânico não é ossificado. A fórmula dentária é 3/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M. O astrágalo é perfurado. As falanges ungueais suportavam pequenos cascos achatados. A espécie tipo é P. *aumonierei* Lemoine, que pode ter tido relações filogenéticas com perissodáctilos europeus.

Orthaspidotherium, procedente do mesmo jazigo, assemelha-se ao precedente, mas é menor e sua dentadura é mais bunodonte e menos homodonte. Os molares superiores são quadrangulares-oblíquos. OM_3 é provido de talonidc. *O. edwardsi* Lemoine.

Família Didolodontidae Scott, 1913. Esta família inclui um certo número de ungulados primitivos, do Terciário inferior da América do Sul, cuja semelhança

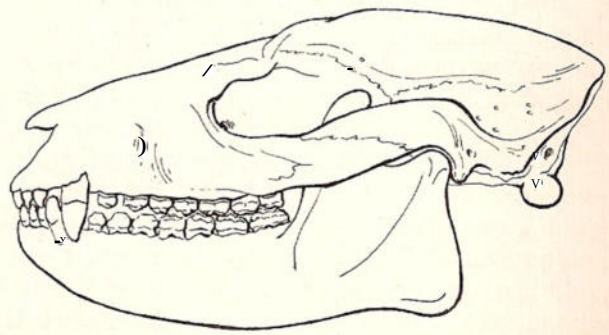


Fig. 388 – Crânio e mandíbula de *Ectoconus* sp., condilartra do Paleoceno inferior da América do Norte (segundo Gregory).

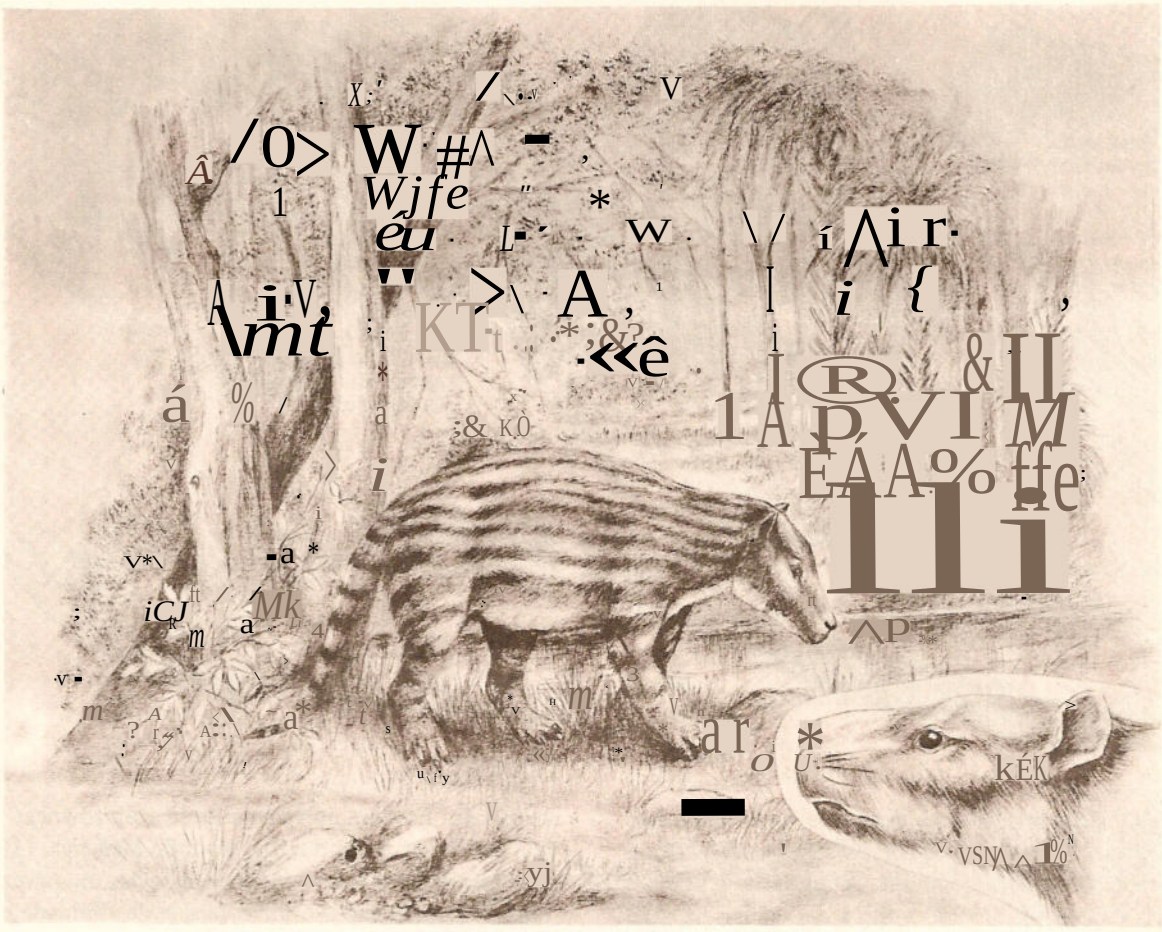


Fig. 389 – Restauração de *Ectoconus* sp., condilartra do Paleoceno inferior da América do Norte, e da respectiva cabeça (segundo Simpson).

com os condilartras Phenacodontidae norte-americanos, principalmente na dentição, levou os especialistas a classificá-los na mesma ordem. Esta semelhança é tão grande que alguns autores chegaram mesmo a classificar as formas sul-americanas entre os próprios Phenacodontidae. Segundo Simpson, é presentemente impossível chegar-se a uma definição puramente morfológica que reúna todos os gêneros sul-americanos e exclua as famílias de condilartras norte-americanos.

Simpson, que revisou todo o material de Ameghino, coletado na Patagônia, chegou à conclusão de que, na base das evidências disponíveis, os Didolodontidae (*Didolodus*, *Ernestokokenia*, *Paulogervaisia* Ameghino) não podem ser separados dos Condylarthra, e que entre todos os outros grupos conhecidos, os didolodontídeos são os que mais proximamente representam o ponto de partida estrutural comúm de todos osungulados nativos da América do Sul, e finalmente, que entre todos estes, suas maiores afinidades são com os Litopterna, ordem em que não podem ser classificados, a despeito de suas particulares semelhanças com os membros da dita ordem, semelhanças estas devidas ao fato de apresentarem os litopternos mais primitivos caracteres muito menos progressivos em sua dentição, que a maioria dos membros das outras ordens. Os gêneros conhecidos não podem ser considerados como ancestrais de qualquer outra família ou ordem, visto que todos os outros grupos de ungulados nativos sul-americanos, inclusive o dos Litopterna, já tinham representantes que foram contemporâneos dos didolontídeos e bem distintos dos mesmos no Terciário inferior deste continente. A origem dos outros grupos de ungulados deve ser, pois, procurada em tempos anteriores ao Cenozoico, mais provavelmente no Cretáceo, entre os didolodontídeos, ou melhor, condilartras mais primitivos que os do Paleoceno-Eoceno, ainda desconhecidos.

A esta família pertencem formas primitivas, do Paleoceno superior e Eoceno inferior e Mioceno inferior da América do Sul. Os gêneros conhecidos são os abaixo considerados.

Asmithwoodwardia Ameghino, 1901, do Paleoceno superior e o Eoceno inferior é o melhor conhecido, dele

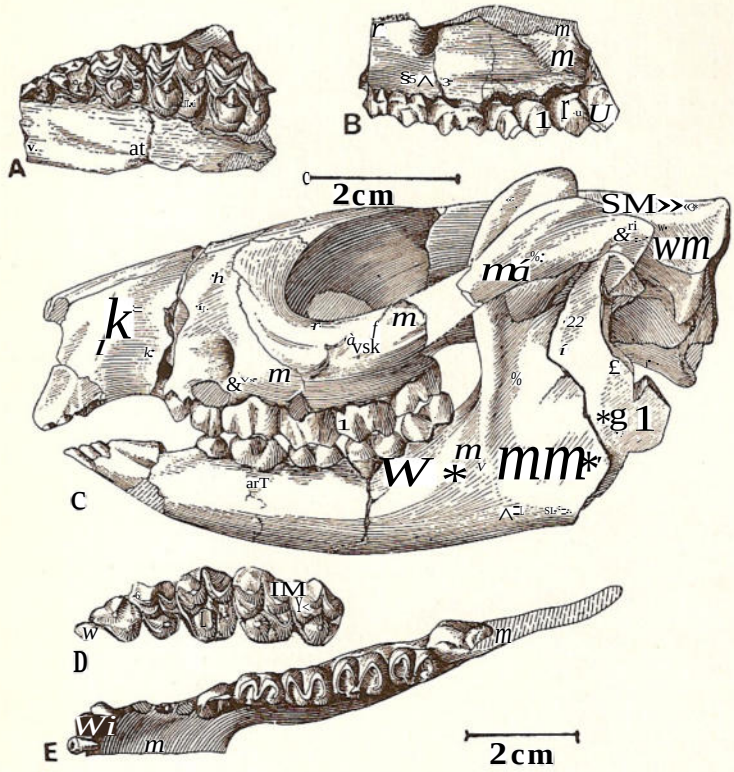


Fig. 390 – *A e B*, *Meniscotherium terrarubrae* Cope. Fragmento maxilar esquerdo, com Dm^{2-4} eM^{1-2}, visto de baixo *(A)* e do lado externo (*B*). *C, D QE*, *Meniscotherium robustum* Thorpe. Crânio e mandíbula, de perfil (OJP^{1-4} eM^{1-3} esquerdos, superfície de oclusão *(D)*; ramo mandibular direito, com os dentes, visto de cima (*E*) (de Thorpe).

se possuindo um crânio quase completo, embora um tanto esmagado, acompanhado da respectiva mandíbula, esta com sua dentadura completa. A fórmula dentária é 3/3 I, 1/1 C, 4/4P, 3/3 M, sendo a dentadura em série fechada. O crânio é do tipo Condylarthra, em sua forma e aspecto geral; é alongado e baixo, com as órbitas francamente abertas para a fossa temporal; a cavidade cerebral é estreita e baixa, tendo sido o cérebro provido de enormes bulbos olfatórios, hemisférios cerebrais pequenos, achatados e lisos, e cerebelo aparentemente muito desenvolvido. Os molares superiores são mais largos que longos e hexacuspidados, com as cúspides acessórias intermediárias (protocônulo e metacônulo) pequenas, sendo o hipocone relativamente pequeno. Os pré-molares são mais simples que os molares, mas os P^4_4 são um tanto molariformes, o superior triangular, o inferior com talonido mais largo que longo, em que predomina o hipocônido, sendo o hipoconulido pequeno. Nos molares inferiores, as cúspides do trigonido são reduzidas a duas, com ausência da mais anterior (paracônido); o talonido é tricuspidado, um tanto mais largo e mais longo que o trigonido, sendo o hipocônido a cúspide predominante; o M_3 é menos largo, porém mais longo que os anteriores e seu hipoconulido é maior e mais prolongado posteriormente (Figs. 391 a 394).

Este gênero apresenta certos aspectos na dentadura, principalmente na porção anterior do trigonido de seus molares inferiores, que lembram o hipsodontídeo *Hyopsodus*, do Eoceno norte-americano, semelhanças estas que devem ser interpretadas, segundo McKenna (1956), mais como resultantes de convergência, ou talvez melhor, de paralelismo evolutivo do que de afinidade próxima entre este gênero sul-americano do Paleoceno e a família norte-americana em consideração (Hyopsodontidae), na qual o classificamos a princípio. Seus molares lembram, em seu aspecto geral, os dos Creodonta-Arctocyonidae, como afirmou McKenna, diferindo dos

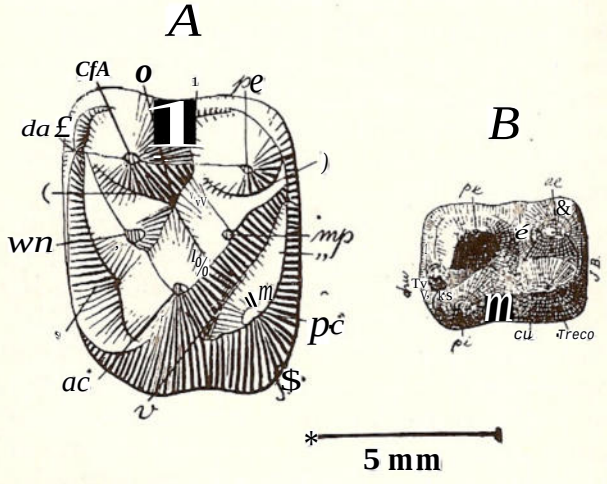


Fig. 391 – *Asmithwoodwardia subtrigona* Ameghino. *A*, M^2 ou M^3 tipo *B*, molar inferior esquerdo. Eocéno inferior da Patagônia.

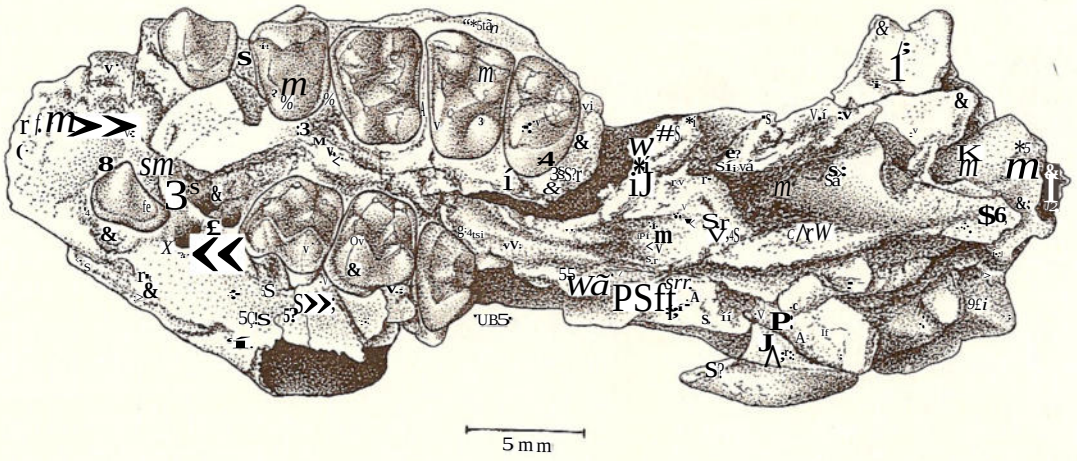


Fig. 392 – *Asmithwoodwardia scotti* Paula Couto. Crânio incompleto, visto de baixo, com P^3 e M^{1-3} direitos e P^{3-4}, M^{1-3} esquerdos. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

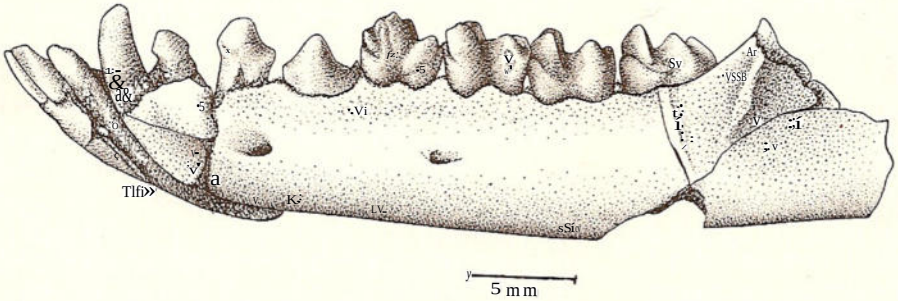


Fig. 393 – *Asmithwoodwardia scotti* Paula Couto. Mandíbula incompleta, pertencente ao crânio da **fig**. 392, com todos os dentes. Perfil externo.

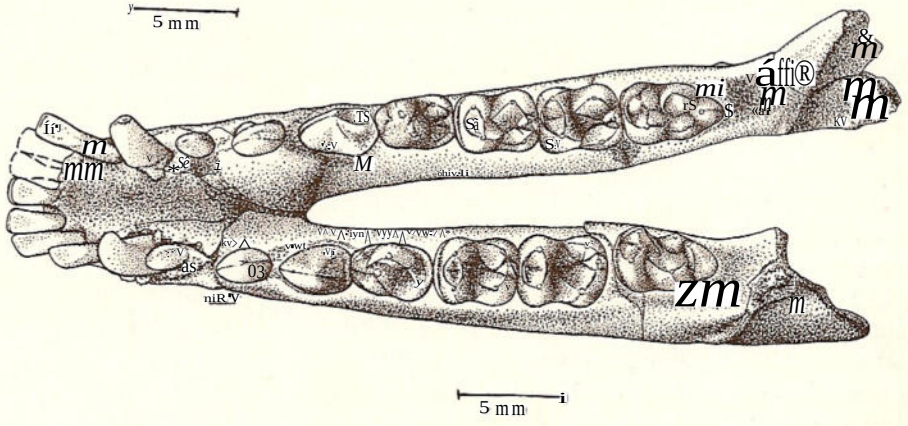


Fig. 394 – *Asmithwoodwardia scotti* Paula Couto. Mesma mandíbula da fig. 393, vista de cima.

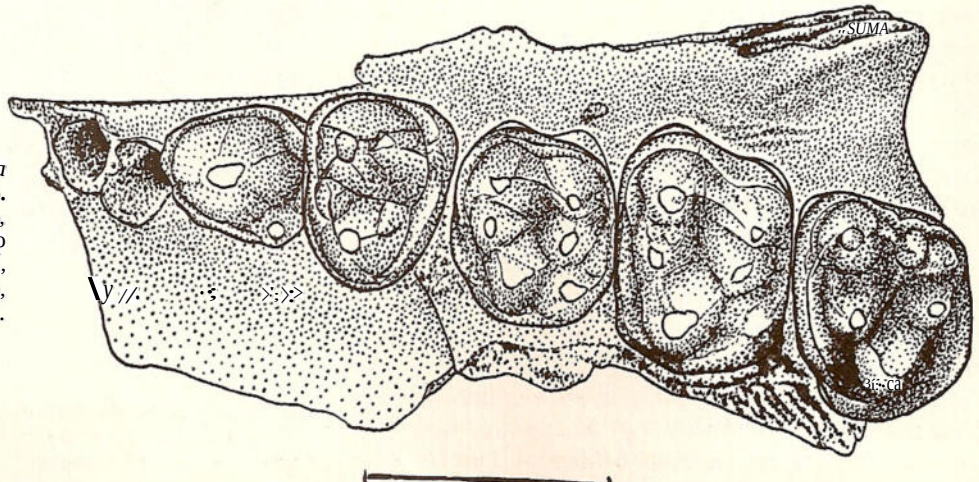


Fig. 395 – *Ernestokokenia protocenica* Paula Couto. Fragmento maxilar, esquerdo, com P^{3-4}, M^{1-3}. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

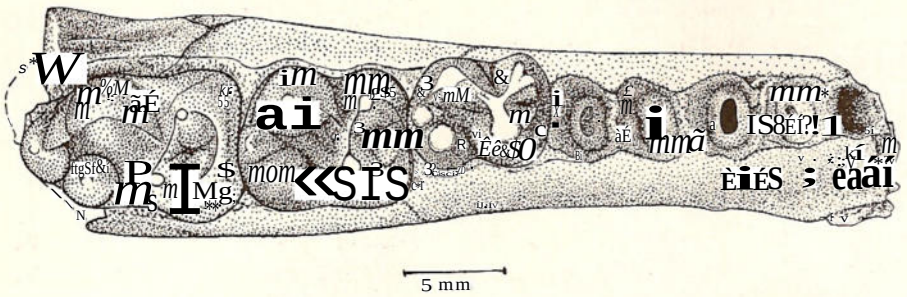


Fig. 396 – *Ernestokokenia protocenica* Paula Couto. Fragmento de ramo mandibular esquerdo, com M_{1-3}. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

de *Ernestokokenia* quase unicamente por seu tamanho muito menor. A espécie tipo do gênero é *A. subtrigona* Ameghino, do Casamaiorano (Eoceno inferior) da Patagônia, baseada num molar superior e num molar inferior, isolados. *A. scotti* Paula Couto, 1952, conhecida por um crânio quase completo, embora muito esmagado, acompanhado por sua mandíbula quase completa, com todos os dentes preservados, grande parte de um áxis e um fragmento de um ramo mandibular direito, com dentes, é do Itaboraiense (= Riochiquense; Paleoceno superior) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Figs. 386 a 388). As espécies conhecidas são as menores da família; seu tamanho não teri# sido maior que o do gato doméstico.

Ernestokokenia Ameghino, 1901. Este gênero foi estabelecido para espécies baseadas em molares superiores e inferiores isolados, e parte dum ramo mandibular direito, com dentes, coletados em formações do Terciário inferior da Patagônia (*E. nitida* Ameghino, *E. patagonica* Ameghino, *E. yiruhhor* Simpson, etc.). Duas outras espécies, *E. protocenica* e *E. parayrunhor*, ambas de Paula Couto, conhecidas por restos bem mais completos, são do Terciário inferior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Das espécies patagônicas apenas *E. nitida* é citada no Eoceno inferior (Casamaiorense), sendo as demais paleocênicas (Figs. 395 a 399).

Neste gênero, os molares superiores são mais largos que longos, sem mesostilo; o hipocone é grande, nos M^{1-2}, mas ausente no M^3. O P^3 é mais longo que largo, triangular, similar aos P^{1-2} de *Didolodus*. P^4 como em *Didolodus*. Molares comumente sem a pequena cúspide na cristã que liga o hipocônido ao metacônido. O caminho inferior é forte, um tanto procumbente. P simples; P_4 molariforme, com alto trigonido completo baixo e curto talonido. Os dentes são de construção simples, com camada de esmalte lisa e cúspides bunóides.

Ernestokokenia assemelha-se muito a *Didolodus* mas difere deste por seus P^{2-3} que apresentam forma diversa, e pela ausência de mesostilo nos molares superiores e da pequena cúspide na cristã hipocônido-metacônido. As espécies do Paleoceno superior de Itaboraí são conhecidas por fragmentos maxilares e mandibulares com dentes, dentes isolados (*E\ protocenica*) e por um ramo mandibular direito quase completo, e partes de outros, bem como de uma maxila, todos com dentes, e dentes isolados (*E. parayirunhor*).

Didolodus Ameghino, 1897. Este gênero, tipo do grupo, é um dos melhor conhecidos, fundando-se suas espécies sobre dentaduras mais ou menos completas. Seus molares superiores possuem forte mesostilo e cíngulo externo largo e contínuo. P^{3-4} assemelham-se entre si, sendo muito desenvolvidos transversalmente, com paracone e metacone muito aproximados entre si, sendo pois o P^4 menos molariforme que em *Phenacoaus*. *Didolodus* é mais ou menos tão especializado quanto *Phenacodus*, embora pertencente a diferente linha filogenética. Três são as espécies bem definidas, todas do Eoceno inferior (Casamaiorano) da Argentina: *D. multicuspis* Ameghino, tipo, *D. latigonus* (Ameghino) e *D. minor* Simpson, todas de pequeno tamanho, não maior que o de um cão fox-terrier (Fig. 400).

Argyrolambda Ameghino, 1904, *Enneoconus* Ameghino, 1901, e *Archaeohyracotherium* Ameghino, 1906, todos do Eoceno inferior (Casamaiorano) da Argentina, ,

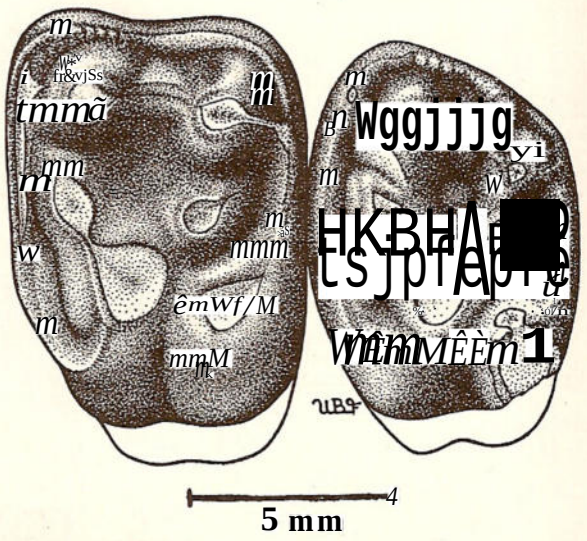


Fig. 397 – *Ernestokokenia parayirunhor* Paula Couto. M^{2-3} esquerdos, face de oclusão. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

são conhecidos por um dente molar superior cada um. O molar superior de *Argyrolambda (A. conidens* Ameghino) assemelha-se aos de *Didolodus* mas seu protostilo é maior. Sua posição sistemática é muitíssimo duvidosa. O M^3 de *Enneoconus* (E *parvidens* Ameghino) também é muito semelhante ao de *Didolodus* mas seu mesostilo é muito mais fraco e a pequena cúspide anterior do cíngulo externo é quase tão desenvolvida quanto o protocônulo. É uma forma de validade também muito duvidosa. O único dente conhecido de *Archaeohyracotherium* [*A. mediale* (Ameghino)] é intimamente similar aos de *Ernestokokenia* porém é um molar mais quadrado, cujos lados são de comprimento mais ou menos igual, sendo o cíngulo externo menos agudo. É muito pouco menor que os molares superiores de *Emestokokenia*, de que poderia ser uma espécie distinta ou um dente de leite, segundo Simpson, sendo, pois, como os dois últimos gêneros citados, de validade duvidosa.

Paulogervaisia Ameghino, 1901, com três espécies do Eoceno superior – *P. inusta* Ameghino, tipo, *P. mamma* (Ameghino) e *P. porca* (Ameghino), conhecidas por um M_3 direito, isolado, profundamente desgastado, e por maxilas e ramos mandibulares fragmentários, com dentes, é um gênero que foi sujeito a grande confusão sistemática. Em seus molares superiores, o mesostilo é presente, porém mais fraco que o de *Didolodus* sendo o cíngulo externo fraco ou ausente e o cíngulo posterior forte e cuspidado; o hipocone é grande. Os detalhes coronais dos molares inferiores são difíceis de discernir nos espécimes disponíveis, todos muito desgastados. Parece ter sido um gênero muito raro. *P. inusta* é a maior espécie do gênero e talvez a segunda da família, em tamanho.

Proectocyon Ameghino, 1904, conhecido por um fragmento de maxila direita, com P^4-M^3 presentes (P. *precisus* Ameghino), e por um M^3 direito (P *argentinus* Ameghino, tipo), das camadas de Casamaior, Chubut, Argentina (Eoceno inferior), tem seus molares superiores dotados de forte mesostilo, mas de fraco cíngulo externo e cíngulo posterior forte; hipocone muito reduzido no M^3 mas forte nos outros molares. Na mandíbula o P_4 é triangular, não nitidamente transversal, sendo seus paracone e metacone bem separados entre si e grandes. Este gênero, que se aproxima sobremodo de *Didolodus*, por seus molares, mas deste se afasta nitidamente pela forma de seu P^4, muito mais molariforme que o de *Didolodus*.

Dois molares superiores e um molar inferior, grandes, muito bunodontes, de associação incerta, procedentes do Paleoceno superior (Itaboraiense = Riochiquense) de São José de ítaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, são os únicos restos conhecidos do gênero *Lamegoia* Paula Couto, 1952 (*L. conodonta* Paula Couto). Os molares superiores lembram os de *Ernestokokenia*, mas são muito maiores, com cíngulo externo fraco ou quase ausente. Os molares inferiores têm o trigonido bem desenvolvido, completo, com suas três cúspides bem definidas. *Lamegoia* assemelha-se intimamente a *Emestokokenia* por seus molares superiores, a despeito de seu tamanho muito maior. Os molares inferiores, com trigonido normal e com uma crista entre o protocônido e o hipocônido (em vez de entre o metacônido e o hipocônido) e com entocônido pequeno e bífido, são estruturalmente dissemelhantes dos de qualquer outro gênero da família, de que a única espécie conhecida é das mais avantajadas em tamanho.

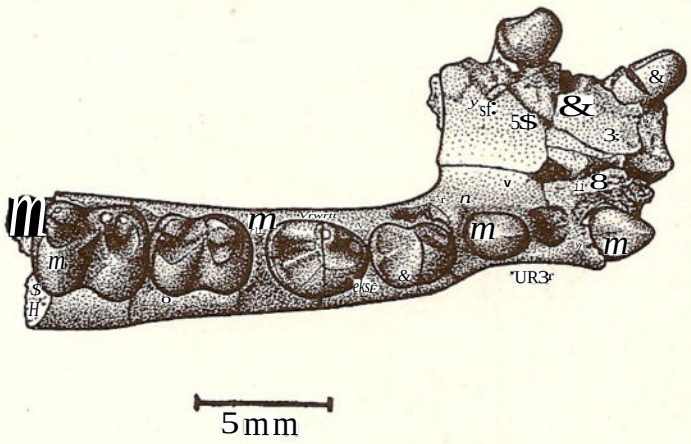


Fig. 398 – *Emestokokenia parayirunhor* Paula Couto. Mandíbula fragmentária, vista de cima, com C, P_{2-4} e M_{1-2} direitos e C, P_2 esquerdos. Paleoceno superior de São José de ítaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

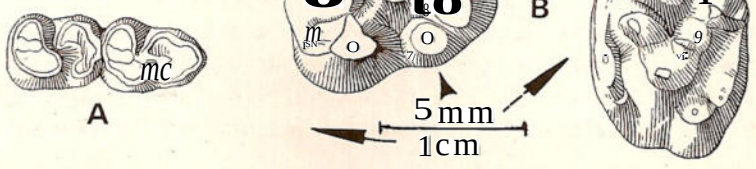


Fig. 399 – *Emestokokenia yirunhor* Simpson, condilartra do Eoceno inferior da Patagônia. M_{2-3} direitos. À direita: M_3 direito e M^3 esquerdo (de Simpson).

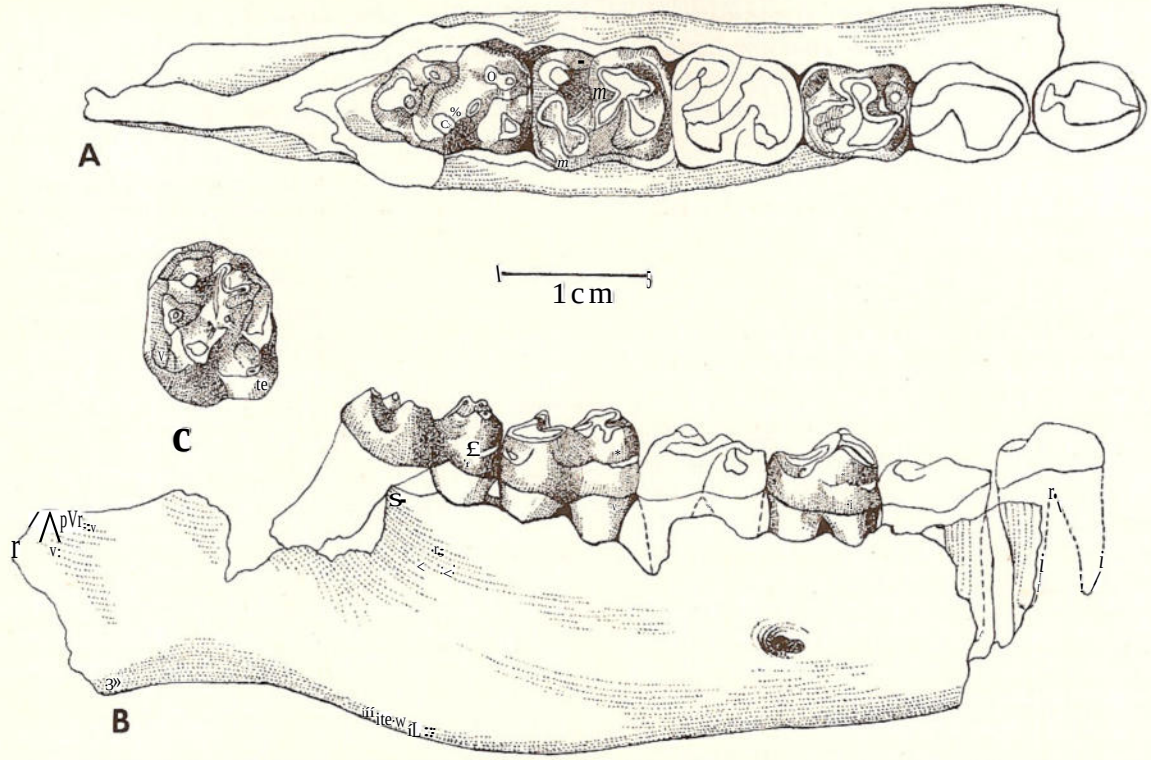


Fig. 400 – *Didolodus multicuspis* Ameghino. Parte de ramo mandibular direito com P_4 e M_{2-3} (P_{2-3} e M_1 restaurados em contorno). *A*, visto de cima; *B*, do lado aboral. C, M^3 esquerdo, face de oclusão Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia (segundo Simpson).

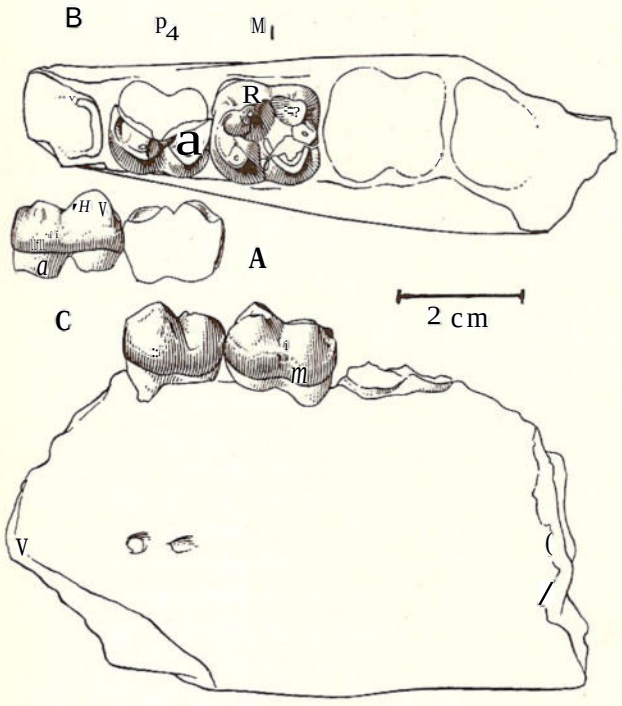


Fig. 401 – *Megadolodus molariformis* McKenna. Mioceno superior de La Venta, Colômbia. P_4 e Mj esquerdos, em fragmento mandibular. *A*, vista lingual. *B*, vista da superfície de oclusão. C, vista labial (de McKenna).

Um outro gênero desta família, *Megadolodus* McKenna, 1956 (*M molariformis* McKenna), é conhecido no Mioceno superior (aproximadamente Friaseano) da Colômbia, sendo um dos constituintes da denominada fauna La Venta, departamento de Huila. Sua espécie única baseia-se num ramo mandibular esquerdo, incompleto, com o lado labial do P_4 e as raízes dos P_3, M_{2-3} preservados. É o maior dos condilartras conhecidos, cujo M_3 é aproximadamente 20% maior que o de *Paulogervaisia*. Seu último pré-molar inferior (P_4) é completamente molariforme, com trigonido robusto, mas provavelmente sem paracônido. O primeiro molar (M_X) é robusto, com trigonido curto, desprovido de paracônido, sendo seus protocônido e metacônido interligados por uma crista forte (paralófido), como no P_4; talonido com bem desenvolvido hipocônido, entocônido presente, e forte hipoconulido. Segundo McKenna, *Megadolodus* é morfologicamente mais semelhante a *Ernestokokenia* e *Asmithwoodwardia* que a *Didolodus*, *Lamegoia* e *Paulogervaisia*, devendo tal semelhança ser tida como indicadora de afinidade real, muito embora *Megadolodus*, por um lado, e *Asmithwoodwardia*, por outro, sejam respectivamente o maior e o menor dos condilartras conhecidos (Fig. 394).

Conforme o mesmo autor, duas linhas filogenéticas, pelo menos, podem ser discernidas no grupo de gêneros agora formalizado na família Didolodontidae. Na linha exemplificada por *Didolodus, Lamegoia, Paulogervaisia, Proectocyon* e seus aliados menos conhecidos, uma especialização que lembra a dos Iitopterna e Notoungulata é presente em algumas estruturas, mas, segundo os atuais conhecimentos, não haveria tendência para a molarização do P_4. Na Unha exemplificada por *Megadolodus, Ernestokokenia* e *Asmithwoodwardia* uma morfologia essencialmente semelhante à dos Creodonta-Arctocyonidae foi retida, havendo porém tendência para a molarização do P_4. O paracônido dos molares desapareceu e um paralófido semelhante ao *de Hyopsodus* desenvolveu-se. Se as descobertas futuras apoiarem este ponto de vista, haverá necessidade de dissociar a família Didolodontidae em duas subfamílias distintas.

Oxybunotherium Pascual, 1965, do Casamaiorense superior da Argentina, é duvidosamente classificado entre os Didolodontidae.

Condylarthra duvidosos. *Phenacolophus* Mathew & Granger, 1925, do Paleoceno superior da Ásia, e *Tricuspiodon* Lemoine, 1885, do Paleoceno superior da Europa, o último dos quais classicado numa família própria (Tricuspiodontidae Simpson, 1929), são de afinidades muito duvidosas.

BIBLIOGRAFIA

COPE, E. D. – 1884 – The Condylarthra. *Amer. Naturalist, 18:* 790805; 892-908.

GAZIN, CL – 1941 – The mammalian faunas of the Paleocene of central Utah, with notes on the geology. *Proc. U S. Nat. Mus, 91* (3121): 1-53. Washington.

LAVOCAT, R. – Condylarthra. *In* "Traité de Paléontologie", dir, de J. Piveteau, *VI* (2): 1-27. Paris.

McKENNA, M – 1956 – Survival of primitive Notoungulates and Condylarths into the Miocene of Colombia. *Amer. J. Sc., 254: 136-143.*

MATTHEW, W. D. – 1915 – A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part II: Order Condylarthra, family Hyoposodontidae. *Buli, Amer. Mus. Nat. Hist., 34:* 311-328. New York.

PASCUAL, R. – 1965 – Un nuevo Condylarthra (Mammalia) de edad Casamayorense de Paso de los índios (Chubut, Argentina) *Ameghiniana, VI* (2): 57-65.

PAULA COUTO, G de – 1952 – Fóssil mammals from the beginning of the Cenozoic in BraziL *Buli. Amer. Mus Nat. Hist., 99* (6): 355-394, 12 est. New York.

SCOTT, W. B. – 1937 – *A History of land Mammals in the Western Hemisphere*. XII + 786 pp. MacMillan, ed., New York.

SIMPSON, G. G. – 1935 – Descripition of the oldest Known South American mammals, from the Rio Chico formation. *Amer. Mus. Novit.*, 793: 25 pp. New York.

SIMPSON, G. G. – 1935 – Occurrence and relationships of the Rio Chico fauna of Patagonia. *Amer. Mus. Novit.*, 818: 21 pp. New York.

SIMPSON, G. G. – 1937 – The Fort Union of the Crazy Mountain Field, Montana, and its mammalian faunas. *Buli. U. S. Nat. Mus.*, 169: 287 pp., 10 est. Washington.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The principies of classification and a classification of mammals. *Buli. Amer. Mus Nat. Hist., 85:* I-XVI, 1-350. New York.

SIMPSON, G. G. – 1948 – The beginning of the age of mammals in South America. *Ibidem, 91* (1): 1-232, 19 est. New York.

STIRTON, R. A. – 1947 – The first lower Oligocene vertebrate fauna from northern South America. *Serv. Geol. Nac. Compilación Estudios Geol. Ofic., 1:* 325-341. Caracas, Colombia.

STIRTON, R. A. – 1953 – Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Buli. Geol. Soc. Amer., 64* 603-622.

TEILHARD DE CHARDIN, P. 1922 – Les mammifères de l'Éocène inférieur français et leurs gisements. *Annales Paléont., 11:* 1-108. Paris.

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité de Paléontologie*, p. I, *IV: 214-225*. O. Doin, Paris; R. Oldenbourg, Munich-Leipzig.

ZITTEL K. A. von – 1925 – *Text-book of Palaentology*, rev. M. Schlosser, *III:* 118-122. MacMillan, ed., London.

Capítulo XX

Ordens Litoptema Ameghino, 1889, Astrapotheria Lidekker, 1894 e Trigonostylopoidea Simpson, 1967

A estas ordens pertencem ungulados extintos, do Cenozoico sul-americano, de tamanho pequeno, médio ou grande, que tivêram, principalmente os Litopterna, boa representação no tempo e no espaço. São grupos peculiares à América do Sul, que marcaram o ambiente faunístico de seu tempo com a presença de fôrmas bizarras, fora do comum, comparativamente com as formas de ungulados, clássicas do Cenozoico setentrional.

Ambos os grupos descenderam, segundo parece, de ungulados primitivos, do grupo dos Condylarthra, algum tempo depois de terem os primeiros representantes desta ordem arcaica, de origem nitidamente setentrional, invadido o continente sul-americano no fim do Cretáceo ou no começo do Paleoceno.

Ordem LITOPTERNA Ameghino, 1889

Os litopternos têm as patas imparadigitadas, providas de cinco (?), três ou um dedo, de curtas falanges terminais. Sua dentição é completa ou tem os incisivos reduzidos, em número, apresentando-se os dentes, às vezes, em série contínua. A formula dentária varia entre 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M e 1/2 I, 0/1 C, 4/4 P, 3/3 M. Os pré-molares (P) em geral são estruturalmente mais simples que os molares (M), mas o último (P_4) e às vezes também o penúltimo (P_3) pré-molar inferior é um tanto molariforme, assim como o último pré-molar superior (P^4), principalmente nas formas primitivas. Pré-molares e molares tendem a conservar a braquiodontia primitiva, atingindo pequeno grau de hipsodontia apenas nos Macraucheniidae, sendo os molares bunoselenodontes ou lofodontes, embora de aspecto peculiar. Os molares superiores são quadrangulares, de para- e metacone selenodontes, protolofo imperfeito e metalofo, propriamente dito, ausente; os molares inferiores são mais ou menos bicrescentes, com trigonido e talonido de igual desenvolvimento, o último desprovido de entocônido.

O crânio, que difere muito nas duas famílias que compõem a ordem, sendo de aparência mais normal nos Proterotheriidae que nos Macraucheniidae, assemelha-se notavelmente ao dos Condylarthra, nas formas primitivas, modificando-se porém peculiarmente, pelo recuo progressivo das narinas externas, na linha evolutiva dos Macraucheniidae. O timpânico, imperfeitamente ossificado e frouxamente ligado ao crânio, apresenta-se sob a forma de pequena placa, com meato auditivo externo largo e irregular, não tubular, sendo pois a bula timpânica ausente, assim como o seio epitimpânico. Forte crista sagital é presente em todos os gêneros da ordem.

As patas mesaxônicas, de simetria perissodáctila, são funcionalmente tridáctilas ou monodáctilas e geralmente digitígradas, sendo os respectivos membros longos e delgados. Os ossos do carpo dispõem-se em séries longitudinais quase perfeitas, lembrando o carpo seriado dos Condylarthra. Os dedos apresentam o tipo de redução que Kowalewsky denominou de inadaptativa. A clavícula é ausente.

O esqueleto dos Litoptema em sua estrutura geral apresenta muitas semelhanças com o dos Perissodactyla, razão por que os gêneros pertencentes a esta ordem muito freqüentemente foram classificados entre os do último grupo. Ameghino foi o primeiro autor a lhes dar posição sistemática definida, numa ordem à parte.

Os litopternos são característicos apenas da América do Sul, e provavelmente descendem de algum condilartra dos primórdios do Paleoceno, ou mesmo do Cretáceo superior da América do Sul (vide capítulo XVII), ou talvez da América do Norte, que teria adquirido dentição semelhante à dos perissodáctilos e sofrido uma redução no número de dedos, como aconteceu também com muitos perissodáctilos.

O grupo dos Litopterna, embora muito menos variado que o dos notoungulados, teve longa duração. Começando no Paleoceno, diferenciou-se logo em duas linhas de radiação adaptativa, a dos proterotérios, extinta nos

tempos do Rioceno, e a das macrauquênias, que sobreviveu até o fim do Reistoceno.

Família Proterotheriidae Ameghino, 1887. Os proterotérios eram pequenos graciosos ungulados, semelhantes aos cervos e corças, embora imparidigitados, como os perissodáctilos. Na conformação das patas para a corrida e em certas características de seu sistema dentário, particularmente nas formas do Mioceno e Plioceno, lembram notavelmente os cavalos, cuja evolução segue mais ou menos paralelamente; semelhança esta resultante, sem dúvida, de evolução convergente. Na fauna oligocênica, miocênica e pliocênica da América do Sul, os proterotérios se salientavam entre os poucos animais que não tinham aparência grotesca. É possível que seus hábitos se assemelhassem aos dos eqüídeos do Terciário médio norte-americano.

Os representantes melhor conhecidos da família pertencem ao Mioceno de Santa Cruz, na Patagônia, que forneceu as formas típicas do grupo. Outros gêneros, do Paleoceno ao Oligoceno, e do Plioceno, muito imperfeitamente conhecidos, que encerram espécies baseadas principalmente em dentese fragmentos de maxilas e mandíbulas, são referidos duvidosamente a este grupo.

Nos proterotérios, a dentição é completa apenas nas formas primitivas, reduzindo-se, posteriormente, os incisivos a dois de cada lado, um superior, outro inferior, que são o I^2 e o I_3 transformados em curtas defesas exceto em *Thoatherium*, em que tais dentes não ultrapassam o tamanho comum. Os caninos são completamente ausentes, apresentando-se as séries pré-molo-molares completas, com 4/4 P e 3/3 M, de cada lado, todos braquiodontes. Seus ossos nasais são apenas moderadamente reduzidos. As vértebras cervicais são curtas, com o canal vértebro-arterial na posição normal, perfurando a base da apófise transversa. O pescoço era notavelmente curto em comparação com o comprimento dos membros locomotores, que eram estruturalmente tridáctilos, mas funcionalmente monodáctilos.

Duas são as subfamílias em que se divide a família: Polymorphinae e Proterotheriinae.

Subfamília Polymorphinae Simpson, 1948. Esta subfamília agrupa os mais primitivos proteteriídeos, de tamanho relativamente pequeno. Sua dentadura é completa; os molares superiores são mais ou menos trigonais, forma esta resultante do pequeno desenvolvimento de seu hipocone. Nos molares inferiores, o trigonido apresenta-se completo, com suas três cúspides principais bem definidas. Os gêneros classificados na subfamília distribuem-se do Paleoceno superior (Riochiquense) ao Oligoceno inferior (Deseadense).

Os gêneros em referência são *Wainka* Simpson, 1935, *Anisolambda* Ameghino, 1901 (= *Josepholeydia* Ameghino, 1901), *Ricardolydekkeria* Ameghino, 1901, *Guilielmofloweria* Ameghino, 1901, *Polymorphis* Roth, 1899, *Xesmodon* Bey, 1899, *Polyacrodon* Roth, 1899, e *Protheosodon* Ameghino, 1897.

De *Wainka (W. tshotshe* Simpson) conhecem-se apenas dois dentes molares, um superior (M^1 ou M^2 esquerdo, tipo) e um inferior (M_3 esquerdo), duvidosamente associado ao primeiro, ambos do Paleoceno superior (Riochicano) de Chubut, Argentina. Os dentes em questão, por sua estrutura geral, assemelham-se, respectivamente, aos de *Ricardolydekkeria* e *Anisolambda*, embora apresentem particularidades bem definidas. É o único dos gêneros conhecidos restrito ao Paleoceno (Fig. 402).

Anisolambda é do Paleoceno superior (Riochicano) de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, e do Eoceno inferior (Casamaiorano) da Patagônia. Seus molares superiores e inferiores são estruturalmente intermediários entre os molares bunodontes dos Condylarthra-Didolodontidae, por exemplo, e os molares lofiodontes dos Macraucheniidae primitivos, como *Victorlemoinea*. O tipo do gênero é *A. fissidens* Ameghino, da formação Casamayor, Patagônia. Outra espécie, *A. amei* Simpson, aproximadamente 20% menor, procede também das mesmas camadas, assim como *A. adunca* (Ameghino) e *A. deculca* (Ameghino).

A espécie *A. prodromus* Paula Couto, mais primitiva que as supracitadas, fundada sobre ramos mandibulares incompletos, com dentes, e sobre molares isolados, é do Paleoceno superior (Itaboraiano, equivalente ao Riochiquense) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Fig. 403).

Ricardolydekkeria é um gênero fundado sobre dentes molariformes isolados, procedentes das formações Rio Chico e Casamayor, na Patagônia. Sua validade como entidade genérica ainda está por ser perfeitamente definida, dependendo da descoberta futura de melhores espécimes, que talvez venham a confirmá-lo como tal ou a mostrar que os dentes a ele atribuídos sejam prémolares súpero-posteriores de *Anisolambda*, segundo Simpson. Além da espécie tipo, i?. *praerupta* Ameghino, do Eoceno inferior (Casamaiorano), três outras espécies da mesma idade e, provavelmente, uma espécie do Riochicano (Paleoceno superior) da Patagônia são atribuídas a este gênero.

Guilielmofloweria, também da formação Casamayor, Patagônia, é conhecido por um simples dente molariforme superior, que se assemelha aos de *Anisolambda* e, particularmente, aos de *Ricardolydekkeria*. É um dente grande, robusto, subtriangular, com mesostilo muito desenvolvido (*G. plicata* Ameghino).

Polymorphis, Xesmodon, Polyacrodon e Heterogiphus são da formação Musters, Patagônia, atribuída *10* Eoceno superior. As três espécies conhecidas do gênero

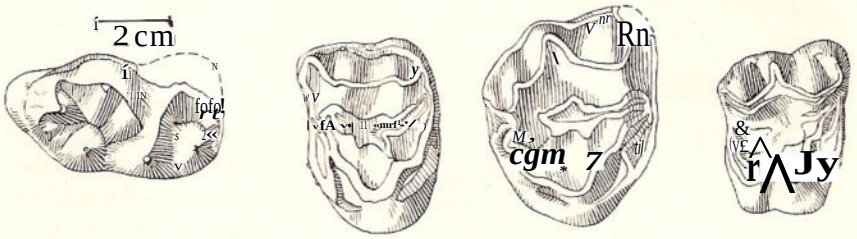


Fig. 402 – Litoptemos do Eoccno inferior da Patagônia. Da esquerda para a direita: *Wainka tshotshe* Simpson, M_3 esquerdo e M superior esquerdo; *Victorlemoinea* sp. (?), M^3 direito; *Josepholeidya* sp., molar superior direito. Todos em vista oclusal.

Polymorphis (P. lechei Roth e outras) fundam-se em ramos mandibulares incompletos, com dentes. A dentição é completa, com incisivos pequenos, desprovida de diastemas. Os molares inferiores são um tanto bunodontes, com trigonido comprimido ântero-posteriormente e talonido dos M_{1-2} crescente, sublofiodonte, provido de fortes hipocônido e entocônido. *Xesmodon*, cuja espécie única, seguramente atribuível a ele, como tipo, *X. langi* (Roth), é conhecida por um crânio quase completo, embora mal conservado, com molares superiores similares aos de *Didoloclus* (um Condylarthra), bunodontes ou quase bunodontes, mas cuja semelhança com os dos Litopterna primitivos do grupo aqui considerado é também muito grande. As órbitas são bem desenvolvidas, os ossos nasais são alongados e sua região frontal é achatada e tabular, sendo a arcada zigomática fraca. *Polyacrodon*, gênero caracterizado por molares superiores dotados de hipocone muito forte e isolado, formado a expensas do cíngulo posterior, é conhecido por duas espécies, sendo *P. ligatus* Roth a espécie tipo. *Heteroglyphus*, de que se possui apenas um molar superior incompleto (*H. dexvoletzky* Roth), de aspecto selenolofodonte, encerra a lista dos gêneros mustersanos (Eoceno superior) conhecidos.

Em *Protheosodon* Ameghino, 1897, do Deseadense (Oligoceno inferior) da Patagônia (*P. coniferus* Ameghino) e da Colômbia (Stirton, 1946), tido por Loomis, Scott e outros como um Macraucheniidae, em vista de sua dentadura inferior completa, com incisivos normais, é classificado por Simpson de preferência no grupo de que estamos tratando, em virtude dos caracteres estruturais de seus dentes, que se aproximam, sobremodo, dos de *Anisolambda* e de outros gêneros primitivos desta família. A distribuição geográfica conhecida de *Protheosodon* permite-nos supor que os animais deste grupo, e provavelmente de todos os grupos sul-americanos de então, pelo menos entre os ungulados, distribuíam-se por toda a América do Sul.

Subfamflia Proterotheriinae Simpson, 1945. Agrupa formas de características mais avançadas que as dos Polymorphinae, com tendência acentuada para a monodactilia funcional, cujo processamento se efetuou à semelhança do que se observa na evolução dos eqüídeos, por exemplo, hoje completamente monodáctilos (funcional e estruturalmente). Os dentes superiores da série pré-molo-molar são mais quadranguiares, com hipocone mais desenvolvido que os dos Polymorphinae. Dentes: 1/2 I, 0/1 C, 4/4 P, 3/3 M.

Representantes fósseis desta subfamflia, são conhecidos desde os tempos do Oligoceno inferior (Deseadense) até os do Rioceno (Montehermosense) da Argentina.

Os gêneros do Oligoceno inferior são *Eoprotherotherium* Ameghino, 1904 (£ *inaequifácies* Ameghino), e *Deuterotherium* Ameghino, 1895 (*D. distinctum* Ameghino), o primeiro conhecido apenas por dentes molares superiores que diferem dos de *Proterotherium* principalmente por seu menor tamanho, sendo o segundo baseado num crânio fragmentário, com os dentes preservados. Tal crânio lembra, por suas características gerais, o dos gêneros miocênicos (Santacruzeano); seus caracteres morfológicos, juntamente com o aspecto estrutural dos dentes respectivos, permitem-nos admitir como provável a idéia de ter sido ele o ancestral direto de *Thoatherium*.

O gênero *Policaphrium* Ameghino, 1902 (*P. specillatum* Ameghino), assim como *Prothoatherium* Ameghino, 1902 (*P. lacerum* Ameghino) e *Licaphrops* Ameghino, 1904 (*L. festinus* Ameghino), são do Oligoceno superior (Colhueuapiense), sendo o último também conhecido no Mioceno inferior. Baseiam-se, o primeiro, num crânio cujos ossos nasais são bem mais alongados que os dos gêneros santacruzanos, assemelhando-se seus dentes aos de *Licaprium* principalmente; o segundo, em

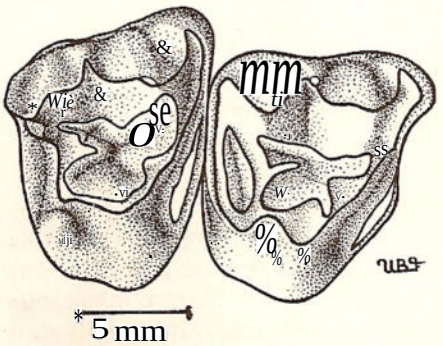


Fig. 403 – *Anisolambda prodromus* Paula Couto. Paleoceno superior de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. M^{2-3} direitos, face de oclusão.

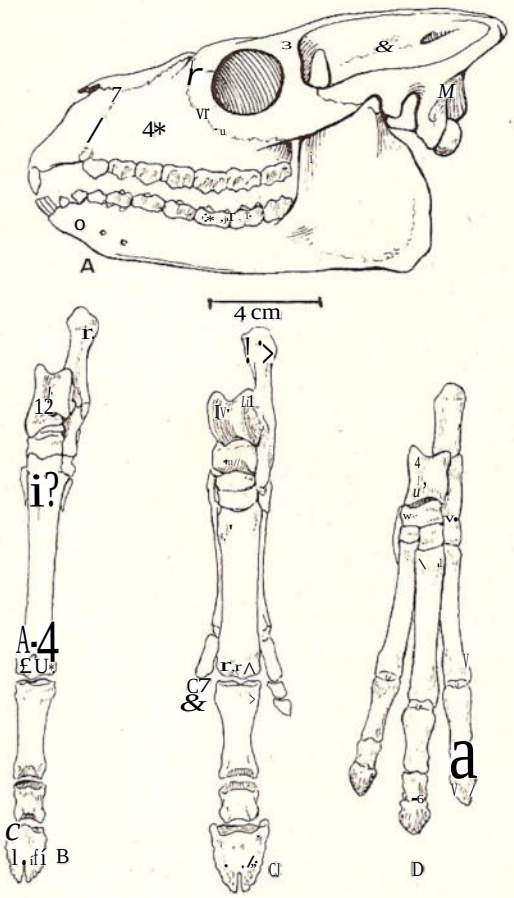


Fig. 404 – *Thoatherium* sp. Mioceno inferior. Crânio *(A)* e esqueleto do pé esquerdo *(B)*. *Diadiaphorus* sp. Idem. Esqueleto do pé esquerdo *(C)*. *Notodiaphorus* sp. Oligoceno inferior. Esqueleto do pé esquerdo *(D)*. *(A* a C, segundo Scott; *D*, segundo Abel, em Weber).

molares superiores cujos protocone e hipocone são mais afastados entre si que em *Thoatherium*.

