

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

YUMI ASAKURA BEZERRA DE OLIVEIRA

**PALEOHISTOLOGIA COMPARADA EM
OSTEODERMOS DE *Panochthus* sp. Burmeister, 1886
E *Neuryurus* sp. Ameghino, 1889 (XENARTHRA,
GLYPTODONTOIDEA)**

**Recife
2015**

YUMI ASAKURA BEZERRA DE OLIVEIRA

PALEOHISTOLOGIA COMPARADA EM OSTEODERMOS DE *Panochthus* sp.

Burmeister, 1866 E *Neuryurus* sp. Ameghino, 1889 (XENARTHRA,
GLYPTODONTOIDEA)

Dissertação apresentada à Pós-Graduação em Geociências do Centro de Tecnologia e Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, orientada pelo Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira e co-orientada pelo Prof. Dr. Jorge Luiz Lopes da Silva como preenchimento parcial dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Geociências, área de concentração Geologia Sedimentar e Ambiental, defendida e aprovada em 22 de maio de 2015.

RECIFE/ 2015

Catálogo na fonte
Bibliotecária Margareth Malta, CRB-4 / 1198

048p

Oliveira, Yumi Asakura Bezerra de.

Paleohistologia comparada em osteodermos de *Panochthus* sp. Burmeister, 1866 e *Neuryurus* sp. Ameghino, 1889 (Xenarthra, Glyptodontoidea) / Yumi Asakura Bezerra de Oliveira. - Recife: O Autor, 2015.

78 folhas, il., gráfs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira.

Coorientador: Prof. Dr. Jorge Luiz Lopes da Silva.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2015.

Inclui Referências.

1. Geociências. 2. Osteodermo. 3. Paleohistologia. 4. *Neuryurus*. 5. *Panochthus*. 6. Bone Profiler. I. Oliveira, Édison Vicente. (Orientador). II. Silva, Jorge Luiz Lopes da. (Coorientador). III. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.)

BCTG/2015-170

PALEOHISTOLOGIA COMPARADA EM OSTEODERMOS DE *Panochthus* sp.
Burmeister, 1866 E *Neuryurus* sp. Ameghino, 1889 (XENARTHRA,
GLYPTODONTOIDEA)

Yumi Asakura Bezerra de Oliveira

APROVADA

Dr. Edison Vicente de Oliveira

22 de Maio de 2015

Dr. Kleberson de Oliveira Porpino

22 de Maio de 2015

Dra. Marcia Cristina da Sila

22 de Maio de 2015

*Dedico ao Nico,
meu eterno companheiro.*

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira pela confiança depositada e por dividir comigo seus conhecimentos ao longo destes dois anos.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. Jorge Luiz Lopes da Silva, por todos os anos de ensinamento e trabalho em conjunto.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão da bolsa de estudo de mestrado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências e a todos os professores que contribuíram com a minha formação.

Aos professores da banca examinadora por aceitarem o convite e pelas contribuições valiosas.

Ao Laboratório de Macrofósseis do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro e a Profa. Dra. Lílían Bergqvist pela ajuda na confecção das lâminas.

Ao Setor de Paleontologia do Museu de História Natural da UFAL, pelo material cedido para utilização neste trabalho. A todos os integrantes do Museu de História Natural da UFAL, grandes amigos e sempre uma razão para voltar para casa.

A todos os integrantes do Laboratório de Paleontologia da UFPE (PALEOLAB) pelas proveitosas discussões, amizade e acolhida. Em especial à Karol e Ludmila, com quem dividi tardes de trabalhos e alegrias.

Aos amigos do “Bicho Pedrado”, pela amizade imensurável, se tornaram também minha família. Ao Anderson Lino, um agradecimento especial, pelo companheirismo e amizade.

Ao Jhonatan Guedes, pela ajuda na confecção do mapa, além da amizade e incentivo diário.

Ao Paulo Pereira, por toda ajuda durante este trabalho e acolhida no Rio de Janeiro, e especialmente pela amizade.

Aos meus amigos de Maceió e Recife, Érica Omena, Jéssika Neves, Bárbara Lacerda, Anny Rafaela, Juliana Guzman, Marcelo Guimarães, Cícero Vicente.

À minha família, por todo apoio. Obrigada especialmente aos meus pais, Junko Asakura e Cícero Oliveira, por acreditar em mim em todos os momentos e permitir que meus sonhos virassem realidade. À minha querida irmã Emi Asakura, por ser a inspiração que é, por todo amor que palavras não podem descrever.

A todos que contribuíram para a realização deste trabalho, meu mais sincero obrigada.

*“To see a World in a Grain of Sand
And a Heaven in a Wild Flower,
Hold Infinity in the palm of your hand
And Eternity in an hour”*

Mr. Blake

RESUMO

Osteodermos constituem um osso tegumentar com alto potencial de fossilização que proporciona inúmeras informações sobre a morfologia do tegumento de animais existentes e fósseis, apresentando um alto grau de diversidade morfológica e histológica. Entre os mamíferos, osteodermos ocorrem principalmente em membros do clado Xenarthra. A escassez de informações sobre a microestrutura de osteodermos de xenartros indica a necessidade de estudos semelhantes para mamíferos encouraçados, como aqueles da Ordem Cingulata (tatus, pampatérios e gliptodontes). Aqui são apresentados novos dados sobre a histologia de osteodermos de dois gliptodontes *Panochthus* sp. e *Neuryurus* sp., no intuito de diferenciar as duas espécies através da histologia dos seus osteodermos. O material utilizado é proveniente dos Estados de Pernambuco, Paraíba, Alagoas e Rio Grande do Sul. Os osteodermos de *Neuryurus* sp. apresentam uma pobre organização espacial das fibras e uma grande área trabecular na região central, indicando um padrão ósseo diferente do encontrado em *Panochthus*, que se caracteriza por uma região central menos esponjosa que *Neuryurus*. Através do programa Bone Profiler foi obtido o grau de compactação dos espécimes, sendo *Neuryurus* sp. em torno de 70%, enquanto que para *Panochthus* sp. este valor ficou em aproximadamente 90%, demonstrando a diferença no padrão ósseo do osteoderma. O presente trabalho evidencia a variação microestrutural nos osteodermos estudados e mostra a importância da paleohistologia como ponto de partida para um melhor conhecimento de táxons extintos.

Palavras-chaves: Osteoderma. Paleohistologia. *Neuryurus*. *Panochthus*. Bone Profiler.

ABSTRACT

Osteoderms are integumentary bones with high fossilization potential that hold information about the anatomy of the skin in many extant and fossil animals, presenting a high degree of morphological and histological diversity. Among mammals, osteoderms occur mainly in members of the Xenarthra clade. The scarcity of information on the xenarthran osteoderms microstructure indicates the need for similar studies for armored mammals of the Order Cingulata (armadillos, pampatheres and glyptodonts). Here is presented new data on the osteoderms histology from two glyptodonts, *Panochthus* sp. and *Neuryurus* sp., in order to differentiate the two species through the histology of their osteoderms. The material used in this study is from the states of Pernambuco, Paraíba, Alagoas and Rio Grande do Sul. The osteoderms of *Neuryurus* sp. have a poor spatial organization of the mineralized fibers and a large trabecular area in the central region, indicating a different bone pattern found in *Panochthus*, which is characterized by a central region less spongiosa than *Neuryurus*. Through the Bone Profiler program was obtained the degree of compactness of the specimens, with about 70% for *Neuryurus* sp. and approximately 90% for *Panochthus* sp. showing the difference in bone pattern osteoderm. This work demonstrates the microestructural variation studied in osteoderms, and shows the importance of paleohistology as a starting point for a better understanding of extinct taxa.

Keywords: Osteoderm. Paleohistology. *Neuryurus*. *Panochthus*. Bone Profiler.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1- Xenartras da América do Sul: (a) o moderno tatu *Dasypus* desenhado em escala com (b) e (c) o gliptodonte *Glyptodon* do Pleistoceno, mostrando a armadura completa, um detalhe da armadura e do esqueleto; (d) preguiça *Hapalops* do Mioceno; (e) um cenário do Pleistoceno da América do Sul, mostrando a preguiça terrícola *Megatherium* (esquerda) e o gliptodonte *Doedicurus*; (f, g) o tamanduá *Tamandua* e seu crânio em vista lateral; (h) vértebras dorsais do tamanduá *Myrmecophaga*, mostrando articulações extras, uma condição dos xenartras.22
- Figura 2 - Distintos aspectos e formas encontrados em osteodermos de gliptodontes: a) *Paraeucinepeltus raposeirasi* González-Ruiz et al, 2011; b) *Propalaeohoplophorus australis* Amghino, 18887; c) *Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané e Carlini, 1998; d) *Panochthus* sp.; e) *Neuryurus* Ameghino, 1889; f) *Doedicurus clavicaldatus* (Owen, 1847); g) *Glyptodon* sp; h) *Glyptotherium floridanum* Simpson, 1929. Escala 5cm.24
- Figura 3 - Cladograma mostrando a condição de grupo natural de *Panochthus* e os táxons incluídos na tribo Hoplophorini.26
- Figura 4 - Árvore mais parcimoniosa obtida através de análise cladística, demonstrando o monofiletismo do gênero *Panochthus*.27
- Figura 5 - Mapa de localização, onde se destacam os pontos referentes à distribuição geográfica do material estudado: 1) Povoado Caboclo, Afrânio, PE; 2) Lagoa de Inhapi, Inhapi, AL; 3) Poço das Trincheiras, AL; 4) Fazenda Nova, Brejo da Madre de Deus, PE; 5) Santa Cruz do Capibaribe, PE; 6) Paraíba; 7) Arroio Garupá, Quaraí, RS.32
- Figura 6 - Espécimes sendo impregnados com resina epóxi para confecção das lâminas histológicas.35
- Figura 7 - Material impregnado com resina epóxi, já cortado e pronto para a colagem nas lâminas.36
- Figura 8 - Lâmina de *Panochthus* sp. pronta.37
- Figura 9 - Estrutura lamelar de osso longo de mamíferos. a) canais de Havers (HC) compõem a maior parte do osso lamelar. Lamelas periférica (Pl) encontram-se na superfície do periósteo. b) Um desenho de um corte histológico de um fêmur humano mostrando canais de Havers em secção transversal. Lamelas intersticial (Int) entre

os sistemas de Havers mais desenvolvidos, e lacunas (La), na qual osteócitos teriam sido alojados.	38
Figura 10 - Desenho esquemático das lâminas. <i>Neuryurus</i> sp.: a) MCPU-PV 153, b) MCPU-PV 154; <i>Panochthus</i> sp.: c) DGEO-UFPE 5830, d) DGEO-UFPE 6528/A, e) DGEO-UFPE 6921. Escala: 5mm.	41
Figura 11 - Osteodermos de <i>Neuryurus</i> sp. DGEO-UFPE 5939: a) vista dorsal, b) vista ventral; DGEO-UFPE 5919: c) vista dorsal, d) vista ventral. Escala = 20 mm. ...	43
Figura 12 - Osteodermos de <i>Neuryurus</i> sp. MCPU-PV 153: a) vista dorsal, b) vista ventral; MCPU-PV154: c) vista dorsal, d) vista ventral. Escala = 20mm.	44
Figura 13 - Corte transversal de <i>Neuryurus</i> sp, mostrando a faixa compacta da zona superficial. a) Setas indicam os feixes de fibra mineralizadas; b) Setas indicando as lacunas de osteócitos; os, ósteon secundário. Escala: 200 µm.	45
Figura 14 - Região central do osteodermo de <i>Neuryurus</i> sp. mostrando a grande área trabecular; os, ósteon secundário; ar, área de reabsorção. Aumento 2,5x.	46
Figura 15 - Corte transversal do osteodermo de <i>Neuryurus</i> sp., mostrando a região profunda. Setas brancas indicam os inúmeros osteócitos. Escala: 200µm.	47
Figura 16 - Zona central do osteodermo de <i>Neuryurus</i> sp., mostrando as cavidades preenchidas por sedimento. Setas brancas indicam os inúmeros osteócitos presentes ao longo do osteodermo; ar, área de reabsorção; os, ósteon secundário. Escala: 200 µm	48
Figura 17 - Gráfico mostrando a variação do grau de compactação dos osteodermos de <i>Neuryurus</i> sp., retirado do programa: a) MCPU-PV 153 demonstrando o maior grau de compactação global e b) DGEO-UFPE 5939, o menor.	49
Figura 18 - Osteodermos de <i>Panochthus</i> sp., vista dorsal. a) SP/MHN/UFAL1061-V; b) DGEO-UFPE 6921; c) DGEO-UFPE 6528/A. Escala = 20mm.....	51
Figura 19 - Região superficial do osteodermo, mostrando uma faixa de osso compactada. Seta branca indicando feixes de fibras colágenas mineralizadas. Escala: 200µm.....	52
Figura 20 - Corte transversal mostrando a região central do osteodermo. a) Seta indica os feixes de fibra mineralizadas; ar, área de reabsorção; b) Setas indicam canais vasculares fechados por lamelas concêntricas. Aumento 2,5x.	52
Figura 21 - Região profunda do osteodermo com alguns ósteons secundários de grande tamanho. Setas vermelhas indicando ósteons secundários com a cavidade preenchida; setas brancas indicando osteócitos. Escala: 200 µm	53