Das camadas miocênicas da formação Santa Cruz, na Patagônia, procedem os restos mais numerosos e mais completos de ungulados desta família e subfamília. Além de *Licaphrops* sobrevivente do Oligoceno, quatro outros gêneros conhecidos são presentes ali: *Licaphrium, Thoatherium, Diadiaphorus e Proterotherium,* todos de Ameghino (1883 e 1887). A semelhança destes pequenos e gráceis litopternos com os cavalos, por sua estrutura e aspecto geral, é impressionante, proporcionando-nos excelente exemplo de evolução convergente. *Licaphrium* (*L. floweri* Ameghino), menos completamente conhecido que os outros, baseia-se num crânio e mandíbula incompletos, pouco se conhecendo do resto de seu esqueleto, sendo possível que a descoberta de restos mais completos nos leve à conclusão de que este gênero não se distinga de *Proterotherium*. Os ossos dos membros locomotores e patas, segundo o pouco que deles se conhece, assemelham-se aos de *Diadiaphorus*, embora sejam relativamente mais alongados, *Thoatherium* o mais monodáctilo dos ungulados conhecidos, ultrapassando, sob este ponto de vista, mesmo os cavalos, encerra as menores espécies (*T. minusculum* Ameghino, etc.) de litopternos do Santacruzense (Figs. 404 e 405). Eram animais leves e graciosos, os mais velozes corredores de seu tempo. Seus incisivos laterais superiores são caniniformes, embora menores que os dos outros gêneros, sendo os inferiores fracos; nos molares superiores, o protocone e o hipocone ligam-se entre si por uma crista contínua que abrange também o protocônulo, e nos molares inferiores o entocônido é ausente, assim como o talonido do M_3. Os ossos nasais são intermediários em comprimento, entre os de *Proterotherium* e os de *Diadiaphorus*. Os ossos dos membros são relativamente mais curtos (exceto os metapodiais que são mais longos) e mais delgados que

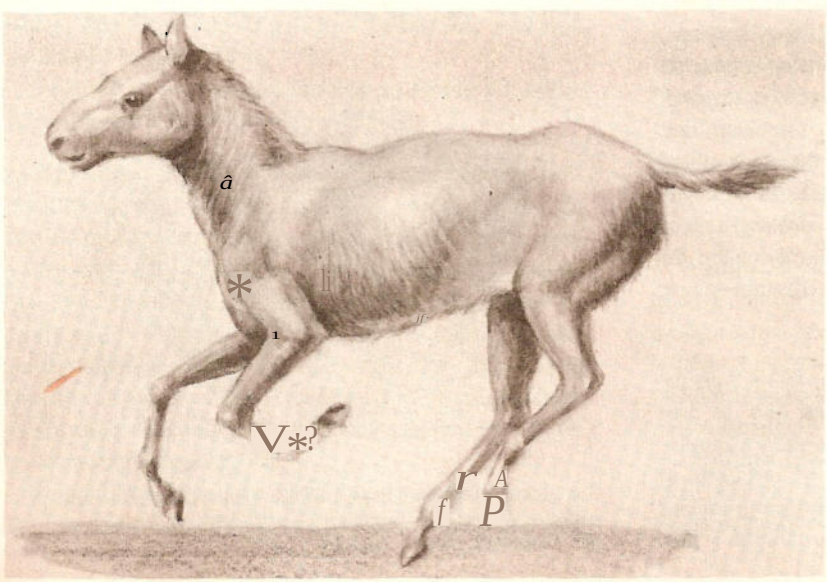


Fig. 405 – *Thoatherium minusculum* Ameghino. Mioceno inferior (Santacruzense). Restauração.

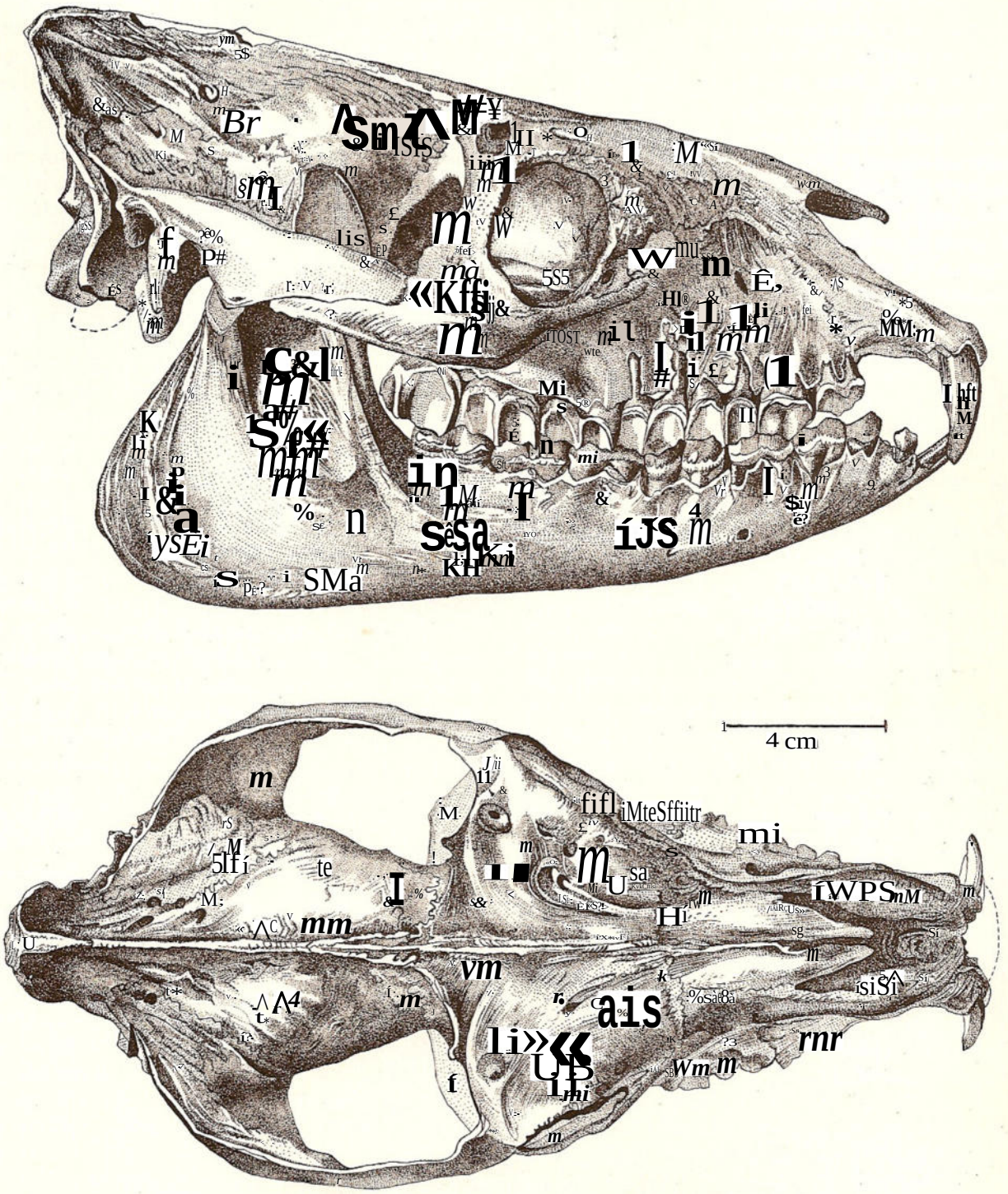


Fig. 406 – *Diadiaphorus majusculus* Ameghino. Em cima: crânio e mandíbula, de perfil. Embaixo: crânio em norma dorsal.

nos demais gêneros, sendo as patas estritamente monodáctilas, com os dedos laterais (II e IV) reduzidos a meros vestígios nodulares de suas extremidades proximais (os dedos homólogos, nos equídeos, ainda se conservam sob a forma de estiletes ósseos alongados).

Diadiaphorus em contraposição a *Thoatherium* inclui os maiores representantes conhecidos da família, entre as espécies santacruzenses (D. *majusculus*, *D. robustuSy D. velox* Ameghino). Em seus molares superiores, cuja coroa é subquadrangular, o protocone e o hipocone

são completamente separados entre si e o mesostilo é forte, sendo os molares inferiores desprovidos de entocônido e de talonido. Os ossos nasais são muito curtos (Figs. 406 a 408). Neste gênero, como nos demais gêneros da família, os ossos metapodiais laterais, embora reduzidos e não funcionais, conservavam maisou menos completamente as primitivas articulações, com os respectivos ossos carpais e tarsais (redução digital dita "inadaptativa", diferente da "adaptativa" dos ungulados modernos, nos quais os ossos do carpo e tarso se apoiam mais completamente sobre o metapodial mais volumoso, principaimente nos eqüídeos, sendo de notar que nenhum ungulado com redução digital inadaptativa sobreviveu até a época Recente). Em *Diadiaphorus*, como nos demais proterotérios, as falanges do dedo médio de cada pata além disso são, em seu conjunto, bem mais longas que o respectivo metapodial, ao contrário do que se observa nos eqüídeos, em geral.

Proterotherium (P. cavum Ameghino, etc.) (Fig. 409), é um gênero que encerra espécies menores que as de *Diadiaphorus*, intermediárias, em tamanho, entre as deste gênero, seu contemporâneo, e as de *Thoatherium*. O Crânio assemelha-se muito ao de *Diadiaphorus* mas os ossos nasais bem mais alongados, em contato com as pré-maxilas, cuja forma é bem diferente das deste último gênero citado. O M^3 tem sua metade posterior muito reduzida, sendo o hipocone ausente ou indistinto do cíngulo posterior. O M_3 apresenta pequeno talonido, sendo o entocõnido presente, embora pequeníssimo (esta cúspide é ainda menor nos M_{X-2}). Embora o esqueleto se assemelhe muito ao de *Diadiaphorus*, a despeito de sua maior gracilidade, os membros e patas são muito mais delgados e alongados que no último gênero citado. *Diadiaphorus* persistiu através do Mioceno, sobrevivendo até os tempos do Rioceno inferior, quando parece que se extinguiu. *Proterotherium* é duvidosamente representado no Rioceno inferior por uma espécie que talvez pertença a *Brachytherium* segundo Riggs & Patterson (1939).

Os gêneros estritamente pliocênicos são *Brachytherium* Ameghino, 1883, e *Diplasiotherium* Rovereto, 1914. *Brachytherium* [*B. cuspidatum* Ameghino, *B. latemarium* (Ameghino)] é representado através de todo o Rioceno, sendo conhecido por dentaduras e crânios. É um gênero que muito pouco se distingue de *Diadiaphorus* e de *Proterotherium*. *Diplasiotherium*, fundado sobre um ramo mandibular esquerdo, distingue-se dos demais proterotérios do Plioceno médio (Montehermosense) por seu tamanho avantajado, lembrando muito *Diadiaphorus*. *Epecuenia* Cabrera, 1939, é do Rioceno argentino.

Um outro gênero, *Chapalmatherium* Ameghino, 1908, baseado sobre um astrágalo do Plioceno de Chapadmalal, Argentina, atribuído a este grupo (C *novum* Ameghino), pertence, de fato, segundo Kraglievich (1934), ao grupo das capivaras. Teria sido um roedor pouco maior que a atual capivara, porém mais afim com *Protohydrochoerus*, capivara pliocênica.

À família Proterotheriidae é ainda atribuído, com dúvida, o gênero *Phoradiadius* Simpson, Minoprio & Patterson, 1962, cuja espécie única, *P. divortiensis*, dos mesmos autores, é baseada sobre restos fragmentários de maxilas e mandíbulas, coletados na formação Divisadero Largo, Mendoza, Argentina, cuja idade é duvidosamente oscilante entre o Deseadense inferior e o Mutersense superior (Oligoceno mais inferior e Eoceno mais superior). Assemelha-se, por seus aspectos gerais, & *Diadiaphorus*, mas apresenta características peculiares tão assinala-

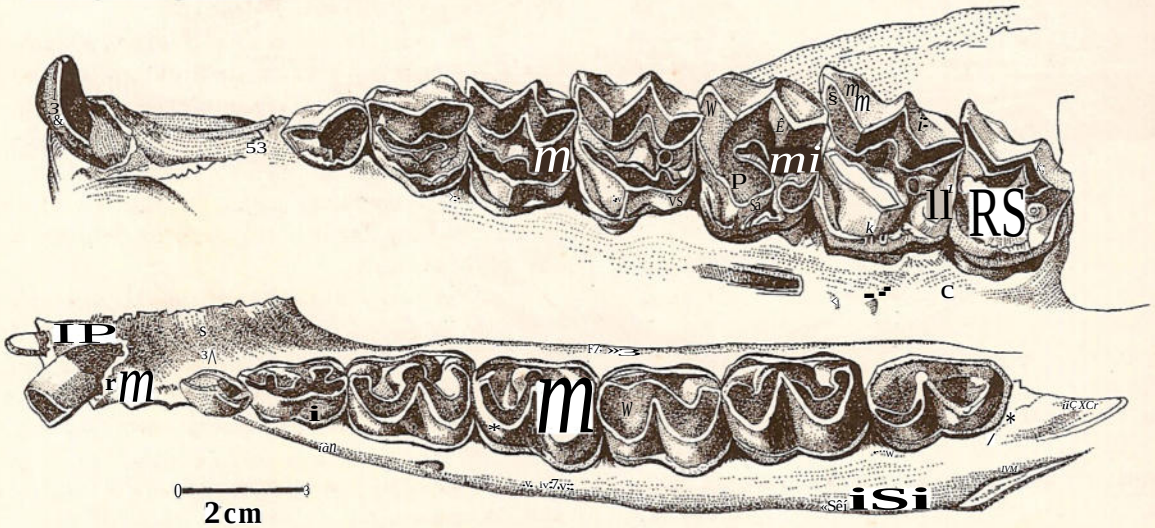


Fig. 407 – *Diadiaphorus majusculus* Ameghino. Mioceno inferior (Santacruzense). Em cima: dentes superiores esquerdos. Embaixo: dentes inferiores esquerdos. Todos em vista oclusal (segundo Scott).

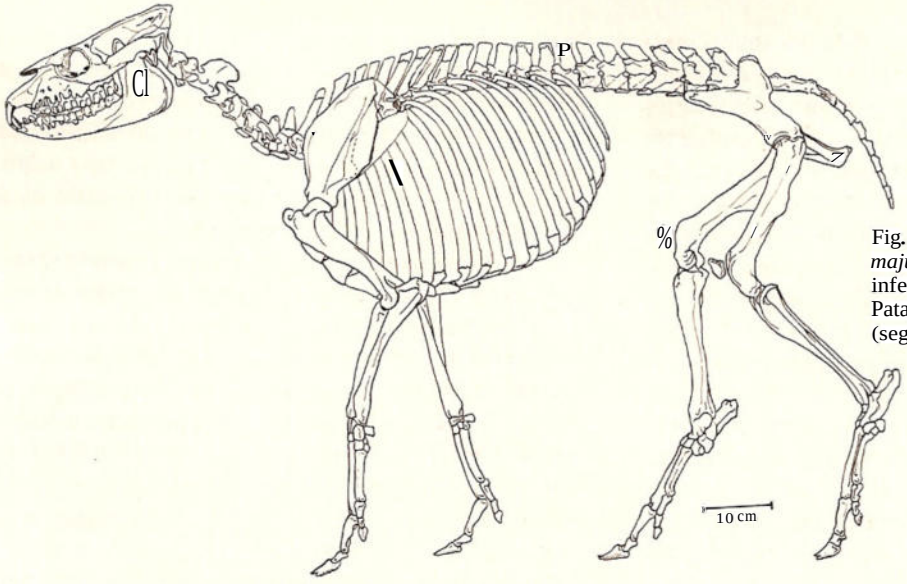


Fig. 408 – *Diadiaphorus majusculus* Ameghino. Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia. Esqueleto restaurado (segundo Scott).

das, que excluem qualquer idéia de afinidade próxima ou especial com os proterotérios bem conhecidos. Por seus dentes inferiores, simplesmente bicrescentes, e pela tendência, à formação de uma fossa posterior nos pré-molares e molares superiores, *Phoradiadius* talvez pudesse ser classificado entre os Adianthidae ou entre os Macraucheniidae, se não fossem as grandes diferenças que existem entre os gêneros destas duas famílias e o gênero em consideração, sob os demais pontos de vista.

Família Adianthidae Ameghino, 1891. Este grupo originalmente proposto como família, foi rabaixado por Patterson (1940) à categoria de subfamília (Adianthinae) dos Macraucheniidae. Tal ponto de vista foi seguido por Simpson (1945), Simpson & Minoprio (1949) e Lavocat (1958). Apoiados em descobertas mais recentes, Simpson, Minoprio & Patterson (1962) reintegraram-no na categoria de família, colateral à dos Macraucheniidae, confirmando a previsão de Scott (1910, p. 107), relativamente a *Adianthus*.

Segundo Simpson, Minoprio & Patterson, esta família apresenta grande diversidade de formas. Quatro grupos genéricos, *Proadiantus* Ameghino, 1897, *Proheptaconus* Bordas, 1939, *Adianthus* Ameghino, 1891, e *Adiantoides* Simpson & Minoprio, 1949, pertencentes a três ou mais linhas filéticas, foram mais ou menos claramente reconhecidos. A distribuição do grupo no tempo, vai do Deseadense (Oligoceno inferior) ao Santacruzense (Mioceno inferior). As semelhanças com os Macraucheniidae, embora reais, não são detalhadas, podendo ser, mais provavelmente, consideradas como especializações convergentes, ou melhor, paralelas, precoces para o grupo, do que como indicativas de afinidade próxima. Qualquer relação filogenética entre os dois grupos em consideração teria sido pré-eocênica, datando do início da diferenciação da ordem Litopterna. Embora a família seja bem definível como grupo sistemático, há, todavia, sérias dúvidas sobre a validade do nome com que presentemente é batizada, em virtude de confusão quanto ao que diz respeito à verdadeira posição sistemática do espécime em que se baseia a espécie tipo do gênero *Adianthus* (*A. bucatus* Ameghino), nome de que deriva o da família.

Os litopternos desta família são de pequeno tamanho, com caracteres dentários precocemente evoluídos em alto grau, tendo atingido, já no Oligoceno, um nível evolutivo equivalente ao dos Macraucheniidae pliopleistocênicos, resultante provável de convergência ou paralelismo evolutivo, como já dissemos.

Proadiantus, do Deseadense (Oligoceno inferior), mais ou menos tão especializado quanto *Adiantoides*, mas bem distinto deste, parecendo ser mais afim com *Proheptaconus*, é de tamanho relativamente grande, sendo o talonido de seu M_3 um tanto complexo. Seus molares são de coroa relativamente baixa, com mesostilo presente nos superiores e sem metastilo definido, sendo o hipocone alongado.

Proheptaconus do Colhueuapiense (Oligoceno superior), conhecido por um crânio mal conservado, de 72 mm de comprimento, com dentes mais alongados, no sentido ântero-posterior, que os de *Adiantoides* e de coroa mais alta, molares superiores sem mesostilo e com metastilo, representa uma terceira linha filética, provavelmente não derivável diretamente, seja de *Proadiantus*, ou de *Adiantoides*.

Adianthus é, na base da espécie tipo (*A. bucatus* Ameghino), duvidosamente referível a esta família, pois a mandíbula, com dentes, que serviu de base para a

proposição da espécie, correspondente a um animal muito pequeno, é muito incertamente atribuível ao mesmo gênero, ou à mesma família ou ordem que os espécimes subseqüentemente referidos a este gênero, espécimes estes em que foram realmente baseados os conceitos do gênero e da família. Enquanto não se descobrirem novos e mais completos espécimes de idade pós-deseadana ou não se tomarem providências de ordem nomenclatural, compatíveis com o assunto em foco, a dúvida persistirá, não só em relação à verdadeira posição sistemática de gênero que tem por tipo *A. bucatus* Ameghino, como ao nome, que por direito deve caber à família.

Adiantoides, do Deseadense, é o gênero melhor conhecido da família, atualmente. Sua espécie tipo, *A. leali* Simpson & Minoprio, foi fundada sobre um crânio e mandíbula associados, incompletos, de um mesmo indivíduo, de pequeno tamanho, com a dentadura completa, totalmente braquiodonte, um tanto semelhante à de *Proadiantus*, mas provavelmente mais próxima da de *Adianthus*\ é completa, sem diastemas. O crânio é muito primitivo, de tipo ungulado generalizado, assemelhando-se ao dos Condylarthra, a despeito de sua idade relativamente avançada (Oligoceno). O rostro é de proporções normais, sendo as narinas externas terminais, sem recuo dos ossos nasais; caixa craniana pequena. A região auditiva parece ter apresentado estrutura peculiar.

Família Macraucheniidae Gill, 1872. Litopternos de crânio e pescoço alongados, sendo o crânio de forma peculiar, estreito e baixo, crista sagital fraca ou inexistente, com a região supraparietal, neste caso, plana, curta e estreita. A caixa cerebral é pequena, o rostro, alongado. A região nasal é muito modificada, com os ossos respectivos reduzidos a um mínimo, nas formas finais do grupo, nas quais as narinas externas são situadas muito posteriormente, quase sobre as órbitas, o que sugere a antiga presença de curta tromba, como a dos tapires, não tão comprida como a desenhou Burmeister, pois o comprimento do pescoço opõe-se a tal hipótese. Os molares superiores são complicados, com as cúspides externas côncavas e crescentes, unidas por uma crista vertical, como em diversos perissodáctilos, e com duas cristas transversais, ilhotas de esmalte e outros acidentes coronais secundários. Os molares inferiores são bicrescentes, mas desprovidos do entocônido tão característico dos ungulados sul-americanos, em geral, o qual só é presente nos dentes de leite, que, assim, mostram um caráter ancestral, perdido pelos dentes definitivos. O esqueleto assemelha-se, em muitos pontos, ao dos perissodáctilos, principalmente ao dos tapires e cavalos, mas pela estrutura peculiar de seu carpo e tarso, aproxima-se mais do dos primitivos ungulados do grupo dos condilartras, seus prováveis avoengos, de que também derivaram, provavelmente, os perissodáctilos. Seus membros são estruturalmente mesaxônicos, mas apresentam caracteres peculiares. A ulna e o rádio são coossificados em toda sua extensão, sendo a tíbia e a fíbula soldadas entre si apenas em suas extremidades. As patas são tridáctilas. Os membros locomotores devem ter sido do tipo colunar, apoiados em almofadas de tecido elástico, como os dos elefantes e rinocerontes, por exemplo.

Os animais desta família tinham, segundo parece, hábitos anfíbios. Habitavam, talvez, as regiões pantanosas e nutriam-se de folhas e raízes. Os gêneros respectivos foram de evolução lenta, retendo até o Pleistoceno, quando se extinguiram os últimos representantes do grupo, estruturas primitivas, como por exemplo, a fórmula dentária placentária, primitiva, completa (3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M x 2 = 44 dentes).

A família teve longa distribuição no tempo, abrangendo todo o Cenozoico, desde o Paleoceno superior até o Pleistoceno, muito embora os gêneros do Riochiquense (Paleoceno superior) e Casamaiorense (Eoceno inferior) sejam classificados aqui com alguma incerteza, principalmente *Ernestohaekelia, Rutimeyeria e Alminedwardsia*, todos de Ameghino, 1901, característicos do Eoceno da Patagônia. O gênero conhecido no Paleoceno superior é *Victorlemoinea* Ameghino, 1901, extinto no Eoceno, o único bem caracterizado, entre as formas primitivas.

Victorlemoinea baseia-se em molares superiores fortemente selenolofodontes, com hipocone bem desenvolvido e formação de fossetas em sua superfície de oclusão, caráter este nitidamente macrauqueniídeo, e molares inferiores bicrescentes, com entocônido fraco, mas ainda presente. A espécie tipo do gênero é *V. labyrinthica* Ameghino, do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia, de onde procedem outras espécies. Uma das duas espécies de litopternos conhecidas na fauna do Paleoceno superior (Itaboraiense) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, é referível a este gênero. Trata-se de *V. prototypica* Paula Couto, espécie um tanto mais primitiva que as casamaioranas, na estrutura de seus molares, principalmente dos molares superiores, cujas cúspides, embora nitidamente selenolofodontes, são ligeiramente bunóides. Esta espécie é de tamanho relativamente grande, equivalente, talvez ao de um bode.

De *Notodiaphorus* Loomis, 1914, do Deseadense (Oligoceno inferior) da Patagônia (*N. crassus* Loomis), conhece-se apenas uma pata posterior esquerda, tridáctila, de simetria isodáctila, com 32 cm, aproximadamente, de comprimento, cujo astrágalo apresenta, como caso único entre os litopternos, uma pequena faceta articular para o cubóide.

Cramauchenia Ameghino, 1912, e *Paramacrauchenia* Bordas, 1939, são do Oligoceno superior (Colhueuapiense) da Patagônia. Em seu crânio, os ossos nasais são já nitidamente recuados, embora ainda em grau relativa-

mente pequeno, a órbita é aberta posteriormente e a apófise pós-orbitária do frontal é forte. Embora os dentes que se conhecem estejam muito desgastados, com seus caracteres morfológicos um tanto mascarados, pode-se dizer que os molares superiores se aproximam dos de *Theosodon* embora sejam menos quadrangulares, com o hipocone quase contíguo ao protocone. A partir de *Cramauchenia* (C *patagonica* Ameghino), uma série genética ou, pelo menos, morfológica, contínua, pode ser seguida, com base nos crânios, passando por *Theosodon* e *Scalabrinitherium*, oiigo-miocênicos, e por *Promacrauchenia* e *Windhausenia*, pliocênicos, para terminar em *Macrauchenia*, no Pleistoceno.

Paramacrauchenia é conhecido por um ramo mandibular de indivíduo cujo tamanho deveria igualar a metade do de *Theosodon gracilis*.

Theosodon Ameghino, 1887, gênero cuja extensão no tempo vai do Oligoceno superior ao Mioceno superior, é o único representante santacruzense bem conhecido, sendo um dos elementos mais comuns na fauna de Santa Cruz, detalhadamente, conhecido sob os pontos de vista osteológico e dentário. De um modo geral, pode-se verificar nele semelhança já muito grande com *Macrauchenia*, o último representante conhecido da ordem e muito posterior a ele, pois é do Pleistoceno superior, embora difira deste em detalhes, principalmente cranianos, correspondente, é lógico, a um menor grau de evolução. O crânio, estreito, baixo e muito longo, apresenta desenvolvimento mais ou menos proporcional do rostro e região craniana propriamente dita. Os pequenos ossos nasais e as narinas externas são já bem recuados, a órbita quase completamente limitada, atrás, pela enorme e fina apófise pós-orbital do frontal. A mandíbula, baixa e robusta, tem ramo montante pouco elevado. Os molares superiores são quadrangulares, com hipocone bem desenvolvido, ligado ao metacone por crista transversal, e braquiodontes; seu ectolofo é bicrescente, do tipo selenodonte, com forte metastilo (exceto no M^3). Os molares inferiores são bicrescentes, providos de forte entocônido. Entre as diversas espécies conhecidas, distinguimos *T. lydekkeri* Ameghino, tipo, de grande tamanho, *T. Idllemandi* Mercerat, menor, a mais comum das espécies santacruzanas, *T. garretorum* Scott, mais ou menos do mesmo tamanho da última citada, e *T. gracilis* Ameghino, pouco menor que *T. lallemandi* e *T. garretorum* e de proporções muito mais adelgaçadas (Figs. 410 e 411).

Os gêneros *Cullinia* Cabrera & Kraglievich, 1931, *Scalabrinitherium* Ameghino, 1883, *Oxyodontherium* Ameghino, 1883, e *Paranauchenia* Ameghino, 1904, são atribuídos, os três últimos duvidosamente, ao Mioceno superior. Dos quatro, apenas o primeiro citado pode ser

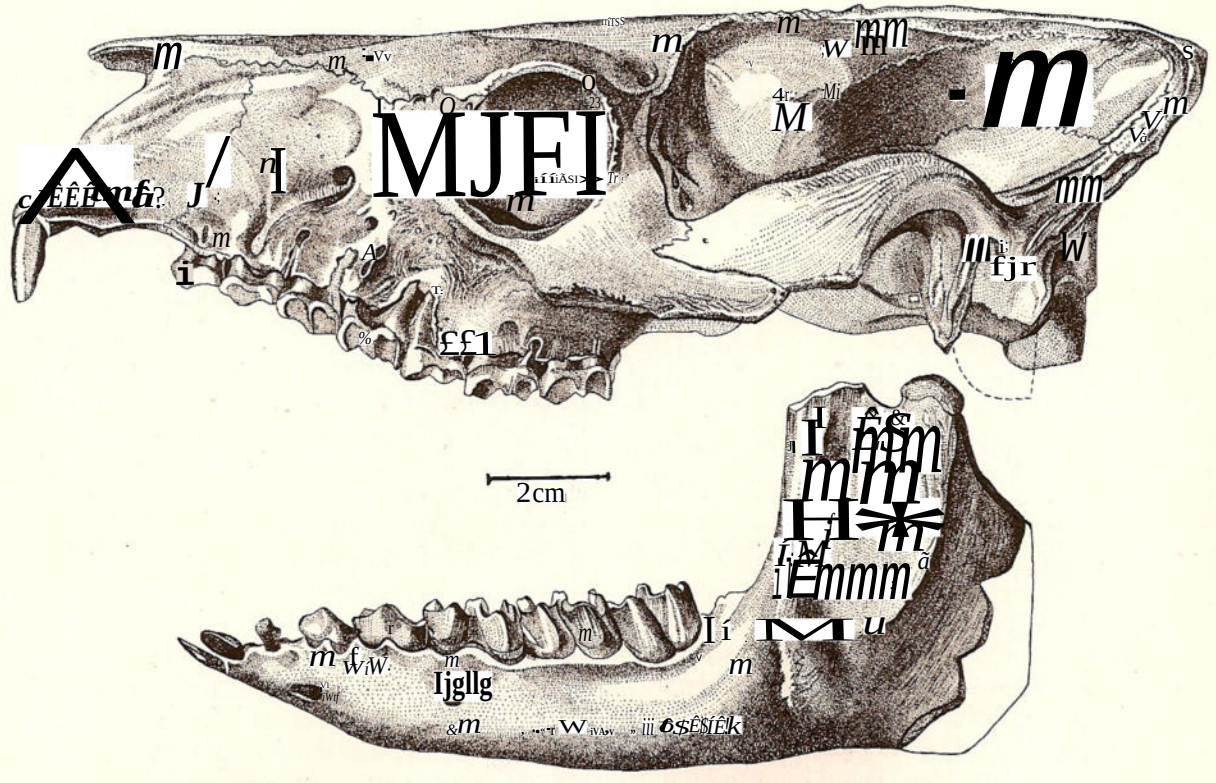


Fig. 409 – *Proterotherium cavum* Ameghino. Crânio e mandíbula, de perfil (segundo Scott).

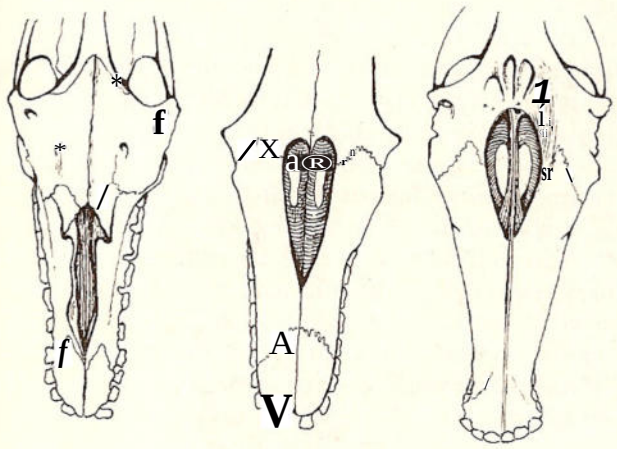


Fig. 410 — Região anterior de crânios de *Theosodon* sp. (à esquerda), Mioceno inferior; *Scalabrinitherium* sp. (ao centro), Mioceno superior; *Macrauchenia* sp. (à direita), Pleistoceno. Progressivo recuo das aberturas nasais externas par o jogo do crânio. Nos gêneros oligocênicos, como *Cramauchenia*, por exemplo, as narinas externas eram quase terminais (apenas ligeiramente recuadas) (segundo Scott).

considerado como participante do filo que culminou em *Macrauchenia*, tendo sido os outros, provavelmente, colaterais ao mesmo. *Cullinia* (C *levis* Cabrera & Kraglievich) é uma forma esbelta, que muito se assemelha a *Theosodon*, por seus dentes, mas cujos metapodiais são relativamente bem mais alongados que os deste. *Paranauchenia* (*P. denticulata* Ameghino) tem os dentes muito braquiodontes, de coroa baixa e raízes longas, com as fossetas coronais típicas do grupo, muito profundas e elípticas. *Oxyodontherium* (*O. zeballosi* Ameghino), com dentes menos braquiodontes, de coroa pouco mais alta e raízes pouco mais curtas que as de *Paranauchenia*, é, pelo menos sob o ponto de vista morfológico, intermediário entre o último citado e *Scalabrinitherium*. Em *Scalabrinitherium* (*S. rothi* Ameghino e outras espécies), as narinas externas são já bem recuadas (Fig. 410), embora menos que em *Macrauchenia*, com os ossos nasais muito curtos e as maxilas justapostas entre si, anteriormente, na linha média do crânio. Os molares são braquiodontes, os superiores um tanto menos complexos que os de *Macrauchenia* e os inferiores com entocônido (pilar interno do crescente posterior) presente.

Promacrauchenia Ameghino, 1904, do Plioceno médio (Montehermosense e Chapadmalalense), pode ser considerado como descendente, em linha reta, de *Scalabrinitherium*, de que se aproxima pela forma e posição das narinas externas, pela órbita, ainda pouco aberta, posteriormente, e por certos caracteres dentários. A forma da dentadura e, sobretudo, dos molares é tão semelhante à de *Macrauchenia*, que poucas são as diferenças que se podem apontar, em relação ao gênero pampeano. Os molares superiores, semi-hipsodontes, têm a coroa mais alta que os de *Scalabrinitherium* A espécie tipo do gênero é *P. antiqua* Ameghino, do Montehermosense.

Macrauchenidia Cabrera, 1939, que tem por tipo uma espécie conhecida por grande parte de uma mandíbula fragmentária, com incisivos e caninos partidos, além de dentes isolados, da série pré-molo-molar, do Plioceno de Adolfo Alsina, província de Buenos Aires, Argentina, é um macrauqueniídeo aparentemente próximo de *Promacrauchenia*, sendo, porém, seus dentes pré-molo-molares bem mais largos, com forte cíngulo externo. O animal teria sido intermediário, em tamanho, entre *Theosodon lydekkeri* e *Promacrauchenia antiqua*, mas de formas provavelmente mais robustas que qualquer dos gêneros afins.

Windhausenia Kraglievich, 1930, do Plioceno superior ou do Pleistoceno (*W. delacroixi* Kraglievich), baseia-se na metade posterior de um crânio e numa mandíbula com quase todos os dentes, coletados nos depósitos sedimentares de Uquía, província de Jujuí, Argentina, com dois horizontes paleontológicos distintos (Uquiense, sobreposto ao Chapadmalalense, e outro, relacionado com o Ensenadense, base do Pampeano), contendo faunulas de transição entre as das idades supracitadas. Este gênero é bem mais evoluído que *Promacrauchenia*, porém menos que *Macrauchenia*, sendo seu crânio tão alto quanto o deste gênero pampeano, porém mais estreito, diferindo do mesmo, além disto, pela menor profundidade da fossa pós-nasal cujos poços laterais são substituídos por canaletes longitudinais, pouco profundos.

O gênero tipo da família é *Macrauchenia* Owen, 1840, nome que deriva de um caráter notável das vértebras cervicais, cujo canal arterial não perfura as diapófises ou processos transversais, mas passa, como nos camelídeos (lhamas, camelos), do lado interno do arco neural superior e penetra no canal medular, mesmo nas quinta e sexta vértebras cervicais, disposição esta que é absolutamente desconhecida nos outros mamíferos e cuja razão fisiológica não está ainda explicada. O crânio lembra um pouco, por sua forma geral e por suas proporções, o do cavalo, mas a situação peculiar de suas aberturas nasais externas, colocadas muito para trás, no meio da face superior do crânio, sobre as órbitas, e dirigidas para cima, torna admissível a hipótese de que estes animais possuíam uma tromba curta, como a da anta. O frontal é profundamente deprimido, posteriormente às narinas, e guarnecido de fossas, separadas entre si por cristas ósseas. Seus dentes anteriores são curiosamente pontiagudos e deviam servir, principalmente, como órgãos de preensão; por sua forma, davam provavelmente ao animal, estranho aspecto reptiliano, quando estivesse de boca entreaberta ou com os lábios repuxados para

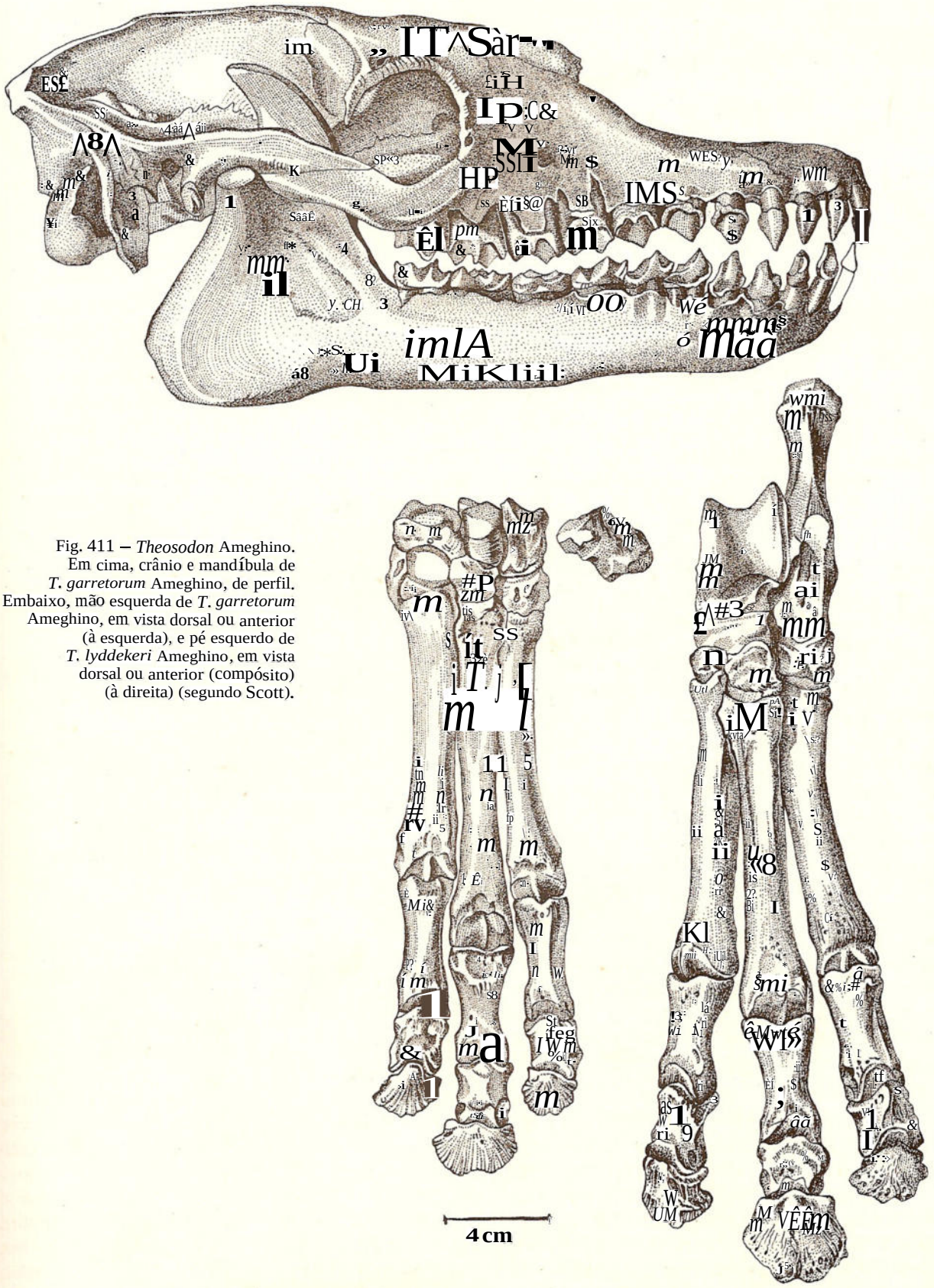


Fig. 411 – *Theosodon* Ameghino. Em cima, crânio e mandíbula de *T. garretorum* Ameghino, de perfil. Embaixo, mão esquerda de *T. garretorum* Ameghino, em vista dorsal ou anterior (à esquerda), e pé esquerdo de *T. lyddekeri* Ameghino, em vista dorsal ou anterior (compósito) (à direita) (segundo Scott).

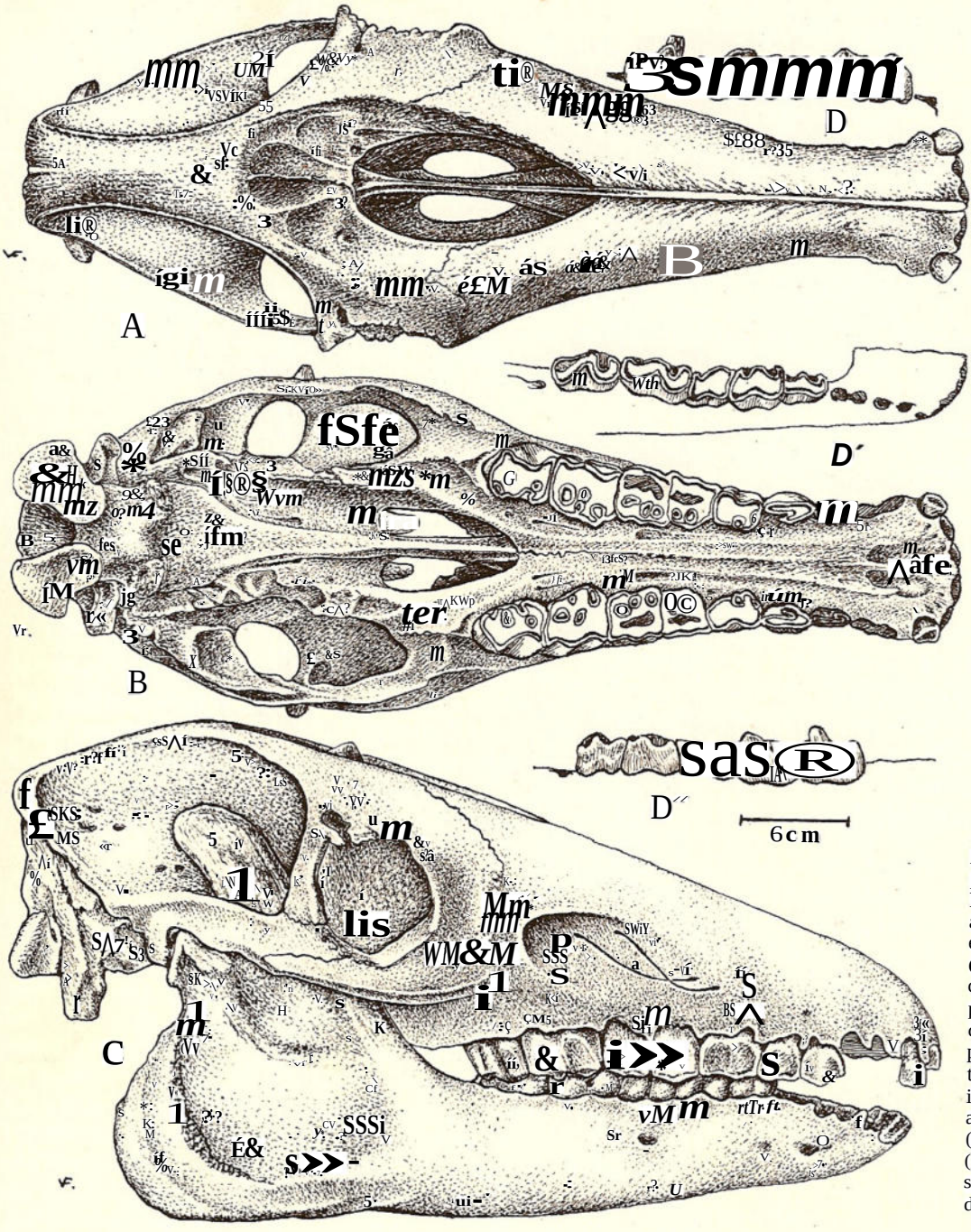


Fig. 412 – *Macrauchenia patachonica* Owen. Pleistoceno sul-americano. Crânio em normas dorsal (*A*) e ventral (*B*); crânio e mandíbula, perfil direito (Q. Os dois últimos pré-molares e os três molares inferiores, em vistas aboral (D), oclusal (Ɗ') e oral {*D''*) (de Burmeister, segundo originais de Bravaid).

trás; os molares superiores são de seção retangular, um tanto hipsodontes, providos de profundas fossetas peculiares; eram, como os inferiores, adaptados a um regime herbívoro. As patas, providas de três dedos, mal conformadas para a corrida, eram, talvez, adaptadas a um meio mais ou menos aquático (pantanal, lagoa, etc.). Talvez fossem dotadas de membranas interdigitais (sindactilia). O carpo apresenta características de alternação muito peculiares, muito diferentes das que se observam nos perissodáctilos (Figs. 410 e 412 a 414).

Sefve opõe-se à idéia de que *Macrauchenia* tivesse possuído tromba, mesmo curta, sugerida por Burmeister e admitida por todos ou quase todos os demais autores. Comparando o crânio de *Macrauchenia* com o dos cetáceos do grupo dos golfinhos, aventa, em contraposição, a hipótese de que a abertura nasal externa deste litopterno teria sido provida de músculos destinados a fechar e abrir as narinas e de que talvez essas partes moles fossem forradas por papilas idênticas às que se vêem na baleia azul. Segundo o mesmo autor, as duas cavidades maiores,

situadas atrás das aberturas nasais externas, teriam servido para alojar sacos de ar, semelhantes às trompetas nasais do tapir ou aos espaços nasais externos dos cetáceos, enquanto as escavações laterais, menores, são por ele consideradas como receptáculos de glândulas cuja secreção serviria para tornar completamente impermeável à água o fechamento das narinas.

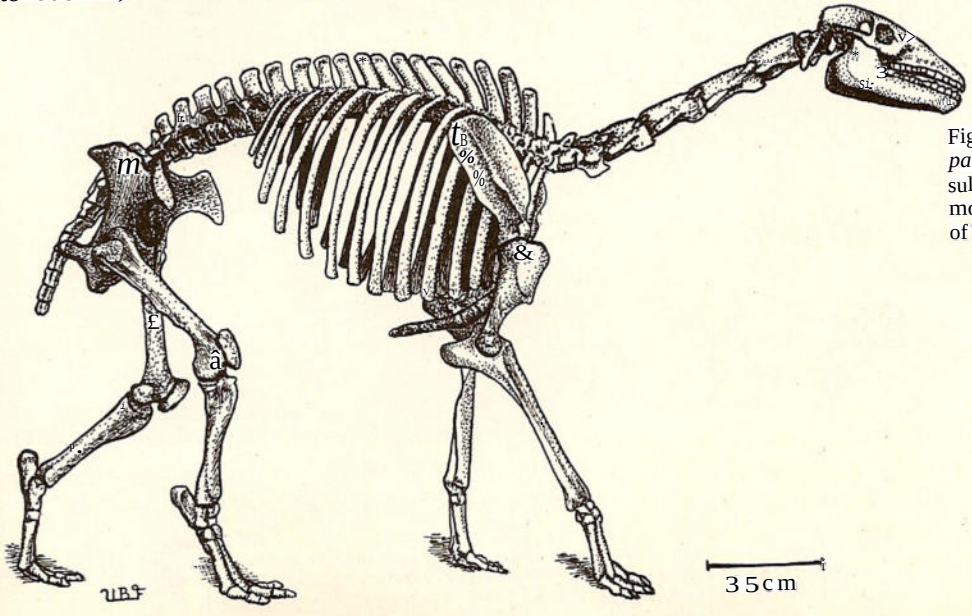
O próprio Sefve admite, porém, não só que *Macrauchenia* vivia em águas rasas, como não permanecia indefinidamente na água, mas que, como o hipopótamo, deixaria freqüentemente tal meio para pastar em terra, onde se moveria muito melhor e mais rapidamente que o hipopótamo e o tapir. Seus membros locomotores compridos, com larga superfície de apoio, dada por seus três dedos, e a elasticidade de suas patas permitiam-lhe, talvez, desenvolver velocidade relativamente grande, tanto em terra firme, como nas planícies pantanosas. Se assim foi, se o animal teve por hábitos viver em águas rasas, não haveria razão para que apresentasse uma estrutura nasal externa idêntica à dos cetáceos que, além de permanecerem indefinidamente na água, usam a abertura nasal superior para respirar à flor d'água. Se o sistema respiratório externo de *Macrauchenia* tivesse apresentado idêntica disposição, o animal deveria ter tido hábitos bem mais aquáticos que os admitidos por Sefve; deveria, pelo menos, viver em águas cuja profundidade fosse bastante para cobrir completamente seu corpo, provido de altos membros locomotores e longo pescoço, deixando de fora, à tona, ou pouco acima da superfície da água, apenas a superfície superior da cabeça, para respirar, à moda dos cetáceos. Se atentarmos, também, para o fato de que os mamíferos que levam vida anfíbia, como o tapir (possuidor de curta tromba), o hipopótamo e a capivara, entre os mamíferos recentes, ou mesmo os toxodontes, entre os mamíferos extintos, contemporâneos e conterrâneos das macrauquênias, aos quais se atribuem, também, hábitos anfíbios, são providos de membros locomotores e pescoço curtos, teremos mais uma razão para pôr em dúvida a hipótese de que as macrauquênias tivessem hábitos idênticos ou parecidos com os dos citados animais. Parece-nos mais razoável supor que as macrauquênias tivessem hábitos mais ou menos semelhantes aos dos elefantes que vivem muito mais tempo em terra do que na água, embora procurem esta com certa frequência. Hoffstetter sugere a possibilidade de que os ungulados deste grupo teriam sido adaptados à vida em regiões estépicas, com ventos violentos de areia ou pó, sendo aptos a fechar as fossas nasais, por contração de músculos próprios.

Em nossa opinião, a verdade está no meio-termo entre as hipóteses de Sefve e de Hoffsteter, isto é, que *Macrauchenia* era um mamífero adaptado a uma vida mais ou menos anfíbia, frequentador das regiões pantanosas e das margens de lagos e lagoas, habitante provável de estepes.

As espécies deste gênero acham-se na formação pampeana inferior [*M. ensenadensis* (Ameghino)], do Pampeano inferior (Ensenadano) e de tamanho avantajado, e *Macrauchenia patachonica* Owen, do Pampeano superior (Pleistoceno superior) da Argentina, Tarija (Bolívia), Uruguai e Brasil.

Os primeiros restos fósseis de *Macrauchenia* foram descobertos por Charles Darwin, durante a viagem da expedição do "Beagle", tendo sido descritos por Richard Owen, em 1839, sob o nome de *M. patachonica*. Os restos em questão foram descobertos nas proximidades de Puerto San Julian, Patagônia.

Mostrou-se Darwin surpreendido com o fato de ter encontrado os restos de um animal de tal porte, do



Figh. 413 – *Macrauchenia patachonica* Owen. Pleistoceno sul-americano. Esqueleto montado no American Museum of Natural History, New York.

tamanho de um camelo, em latitude de 49° 15' e sobre planície tão desolada e pedregosa, de vegetação mirrada, região aparentemente imprópria para garantir a subsistência de animais de tal corpulência, que ali, paradoxalmente, subsistiram até um tempo relativamente muito próximo dos tempos modernos. Darwin achou uma parcial explicação para tal dificuldade na semelhança que existe entre *Macrauchenia* (cujo nome significa "grande *Auchenia*", isto é, grande lhama) e o guanaco, que habita as regiões mais estéreis da Patagônia. Não devemos porém esquecer que, no Pleistoceno, o clima das diversas regiões sul-americanas, para não falar no resto do mundo, foi diferente do clima atual.

Burmeister (1864) descreveu o esqueleto animal, figurando suas diversas partes e dando uma restauração esquemática do animal.

Restos de *Macrauchenia* já foram descobertos em diversos pontos do Brasil.

Em sua segunda memória sobre a fauna das cavernas de Lagoa Santa, Lund propôs o nome *Leptotherium* para um animal extinto, que julgava ter sido um ruminante e que, pela esbelteza das formas, lembraria as mais graciosas espécies de *Antílope* diferindo, porém deste em diversos detalhes de sua organização. Lund distinguiu uuas espécies (*L. majus*, maior que o veado galheiro, e *L minus*, do tamanho de uma corça). Mas, segundo Winge, o próprio Lund, num manuscrito enviado a Copenhague, suprimiu, posteriormente, estas duas espécies. Uma delas, *L majus*, corresponde a *Macrauchenia patachonica* Owen, como o próprio Lund reconheceu, no manuscrito em consideração. Quanto a *L majus*, é impossível precisar-se a que animal se refere, nem pelo manuscrito de Lund, nem pela coleção por ele remetida para a Dinamarca.

Os restos fósseis de *M patachonica*, coletados por Lund em Lagoa Santa, fragmentos de vértebras lombares e de um osso metacarpiano ou metatarsiano, procedem da Lapa de Ana Felícia.

Outros restos, coletados numa fazenda do município de Jacobina, Bahia, em Água do Araxá, Minas Gerais, em

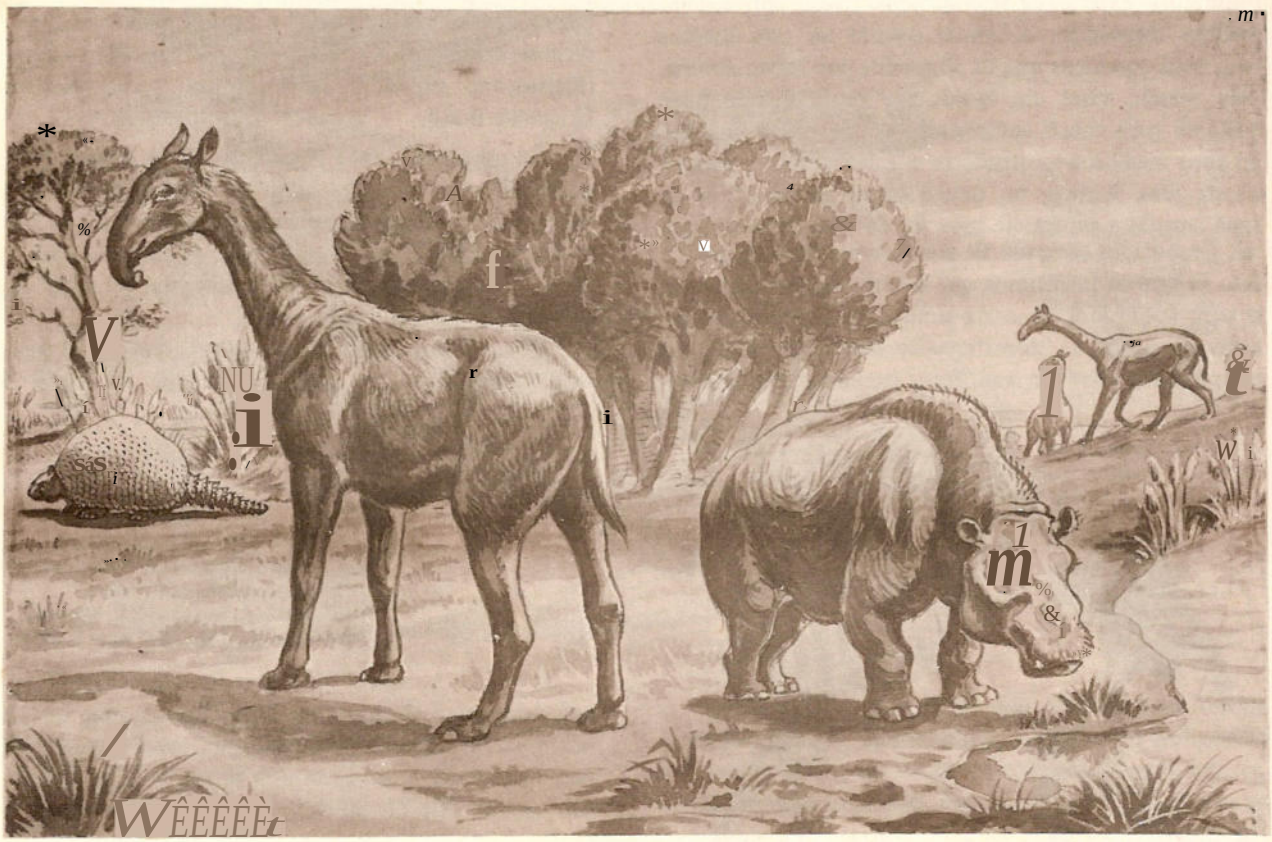


Fig. 414 – Mamíferos do Pleistoceno sul-americano, restaurados. Em primeiro plano: à esquerda, *Macrauchenia patachonica* Owen; à direita, *Toxodon platensis* Owen. Ao fundo: à esquerda, *Glyptodon clavipes* Owen; à direita, *Macrauchenia patachonica* Owen (segundo originais de Knight).