Figura 22 - Gráfico retirado do programa mostrando a variação do grau de compactação dos osteodermos de <i>Panochthus</i> sp.,: a)DGEO-UFPE 5830 demonstrando o maior grau de compactação global e b)DGEO-UFPE 6528B, o menor.	55
Figura 23 - Corte transversal de <i>Neuryurus</i> sp. a)Espécime de Pernambuco; b) Espécime do Rio Grande do Sul. Setas vermelhas indicam ósteons secundários; seta branca indica os feixes de fibra mineralizadas; ar, área de reabsorção. Aumento: 2,5x...	56
Figura 24 - Representação de um osteodermos padrão de Cingulata (como visto em <i>Tolypeutes tricinctus</i>).....	58

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Relação dos espécimes e suas respectivas localidades.....	31
Tabela 2 - Valores de grau de compactação dos espécimes de <i>Neuryurus</i> sp.....	49
Tabela 3 - Valores de grau de compactação dos espécimes de <i>Panochthus</i> sp.....	54
Tabela 4 - Principais características da organização histológica dos osteodermos de gliptodontídeos.	59

LISTA DE SIGLAS

DGEO-UFPE	Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco
SP-MHN-UFAL	Setor de Paleontologia do Museu de História Natural da Universidade Federal de Alagoas
MCPUC-PV	Museu de Ciências PURS Uruguaiana, Paleovertebrados
SALMA	South American Land Mammal Ages

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO.....	16
1.1	OBJETIVOS.....	17
1.1.1	OBJETIVO GERAL.....	17
1.1.2	OBJETIVO ESPECÍFICO.....	17
2.	CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE OS ESTUDOS PALEOHISTOLÓGICOS.....	18
3.	XENARTHRA E A ORDEM CINGULATA	21
3.1	SUPERFAMÍLIA GLYPTODONTOIDEA GRAY, 1869	23
3.1.1	Gênero <i>Panochthus</i> Burmeister, 1866.....	25
3.1.2	Gênero <i>Neuryurus</i> Ameghino, 1889.....	27
3.2	PALEOHISTOLOGIA EM CINGULADOS	29
4.	MATERIAL E MÉTODOS.....	31
4.1	MATERIAL	31
4.1.1	Sítios Paleontológicos de Pernambuco.....	33
4.1.2	Sítios Paleontológicos em Alagoas.....	33
4.1.3	Sítio Paleontológico na Paraíba.....	34
4.1.4	Sítio Paleontológico no Rio Grande Do Sul.....	34
4.2	MÉTODOS.....	34
4.2.1	Seção histológica	35
4.2.2	Análise das lâminas	36
4.2.3	Terminologia histológica básica.....	37
4.2.4	Bone Profiler	39
5.	RESULTADOS	42
5.1	<i>Neuryurus</i> sp.....	42
5.1.1	Distribuição estratigráfica e geográfica.....	42
5.1.3	Descrição morfológica	42
5.1.4	Descrição histológica.....	45

5.1.5 Análise do perfil de compactação.....	48
5.2 <i>Panochthus</i> sp.....	50
5.2.1 Distribuição estratigráfica e geográfica.....	50
5.2.2 Espécimes estudados e procedência	50
5.2.3 Descrição morfológica.....	50
6. DISCUSSÃO.....	56
6.1 COMPARAÇÃO DO MATERIAL	56
6.1.1 <i>Neuryurys</i> sp.: MCPU-PV 153/154 x DGEO-UFPE 5919/5939.....	56
6.1.2 <i>Neuryurus</i> sp. x <i>Panochthus</i> sp.	57
6.2 COMPARAÇÃO COM OUTROS GLIPTODONTÍDEOS.....	58
6.3 CONSIDERAÇÕES BIOMECÂNICAS.....	61
7. CONCLUSÕES.....	64
REFERÊNCIAS	66

1. INTRODUÇÃO

Estudos em paleohistologia têm possibilitado inferências sobre aspectos ontogenéticos e fisiológicos, reconhecimento de feições fossildiagnéticas, diagnóstico de paleopatologias, aprimoramento de estudos sistemáticos e anatômicos (e.g. observação dos padrões dos cristais de hidroxiapatita em dentes) (RICQLÈS, 2011).

O processo de fossilização pode preservar além da forma externa dos tecidos duros, a estrutura microscópica interna. A paleohistologia examina materiais fósseis como ossos, tendões ossificados, casca de ovos de vertebrados e dentes, através do uso de lâminas finas (LAMM, 2007).

Atualmente, constatou-se um significativo aumento das pesquisas microanatômicas e ultra-estruturais aplicadas a grupos fósseis (RICQLÈS, 2006; VICKARYOUS; SIRE 2009; RICQLÈS, 2011; CHINSAMY et al 2013; NAKAJIMA; HIRAYAMA; ENDO, 2014; WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2014). Dentre os vertebrados, os grupos mais estudados por esta ótica foram dinossauros, mesossauros, ictiossauros, pterossauros, crocodilomorfos, testudines, cinodontes e peixes, sendo ainda discretos os estudos realizados com mamíferos (RICQLÈS, 2011).

Vários trabalhos recentes têm explorado as implicações filogenéticas e funcionais da histologia comparativa de osteodermos em répteis (SCHEYER; SANDER, 2009; ANDRADE; SAYÃO, 2014; PEREIRA, 2014). Em contraste com esta recente onda de interesse em osteodermos de répteis, relativamente poucos estudos têm focado diretamente sobre a microestrutura do tegumento e osteodermos em mamíferos xenartros (DA COSTA PEREIRA et al., 2014). Inclusive novos avanços metodológicos, como o programa *Bone Profiler* (GIRONDOT; LAURIN, 2003), tem possibilitado a investigação paleohistológica também sobre o aspecto quantitativo.

Cingulata é um grupo taxonomicamente distinto e sistematicamente complexo, caracterizado principalmente pelo corpo coberto por uma armadura dérmica, os osteodermos (MCKENNA; BELL, 1997; PAULA COUTO, 1979). Os osteodermos apresentam ornamentação que varia muito de um gênero para outro e de uma espécie para outra, razão por que ela é utilizada, frequentemente, na sistemática (HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979).

A escassez de informações sobre a microestrutura de osteodermos e ossos longos de xenartros (CHÁVEZ-APONTE et al 2008; STRAEHL et al., 2013; DA COSTA PEREIRA et

al., 2014) juntamente com os recentes avanços na histologia de osteodermos reptilianos (CHINSAMY-TURAN, 2012), indica a necessidade de estudos semelhantes para estes mamíferos encouraçados.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 OBJETIVO GERAL

Este estudo pretende ampliar o conhecimento acerca da histologia de osteodermos de mamíferos cingulados, preenchendo esta lacuna no tocante das espécies de gliptodontes sul-americanos. Espera-se que com os resultados obtidos seja possível ampliar o conhecimento sobre os padrões histológicos dos osteodermos dos mamíferos cingulados *Panochthus* sp. e *Neuryurus* sp.

1.1.2 OBJETIVO ESPECÍFICO

- Oferecer uma descrição histológica bem fundamentada da estrutura dos osteodermos das duas espécies;
- Propor caracteres histológicos para o gênero *Neuryurus*;
- Testar o programa “Bone Profiler” em análises de grau de compactação de osteodermos;
- Discutir as implicações biomecânicas.

2. CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE OS ESTUDOS PALEOHISTOLÓGICOS

A paleohistologia explora questões da paleontologia relacionadas à fisiologia, crescimento, patologia, anatomia funcional e comportamento dos animais extintos (LAMM, 2007). O estudo da microestrutura do osso melhora a descrição morfológica dos espécimes, permitindo obter informações adicionais sobre a biologia de animais extintos (CHINSAMY; CODORNIÚ; CHIAPPE, 2009).

Segundo Ricqlès, Castanet e Francillon-Vieillot (2004), a origem da paleohistologia de vertebrados é incerta, sendo o domínio da técnica de cortes em materiais duros para exame no microscópio foi um pré-requisito importante para o início desta ciência. Desde a antiguidade, várias civilizações dominaram a arte de cortar e polir as rochas, esta arte atingiu seu ápice na Itália, durante a Renascença. Apesar de ser cabível a hipótese que a técnica de cortes em materiais duros foi importada da petrografia para a paleontologia, Ricqlès, Castanet e Francillon-Vieillot (2004) argumentam que os dados mostram o contrário. O considerado pai da petrografia microscópica, Henry Clifton Sorby realizou seu primeiro corte petrográfico em 1849. O trabalho de Sorby data quase 200 anos depois dos primeiros trabalhos relacionados à histologia de ossos de animais (RICQLÈS; CASTANET; FRANCILLON-VIEILLOT, 2004; SANCHEZ et al., 2012). Portanto, é mais provável que a técnica tenha se desenvolvido no âmbito da biologia e sido posteriormente exportada para a geologia através da paleontologia (RICQLÈS; CASTANET; FRANCILLON-VIEILLOT, 2004).

O registro de análise óssea em nível celular data da invenção do microscópio, pois foram iniciados pelos próprios inventores do equipamento, Leeuwenhoek e Havers (RICQLÈS; CASTANET; FRANCILLON-VIEILLOT, 2004). Em 1673, Van Leeuwenhoek foi um dos primeiros cientistas a analisar cortes de material de animais e plantas usando um microscópio óptico. No entanto, apesar de fósseis já serem conhecidos e estudados, apenas em 1831 foi realizado o primeiro corte histológico de madeira do Carbonífero da Escócia (SANCHEZ et al., 2012).

A estrutura do osso é composta por tecido conjuntivo mineralizado produzido por deposição de hidroxiapatita, fosfato de cálcio cristalino e, nas partes interiores, por osteócitos e numerosos canais (CHINSAMY; CHIAPPE; DODSON, 1995; HALL, 2005). Após a morte, os componentes orgânicos, incluindo as células e vasos sanguíneos, se decompõem, ao passo que a porção inorgânica fossiliza, mantendo, assim, a microestrutura óssea e preservando a forma dos componentes decompostos (RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 1998).

Mesmo depois de milhões de anos de soterramento, muitos dos primeiros vertebrados ainda apresentam a estrutura histológica do tecido ósseo intacto (CHINSAMY, 1997). Assim, a paleohistologia começou oferecendo caracteres diagnósticos, usados para reconhecer e classificar os fósseis em contextos taxonômicos, independentemente de qualquer implicação paleobiológica (RICQLÈS; CASTANET; FRANCILLON-VIEILLOT, 2004; RICQLÈS, 2011).

Durante as últimas três décadas, a paleohistologia tem focado principalmente em desvendar as numerosas e complexas causas que explicam os padrões e processos da evolução de vertebrados, se mostrando ser uma poderosa ferramenta para a reconstrução tanto de fósseis como organismos vivos (RICQLÈS, 2011).

Estudos da estrutura microscópica em tetrápodes extintos e viventes permitem supor que existem quatro principais determinantes da forma osteohistológica: ontogenia, filogenia, mecânica e ambiente (HORNER; RICQLÈS; PADIAN, 1999, 2000; RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 1997; 1998; PADIAN; RICQLÈS; HORNER, 2001; RICQLÈS, 2011). Esses sinais influenciam em vários níveis, em diferentes ossos de diversos táxons, e em épocas de vida diferentes, assim como em ambientes diferentes (PADIAN, 2013). É importante notar que mais de um sinal pode se manifestar sinergicamente em qualquer seção do tecido ósseo (RICQLÈS et al., 2000; PADIAN, 2013).

A taxa relativa de formação do osso é indicada pela textura da matrix fibrilar, enquanto a natureza do osso compacto primário proporciona uma avaliação direta se a sua deposição foi contínua ou interrompida (CHINSAMY, 1997). A quantidade de formação óssea secundária descreve o grau de reabsorção óssea primária e subsequente deposição (CHINSAMY, 1997; HALL, 2005; HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013). Além disso, a organização interna do osso indica processos de remodelação e de realocação de crescimento, incluindo adaptações funcionais da morfologia óssea. Assim, a osteohistologia consegue refletir a ontogenia, dinâmica de crescimento, as adaptações biomecânicas, bem como os vários eventos que pontuam a história de vida de um animal (CHINSAMY, 1997).

As diferenças histológicas gravadas localmente em um esqueleto, ou entre os ossos homólogos em espécies diferentes, não são apenas as consequências - e expressões - de crescimento, modelagem e remodelamento ósseo (RICQLÈS, 2011). Ao contrário, eles nos mostram as causas biológicas reais de especificidade do crescimento em ação e da formação da morfologia local durante o desenvolvimento (ENLOW, 1963; RICQLÈS; CASTANET; FRANCILLON-VIEILLOT, 2004; RICQLÈS, 2011). Em outras palavras, as análises

histológicas da diversidade óssea demonstram o efeito dos fatores biológicos que atuam no tempo e no espaço, enquanto as causas das diferenças de forma e tamanho são registrados entre os órgãos e as espécies, como demonstrado por Ricqlès nos seus trabalhos “*Recherches paléohistologiques sur les os longs des tetrápodes*” (1975–1978).