Pesqueira, Pernambuco, em Taperoá, Paraíba, em Itapipoca e em outros pontos do Ceará, em Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, juntamente com restos de diversos outros ungulados extintos, demonstram que os mamíferos do gênero *Macrauchenia* (*M. patachonica*) tiveram larga distribuição geográfica na América do Sul no Pleistoceno, mais provavelmente no Pleistoceno superior.

Ordem ASTRAPOTHERIA Lydekker, 1894

Esta ordem de ungulados sul-americanos extintos, claramente relacionados com os demais grupos de ungulados típicos do mesmo continente, apresenta, não obstante, características muito peculiares, que fazem dela um grupo um tanto aberrante, comparativamente com os demais. Sua bula auditiva normal, destituída de *sinus epitimpânico*, é um dos caracteres que afastam os animais desta ordem da dos Notoungulata, enquanto a presença de caninos bem desenvolvidos, em forma de colmilhos ou defesas, constitui uma das diferenças que os afastam dos Litopterna. Eoceno inferior ao Mioceno.

família Astrapotheriidae Ameghino, 1887. Incisivos lobulados. Molares superiores quadrangulares, com grande hipocone, unido ao metacone por forte metalofo, bacia ou vale mediano em franca comunicação ou não com a face interna, forte crista secundária e "crochet" bem desenvolvido. Coanas tubulares, não separadas entre si. Crista sagital curta. Elementos da região auditiva expostos ventralmente apenas no fundo de pequeno e profundo poço. Eoceno superior ao Mioceno superior. Duas subfamílias: Albertogaudryinae e Astrapotheriinae.

Subfamflia Albertogaudryiinae Simpson, 1945. Encerra os gêneros mais antigos, do Eoceno com dentadura mais primitiva que a dos Astrapotheriinae e hipocone relativamente pouco desenvolvido.

Albertogaudrya Ameghino, 1901, do Casamaiorense (Eoceno inferior), é de grande tamanho para o seu tempo, embora bem menor que seus afins oligo-miocênicos, dotado de incisivos pequenos, caninos muito fortes e de secção mais ou menos triangular e molares superiores com metalofo ausente ou pouco indicado e hipocone isolado. *A. única* Ameghino é a espécie tipo. Os molares inferiores são do tipo bicrescente generalizado (Fig. *421-E*).

Scaglia Simpson, 1957, também Casamaiorense da Argentina, é conhecido por um fragmento maxilar com dentes preservados, pertencente a indivíduo jovem (Figs. 415 e 427-*A*).

Astraponotus Ameghino, 1901, do Mustersense (Eoceno superior) da Argentina, também de grande tamanho, tem os caninos igualmente transformados em defesas, mas de secção circular quase perfeita. De aspecto primitivo, com todos os pré-molares presentes (4/4 P), este gênero é escassamente conhecido. *A. assymetrum* Ameghino (Fig. *421-H*).

Um gênero indeterminado desta família é presente no Eoceno superior de Santander, Colômbia, onde um molar inferior, incompleto, foi coletado por Stirton (1953).

Subfamflia Astrapotheriinae Simpson, 1945. Seis gêneros do Cenozoico médio sul-americano participam desta subfamflia: *Parastrapotherium* Ameghino, 1895, *Synastrapotherium* Paula Couto, 1976, *Astrapotheri-*

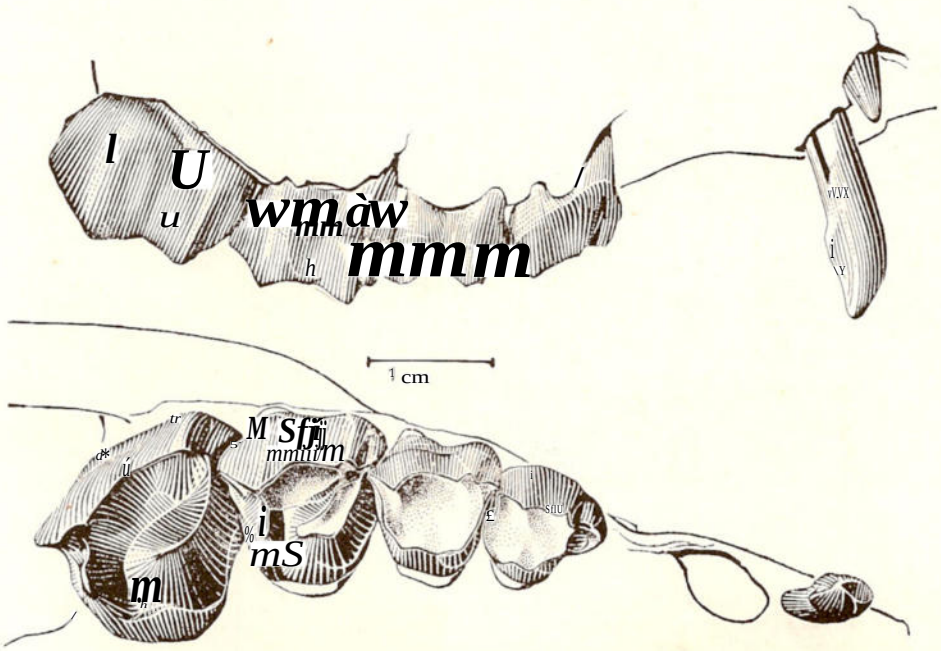


Fig. 415 — *Scaglia kraglievichorum* Simpson. Dentição superior direita, em vista aboral (em cima) e oclusal (embaixo) (de Simpson).

culus Ameghino, 1901, *Astrapotherium* Burmeister, 1879, *Uruguaytherium* Kraglievich, 1928.

Parastrapotherium, característico do Deseadense (Oligoceno inferior) da Argentina, talvez ocorra também no Colhueuapiense (Oligoceno superior). Suas espécies são, em média, muito maiores que as do gênero tipo, do Santacruzense, *Astrapotherium*, de que este gênero difere também em alguns detalhes, embora se assemelhe muito ao mesmo, por seu crânio e pelo resto do esqueleto. Seus dentes molariformes são, porém, de coroa um tanto mais baixa e seus pré-molares superam por um, em número (3/2 P) aos daquele gênero. Diversas espécies descritas, sendo *P. holmbergi* Ameghino, de grande tamanho, o tipo do gênero.

Synastrapotherium é do Oligoceno, provavelmente Oligoceno inferior, da Colômbia e Brasil de noroeste. Sua espécie única, *S. amazonense* Paula Couto, era de tamanho muito grande, baseada principalmente num fragmento de maxila esquerda com o M^3 quase completo, procedente de um depósito de "silt" arenoso, avermelhado, do tipo Puca, dos barrancos marginais do rio Juruá, localidade de Pedra Pintada, próxima da fronteira com o Peru. O M^3 é estruturalmente mais semelhante ao de *Astrapotherium* do que ao de *Parastrapotherium*. É de ectolofo sinuoso, com ampla e pronunciada concavidade posterior à dobra do paracone; protolofo forte, aproximadamente como em *Astrapotherium* com sua metade lingual um tanto voltada para trás; metalofo e fosseta posterior ausentes; cristã forte, paralela ao ectolofo; vale mediano aproximadamente paralelo ao ectolofo, terminando próximo da extremidade posterior da cristã, e separado da face lingual do dente por cíngulo forte, alto e convexo; fosseta mediana como em *Astrapotherium*, tendendo a tornar-se isolada, na forma de um bolsão de paredes internas esmaltadas, alongado ântero-posteriormente, pela junção transversa, posterior, entre a cristã è o ectolofo; sulco da face anterior ao protocone transformado em forte poço afunilado. Molares inferiores, a julgar pelo que deles se conhece, semelhantes aos de *Uruguaytherium* (Fig. 74,4).

Astrapothericulus do Colhueuapiense (Oligoceno superior), é muito menor que os outros gêneros, de caninos radiculados e pouco desenvolvidos e pilar (cúspide) interno, posterior (entocônido) dos molares inferiores muito mais conspicuamente desenvolvido que nos demais gêneros, de que teria sido colateral. Tipo: A *hieringi* Ameghino.

Astrapotherium, tipo da ordem, tem suas espécies distribuídas pelo Oligoceno superior (Colhueuapiense) e Mioceno inferior a superior (Santacruzense), sendo o único dos gêneros de que se conhece um esqueleto quase completo, da espécie *A. magnum* (Owen), de grande tamanho (2,88 m de comprimento, por 1,37 m de altura). Das numerosas espécies descritas (algumas sinónimas entre si), *A. magnum* é a melhor conhecida, principalmente através das descrições de Scott (1928) e Riggs (1935). Teria igualado um rinoceronte indiano, em tamanho.

Seu esqueleto é pleno de paradoxos e contradições o que torna muito difícil a interpretação de sua estrutura, em relação às suas funções, mormente porque não se pode estabelecer com clareza nenhum paralelismo com qualquer outro grupo de mamíferos de qualquer outra parte do mundo. Os astrapotérios talvez possam ser comparados, de algum modo, segundo Colbert, com os grandes uintatérios do Eoceno superior da América do Norte ou com alguns dos antigos proboscídeos, os mastodontes primitivos, cujo tronco era curto, os colmilhos superiores, dirigidos para baixo e os inferiores, apontando para a frente.

Ao contrário, porém, do que sucede nos mastodontes e nos outros mamíferos sul-americanos providos de colmilhos, como os pirotérios e toxodontes, cujos colmilhos são dentes incisivos, nos astrapotérios os colmilhos

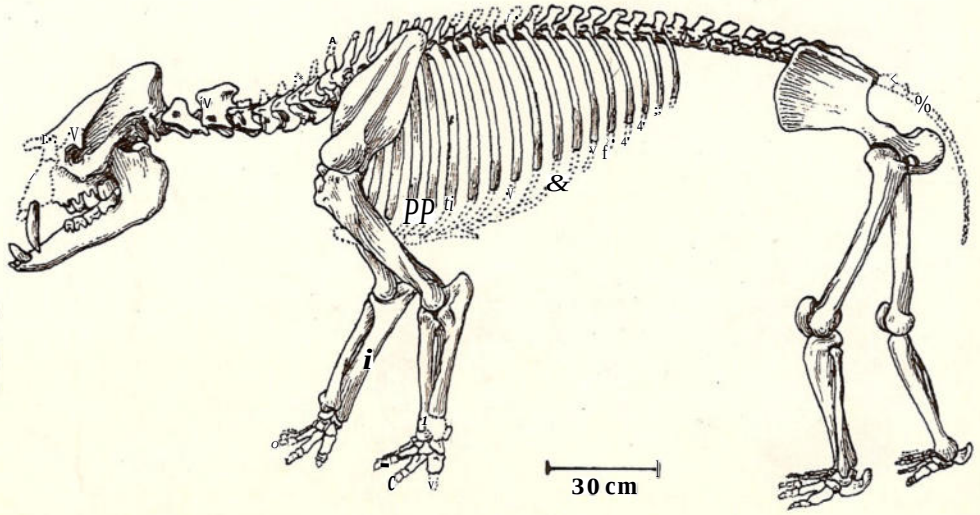


Fig. 416 – *Astrapotherium magnum* (Owen). Esqueleto restaurado (segundo Riggs).

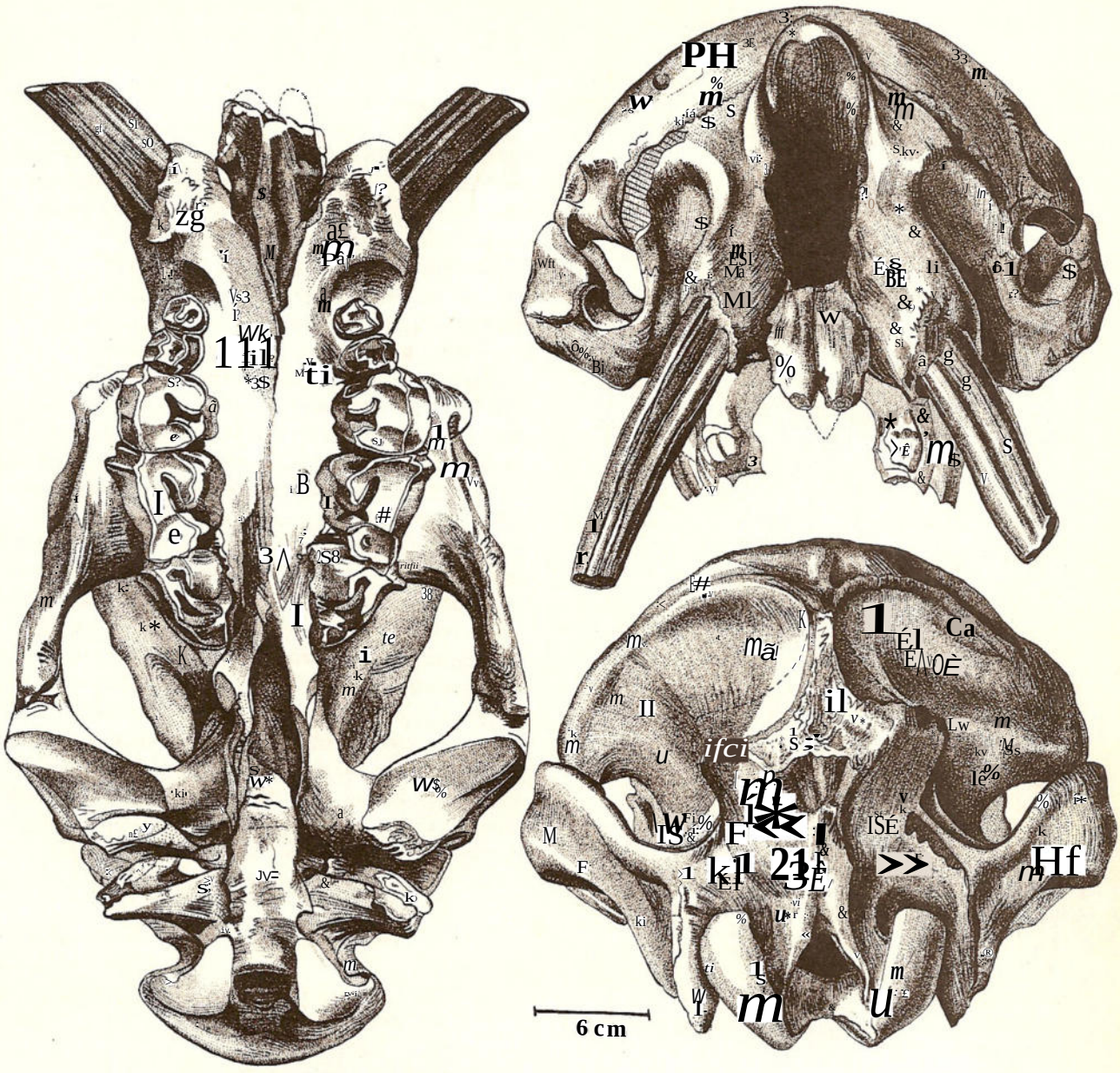


Fig. 417 – *Astrapotherium magnum* (Owen). Crânio em normas ventral (à esquerda), anterior (à direita, em cima) e occipital (à direita, embaixo) (segundo Scott).

superiores e inferiores são os caninos, que são muito grandes e apresentam polpa aberta na base. Assemelham-se aos do hipopótamo e aos *de Metamynodon*, um rinoceronte do Oligoceno norte-americano, de hábitos aquatícolas. O crânio indica aparentemente, a antiga presença de uma tromba, embora o pescoço, relativamente longo, torne tal hipótese duvidosa (Figs. 416 a 419).

O crânio é conhecido há muito tempo, sendo, porém, muito raras as descobertas de outros restos do esqueleto. Sua região facial é muitíssimo encurtada, sendo a caixa relativamente alongada, embora de pequeno volume; as órbitas, colocadas muito anteriormente, atrás são incompletamente limitadas por barra óssea; as cristas sagital e occipitais são grandemente desenvolvidas; o frontal tem o diploé desenvolvido em amplos seios. Os dois ramos mandibulares são coossificados, na sínfise, sendo a região sinfisiária larga, deprimida e rasa e muito alongada (Figs. 417 e 418).

O pescoço é moderadamente alongado, sendo suas vértebras muito fortes, relativamente às lombares. O sacro, composto por cinco vértebras, é extraordinária-

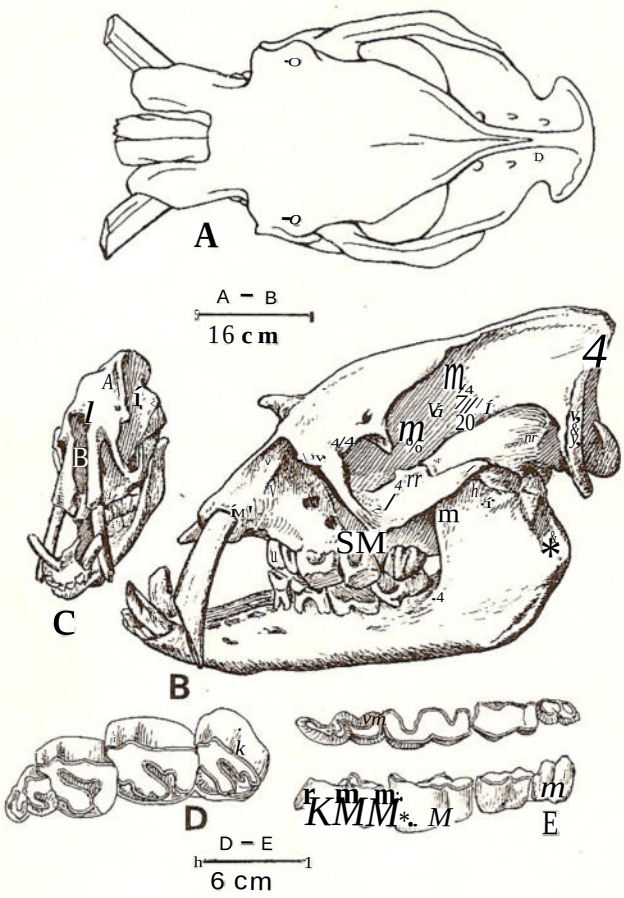


Fig. 418 – *Astrapotherium magnum* (Owen). Crânio, mandíbula e dentes. *A*, crânio em norma dorsal. *Be C*, crânio e mandíbula, de perfil e meio de frente. *D*, último pré-molar e três molares superiores esquerdos, em vista oclusal. *E*, último pré-molar e os três molares inferiores direitos, em vistas oclusal e aboral (segundo Simpson, Scott e Ameghino).

mente forte, de caráter excepcional. As clavículas são completamente ausentes. A escápula, por seu contorno, dá a idéia de uma mitra, sendo mais estreita em sua parte superior que na inferior.

Os membros locomotores são notavelmente curtos e fracos, comparativamente com o alongamento do tronco. É de se supor que as patas tenham sido apoiadas sobre almofadas de tecido elástico, como os membros colunares dos hipopótamos, por exemplo.

A fórmula dentária é 0/3 I, 1/1 C, 2/1 P, 3/3 M x 2 = 28 dentes, isto é, dezesseis a menos que na fórmula placentária primitiva (44). Os incisivos superiores são completamente ausentes, como nos artiodáctilos, sendo os inferiores completos, em número, com a coroa bilobulada. Os caninos são desenvolvidos em respeitáveis colmilhos, de crescimento contínuo. Os pré-molares, além de muito reduzidos em número, também o são em tamanho (na dentição de leite, seu número era praticamente normal: 4/3 Dp). Os molares superiores assemelham-se essencialmente aos dos Toxodonta, lembrando também, por outro lado, os dos rinocerontes. Os molares inferiores, muito alongados, ântero-posteriormente, são de coroa bicrescente, caráter este universal entre os ungulados tipicamente sul-americanos, exceto nos Pyrotheria e Xenungulata, além dos Condylarthra, com o pilar interno (entocônido) do crescente posterior um tanto reduzido, ligado com a parede externa. A presença *áe Astrapotherium* no Mioceno da Colômbia foi identificada sobre mandíbulas, canino e outros dentes isolados e ossos de membros (Stirton, 1953). Talvez se trate de *Xenastrapotherium*.

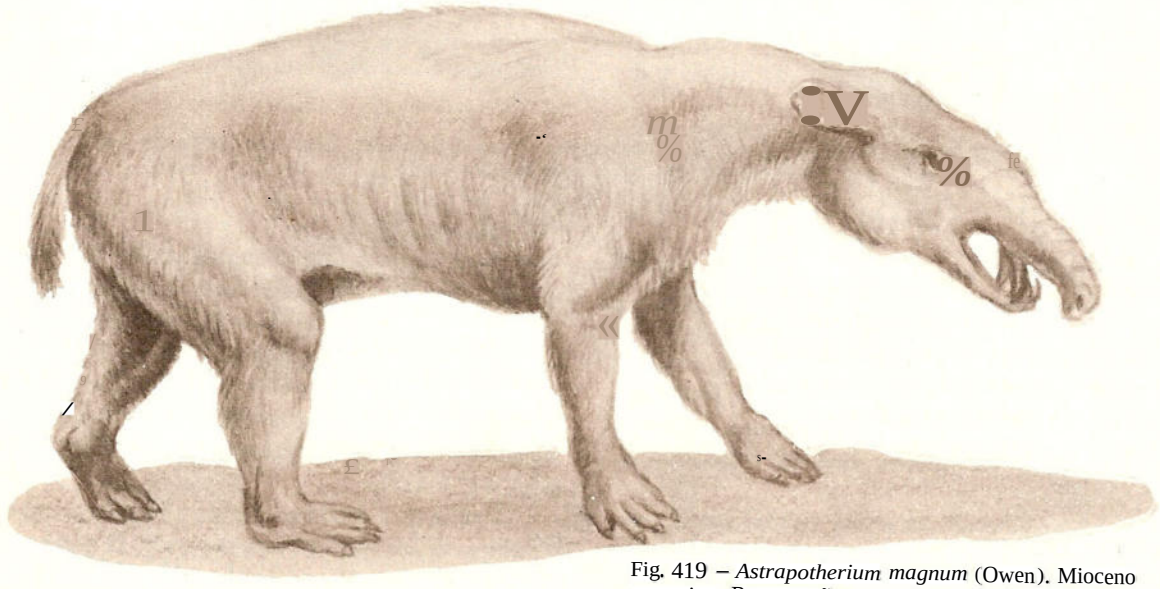


Fig. 419 – *Astrapotherium magnum* (Owen). Mioceno argentino. Restauração.

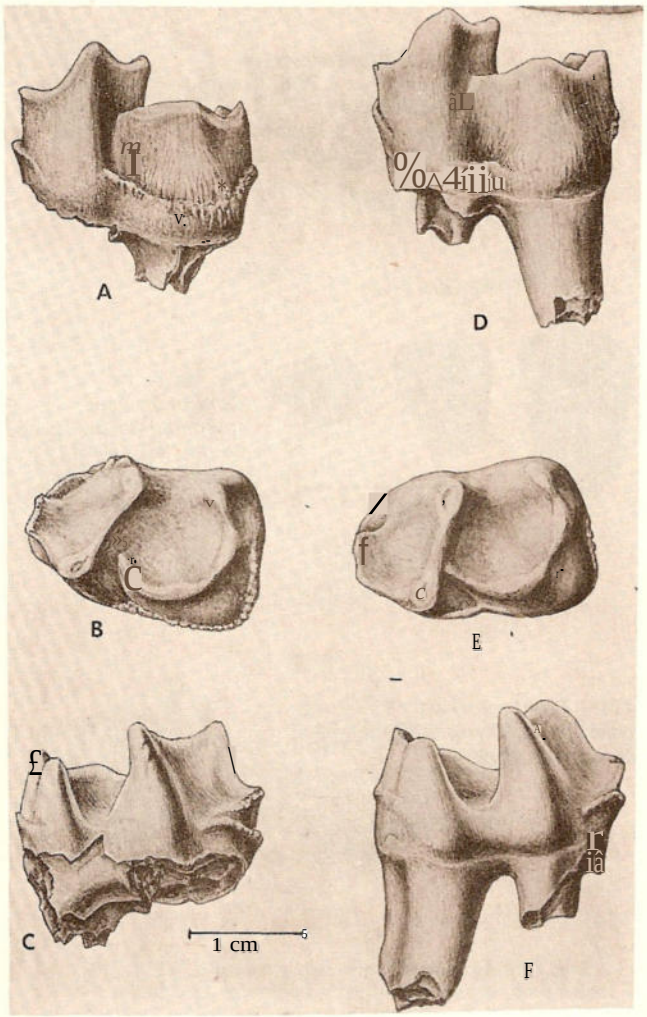


Fig. 420 – *Tetragonostylops apthomasi* (Price & Paula Couto). *A* a C, molar inferior esquerdo; D a F, idem. (*A* e *D*, face aboral; *B* e *E*, face de oclusão; C e F, face oral).

A despeito de todas as dificuldades e contradições que se apresentam no estudo destes estranhos e misteriosos animais, a hipótese de que eles levavam vida anfíbia parece ser a que mais se coaduna com sua estrutura.

A idéia de Sera (1954), de que os astrapotérios teriam sido capazes de subir em árvores gigantescas, nas proximidades das lagoas ou rios em que provavelmente costumavam entrar, e de se dependurarem dos galhos das mesmas, a exemplo das preguiças arborícolas (*Bradypus*) e do prosímio *Perodictius*, está em gritante desacordo com a estrutura esqueletal dos mesmos, pois os astrapotérios, a despeito de suas características estapafúrdias, mesmo em comparação com o grotesco das formas da maioria dos membros dos outros grupos de ungulados sul-americanos típicos, são, sem dúvida alguma, relacionados com estes, sob diversos aspectos esqueletais e dentários, como originários de grupo ou grupos ancestrais comuns, de caracteres generalizados.

A linha filogenética dos Astrapotheria foi sempre muito parca em formas, desde sua origem, no Paleoceno, até sua extinção, no Mioceno, como acabamos de verificar. Durante tão grande lapso de tempo, muito pouca variedade de formas apresentou o grupo, com um gênero ou dois, muito raramente três, representados em cada época considerada, pelo menos na parte meridional do continente sul-americano, a mais explorada, neste sentido. Chamando a atenção para o notável contraste que existe entre os Astrapotheria e os Notoungulata-Entelonychia, por um lado, e os Notoungulata-Toxodontia e Typotheria, por outro, no que concerne à variedade e diversificação, Scott conclui que tal fato sugere, de modo acentuado, a hipótese de que a extensão principal dos Astrapotheria e Entelonychia foi muito para o norte, entre as florestas e savanas das regiões mais quentes, e de que as formas da parte meridional do continente sul-americano possam ser consideradas como deslocadas de seu meio, nómades no espaço. A descoberta posterior de

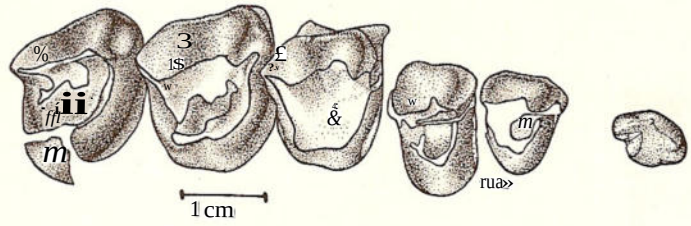


Fig. 421 – *Tetragonostylops apthomasi* (Price & Paula Couto). Paleoceno superior (Riochiquense) de Itaboraí. P^2 - M^3 direitos, face de oclusão.

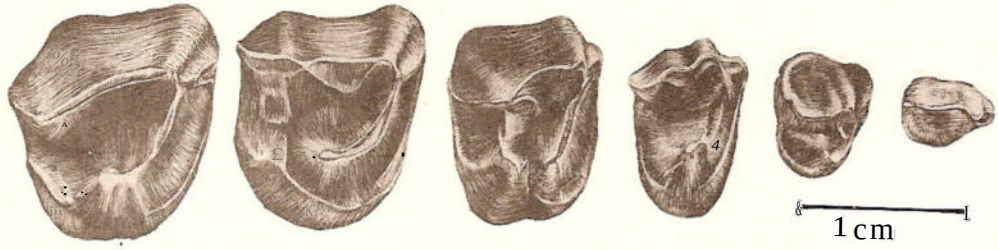


Fig. 422 – *Tetragonostylops apthomasi* (Price & Paula Couto). Série P^2 - M^3 direitos, compósita. Face de oclusão.

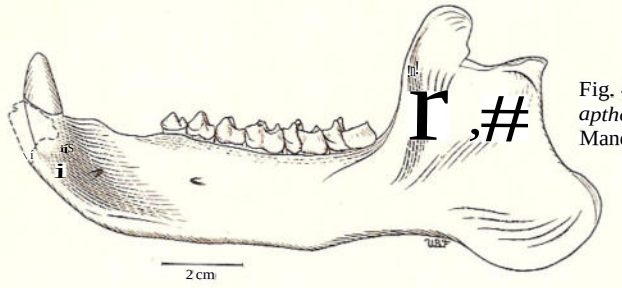


Fig. 423 – *Tetragonostylops apthomasi* (Price & Paula Couto). Mandíbula vista de perfil.

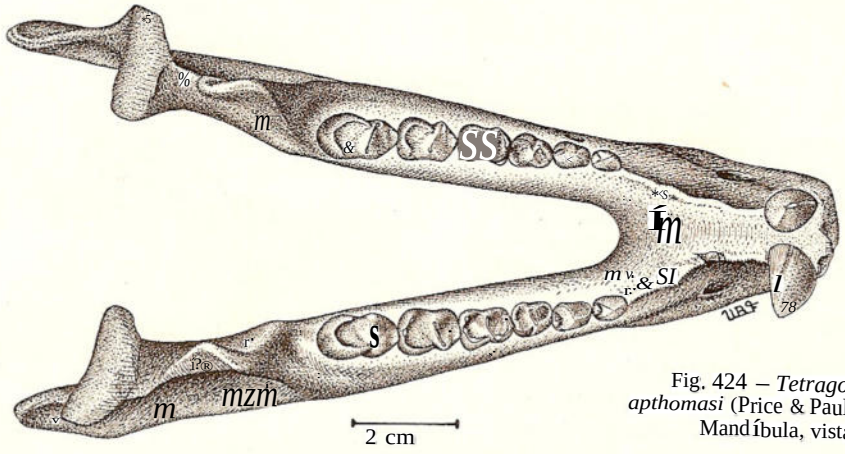


Fig. 424 – *Tetragonostylops apthomasi* (Price & Paula Couto). Mandíbula, vista de cima.

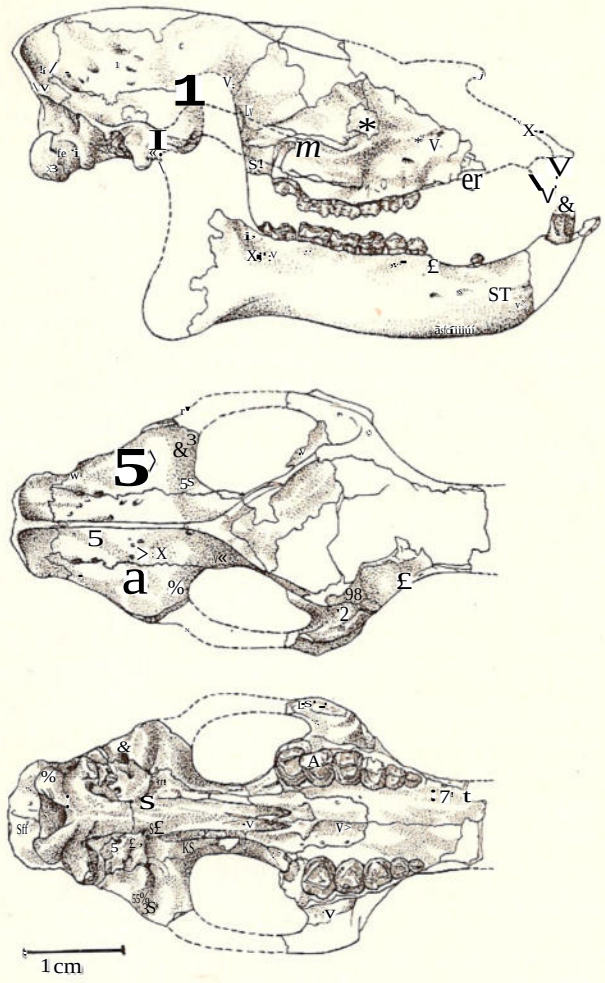


Fig. 425 – *Trigonostylops wortmani* Ameghino. Crânio e mandíbula incompletos, restaurados segundo diversos exemplares (parte anterior do crânio hipotética). Em cima: crânio e mandíbula, de perfil. No centro: crânio em norma dorsal. Embaixo: crânio em norma ventral (segundo Simpson).

duas espécies de *Xenastrapotherium* no Mioceno da extremidade norte do continente (Venezuela e Colômbia, respectivamente) parece constituir o primeiro indício favorável a tal hipotése. Estas espécies – *X christi* (Stehlin) e *X kraglievichi* Cabrera – foram fundadas sobre porções de ramos mandibulares cujos M_{2-3} apresentam ainda um sulco vertical externo, embora fracamente desenvolvido (faltante no M_1), sulco este forte nos molares inferiores de *Astrapotherium*.

Uruguaytherium, do Mioceno uruguaio (posição estratigráfica indeterminada), é conhecido por um ramo mandibular enorme, cujos M_{1-3} são completamente desprovidos do sulco vertical externo, supra-referido (*U. bcaulieui* Kraglievich).

Ordem TRIGONOSTYLOPOIDEA Simpson, 1934 (como subordem), 1967

Ungulados sul-americanos extintos, de posição isolada. Fórmula dentária: 3/2-3 I, 1/1 C, 4/4 P, 3/3 M x 2 = 42 ou 44 dentes. Incisivos simples, pequenos. Caninos superiores e inferiores fortes, desenvolvidos em defesas semelhantes às dos astrapotérios, mas providos de raiz e relativamente braquiodontes. Pj de tamanho reduzido ou ausente. Pré-molares e molares braquiodontes. Molares superiores subtriangulares ou subquadrangulares, de bacia do trigono mais ou menos fechada, rasa, larga e simples, isto é, sem complicações estruturais accessórias; protolofo fraco e metalofo curto ou ausente; hipocone geralmente fraco, mais ou menos isolado do trigono, não ligado ao metalofo. Molares inferiores imperfeitamente lofodontes; extensão anterior do trigonido curta; entocônido simples e pilar do talonido ausente. Forame pré-orbitário grande e simples ou multiplicado em diversos forames pequenos. Palato com processo póstero-mediano em forma de asa: coanas separadas por tabique ósseo, cristã sagital longa e forte; cristãs temporais virtualmente ausentes. Região auditiva de aspecto um tanto peculiar; timpânico grande, quase horizontal, espesso, aparentemente simples, não inflado, suturado à região respectiva; meato auditivo incompletamente ossificado, não tubular. Mastóide exposto na região ocipital. Forame condilóide afastado do côndilo e situado entre o timpânico e o basiocipital (Principalmente segundo Simpson, 1967). Paleoceno superior ao Eoceno.

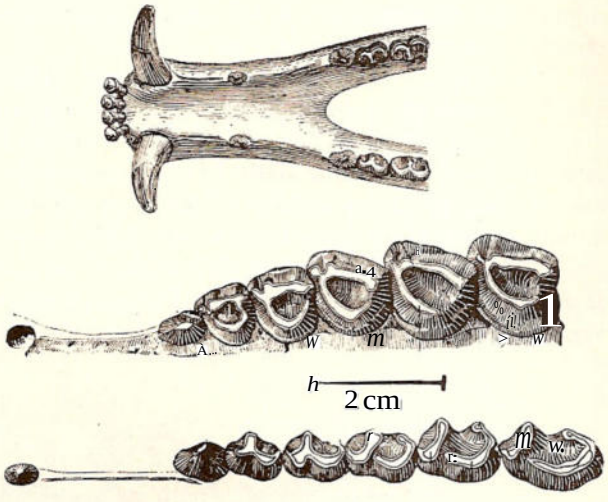


Fig. 426 – *Trigonostylops wortmani* Ameghino. Em cima: parte sinfisiária mandibular, vista de cima, com dentes. No centro: pré-molares e molares superiores. Embaixo: idem, inferiores. Os dentes em vista oclusal (de Gaudry).

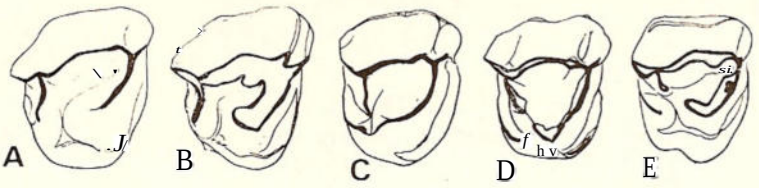


Fig. 427 – Comparação de M^1 de *Scaglia kraglievichorum* Simpson *(A)*, *Astraponotus holdichi* (Roth) *(B)*, *Tetragonostylops apthomasi* (Price & Paula Couto) (C), *Trigonostylops wortmani* Ameghino *(D)* e *Albertogaudrya unica* Ameghino *(E)*, todos vistos da face de oclusão. Escalas diversas (de Simpson).

Família Trigonostylopidae Ameghino, 1901. Os dois únicos gêneros definidamente classificados nesta família são *Tetragonostylops* Paula Couto, 1962, e *Trigonostylops* Ameghino, 1897. *Shecenia* Simpson, 1935, é duvidosamente atribuído a este grupo. O tamanho das espécies conhecidas não excede o de um cão comum.

Tetragonostylops baseia-se numa espécie – *T. apthomasi* (Price & Paula Couto, 1950) – fundada sobre numerosos restos fósseis, principalmente dentes isolados, fragmentos mandibulares com e sem dentes, uma mandíbula completa com toda a dentadura, exceto os incisivos, preservada, um crânio incompleto, muito esmagado, e outros ossos isolados, todos procedentes do Paleoceno superior (Itaboraiense = Riochiquense) de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Apresenta estreitas semelhanças com *Trigonostylops*, mas seus molares superiores são tetragonais, com todas as cúspides principais, inclusive o hipocone (exceto no M^3), bem desenvolvidas e molares inferiores com trigonido bem mais expandido ântero-posteriormente, com as três cúspides bem diferenciadas. Forame pré-orbitário grande. Cristas temporais fracas, quase em ângulo reto com a crista sagital. Região sinfisiária da mandíbula bem mais curta que em *Trigonostylops*, não cilíndrica, mas alta, comprimida lateralmente e um tanto côncava no sentido ântero-posterior, externalmente, e orla angular inferior um tanto saliente, em crista obtusa (Figs. 420 a 424).

Este gênero, embora geologicamente mais antigo que *Trigonostylops*, apresenta aspectos morfológicos menos primitivos, não só no crânio e mandíbula, como na estrutura dentária, fato que afasta a possibilidade de ter sido ancestral do gênero eocênico (*Trigonostylops*). Um e outro são provavelmente colaterais entre si, descendentes de trigonostilopídeos mais primitivos ainda, embora já um tanto especializados, que teriam derivado, por sua vez, de formas providas de dentição com características muito generalizadas, pré-riochiquenses (Paleoceno médio ou inferior, talvez), possíveis fontes de origem das formas posteriores. Os Litopterna devem ter derivado de um tronco originário muito próximo deste.

Trigonostylops, baseado em dentes isolados, mas de que já se conhecem o crânio, embora incompleto, e a maior parte da mandíbula, com quase todos os dentes conservados, é do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia. O crânio, baixo e alongado, com forte e longa crista sagital, é desprovido de forame pré-orbitário normal, que é multiplicado em diversos orifícios pequenos, bem anteriores à órbita; o processo palatino das maxilas é peculiar; as cristas temporais, muito fracas, abrem-se anteriormente, em *V;* coanas (narinas internas) mais ou menos tubulares, divididas entre si posteriormente por um tabique ósseo mediano, resultante da fusão de uma apófise posterior dos palatinos e do pré-esfenóide. A região sinfisiária da mandíbula é alongada e cilíndrica. Nos molares superiores, trigonais, as três cúspides principais são bem desenvolvidas, sendo o hipocone muito pequeno, apertado contra a base do protocone. Nos molares inferiores, o trigonido, bem menos expandido ântero-posteriormente que em *Tetragonostylops*, é menor que o talonido. Entre as diversas espécies atribuídas a este gênero, *T. wortmani* Ameghino é a única perfeitamente definida (Figs. 425, 426 e 427-C).

Shecenia, baseado num fragmento de região sinfisiária mandibular com vários alvéolos e raízes ou bases desgastadas de um par de dentes, coletado na Formação Rio Chico, Cariadon Hondo, Chubut, Argentina, duvidosamente atribuído a este grupo, apresenta grande semelhança com *Tetragonostylops*, seu contemporâneo, sendo a espécie tipo (S. *ctirneru* Simpson) muito menor que qualquer das espécies de *Trigonostylops* conhecidas e que *Tetragonostylops apthomasi*. Este gênero talvez seja um trigonostilopídeo um tanto aberrante (Fig. 428).

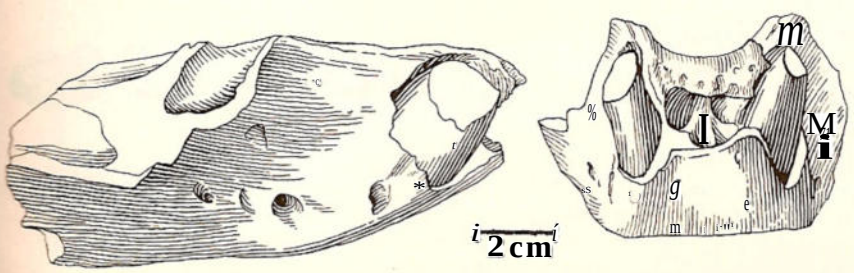


Fig. 428 – *Shecenia ctirneru* Simpson. Sínfise mandibular, vista lateral e anterior (de Simpson).

BIBLIOGRAFIA

BORDAS, A. 1936 – Un nuevo mamífero del *Colpodon* de Gaiman (*Proheptoconus trelewense* gen. sp. nov.). *Physis, 12:* **110-112.**

BURMEISTER, H. – 1864-69 – Descripción de *Macrauchenia patachonica. Anal. Mus. Publ. Buenos Aires, 1:* 32-66, 4 est.

CABRERA, A. – 1939 – Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Rev. Mus. La Plata* (n. s.), *2*, Paleont., 6: 3-35.

KRAGLIEVICH, L. – 1928 – Sobre el supuesto *Astrapotherium Chrisíi* Stehlin, descubierto em Venezuela (*Xenastrapotherium* n. gen.) y sus relaciones con *Astrapotherium magnum* y *Uruguaytherium Beaulieui*. Editorial Franco, pp. 1-16. Buenos Aires.

KRAGLIEVICH, L. & L. J. PARODI – 1931 – *Theosodon pozzii*, n. sp., el mayor teosodonte santacruciano. *Physis, 10:* 326-327.

LAVOCAT, R. – 1958 – Litopterna. *In* "Traité de Paléontologie", dir. de J. Piveteau, *VI* (2): 31-58. Paris.

PATTERSON, B. – 1934 – Upper premolar-molar estructure in the Notoungulata with notes on taxonomy. *Field. Mus. Nat. Hist., Geol. Ser.*, 6: 91-111. Chicago.

PATTERSON, B. – 1940 – An adianthine litoptern from the Descadan Formation of Patagonia. *Ibidem, 8* (2): 13-20. Chicago.

PAULA COUTO, C. de – 1945 – Sobre un Macrauquénido gigante, *Macraucheniopsis* gen. nov., del Pampeano inferior de la Argentina. *Notas Mus. La Plata,* Pal., *10* (84): 233-257 La Plata.

PAULA COUTO, G de – 1947 – Sobre a presença de *Macrauchenia* Owen, 1838, no estado da Bahia. *Serv. Geol. Miner. Brasil, Notas Prelim Estudos,* nº 41: Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, G de – 1954 – Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. *Arq. Mus. Nac., XUI:* 195-210. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, G de – 1952 – Fóssil mammals from the beghming of the Cenozoic in Brazil: Notoungulata. *Amer. Mus. Novit.*, nº 1568: 1-16. New York.

PAULA COUTO, G de – 1952 – Idem: Condylarthra, Litopterna, Xenungulata, and Astrapotheria. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 99* (6): 355-394, 12 est. New York.

PAULA COUTO, G de – 1953 – *Paleontologia Brasileira* (Mamíferos). Inst. Nac. Livro, Bibliot. CL Bras., sér. A-I, 516 pp. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1954 – Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. *Arq. Mus. Nac., XLII:* 195-210. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, G de – (1963) – Um Trigonostylopidae do Paleoceno do Brasil *An Acad. Bras. CL, 35* (3): 339-351, 7 figs.

PRICE, L. I. & PAULA COUTO, C. de – 1950 – Vertebrados terrestres do Eoceno na bacia calcárea de Itaboraí. *An II Congres. Panamer. Eng. Minas Geol., 3:* 149-173. Rio de Janeiro.

RIGGS, E. S. – 1935 – A skeleton of *Astrapotherium Field Mus. Nat. Hist., Geol. Ser., 6:* Chicago.

ROVERETO, C. – 1914 – Los estratos araucanos y fósiles. *An. Mus. Nac. Hist. Nat. B. Aires 25:* 1-249. Buenos Aires.

SCOTT, W. B. – 1928 – Astrapotheria of the Santa Cruz beds. *Report Princeton Univ. Exp. Patagonia, VI* (IV): 301-342, 7 est. Princeton – Stuttgart.

SCOTT, W. B. – 1910-1932 – Litopterna of the Santa Cruz beds. *Ibidem, VII* (I): 1-56, 20 est. Princeton – Stuttgart.

SEFVE, I. – 1925 – *Macrauchenia patachonica. Buli Geol. Inst. Upsala, 19:* 1-21.

SERA, G. L – 1954 – I Modi di Vita degli Astrapotheria. *Riv. Italiana Paleont. Stratig., LX* (1): 13-20. Milano.

SIMPSON, G. G. – 1933 – Structure and afflníties of *Trigonostylops. Amer. Mus. Novit.*, nº 608: 1-28. New York.

SIMPSON, G. G. – 1957 – A new Casamayoran Astrapothere. *Rev. Mus. Municipal Ci. Nat. Trad. Mar del Plata, 1* (3): 11-18, 4 est. Mar del Plata, Argentina.

SIMPSON, G. G. & MINOPRIO, J. L. – 1949 – A new adianthine litoptern and associated mammals from a Deseadan faunule in Mendoza, Argentina. *Amer. Mus. Novit.*, Nº 1434: 1-27. New York.

SIMPSON, G. G., MINOPRIO, J. L. & PATTERSON, B. – 1962 – The Mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina. *Buli Mus. Comp. Zool., 127* (4): 239-293, 7 est. Cambridge, Mass.

STIRTON, R. A. – Vertebrate Paleontology and Continental Stratigraphy in Colombia. *Buli. Geol. Soc. Amer., 64:* 603-622.

Capítulo XXI

Ordem Notoungulata Roth, 1903

Agrupa esta ordem, ungulados herbívoros, extintos, de estrutura peculiar, que apresentam certas semelhanças com os texugos africanos e com os roedores, semelhanças estas que não passam de superficiais, de convergência, pois uma observação atenta revela diferenças fundamentais entre eles. Os notoungulados são os mais numerosos e diversificados dos ungulados tipicamente sul-americanos.

Mostram, também, os notoungulados, uma curiosa mescla de caracteres próprios dos condilartras, grupos a que pertencem os mais primitivos dos ungulados conhecidos, e de outros ungulados, o que é natural, visto que, segundo todas as probabilidades, eles descenderam dos condilartras, nos primórdios do Terciário ou, mesmo, no fim do Cretáceo. São formas aberrantes e inconfundíveis, confinadas, em sua grande maioria, nos depósitos do Terciário e Pleistoceno da América do Sul, continente em que sua evolução se processou, em mais de 95% de sua história, através de um largo grau de radiação adaptativa, a começar com formas de pequeno tamanho, não maiores que um gato doméstico, no princípio do Terciário, até animais de enorme tamanho, do Pleistoceno, rivalizando neste particular, com os hipopótamos, mas com adaptações ecológicas diversas.

O crânio dos notoungulados é um tanto curto, achatado em cima, de região cerebral e frontal bem desenvolvidas, embora a caixa craniana, propriamente dita, seja relativamente pequena, nasais largos, narinas comumente terminais, arcada zigomática larga e forte, alta posteriormente, órbitas abertas posteriormente. A bula timpânica e o sinus hipotimpânico são muitíssimo desenvolvidos. Um seio (sinus) epitimpânico, bem desenvolvido, é formado no esquamosal. O meato auditivo externo é geralmente ossificado, às vezes provido de cristã. A vagina do processo hióide é profunda, saliente, provida, freqüentemente, de um processo estiliforme. As patas, essencialmente mesaxônicas, sem estrutura, evoluíram do tipo primitivamente pentadáctilo para formas providas de apenas três dedos funcionais, além de tipos aberrantes. Os dedos são dotados de casco (exceto nos Homalodotheriidae, providos de fortes garras). O astrágalo lembra, por seu aspecto primitivo, o dos condilartras. A dentadura, em série contínua, sem diastemas, apresenta o número placentário original, completo, de dentes, nas formas primitivas, mas alguns grupos mostram redução na fórmula dentária, operada entre os incisivos, caninos e prémolares anteriores. Os pré-molares e molares, primitivamente braquiodontes, tenderam, com a evolução, para a forma prismática, hipselodonte, às vezes com dentes de crescimento contínuo. Embora o grupo tenha descendido, provavelmente, de ancestrais com dentes bunodontes (condilartras, por exemplo), mesmo as formas mais primitivas, conhecidas, tinham, já, os dentes da série prémolo-molar do tipo lofodonte. Os molares superiores são de ectolofo saliente e retilíneo, protolofo longo e dirigido obliquamente para trás, a partir da extremidade anterior do ectolofo, e metalofo menos longo, perpendicular à extremidade posterior do ectolofo. Pequenas cúspides acessórias e outros acidentes secundários (crochê, antecrochê, cristas) formam-se no vale central dos molares superiores, entre as cristas principais, disto resultando complicações peculiares das coroas dos molares. Os prémolares tendem a apresentar um certo grau de molarização, principalmente os posteriores. Os molares inferiores assemelham-se aos dos jjerissodáctilos pelo desenvolvimento de duas cristas típicas, em forma de crescente, sendo a anterior, correspondente ao trigonido, simples, curta e assimétrica, bem menor que a posterior, correspondente ao talonido, a qual é longa e mais simétrica. O isolamento do entocônido, em forma de cristã transversal, dentro do crescente do talonido, é uma característica muito própria dos notoungulados.

Enquanto a América do Sul esteve isolada da América do Norte e o resto do mundo, durante um imenso lapso de tempo, que coincidiu com quase toda a duração

do período Terciário, desenvolveu-se aqui uma fauna de características todas particulares que, tendo partido, provavelmente, de formas primitivas, procedentes, em larga escala, pelo menos, do hemisfério norte, antes do afundamento do istmo de conexão interamericano, no fim do Mesozoico ou nos primórdios do Cenozoico, aqui se diferenciou em vários sentidos, formando diversos grupos de mamíferos, perfeitamente distintos entre si, mas de afinidades ainda imprecisas.

A maioria dessas criaturas do Terciário sul-americano apresentavam formas curiosas e grotescas, de tal modo diferentes de qualquer outro tipo atual que só dificilmente podemos compreender sua estranha estrutura e interpretá-la, relativamente aos seus hábitos e modos de vida.

Os mamíferos dotados de casco formavam, então, aqui, um conjunto dos mais estapafúrdios de características extremamente peculiares, mas que, sob certos pontos de vista, apresentavam algumas relações com grupos de outras regiões, fatos que levaram certos paleontologistas, principalmente Ameghino, a incluir famílias do hemisfério sul em ordens comuns, com outras do hemisfério norte, procedimento este que foi abandonado pela maioria dos autores modernos que interpretam as semelhanças de certos caracteres estruturais, que se notam entre umas e outras dessas formas próprias de hemisférios diferentes e de continentes que se mantiveram isolados durante, pelo menos, uns 60.000.000 a 70.000.000 de anos, como resultantes de evolução convergente ou mesmo, paralela, já que algumas, pelo menos, dentre elas, de um lado e de outro, podem ser consideradas como descendentes de tronco comum.

Até pouco tempo, aceitava-se como certa a hipótese de que os notoungulados eram originários da América do Sul, como resultantes de diferenciação aqui operada em certas formas primitivas, provavelmente do grupo dos Condylarthra, invasoras do continente sul-americano, a partir do hemisfério norte, pois desconhecia-se a existência de formas pertencentes a este grupo fora dos limites da região neotropical.

Descobertas relativamente recentes, efetuadas no Paleoceno superior da Mongólia (*Palaeostylops*) e no Eoceno inferior da América do Norte (*Arctostylops*), demonstram, porém, a existência de certas formas de notoungulados, estranhas à dita região zoogeográfica, para as quais fora criada a família Arctostylopidae que os taxonomistas classificam nesta ordem. Esta descoberta, como facilmente se compreende, deu lugar a novas conjecturas sobre a origem de uma parte, pelo menos, da fauna de mamíferos fósseis da América meridional. Segundo Scott, podemos supor que os Condylarthra e os mais antigos Notoungulados chegaram à América do Sul, procedentes do norte, e aqui originaram diversas famílias e gêneros, numa radiação adaptativa explosiva, processada imediatamente após sua chegada aqui, nos primórdios do Terciário ou fins do Cretáceo.

O nome *Palaeostylops* sugere a afinidade que parece existir entre este gênero do Paleoceno da Mongólia, que é a mais antiga das formas conhecidas de notoungulados ou tidas como tais, o gênero *Arctostylops*, da formação Wasatch (Eoceno inferior) dos Estados Unidos e os numeroros gêneros sul-americanos, como *Notostylops* e outros. O nome específico, *Palaeostylops iturus*, é alusivo à subsequente migração que os notoungulados teriam efetuado, da Mongólia, via América do Norte, para a América do Sul, onde o grupo atingiu seu apogeu e se extinguiu, no Pleistoceno.

As formas nórdicas, baseadas em espécimes fragmentários e raros, muitíssimo interessantes, principalmente sob o ponto de vista zoogeográfico, por serem os únicos notoungulados até agora descobertos fora da região neotropical, eram de pequeno tamanho. São classificadas numa subordem e numa família à parte. Se essas formas nórdicas pertencem mesmo a esta ordem, como de fato, tudo parece indicar, poderíamos supor, também, o contrário, isto é, que elas teriam procedido ou se originado de formas procedentes do hemisfério sul, ainda no Paleoceno ou mesmo, no fim do Cretáceo, antes da interrupção do istmo pan-americano, e invadido a América do Norte e, em seguida, a Ásia, através de um istmo de Bering. A hipótese que nos parece mais lógica é a de que o grupo se teria originado de condilartras, nos primórdios do Paleoceno, na América do Norte, onde algumas formas teriam persistido até o Eoceno, quando se extinguiram, sem descendentes, e, dali, ainda no Paleoceno, emigrado, em pequena parte, para a Mongólia e, na maior parte, para a América do Sul. A escassez de seus restos, seja na Mongólia, ou na América do Norte, em contraste com a abundância, não só de fósseis, como de formas, na América do Sul, parece-nos apoiar mais qualquer uma das duas últimas hipóteses do que a primeira delas. De qualquer maneira, se a América do Norte foi o continente originário do grupo ou se serviu, apenas, de itinerário para as formas primitivas do mesmo, seja no sentido norte-sul, ou no sentido oposto, é óbvio que isso deve ter acontecido em pleno Paleoceno, no máximo, já que a ordem é representada no Paleoceno da Mongólia e no Paleoceno da América do Sul. Cremos que somente a descoberta de espécimes fósseis mais numerosos e mais completos, tanto na América do Norte, de preferência no Paleoceno, como na Mongólia, poderá decidir esta questão, mesmo porque não nos parece de todo afastável uma outra hipótese: a de que as duas únicas formas nórdicas conhecidas não pertençam, de fato, a esta ordem, mas a um grupo particular, de diminuta duração no tempo, originário de um mesmo tronco ancestral (Condylarthra) e convergente ou, melhor, paralelo ao dos Notoungulata.

Na América do Sul, os notoungulados são conhecidos desde o Paleoceno, como vimos de dizer. Esses notoungulados sul-americanos mais antigos pertencem a famílias que não sobreviveram ao Eoceno ou, no máximo, ao Oligoceno inferior. Estes primitivos membros da ordem eram de pequeno tamanho, equivalente mais ou menos, ao de um cão fox-terrier, de molares lofodontes e braquiodontes. Com a evoiução do grupo, através do Terciário, houve aumento progressivo do tamanho, fato comum na evolução dos ungulados, evoluindo os molares para a forma hipselodonte. Entre os gêneros do Eoceno inferior, *Thormshuxleya* por exemplo, era uma forma robusta, do tamanho de um carneiro, de crânio baixo e longo, relativamente grande para o tamanho do resto do corpo.

A partir do Oligoceno da Patagônia, houve grande diversificação de formas e de grupos que se extinguiram paulatinamente, no decorrer dos tempos do Terciário. Os últimos representantes do grupo, os tipotérios e os toxodontes, desapareceram do cenário da vida nos tempos do Pleistoceno, imediatamente anteriores aos tempos geológicos modernos.

Subordem NOTIOPROTOGONLA Simpson, 1934

A este grupo pertencem as mais antigas formas conhecidas de notoungulados, de estrutura fundamentalmente primitiva, embora às vezes um tanto especializada. Seus dentes são braquiodontes, com os acidentes secundários da coroa dos molares, exceto o croché, fracos. A estrutura do aparelho auditivo é do tipo generalizado, comum, não especializado: o seio epitimpânico é relativamente pequeno, sendo o meato auditivo ósseo curto, subhorizontal.

As três famílias agrupadas nesta subordem divergem cada qual para seu lado, mas conservam caracteres primitivos que sugerem a existência de uma certa relação de parentesco entre si, maior do que a de qualquer uma delas com qualquer dos outros grupos da mesma ordem.

Família Arctostylopidae Schlosser, 1923. Ambos os gêneros ligados a esta família são conhecidos por fragmentos de maxila e mandíbula, com dentes preservados, de grande interesse paleontológico e paleogeográfico, visto que, como já dissemos, os gêneros em referência são os dois únicos representantes conhecidos na ordem fora da região Neotropical.

De *Palaeostylops* Matthew & Granger *(P. iturus* Matthew & Granger), do Paleoceno superior (formação Gashato) da Mongólia, conhecem-se fragmentos de maxila e mandíbula, com os dentes conservados, sendo a fórmula dentária completa para um placentário. Os dentes apresentam-se em série contínua, aumentando progressivamente de tamanho, dos anteriores para os posteriores, até os M_2^2, sendo os M_3^3 menores que os molares precedentes. Nos molares inferiores, o trigonido é muito curto, predominando o talonido. Os pré-molares superiores e inferiores são mais simples que os molares.

Arctostylops Matthew, 1915, é conhecido por seus dois últimos pré-molares e pelos três molares inferiores de um mesmo indivíduo, procedentes do Eoceno inferior (Wasatch) dos Estados Unidos. Nos molares, o trigonido é muito reduzido, em tamanho, sendo o talonido muito alongado, mais estreito que o trigonido. Os pré-molares são simples. Uns e outros são de coroa alta e estreita.

A referência destes dois gêneros extra-sul-americanos a esta ordem baseia-se, principalmente, no fato de apresentarem seus molares inferiores o entocônido pilariforme típico, comum a todos os gêneros sul-americanos da ordem, situado dentro da concavidade do crescente do talonido, cúspide esta (entocônido) que, embora pequena e pouco desenvolvida, é, de qualquer maneira, muito sugestiva de uma afinidade das formas nórdicas com as formas meridionais, em consideração.

Família Henricosbomiidae Ameghino, 1901. Esta família, de âmbito puramente sul-americano, é representada por restos fósseis fragmentários, inclusive dentes, coletados em depósitos do Paleoceno superior (Riochiquense) e do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia, Argentina. São formas de características primitivas, muito antigas, provavelmente sobreviventes de tempos pré-riochiquenses ou mesmo, de formas pré-paleocênicas, mais primitivas ainda.

De seus dentes conhecem-se, apenas, pré-molares e molares muito braquiodontes, sendo os molares superiores subtriangulares, desprovidos de hipocone, mas com protocone e paracone bem distintos, tendo o croché a única das estruturas secundárias da coroa presente. Nos molares inferiores, a crista do trigonido é oblíqua, no sentido transversal, sendo o metacônido mais alto que o protocônido; em seu talonido, o entocônido é deslocado posteriormente, de forma mais cónica que de crista transversa. As características primitivas destes dentes são intermediárias entre as dosCondylarthraDidolodontidae, por exemplo, de cujos molares diferem apenas por sua lofodontia mais avançada, e os de algumas das outras famílias mais típicas da ordem, de modo a constituírem um meio termo de ligação morfológica entre os Condylarthra e os Notoungulata mais evoluídos que podem ter tido nos Henricosbomiidae seu ponto de partida, nos tempos do Paleoceno médio ou inferior, talvez.

Hemicosbornia Ameghino, 1901, é o gênero tipo da família. Suas espécies são conhecidas por restos procedentes do Paleoceno superior (Riochiquense: *H. waitehor* Simpson e outras espécies) e do Eoceno inferior (Casamaiorense: *H. lophodonta* Ameghino e outras espécies) da Patagônia (Fig. 429). *Othuelmarshia* Ameghino,

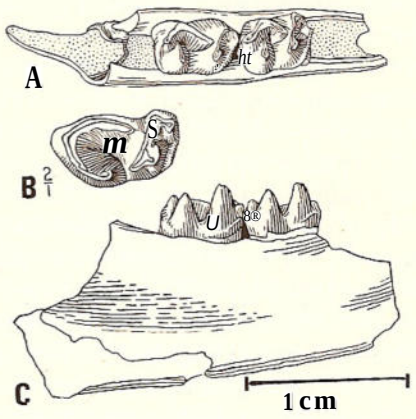


Fig. 429 – Notoungulados do Eoceno inferior da Patagônia. *Henricosbornia waitehor* Simpson, ramo mandibular esquerdo, fragmentário, com M_{1-2}, visto de cima e do lado interno. *Postpithecus* sp. (?), M_3 esquerdo, visto da coroa (de Simpson).

1901, e *Peripantostylops* Ameghino, 1904, são conhecidos por dentes coletados no Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia: *O. lacunifera* Ameghino e *P. minutus* (Ameghino). O último gênero é duvidosamente presente no Paleoceno superior (Riochiquense) (Fig. 430).

Família Notostylopidae Ameghino, 1897. Esta família apresenta todos os caracteres notoungulados básicos bem desenvolvidos. Seu crânio é curto, com rostro estreito, narinas terminais, órbitas colocadas em posição relativamente anterior, caixa cerebral ampla e baixa e cristas sagital e lambdóide geralmente fortes. A fórmula dentária varia dentro dos limites de $\frac{2.0.3.3}{2.0.3.3}$ e $\frac{4.1.4.3}{3.1.4.3}$, sendo os I, C e P estiliformes e reduzidos, às vezes ausentes, tendendo a apresentar um diastema anterior aos pré-molares. Os I^1_2 são de maior tamanho que os outros. Os pré-molares e molares são braquiodontes. Os pré-molares, mais ou menos molariformes, são triangulares ou subquadrados. Nos molares superiores, o bem desenvolvido protocone e o hipocone são unidos entre si, embora bem distinguíveis por um sulco vertical, lingual. O protolofo é simples, incompletamente confluente com o ectolofo. O metalofo liga-se mais ao ectolofo, dele se destacando longo croché retilíneo, cuja extremidade anterior é livre. Os pré-molares inferiores são, também mais ou menos molariformes, principalmente os dois últimos. Nos molares inferiores, as três cúspides do trigonido são bem discerníveis, quando o desgaste é reduzido, sendo o protocônido e o metacônido unidos entre si por uma crista transversal, obliquamente orientada; a crista externa do talonido é crescentiforme, atingindo, anteriormente, a crista oblíqua do trigonido à altura de sua parte média, sendo a crista do entocônido curta, simples e transversa. Paleoceno e Eoceno.

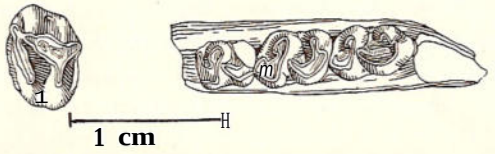
O gênero tipo da família é *Notostylops* Ameghino, 1897, do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia, bem representado por crânios e mandíbulos, com dentes preservados. *N. murinus* Ameghino era de tamanho médio (seu crânio tem 10,5 cm de comprimento). Outras espécies foram descritas sobre material da mesma idade geológica (Fig. 431).

Homalostylops Ameghino, 1901, assemelha-se intimamente a *Notostylops* de que talvez seja sinónimo, embora sua espécie tipo, *H. parvus* (Ameghino), seja perfeitamente distinguível do tipo de *Notostylops (N. murinus* Ameghino) e de menor tamanho que as deste, sendo, além disso, suas séries dentárias quase ou completamente fechadas. As dobras e cíngulos dos pré-molares e molares superiores são incomumente fortes. Uma espécie *(H atavus* Paula Couto) baseia-se num fragmento mandibular direito, com os três molares preservados, do Paleoceno superior (Itaboraiense=Riochiquense) de São José de Itaboraí, Brasil. Seis molares superiores, pertencentes a outra família, foram equivocadamente atribuídos, também, a esta espécie. A espécie tipo, *H. parvus* (Ameghino), é do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia.

Edwardotrouessartia Ameghino, 1901, caracteriza-se por sua série dentária inferior completa (exceto, talvez, o Ij), contínua, compacta, canino inferior maior que o I_3 e que o P_1, pré-molares relativamente simples e, inclusivamente com os molares, de coroa um tanto mais alta que os de *Notostylops* ou *Homalostylops*. Sua mandíbula é profunda e maciça. A única espécie conhecida, *E. sola* Ameghino, é muito maior que qualquer das outras espécies incluídas nesta família. Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia.

Outronia Roth, 1901, do Eoceno superior (Mustersense) da Patagônia, relativamente raro, é um notostilopídeo mais evoluído que os anteriormente considerados. Um grande diastema separa o C do P_2, sendo o Pj ausente e o P_2 muito pequeno, monoradiculado. As séries pré-molares superior e inferior são curtas, em comparação com as dos molares cuja coroa é mais alta que

Fig. 430 – *Peripantostylops orehor* Simpson. M^2 esquerdo e M_{1-3} esquerdos, vistos da coroa. Eoceno inferior da Patagônia (de Simpson).



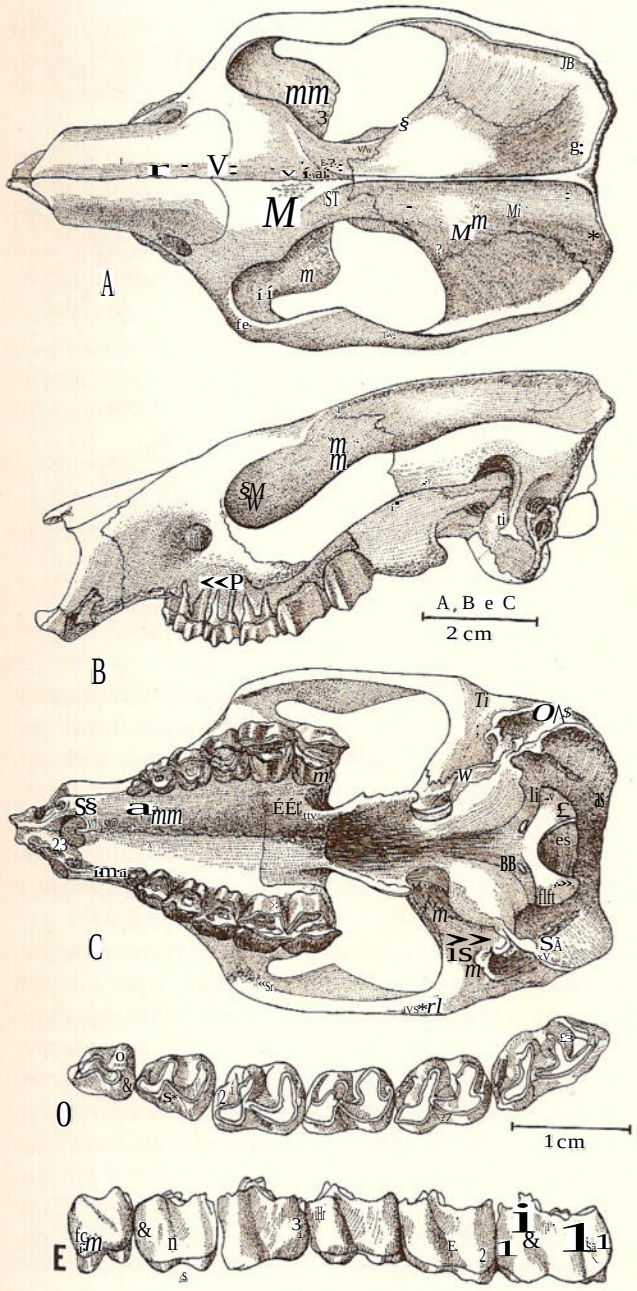


Fig. 431 — *Notostylops murinus* Ameghino. *A* a C, crânio, visto de cima (*A*), de perfil (*B*) e de baixo (C). *D eE*, P_2 - M_3 esquerdos, vistos de cima (*D*) e do lado eboral. (*A* a C, segundo Riggs & Patterson, em Simpson; *D eE*, segundo Simpson).

em Notostylops. *A* mandíbula é baixa, anteriormente, e profunda, posteriormente. A única espécie referida a este gênero é *O. muhlbergi* Roth, 1901.

Um outro gênero, *Seudenius* Simpson, 1935, cuja espécie única, *S. cteronc* Simpson, foi fundada sobre fragmentos maxilares com dentes, do Paleoceno superior (Riochiquense) da Patagônia, é duvidosamente atribuído a esta família. Trata-se de um notoungulado primitivo, cujos dentes são de coroa extremamente baixa. Os restos conhecidos são muito imperfeitos, com os dentes muito desgastados para que se possa estabelecer com inteira segurança as reais afinidades deste gênero, embora permitam-nos afirmar ser o mesmo perfeitamente válido (Fig. 432).

Subordem TOXODONTA Scott, 1904

Um dos caracteres mais diagnósticos desta subordem reside na divisão da região auditiva em três cavidades, superpostas no sentido vertical: o seio (sinus) epitimpânico, a cavidade timpânica e o seio hipotimpânico, bem desenvolvidos, sendo os dois últimos geralmente separados por um tabique horizontal. A carótida interna atravessa a bula auditiva.

A classificação dos toxodontes é particulaxmente difícil, principalmente no que concerne aos grupos prémiocênicos, em virtude da relativamente grande radiação adaptativa apresentada pelos mesmos, com um grande número de formas e famílias de afinidades ainda não seguramente definidas, o que não nos permite estabelecer com a segurança desejável as relações filogenéticas entre as diversas famílias classificadas na subordem.

As famílias mais antigas, de características aberrantes, que poderiam, mesmo talvez, ser consideradas como grupos toxodontiformes da subordem mais primitiva, Notioprogonia, ou como Typotheria primitivos, são as dos Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae e Archaeohyracidae, caracterizadas por sua dentadura completa, em série contínua, com dentes anteriores pouco diferenciados e molares estruturalmente primitivos.

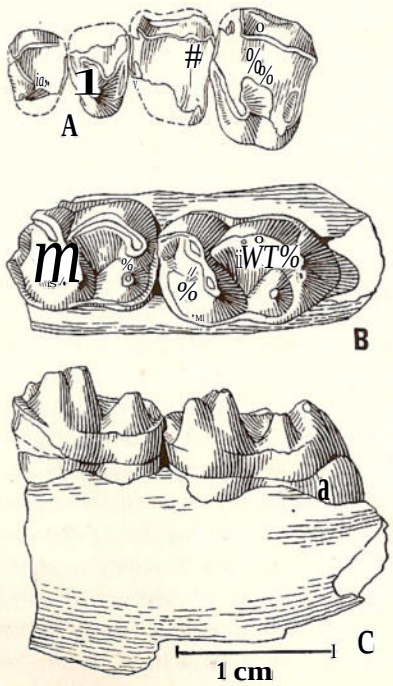


Fig. 432 — Notoungulados do Eoceno inferior da Patagônia. Em cima: *Seudenius cteronc* Simpson, P^3 - M^2 esquerdos, vistos da coroa. Embaixo: *Isotemnus* (?) *ctalego* Simpson, ramo mandibular direito, incompleto, visto de cima e do lado interno, com os M_{2-3} (de Simpson).

Família Oldfieldthomasiidae Simpson, 1945. A esta família pertencem alguns dos notoungulados mais primitivos, com dentes braquiodontes, lembrando, por sua morfologia, os dos Typotheria mais primitivos, descendentes prováveis do mesmo tronco ancestral comum, do grupo dos Condylarthra, de que pouco se diferenciaram.

O membro melhor conhecido e, sem dúvida, o mais interessante da família é *Oldfieldthomasia* Ameghino, 1901, do Eoceno inferior (Casamaiorense) daPatagônia, que apresenta notáveis semelhanças com alguns Typotheria-Interatheriidae do Mioceno inferior (Santacruzense). Este gênero, de caracteres generalizados, primitivos, dá-nos uma boa idéia de como teria sido o ancestral comum dos Notoungulata, em geral, muito embora ele próprio não possa ser tido como tal, por ter sido contemporâneo de diversos outros grupos da ordem. É conhecido por um crânio quase completo, por um grande número de fragmentos maxilares ê mandibulares, com dentes, e dentes isolados. A região facial é longa, a órbita, muito recuada, é aberta atrás, a apófise zigomática é fraca, delgada. As cavidades timpânica e hipotimpânica não são separadas. Os dentes, em número de 44, formam série ininterupta e são de coroa baixíssima; os caninos, morfologicamente semelhantes aos incisivos, são pequenos; os molares superiores apresentam um croché unido ao metalofo e são providos de mesostilo, tendo os pré-molares uma dobra do metacone. A espécie única é *O. debilitata* Ameghino.

Kibenikhoria Simpson, 1935, e *Colbertia* Paula Couto, 1950, do Paleoceno superior (Riochiquense) da Patagônia e de Itaboraí, Brasil, respectivamente, *Ultrapithecus* Ameghino, 1901, e *Maxschlosseria* Ameghino, 1901, do Eoceno inferior (Casamaiorense) e *Tsamnichoria* Simpson, 1936, do Eoceno (Mustersense) da Patagônia, baseiam-se em fragmentos maxilares e mandibulares, com dentaduras mais ou menos completas e dentes isolados. Em *Kibenikhoria* (*K. get* Simpson) e *Ultrapithecus* muito afins entre si, os pré-molares superiores são desprovidos de dobra do metacone e os molares não possuem mesostilo, sendo os do primeiro, de coroa relativamente alta para a época (Fig. 433). Em *Colbertia*, cuja espécie única é C *magellanica* (Price & Paula Couto, do tamanho dum cão fox-terrier, similar, porém mais primitivo que *Maxschlosseria*, os pré-molares superiores apresentam forte dobra do paracone e fraca dobra do metacone, sendo ambas as dobras fortes nos molares cujo protocone é conspícuo e bunóide. Os dentes inferiores são quase indistinguíveis dos de *Maxschlosseria*, de que *Colbertia* pode ter sido o ancestral paleocênico. O crânio assemelha-se muito ao de *Oldfieldthomasia*, em suas partes conhecidas, assim como a mandíbula cujo ramo horizontal é delgado, sendo o côndilo situado muito acima do nível dos dentes. Os dentes são de coroa baixa, braquiodontes. Este é um dos gêneros mais comuns na

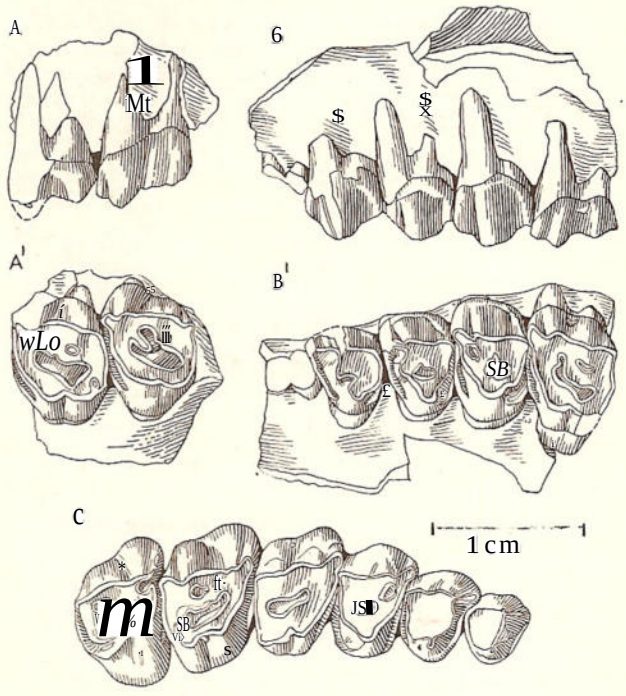


Fig. 433 – *Kibenikhoria get* Simpson. *A e A'*, M^{2-3} (esquerdos; *B e B'* P^2 - M^1 esquerdos; *C*, P^2 - M^3, vistos da coroa (*A\ B'* e C) e do lado externo (*A* e *B)* (de Simpson).

fáunula do Paleoceno superior (Itaboraiense=Riochiquense) de Itaboraí, sendo a espécie única representada por relativamente grande coleção de restos fósseis, inclusive fragmentos maxilares e mandibulares, com dentes, e dentes isolados. A dentadura parece ter sido completa e em série contínua, excetuando-se pequenos diastemas, às vezes presentes entre os caninos e o primeiro pré-molar e entre este e o segundo pré-molar (Figs. 434 a 438).

Maxschlosseria, às vezes classificado entre os Isotemnidae, é relativamente pouco conhecido, através de restos fósseis um tanto escassos, inclusive dentes superiores e inferiores, braquiodontes, sendo os molares superiores de menor diâmetro transversal que os de *Colbertia*. *Tsamnichoria* apresenta estreitas afinidades com os Isotemnidae e Notopithecidae, porém seus caracteres mais distintivos levaram Simpson a incluí-lo nesta família. *Acoelodus* Ameghino, 1897, do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia, é um gênero mal definido, sendo, talvez, sinónimo de *Oldfieldthomasia*.

A esta família (Oldfieldthomasiidae) são ainda, duvidosamente, referidos três gêneros de características geralmente muito primitivas, procedentes da formação Divisadero Largo, Mendoza, Argentina, atribuída, aproximadamente, ao Eoceno superior (Mustersense) ou ao Oligoceno (Deseadense inferior): *Brachystephanus (B. postremus)*, *Xenostephanus* (X *chioitií)*, de Simpson, Minoprio e Patterson (1962), e *Allalmeia* Rusconi, 1946 *(A. atalaensis)*. São formas de pequeno tamanho, dentadura

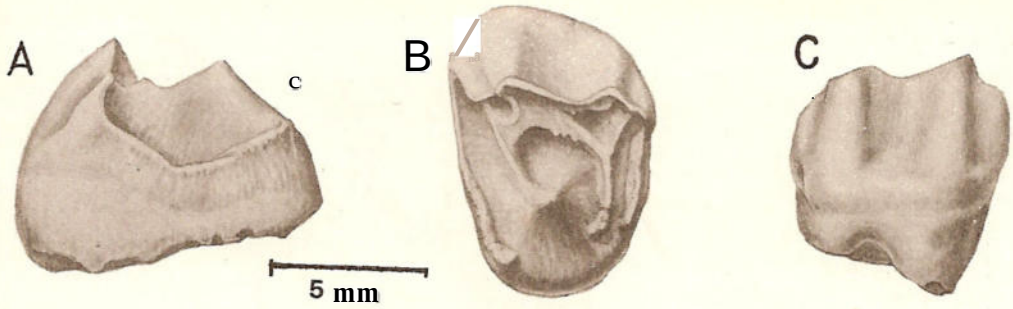


Fig. 434 – *Colbertia mageUanica* (Price & Paula Couto). M^3 esquerdo, tipo, visto da face anterior (A), da face de oclusão (*B*) e da face externa (C).

muito simples, com dentes braquiodontes, sendo *Brachystephanus* e *Xenostephanus* providos de enorme bula timpânica. Participam todos de um grupo faunístico que constitui uma sorte de enclave isolado, de algum modo, da linha evolutiva principal dos grupos maiores, sul-americanos, mas colateral à mesma e provavelmente peculiar, sob o ponto de vista ecológico.

Família Archaeopithecidae Ameghino, 1897. Apenas dois gêneros, *Archaeopithecus* Ameghino, 1897, e *Acropithecus* Ameghino, 1904, ambos de pequeno tamanho e do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia, representados principalmente por alguns dentes, são conhecidos nesta família. Seus pré-molares superiores, desprovidos de hipocone, são triangulares, apresentando, assim como os molares, forte parastilo e uma dobra do paracone. A mandíbula é espessa e curta.

Família Archaeohyracidae Ameghino, 1897. Apenas quatro gêneros são classificados nesta família cujo representante mais antigo que se conhece é do Eoceno inferior ou do Paleoceno superior e cujo último remanescente conhecido é do Oligoceno da Patagônia. O grupo parece ter tido seu apogeu durante o Eoceno superior (Mustersense).

Nesta família, os dentes ($\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$) são de coroa alta, os pré-molares e molares superiores de contorno subtriangular, providos de parastilo, os incisivos um tanto largos, sendo o I^1, anterior, o mais forte.

Eohyrax Ameghino, 1901, e *Acoelohyrax* Ameghino, 1902, pouco conhecidos, são do Eoceno inferior (Casamaiorense), sendo o primeiro deles duvidosamente presente no Paleoceno superior (Riochiquense) da Patagônia. *Degonia* Roth, 1901, é do Eoceno superior (Mustersense). Todos são conhecidos por dentes de tendência hipsodonte.

O gênero tipo é *Archaeohyrax* Ameghino, 1897, do Eoceno superior (Mustersense) ou do Oligoceno (Deseadense). Dele conhece-se um crânio completo, com todos os dentes preservados, cuja semelhança com o de *Trachytherium*, um Typotheria-Mesotheriidae, seu contemporâneo, é digna de nota. No crânio, achatado dorso-ventralmente, os nasais são longos, as narinas são terminais e as apófises pós-frontais proeminentes. Os pré-molares e molares são de coroa alta, mas ainda braquiodontes, providos de cimento. São subtriangulares, com uma fosseta central e forte sulco vertical ântero-externo.

Família Isotemnidae Ameghino, 1897. Fórmula dentária: de $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ x 2 = 44 dentes em série compacta, os caninos superiores às vezes mais desenvolvidos. Pré-molares e molares moderadamente hipsodontes, os superiores com cristas no lado interno do ectolofo e crochés no metalofo. Pré-molares e molares inferiores com metacônido bem desenvolvido. Região timpânica sem especialização considerável.

Esta família cujos representantes conhecidos distribuem-se do Paleoceno ao Oligoceno da América do Sul, constitui, estruturalmente, o tipo ancestral para os Homalodotheriidae, por um lado, com os quais já foram classificados numa mesma subordem (Entelonychia), e para os Toxodontidae, por outro lado, bem como para os Notohippidae e Leontiniidae.

O gênero tipo do grupo é *Isotemnus* Ameghino, 1897, do Paleoceno superior (Riochiquense) e do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia. Baseia-se numa série dentária superior, com canino pequeno, pré-molares triangulares e molares oblongos (Fig. 432).

Eorhalicotherium Ameghino, 1901, *Pleurostylodon* Amegxiino, 1897, e *Thomashuxleya* Ameghino, 1901, são do Eoceno inferior (Casamaiorense). De *Eochalicotherium* conhecem-se apenas largos molares inferiores que, talvez, sejam atribuíveis a *Isotemnus*, mas *Pleurostylodon* e *Thomashuxleya* são bem conhecidos por crânios e outros importantes elementos esqueletais, que nos permitem uma boa idéia da osteologia e do sistema dentário do grupo. Em *Pleurostylodon* (*P. biconus* Ameghino), o crânio é largo na região orbitária, afilando-se anteriormente, com rostro largo, relativamente curto, assemellando-se sob certos aspectos ao crânio de *Homalodotherium*. Sua região auditiva, de tipo notoungulado generalizado, também se aproxima muito da deste gênero miocênico. A dentadura é completa, com incisivos anteriores pequenos e I^3 grande, caniniforme, sendo o canino

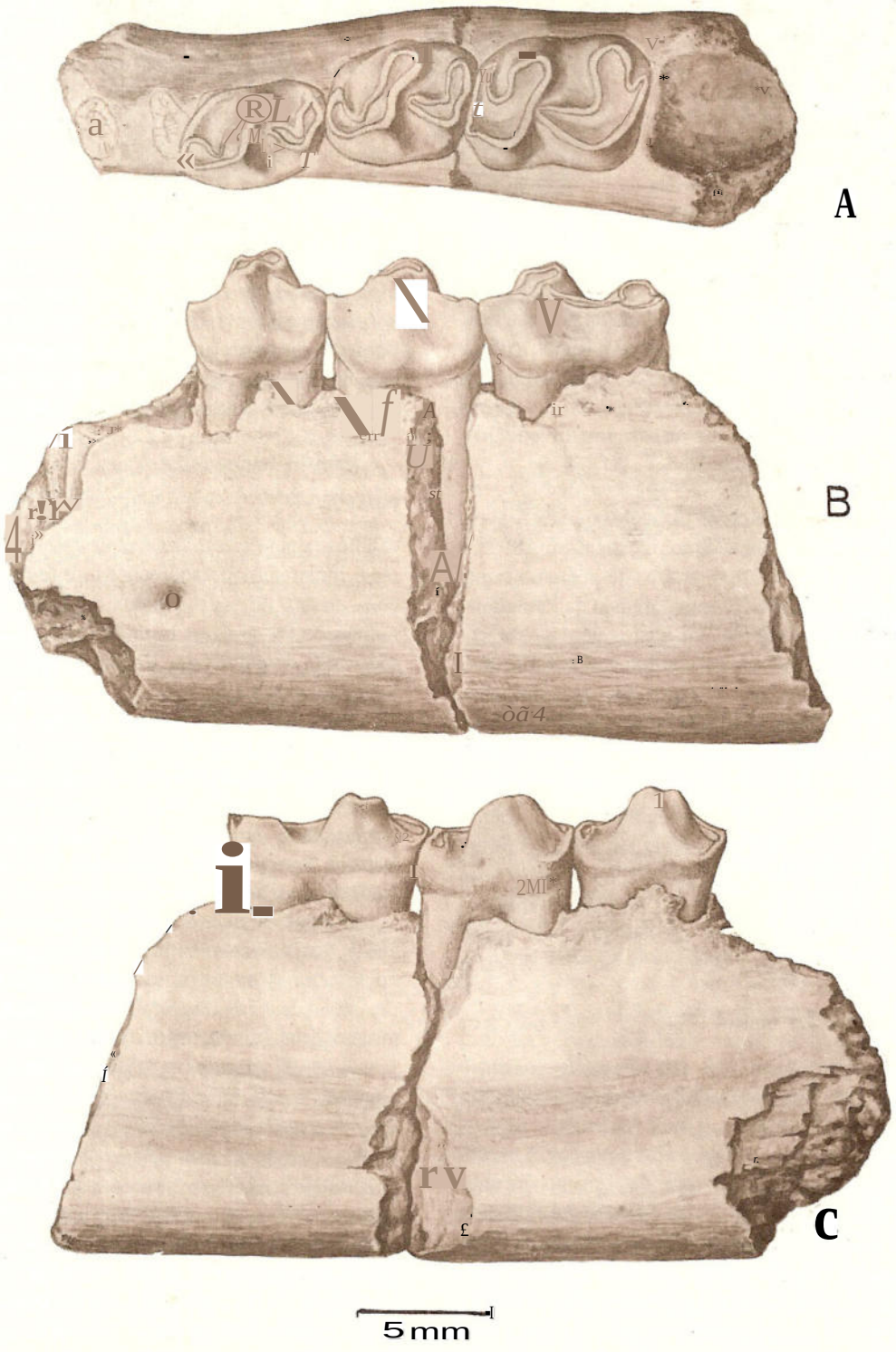


Fig. 435 – *Colbertia magellanica* (Price & Paula Couto). Fragmento mandibular direito, com os dois últimos pré-molares (P_{3-4}) e o primeiro molar (M_X), visto de cima (*A*), do lado externo (*B*) e do lado interno (C).

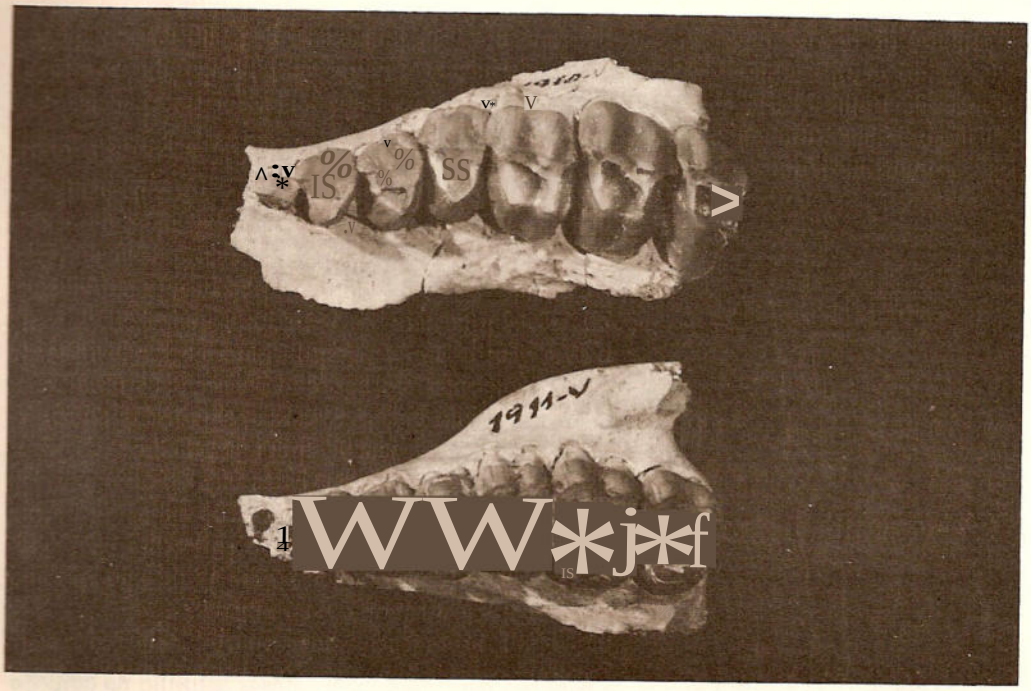


Fig. 436 – *Colbertia magellanica* (Price & Paula Couto). Dois fragmentos de maxilas esquerdas, com pré-molares e molares. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

maior que o último citado e lanceolado. Os pré-molares e molares superiores são de ectolofo sinuoso, com forte parastilo e uma dobra do paracone; protolofo e metalofo completos, exceto no primeiro pré-molar, e protocone e hipocone separados entre si, pelo menos nos dentes não desgastados; diversas cristas pequenas e um croché são presentes no vale intermediário. Os dentes inferiores são pouco conhecidos. *Thomashuxleya* é como que uma ampliação de *Pleurostylodon*. O crânio é enorme, com nasais longos e narinas terminais, assemelhando-se tanto ao de *Hormlodotherium* que permite que o tenhamos, segundo Simpson, como o ancestral morfológico ideal deste gênero miocênico. O desenvolvimento evolutivo operou-se muito mais rapidamente entre estes ungulados, do que o suposto até há pouco. *Thomashuxleya* deve ter sido digitígrado; seus membros locomotores são do tipo notoungulado normal, diferindo muito dos membros especializados de *Homalodotherium*, com os dedos providos de cascos, não de garras (Fig. 439).

Dos outros gêneros conhecidos, três (*Periphragnis* Roth, 1899, *Rhyphodon* Roth, 1899, e *Trimerostephanus* Ameghino, 1895) são do Mustersense (Eoceno superior), sendo o último deles também presente no Deseadense (Oligoceno inferior), juntamente com *Pleurocoelodon* Ameghino, 1895. Um gênero do Paleoceno superior (Riochiquense), *Brandmayria* Cabrera, 1935, é duvidosamente classificado nesta família. *Periphragnis* representa um estágio evolutivo pouco mais avançado que o de *Thomashuxleya*, intermediário entre o deste e o de *Homalodotherium*, embora sem apresentar as especializações do último citado, inclusive nas patas que são do tipo toxodonte comum, o que torna provável a hipótese

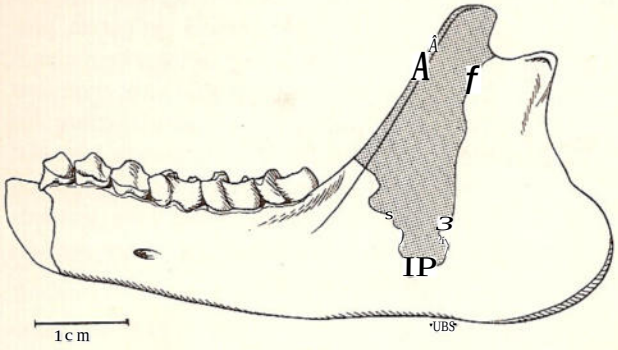
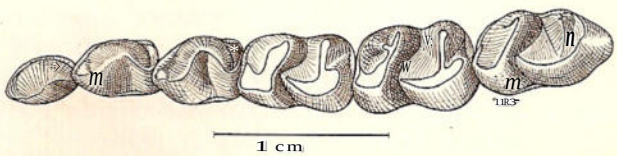


Fig. 437 – *Colbertia magellanica* (Price & Paula Couto). Mandíbula incompleta (ramo esquerdo), lado externo, com P_2 - M_3.

Fig. 438 – *Colbertia magellanica* (Price & Paula Couto). Pré-molaires e molares inferiores, esquerdos (P_{2-4}, M_{1-3}), vistos de cima. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.



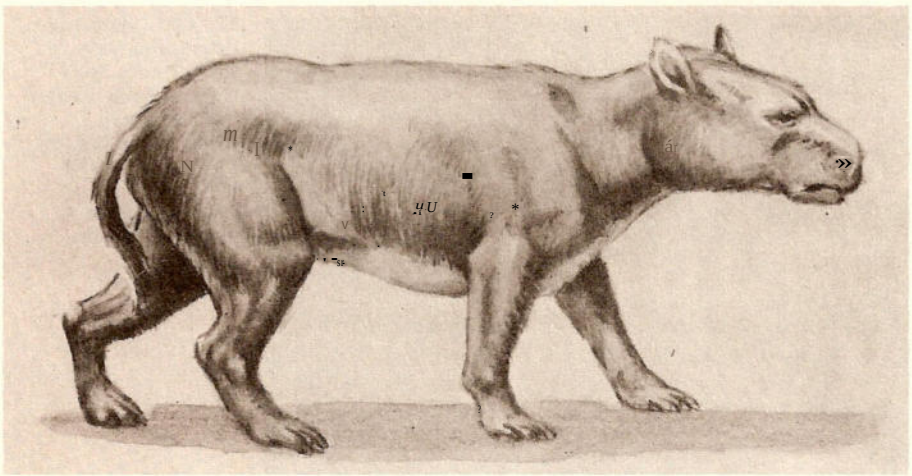


Fig. 439 – *Thomashuxleya* sp. Restauração do animal, em vida. Eoceno inferior da Patagônia.

de que a modificação que levou ao tipo aberrante de patas de *Homalodotherium* operou-se entre os tempos do Eoceno superior (Mustersense), exclusive, e os do Mioceno inferior (Santacruzense), exclusive, isto é, durante o Oligoceno (Deseadense-Colhueuapiense), apenas. *Rhyphodon* é conhecido por crânios e dentaduras completas, muito semelhantes aos de *Periphragnis*. *Trimerostephanus* e *Pleurocoelodon* são conhecidos por dentaduras com as características generalizadas do grupo. Um M_3 esquerdo, muito erodido, procedente do Mioceno de Huila, Colômbia, foi atribuído por McKenna (1956), com dúvidas, a um membro desta família.

Família Homalodotheriidae Gregory, 1910. Esta família oligomiocênica, de estrutura craniana e dentária muito conservadora e membros locomotores de estrutura aberrante, com os dedos providos de garras, comporta apenas três gêneros conhecidos: *Asmodeus* Ameghino, 1895, do Oligoceno inferior (Deseadense), *Homabdotherium* Flower, 1873, do Mioceno inferior e médio (Santacruzense e Friasense), e *Chasicotherium* Cabrera & Kraglievich, 1931, do Mioceno superior (Chasicoense).

Este grupo originou-se, provavelmente, dos Isotemnidae, tendo se especializado muito rapidamente, através de modificações acentuadas, operadas em seus membros locomotores, particularmente nas patas cujos cascos transformaram-se em garras, enquanto que seu crânio, inclusive em sua região auditiva, e sua dentadura conservavam a estrutura normal das partes homólogas dos toxodontes típicos, fato que levou os taxonomistas a incluir os Entelonychia, subordem em que esta família era antes, especialmente classificada, entre os Toxodonta, como um grupo de especialização aberrante.

A forma oligocênica, *Asmodeus*, que, no dizer de Scott, pode ser descrita como um *Homalodotherium* gigantesco, é conhecida por um astrágalo, um calcâneo e por alguns ossos de membros e dentaduras, os últimos associados àqueles dois primeiros elementos esqueletais citados, sem absoluta certeza. *Homalodotherium* é o único gênero miocênico bem conhecido, dele se possuindo um esqueleto quase completo. As espécies santacruzenses (*H\ cunninghami* Flower, *H\ segoviae* Ameghino) (Figs. 440 a 442) eram de tamanho moderado, mais ou menos equivalente ao de um tapir, de que muito diferiam, porém, por suas proporções e aparência. Seu crânio é pequeno, em comparação com o tamanho do corpo, e largo, com região craniana, propriamente dita, longa e face curta, sendo os nasais grandemente abreviados, de modo que as narinas externas são muito recuadas, fato que sugere a antiga existência de curta tromba, como a dos tapires, ou de um focinho inflado. A arcada zigomática é muito desenvolvida dorso-ventralmente. A região ocipital é, estruturalmente, muito menos aberrante que a dos Toxodontidae. Os dentes, em número de 44, constituem série contínua, com progressiva transição, em forma, dos incisivos para os molares, como acontece, também, com *Oldfieldthomasia* e outros gêneros. Embora de coroa um tanto alta, são todos braquiodontes e destituídos de cimento. A clavícula é presente, fato inusitado entre os ungulados, mas explicável pela adaptação dos membros anteriores a movimentos de extensão, ligados com hábitos fossadores, e também, provavelmente, preensores. Nos membros locomotores residem as características mais notáveis desta forma peculiar, entre as quais salientamos a transformação dos cascos em garras, profundamente fendidas na ponta. Os pés eram bem menores que as mãos e provavelmente plantígrados, enquanto as mãos teriam sido digitígradas. *Chasicotherium* foi definido sobre um crânio completo, de grande tamanho (45 cm de comprimento), e respectiva mandíbula, parecidos com os de *Homahdotherium*, mas com incisivos reduzidos a 2/1 e a dobra lingual dos molares superiores bem mais profunda.

Família Leontiniidae Ameghino, 1895. Os membros desta famíli têm o primeiro ou o segundo incisivo inferior grandes, caniniformes. Em seus molares superiores, o protolofo é bem maior que o metalofo, apresen-

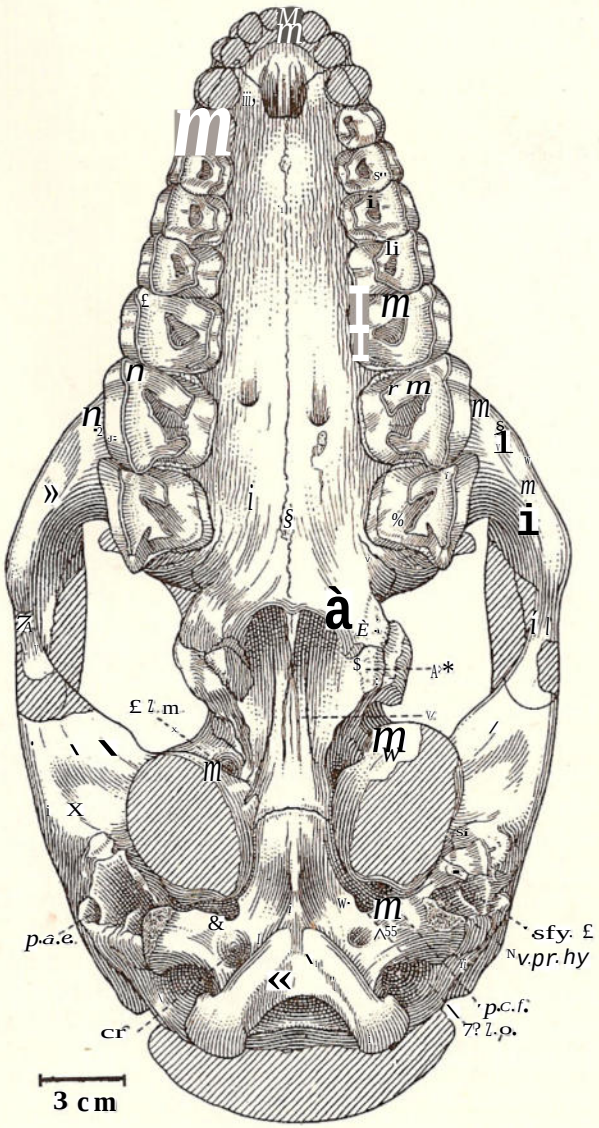


Fig. 440 – *Homalodotherium segoviae* Ameghino. Crânio, em norma ventral. Bulas timpânicas expandidas por fraturas, a do lado esquerdo um tanto deslocada para a frente (de Patterson).

tando o vale intermediário algumas cristas simples e uma fosseta posterior, desenvolvida entre o metalofo e o hipolofo. Os molares inferiores são dotados de vasto talonido, sendo o hipolófido de comprimento menos que a metade menor que o talonido.

O estudo de sua região auditiva e de suas patas e o fato da transformação de um incisivo superior em defesa, definiram a verdadeira posição sistemática deste grupo, tipicamente oligocênico, entre os Toxodonta, como prováveis descendentes dos Isotemnidae.

Os gêneros mais antigos, *Scarritia* Simpson, 1934, *Leontinia* Ameghino, 1895, *Ancylocoelus* Ameghino, 1895, e *Scaphops* Ameghino, 1895, são do Oligoceno inferior (Deseadense), pertencendo o último sobrevivente conhecido da família, *Colpodon* Burmeister, 1885, ao Oligoceno superior (Colhueuapiense).

Scarritia é, sem dúvida, o melhor conhecido de todos os ungulados deseadenses, dele se possuindo seis esqueletos completos, crânios isolados e diversos outros ossos, coletados num único jazigo, em Chubut, Argentina. O crânio assemelha-se muito ao de *Nesodon*, inclusive na constituição de sua região auditiva, de tipo notoungulado generalizado; é braquicéfalo, comrostro encurtado, nasais curtos, largos e espessos, arcada zigomática possante, situada em posição elevada, continuando-se, posteriormente, com a crista lambdóide, maxila menos profunda, em correlação com os dentes braquiodontes, de coroa baixa. O maior dos crânios tem 51 cm de comprimento. A mandíbula é também pouco profunda, com ramo ascendente baixo. As partes cervical e dorsolombar da coluna vertebral são longas, mas a região caudal é curtíssima. A dentadura é completa, com $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ x 2 = 44 dentes arranjados em série contínua, sem diastemas. O primeiro incisivo superior é transformado em longo e fino colmilho, com face anterior convexa e bordo cortante, sendo os outros incisivos e o canino pequenos, cónicos. Os pré-molares superiores são menores e mais simples que os molares, apresentando duas dobras externas, sendo o primeiro muito menor que os seguintes e dotado de cíngulo basal anterior; um cíngulo externo é presente nos segundo e terceiro pré-molares, sendo fraquíssimo no último e ausente nos molares; os pré-molares, a partir do segundo, e os molares são dotados de parastilo. Os molares superiores apresentam vale intermediário em forma de Y, com a abertura dirigida externalmente, comunicando-se o vale com a face interna do dente, exceto no último molar cujo vale intermediário é simples, longitudinal, em franca comunicação com a face posterior do dente; duas fossetas, uma entre o metalofo, o ectolofo e o cíngulo posterior, outra central, grande, são presentes. Os dois primeiros incisivos inferiores são pequenos, sendo o terceiro maior e caniniforme. O canino é pequeno. Os pré-molares aumentam de tamanho, do primeiro ao último, sendo pouco diferentes, morfologicamente, dos molares, como os superiores, mas a série muda gradualmente de forma do P_2 ao M_1. Os molares inferiores são muito longos e estreitos, especialmente o último. Um trilofido, extensão posterior do hipolofido, é presente, além do trigonido e talonido. Seus membros locomotores são mais maciços que os de *Nesodon*, embora os ossos que os compõem se assemelhem, individualmente, por sua forma, aos do gênero em apreço. As patas são de simetria mesaxônica, mais longas que as de *Nesodon*, as anteriores tetradáctilas, com o primeiro dedo muito reduzido e o quinto semifuncional,

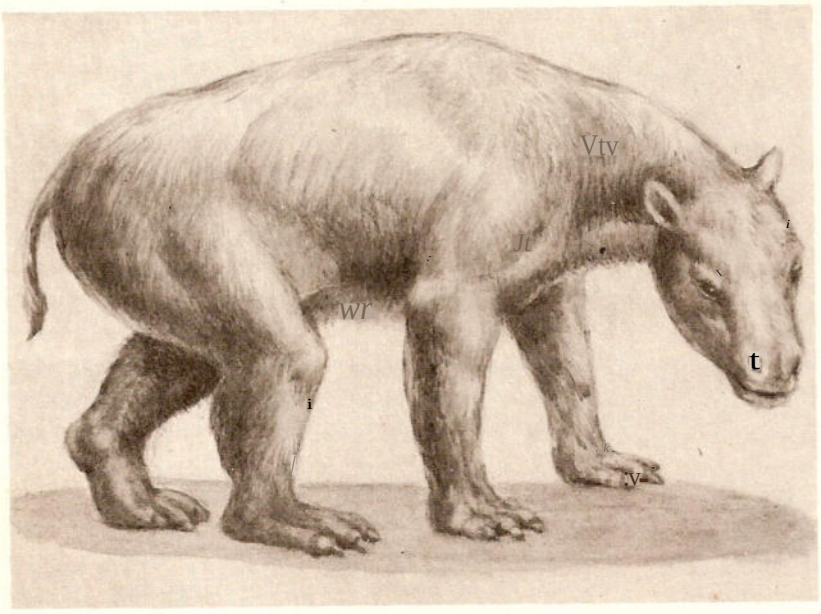


Fig. 441 – *Homalodotherium* sp. Mioceno da Patagônia. Restauração.

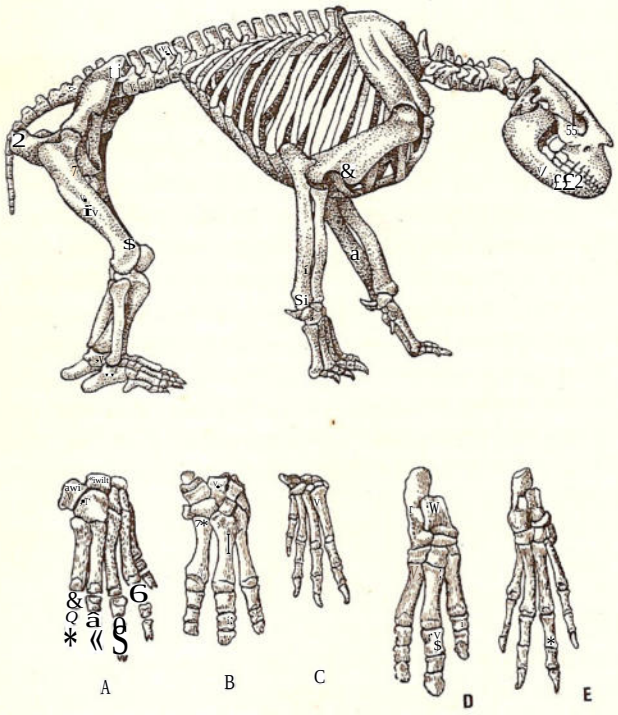


Fig. 442 – Em cima: *Homalodotherium* Ameghino, notoungulado enteloníquio restaurado (comprimento aproximado: 1,80 m) (segundo Scott). Embaixo: patas de notoungulados. *A*, *B* e *C*, mãos de *Homalodotherium* sp., enteloníquio (*A*), *Nesodon* sp., toxodonte (*B*) e *Protypotherium* sp., mesotério (C. *D* e *E*, pés de *Nesodon* sp. (*D*) e de *Protypotherium* sp. (*E*). Mioceno sul-americano. (de Romer).

as posteriores tridáctilas. As falanges ungueais são espatuladas, apresentando fenda mais profunda e mais longa que as de *Nesodon* (Figs. 443 e 444).

Leontinia, também do Oligoceno inferior, aproxima-se muito de *Scarritia*, inclusive por seu crânio, sendo, porém seus I^2 em lugar dos I^1, caniniformes; seus pré-molares e molares são de coroa baixa e mais simples, estruturalmente, que os dos Toxodontidae. Seu crânio apresenta peculiaridades características, principalmente na região faciaL

Ancylocoelus, baseia-se em fragmentos mandibulares, com a dentadura preservada, e num fragmento da região posterior dum crânio. Seu canino e seu primeiro pré-molar inferiores são ausentes.

Scaphops, desprovido do primeiro pré-molar inferior, como o último supracitado, possui, porém os caninos.

Em *Colpodon* os incisivos inferiores pouco diferem entre si, morfologicamente, embora apresentem pequeno aumento de tamanho, do primeiro ao terceiro, como nos Notohippidae. Os caninos são ausentes. Não há, pois, colmilhos.

Família Notohippidae Ameghino, 1894. Nesta famiHa, a presença de uma camada de esmalte nos dentes, principalmente das formas mais tardias, constitui peculiaridade muito característica. A ausência de colmilhos é outra característica particular, importante, do grupo. Os incisivos e caninos são de forma semelhante e mais ou menos do mesmo tamanho, formando, em conjunto, um semicírculo. Os pré-molares e molares superiores têm a coroa provida de diversas cristas secundárias, que nela se inserem mais ou menos profundamente. Pouco se conhece da estrutura dos membros locomotores, embora haja

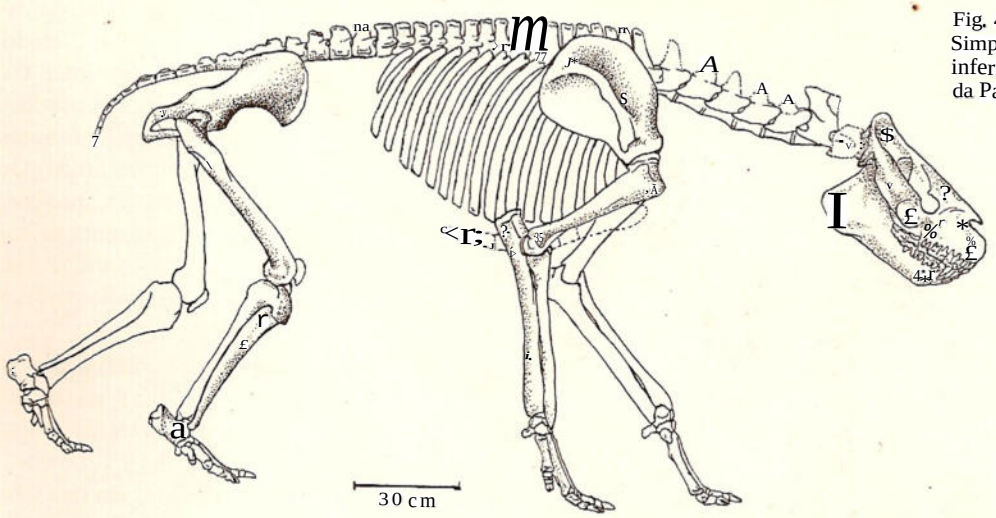


Fig. 443 – *Scarritia canquelensis* Simpson. Esqueleto. Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia.

motivo para se acreditar que patas funcionalmente monodáctilas caracterizassem pelo menos um dos gêneros oligocênicos.

a) **Subfamília Rhynchippinae Simpson, 1945**. Esta subfamília do Eoceno superior e Oligoceno inferior encerra os gêneros mais primitivos da família. Seus dentes são muito braquiodontes, os molares superiores de estrutura generalizada, simples, sem acidentes estruturais secundários notáveis, os dentes inferiores de tipo toxodonte comum.