Ricqlès usou a microanatomia do osso para inferir o estilo de vida de muitos vertebrados basais, como os stegocefalios do Paleozoico (1981) e também de amniotas (1974). Uma classificação detalhada dos tecidos ósseos foi proposta por Ricqlès (1975-1978), padronizando a nomenclatura nessa área. Essa nomenclatura reflete, principalmente, a densidade e a orientação da vascularização, a orientação das fibras colágenas e a densidade de ósteons secundários (LAURIN, 2011).

A histologia se tornou essencial em várias áreas como na diferenciação de ossos de animais e humanos, tafonomia (JANS et al., 2004), determinação de idade (MAAT et al., 2006), e ainda pode complementar a análises de DNA (GUARINO et al., 2006) e proteínas (SCHIMIDT-SCHULTZ; SCHULTZ, 2004). Essa ferramenta também se tornou importante para diagnósticos em paleopatologia. A paleohistopatologia se tornou uma ferramenta confiável na diferenciação entre tumores, distúrbios metabólicos e doenças infecciosas já que características histo-arquiteturais específicas podem estar ligadas a doenças específicas (DE BOER; VAN DER MERWE; MAAT, 2013).

Infelizmente, a prática usual da histologia óssea envolve técnicas de seccionamento destrutivas de ossos completos, dentes, osteodermos ou outros tecidos duros preservados (WELLS, 1989; CHINSAMY; RAATH, 1992; WILSON, 1994). Isso tem limitado os estudos paleohistológicos apenas a espécimes isolados ou fragmentados, impedindo análises comparativas substanciais. Stein e Sander (2009) desenvolveram um método de perfuração de núcleo que é menos destrutivo que o método convencional. Porém, o método de Stein e Sander (2009) possui uma limitação importante que é uma visão restrita do córtex, além de depender da boa preservação dos espécimes.

A paleohistologia agora se destaca como uma poderosa ferramenta para extrair informações dos vertebrados fósseis, e, conseqüentemente, está se tornando uma abordagem cada vez mais popular para o estudo paleobiológico da evolução dos vertebrados (RICQLÈS; CASTANET; FRANCILLON-VIEILLOT, 2004). Tornou-se um domínio interdisciplinar, onde a colaboração variada e intensa entre biólogos e paleobiólogos contribuirá para o progresso significativo na biologia evolutiva como um todo.

3. XENARTHRA E A ORDEM CINGULATA

Xenarthra representa um dos quatros maiores clados de mamíferos placentários, com um rico registro fóssil durante todo o Cenozoico, contendo diversas formas fósseis e recentes (SIMPSON, 1948; PATTERSON; PASCUAL, 1968; PAULA COUTO, 1979; HOFFSTETER, 1982; CARROLL, 1988). Reconstruções filogenéticas estimam que a origem dos xenartros esteja antes ou no limite Cretáceo-Paleogeno, cerca de 80-65 milhões de anos atrás (MCKENNA; BELL, 1997). Segundo O’Leary et al.(2013) o grupo teria sofrido uma separação de todos os outros mamíferos placentários (Epitheria) logo após o limite Cretáceo-Paleogeno.

No registro fóssil os Xenarthra são amplamente representados (PAULA COUTO, 1979), sendo registrados na América do Sul desde o Neopaleoceno até o Recente (OLIVEIRA; BERGQVIST, 1998; CROFT; FLYNN; WYSS, 2007; PORPINO; FERNICOLA; BERGQVIST, 2009) e na América do Norte e América Central aparecendo a partir do Neomioceno e com menor frequência (WEBB, 2006; CARLINI; ZURITA, 2010).

Dados morfológicos e moleculares favorecem a interpretação de que o grupo Xenarthra é um clado de eutérios primitivos que teria divergido muito cedo de todos os outros placentários (CARLINI; ZURITA, 2010; O’LEARY et al.,2013). Algumas evidências moleculares sugerem que Xenarthra, juntamente com os Afrotheria, seriam os placentários mais primitivos (MADSEN et al., 2001; MURPHY et al., 2001).

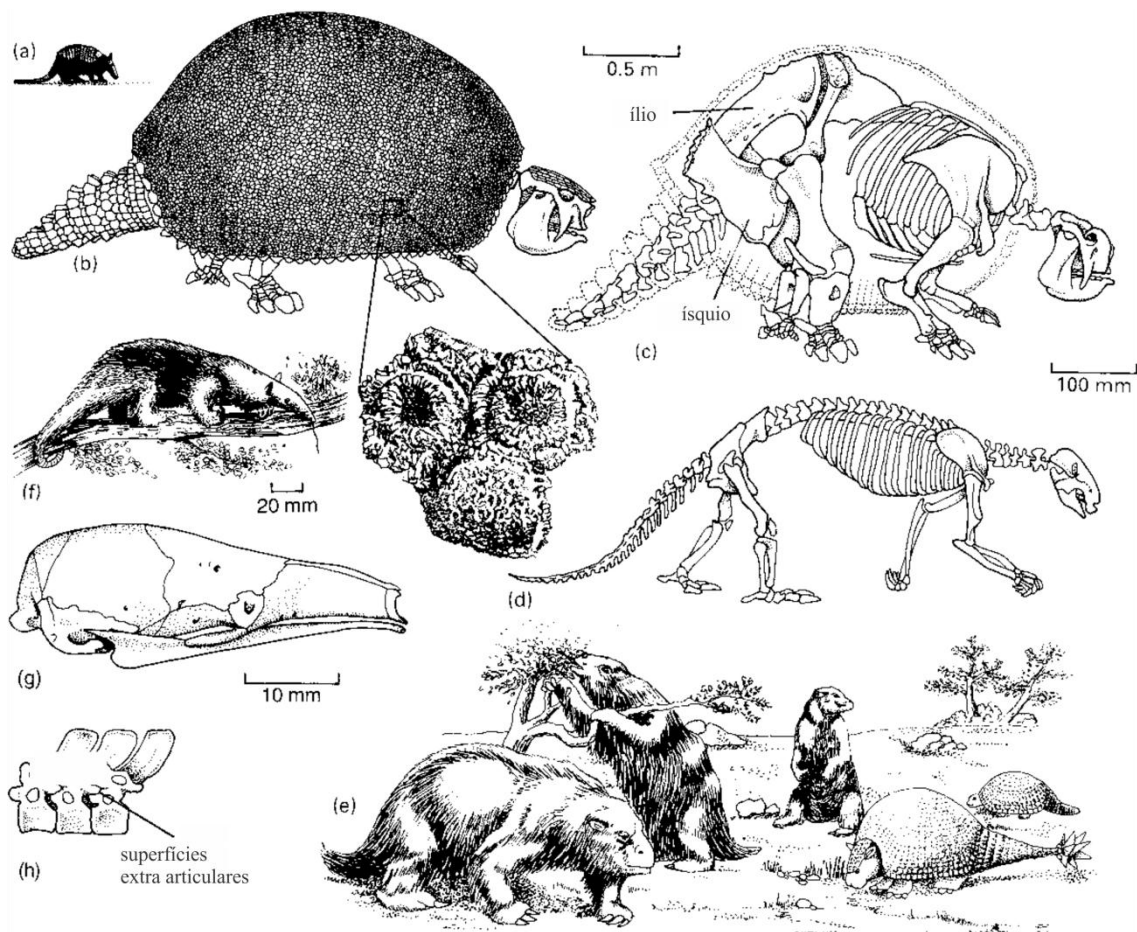
A forma da árvore da vida dos mamíferos placentários com Xenarthra e Afrotheria (paenungulates, porcos da terra, “tenrecs”, “golden moles”) compreendendo um único clado, Atlantogenata, na base de Placentalia, e com todos os outros placentários no clado Boreoeutheria, tem sido suportado por vários estudos (HALLSTROM et al., 2007; MURPHY et al., 2007), embora Asher, Bennett e Lehmann (2009) considerem que esses resultados ainda não são completamente confiáveis, necessitando de mais esforços para elucidar essa questão.