O único gênero do Eoceno superior (Mustersense) é *Pseudostybps* Ameghino, 1901, de que se conhece a dentadura superior, na qual o terceiro incisivo é muito desenvolvido, o canino pequeno, os pré-molares, em número de quatro, mais simples que os molares, sendo estes de coroa alta, com ectolofo sobressalente, marcado por ligeiras ondulações. Nos molares superiores, o protocone e o hipocone colunares são separados entre si por profunda chanfradura lingual e uma pequena fosseta oval posterior é presente. O cimento dentário, se existente, é pouco perceptível.

Os outros gêneros conhecidos, *Rhynchippus* Ameghino, 1897, *Morphippus* Ameghino, 1897, e *Eurygenium* Ameghino, 1895, são do Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia.

Rhynchippus é conhecido por seu crânio e mandíbula, com todos os dentes preservados, e por diversos outros elementos esqueletais. O crânio, moderadamente alto e estreito, é provido de curtas, mas fortes arcadas zigomáticas que se continuam com a crista lambdóide do ocipitaL Os nasais são longos e as narinas externas terminais e elevadas. As apófises pós-orbitárias do frontal são bem desenvolvidas. A estrutura da região auditiva assemelha-se à dos toxodontes nesodontinos. A dentadura é completa, bráquio-hipsodonte. O último incisivo superior e o inferior são os mais desenvolvidos das respectivas séries, sendo os caninos pequenos. Os pré-molares apresentam forte cíngulo ântero-externo e, quando pouco desgastados, duas cristas e um croché. Os molares são muito alongados e de forma romboidal, com a coroa marcada por longo vale interno que termina por transformar-se em fosseta, com o desgaste. Há ainda, a assinalar, uma pequena fosseta externa. As falanges ungueais, estreitas e bífidas, sugerem a antiga presença de garras. As patas anteriores e posteriores são tridáctilas.

Morphippus, gênero muito vizinho do último considerado, baseia-se em fragmentos de palato e dentaduras cujos caracteres estruturais diferem dos *áe Rhynchippus* em certos detalhes, inclusive por sua menor hipsodontia. Seus incisivos e caninos são espatuliformes, assemelhando-se os incisivos aos de um cavalo.

Eurygenium, gênero muito escassamente conhecido, é de rostro mais desenvolvido anteriormente.

b) **Subfamília Notohippinae Simpson, 1945**. Nesta subfamília, a tendência para a formação duma camada de esmalte sobre os dentes é levada ao máximo, acentuando-se a formação de acidentes secundários, principalmente cristas, na coroa dos molares.

A subfamília distribui-se do Eoceno superior (Mustersense), através do Oligoceno, ao Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia.

Embora crânios e mandíbulas de diversos de seus gêneros sejam conhecidos, assim como outros restos esqueletais, apenas as dentaduras têm sido objeto de estudo, de modo que nada se pode dizer, por enquanto, de positivo sobre as características osteológicas, em geral, do grupo.

Um gênero, *Interhippus* Ameghino, 1904, baseado num molar superior, isolado, e num molar inferior, duvidosamente associado àquele, é do Eoceno superior (Mustersense) e Oligoceno inferior (Deseadense). O molar superior apresenta quatro fossetas externas. *Nesohippus* Ameghino, 1904, também conhecido apenas por um dente, é do Oligoceno inferior (Deseadense). *Argyrohippus* Ameghino, 1901, *Stilhippus* Ameghino, 1904, e *Perhippidium* Ameghino, 1904, pouco conhecidos, como os anteriormente considerados, são do Oligoceno superior (Colhueuapiense). *Notohippus* Ameghino, 1891, tipo do grupo, escassamente conhecido, é do Mioceno inferior (Santacruzense). Em *Argyrohippus*, os pré-molares e molares superiores e inferiores, descritos e figurados por Patterson (*A. praecox* Patterson), são cobertos por espessa camada de esmalte.

Família Toxodontidae Gervais, 1847. Crânio curto, maciço, de rostro curto. Região timpânica do tipo notoungulado generalizado, com meato auditivo externo aberto em nível muito elevado. Região cervical curta, sendo a dorso-lombar alongada, com tórax longo. Dentadura completa, com I^2 e I_3 transformados em colmilhos, de crescimento contínuo, canino pequeno, rudimentar ou ausente, molares com forte tendência para a hipsodontia, dispondo-se o esmalte em faixas verticais mais ou menos largas, intercaladas de faixas desprovidas de esmalte, principalmente na face interna dos dentes, sendo a camada externa de esmalte geralmente contínua. Os molares superiores são de fuste curvo, com a concavidade voltada para o lado interno; os molares inferiores apresentam, em geral, a forma de prisma retilíneo. Os membros locomotores são relativamente curtos, maciços, de proporções variaveis. As patas, principalmente as anteriores, são pequenas, em relação ao corpo, tridáctilas, um tanto mesaxônicas. As falanges ungueais são curtas e largas e serviam de suporte a óascos.

Esta família tem representantes conhecidos desde os tempos do Oligoceno inferior (Deseadense) até os do Pleistoceno, quando os últimos sobreviventes do grupo se extinguiram.

Esta família é subdividida, atualmente, em tíes subfamílias: Nesodontinae, Toxodontinae, e Haplodontherinae. Estudos feitos, ultimamente, por Pascual, na Argentina, van Frank e Patterson & van Frank, nos Estados Unidos, com base em material do Mioceno e Pleistoceno pertencente a espécies e gêneros de características peculiares, intermediárias entre as dos Toxodontinae e Haplodontheriinae, põem em séria dúvida a validade de tal dualidade subfamiliar, que, provavelmente, será abandonada, à vista das conclusões de estudos futuros. Em tal caso, os Toxodontinae incluirão, também, osHaplodon-

Fig. 444 – *Scarritia canquelensis* Simpson. Restauração do animal. Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia (segundo Chaffee).



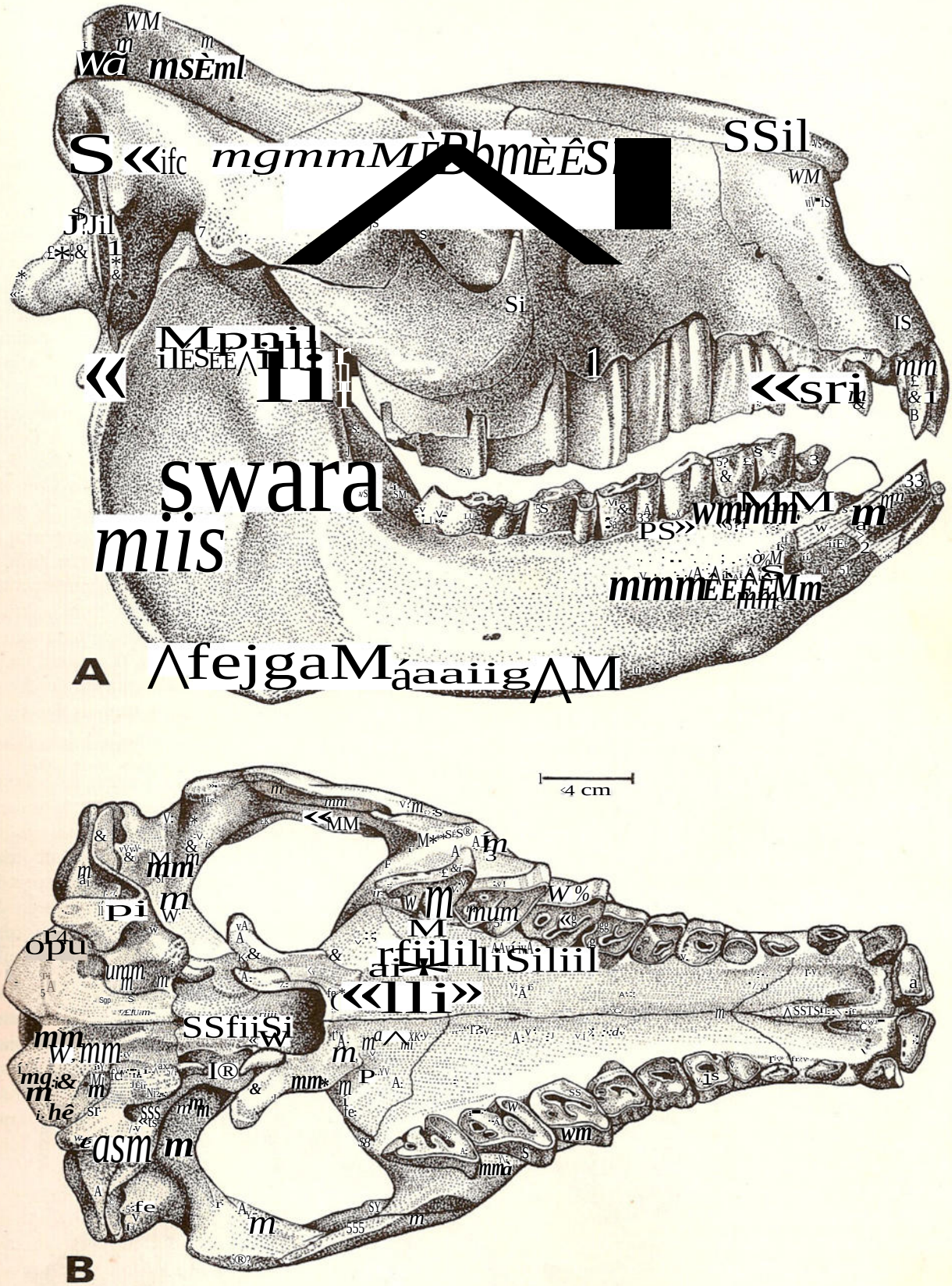
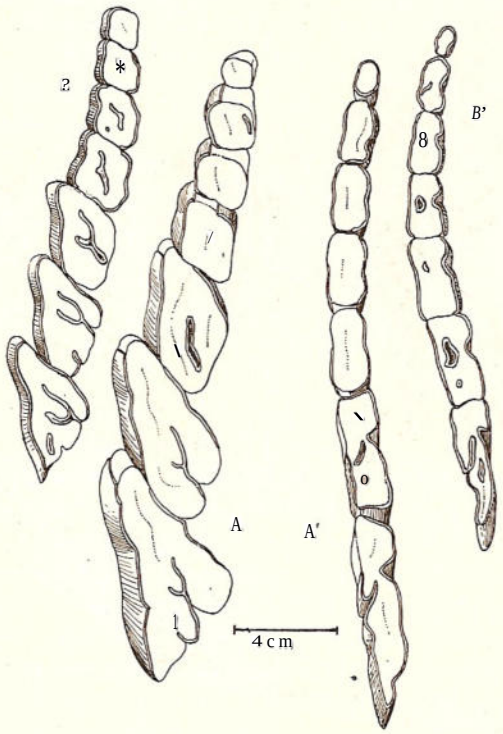


Fig. 445 – *Nesodon imbricatus* Owen. *A*, crânio e mandíbula, de perfil. *B*, crânio, norma palatal (segundo Scott).

Fig. 446 – Séries pré-molares – molares superiores (*A*) e inferiores (*A'*) de *Prototrigodon rothi* Kraglievich, Mioceno médio, comparadas com as DQ *Nesodon imbricatus* Owen (*B* e *B'*), Mioceno inferior (de Cabrera).



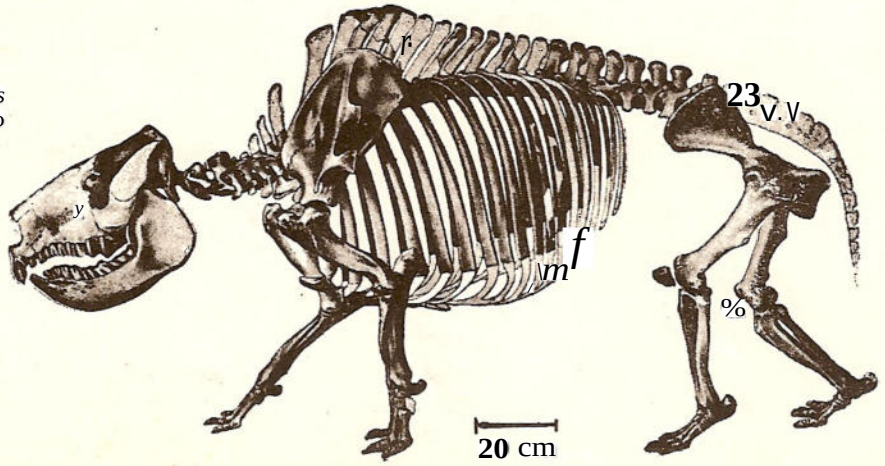
theriinae. Em contraposição, estudos posteriores talvez venham a estabelecer a conclusão de que *Xotodon*, pelo menos, deva ser separado numa subfamília à parte, entre os Toxodontidae, ou mesmo, numa família própria, paralela a esta última citada, como o fizera Ameghino. No momento, adotaremos, porém, a subdivisão ora em uso.

a) Subfamília Nesodontinae Simpson, 1945. Este grupo tem os I_3^2 transformados em colmilhos, sendo os caninos pequenos e os molares complicados pela multiplicação de cristas secundárias; estes últimos de polpa fechada, na base, embora mais ou menos hipsodontes. Os membros locomotores são curtos, semidigitígrados.

Um gênero, *Proadinotherium* Ameghino, 1895, caracteriza o Oligoceno (Deseadense e Colhueuapiense) da Patagônia (*P. muenster* Ameghino) e, talvez, o Oligoceno inferior de Chaparral, Colômbia. Muito pouco se conhece de seu esqueleto, mas seus dentes superiores, menos hipsodontes que os de *Adinotherium*, sugerem ter sido este gênero ancestral direto do último citado. A identificação de *Proadinotherium* no Oligoceno inferior da Colômbia, devida a Stirton, foi baseada num dente molar superior muito mal conservado, que lembra muito, em estrutura e forma, o M^1 de *P. muenster*. Outro espécime, da mesma procedência, possivelmente referível a este gênero é um incisivo ou canino superior.

O gênero tipo, *Nesodon* Owen, 1846, é do Mioceno inferior (Santacruzense) e médio (Friasense ou Colloncurense). O crânio é curto, maciço, muito alto, com maxila (e mandíbula) mais baixa que em *Toxodon*, em correlação com a menor altura dos dentes. Os ossos nasais são muito longos, as narinas externas terminais, as órbitas colocadas em posição avançada, abertas atrás, o rostro é curto, alto e estreito, as arcadas zigomáticas são fortes, continuando-se, posteriormente, com a crista lambdóide. Na região auditiva, tipicamente notoungulada, a bula timpânica é muito pequena. O pequeno tamanho da caixa cerebral favorece o alargamento das fossas temporais. A mandíbula é maciça. A fórmula dentária é completa: $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3} \times 2 = 44$ dentes, dispostos em série contínua, mas diversos dos dentes anteriores, inclusive os caninos, reduzem-se tanto, em tamanho, que se tornam, praticamente, não funcionais, podendo mesmo, desaparecer. O primeiro incisivo superior é forte, espatuiiforme, de crescimento contínuo até um certo ponto, depois do que adquire raiz fechada, cessando de crescer; o segundo incisivo, menor, no começo, que o primeiro, transforma-se, pouco a pouco, em sólida defesa pontiaguda, de seção

Fig. 447 – *Nesodon imbricatus* Owen. Esqueleto, muito reduzido (de ScotO



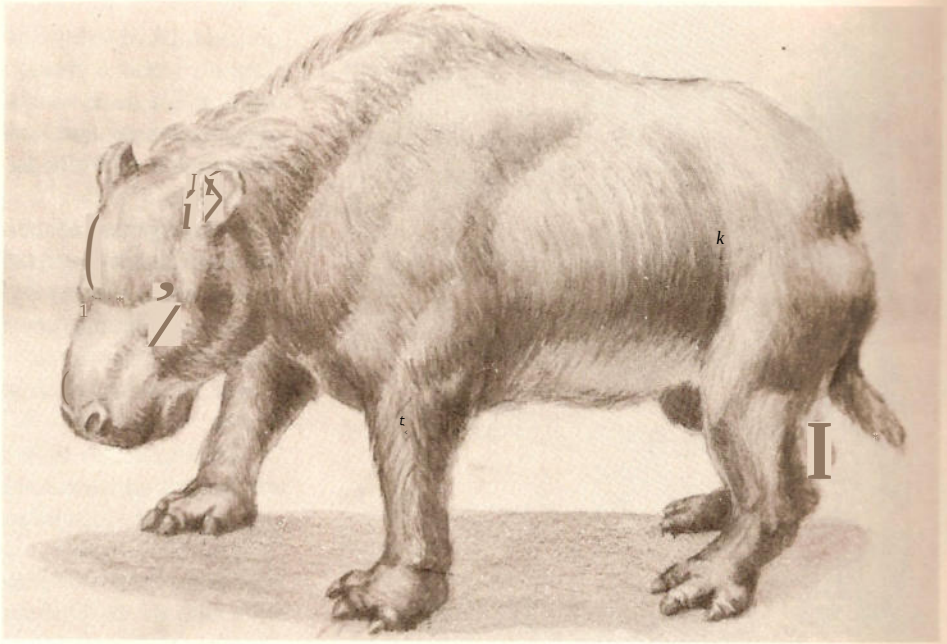


Fig. 448 – *Nesodon imbricatus* Owen. Restauração do animal. Mioceno inferior da Patagônia.

transversal triangular e crescimento persistente. Os prémolares superiores são subquadrangulares, menos complicados que os molares, com fosseta mediana, coroa alta, cedo radiculados; os molares são trapezoidais, de fuste longo e curvo, longo ectolofo e vale central bifurcado em forquilha (Y), aberta para o ectolofo, mas com saída apenas para o lado lingual do dente, e uma ou duas fossetas posteriores; são subhipsodontes, embora adquirissem raízes em idade avançada do aninal. Os I_{1-2} são radiculados e espatuliformes, sendo o I_3 de crescimento contínuo, com polpa aberta na base, largo e delgado, procumbente. Os molares inferiores são simples e mais semelhantes aos de *Toxodon* com forte apófise coracóide e dois grandes metacrômios, dos quais apenas um é presente em *Toxodon*, assim mesmo de forma rudimentar. As patas são tridáctilas, imperfeitamente mesaxônicas. A espécie mais comum é *N. imbricatus* Owen (Figs. 445 a 448).

Adinotherium Ameghino, 1887, muito afim com *Nesodon*, mas bem menor e de proporções mais delicadas, é também do Mioceno inferior e médio. Seus membros locomotores posteriores são bem mais longos que os anteriores. A espécie mais comum é *A. ovinum*, cujo tamanho devia igualar ao de um carneiro de pernas curtas. Os indivíduos machos eram, provavelmente, providos de um pequeno corno mediano, frontal (Fig. 449).

Um outro gênero, *Palyeidodon* Roth, 1899, do Mioceno médio (Coloncurense ?) da Argentina, apresenta, também, estreitas afinidades com *Nesodon*, mas com um grau de evolução mais avançado do sistema dentário cujos molares, embora apresentando a forma geral dos de *Nesodon*, são estruturalmente, no que concerne aos caracteres secundários da coroa, mais simples, desprovidos de fossetas posteriores, embora de tamanho mais ou menos equivalente ao dos molares do gênero santacruzense, em consideração, e de polpa sempre aberta na base, como os dos Toxodontinae, segundo Pascual (1954). A espécie única é *P. obtusum* Roth, 1899.

b) Subfamília Toxodontinae Trouessart, 1898. A este grupo pertencem os toxodontes, propriamente ditos, cujos dentes adquiriram a hipsodontia completa. As formas mais antigas que se conhecem são do Mioceno inferior ou médio (Friasense), tendo os últimos remanescentes da subfamília se extinguido no fim do Pleistoceno. O gênero mais antigo talvez seja *Hyperotoxodon* Mercerat, 1895, cuja espécie *H. speciosus* (Ameghino) é do Mioceno, provavelmente inferior (Santacruzense?), seguindo-se *Stereotoxodon* Ameghino, 1904, do Mioceno médio, a que talvez pertença, também, *Nesodonopsis* Roth, 1899. *Palaeotoxodon* Ameghino, 1904, *Hemitoxodon* Cabrera & Rraglievich, 1931, e *Stenotephanos* Ameghino, 1886 (*S. plicidens* Ameghino) são do Mioceno superior (Mesopotamiense). *Xotodon* Ameghino, 1887, distribui-se do Mioceno superior ao Plioceno médio (Fig. 450), *Gyrinodon* Hopwood, 1928, é do Mioceno superior ou do Plioceno inferior da Venezuela (Fig. 451-P). *Eutomodus* Ameghino, 1889, um tarito duvidoso, é do Mioceno superior, *Ocnerotherium* Pascual, 1954, procede do Mioceno de San Luis, Argentina. *Alitoxodon* Rovereto, 1914, baseia-se numa espécie cujos restos procedem do Plioceno médio (Hermosense) de Monte Hermoso, Argentina. *Chapalmalodon* Mercerat, 1917, muito duvidoso, caracteriza o Plioceno superior (Chapadmalalense) da Argentina. Alguns destes gêneros são conhecidos por crânios muito semelhantes aos do gênero tipo do grupo, *Toxodon*, do Pleistoceno sul-americano.

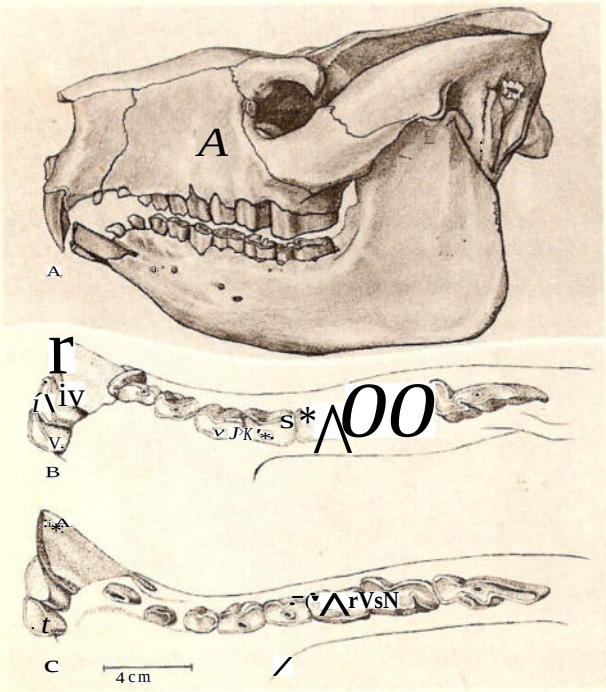


Fig. 449 – *Adinotherium ovinum* Ameghino. *A*, crânio e mandíbula, de perfil. *B* e *C*, dentes superiores *(B)* e inferiores (C), superfície de oclusão (segundo Scott).

Em *Nesodonopsis*, os molares superiores são de polpa aberta na base, como os dos demais gêneros desta subfamília, aliás, com dobra lingual simples, como em *Toxodon* e *Xotodon*, não em forma de forquilha, como em *Nesodon*, embora seus incisivos e pré-molares superiores apresentem estrutura que os afasta de *Toxodon* e os aproxima notavelmente de *Nesodon* e *Adinotherium*. *Xotodon* (Fig. 450) tem a dentição reduzida a 42 dentes, com falta do primeiro incisivo superior de cada lado. *Ocnerotherium* é particularmente interessante pelo fato de serem seus pré-molares superiores do tipo haplodonteriino e seus molares inferiores estruturalmente intermediários entre os dos Toxodontinae e os dos Haplodontheriinae (donde o nome *O. intermedius* Pascual, dado à espécie tipo).

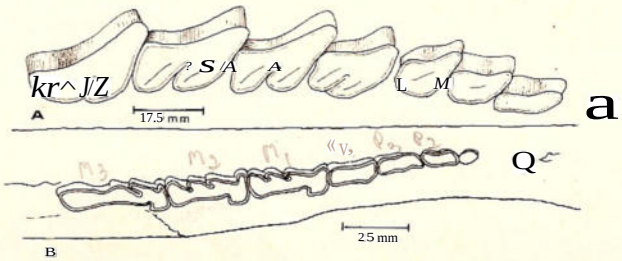
Mixotoxodon van Frank, 1957, do Pleistoceno de San Miguel, estado de Lara, Venezuela, Yeroconte, província de Copan, Honduras, Hormiguero, departamento de San Miguel, Salvador, e, presumivelmente, de Nicarágua, América Central, é outra forma de particular interesse, em virtude de misturar, em sua dentadura, caracteres comuns aos Toxodontinae e Haplodontheriinae, como o seu próprio nome está indicando. Neste gênero, os bordos externos da região sinfisiária mandibular não divergem anteriormente, para os lados, os incisivos inferiores são colocados de modo a formar um semicírculo, convexo externalmente, projetando-se relativamente menos dos alvéolos que em *Toxodon*. Os I_1-$_3$ são transversalmente triangulares, com cobertura de esmalte na face labial e uma estreita faixa de esmalte na face lingual, sendo a maior dimensão transversal dos I_1-$_2$ vertical e a do I_3 horizontal. Todos os pré-molares são desprovidos de esmalte na face lingual. A dobra metaentocônido é profunda, no M_1 fraca ou ausente, no M_2.

Deste gênero conhecem-se grande parte da mandíbula, com dentes preservados e alguns dentes superiores e inferiores, isolados. O I_2 de Nicarágua, descrito por Leidy e atribuído por ele a *Toxodon* talvez pertença também a *Mixotoxodon*, a despeito das pequenas e, a nosso ver, insignificantes diferenças apontadas por van Frank.

Mixotoxodon devia assemelhar-se muito a *Toxodon*, do qual diferiria externalmente, por seu focinho cilíndrico, em vez do focinho semelhante ao do hipopótamo, de *Toxodon*. O focinho e os incisivos inferiores estreitos e apertados entre si sugerem uma especialização um tanto diferente da de *Toxodon*, no que respeita ao modo de apanhar o alimento, embora tanto um como outro fossem, provavelmente, herbívoros, por seus dentes muito apropriados a lidar com alimento abrasivo.

Toxodon Owen, 1840, do Pleistoceno sul-americano é o gênero tipo desta subfamília, da família e da subordem. Dele se conhecem todo o esqueleto e o sistema dentário. Seu crânio é grande, de altura incomum, com grande redução dos ossos nasais e pequeno recuo das narinas externas, o que sugere a antiga presença de curta tromba ou de lábio preênsil, órbita colocada em nível elevado e um tanto recuada, rostro assaz longo, comprimido lateralmente. O aparelho auditivo é de estrutura extraordinária, peculiar dos notoungulados, encontrando analogia apenas em *Dipodomys* (rato-canguru). A entrada externa do ouvido ou meato auditivo externo é situada em nível muito elevado, como no hipopótamo e em outros mamíferos aquáticos, sugerindo hábitos anfíbios, sugestão esta confirmada pelo resto da estrutura esqueletal. A mandíbula é maciça, alta, com região anterior ou sinfisiária larga, achatada dorso-ventralmente, em forma de pá, sem mento, e região angular enorme, de contorno posterior arredondado. O pescoço é curto e forte, o tronco longo e volumoso, as apófises espinhosas das

Fig. 450 – *A*, *Xotodon cristatus* Moreno & Mercerat. P^1 - M^3 direitos, vista oclusal. *B*, *X. major* Rovereto. Série dentária inferior direita. Plioceno inferior da Argentina (de Rovereto).



vértebras dorsais são muito longas, significando a antiga existência de uma conspícua corcova dorsal, e a cauda é relativamente curta. Os membros locomotores são relativamente curtos e maciços, colunares, como os do hipopótamo e elefantes, sendo os anteriores bem mais curtos que os posteriores, de modo ,a baixar a cabeça e o pescoço a um nível peculiar. As patas anteriores e posteriores são tridáctilas, de ossos curtos e grossos; os pés são pequenos, relativamente à corpulência e peso do animal. As falanges ungueais, muito pequenas e de forma nodular, sugerem que os cascos deveriam ser um tanto semelhantes a unhas, como os dos elefantes, apoiando-se o peso do corpo, à semelhança do que acontece com os proboscídeos, sobre uma almofada calosa, elástica, da região plantar das patas. A fórmula dentária é variável: $\frac{2\text{-}3.0\text{-}1.4\text{-}3.3}{3.\ 0.\ 3.\ 3} \times 2 = 34$ a 38 dentes completamente hipsodontes, de crescimento aparentemente contínuo, desprovidos de raízes durante toda a vida do animal. Os incisivos inferiores são procumbentes, dirigidos diretamente para a frente, sendo o terceiro o maior deles. Os caninos são, na grande maioria das vezes, ausentes ou, quando presentes, rudimentares e não funcionais, de modo que diastemas se formam entre os incisivos e os pré-molares. Os pré-molares, geralmente em número de três, são menores e menos complexos que os molares, os anteriores pequeníssimos e freqúentemente ausentes. Os molares superiores são de estrutura muito simples; seu ectolofo, não provido de cúspides, é muito extenso; do lado lingual apenas o protolofo e o metalofo, separados por profunda dobra, correspondente ao vale intermediário das formas ancestrais, são presentes, um tanto obliquamente orientados, relativamente ao ectolofo; a profunda dobra intermediária é simples, mas às vezes bifurca-sè num Y grosseiro, mais ou menos curto. Os molares inferiores, estreitos e alongados, são compostos por dois crescentes, correspondentes ao trigonido e ao talonido, respectivamente, e providos, do lado lingual, de duas dobras menos profundas que *zmNesodon*, separadas por um pilar vertical (entocônido), mediano.

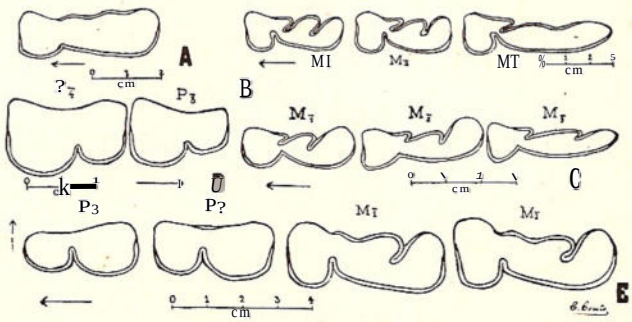
Os *Toxodon* chegavam a atingir o tamanho de um grande rinoceronte ou de um hipopótamo. Seu crânio tem de 60 a 70 cm de comprimento (Figs. 451-C 452 a 454).

Os primeiros restos de animais deste gênero foram coletados por Darwin, em 1831, no "loess" pampeano de Bahia Blanca, perto de Punta Arena, na Patagônia, e estudados por Owen, quem sobre eles fundou o gênero e a espécie tipo (*Toxodon platensis*), em 1840.

A presença deste gênero já foi seguramente constatada em depósitos pleistocênicos da Argentina, Uruguai, Paraguai, Bolívia e Brasil, pelo menos.

O primeiro paleontólogo a citar sua presença no Brasil foi Cope (1885), estudando alguns restos procedentes do Estado da Bahia, sobre os quais fundou a espécie *T. expansidens* cujo tamanho devia equiparar-se ao de *T. platensis*, de que talvez não se distinga, especificamente. A descrição dos incisivos superiores, feita por Cope, resumidamente, é bem evocativa de *T. burmeisteri* Giebel, do Pampeano argentino, que não passa, provavelmente, de variação individual de *T. platensis* ou de um dimorfismo sexual desta espécie, de que se distingue apenas no fato de ser seu incisivo superior externo pouco mais estreito que o superior interno (o contrário do que acontece nos espécimes atribuídos a *T. platensis*), sendo os três incisivos inferiores equivalentes, em largura, com a superfície de desgaste obtusa (nos espécimes atribuídos a *T. platensis*, o mais externo dos incisivos inferiores é pouco mais largo que os dois internos, apresentando os três, superfície de desgaste oblíqua e afiada).

Fig. 451 – Dentes molares e pré-molares inferiores de toxodontídeos, vistos da face de oclusão. *A, Abothrodon pricei* Paula, do Terciário do Acre. *B, Gyrinodon quassus* Hopwood, do Mioceno da Venezuela. *C, Toxodon platensis* Owen, juvenil, do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. *D, Trigodonops lopesi* (Roxo), do Terciário do Acre. *E, Trigodonops lopesi* (Roxo), idem.



Lund não assinalou, em seus trabalhos publicados, a presença de *Toxodon* nas cavernas de Minas Gerais, fazendo-o, porém, ulteriormente, num manuscrito que não chegou a ser publicado e que se conserva, segundo Winge, no "Universitets Zoologiske Museum", de Copenhague. Os restos de *T. platensis*, coletados por Lund na região de Lagoa Santa, procedem, em sua grande maioria, segundo Winge, da Lapa da Escrivânia nº 5.

Posteriormente, outras descobertas de restos de *Toxodon* foram feitas em diversos pontos do Brasil, demonstrando que estes corpulentos herbívoros abundaram em nosso país, como de resto, em toda a América do Sul, nos últimos tempos do Cenozoico.

Liais (1872) encontrou, num lote de ossadas procedente da fazenda de Mocambo, Minas Gerais, um molar de *Toxodon*, misturado com dentes de um cervídeo.

Restos de *Toxodon* foram também coletados em Pedra Vermelha, na Bahia, por G. A. Waring, e estudados por Holland (1920), em Pesqueira, Pernambuco, por N. Vidal, em "tanques" nordestinos do Ceará e Paraíba, e

vértebras dorsais são muito longas, significando a antiga existência de uma conspícua corcova dorsal, e a cauda é relativamente curta. Os membros locomotores são relativamente curtos e maciços, colunares, como os do hipopótamo e elefantes, sendo os anteriores bem mais curtos que os posteriores, de modo ,a baixar a cabeça e o pescoço a um nível peculiar. As patas anteriores e posteriores são tridáctilas, de ossos curtos e grossos; os pés são pequenos, relativamente à corpulência e peso do animal. As falanges ungueais, muito pequenas e de forma nodular, sugerem que os cascos deveriam ser um tanto semelhantes a unhas, como os dos elefantes, apoiando-se o peso do corpo, à semelhança do que acontece com os proboscídeos, sobre uma almofada calosa, elástica, da região plantar das patas. A fórmula dentária é variável: $\frac{2\text{-}3.0\text{-}1.4\text{-}3.3}{3.\ 0.\ 3.\ 3} \times 2 = 34$ a 38 dentes completamente hipsodontes, de crescimento aparentemente contínuo, desprovidos de raízes durante toda a vida do animal. Os incisivos inferiores são procumbentes, dirigidos diretamente para a frente, sendo o terceiro o maior deles. Os caninos são, na grande maioria das vezes, ausentes ou, quando presentes, rudimentares e não funcionais, de modo que diastemas se formam entre os incisivos e os pré-molares. Os pré-molares, geralmente em número de três, são menores e menos complexos que os molares, os anteriores pequeníssimos e freqúentemente ausentes. Os molares superiores são de estrutura muito simples; seu ectolofo, não provido de cúspides, é muito extenso; do lado lingual apenas o protolofo e o metalofo, separados por profunda dobra, correspondente ao vale intermediário das formas ancestrais, são presentes, um tanto obliquamente orientados, relativamente ao ectolofo; a profunda dobra intermediária é simples, mas às vezes bifurca-sè num Y grosseiro, mais ou menos curto. Os molares inferiores, estreitos e alongados, são compostos por dois crescentes, correspondentes ao trigonido e ao talonido, respectivamente, e providos, do lado lingual, de duas dobras menos profundas que *zmNesodon*, separadas por um pilar vertical (entocônido), mediano.

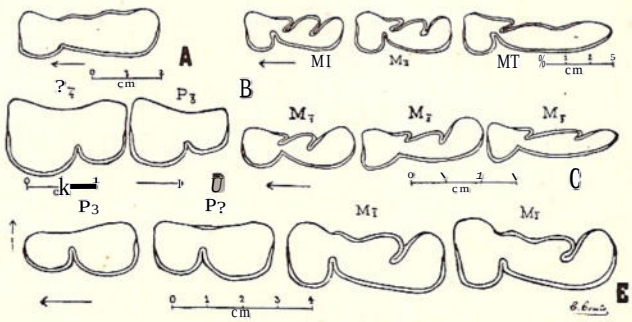
Os *Toxodon* chegavam a atingir o tamanho de um grande rinoceronte ou de um hipopótamo. Seu crânio tem de 60 a 70 cm de comprimento (Figs. 451-C 452 a 454).

Os primeiros restos de animais deste gênero foram coletados por Darwin, em 1831, no "loess" pampeano de Bahia Blanca, perto de Punta Arena, na Patagônia, e estudados por Owen, quem sobre eles fundou o gênero e a espécie tipo (*Toxodon platensis*), em 1840.

A presença deste gênero já foi seguramente constatada em depósitos pleistocênicos da Argentina, Uruguai, Paraguai, Bolívia e Brasil, pelo menos.

O primeiro paleontólogo a citar sua presença no Brasil foi Cope (1885), estudando alguns restos procedentes do Estado da Bahia, sobre os quais fundou a espécie *T. expansidens* cujo tamanho devia equiparar-se ao de *T. platensis*, de que talvez não se distinga, especificamente. A descrição dos incisivos superiores, feita por Cope, resumidamente, é bem evocativa de *T. burmeisteri* Giebel, do Pampeano argentino, que não passa, provavelmente, de variação individual de *T. platensis* ou de um dimorfismo sexual desta espécie, de que se distingue apenas no fato de ser seu incisivo superior externo pouco mais estreito que o superior interno (o contrário do que acontece nos espécimes atribuídos a *T. platensis*), sendo os três incisivos inferiores equivalentes, em largura, com a superfície de desgaste obtusa (nos espécimes atribuídos a *T. platensis*, o mais externo dos incisivos inferiores é pouco mais largo que os dois internos, apresentando os três, superfície de desgaste oblíqua e afiada).

Fig. 451 – Dentes molares e pré-molares inferiores de toxodontídeos, vistos da face de oclusão. *A, Abothrodon pricei* Paula, do Terciário do Acre. *B, Gyrinodon quassus* Hopwood, do Mioceno da Venezuela. *C, Toxodon platensis* Owen, juvenil, do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. *D, Trigodonops lopesi* (Roxo), do Terciário do Acre. *E, Trigodonops lopesi* (Roxo), idem.



Lund não assinalou, em seus trabalhos publicados, a presença de *Toxodon* nas cavernas de Minas Gerais, fazendo-o, porém, ulteriormente, num manuscrito que não chegou a ser publicado e que se conserva, segundo Winge, no "Universitets Zoologiske Museum", de Copenhague. Os restos de *T. platensis*, coletados por Lund na região de Lagoa Santa, procedem, em sua grande maioria, segundo Winge, da Lapa da Escrivânia nº 5.

Posteriormente, outras descobertas de restos de *Toxodon* foram feitas em diversos pontos do Brasil, demonstrando que estes corpulentos herbívoros abundaram em nosso país, como de resto, em toda a América do Sul, nos últimos tempos do Cenozoico.

Liais (1872) encontrou, num lote de ossadas procedente da fazenda de Mocambo, Minas Gerais, um molar de *Toxodon*, misturado com dentes de um cervídeo.

Restos de *Toxodon* foram também coletados em Pedra Vermelha, na Bahia, por G. A. Waring, e estudados por Holland (1920), em Pesqueira, Pernambuco, por N. Vidal, em "tanques" nordestinos do Ceará e Paraíba, e

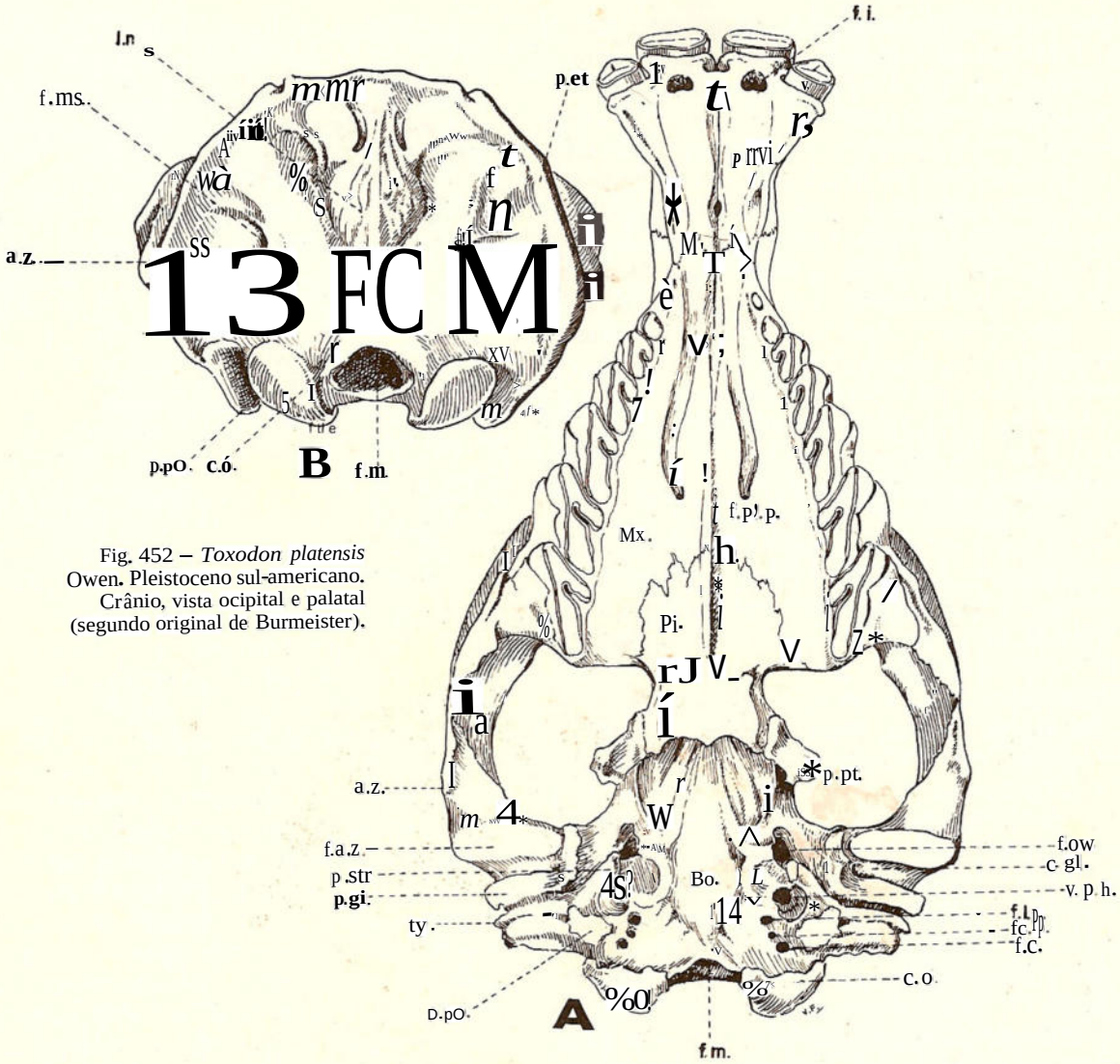


Fig. 452 – *Toxodon platensis* Owen. Pleistoceno sul-americano. Crânio, vista ocipital e palatal (segundo original de Burmeister).

no município de São Gabriel, Rio Grande do Sul. A espécie é, provavelmente, uma só, *T. platensis* Owen.

A esta mesma espécie são também atribuíveis um fragmento de maxila direita, com dois molares completos e um, incompleto, coletado por Franco, em 1904, na região do alto rio Acre, Estado do Acre, bem como outros restos fragmentários, da mesma região, recolhidos ao Museu Goeldi, em Belém do Pará.

Kraglievich considera possível que a parte posterior de um crânio, descoberta na região norte do Brasil e referida por Miranda Ribeiro ao gênero *Carolibergia* Mercerat, na convicção de revalidar o dito gênero, eliminado muitos anos antes por Ameghino, quem o identificou com *Toxodon* Owen, possa referir-se melhor a *Trigodonops lopesi* (Roxo). O referido fragmento craniano, recolhido ao Museu Nacional, Rio de Janeiro, assemelha-se tanto à parte correspondente do crânio de *Toxodon platensis* que não nos parece restar dúvida de que pertença a este gênero e, provavelmente, a esta espécie, hipótese esta que é reforçada pelo fato de se ter coletado dentes de *T. platensis* na mesma região, como já dissemos. Assim, o pretenso *Carolibergia derbyi* não passa de mero sinónimo de *Toxodon platensis* Owen.

c) **Subfamflia Haplodontheriinae Kraglievich, 1934.** Nesta subfamília, de validade duvidosa, classificam-se toxodontes cujos molares superiores e inferiores são de estrutura bem mais simples que os dos toxodontinos, os superiores de lóbulo posterior saliente e vale interno simples. Alguns, pelo menos, dos membros do grupo teriam sido providos de como cefálico. A distribuição geocronológica do grupo estende-se do Mioceno médio (Friasense), pelo menos, ao Plioceno médio da América do Sul.

Segundo van Frank (1957), um novo toxodontídeo santacruzense, por ele estudado, em colaboração com

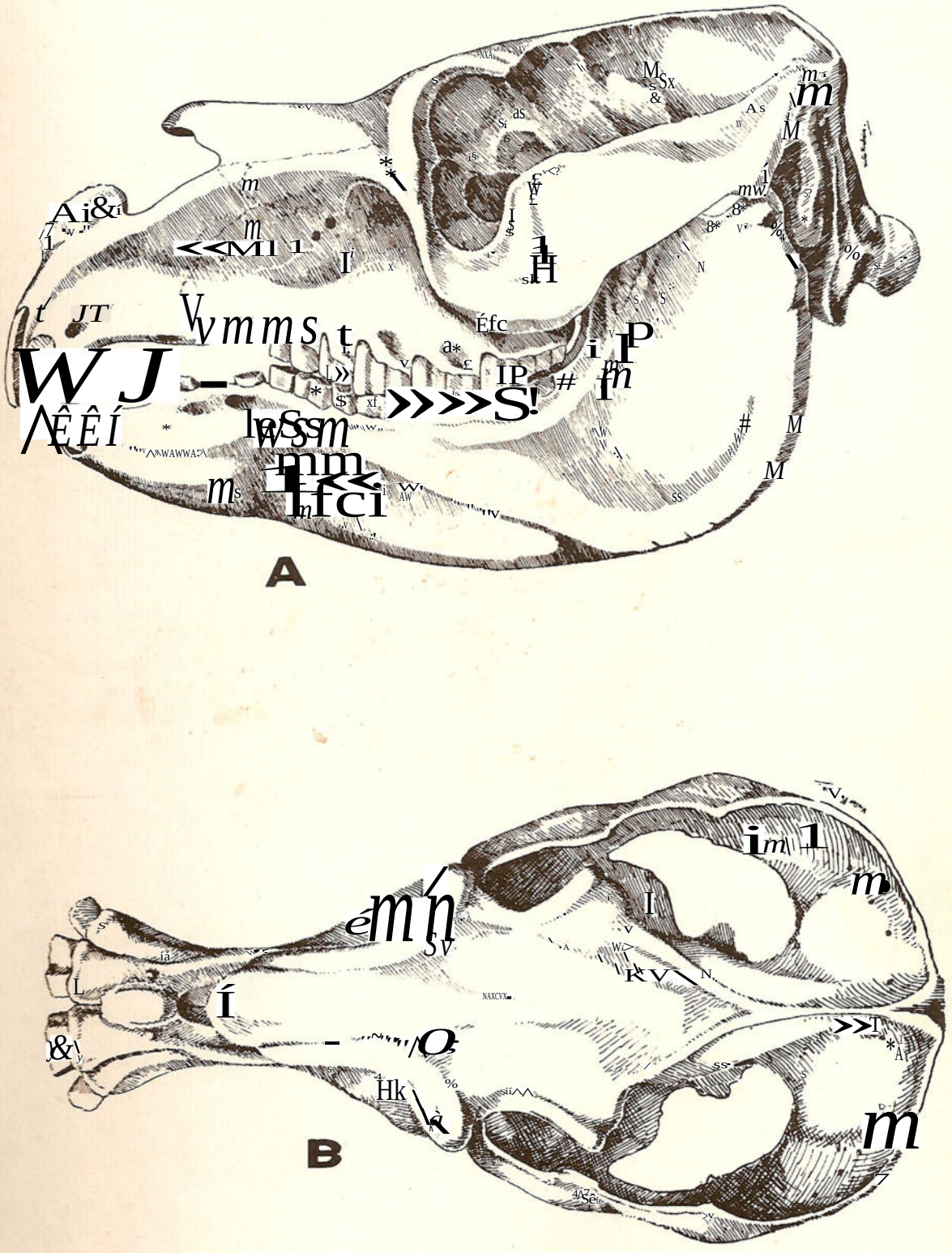


Fig. 453 – *Toxodon platensis* Owen. Pleistoceno sul-americano. Crânio e mandíbula, de perfil, e crânio, visto de cima (segundo Burmeister).

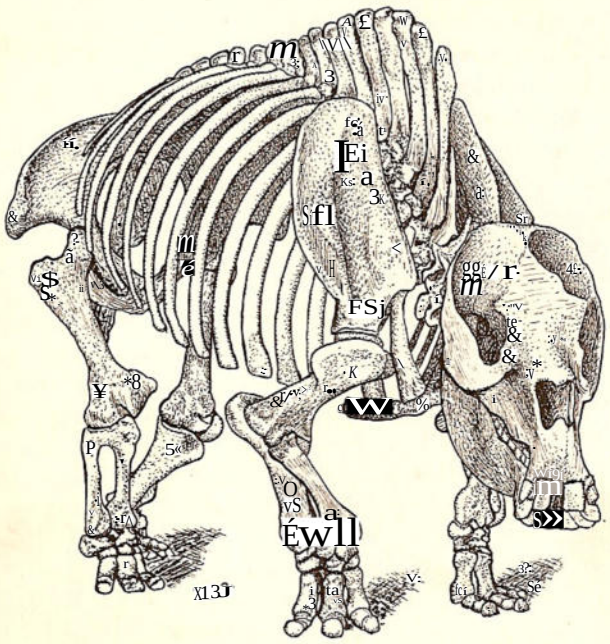


Fig. 454 – *Toxodon platensis* Owen. Esqueleto (segundo espécime montado no "American Museum of Natural History", New York).

Patterson, porá um ponto final na discussão sobre a validade desta subfamília, em virtude de uma combinação única de características dos toxodontinos e haplodonteriinos, de modo a incluir os últimos entre os primeiros citados, numa só subfamília (Toxodontinae), conclusão esta já vislumbrada pelo próprio van Frank, ao descrever *Mixotoxodon*, e por Pascual, quando da descrição de *Ocnerotherium*, conforme já dissemos.

Prototrigodon Kraglievich, 1930, do Mioceno médio (Friasense) da Argentina (*P. rothi* Kraglievich), é a mais antiga das formas conhecidas que se ligam a este grupo. Baseia-se num fragmento maxilar esquerdo, com o quarto pré-molar e o primeiro molar preservados, os quais indicam um animal, um quarto, aproximadamente, menor que *Trigodon gaudryi*, a cujos dentes os deste gênero se assemelham, estruturalmente.

Segue-se *Paratrigodon* Cabrera & Kraglievich, 1931, (Fig. 466-*A* e *A**) do Mioceno superior do arroio Chasicó, província de Buenos Aires, Argentina (*P. euguii* Cabrera & Kraglievich), cujo tipo é constituído pelas partes basal e rostral de um crânio de indivíduo adulto, com quase todo o arco zigomático esquerdo. O crânio é mais largo que o de *Trigodon*, com a extremidade distai do rostro expandida lateralmente, como em *Toxodon*, e provida de apófise pré-nasal bem acentuada, como no último citado gênero; do frontal projeta-se forte e larga proeminência, inclinada para a frente. Os incisivos centrais são muito largos, como em *Toxodon*; os M^{1-2} são dotados de amplo sulco lingual posterior, além da fossa intermediária, comum ao grupo. *Paraftigodon* apresenta, pois, características mistas de *Toxodon* e *Trigodon*.

Os outros gêneros conhecidos são *Dinotoxodon* Mercerat, 1895, baseado num molar superior, procedente das barrancas do rio Paraná, Argentina (D. *paranensis* Mercerat), *Haplodontherium* Ameghino, 1885, cuja espécie tipo (*H\ wildei* Ameghino) foi fundada sobre dois molares superiores direitos e um canino superior, também das barrancas do rio Paraná, Argentina, *Pachynodon* Burmeister, 1891 (*P. validus* Burmeister), conhecido por um fragmento de ramo mandibular direito, com os dois últimos molares conservados, coletado em Santa Cruz de la Sierra (Bolívia), todos do Mioceno superior, *Toxodontherium* Ameghino, 1883 (*T. cotnpressus* Ameghino, que tem por tipo um canino superior de tamanho fora do comum, procedente das barrancas do rio Paraná, Argentina), do Mioceno superior e Plioceno inferior, *e Abothrodon* Paula Couto, 1944, *Neotrigodon* Spillmann, 1949, do Mioceno superior ou Plioceno inferior, *Trigodon* Ameghino, 1882, do Plioceno médio argentino (Fig. 455), e *Trigodonops* Kraglievich, 1930, do Plioceno (?) do Brasil norte-oriental e do Peru (Figs. *451-D, E*).

Abothrodon é conhecido por uma espécie (*A. pricei* Paula Couto), baseada num molar inferior esquerdo, talvez um M_2, quase completo, procedente da região do alto rio Juruá, Oriente, município de Cruzeiro do Sul, Acre, molar este que apresenta simplificação extrema, pois sua face lingual é completamente destituída de ambas as dobras ou fossetas que caracterizam os dos outros gêneros, isolando o pilar do entocônido que, neste gênero, se confunde, num todo contínuo, com o trigonido e o talonido, sendo a face lingual do dente apenas ligeiramente ondulada, enquanto a face aboral é idêntica à dos molares inferiores dos demais toxodontídeos. O dente em apreço é pouco menor (4 cm de comprimento) que seu homólogo, em *Trigodonops* (Fig. 45M).

O gênero *Neotrigodon* baseia-se numa espécie (*N. utoquineae* Spillmann), fundada sobre fósseis coletados em formações do Terciário superior, que afloram nas barrancas do rio Utoquinea, afluente da margem direita do Ucayali, no Peru. Caracteriza-se pela grande redução dos pré-molares, principalmente dos inferiores, sendo seus molares superiores um tanto comprimidos lateralmente, o terceiro provido apenas, parece, de ectolofo e metalofo (protolofo?); a fosseta posterior é ausente, sendo a anterior ou medifosseta pouco profunda e simples, nos molares superiores. Na face lingual apenas o lado anterior do protolofo e o que resta do metalofo são revestidos de esmalte.

À grande simplificação apresentada pelos molares superiores de *Neotrigodon* deve corresponder uma simplificação paralela de seus molares inferiores, como a verificada nos molares inferiores de *Abothrodon*, de

modo que a descoberta futura de material mais completo, em conexão, talvez venha a demonstrar *queNeotrigodon* Sr-imann seja sinónimo de *Abothrodon* Paula Couto como acreditamos. Com os dados de que se dispõe nada se rode dizer, porém, de definitivo, no momento, a este respeito, razão porque não só aceitamos *Neotrigodon* como zènero distinto, como lhe atribuímos molares superiores, coletados na região do rio Juruá superior, pertencentes ao Museu Goeldi, Belém do Pará. A espécie é a metma io vale do Utoquinea, no Peru, *Neotrigodon wymueae* Spillmann.

A espécie tipo e única de *Trigodonops* é *T. lopesi* Roxo (= *Toxodon lopesi* Roxo), cujos molares inferiores são iesprovidos da dobra ou fosseta lingual anterior, sendo, porém, a posterior presente e profunda, limitando, postenormente, o pilar do entocônido. O P_4 tem uma sarna ie esmalte mediana, em sua face interna. Da espécie conhecem-se um fragmento mediano de ramo mandibular esquerdo, com P_{3-4} e M_{1-2}, assim como para ia sínfise e do ramo mandibular direito, com o P_4, e rane ie um incisivo preservados, assim como outros restos fragmentários, todos procedentes da região do alto rio Juruá, Acre, Brasil (Figs. 451-*De E).*

Subordem TYPOTHERIA Zittel, 1892

A esta subordem pertencem notoungulados de tamanho muito menor que os da subordem Toxodonta. Nenhum ieles, nem mesmo os do Pleistoceno, atingiu granir tamanho, sendo alguns do volume de uma lebre, os maiores não ultrapassando um urso médio, em rumam:. Esta subordem é das mais ricas em formas, entre os notoungulados, sendo sua história geológica tão longa quase tão longa quanto a dos Toxodonta, estenderas-se do Eoceno inferior ao Pleistoceno.

Os tipotérios foram mais abundantes e diversificai:: nos primórdios do Cenozoico, tendo sua representa:I: se restringido, paulatinamente, a partir do Miocerc ate os tempos do Pleistoceno, quando o grupo se exrinr—. Sua bula timpânica não é dividida por tabique. mm somente por algumas dobras ósseas, sendo, pois, 1 cavidade timpânica e o seio hipotimpânico pouco distinta entre si, tendendo o último a ser enchido por aumenta em volume, do tecido esponjoso de sua parede mediani. as apófises estilóides, quando presentes, são aperta aus contra a extremidade anterior da bula, sendo a cru tu timpânica baixa. A carótida interna atravessa a bul: auditiva. Nos dentes não desgastados, principalmeme r us formas mais antigas, cristas e crochés similares aos 1:: Notohippidae e Toxodontidae primitivos são presenei-

Os gêneros pertencentes a esta subordem, esantamente sul-americanos, baseiam-se em espécies fundaúm quase que exclusivamente, em mandíbulas e crânios alguns completos, e dentes, pouco se conhecenic 1 respeito do resto do esqueleto, a não ser em *Prorazotherium, Interatherium* e *Miocochilius*.

Família Interatheriidae Ameghino, 1887. Esta iamlia, cujos componentes têm os incisivos anteriores rataculados, distribui-se do Eoceno inferior ao Plioceno medio.

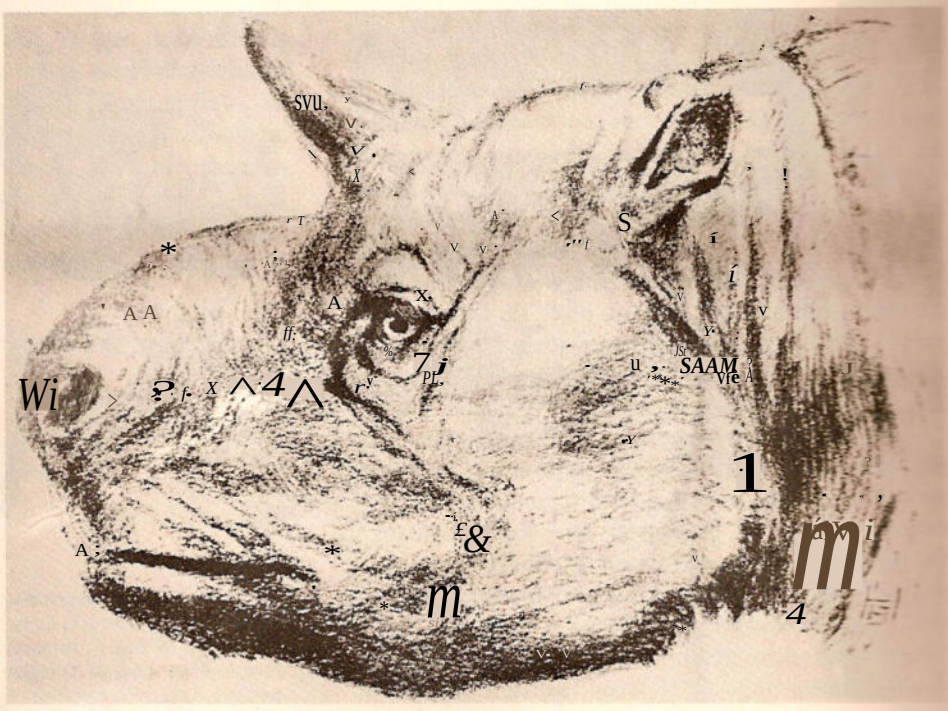


Fig. 455 — *Trigodon zzuzyyi* Ameghino. Cabeça resimrada. Plioceno de Monte Hermoso, Argentina (de Scott).

a) Subfamflia Notopithecinae Simpson, 1945. Agrupa os membros mais antigos e mais primitivos da família, com dentes braquiodontes, de estrutura ainda complexa.

Notopitheciis Ameghino, 1897, do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia, é um dos mais antigos dos gêneros conhecidos, a ele pertencendo animais de pequeno tamanho, muito próximos, provavelmente, do ancestral comum das famílias que integram esta subordem. Seu crânio é curto, largo e elevado. A dentadura é completa (44 dentes), em série fechada, sem diastemas, braquiodonte, de caninos incisiviformes, havendo uma gradação de forma do primeiro incisivo ao último molar. Os pré-molares e molares superiores, os primeiros triangulares, os últimos quadrangulares, apresentam, além dos demais acidentes normais da coroa, parastilo e paracone bem desenvolvidos.

Os outros gêneros do Casamaiorense, *Transpithecus* Ameghino, 1901, com molares superiores quadrangulares, providos de fosseta interna, intermediária, separando os dois lóbulos linguais, e de um cartucho de esmalte no meio da coroa, e *Giiilielmoscottia* Ameghino, 1901, com pré-molares de contorno mais triangular e fosseta ântero-interna nos molares superiores, são relativamente pouco conhecidos.

b) Subfamflia Interatheriinae Simpson, 1945. Esta subfamflia, vinda do Oligoceno inferior, não sobreviveu, parece, aos tempos do Plioceno médio.

Os gêneros do Oligoceno inferior (Deseadense), *Archaeophylus* Ameghino, 1897, *Plagiarthrus* Ameghino, 1896, *Progaleopithecus* Ameghino, 1904, e *Phanophilus* Ameghino, 1903, são pouco conhecidos, os dois primeiros talvez sinónimos de *Cochilius* Ameghino, 1902, que se distribui do Oligoceno inferior ao Oligoceno superior da Patagônia, sendo também presente no Oligoceno superior da Colômbia, conhecido por crânios e mandíbulas, com os dentes preservados, e outros restos esqueletais, inclusive de patas. *Cochilius* apresenta, no crânio e no resto do esqueleto, uma mescla de caracteres de *Protypotherium* e *Interatherium*, mas, a despeito disto, não parece ter sido ancestral direto destes gêneros santacruzenses. *Paracochilius* Bordas, 1939, do Oligoceno superior (Colhueuapiense), distingue-se de *Cochilius* apenas em detalhes dentários, o principal dos quais reside no fato de ter um pré-molar a menos.

Protypotherium Ameghino, 1887, gênero que inclui pequenos animais, talvez pouco maiores que uma lebre comum, cujo aspecto externo talvez imitassem, é, segundo o estabelecido, de distribuição relativamente tão grande, no tempo (Oligoceno inferior ao Plioceno médio), ao ponto de nos levar à dúvida de que todas as espécies a ele atribuídas pertencem, de fato, a um só gênero, como Simpson, de outro modo, já salientou. A espécie tipo, P. *australe* Ameghino, é do Mioceno (Santacruzense). Neste, como nos demais gêneros mio-pliocênicos do grupo, a coroa dos pré-molares e molares é muito simplificada, em seus detalhes estruturais, apresentando-se os dentes em seu número primitivo comum, de 44, dispostos em série contínua, sem diastemas. Os pré-molares e molares são hipsodontes e sem raízes, os primeiros mais simples que os últimos citados, mas os incisivos e caninos são providos de raiz e têm coroa muito baixa, sendo os últimos incisiviformes e todos simples, não alargados, cinzeliformes, como os incisivos dos Hegetotheria, e sendo os incisivos inferiores profundamente fendidos e bifurcados, como os dos Hyracoidea. Os dentes aumentam, gradativamente, de tamanho e complexidade, dos incisivos para os molares. Nos molares superiores, o ecíolofo apresenta duas ondulações, e uma fosseta interna separa o lóbulo anterior (protolofo) do posterior (metalofo), sendo uma cristã presente no ectolofo dos molares não desgastados. Os dentes são imbricados, não simplesmente contíguos. O crânio é alongado, afilado anteriormente, num rostro estreito. As patas são tetradáctilas, passando seu eixo entre os dedos II e III, sendo as posteriores talvez digitígradas. A cauda é longa (Figs. 442-iT e *456-A*).

Interatherium Ameghino, 1887, outro dos gêneros melhor conhecidos, foi contemporâneo do precedentemente considerado, no Santacruzense da Patagônia, assemelhando-se muito àquele. Seu crânio é curto, alargando-se abruptamente, a partir da base do malar, profundo e um tanto globuloso, sendo como que uma miniatura do de *Mesotherium*, de região facial alta e órbitas um tanto deslocadas para a frente, com a arcada zigomática provida, sob as órbitas, de grande apófise descendente,

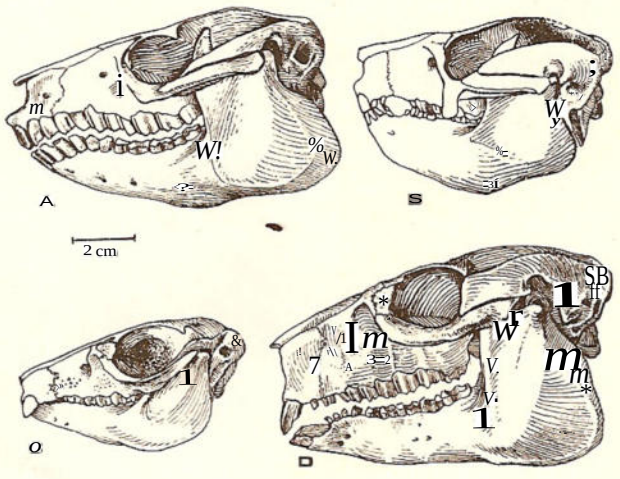


Fig. 456 – Crânios de notoungulados tipotérios do Mioceno inferior (Santacruzense) da Patagônia. *A*, *Protypotherium australis* (Moreno). *B*, *Interatherium robustum* (Ameghino). *C*, *Pachyrukhos mirabili* Ameghino. *D*, *Hegetotherium mirabile* Ameghino (segundo Sinclair).

que lembra a dos Edentata-Megatherioidea. A cápsula auditiva é piriforme e muito desenvolvida. A mandíbula é forte, muito alta, com grande desenvolvimento pós-coronariano. Os dentes anteriores variam, em número, sendo o terceiro incisivo maior que os outros, que são pequenos, assim como o canino. Os pré-molares e molares permanentes, que diferem dos de *Protypotherium* pelo pormenor alongamento do ângulo ântero-externo e pela maior complexidade das ondulações do ectolofo, são hipsodontes e sem raízes, mas os dentes de leite são braquiodontes, de coroa baixa, o que constitui caso de transição idêntico ao observado no eqüídeo miocênico *Merychippus*, em que uma dentição de leite, de tipo braquiodonte, é substituída por uma dentição permanente, de tipo hipsodonte, como acentua Scott. Seus P^{3-4} são molariformes, menos os P_2-M_2 formados por dois lóbulos grosseiramente marginais (trigonido e talonido), separados por uma marcada fraiura mediana, o M_3 com o talonido prolongado posteriormente, num terceiro lóbulo, também separado do imediatamente anterior por uma reentrância. Os membros locomotores são mais curtos que os de *Protypotherium*. À espécie *I. robustum* pertenciam pequenos animais, de 50 cm de comprimento, aproximadamente, inclusive a longa cauda, que deviam assemelhar-se muito, na aparência, aos atuais Hyracoidea (texugos) (Fig. 456-B).

Isoparriarchus Ameghino, 1903, e *Caenophilus* Ameghino, 1903, ambos do Mioceno médio do Rio Negro, Argentina, são pouco conhecidos, assemelhando-se mais ou menos aos anteriormente considerados.

Um gênero muito interessante, pela região em que foi achado, é *Miocochilius* Stirton, 1953, do Mioceno superior da La Venta, Colômbia, de que se conhece a maior parte do esqueleto. Seu crânio assemelha-se ao de *Cochilius*, porém é mais alongado e mais estreito, de perfil dorsal convexo. A fórmula dentária é completa. Curtos diastemas separam entre si os cinco primeiros dentes superiores. O primeiro incisivo superior é o mais desenvolvido. Os pré-molares e molares são hipsodontes, sem raízes. Os incisivos são proclivos. Os molares são de estrutura simplificada. As patas diferem muito das partes homólogas dos gêneros do Mioceno da Patagônia, apresentando redução no número dos dedos, no estilo paraxônico; nas anteriores, tridáctilas, apenas os dedos II e III são funcionais, sendo o IV de tamanho reduzido e os demais ausentes; as posteriores são didáctilas, com apenas os dedos III e IV e os respectivos metapodiais presentes, sendo o V vestigial e os outros ausentes; as falanges ungueais, que se assemelham um tanto às de *Interatherium*, deviam suportar cascos. O conjunto estrutural sugere adaptação subungulígrada, própria dos corredores ágeis. À espécie única, *M. anomopodus* Stirton, pertenciam tipotérios de pouco menos de um metro de comprimento, inclusive a longa cauda, por uns 32 cm de altura, aproximadamente (Figs. 457 a 459).

Família Mesotheriidae Alston, 1876. Os gêneros desta família têm todos us dentes, inclusive os incisivos anteriores, de tipo hipsodonte, sem raízes.

Seus representantes na fauna ou, melhor, nas sucessivas faunas sul-americanas correspondentes ao grande espaço de tempo decorrido entre o Oligoceno inferior (Deseadense), exclusive, e o Mioceno superior (Mesopotamiense), exclusive, são ainda desconhecidos, sendo o grupo aparentemente ausente da rica fauna do Mioceno (Santacruzense) da Patagônia, tão bem explorada, pois ali nada se descobriu até agora que se possa referir à família que foi, sem dúvida, presente na América do Sul, sem interrupção, desde o Oligoceno inferior, pelo menos, até o Pleistoceno. Provavelmente, as condições ecológicas da região de Santa Cruz, Patagônia, nos tempos do Mioceno, pelo menos, foram desfavoráveis à sua existência ali, então, o que explicaria o grande hiato que se nota na história do grupo, na parte correspondente àquele grande lapso.

Subfamília Trachytheriinae Simpson, 1945. Este grupo, de dentadura completa e arcada zigomática modificada, é o mais antigo e primitivo, mas, a despeito do grande espaço de tempo decorrido entre o Oligoceno

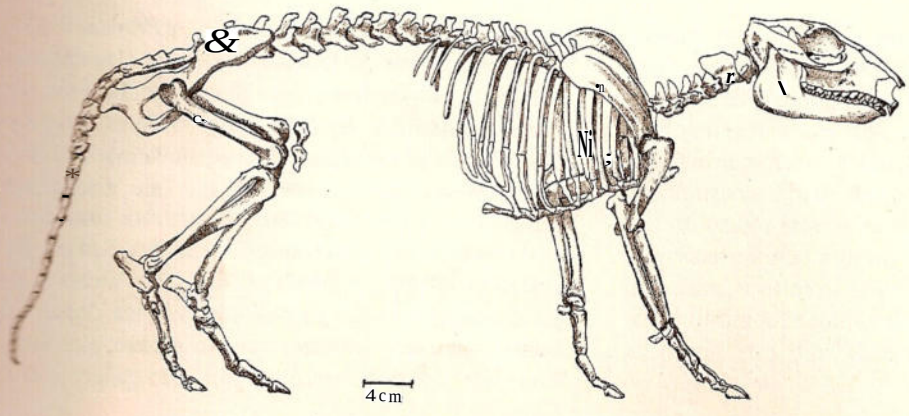


Fig. 457 – *Miocochilius anomopodus* Stirton & Savage. Mioceno superior de La Venta, Colômbia. Esqueleto (segundo Stirton).

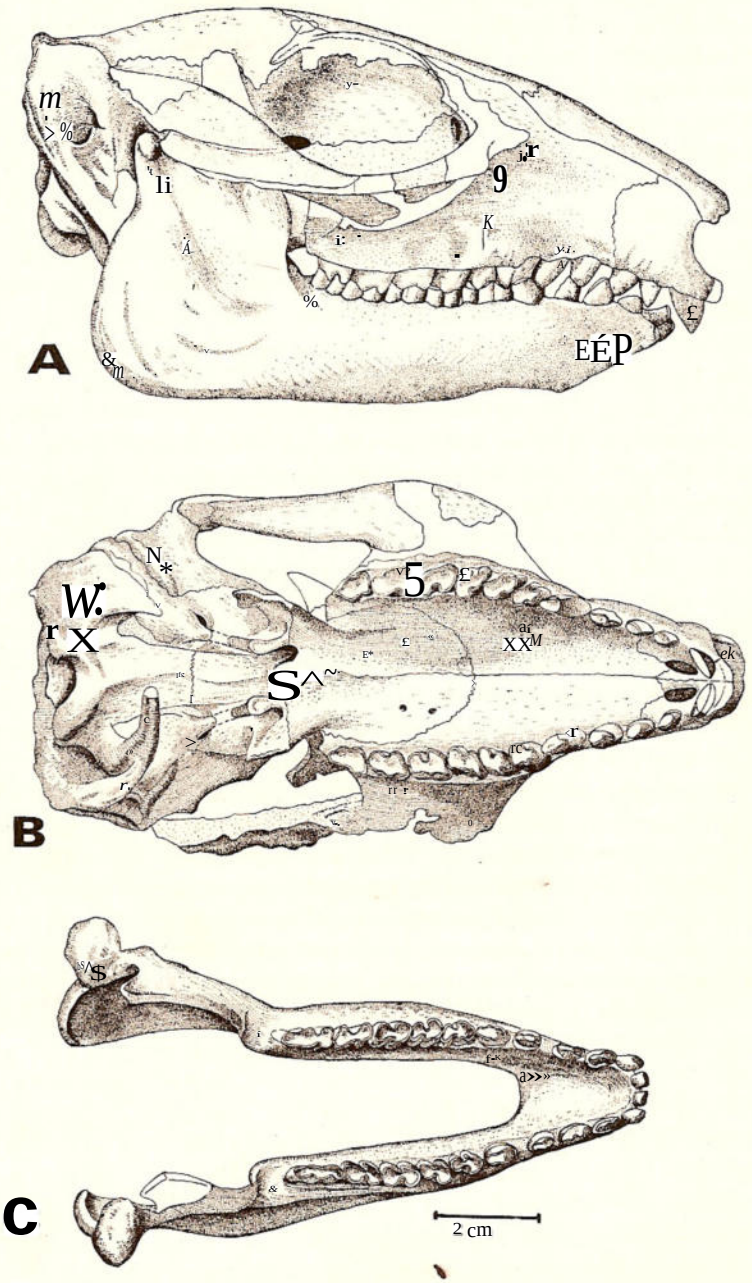


Fig. 458 – *Miocochilius anomopodus* Stirton. *A* e *B*, crânio em normas dorsal (*A*) e ventral (*B*). *C*, mandíbula, em norma dorsal (segundo Stirton).

inferior, época em que existiram os dois únicos gêneros conhecidos da subfamília, e o Pleistoceno, quando viveram os últimos representantes deste grupo e da respectiva família, é surpreendente verificar que as formas oligocênicas pouco diferem, estrutural e morfologicamente, das formas pleistocênicas da família. Isto não significa, é óbvio, que as formas oligocênicas fossem muito evoluídas para a sua época, pois o grupo a que pertencem é, como já dissemos, de características primitivas, mas, sim, que a evolução da família Mesotheriidae foi muito lenta, conferindo-lhe caráter conservador, sob este ponto de vista.

Trachytherus Ameghino, 1889, *zProedium* Ameghino, 1895, ambos do Oligoceno inferior (Deseadense) da Patagônia, são os dois únicos gêneros conhecidos, ligados a esta subfamília, sendo o segundo deles, cuja espécie única baseia-se em alguns dentes, ainda mal definido. De *Trachytherus* conhecem-se bem o crânio, essencialmente semelhante ao de *Mesotherium*, embora primitivo, sob diversos aspectos, e os respectivos dentes. Seu crânio tem rostro mais longo, apófises pós-orbitárias menores e arcada zigomática muito menos desenvolvida dorso-ventralmente, na parte anterior, que no gênero pleistocênico, com cuja região auditiva, porém, a do gênero ora consi-

fecido muito se assemelha. A fórmula dentária, $\frac{3.0\text{-}1.4.3}{2.\ 1.\ 4.3}$, é menos incompleta que a de *Mesotherium*. Os incisivos anteriores, embora bem maiores que os outros, são relativamente menos desenvolvidos que os do último gênero citado, hipsodontes, arqueados, cobertos de esmalte apenas na face labial; os molares têm apenas dois lóbulos linguais, separados por uma fossa ou prega ou ramificada em forquilha, mas, quando pouco desgastados, apresentam, pelos menos, um esboço da estrutura trilobulada dos molares superiores de *Pseudotypotherium*. A espécie única é *T. spegazzinianus* Ameghino.

Subfamília Mesotheriinae Simpson, 1945. A esta subfamília, de dentadura um tanto reduzida e arcada zigomática muito expandida, dorso-ventralmente, em sua região anterior, pertencem os representantes mais recentes do grupo família. Sua distribuição geocronológica conhecida abrange o Mioceno médio e superior, o Plioceno inferior e superior e o Pleistoceno.

Os gêneros do Mioceno médio (Friasense) são *Typotherrulus* Kraglievich, 1930, de que se conhecem algumas dentaduras, e *Eutypotherium* Roth, 1901, conhecido também por dentes. Ambos têm a mesma fórmula dentária de *Mesotherium*, mas a dentição de leite apresenta dois pré-molares inferiores, como em *Trachytherus*. *Acrotypotherium* Rusconi, 1936, de que se possuem dentodiras e um pé completo, muito parecido com os de *Mesotherium* e *Pseudotypotherium*, com os dedos II, III e IV de igual desenvolvimento, o V mais fraco e o I muito pequeno, é do Mioceno superior. *Typotheriopsis* Ameghino, 1887, fibrera & Kraglievich, do Plioceno inferior (Araucanense), é conhecido por um crânio incompleto, acompanhado de respectiva mandíbula *(P. chasicoensis)*. Assemelha-se a *Pseudotypotherium*, mas seus dentes são mais robustos, sendo o P^4 desprovido da dobra de esmalte lingual e o I^2 menos atrofiado que nos outros gêneros. De *Typotheriodon* C. Ameghino, 1919, do Plioceno superior e Pleistoceno inferior, possui-se o crânio.

Fieudotypotherium Ameghino, 1904, do Plioceno superior (Hermosense) de Monte Hermoso, Argentina, assemelha-se intimamente a *Mesotherium*. É conhecido por dentinios e por outras partes importantes do esqueleto. A região posterior do crânio e a região auditiva apresentam características particulares, para as quais Patterson (1954) chamou a atenção. *Typotheridion* Cabrera, 1939, de rostro curto, afilando-se para a frente, e *Bravardia* Cinoi, 1941, são do Pleistoceno argentino.

O principal gênero da subfamília, *Mesotherium* Serres, 1857 (= *Typotherium* Gervais, 1859), do Pampeano (Pleistoceno) argentino, tem por tipo a espécie *M. cristatum* Serres, o maior dos representantes conhecidos da subordem Typotheria, que chegava a atingir o tamanho de um urso negro (*Ursus* ou *Euarctos americanus*). Seu crânio é baixo e deprimido, a despeito da crista sagital proeminente, com a órbita medianamente colocada e quase fechada, posteriormente, pela enorme apófise pós-orbital do frontal. A arcada zigomática, muito forte, apresenta desenvolvimento dorso-ventral inusitado de seu bordo inferior, sob a órbita, ao lado da maxila, que servia de área de inserção para um forte masseter; sua extremidade posterior é muito elevada, quase ao nível da crista sagital, sendo a entrada do meato auditivo externo também situada em nível muito elevado. Os nasais são enormes, ultrapassando, anteriormente, as pré-maxilas; as narinas são terminais. O rostro estreita-se abruptamente, a partir da base do malar, para a frente. A mandíbula é curta, de ramo horizontal profundo e região ascendente alta, de acordo com os seus dentes hipsodontes. A dentadura é reduzida a $\frac{1.0.2.3}{2.0.1.3} \times 2 = 24$ dentes, sendo

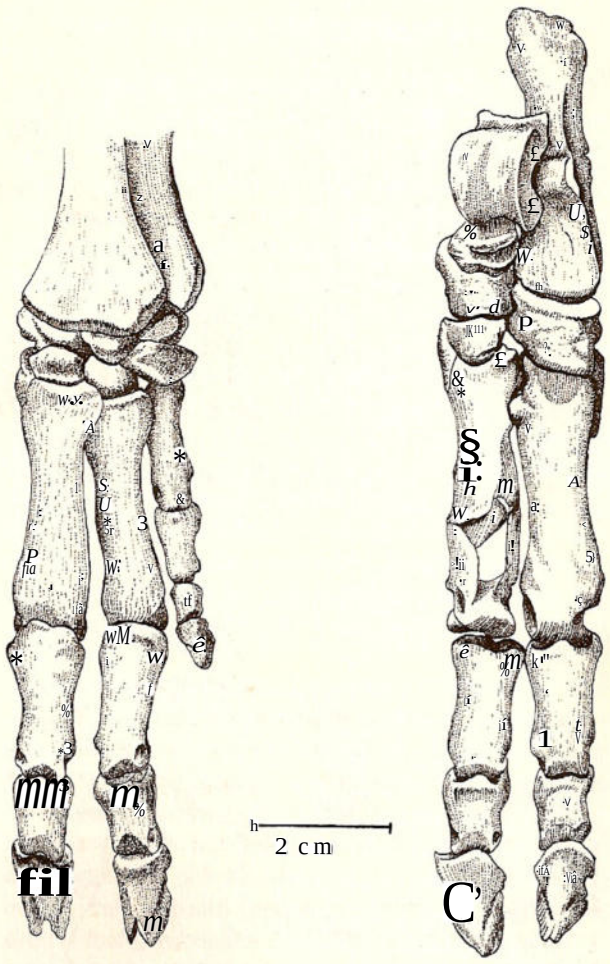


Fig. 459 – *Miocochilius anomopodus* Stirton. À esquerda, pata anterior esquerda. À direita, pata posterior esquerda. Ambas em vista anterior (segundo Stirton).

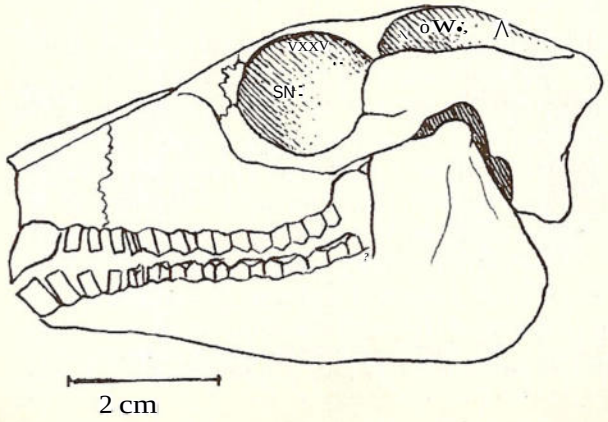
os incisivos superiores (um de cada lado) e os primeiros incisivos inferiores muito fortes, de coroa achatada ântero-posteriormente, semelhantes aos dos roedores, mas desgastados em plano transversal, não em forma de bisel. O segundo incisivo inferior assemelha-se ao primeiro, mas é bem menor. Os molares superiores são largos, sem raízes; lembram os de *Toxodon*, na estrutura da coroa, mas sua face lingual comporta três lóbulos, separados por dois vales internos.

O esqueleto, não tão bem conhecido como o de *Toxodon*, é obviamente mais primitivo que o deste seu contemporâneo, sob diversos pontos de vista, inclusive na retenção de clavículas, na presença de um forte metacrômio, em sua robusta escápula, e no maior número de dedos, sendo a pata anterior pentadáctila e a posterior tetradáctila, com falanges ungueais estreitas, um tanto parecidas com unhas, nas patas anteriores, e um tanto mais largas, nas posteriores, tudo isto denunciando hábitos dissemelhantes dos de *Toxodon*.

Subordem HEGETOTHERIA Simpson, 1945

A característica mais distintiva deste grupo reside em sua região auditiva, cuja cápsula é provida de um tabique vertical, a ela ligado, anterior, ventral e posteriormente, separando a cavidade timpânica do seio hipotimpânico; a apófise estilóide é ausente; a crista timpânica é relativamente bem desenvolvida; o ramo interno da carótida não atravessa a bula timpânica. Os incisivos anteriores são enormemente desenvolvidos, de coroa achatada ântero-posteriormente, os incisivos proclivos. Nos pré-molares e molares superiores, o ectolofo e o protolofo são interligados normalmente e também por duas cristas, sendo o metalofo munido, em sua extremidade lingual, de uma apófise dirigida para a frente. Os gêneros desta subordem, agrupados numa só família, assemelham-se ainda mais aos coelhos e lebres que os da subordem Typotheria.

Fig. 460 – *Ethegotherium carettei* (Minoprio). Crânio e mandíbula (segundo Simpson, Minoprio & Patterson).



Família Hegetotheriidae Ameghino, 1894. Esta família, que comporta três subfamílias, é conhecida desde o Eoceno superior até o Pleistoceno.

É possível que a subdivisão desta família nas referidas subfamílias apresente, pelo menos no que diga respeito aos Hegetotheriinae e Pachyrukhinae, semelhança com o que acontece com a família dos Toxodontidae, relativamente aos Toxodontinae e Haplodontheriinae, caso já discutido. Por enquanto, porém, nada se pode dizer de definitivo, a respeito.

Subfamília Hegetotheriinae Ameghino, 1894. Este grupo, cujo crânio tem os mastóides pouco inflados e cujos molares não se assemelham particularmente aos dos Interatheriidae, tem sua geocronologia estendida do Eoceno superior ao Plioceno inferior.

O único gênero eocênico é *Eohegetotherium* Ameghino, 1901, do Mustersense, cujos dentes, embora de fuste elevado, são ainda providos de raízes curtas.

No Oligoceno inferior, a subfamília é representada por *Prohegetotherium* Ameghino, 1897, caracterizado por molares superiores providos de um sulco do lado externo do bordo anterior do dente e cujos caninos mais fortes que os DQ *Hegetotherium* e, talvez, por *Ethegotherium* Simpson, Minoprio & Patterson, 1962 (Fig. 460).

Hegetotherium Ameghino, 1887, gênero tipo da família e desta subfamília, é conhecido no Oligoceno superior, mas é particularmente abundante no Mioceno (Santacruzense) da Patagônia. Seu crânio assemelha-se muito ao de *Protypotherium* em suas linhas gerais, mas tem o rostro mais profundo, as apófises pós-orbitárias do frontal mais salientes, quase encontrando a robusta apófise do esquamosal. A arcada zigomática é possante e o osso jugal é tão expandido para cima que quase exclui a maxila do rebordo orbital, indo sua extensão zigomática até quase a cavidade glenóide do esquamosal. O mastóide mostra-se amplamente na parte posterior do crânio. Na cápsula auditiva, um tabique vertical, baixo, longitudinalmente dirigido, fixo à parede da bula, separa a cavidade timpânica do seio hipotimpânico, sendo o recesso epitimpânico mediano e a crista timpânica bem desenvolvida. A fórmula dentária é completa ($\frac{3.1.4.3}{1.1.4.3} \times 1 = 44$ dentes), sendo um incisivo superior e dois inferiores, de cada lado, muito desenvolvidos, cinzeliformes, sem raiz, e os outros incisivos e os caninos cilíndricos e pequenos, em vias de desaparecimento, separados entre si por curtos diastemas. Os pré-molares e molares superiores são hipsodontes, sem raízes, sendo o P^1 cilíndrico, o P^2 subtriangular arredondado, os P^{3-4} molariformes e subretangulares, como os molares. O ângulo ântero-externo

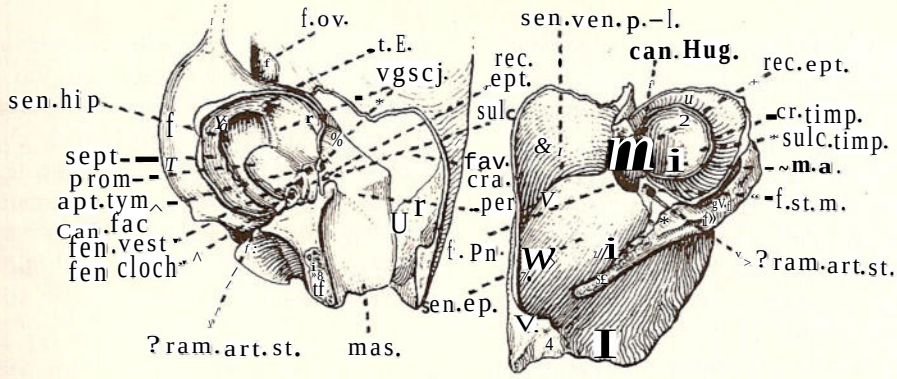


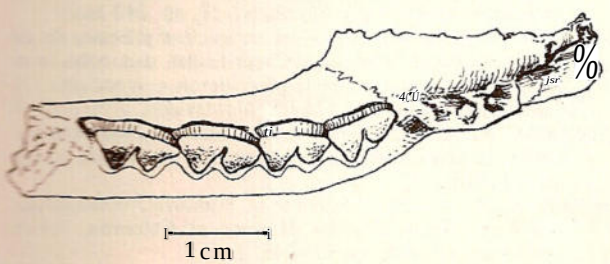
Fig. 461 – *Hegetotherium mirabile* Ameghino. Região auditiva esquerda, secionada longitudinalmente, com as duas metades refletidas. As áreas pontilhadas representam osso cortado; a cavidade craniana está ocupada por rocha matriz. *cav. cra.*, cavidade craniana; *cr. timp.*, cristã timpânica; *f. st.-m.*, forame estilo-mastóide; *m. a.*, meato auditivo; *ram. art. st.* (?), sulco para o ramo da artéria estilomastóide (?), *sen. ep.*, seno epitimpânico; *sen. hip.*, seno hipotimpânico; *sen. ven. p.-l.*, seno venoso póstero-lateral; *sulc. timp.*, sulco timpânico (segundo Patterson).

P^{3-4} e dos molares superiores é um tanto alongado para a frente, menos, porém, que em *Nesodon* e de forma diferente. Os detalhes estruturais da coroa são completamente apagados pelo desgaste. A mandíbula é forte, de região angular enormemente desenvolvida, ampla apófise coronóide e mento ausente. Os incisivos, menos o primeiro pré-molar inferiores são proclivos, principalmente os i_{1-2}. Os P_{3-4} são molariformes, arrebentando, como os molares, forte sulco externo, que separa o lóbulo anterior do posterior, sendo o bordo externo fracamente convexo. A pata anterior é desconhecida, sendo a posterior tetradáctila, com o eixo passando pelo dedo III. As falanges terminais são achatadas. A cauda é longa. *H. mirabile* Ameghino, era do tamanho de uma raposa, aproximadamente (Fig. 461).

Proeidohegetotherium Cabrera & Kraglievich, 1931, do Mioceno superior do arroio Chasicó (*P. torresi* Cabrera & Kraglievich), conhecido por dentes, mandíbula e peças esqueletais dos membros locomotores, é mais robusto que *Hegetotherium*, ao qual se assemelha, mas a sínfise sinfisiária da mandíbula é mais curta, os ramos mandibulares são divergentes e a porção ascendente mais inclinada para trás. Os pré-molares inferiores são muito afastados, com os dois lóbulos externos quase iguais entre si, como em *Hemihegetotherium*, sendo os molares menores de sulco externo posterior pouco nítido.

Em *Hemihegetotherium* Rovereto, 1914, do Plioceno inferior (Araucanense) da Argentina, os pré-molares e molares são fortes, de contorno semi-elíptico e face oclusal mais convexa que os de *Hegetotherium* (Fig. 462).

Fig. 462 – *Hemihegetotherium robustum* Rovereto. Pré-molares (P_{2-3}) e molares (M_{1-2}) inferiores direitos, superfície de oclusão (segundo Rovereto).



Subfamília Pachyrukhinae Kraglievich, 1934. Esta subfamília, cujo crânio tem o mastóide muito inflado, sendo os pré-molares molariformes e os molares estruturalmente diferentes dos dos interatérios, tem longa história, no tempo. Seus representantes mais antigos são do Eoceno superior, tendo os últimos representantes do grupo desaparecido no Pleistoceno.

O único gênero do Eoceno superior (Mustersense) é *Eopachyrucos* Ameghino, 1901, cujos dentes assemelham-se aos de *Pachyrukhos*, mas são radiculados. À espécie única pertenciam animais de pequeno tamanho.

Pachyrukhos Ameghino, 1885, é conhecido desde o Oligoceno superior (Colhueuapiense) até o Mioceno médio (Friasense), mas o material melhor conservado é do Mioceno inferior (Santacruzense: *P. moyani* Ameghino) da Patagônia. A ele pertenciam animais de pequeno tamanho, que deviam assemelhar-se a um coelho. Sua fórmula dentária $\frac{1.0.3.3}{2.0.3.3} \times 2 = 30$ dentes, é reduzida de diversos dentes anteriores, do que resulta longo diastema entre os incisivos e os pré-molares superiores e inferiores; os incisivos persistentes são de tamanho avantajado, cinzeliformes, de gume cortante e crescimento contínuo. A estrutura da coroa dos molares é fundamentalmente semelhante à de *Nesodon*, mas é muito rasa, de modo que só é observável nos dentes não desgastados. O crânio, cujo aspecto lembra o de um lagomorfo, tem órbitas muito proeminentes e aparelho auditivo enormemente desenvolvido, esquamosais inflados e conspícuos, como os de *Dipodomys* (rato-canguru), animais de hábitos noturnos, como deviam ser os de *Pachyrukhos*, pelas características cranianas que vimos de apontar. A estru-

tura geral do esqueleto, principalmente a de suas patas, sugere também que o animal era bom saltador, embora menos eficiente, neste particular, que *Dipodomys* (Fig. 456-C).

Paedotherium Burmeister, 1888, do Mioceno superior, Plioceno e Pleistoceno, vizinho de *Pachyrukhos*, é conhecido principalmente por um esqueleto quase completo, do Plioceno superior (Chapadmalalense) da Argentina. Os metacarpianos e metatarsianos IV e V são proporcionalmente menores que os de *Pachyrukhos*, dos quais diferem, outrossim, em detalhes de sua parte articular distai. As patas anteriores deviam ser digitígradas, as posteriores, plantígradas, como as de *Pachyrukhos*.

De *Tremacyllus* Ameghino, 1891, gênero do Plioceno (Araucanense, Hermosense e Chapadmalalense), conhecem-se crânios, com dentes preservados. Assemelha-se, também, a *Pachyrukhos*. Seus pré-molares diferem, morfológica e mensuralmente, dos molares, sendo os superiores de contorno elipsóide.

Subfamília Muniziinae Kraglievich, 1931. Como os Pachyrukhinae, mas de mastóides menos inflados, prémolares pouco molariformes e molares de estrutura semelhante aos dos interatérios.

Dois gêneros do Oligoceno inferior (Deseadense), *Prosotherium* Ameghino, 1897, e *Propachyrucos* Ameghino, 1897, o último também presente no Eoceno superior (Mustersense), antes classificados entre os Pachyrukhinae, agrupam-se nesta subfamília, juntamente com o gênero tipo, *Munizia* Kraglievich, 1930, do Mioceno superior (Mesopotamiense), todos da Argentina.

Prosotherium, muito afim com *Propachyrucos*, talvez deste não se distinga. *Propachyrucos*, conhecido por um esqueleto completo (*P. ameghinorum* Simpson), do Oligoceno inferior (Deseadense), é muito vizinho de *Pachyrukhos*, pela maioria de seus caracteres estruturais, mas sua dentadura é completa, embora com a maioria dos incisivos, o canino e o P_1 rudimentares, sendo o I^1 muito desenvolvido e os I_{1-2} grandes, os molares superiores divididos em dois lóbulos linguais, separados por profunda dobra reentrante, como nos interatérios. Delgada camada de cimento cobre os dentes. Os dentes inferiores são bilobulados, internamente, e planos do lado externo. A este gênero pertenceram pequenos mamíferos, de uns 40 cm de comprimento, por 20 cm de altura, aproximadamente (seu crânio tem 10 cm de comprimento). Os membros posteriores são bem mais compridos que os anteriores, como é regra, no grupo, sendo todos tetradáctilos, os anteriores com os dedos II e III predominantes, os posteriores com os III e IV mais desenvolvidos.

Munizia, gênero tipo desta subfamília, baseia-se num fragmento esquerdo de maxila, com os P^{3-4} e o M^1 preservados, procedente do Mioceno superior das barrancas do rio Paraná e pertencente a uma espécie (*M. paranensis* Kraglievich) cujo tamanho deve ter sido o dobro do de *Protypotherium antiquum*, um interatério de igual procedência estratigráfica e geográfica. Seus molares assemelham-se, estruturalmente, aos de *Protypotherium*, mas a estrutura da parte inferior da órbita e da base jugal da arcada zigomática é, sem dúvida, do tipo hegetotério, embora lembre, também, a dos tipotérios típicos.

BIBLIOGRAFIA

AMEGHINO, F. – 1907 – Les Toxodontes à cornes. *An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, vol. 16, serv. 3, pars 9, pp. 49-91.

CABRERA, A. – 1937 – Notas sobre el subordem *Typotheria*. V. Rectificación acerca del typo de *Pseudotypotherium*. *Notas Mus. La Plata*, vol. 2, Paleont., Nº 8, pp. ; Nº 10, pp.

CABRERA, A. – 1939 – Los géneros de la família *Typotheriidae*. *Phisis*, vol. 14, pp. 359-372.

CATTOI, N. – 1941 – Craneologia y Craniometria comparada de los generos *Typotheriodon* y *Typotherium*. *Ibidem*, vol. 14, pp.

CATTOI, N. – 1941 – Un nuevo genero de Typotheriidae. *Ibidem*, vol. 19, Nº 51, pp.

CHAFFÉE, R. G. – 1952 – The Deseadan Vertebrate Fauna of the Scarritt Pocket, Patagonia, *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 98, art. 6, pp.

COPE, E. D. – 1885 – A Contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. XXIII, pp. 20-21.

FRANK, R. van – 1957 – A Fóssil Collection from Northern Venezuela. I. Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata). *Amer. Mus. Novitates*, Nº 1580, 38 pp..

HOLLAND, W. J. – 1920 – Fóssil Mammals collected at Pedra Vermelha, Bahia, Brazil, by Gerald A. Waring. Apêndice a "Some Features of the Geology of Northeastern Brazil", por G. A. Waring. *Annals Carnegie Mus.*, vol. XIII, pp. 224-232.

HOPWOOD, A. T. – 1928 – *Gyrinodon quassus*, a new genus and species of Toxodont from Western Buchivacoa (Venezuela). *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, vol. 34, part. 3, pp. 573-583.

KRAGLIEVICH, L. – 1930 – Reivindicação de *Carolibergia* de Mercerat, por Miranda Ribeiro. Crítica Bibliográfica y descripción de um nuevo genero: *Trigodonops*. *Physis*, Nº 35, t. X, pp.

KRAGLIEVICH, L. – 1931 – Sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo) Kraglievich. *Rev. Soc. Amigos Arqueologia*, t. V, pp. Montevideo.

KRAGLIEVICH, L. – 1931 – Cuatro notas paleontologicas. (Sobre "*Octomylodon aversus*" Amegh., "*Argyrolagus palmeri*" Amegh., *uTetrastylus montanus*" Amegh. y "*Munizia paranensis*", n.g., n. sp.). *Physis*, vol. 10, pp. 242-246.

KRAGLIEVICH, L. – 1934 – La antiguedad plióccna de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que la precedieron y sucedieron. El Siglo Ilustrado, Nº 938, 136 pp.. Montevideo.

LAVOCAT, R. – 1958 – Notoungulata. *Traité de Paléontologie*, publicado sob a direção de J. Piveteau, t. VI, vol. 2, pp. 60-121, Paris.

McKENNA, M. – 1956 – Survival of Primitive Notoungulates and Condylarths into the Miocene of Colombia. *Amer. Journ. Sc.*, vol. 254, pp. 736-743.

MATTHEW, W. D. – 1915 – A Rcvision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. Part IV. *Entelonychia, Primates, Insectívora, Buli Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 34, pp. 4-103, 429483.

MATTHEW, W. D., GRANGER, W. & SIMPSON, G. G. – 1929 – Additions to the fauna of the Gashato Formation of Mongolia. *Amer. Mus. Novitates*, Nº 376, pp. 1-12.

PASCUAL, R. – 1954 – Los Toxodóntidos del "Colloncurense". *Notas Mus. La Plata*, vol. XVII, Paleont., Nº 100, pp. 95-111.

PASCUAL, R. – 1954 – Adiciones a la fauna de la formación de los llanos de San Luís y su edad. *Rev. Mus. Municipal Cien. Nat. Trad. Mar del Plata*, vol. 1, pp. 113-121.

PATTERSON, B. – 1932 – The auditorv region of the Toxodontia. *Field Mus. Hist. Geol. Serv.*, vol. 6, pp. 1-27.

PATTERSON, B. – 1934 – The auditory region of an upper Pliocene Typotherid. *Ibidem*, vol. 6, pp. 83-89.

PATTERSON, B. – 1934 – Upper premolar-molar structure in the Notoungulata with notes on Taxonomy. *Ibidem*, vol. 6, Nº 6, pp. 91-111.

PATTERSON, B. – 1934 – Cranial characters of *Homalodotherium. Ibidem*. vol. 6, Nº 7, pp. 113-117.

PATTERSON, B. – 1934 – *Trachytherus*, a typotherid from the Deseado beds of Patagonia. *Ibidem* vol. 6, pp. 119-139.

PATTERSON, B. – 1935 – A new *Argyrohippus* from the Deseado beds of Patagonia. *Ibidem*, vol. 6, pp.

PATTERSON, B. – 1936 – The internai structure of the ear in some Notoungulates. *Ibidem*, vol. 6, pp. 199-227.

PATTERSON, B. – 1942 – Two Tertiary Mammals from Northern South America. *Amer. Mus. Novitates*, Nº 1.173, pp. 1-7.

PAULA COUTO, C. de – 1943 – *Vertebrados Fósseis do Rio Grande do Sul* (Revisão). 49 pp. Porto Alegre.

PAULA COUTO, C. de – 1944 – Répteis e Mamíferos Fósseis do Brasil. *Anais IX Congres. Bras. Geog.*, vol. III, pp. 167-206. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1944 – Sobre a presença dos gêneros *Hippidion* e *Toxodon* Owen no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. *Boi. Mus. Nac.*, n. sér., Geol., Nº 2, 12 pp.. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1944 – Notícia preliminar sobre um novo Toxodonte do Cenozoico do Território do Acre. *Ibidem*, Nº 3, pp.

PAULA COUTO, C. de – 1949 – Novas observações sobre a Paleontologia e Geologia do depósito calcáreo de São José de Itaboraí. *Notas Preliminares Estudos*, Div. Geol. Miner., D.N.P.M., Nº 49, 13 pp. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1950 – Fóssil Mammals from the Befinning of the Cenozoic in Brazil. Notoungulata. *Amer. Mus. Novitates*, Nº 1568, 16 pp.

PAULA COUTO, C. de – 1953 – *Paleontologia Brasileira* (Mamíferos). Inst. Nac. Livro, Bibliot. Cient. Bras., Sér. A -I, 516 pp. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1954 – Sobre os Toxodontes Haplodontheriinae. *Notas Preliminares Estudos*, Div. Geol. Miner., D.N.P.M., Nº 82, 11 pp. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1954 – On a Notostylopid from the Paleocene of Itaboraí, Brazil. *Amer. Mus. Novitates*, Nº 1693, 5 pp.

PAULA COUTO, C. de – Fóssil Mammals from the Paleocene of Brazil. *Compt. Rend. Congres. Géol. Intern.*, Alger, 1952, Sect. XIII, 3e. part., fase. XV, pp. 101-106. Alger.

PAULA COUTO, C. de – Mamíferos Fósseis do Cenozoico da Amazônia. *Cons. Nac. Pesq., Boi.* Nº 3, 121 pp., I.B.B.D. Rio de Janeiro.

PAULA COUTO, C. de – 1958 – Idade geolóeica das bacias cenozoicas do vale do Paraíba e de Itaboraí. *Bc\ Mus. Nac.*, n. sér., Geol., Nº 25, 18 pp. Rio de Janeiro.

PRICE, L. I & PAULA COUTO, C. de – 1950 – Vertebrados terrestres do Eoceno na bacia calcárea de Itaboraí, Brasil. *Anais 2º Congr. Panamer. Eng. Minas Geol*, vol. III, pp. 149-173. Rio de Janeiro.

RIGGS, E. S. – 1937 – Mounted skeleton of *Homalodotherium. Field Mus. Nat. Hist. Geol. Ser.*, vol. 6, Nº 17, pp. 233-243.

RIGGS, E. S. & PATTERSON, B. – 1935 – Description of some Notoungulates from the Casamayor *(Notostylops)* beds of Patagonia. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. 75, pp.

ROTH, S. – 1898 – Catalogo de los Mamíferos fósiles en el Museo de La Plata. Grupo Ungulata. Orden Toxodontia. 160 pp. La Plata.

SCOTT, W. B. – 1912 – Mammalia of the Santa Cruz beds. *Toxondonta*, vol. 6, part 2, pp. 111-238\ *Entelonychia*, vol. 6, pt. 3, pp. 239-300. *Report Princeton Univ. Exped. Patagonia.*

SCOTT, W. B. – 1930 – A partial skeleton of *Homalodc*herium. Field Mus. Nat. Hist., Geol. Mem.*, vol. 1, pp.

SCOTT, W. B. – 1937 – *A History of Land Mammals in the Western Hemisphere*. 786 pp., New York.

SERRES, M. de – 1867 – De Tostéographie du *Mesotherium* et de ses affinités zoologiques. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris*, vol. 65, pp. 6-17, 140-148, 273-278, 429437, 593-599, 740-748, 841-848.

SIMPSON, G. G. – 1932 – *Cochilius volvens* from the Colpodon beds of Patagonia. *Amer. Mus. Novitates*, Nº 577, pp.

SIMPSON, G. G. – 1934 – A new Notoungulate from the Tertiary of Patagonia. *Ibidem*, Nº 735, pp.

SIMPSON, G. G. – 1935 – Description of the oldest known South American Mammals, from the Rio Chico Formation. *Ibidem*, Nº 793, 25 pp.

SIMPSON, G. G. – 1936 – Structure of a Primitive Notoungulata Cranium. *Ibidem*, Nº 824, pp.

SIMPSON, G. G. – 1936 – Skeletal remains and restoration of Eocene *Entelonychia* from Patagonia. *Ibidem*, Nº 826, pp.

SIMPSON, G. G. – 1936 – A specimen of *Pseudostylops subquadratus* Ameghino. *Mem. Inst. Geol. Univ. Padova*, vol. 11, No 2, pp.

SIMPSON, G. G. – 1945 – A Deseado Hegetothere from Patagonia. *Amer. Journ. Sc.*, vol. 243, pp.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 5, 350 pp.

SIMPSON, G. G. – 1948 – The Beginning of the Age of Mammals in South America. *Ibidem*, vol. 91, art. 1, pp. 1-232.

SINCLAIR, W. G. – 1909 – Mammalia of the Santa Cruz beds. *Typotheria, Report Princeton Univ. Exp. Patagonia*, vol. 6, part I, pp. 1-110.

SPILLMANN, F. – 1949 – Contribución a la Paleontologia de Peru. Una mamifauna fósil de la region del Rio Ucayali. *Publ. Mus. Hist. Nat.* "Javier Prado", ser. C. Geol. - Paleont., vol. 1, Nº 1, pp. 140. Lima.

STIRTON, R. A. – 1946 – The first lower Oligocene Vertebrate Fauna from Northern South America. *Compilaciôn de Estudios Geológicos Oflciales en Colombia*, Minist. Minas Petrol., Serv. Geol. Nac., pp. 325-341. Bogotá.

VIDAL, N. – 1959 – Um *Toxodon* no Pleistoceno de Pernambuco. *Bcd.* Musc *Nac.*, n. sér., Geol., Nº 30, 17 pp. Rio de Janeiro.

WINGE, H. – 1906 – Jordfundne og nulevende Rovdyr *(Ungulata)* fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E. Museo Lundii*, vol. 3, fase. 1, 239 pp. Copenhague.

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité de Paléontologie*, part I, t. IV, 806 pp. Paris, Munich, Leipzig.

ZITTEL, K. A. von – 1925 – *Text-Book of Paleontology*, revis. Schlosser, vol. III, 316 pp. London.

Capítulo XXII

Ordem Tubulidentata Hwcley, 1872

Protoungulados de dentadura definitiva restrita à metade posterior da maxila e da mandíbula, com dentes prismáticos, sem esmalte e sem raízes, cuja dentina é perfurada por grande número de pequenos tubos prismáticos e paralelos. São, anatomicamente, primitivos, sob muitos aspectos, embora muito especializados. Hábitos fossadores.

Família Orycteropodidae Bonaparte, 1850. Esta família é a única família da ordem, a ela pertencendo o gênero recente e os raros gêneros extintos, conhecidos.

O gênero recente, *Orycteropus* Géoffroy, 1795 (vide Zoologia), é conhecido no estado fóssil, no Mioceno da Algéria (crânio), no Mioceno superior ou Plioceno inferior (Ponciano) da ilha de Samos, no Mediterrâneo (crânio, mandíbula, e esqueleto: *O. gaudryi* Major), nos depósitos do Plioceno (?) da série Siwalik, norte da Índia (crânio e mandíbula: *O. pilgrimi* Colbert), e no Plioceno de Perpignan, França central (crânio: *O. depereti* Helbing). As espécies fósseis são mais afins com *O. aethiopicus* do que com *O. afer*, recentes (Figs. 463, 464 e 465).