A natureza plesiomórfica dos Xenarthra foi inferida a partir de sua fisiologia, assim como de várias características anatômicas, incluindo a presença de costelas esternais ossificadas e de um osso septomaxilar no nariz, que é, aparentemente, homólogo ao que se observa nos monotremados e em alguns mamíferos mesozoicos (ROSE, 2006). Outras características também auxiliam na definição do grupo, como, por exemplo, as vértebras sacrais fusionadas (HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979; SIMPSON, 1980), os dentes homodontes

de morfologia relativamente simples, e a ausência de esmalte dentário, exceto para o gênero *Eutatus* Gervais, 1867 (HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979).

Os Xenarthras incluem os tatus, as preguiças e os tamanduás (Fig 1), dividindo-se em duas ordens: Pilosa Flower, 1882, tamanduás e preguiças; e Cingulata Illiger, 1811, os tatus (REIS et al., 2011). De modo geral, tais ordens apresentam padrões morfológicos evidentes: os membros de Pilosa, com seu corpo coberto de pelos, e os de Cingulata, caracterizados por seu dorso recoberto por uma carapaça óssea (CARLINI; ZURITA, 2010).

Figura 1- Xenarthras da América do Sul: (a) o moderno tatu *Dasypus* desenhado em escala com (b) e (c) o gliptodonte *Glyptodon* do Pleistoceno, mostrando a armadura completa, um detalhe da armadura e do esqueleto; (d) preguiça *Hapalops* do Mioceno; (e) um cenário do Pleistoceno da América do Sul, mostrando a preguiça terrícola *Megatherium* (esquerda) e o gliptodonte *Doedicurus*; (f, g) o tamanduá *Tamandua* e seu crânio em vista lateral; (h) vértebras dorsais do tamanduá *Myrmecophaga*, mostrando articulações extras, uma condição dos xenarthras.



Fonte: Modificado de Benton, 2005.

A ordem Cingulata possui uma única família com espécies viventes, a Dasypodidae (tatus). Atualmente, existem ao todo nove gêneros e 21 espécies de tatus, sendo que onze delas ocorrem no Brasil (AGUIAR, 2004; GARDNER, 2005; REIS et al., 2011). Por sua vez, a ordem Pilosa, que compreende os vermilinguas e folívoros, é formada por quatro famílias com espécies viventes: Bradypodidae (preguiças-de-três-dedos), Megalonychidae (preguiças-de-dois-dedos), Cyclopedidae (tamanduás) e Myrmecophagidae (tamanduás). Há um total de cinco gêneros e dez espécies nesta ordem, sendo que oito delas ocorrem no Brasil (AGUIAR, 2004; GARDNER, 2005; REIS et al., 2011).

Cingulata é um grupo taxonomicamente distinto e sistematicamente complexo. Eles são tradicionalmente divididos em duas superfamílias: Dasypodoidea (Dasypodidae) e Glyptodontoidea (Pampatheriidae e Glyptodontidae) (MCKENNA; BELL, 1997).

Oliveira e Bergqvist (1998) descrevem o registro mais antigo para os cingulados como sendo do gênero *Riostegotherium*, encontrado na Bacia de Itaboraí (Eoceno Inferior), registrando a ocorrência de ossos longos que foram descritos posteriormente por Bergqvist, Abrantes e Avilla (2004), que apesar de muito fragmentado, o material é diagnóstico, consistindo de astrágalos, úmeros e uma ulna.

Os tatus divergiram na América do Sul ao longo do Cenozoico, e alguns gêneros chegaram à América do Norte no intercâmbio de fauna a partir do Plioceno Tardio (WEBB, 1978; KEMP, 2005). Considerando-se o registro paleógeno, os cingulados irradiaram a partir do Eoceno e do Oligoceno, quando uma variedade de pequenas e grandes formas evoluiu (BENTON, 2005; KEMP, 2005).

3.1 SUPERFAMÍLIA GLYPTODONTOIDEA GRAY, 1869

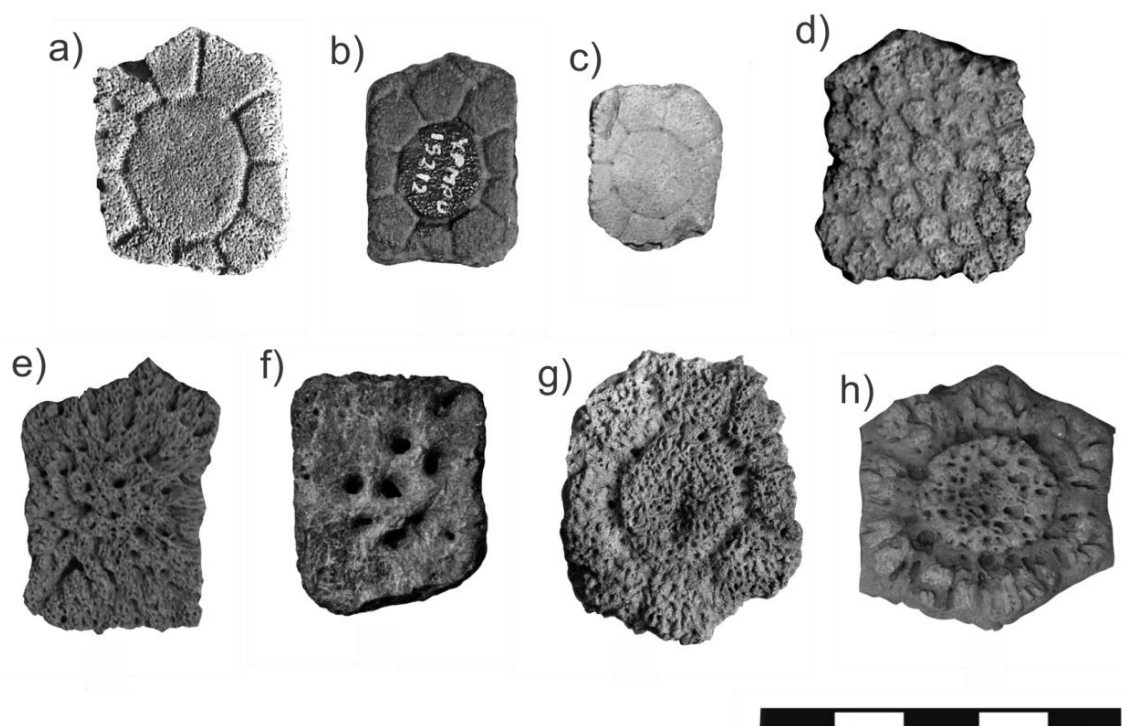
Os gliptodontes formam um grupo de cingulados com uma extensa distribuição estratigráfica (ZURITA et al., 2009), indo do Eoceno final (Idade Mustersense) (MCKENNA; BELL, 1997) até o Holoceno Inicial (Idade Lujanense (Estágio Platense) (CIONE; TONNI; SOIBELZON, 2003).