O esqueleto pós-craniano de *Orycteropus* apresenta analogias notáveis com os do condilartra paleocênico *Ectoconus*, o que levou Colbert a dizer que "os Tubulidentados podem ser razoavelmente considerados

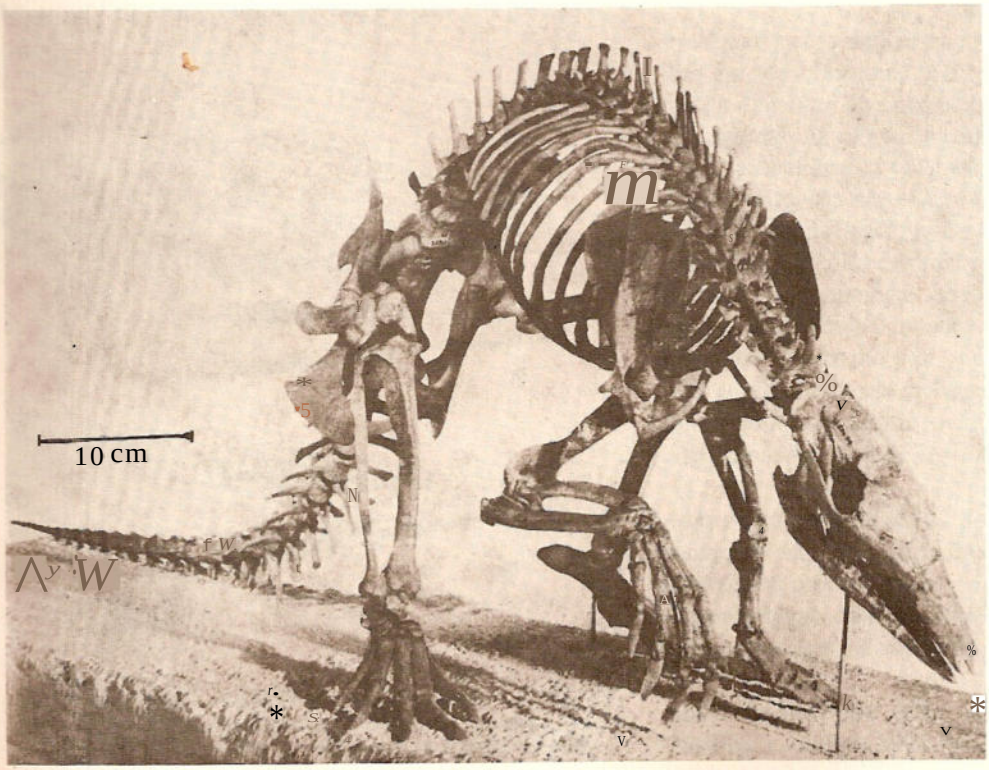
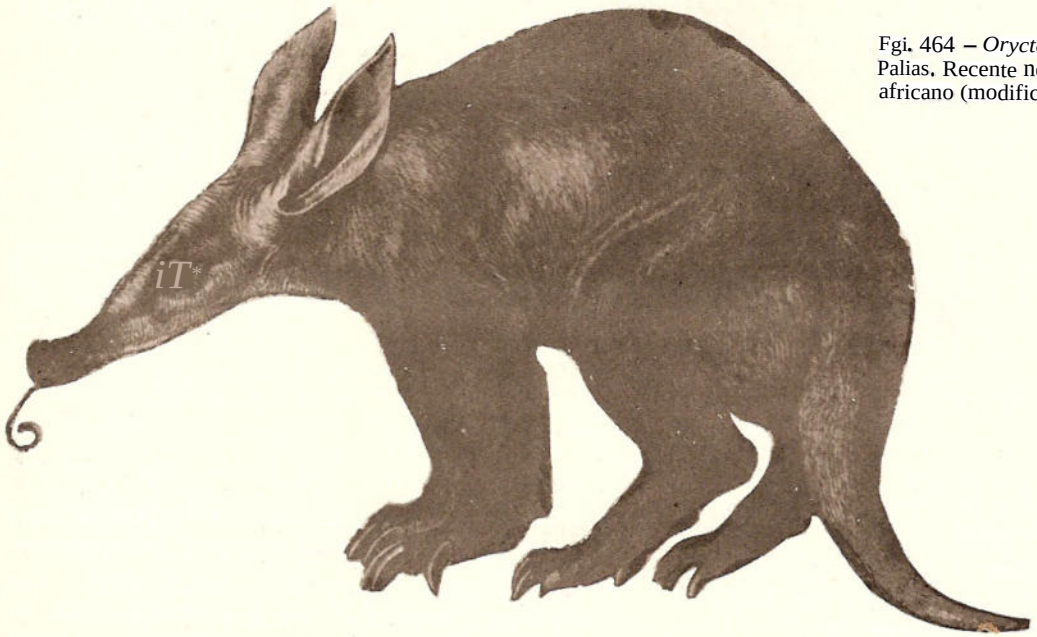


Fig. 463 – *Orycteropus gaudryi* F. Major. Plioceno inferior da ilha de Samos. Esqueleto (de Colbert).



Fgi. 464 – *Orycteropus afer* Palias. Recente no continente africano (modificado de Brehm).

como 'Condilartras persistentes', nos quais a dentadura se transformou completamente, o crânio foi profundamente modificado e as patas sofreram modificações moderadas, como adaptação ao regime mirmecófago e aos hábitos fossadores. Tais modificações, no entanto, por mais aparentes que sejam, não marcaram a herança condilartra essencial, tal qual é manifestada no esqueleto pós-craniano de *Orycteropus*."

O gênero mais antigo que se liga a esta família é *Myorycteropus* Maclnnes, 1956, conhecido por um crânio incompleto, a mandíbula e parte do esqueleto de um indivíduo jovem, que já atingira, porém seu tamanho de adulto, não maior que a metade do tamanho atual *Orycteropus afer lademanni*, restos estes procedentes do Mioceno inferior da ilha de Rusinga, lago Vitória, Quénia, África oriental. O M^3 é nitidamente bilobulado. O úmero tem sua extremidade distai incomumente larga e a crista deltoide muito desenvolvida. O fémur, pouco mais delgado que o de *Orycteropus*, tem o trocanter III muito maior. Em conjunto, seu esqueleto apresenta outras diferenças que fazem deste gênero uma forma nitidamente distinta de *Orycteropus*. A espécie é *M africanus* Maclnnes.

Palaeorycteropus Filhol, 1893, fundado numa espécie (£ *quercyi* Filhol) conhecida por dois pequenos úmeros (44 cm de comprimento) do Eoceno dos fosforitos de Quercy (bacia de Paris), é muito duvidosamente classificado nesta ordem, a despeito de seu caráter indubitavelmente fossador.

Plesiorycteropus Filhol, 1895, subfóssil em Madagascar, é outra forma de afinidades duvidosas, conhecida por três porções posteriores de crânios e por outros ossos que não foram achados em associação com as partes cranianas. O crânio lembra, em suas partes conhecidas, o de *Orycteropus*, assim como alguns dos outros elementos esqueletais, entre os quais há, também, alguns que apresentam notáveis semelhanças com os dos pangolins *(Manis)* e, ainda outros, principalmente o astrágalo, com os dos tatus (Dasypodidae). Caso os restos em

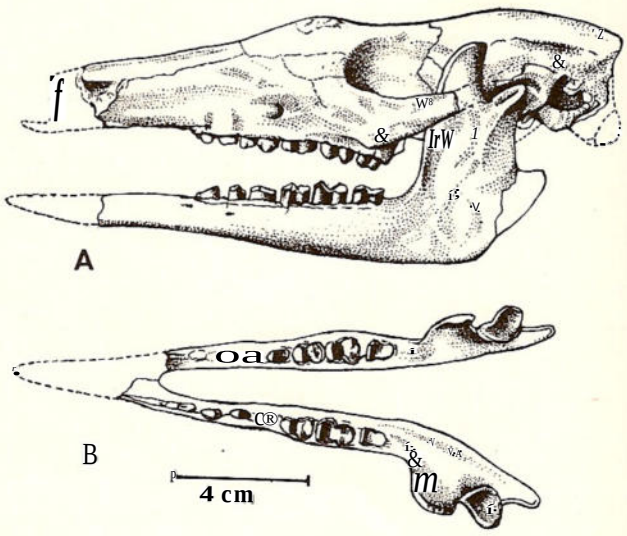


Fig. 465 – *Orycteropus gaudryi* F. Major. Crânio e mandíbula, com parte anterior do rostro e mandíbula restaurados. Plioceno inferior da ilha de Samos (segundo Colbert).

questio pertençam todos a uma sô forma, é provável que este gênero, quando melhor conhecido, na base de restos mais completos, achados em conjunto, revele uma associação inusitada de caracteres de convergência adaptativa com os diversos grupos supracitados. Talvez se trate de um Tubulidentata um tanto aberrante, em comparação com as formas típicas do grupo. Sua posição sistemática só poderá ser definitivamente estabelecida com fundamento em material mais elucidativo.

Tubulodon Jepsen, 1932 (*T. taylori* Jepsen), conhecido por um pequeno fragmento craniano, fragmentos de ramos mandibulares, entre os quais, um esquerdo, com P_3–M_2 preservados, do Eoceno inferior de Wyoming, Estados Unidos, é muito duvidosamente classificado nesta ordem Seus dentes são semi-hipsodontes, de cúspides baixas, dentina canaliculada, sendo os P_4 e M_{1-2} birradiculados e o M_3 de uma só raiz. O regime alimentar seria sido insectívoro, como parecem indicar os coprólitos achados em associação com os restos supracitados Somente a descoberta futura de restos esqueletais mais completos poderá dizer algo de definido sobre esta forma sistematicamente ainda problemática.

BIBLIOGRAFIA

ANTHONY, R. L F. – 1934 – Données nouvelles sur l'évolution de la morphologie dentaire et cranienne des *Tubulidentata* (Orycteropes). *Buli. Soc. Zool. France, 59:* 256-266.

ARAMBOURG, C – 1951 – Observations sur les couches à *Hipparion* de la vallée de l'Oued el Hamman (Algérie) et sur Fépoque d'apparition de la faune de vertébrés dite "pontienne". *Compt. Rend. Acad. Sei Paris, 232:* 2464-2466.

COLBERT, E. R – 1935 – Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Trans. Amer. Philos. Soc., 26:* I-X, 1-401.

COLBERT, E. R – 1941 – A study of *Orycteropus gaudryi* from the island of Samos. *Buli Amer. Mus. Nat. Hist., 78:* 305-351. New York.

DIETRICH, W. O. – 1942 – Àltestquartáre Säugetiere aus der siidlichen Serengti, *Deutsch-Ostzfrika. Paleontographica 94:* 43-133, 21 est.

FILHOL, H. – 1894 – Observations concernant quelques Mammifères fossiles nouveaux du Quercy. *Ann. Sei. Nat. Zool.,* Paris, 7e. sér., *16*: 129-150 (1893-1894).

HELBING, R – 1933 – Ein Orycteropus-Fund aus dem Unteren Pliocaen des Roussilon. *Eclog. Geol. Helvetiae, 26:* 256-267.

JEPSEN, G. L – 1932 – *Tubulodon taylori,* a Wind River Eocene Tubulidentate from Wyoming. *Proceed. Amer. Philos. Soc., 71:* 255-274, 1 est..

LAMBERTON, G – 1946 – Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note XV. Le *Plesiorycteropus madagascariensis* Filhol. *Buli. Acad. Malgache,* n. sér., *25:* 25-53, 4 est..

LAVOCAT, R. – 1955 – Tubulidentés fossiles. *In* "Traité de Zoologie", dir. de P. Grasse, *XVII* (1): 711-714. Paris.

LAVOCAT, R. – 1958 – Tubulidentata. *In* Traité de Paléontologie", dir. J. Piveteau, 2: 139-144. Paris.

LEWIS, G. E. – 1938 – A skull of *Orycteropuspilgrimi Amer. J. Sei.,* ser. 5, 36: 401405, 1 est.

MacINNES, D. G. – 1956 – Fóssil Tubulidentata from East África. Fóssil Mammals of África, No. 10: 1-38, 4 est. Brit. Mus (N.H.). London.

Superordem Paenungulata Simpson, 1945

Nesta superordem agrupa-se uma série de ordens de ungulados, cuja maioria compõe-se de mamíferos de grande porte, pesados, de membros locomotores mais ou menos colunares e patas largas, apoiadas, posteriormente, sobre almofadas de tecido elástico.

Embora alguns de seus membros mais primitivos retenham sinais inequívocos de sua origem protoungulata, sua classificação entre os componentes da superordem Protoungulata seria dificilmente aceitável, seja sob o ponto de vista morfológico, ou sob o aspecto filogenético, muito embora as superordens em uso sejam agrupamentos teóricos ou hipotéticos, de origem possivelmente polifilética. As ordens são, segundo Simpson, as maiores divisões dos mamíferos placentários, que podem ser considerados, razoavelmente, como de origem estabelecida. É possível que os caracteres em comum, que se notam entre as diversas ordens classificadas nesta superordem, sejam, simplesmente, resultantes de convergência e que, portanto, elas se tenham originado de troncos ancestrais diversos, mas a hipótese contrária, isto é, de que a origem deste grupo tenha sido monofilética, não deve ser deixada completamente fora de cogitações, pelo menos no atual estado dos conhecimentos.

Ordem PANTODONTA Cope, 1873

Os ungulados classificados nesta ordem são, em geral, de tamanho avantajado (médio a grande), de estrutura arcaica. A dentadura é, em geral, completa ou pouco reduzida, em relação à fórmula dentária placentária, primitiva, braquiodonte, com lofodontia acentuada, nitidamente selenodonte, nas formas primitivas, menos marcadamente selenodonte, nos últimos representantes do grupo. Os caninos variam de tamanho, de pequenos a fortes defesas. Crânio e mandíbula geralmente maciços, fortes; a cavidade cerebral, pequena, alojava cérebro primitivo. Os membros locomotores, maciços e possantes, adaptados, estruturalmente, à marcha pesada (gravígrada), são portadores de caracteres primitivos, como sejam a não soldadura dos ossos do antebraço (rádio e ulna) e da perna (tíbia e fíbula) entre si, mesmo nas extremidades, a estrutura alternada do carpo e tarso e a conservação do número primitivo (cinco) dos dedos, tanto na mão, como no pé. Paleoceno médio inferior, na América do Norte; Paleoceno superior ou Eoceno inferior ao Oligoceno médio, na Eurásia.

Superfamília Coryphodontoidea Simons, 1960. Inclui formas grandes, especializadas, subgravígradas, com dentadura placentária completa (44 dentes). Incisivos espatulados. Caninos desenvolvidos em defesas mais ou menos fortes, separados dos $P\frac{1}{1}$ por diastema. Pré-molares e molares inferiores com paracônido pequeno. Molares superiores quadrados ou subcirculares, com o W primitivo das cristas do paracone e metacone modificado em forma bilofodonte. Narinas externas terminais e nasais longos, de largura média; pré-maxilas grandes e fortes. Região facial do crânio mais ou menos deprimida, em relação à região craniana, propriamente dita. Órbitas amplamente abertas atrás. Rochedo pouco exposto na base do crânio.

Família Coryphodontidae Marsh, 1876. Esta é a família que teve maior duração e a que melhor grau de adaptação atingiu, particularmente na especialização de sua dentadura. Paleoceno médio ao Eoceno inferior da América do Norte; Eoceno inferior da Europa; Eoceno médio (?) da China.

Coryphodon Owen, 1845, gênero tipo do grupo, é conhecido por espécies do Paleoceno superior e Eoceno inferior da América do Norte e do Eoceno inferior da Eurásia, onde é o único representante da ordem, até agora conhecido (Inglaterra, França e Bélgica). Suas maiores espécies atingiam 2,50 m de comprimento. Patas

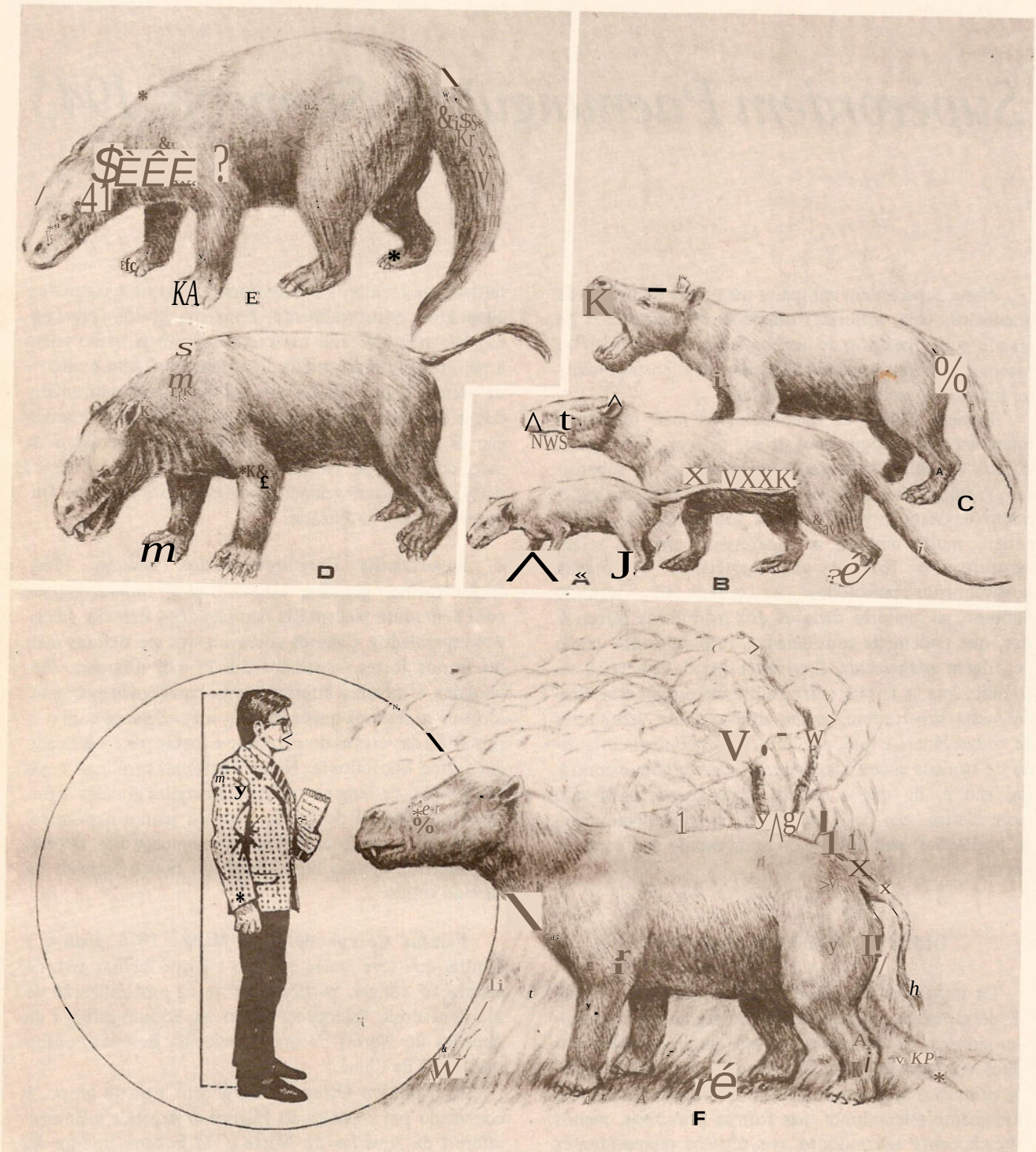


Fig. 466 – Restauração hipotética de pantodontes do Paleoceno e Eoceno, na mesma escala da figura humana. *A*, *Pantolambda bathmodon*. *B*, *Pantolambda cavirictus*. *C*, *Caenolambda* sp. *D*, *Titanoides primaevus*. *E*, *Barylambda* sp. F, *Coryphodon* sp. *A* a *D*, Paleoceno; *E*, Paleoceno e Eoceno (modificado de Simons).

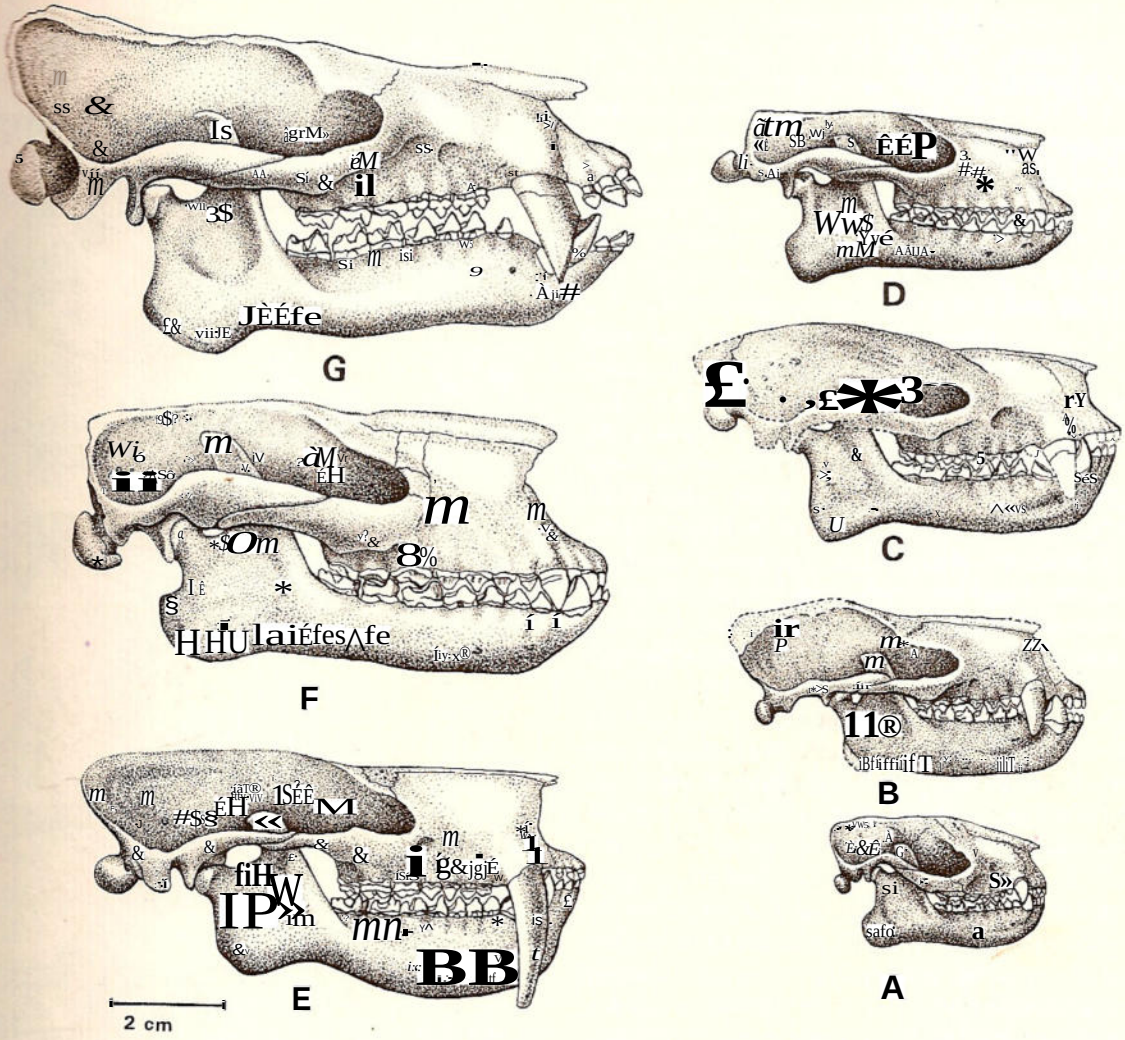


Fig. 466 – Crânio e mandíbula de pantodontes, vistos de perfil. *A, Protolambda bathmodon* Cope. *B, Pantolambda cavirictus* Cope. *C, Czenolambda* sp., Gazin, compósito. *D, Haplolambda quinni* Patterson. *E, Titanoides primaevus* Gidley. *F. Barylambda falieri* Patterson. *G, Coryphodon* sp., Owen.

pentadáctilas, curtas e alargadas. A espécie tipo é *C. eocaenus* Cope, dos Estados Unidos. Outras espécies (*C. cuneus* Cope, do Eoceno, *C. proterus* Simmons, do Paleoceno, ambas dos Estados Unidos; *C. ninchiashanensis* Chow & Tung, do Eoceno inferior da China; *C. flerowi* Chow, do Eoceno médio de Shantung e Sinyu, Kiangsi, China) são conhecidas (Figs. *466-F* e 467-U).

Eudinoceras Osborn, 1924, e *Hypercoryphodon* Osborn & Granger, 1932, são gêneros asiáticos. O primeiro (*E. cholobolchiensis* Osborn & Granger) é de aspecto coryphodonte normal. Baseia-se em material (crânio e mandíbula, com dentes) coletado em depósito do Eoceno superior da Mongólia. Seus pré-molares superiores, com a crista interna em *V*, assemelham-se muito aos de *Dinoceras*, um Dinocerata, mas seu protocone é mais pronunciado, não selenodonte. A estrutura dos molares é mais lophiróide e mais lofodonte que em *Coryphodon*. O tamanho é grande (o crânio tem 57 cm de comprimento). Quanto a *Hypercoryphodon (tithomsoni* Osborn & Granger), conhecido por um crânio de 80cm de comprimento, do Oligoceno da Mongólia, é particularmente notável por sua dolicocefalia. Seus molares são do tipo bilofodonte.

Superfamília Pantolambdoidea Simons, 1960. Formas de tamanho médio a grande, de membros ambulatórios ou semigravígrados. Suas maiores diferenças dos Coryphodontoidea residem no tamanho relativamente menor de seu crânio e cérebro, clavícula grande e membros anteriores de grande mobilidade, pélvis e membros posteriores comumente muito maiores que os quartos dianteiros, algumas das falanges ungueais bipartidas, cauda larga e longa. Nos molares superiores, o paracone e o metacone formam cristas em *W*, sem tendência à bilofo-

dontia. Dentadura inferior sem diastema pós-canino, incisivos pequenos. Paleoceno médio e superior e, talvez, Eoceno inferior da América do Norte.

Família Pantolambdidae Cope, 1883. Dois gêneros: *Pantolambda* Cope, 1882, tipo, do Paleoceno médio (Torrejon), e *Caenolambda* Gazin, 1956, do Paleoceno superior (Tifaniano) dos Estados Unidos. *Pantolambda é* de crânio e mandíbula um tanto curtos e largos, cavidade cerebral pequena, órbitas em franca comunicação com as fossas temporais. Narinas externas terminais, ossos nasais longos. Arcadas zigomáticas muito abertas. Dentadura completa. Os molares superiores aproximam-se muito, ainda, do tipo Creodonta-Oxyclaeninae, com as três cúspides principais acentuadamente selenodontes. Os molares inferiores são assimetricamente bicrescentes. O pescoço é curto, a clavícula é presente. Os membros locomotores são curtos, apresentando seus ossos traços morfológicos que fazem desta forma um ancestral ideal para *Coryphodon*. Patas pentadáctilas, com falanges curtas, achatadas e cascos pequenos. Carpo e tarso alternados (Figs. 466-4 e £; 467-A e £; 468).

Caenolambda é baseado num crânio, numa mandíbula, com os dentes preservados, e em outros restos esqueletais, como sejam vértebras, clavículas, escápula, femur, tíbia, a maior parte de um pé direito, etc., pertencentes a duas espécies (C *pattersoni* Gazin e C *jepseni* Simons). Seu crânio tem a região craniana, propriamente dita, alongada, com forte crista sagital arqueada, amplos frontais, estreitos nasais e fortes caninos. Seus molares superiores são encurtados, ântero-posteriormente, e largos, transversalmente, como nos Barylambdidae, embora proporcionalmente menores; seus M^{1-3} equivalem-se, aproximadamente, em tamanho. Seu Pj é bem mais longo que o P_2, diferentemente do que se vê em *Pantolambda* cuja série dentária aumenta progressivamente de tamanho, ântero-posteriormente (Figs. 466-C e 467-Q.

As espécies deste gênero apresentam maior especialização dentária e osteológica que as de *Pantolambda*; são, também, de maior tamanho e, segundo os atuais conhecimentos, pouco mais tardias, no tempo, que qualquer representante do último citado gênero, um dos quais pode ter sido o ancestral de *Caenolambda.*

Família Barylambdidae Patterson, 1939. Pantodontes de tamanho médio a grande, gravígrados, com dentadura placentária completa, provida de pequenos diastemas, anterior e posteriormente ao canino inferior e aos Pi. Os M{ são maiores e os M_3^3 são menores, relativamente aos Ml, que nos Coryphodontidae, sendo os superiores bem selenodontes. Os caninos são fracos ou de tamanho moderadamente aumentado. Narinas externas terminais, rostro não expandido para os lados, anteriormente, curto, largo e profundo; região craniana, propriamente dita, baixa. Clavícula presente e bem desenvolvida. Úmero provido de forame entepicondilóide. Pélvis muito amplo, assim como o fémur, este comprimido ântero-posteriormente. Tíbia e fíbula muito mais maciças

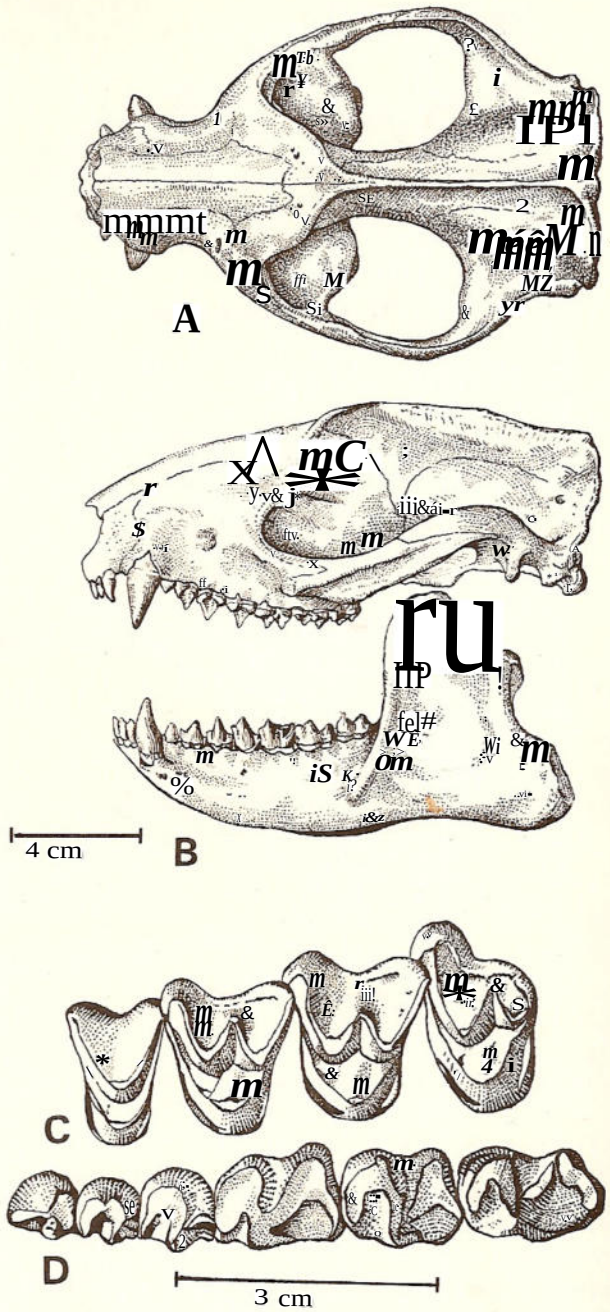


Fig. 468 – *Pantolambda bathmodon* Cope. Paleoceno médio dos Estados Unidos. *A*, crânio visto de cima. *B*, crânio e mandíbula, de perfil. C, P^4 - M^3 esquerdos, superfície de oclusão. *D*, P_2 - M_3 direitos, idem (segundo Matthew).

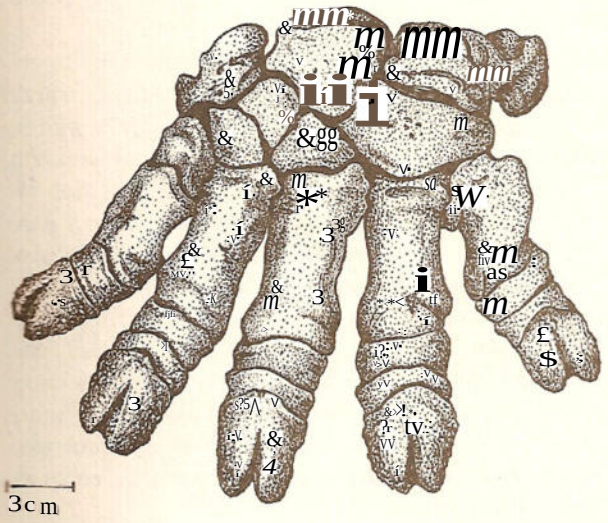


Fig. 469 – *Leptolambda schmidti* Patterson & Simons. Mão esquerda restaurada (segundo Simons).

cue nos Coryphodontidae. Pés com tarso pesado; astrágalo sem colo; falanges mais curtas que *emPantolambda*, mais longas que em *Coryphodon*, sendo as ungueais pequenas. Quatro gêneros: *Barylambda* Patterson, 1937, *Haplolambda* Patterson, 1939, *Leptolaiyibda* Patterson & Simons, 1958, *e Ignatiolambda* Simons, 1960.

Barylambda, do Paleoceno do Plateau Valley, Colorado, Estados Unidos, cuja espécie única, conhecida (*B. faberi* Patterson), ultrapassa, em tamanho, os maiores *Coryphodon*, é de aspecto geral maciço. Seu crânio é baixo, principalmente na região posterior. Arcadas zigomáticas pouco afastadas do crânio. Caninos medianamente desenvolvidos. Molares superiores mais próximos, estruturalmente, dos de *Pantolambda* que dos de *Coryphodon*. Pescoço curto. Mãos e pés pentadáctilos, sendo c estrutura dos últimos nitidamente indicativas de descendência de uma forma aproximadamente no mesmo estado evolutivo que *Pantolambda*; nos seus caracteres adaptativos, há nítida semelhança com a estrutura do pé de *Coryphodon*. As patas anteriores, proporcionalmente ião avançadas na estrutura gravígrada que as posteriores. Simons chama a atenção para o curioso fato de que nenhum espécime atribuível à espécie única de *Barylambda* foi, até agora, encontrado fora das camadas do Plateau Valley, em Mesa County, Colorado (Figs. 466-*E* e 467-F).

Haplolambda, do Paleoceno superior da mesma e de outras localidades dos Estados Unidos e do Eoceno inferior ou Paleoceno superior da Mongólia, tem especial significação zoogeográfica para os Pantodonta, em virtude de sua dispersão intercontinental. Dentadura (44 dentes) sem diastemas. Suas espécies são as menores da família, com variação de tamanho como em *Pantolambda*. Caninos pequenos. Série M^{1-3} de tamanho progressivamente menor, ântero-posteriormente, enquanto, nos demais membros da mesma família, o M^2 é o maior; M^1 muito mais longo e largo que P^4, comparativamente a seus tamanhos relativos nos outros Barylambdidae. Molares inferiores com talonido mais estreito e um tanto mais baixo que nos outros pantodontes. Duas espécies: *H quinni* Patterson, tipo, do Paleoceno norte-americano, e *H. plancicanina* (Flerow), do Paleoceno superior ou Eoceno inferior da vizinhança da bacia de Nemegetu, ao sul do deserto de Gobi, Mongólia (Fig. 467-*D*).

Leptolambda, do Paleoceno superior, é conhecido por uma espécie, *L. schmidti* Patterson & Simons, seu tipo, baseada num crânio incompleto, em mandíbulas, numerosas vértebras e costelas, escápula e pélvis incompletos e em vários ossos dos membros locomotores e pés. Caninos menores que os de *Barylambda*. Molares superiores diferentes dos de *Haplolambda*, assemelhando-se aos de *Barylambda*, por seu M^2 maior que o M^1, mas distintos dos deste último, em certos detalhes estruturais. M^3 com metacone menos reduzido que em *Haplolambda*. Crânio com região frontal mais larga e longa que em *Barylambda* e *Haplolambda* sendo, conjuntamente com a mandíbula, menor, proporcionalmente ao tamanho do corpo, que nos outros membros da família. Clavícula mais fraca que em *Barylambda*. Ossos do membro locomotor anterior relativamente mais curtos, comparados com os do membro posterior, que em *Barylambda*, sendo os dos membros posteriores menos robustos que no último gênero citado (Fig. 469).

Ignatiolambda, também do Paleoceno inferior, é um pantodonte de tamanho médio (como o de um boi pequeno), com pré-molares e molares superiores e inferiores formando um *W* do tipo lambdóide. Caninos de tamanho moderado, mas relativamente grande para um membro desta família. Diastemas inexistentes. Falanges ungueais da mão subiguais, em tamanho, largas e fendidas, não tão longas, em comparação com a largura, como em *Pantolambda* e *Caenolambda*, mas bem mais largas.

Este gênero é, aparentemente, tão distinto de *Barylambda*, *Haplolambda* e *Leptolambda* como estes o são, entre si, mas, como o único espécime conhecido está muito mal conservado, com a dentadura muito maltratada, esta forma não pode ser tão bem caracterizada como as outras três. A espécie única, tipo, é *I. barnesi* Simons.

Família Titanoideidae Scott, 1937. Um só gênero, *Titanoides* Gidley, 1917, do Paleoceno superior da região ocidental dos Estados Unidos. A ele correspondem pantodontes de tamanho médio, hábitos provavelmente fossadores e regime alimentar sobretudo feito na base de tubérculos e raízes. O canino superior é muito grande,

achatado transversalmente, semelhante a um sabre, sendo separado do P^1 por curto diastema, a isto correspondendo uma redução das apófises coronóide e angular, da mandíbula, e um rebaixamento de nível da fossa glenóide, graças aos quais a mandíbula tinha maior amplitude de ação vertical, de modo a dar aos enormes caninos superiores maior liberdade de ação. Os dentes das séries pré-molo-molares retêm os primitivos crescentes pantolambdídeos. M^{1-2} basicamente triangulares, em contorno, relativamente mais extensos, no sentido ântero-posterior, e mais estreito, no sentido transversal, que nos outros pantodontes. Molares inferiores particularmente semelhantes aos dos corifodontídeos. Clavícula ampla e achatada, não alongada. Úmero com forame entepicondilóide. Mão provida mais propriamente de garras que de cascos, com rugosidades sobre os metacarpianos, à semelhança do que se vê nos Perissodactyla-Chalicotherioidea. *Titanoides primaevus* Gidley (= *Sparactolambda cooki* Patterson) é conhecida por mandíbula e dentes do Paleoceno (Fort Union) de North Dakota. Três outras espécies baseiam-se em material fóssil procedente do Paleoceno de Montana e Wyoming.

Titanoides e *Coryphodon* assemelham-se muito entre si, principalmente por caracteres da coluna vertebral, pélvis, alguns dos ossos dos membros e dentes inferiores. Patterson sugeriu, por isso, que os dois gêneros em consideração poderiam ter derivado dum ancestral comum, surgido após a separação dos outros troncos pantodontes. Caso assim tivesse sido, não haveria razão para separar *Titanoides* dos corifodontídeos. Simons afirma, porém, que seria difícil provar que tais semelhanças não sejam devidas à herança pantodonte, comum, das duas formas em consideração, assim como a um paralelismo evolutivo, resultante do aumento de tamanho. No resto da dentadura, na base do crânio e na estrutura dos pés, *Coryphodon* e *Titanoides* diferem tanto entre si como os outros Pantodonta.

Uma outra família, a dos *Pantolambdodontidae* Granger & Gregory, 1934, cujo gênero tipo é *únicoyPantolambdodon* Granger & Gregory; 1934, baseado numa

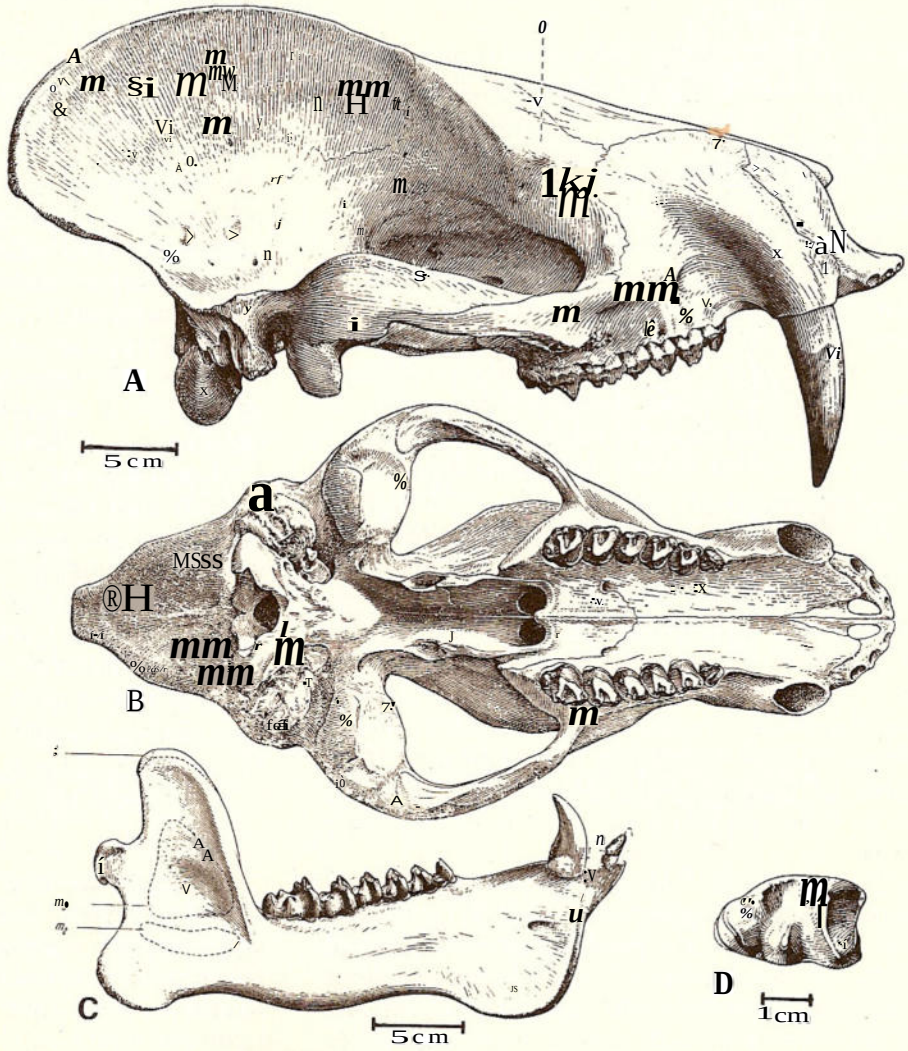


Fig. 470 – *Mongolotherium* Flerow, dinocerata do Eoceno inferior da Ásia. *A* e *D, M. efremovi* Flerow, crânio, de perfil (*A*), e M_3 direito, face de oclusão (*D*). *B* e *C, M. plantigradum* Flerow, crânio, em vista palatal (*B*) e mandíbula, de perfil (C) (de Flerow).

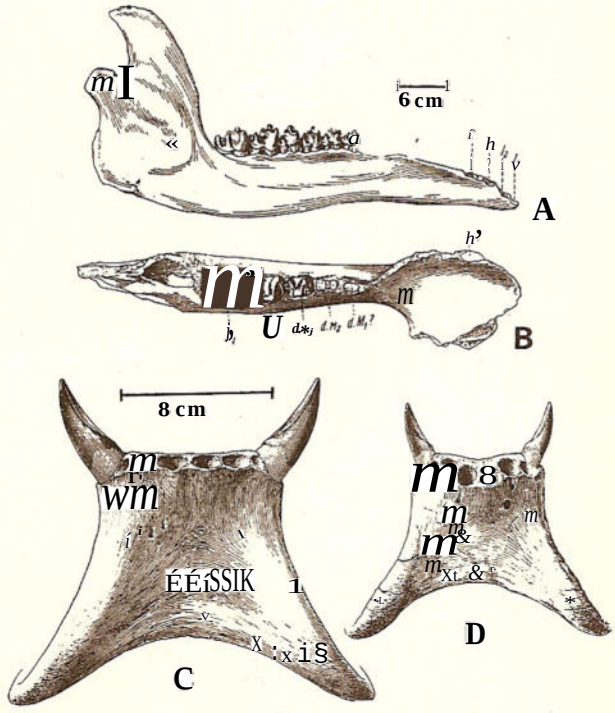
espécie (*Z. intermis* Granger & Gregory) do Eoceno superior de Ubin Shireh, região de Shara Murun, Mongólia, foi classificada entre os Pantodonta, com dúvida. Seus caracteres aberrantes são muito dificilmente ajustáveis aos de qualquer dos outros grupos e um reexame de sua dentadura inferior tornou ainda mais duvidosa sua tenue referência aos Pantodonta, como afirma Simons, de modo que, presentemente, parece preferível considerar o grupo como *incertae sedis* (de lugar incerto), dentro da Serungulata. O gênero é pouco conhecido, sendo baseado em restos esqueletais muito incompletos (pré-maxilares mandibulares, com dentes, um molar inferior isolado). A mandíbula, longa e delgada, de região sinfisiana bastante inclinada posteriormente, é de dentadura completa: os pré-molares inferiores apresentam talonido bem desenvolvido, sendo o P_4 molariforme, de estrutura diferente da que se conhece nos pantodontes típicos; os molares inferiores, bicrescentes, têm trigonido elevado, com protocônido e hipolofo bem desenvolvidos, e hipolonido em *V*.

Gruem DINOCERATA Marsh, 1873

Ungulados primitivos, arcaicos; de grande tamanho, em regra muito maiores que outros grupos, seus contemporâneos. Crânio com forte tendência a guarnecer-se de protuberâncias ósseas mais ou menos proeminentes, sobre os nasais, a maxila e o parietal, com a cavidade cerebral pequenissima. Fêmur, na maioria dos gêneros, sem terceiro trocanter. Tíbia não articulada com o calcâneo. Membros locomotores pentadáctilos, tornando-se gravígrados, com redução dos ossos do carpo e tarso. Colo do astrágalo pequeno ou ausente. Incisivos superiores presentes apenas nas formas mais primitivas. Caninos superiores às vezes muito desenvolvidos. Pré-molares superiores mais ou menos molariformes, com as três cúspides principais unidas em *V* cujo vértice é ocupado pelo protocône. Molares superiores de trigono simples. Incisivos e caninos inferiores pequenos. Molares inferiores bilofodontes.

Com exceção dos caracteres dentários e femurais e tendência pura a produção de apófises ósseas sobre o crânio, os Dinocerata poderiam enquadrar-se bem na diagnose dos Pantodonta, de modo que não é sem razão que essas duas ordens tenham sido consideradas, antes, como subordens duma ordem única, sob o nome de Ambylopoda, juntamente com os Taligrada, estes, hoje, considerados entre os Pantolambdidae e os Titanoideidae, e, ainda, os Pteriptychidae, atualmente classificados entre os Uncylarthra. Mas os caracteres dentários, principalmente, levaram a uma separação ordinal entre os dois grupos maiores, em consideração. Paleoceno superior e Eoceno superior da América do Norte e Ásia.

Fig. 471 – Mandíbulas de dinoceratas asiáticos. *A* e *B*, *Gobiatherium mirificum* Osborn & Granger, do Eoceno superior, vista lateral direita (*A*) e vista superior (*B*). *C*, *Mongolotherium plantigradum* Flerow e *D*, *M. efremovi* Flerow, do Eoceno inferior, mandíbulas, vistas de frente (de Flerow).



Os autores que mais recentemente trataram da taxonomia desta ordem foram Simpson (1945), Flerow (1950) eWheeler (1960).

Simpson considera, simplesmente, todos os dinoceratas dentro duma só família (Uintatheriidae), sem subdivisões subfamiliares.

Flerow propôs a subdivisão da ordem em três famílias: Prodinoceratidae, Uintatheriidae e Gobiatheriidae.

Wheeler, em sua revisão da ordem, voltou ao esquema de Simpson, admitindo a existência duma só família (Uintatheriidae) dentro da ordem, mas distriuindo os diversos gêneros, nela classificados, em três grupos subfamiliares: Bathyopsinae, Uintatheriinae e Gobiatheriinae.

Esta é uma proposição menos radical que a de Flerow e um ponto de vista mais avançado, em relação ao de Simpson.

A afirmativa de Wheeler, de que a divisão dos uintatérios em três grupos supragenéricos é conveniente e necessária, parece-nos perfeitamente plausível, de modo que a proposta de Flerow, supracitada, foi muito oportuna. Tal divisão não foi feita antes, como, muito razoavelmente, afirma Wheeler, em virtude, sem dúvida, do extraordinário conservantismo dos molares dos uintatérios,

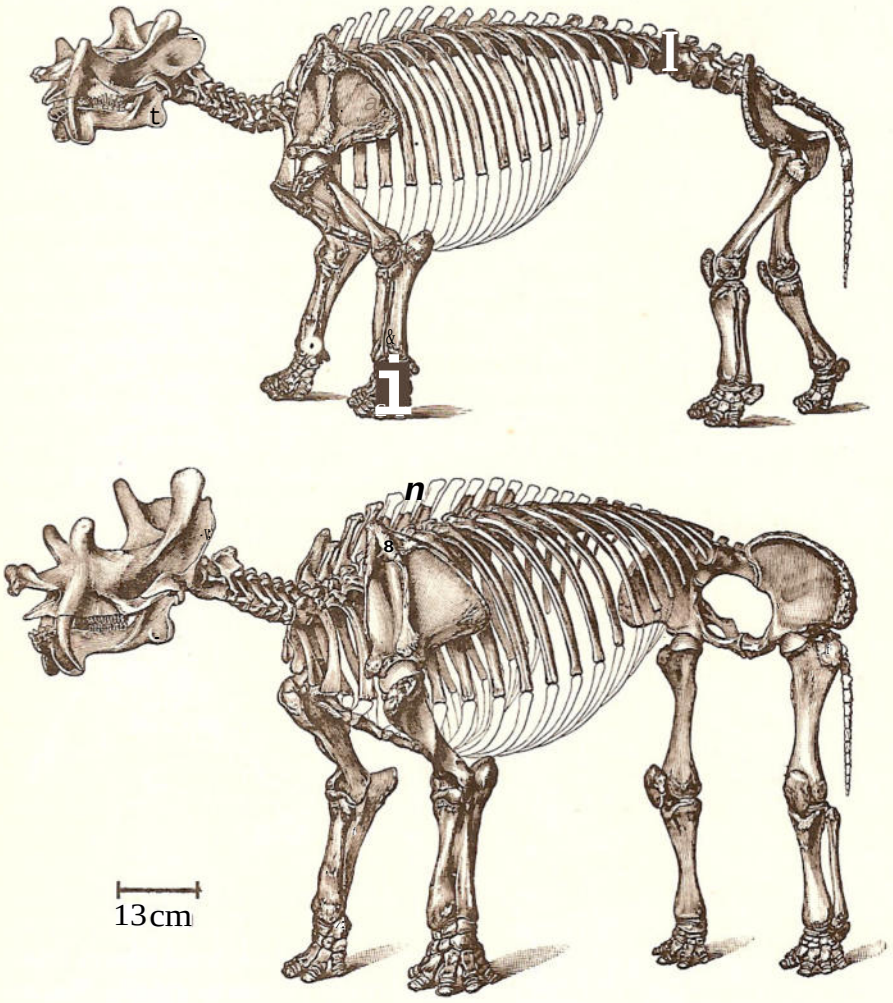


Fig. 472 – Em cima: esqueleto de *Uintatherium anceps* (Marsh). Embaixo: esqueleto de *Tetheopsis ingeris* (Marsh). Ambos do Eoceno médio norte-americano (de Marsh).

conservantismo este que pode ser melhor expresso taxonomicamente pela colocação dos três grupos propostos por Flerow em categorias taxonômicas mais baixas e, portanto, menos separadas entre si, porém, segundo nos parece, no estado atual dos conhecimentos, mais expressivas, sob o ponto de vista da filogenia do grupo.

Por tal razão, adotamos aqui, integralmente, a subdivisão proposta por Wheeler.. Este autor propôs, para a subfamília que agrupa os uintatérios mais primitivos, a denominação Bathyopsinae, derivada de Bathyopsidae Osborn, 1898, em cuja sinonímia, juntamente com o nome proposto por Osborn, coloca Prodinoceraíidae Flerow, seu exato equivalente taxonômico. A prioridade do nome proposto por Osborn, embora num sentido mais amplo, justifica plenamente a escolha.

Segundo Wheeler, há possibilidade de que os Pantodonta, Dinocerata e Xenungulata sejam subordens duma ordem natural, a que o tão desprezado nome Amblypoda seria aplicável. É um ponto de vista que nos parece um tanto razoável, mas cuja confirmação ou negação definitiva depende de futuras descobertas paleontológicas, principalmente no que concerne às formas sul-americanas, muito embora venha corroborar a hipótese que levantamos sobre uma possível afinidade mais estreita entre os Xenungulata e os Dinocerata (Paula Couto, 1952).

Família Uintatheriidae Flower, 1876. Esta é a única família da ordem cuja definição se ajusta, pois, aqui.

Subfamília Bathyopsinae Wheeler, 1960. Dinoceratas de tamanho pequeno a médio, em relação às formas finais do grupo, arcaicos, de crânio notavelmente elevado, desprovidos de protuberâncias ósseas ou com protuberâncias muito pequenas, mas com forte crista sagital. Dentadura pouco reduzida: 3/3 I, 1/1 C, 3/4-3 P, (?) 3/3 M. Incisivos superiores, pois, presentes. Canino superior alongado em sabre, sendo o inferior muito desenvolvido. Mento com lóbulos salientes. Membros locomotores curtos, não apropriados para a marcha gravígrada; patas

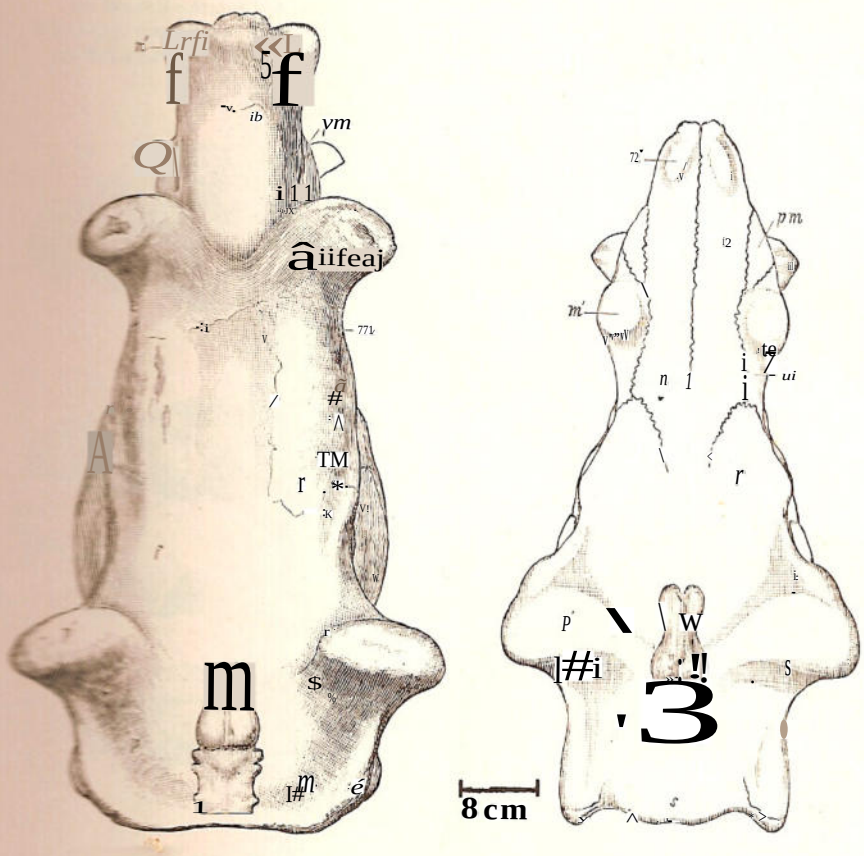


Fig. 473 – Crânios de *Tetheopsis ingens* (Marsh), à esquerda, e de *Uintatherium anceps* (Marsh), vistos de cima, mostrando o tamanho relativo do cérebro (de Marsh).

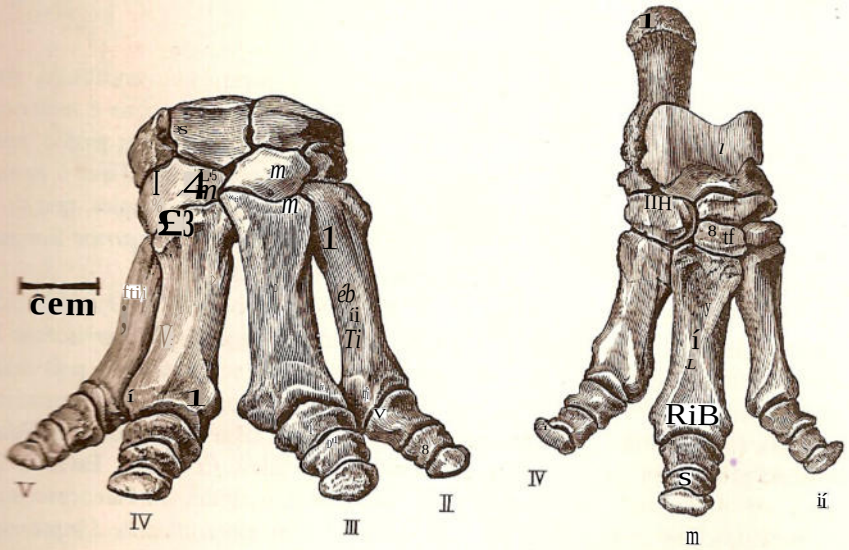


Fig. 474 – Esqueleto da pata anterior esquerda e da pata posterior (à direita) de *Tetheopsis ingens* (Marsh). Eoceno médio norte-americano (de Marsh).

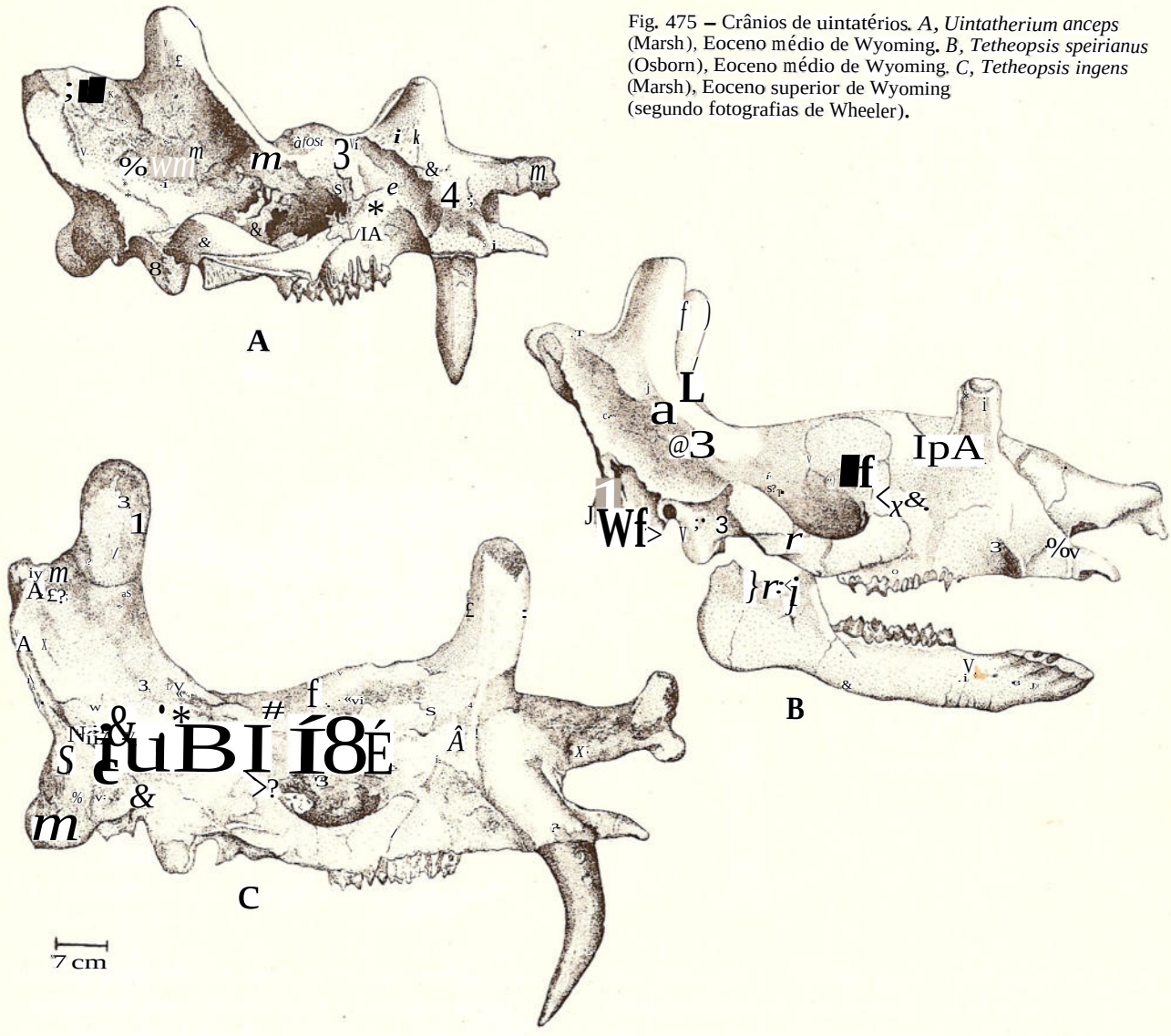


Fig. 475 – Crânios de uintatérios. *A*, *Uintatherium anceps* (Marsh), Eoceno médio de Wyoming. *B*, *Tetheopsis speirianus* (Osborn), Eoceno médio de Wyoming. *C*, *Tetheopsis ingens* (Marsh), Eoceno superior de Wyoming (segundo fotografias de Wheeler).

posteriores plantígradas. Bacia longa e estreita. Três vértebras sacras. Cauda longa.

Prodinoceras Matthew, Granger & Simpson, 1929. Este gênero, do Paleoceno superior de Gashato, Mongólia, baseia-se na região maxilar de um crânio, com grandes caninos, pré-molares e molares presentes, em fragmentos de dentes inferiores e em diversos outros elementos esqueletais, mais ou menos análogos aos de *Mongolotherium*, porém menores. Nos molares superiores, o hipocone é mais lingual que o protocone, sendo este ligado ao paracone e ao metacone por duas cristas em *V*. *P. martyr* Matthew, Granger & Simpson é a espécie única, tipo do gênero. É um pequeno uintatério primitivo (Fig. 479).

Probathyopsis Simpson, 1929, do Paleoceno superior e do Eoceno inferior dos Estados Unidos (Plateau Valley, Clark Fork e Gray Buli, respectivamente), é conhecido por dentes superiores e mandíbulas. Nos molares superiores, o protocone, paracone e metacone são unidos por duas cristas que convergem para o primeiro, em *V*, sendo o hipocone menos lingual que o protocone. O P^2 é menos molariforme, mais simples, que os posteriores. Tipo e espécie única: *P. praecursor* Simpson, de pequeno tamanho (Fig. 479).

Bathyopsoides Patterson, 1939, é conhecido por uma espécie de tamanho médio (*B. harrisorum* Patterson), baseada num crânio, acompanhado pela respectiva mandíbula (40 cm de comprimento, aproximadamente) e fragmentos de outros ossos, coletados no Paleoceno superior de Plateau Valley, Colorado, Estados Unidos. Seus dentes já tinham atingido, no Paleoceno superior, um estádio evolutivo semelhante ao de *Uintatherium*. O canino superior desenvolveu-se em possante defesa, sendo separado dos pré-molares por extenso diastema. Os

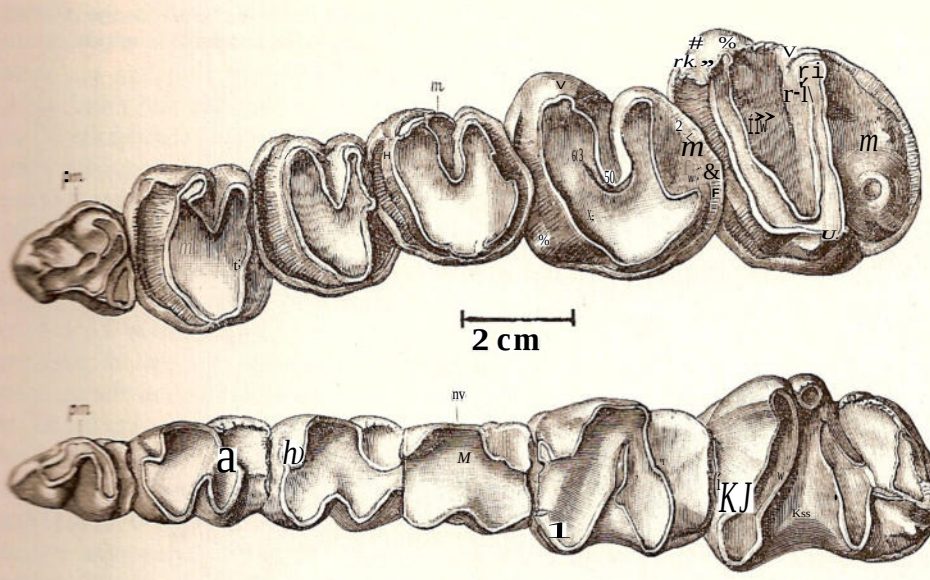


Fig. 476 – *Tetheopsis speiranus* (Osbom). Séries pré-molo-molares superior (em cima) e inferior (embaixo), vistas da superfície de oclusão (masticatória) (de Marsh).

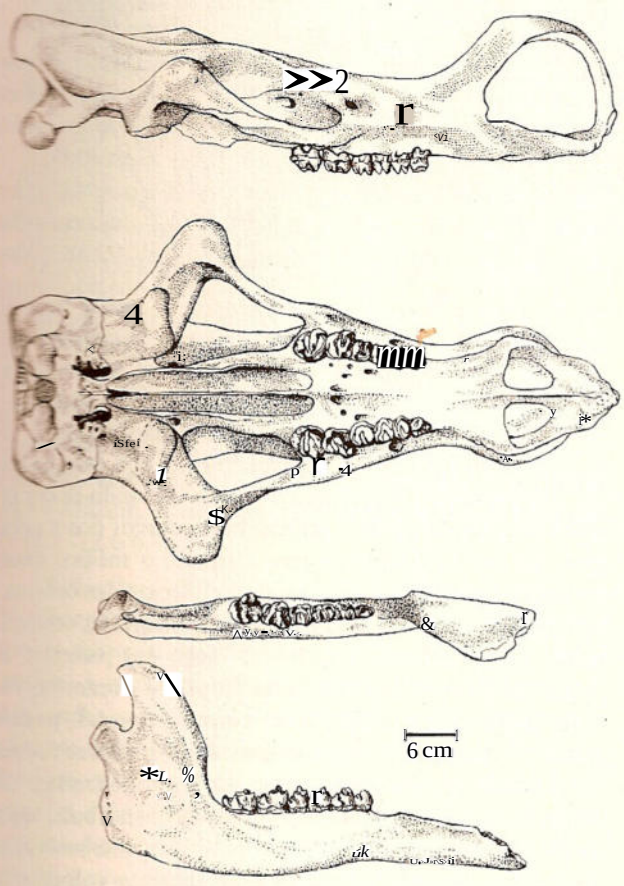


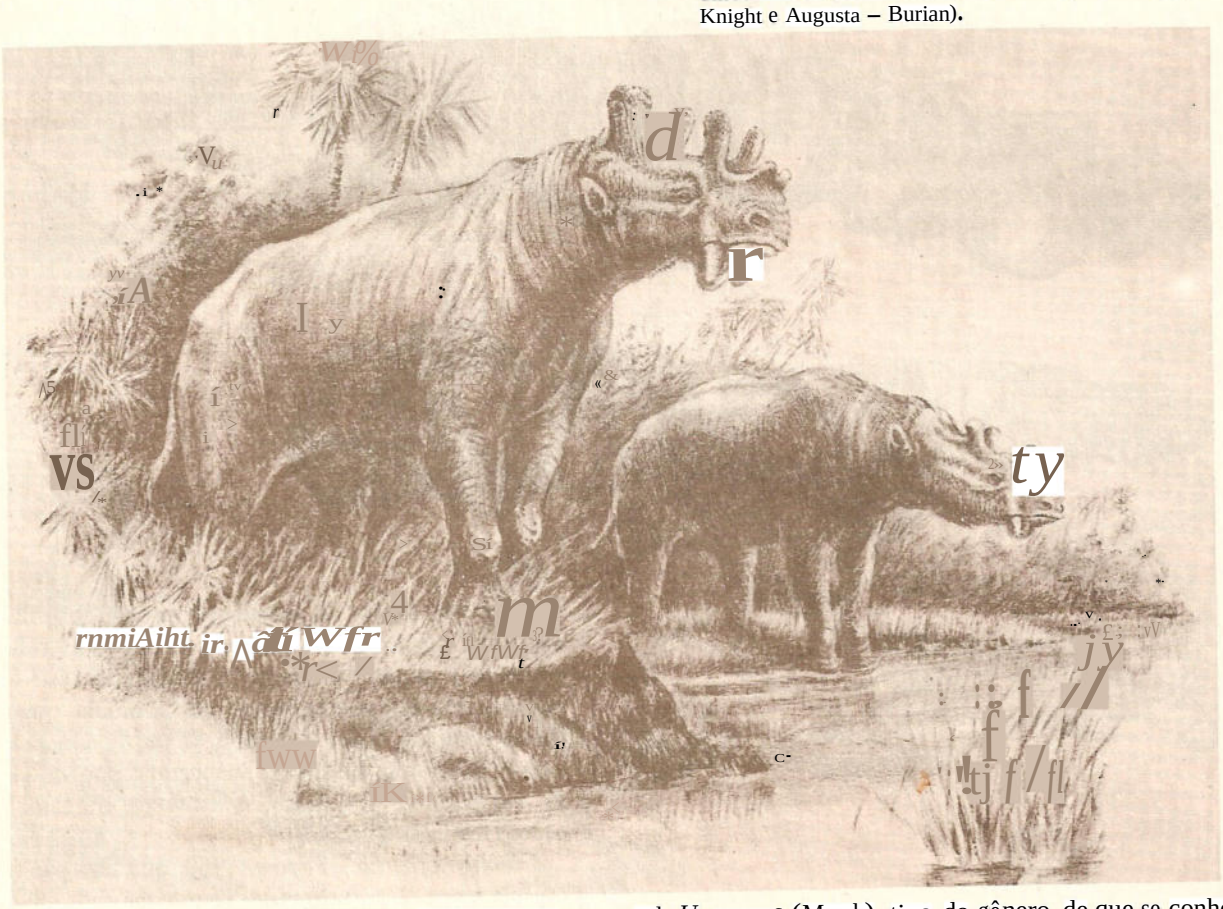
Fig. 477 – *Gobiatherium mirificum* Osbom & Granger, do Eoceno superior da Ásia. Grânio, visto de cima, de perfil e de [illegible], (segundo Osborn & Granger, em Flerov).

molares não fogem do paradigma normal do grupo. A apófise abmentoniana é bem desenvolvida. O resto do esqueleto é pouco conhecido. A descoberta desta forma paleocênica, já, praticamente, tão evoluída quanto a forma eocênica, típica do grupo, *Uintatherium*, veio dar ênfase à hipótese de que os Dinocerata, por um lado, e os Pantodonta, por outro, constituem, de fato, duas ordens distintas (Fig. 479).

Mongolotherium Flerow, 1950, que tem por tipo e espécie única M *plantigradum* Flerow, baseada em diversos crânios e mandíbulas, restos fragmentários de outros crânios e mandíbulas e partes de esqueletos, é do Eoceno inferior do Gobi meridional, Mongólia. Ê de grande tamanho. Seu crânio, de 45 cm de comprimento, tem as cristas sagital e ocipital extraordinariamente desenvolvidas, sendo sua região ocipital muito projetada para trás. Grande diastema separa o enorme canino superior dos pré-molares. Os molares assemelham-se mais ou menos aos de *Prodinoceras* e *Probathyopsis*. Fémur com fraco terceiro trocanter (Figs. 470 e 471-Ce 479j.

Bathyopsis Cope, 1881, do Eoceno inferior (Wind River, Estados Unidos), é conhecido por seu crânio e mandíbula, com os pré-molares e molares preservados. Seu crânio, muito dolicocéfalo, tem o rostro abruptamente alargado, anteriormente, para dar espaço aos enormes caninos superiores; o teto do crânio é largo e um tanto côncavo, com crista sagital pouco elevada e com os pares de protuberâncias ósseas medianas e posteriores em estágio incipiente; o par de cornos nasais era, parece, ausente, embora nada se possa afirmar de definitivo a tal respeito; uma excrescência frontal (supra-orbitária) é presente. A mandíbula é de aspecto peculiar; sua parte anterior é muito expandida, anteriormente, no sentido dorso-ventral (para servir de escudo ao enorme canino

Fig. 478 – Restauração de *Uintatherium anceps* (Marsh), dinocerata do Eoceno norte-americano (inspirada em Knight e Augusta – Burian).



superior), sem rebordo lateral saliente, inferiormente. Nada se conhece diretamente dos dentes anteriores aos pré-molares; seus alvéolos indicam, porém, que os incisivos e canino inferiores eram presentes e pequenos e que o canino superior era muito possante; os incisivos superiores já eram, provavelmente, ausentes. *B. fissidens* Cope, espécie única, era de tamanho mais ou menos equivalente ao de uma anta (Fig. 479).

Subfamília Uintatheriinae Wheeler, 1960. Dinocerata de grande tamanho, formas colossais e bizarras. Crânio munido de três pares de protuberâncias ósseas porosas, formadas sobre os nasais (as menores), maxilares (as de tamanho médio) e parietais (as maiores); crista sagital ausente. Dentadura mais reduzida que nos Protodinoceratidae: 0/3 I, 1/1 C, 3/3 P, 3/3 M. Canino superior enormemente expandido, em forma de sabre, sendo o inferior comumente pequeno. Lóbulos submentonianos bem desenvolvidos. Membros do tipo gravígrado. Bacia larga. Cauda curta.

Uintatherium Leidy, 1872, é do Eoceno médio. A ele foram atribuídas, sob diversos nomes genéricos, seus sinónimos, outras tantas espécies (*V mirabile*, etc.), todas, segundo Wheeler, resumíveis numa só espécie variável, *U. anceps* (Marsh), tipo do gênero, de que se conhecem esqueletos completos, magistral e minuciosamente descritos por Marsh, em sua monumental monografia sobre os Dinocerata. Seu crânio, relativamente mais curto e mais largo, principalmente na região cerebral, á notável sobretudo pelo desenvolvimento dos três pares de protuberâncias ósseas que o ornam, situando-se o par anterior e menor sobre a extremidade anterior dos nasais que são muito alongados para a frente, o médio, bem maior, sobre os maxilares, um tanto à frente das órbitas, o terceiro e posterior, que é o mais desenvolvido, sobre a cristã óssea que se desenvolve ao longo dos parietais, a partir da órbita. A excrescência frontal é diminuta, situando-se logo atrás do par de cornos principal, posterior. As órbitas comunicam-se francamente com as fossas temporais que são longas, mas um tanto estreitas. A expansão ou apófise submentoniana da mandíbula, que serve de escudo ao canino superior, é bem desenvolvida. Os caninos superiores constituem enormes colmilhos, presentes apenas nos machos. Os pré-molares e molares superiores são, praticamente, bilofodontes, apresentando, poréín, as duas cristas transversais, principalmente nos pré-molares, tendência a convergirem, internamente, em *V* cujo vértice corresponde ao protocone e cujas

pontas são formadas pelo paracone, a anterior, e pelo metacone, a posterior. Um hipocone rudimentar é presente nos molares e independente do cíngulo posterior. A estrutura dos pré-molares e molares inferiores é um tanto complicada; embora basicamente tetralofodonte, ela sofreu modificações que alteraram, um tanto, o aspecto comum do molar tetralofodonte; a crista anterior (ou trigonido) é pouco discernível, de modo que a crista que liga o protocônido ao metacônido pode, facilmente, passar por aquela, considerando-se, ipso facto, o vale posterior à mesma como a bacia do trigonido, quando pertence, de fato, ao talonido cuja crista principal, posterior, estende-se do entocônido ao hipoconulido, enquanto uma crista secundária, anterior, une, obliquamente, o hipocônido ao metacônido, condições estruturais estas, aberrantes. O esqueleto é, fundamentalmente, do tipo bravígrado. O pescoço é de comprimento médio, a cauda um tanto curta. A escápula é subtriangular. O pélvis é alongado. Os membros locomotores são de construção pesada; as patas, pentadáctilas, são curtas e maciças (Figs. 471, 473, 475, 478 e 479).

Elachoceras Scott, 1886, também do Eoceno médio das camadas de Bridger, baseia-se, segundo Wheeler, num crânio aparentemente patológico de um *Uintatherium* fêmea (Fig. 479).

Tetheopsis Cope, 1885. Uintatério de grande tamanho, distinto de *Uintatherium* e *Eobasileus* pelas proporções cranianas. Crânio longo e estreito, com protuberância parietal situada relativamente próxima do ocipital; parte póstero-dorsal da fossa temporal não alargada; proeminência maxilar situada principalmente sobre o diastema entre o canino e os pré-molares Superiores; porção do crânio anterior às protuberâncias maxilares moderadamente alongada. O comprimento do crânio chega a 95 cm. Duas espécies: *T. speirianus* (Osborn) e *T. ingens* (Marsh), ambas do Eoceno médio ou superior da formação Washakie, bacia Washakie, Wyoming, Estados Unidos (Figs. 472 a 476).

Eobasileus Cope, 1872, do Eoceno superior de Wyoming, Utah e Colorado, os únicos dos Estados Unidos a fornecerem, até agora, restos de animais desta ordem, é o último sobrevivente conhecido da família, assemelha-se muito a *Uintatherium* e *Tetheopsis*, dos quais se distingue, porém, por suas proporções cranianas. Seu crânio é alongado e estreito, com a protuberância nasal situada relativamente próxima do ocipital; parte póstero-dorsal da fossa temporal não alargada; protuberância supramaxilar de mais de 18 cm de comprimento e situada sobre os pré-molares; porção do crânio anterior a tal protuberância muito alongada. Protuberâncias nasais enormes e de forma peculiar. Sua espécie única, *E. cornutus* (Cope), atingia grande tamanho (o crânio chegar a 95 cm de comprimento) (Fig. 479).

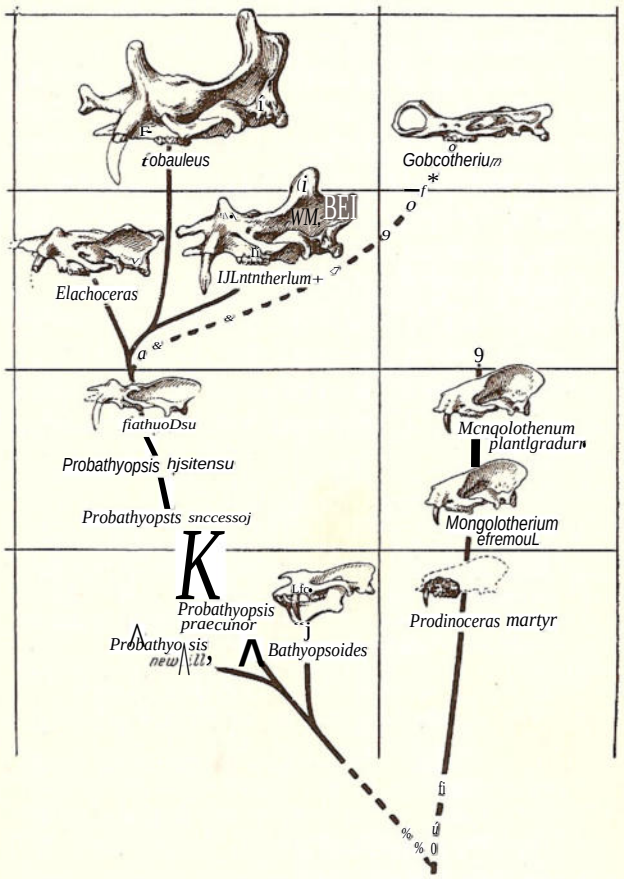


Fig. 479 – Linhas principais da filogenia dos Dinocerata, segundo Flerow. Origem admissível: Paleoceno inferior da Ásia. Ramo asiático: *Prodinoceras* Matthew, Granger & Simpson, do Paleoceno superior, e *Mongolotherium* Flerow, do Eoceno inferior. Ramo *noite-amcricano*: *Probathyopsis* Simpson, do Paleoceno superior e Eoceno inferior, com um ramo colateral, *Bathyopsoides* Patterson, sem descendência conhecida, do Paleoceno superior; *Bathyopsis* Cope, do Eoceno inferior; *Elachoceras* Scott e *Uintatherium* Leidy, do Eoceno médio \ *Eobasileus* Cope, do Eoceno médio e superior. *Gobiatherium* Osbom & Granger, do Eoceno superior da Ásia, teria sido, naquele continente, o ponto final de um filo de origem norte-americana.

Uintatherium, *Tetheopsis* e *Eobasileus* apresentam grande dimorflsmo sexual.

Subfamília Gobiatheriinae Wheeler, 1960. Inclui dinoceratas de grande tamanho, de crânio extremamente baixo e alongado, desprovido das protuberâncias ósseas supraparietais e supra-orbitais e de crista sagital; região nasal elevada, em forma de arco, com um par de pequenas protuberâncias ósseas. Lóbulos submentonianos, da mandíbula, ausentes. Fórmula dentária ligeiramente mais reduzida que a dos Uintatheriinae, em virtude da falta

insólita do canino superior (0/1 C). O esqueleto pós-craniano assemelha-se muito ao de *Uintatherium*.

O gênero único da subfamília é *Gobiatherium* Osbom & Granger, 1932, conhecido por restos esqueletais procedentes do Eoceno superior de Irdin Manha, Mongólia. O crânio tem 68 cm de comprimento, sendo de aspecto muito peculiar, em sua morfologia geral. Suas arcadas zigomáticas apresentam, por exemplo, na extremidade posterior, forte e ampla projeção óssea lateral. A região sinfisiária da mandíbula é expandida lateralmente, de forma espatular. Os metapodiais são longos e finos. Os dentes molares são de estrutura nitidamente dinocerata. Espécie única: *G. mirificum* Osborn & Granger (Figs. 47M *eB*, 479).

BIBLIOGRAFIA

CAILLEUX, A. – 1945 – Coryphodon européens et américains. *Mammalia, 9:* 33-46, 2 est..

CHOW, M. – 1957 – A new *Coryphodon* from Sintai, Shantung. *Vertebrata Palasiatica 1* (4): 301-304.

COPE, E. D. – 1883 – The ancestor of *Coryphodon*. *Amer. Nat.* 17: 406-407.

COPE, E. D. – 1884 – The Amblypoda. *Ibidem, 18:* 1110-1121, 1192-1202.

COPE, E. D. – 1885 – The genera of the Dinocerata. *Ibidem, 19:* 703-705.

EARLE, C. – 1892 – revision of the species of *Coryphodon*. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 4* (1), art. 12: 149-166. New York.

FLEROW, C. C. – 1952 – (Novos *Dinocerata* da Mongólia). *Compt. Rend. Acad. Sc. URSS, 86* (5): 1029-1032. (Em russo).

FLEROW, C. C. – 1952 – Pantodonty (Pantodonta), sobràmmye mongol' skoT paleontologicheskol ekspeditsieÍ Akademii Nauk SSSR. *Paleontologicheskiĭ Institut*. Trudy 41: 43-50.

FLEROW, C. C. – A new coryphodont from Mongolia, and on evolution and distribution of the Pantodonta. *Vertebrata Palasiatica, 1* (2): 73-81.

GIDLEY, J. W. – 1917 – Notice of a new Paleocene mammal, a possible relative of the Titanotheres. *Smithsonian Inst. Nation. Mus. Proc., 52:* 431-435. Washington.

GRANGER, W. & GREGORY, W. K. – 1934 – An apparently new family of Amblypod mammals from Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, 720: 1-8. New York.

LAVOCAT, R. – 1958 – Pantodonta. *In* "Traité de Paléontologie", dir. de J. Piveteau, *VI* (2): 145-161. Masson & Cie., Paris.

LEIDY, J. – 1872 – On some new species of fóssil Mammalia from Wyoming. *Proc. Acad. Nat. Sei. Philadelphia, XXIV:* 167-169.

MARSH, O. C. – 1873 – On the gigantic fóssil mammals of the order Dinocerata. *Amer. J. Sei.*, ser. 3, *5:* 117-122, est. 1-2.

MARSH, O. C. – 1876 – Principal characters of the Dinocerata. *Ibidem,, XI:* 163-168, 5 est.

MARSH, O. C. – 1876 – Characters of the genus *Coryphodon*. *Ibidem*, ser. 3, *XI:* 425-428.

MARSH, O. C. – 1877 – Principal characters of the Coryphodontidae. *Ibidem*, ser. 3, *14:* 81-88.

MARSH, O. C. – 1881 – Rcstoration of *Dinoceras mirabile*. *Ibidem, XXII:* 31-32, est. II.

MARSH, O. C. – 1884 – Dinocerata. A monograph of an extinct order of gigantic mammals. *Monogr. U. S. Geol. Surv., 10*, 237 pp., 56 est..

MARSH, O. C. – 1893 – Restoration of *Coryphodon*. *Amer. J. Sc., 46:* 321-326.

OSBORN, H. F. – 1881 – A memoir upon *Loxolophodon* and *Uintatherium*, two genera of the suborder Dinocerata. *Contrib. E. M. Mus. Geol. Arch. Coll. New Jersey*, Princeton, vol. I, N° 1.

OSBORN, H. F. – 1898 – A complete skcleton of *Coryphodon radians*. Notes upon locomotion of this animal. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 10:* 81-91. New York.

OSBORN, H. F. – 1898 – Evolution of the Amblypoda. Part I. Taligrada and Pantodonta. *Ibidem, 10:* 169-218. New York.

OSBORN, H. F. – 1924 – *Eudinoceras*. Upper Eocene Amblypod of Mongolia. *Amer. Mus. Novit.*, N° 145: 1-5. New York.

OSBORN, H. F. & GRANGER, W. – 1931 – Coryphodonts of Mongolia, *Eudinoceras mongoliensis* Osborn, *E. kholobolchiensis* sp. nov.. *Amer. Mus. Novit.*, N° 459: 1-13. New York.

OSBORN, H. F. & GRANGER, W. – 1932 – Coryphodonts and uintatheres from the Mongolian Expedition of 1930. *Ibidem*, N° 552: 1-16. New York.

PATTERSON, B. – 1933 – A new species of the amblypod *Titanoides* from Western Colorado. *Amer. J. Sei., 25:* 415-425.

PATTERSON, B. – 1934 – A contribution to the osteology of *Titanoides* and the relationships of the Amblypoda. *Proc. Amer. Philos. Soc., 73:* 71-101.

PATTERSON, B. – 1935 – Second contribution to the osteology and affinities of the Paleocene Amblypod *Titanoides*. *Ibidem, 75* (2): 143-162.

PATTERSON, B. – 1936 – Mounted skeleton of *Titanoides* with notes on the associated fauna. *Proc. Geol. Soc. Amer.*, 1935: 397-398.

PATTERSON, B. – 1937 – A new genus, *Barylambda*, for *Titanoides faberi*, Paleocene amblypod. *Field Mus. Nat. Hist. Geol. ser., 6* (16): 229-231. Chicago.

PATTERSON, B. – 1939 – New Pantodonta and Dinocerata from the upper Paleocene of Western Colorado. *Ibidem*, ser. 6 (24): 351-384. Chicago.

PATTERSON, B. – 1939 – A skeleton of *Coryphodon*. *Proc. New England Zool. Club, 17:* 97-110, est. VI-IX.

PATTERSON, B. – 1942 – *Barylambda*, one of the earliest large mammals added to Paleontological Hall. *Field Mus. News, 13* (11): 3-4. Chicago.

PATTERSON, B. & SIMONS, E. L. – 1958 - A new Barylambdid Pantodont from the late Paleocene. *Breviora, Mus. Comp. Zool., 93:* 1-8. Cambridge, Mass.

PAULA COUTO, C. de – 1952 – Fóssil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 99* (6): 355-394, est. 32-43. New York.

SCOTT, W. B. – 1886 – On some new forms of Dinocerata. *Amer. J. Sc.* er. 3. *31:* 303-307.

SCOTT, W. B. – 1937 - A history of land mammals in the Western Hemisphere. XIV - 786 pp. MacMillan Co. New York.

SIMONS, E. L. – 1960 – The Paleocene Pantodonta. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, n.s., *50* (6): 1-81. Philadelphia.

SIMPSON, G. G. – 1929 – A new Paleocene Uintathere and molar evolution in the Amblypoda. *Amer. Mus. Novt.*, N° 387: 1-9. New York.

SIMPSON, G. G. – 1945 – The Principies of Classification and a Classification of Mammals. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 85:* I-XVI, 1-350. New York.

WHEELER, W. H. – 1961 – Revision of the Uintatheres. *Peabody Mus. Nat. Hist. Buli.* 14: 1-93, 14 est. New Haven, Conn.

WOOD, H. E. – 1923 – The problem of the *Uintatherium* molars. *Buli. Amer. Mus. Nat. Hist., 48:* 599-604. New York.

ZITTEL, K. A. von – 1894 – *Traité de Paléontologie*, part I, *4:* 433448. Paris, Munich, Leipzig.

Capítulo XXIV

Ordens Pyrotheria Ameghino, 1895 e Xenungulata Paula Couto, 1952

A estas ordens extintas pertencem os maiores ungulados peculiarmente sul-americanos conhecidos. São também os dois únicos grupos de ungulados sul-americanos nativos que desenvolveram molares bilofodontes. Suas origens e relações de afinidade filética são ainda difíceis de discernir, mas temos razões para admitir que uns e outros talvez se tenham originado de condilartras ou, mesmo, de penungulados primitivos que teriam atingido a América do Sul, vindos da América do Norte, nos primórdios do Terciário ou mesmo no fim do Cretáceo, tendo se tornado rapidamente especializados. São dois grupos de origem e evolução independentes, partidos de ancestral comum ou não, de presença breve ou muito breve na cronologia geológica, restritos, que são, ao Cenozoico inferior.

Ordem PYROTHERIA Ameghino, 1895

Crânio alongado e estreito, principalmente em sua região rostral, com palato esguio e afilado para a frente, inserido entre os grandes dentes das séries pré-molar e molar, e apresentando pronunciada inclinação do plano da base do crânio para cima, em relação ao plano palatal, de modo a fazer ângulo obtuso com este. Em consequência, a região ocipital, inclusive os côndilos, além de muito inclinada para trás, de cima para baixo, é muito elevada acima do plano palatal. Fórmula dentária reduzida: 1 1 I, 0/0 C, 3/2 P, 3/3 M. Incisivos longos e fortes, projetando-se procumbentemente para a frente. Dentes das séries pré-molar e molar tetratuberculados, exceto os pré-molares anteriores, que são trituberculados, bunodontes, com tendência à bilofodontia, ou precocemente bilofodontes.

Os gêneros conhecidos restringem-se ao Terciário inferior da América do Sul (Paleoceno – Eoceno – Oligoceno), constituindo algumas de suas espécies os maiores mamíferos nativos da América do Sul.

As últimas descobertas paleontológicas indicam que o grupo se dividiu precocemente em dois filos, correspondentes a duas famílias distintas: Colombitheriidae e Pyrotheriidae.

Família Colombitheriidae Hoffstetter, 1970. Dentes da série pré-molar e molar subquadrados, tetratuberculados-bunodontes, incipientemente bilofodontes ou já bilofodontes, com lofos baixos, sendo os pré-molares anteriores tricuspidados.

Dois gêneros: *Proticia* Patterson, 1977, do Paleoceno superior ou Eoceno inferior da Venezuela, e *Colombitherium* Hoffstetter, 1970, de idade indefinida no Eoceno da Colômbia.

A *Proticia* pertence uma espécie, *P. venezuelensis* Patterson, 1977, baseada em um fragmento de ramo direito e da região sinflsiária de mandíbula com P_3 - M_1 e porção basal do colmilho inferior direito e alvéolo de seu homólogo esquerdo preservados. Formação Trujillo, distrito de Torres, Estado de Lara, Venezuela (Fig. 48CM).

O incisivo inferior, avolumado, era certamente alongado em defesa ou colmilho procumbente, como em *Pyrotherium*. Os P_3 - M_1, tetracuspidados, tendiam à bilofondontia, com as quatro cúspides principais mais bunóides que as dos pré-molares e molares superiores de *Colombitherium*, o único outro gênero conhecido da família; apenas um lofo transversal, o anterior (metalófido), baixo, menos nítido que os dos pré-molares e molares superiores de *Colombitherium*, sendo o hipocônido e o entocônido distintos entre si, não formando lofo. M_1 relativamente pequeno, em comparação com os P_{3-4}; P_4 - M_1 de coroa quadrangular, o P_3 de coroa oblonga.

A espécie única e tipo deste gênero era maior que a de *Colombitherium* e que as do xenungulado *Carodnia*. Era consideravelmente menos avançada em lofodontia que seu próximo contemporâneo, o pirotheriídeo *Carolozitellia*.

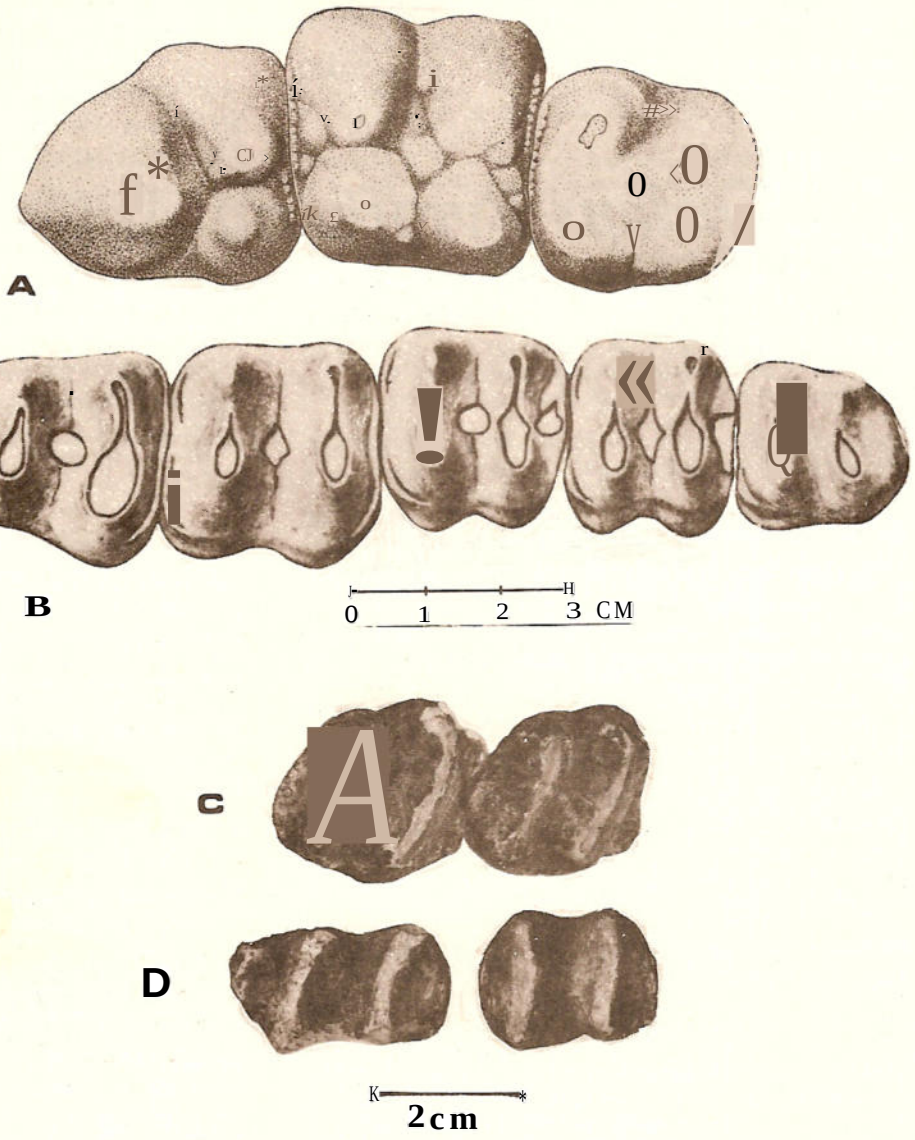


Fig. 480 – *A, Proticia venezuelensis* Patterson, P_3 - M_3 direitos do tipo. *B, Colombitherium tolimense* Hoffstetter, P^3 - M^3 direitos. Ce *D, Carolozittelia tapiroides* Ameghino, molares superiores (O e inferiores (D). Todos vistos da face de oclusão.

Colombitherium é conhecido também por apenas uma espécie, *C. tolimense* Hoffstetter, 1970, seu tipo, baseada em um fragmento de maxila direita com os P^3 - M^3 preservados, coletado na Formação Gualanday, departamento de Tolima, Colômbia (Fig. 480-5).

A série pré-molar e molar superior deve ter incluído também um P^2, como em *Pyrotherium*, segundo muito logicamente pensa Patterson (1977, p. 408), embora o mesmo não conste da série dentária preservada. P^3 - M^3 buno- e bilofodontes, com as cúspides externas (prétrites) mais elevadas que as externas (pós-trites) e, logicamente, as primeiras a sofrer desgaste. Série P^3 - M^3: 127 mm; P^4 a M^2 de coroa subquadrada e P^3 e M^3 de coroa aproximadamente oblonga, o P^3 com o lóbulo anterior mais estreito que o posterior, o contrário acontecendo no M^3; vale transversal profundo e bem aberto em ambas as extremidades, com um cônulo accessório intermediário (embora os dentes preservados apresentem pequena cova de desgaste no meio do vale transversal, em yez de um cônulo, Patterson (1977), p. 408 opina que tal cova corresponda a uma pequena cúspule que deveria existir quando o dente ainda não sofrera desgaste, como pode ser observado no Mj de *Proticia venezuelensis*, em que tal cônulo se encontra em vias de ser convertido numa cova pelo desgaste). Cíngulos externo e interno ausentes, sendo o anterior muito forte no M^1 (como nos P^{3-4}). Sutura entre as maxilas estendendo-se subhorizontalmente até o limite posterior do P^3, mas elevando-se fortemente para trás, obliquamente ao plano alveolar. A espécie única, *C. tolimense*, deve ter sido de tamanho aproximadamente equivalente ao do moderno *Tapirus americanas*.

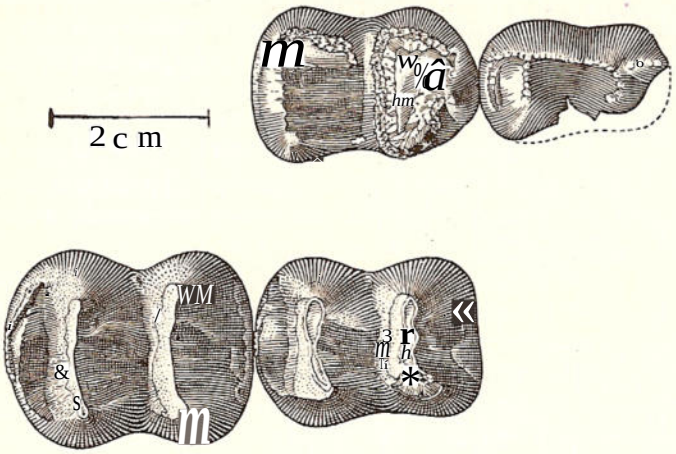


Fig. 482 – *Griphodon peruvianus* Anthony, um provável pirotério do Terciário do Peru. Em cima: P_{3-4} esquerdos. Embaixo: dm_4 - M, esquerdos (de Patterson).

côndilos situados em nível muito mais elevado que o dos dentes, com uma diferença de, aproximadamente, 30 cm, pois os ocipitais, além de curtos, são muito projetados para trás, inferiormente. As narinas externas deviam situar-se em posição muito recuada, entre as órbitas, com os ossos nasais talvez bem desenvolvidos; o canal nasal atravessa o crânio verticalmente, de cima para baixo. As órbitas são pequenas, abertas para as fossas temporais e situadas acima dos P^4. A arcada zigomática, muito desenvolvida dorso-ventralmente, embora formada por placa relativamente fma, é forte e contínua póstero-dorsalmente com a crista ocipital, como nos notoungulados. Uma sutura entre a maxila e o jugal evidencia que este último osso citado contribuía amplamente para a formação da parte anterior da arcada zigomática. O palato ósseo é extremamente reduzido em largura, como o de alguns roedores, afilando-se para a frente, a tal ponto que os segundo e terceiro pré-molares dos lados opostos entram em contato lateral interno entre si, para o que também contribuem o tamanho relativamente enorme dos dentes deste gênero e o fato de as duas séries dentárias superiores convergirem anteriormente. Mesmo posteriormente, o espaço palatal entre as duas séries dentárias é exíguo, de modo a ser difícil imaginar-se que espécie de língua se movimentava entre elas e como o animal a usava. Forte crista transversal existe sobre o ocipital, para inserção de poderosos músculos cervicais, necessários ao suporte da pesada cabeça. A mandíbula é possante, com região sinfisiária muito maciça, ramo montante baixo e enormemente expandido ântero-posteriormente.

Patterson (1977, pp. 411-419, Fig. 7), reestudando o crânio descrito originalmente por Loomis (1914), depois de submetê-lo a trabalhos de preparação adicionais, com remoção dos restos da rocha matriz ainda aderidos à peça, apresentou importantes correções à descrição original. Ele revelou que o teto do crânio e a parte dorsal da região ocipital foram completamente removidos pela erosão, o que também aconteceu com a superfície dorsal das pré-maxilas e com grande parte da base do crânio. Além disso, o crânio sofreu danos adicionais por compressão lateral. Assim, na figura original, publicada por Loomis (Figs. 481-4, *B e C*), os nasais e partes adjacentes dos frontais, assim como o ângulo póstero-lateral do

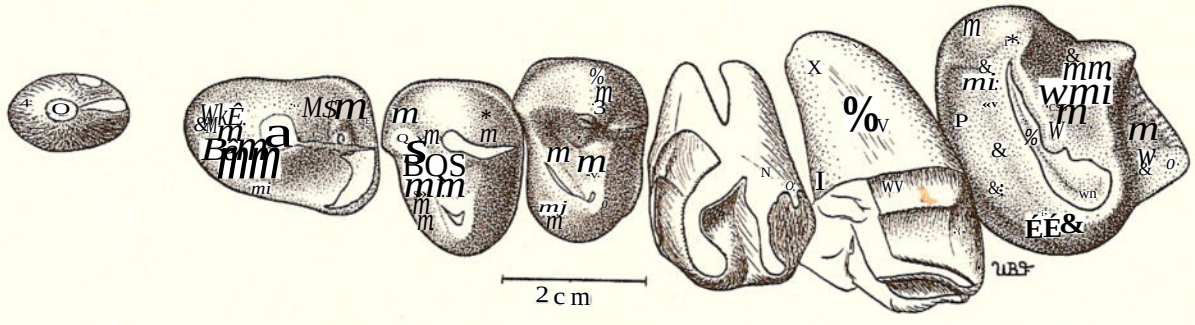


Fig. 483 – *Carodnia vieirai* Paula Couto. P^{1-4}, M^{1-2} incompletos e um tanto deslocados e M^3 esquerdos, vistos da face de oclusão. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

tem do crânio, por exemplo, representados por Loomis como tais, são, na verdade, soalhos de partes de tal sistema. Para termos de comparação, reproduzimos a reconstituição dada por Patterson ao mesmo crânio (Fig. 481-*D*).

Os dentes apresentam-se muito reduzidos, em número $\frac{2.3.3.3}{1.0.2.3} \times 2 = 28$. Os dois incisivos superiores são curtos colmilhos, dirigidos obliquamente para a frente e para fora, sendo o segundo bem maior que o primeiro, que é um tanto curto. O único incisivo inferior apresenta-se como forte colmilho, não muito longo, mas muito procumbente. Todos os incisivos são cobertos por esmalte e são de crescimento contínuo, de polpa aberta na base. Os incisivos laterais, o canino e o primeiro pré-molar superior e inferior são ausentes, de modo que amplo diastema existe em seu lugar. Os pré-molares superiores e inferiores, com exceção do mais anterior, na maxila e na mandíbula, são molariformes, sendo, como

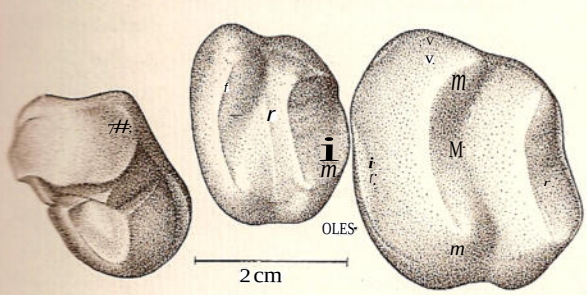


Fig. 484 – *Carodnia vierai* Paula Couto. P^4 - M^2 esquerdos, face de oclusão. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

os molares, bilofodontes, isto é, munidos de duas fortes cristas transversais, os superiores sem ectolofo. O pré-molar superior anterior (P^2) é relativamente pequeno e apresenta três cúspides cónicas, arranjadas em triângulo, com uma cúspide anterior e duas posteriores e um vale aberto entre elas, na face posterior do dente. O pré-molar inferior anterior (P_3) tem uma cúspide anterior e uma crista transversal posterior.

Pouco se conhece da coluna vertebral. As vértebras cervicais muito curtas, lembram as dos elefantes. As apófises neurais das vértebras dorsais são muito baixas, em contraste com o tamanho e peso da cabeça, pois, em geral, nelas se inserem, por sua extremidade distai, os músculos que suportam esta. O resto do que se conhece do esqueleto demonstra que o animal era do tipo pesado e maciço, de membros colunares, como os proboscídeos e hipopótamos, por exemplo, aos últimos dos quais devia equivaler, em tamanho. A estrutura do crânio, no que concerne à região nasal, sugere a antiga presença de curta mas forte tromba.

As semelhanças que se notam entre os pirotérios e os elefantes são, certamente, devidas a evolução convergente.

Griphodon, tido incicialmente como um perissodáctilo, foi classificado por Patterson nesta ordem. É conhecido por um fragmento de ramo mandibular com os D_4, M_1 em uso e os P_{3-4} não irrompidos, procedente de depósitos terciários (Eoceno ou Oligoceno) do Peru (Anthony, 1924; Patterson, 1942). O P_4 é quase plenamente bilofodonte e de aspecto dèfinitivamente piroteriano, com paracônido presente, como em *Proticia*. O M_1 lembra o do xenungulado *Carodnia*, mas sua semelhança com o de *Propyrotherium é* notável; a plataforma (cíngulo) posterior é ampla, mais do que no de *Carodnia*. Os lófidos apresentam pequenos dentículos, como nos piroteriídeos típicos. O ramo mandibular é forte e espesso, mais do tipo piroteriano que xenungulado (Patterson, 1977, p. 409). Os lófidos dos pré-molares e molares inferiores são ligeiramente mais transversos que em *Carolozittelia* (Fig. 482).

Outros nomes genéricos, propostos por Ameghino, com base em espécies duvidosas, conhecidas por restos muito problemáticos, do Eoceno inferior (Casamaiorense) da Patagônia, são de validade muito discutível.

Ordem XENUNGULATA Paula Couto, 1952

Esta ordem contém uma só família com apenas um gênero bem definido, cujas características estruturais, até certo ponto paralelas às dos pirotérios, definem a ordem.

Os xenungulados são ungulados primitivos, sul-americanos, extintos, de tamanho relativamente grande, digitígrados, com membros locomotores relativamente curtos e um tanto delgados e extremidades pentadáctilas. Os ossos do carpo e provavelmente os do tarso são alternados. A mandíbula é forte, alta, mas relativamente delgada e curta. A dentadura é completa ($\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3} \times 2 = 44$ dentes) e de aspecto muito peculiar, com incisivos e caninos fortes, os primeiros cinzeliformes, os últimos pontiagudos e um tanto curvos. Os pré-molares e molares são braquiodontes, isto é, de coroa baixa e providos de raízes. Os P^{1-2} são simples, birradiculados, comprimidos lateralmente, bem mais longos que largos, com uma cúspide mesial, principal, forte. Os P^{3-4} são trirradiculados, transversos, de igual desenvolvimento, com protocone forte e cónico e paracone alto e meso-externo, confluente com o metacone. O P_3 é similar ao P_2, mas tem protolófido incipiente e talonido pouco mais largo. O P_4 é um tanto molariforme, quadrangular. Os molares são bilofodontes, isto é, apresentam duas cristas transversais, paralelas. No último molar superior (M^3), as duas cristas transversais convergem internamente, em *V*; no último molar inferior (M_3), a crista posterior é ausente, apresen-

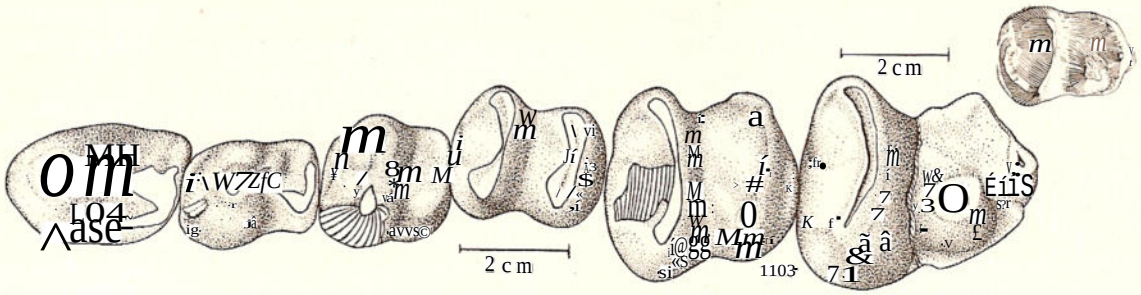


Fig. 485 – *Carodnia vieirai* Paula Couto. P_2-$_4$ e M_1-$_3$ esquerdos, vistos de cima. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Em cima: *C. feruglioi* Simpson, M_3 esquerdo, face de oclusão. Paleoceno superior da Patagônia.

tando-se as cúspides do talonido (hipocônido, entocônido e hipoconulido) mais ou menos isoladas, em suas posições relativas (Figs. 483 a 487).

O tipo e participante único da ordem é *Carodnia* Simpson, 1935, do Paleoceno superior sul-americano, previamente classificado, com dúvidas, entre os Pyrotheria, em virtude de seus molares bilofodontes, que eram os únicos elementos que se conheciam até pouco tempo.

Molares bilofodontes desenvolveram-se independentemente em diversas ordens de mamíferos (Marsupialia, Pantodonta, Pyrotheria, Xenungulata, Proboscidea, Sirenia, Perissodactyla, Artiodactyla e Edentata, pelo menos), de modo que este caráter, por si só, não indica, necessariamente, relação de afinidade. A dentição de *Carodnia*, em conjunto, e particularmente seus incisivos, caninos e pré-molares excluem pertinência a qualquer das outras ordens conhecidas, em que ocorrem molares bilofodontes. As partes esqueletais disponíveis são também distintivas e tendem, igualmente, a confirmar a separação de *Carodnia* numa ordem à parte.

O único outro gênero conhecido que, eventualmente, pode vir a ser classificado nesta ordem, com a descoberta de restos mais completos do que os que se conhecem, é *Carolozittelia* Ameghino, atualmente classificado entre os Pyrotheria, não sendo também de desprezar a hipótese de que ele pertença a algum outro grupo desconhecido, de molares bilofodontes.

Os Xenungulata surgiram provavelmente de algum ramo dos Condylarthra ou, mesmo, dos Paenungulata, logo após a chegada à América do Sul das hordas de ungulados primitivos da América do Norte, nos últimos tempos do Cretáceo ou nos primórdios do Paleoceno. Representam, aparentemente, uma linha filogenética independente da dos Astrapotheria, Notoungulata e Litopterna, que podem ser considerados como descendentes de vários grupos de Condylarthra, na América do Sul. Xenungulata e Pyrotheria talvez possam ser considerados como grupos colaterais, originários de tronco ancestral comunio

Carodnia assemelha-se também a *Uintatherium*, um Dinocerata do Eoceno médio dos Estados Unidos, sob diversos pontos de vista. As semelhanças entre estes dois gêneros do Terciário inferior e o fato de que os grupos a que pertencem (Xenungulata e Dinocerata) se dintingam

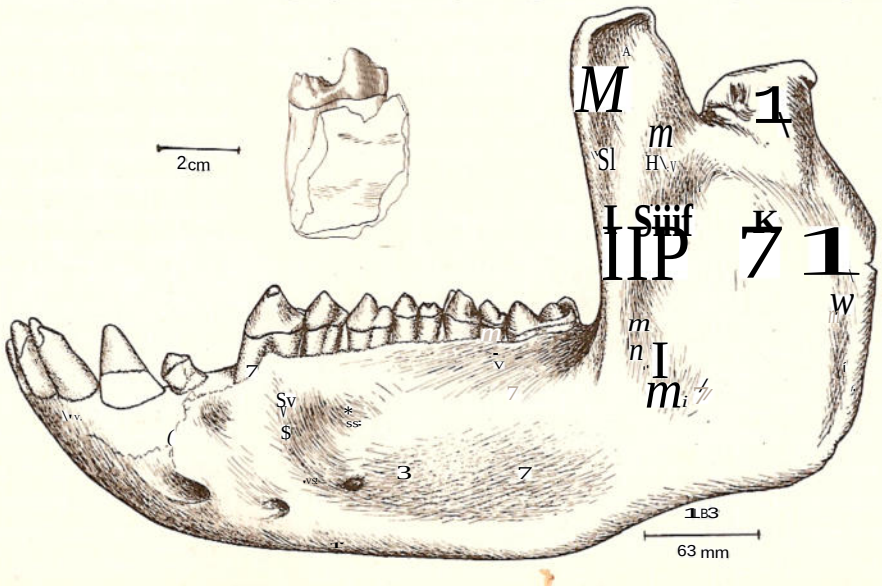


Fig. 486 – *Carodnia vieirai* Paula Couto. Ramo mandibular esquerdo, vista externa, com os dentes. Paleoceno superior de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Em cima: C. *feruglioi* Simpson, M_3, vista interna, Paleoceno superior da Patagônia (escalas diversas).