Os parentes mais notáveis dos tatus foram os gliptodontes, cujos vestígios indicam que chegaram a tamanhos muito grandes no Plioceno e no Pleistoceno (PAULA COUTO, 1979; BENTON, 2005). Muitos gliptodontes do Neogeno Final eram gigantes e desenvolveram

modificações esqueléticas para apoiar sua armadura (ROSE, 2006), atingindo uma diversificação de mais de 65 gêneros e 220 espécies (MCKENNA; BELL, 1997).

A mais antiga forma de gliptodonte (*Glyptatelus*) aparece no Mustersense (? Eoceno Médio) e sua identificação baseia-se em osteodermos (SIMPSON, 1948). Os osteodermos dos gliptodontes, com exceção de alguns gêneros (*Neuryurus*, *Doedicurus*, *Plaxhaplous*, dentre outros), são facilmente distinguidos daqueles dos tatus por seu padrão em forma de roseta, tubérculo e forames, formando figuras singulares e completas em um único osteodermo (FERREIRA, 2014) (Fig. 2). Vestígios relativamente completos de gliptodontes não são conhecidos até o Mioceno (ROSE, 2006).

Figura 2 - Distintos aspectos e formas encontrados em osteodermos de gliptodontes: a) *Paraeucinepeltus raposeirasi* González-Ruiz et al, 2011; b) *Propalaeohoplophorus australis* Amghino, 18887; c) *Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané e Carlini, 1998; d) *Panochthus* sp.; e) *Neuryurus* Ameghino, 1889; f) *Doedicurus claviculatus* (Owen, 1847); g) *Glyptodon* sp; h) *Glyptotherium floridanum* Simpson, 1929. Escala 5cm.



Fonte: Modificado de González-Ruiz et al., 2011.

Algumas das características mais marcantes dos gliptodontes são as maxilas maciças acomodando dentes longos, de crescimento contínuo, que foram utilizados para triturar grama, o crânio curto e profundo e uma cauda curta e flexível envolta por um escudo ósseo (LYDEKKER, 1887; PAULA COUTO, 1979). A armadura pesada, que servia como uma proteção contra predadores, não tinha faixas móveis e era composta de osteodermos

poligonais ou quadrangulares, que geralmente são unidos por sutura em um escudo sólido (LYDEKKER, 1887; PAULA COUTO, 1979; BENTON, 2005). Paula Couto (1979) relata que gliptodontes mais antigos (*Propalaeohoplophorus*) apresentavam algumas cintas móveis na carapaça, demonstrando uma posição intermediária entre os tatus de carapaça móvel e os gliptodontes de carapaça rígida.

Os osteodermos desses animais eram de grandes dimensões e apresentavam, em sua face externa, ornamentações esculpidas em relevo ou tubérculos, dispostas regularmente (HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979). Tal ornamentação varia muito de um gênero para outro e de uma espécie para outra, razão por que ela é utilizada, frequentemente, na sistemática (HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979) (Fig. 2).

A variação ontogenética da morfologia dos osteodermos, a variabilidade dentro de populações e os possíveis processos tafonômicos que poderiam ter afetado esta estrutura podem não ser corretamente avaliados e, em alguns casos, podem mesmo ser subestimados, originando um problema complexo de nomenclatura (ZURITA et al., 2011a). Segundo Fernicola e Porpino (2012), os caracteres exoesqueléticos suportam níveis de homoplasia semelhantes aos do endoesqueleto e não há nenhuma razão para excluí-los do processo de inferência filogenética. Tal situação implica a necessidade de novas revisões desses materiais pertencentes aos gliptodontes do Pleistoceno da América do Sul, a fim de esclarecer sua taxonomia, especialmente naqueles territórios onde este grupo é pouco conhecido (ZURITA et al., 2012).

3.1.1 Gênero *Panochthus* Burmeister, 1866

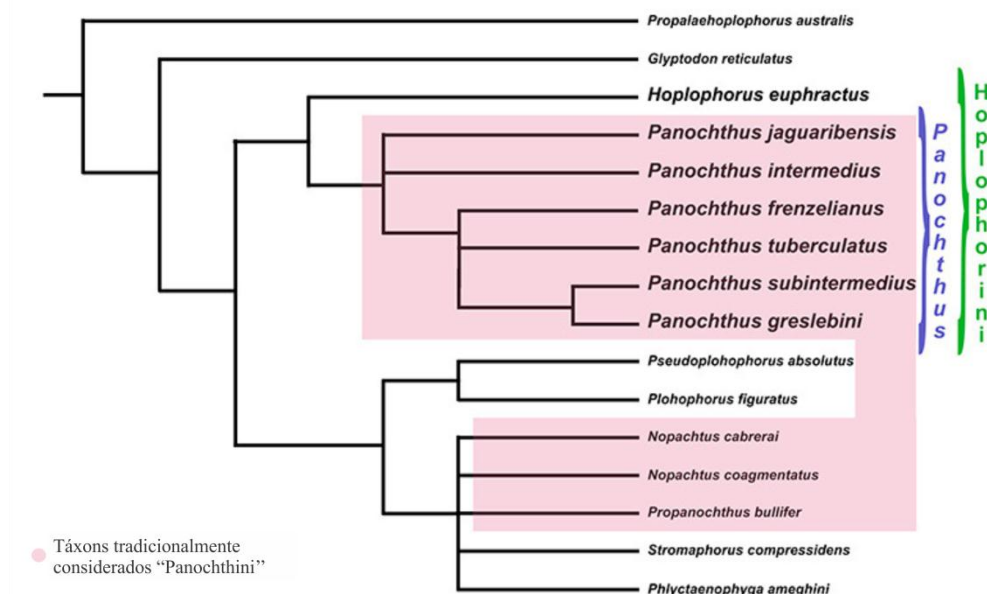
A tribo Panochthini (Plioceno–Pleistoceno) inclui tradicionalmente os gêneros *Nopachtus* Ameghino, 1888, *Propanochthus* Castellanos, 1925, *Panochthus* Burmeister, 1866, e o duvidoso *Parapanochthus* Moreira, 1971 do Pleistoceno Superior do Brasil (HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979; MCKENNA; BELL, 1997; ZURITA et al. 2011b; ZAMORANO; BRANDONI, 2013). As últimas propostas filogenéticas para os Glyptodontidae têm recuperado a tribo “Panochthini” como um grupo não natural (ZAMORANO; BRANDONI, 2013; PORPINO et al., 2014), sugerindo que a tribo “Panochthini” não pode ser aliada à subfamília Hoplophorinae, tal como tradicionalmente definida (HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979; MCKENNA; BELL, 1997).

O gênero *Panochthus* é composto por espécies de grande tamanho, sua carapaça é a maior ou, pelo menos, uma das maiores que se conhece entre os xenartros couraçados

(PAULA COUTO, 1979). Zamorano, Scillato-Yané e Zurita (2014) reconhecem seis espécies válidas: *P. subintermedius* Castellanos, 1937, *P. intermedius* Lydekker, 1895, *P. tuberculatus* Owen, 1845, *P. frenzelianus* Ameghino, 1889, *P. jaguaribensis* Moreira, 1965 e *P. greslebini* Castellanos, 1942. Dois táxons são reconhecidos para o Nordeste brasileiro: *P. jaguaribensis* e *P. greslebini* (PORPINO et al., 2014).

De acordo com Porpino et al. (2014) e Zamorano, Scillato-Yané e Zurita (2014) as espécies formalmente atribuídas a *Panochthus* constituem um grupo monofilético (Fig. 3). Para Porpino et al. (2014) essa hipótese é apoiada por duas sinapomorfias não ambíguas: ausência das figuras principais nos osteodermos da região médio-dorsal da carapaça dorsal e presença de figuras principais em osteodermos da região lateral da carapaça dorsal restrito a 2-9 fileiras longitudinais próximas à fronteira lateral. A análise filogenética realizada por Zamorano e Brandoni (2013) indica que *Hoplophorus euphractus* seria o táxon irmão de *Panochthus*, formando a tribo Hoplophorini (Hoplophoridae Huxley, 1864), não considerando a tribo Panochthini como um grupo natural (Fig. 3).

Figura 3 - Cladograma mostrando a condição de grupo natural de *Panochthus* e os táxons incluídos na tribo Hoplophorini.

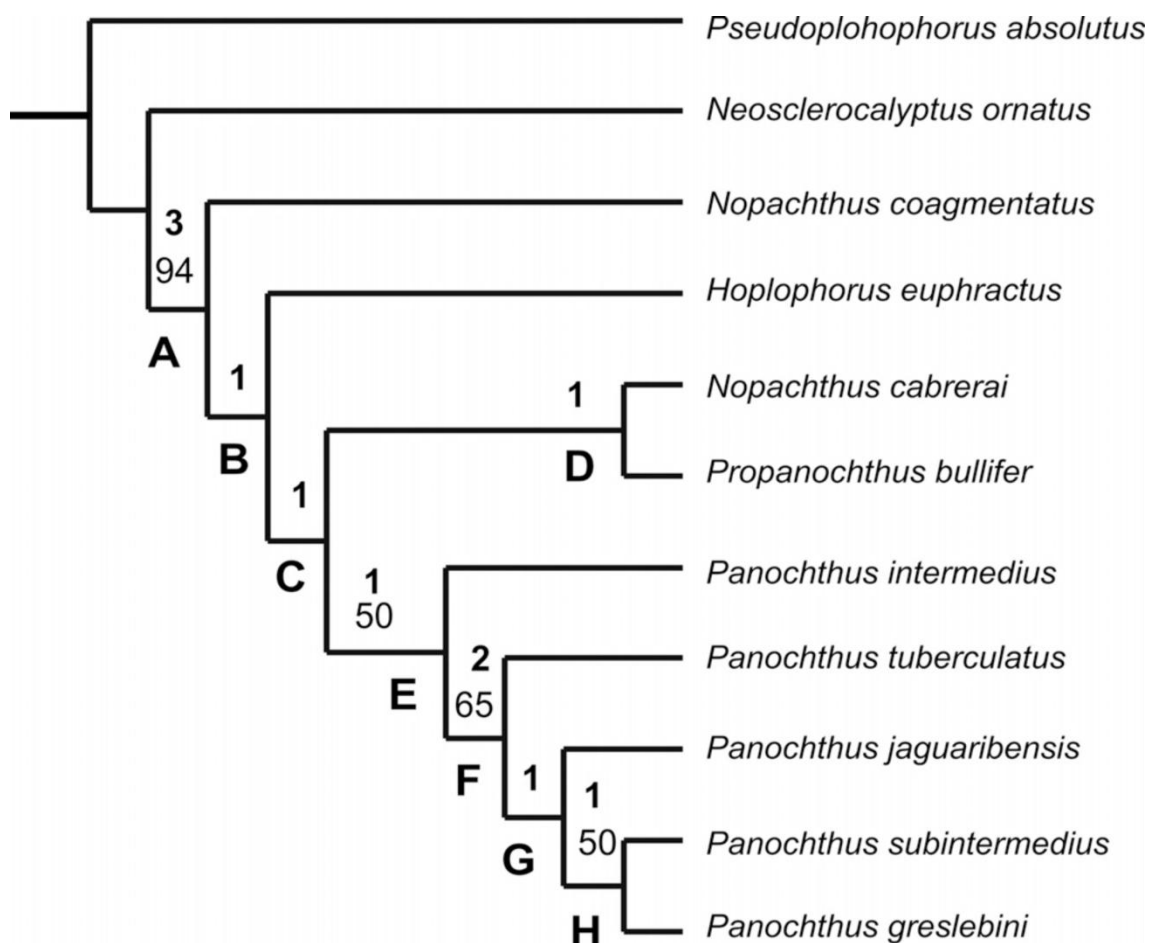


Fonte: Modificado de Zamorano, Scillato-Yané e Zurita, 2014.

Já Porpino et al. (2014) propõe que *Nopanochthus cabrerai* e *Propanochthus* são mais próximos de *Panochthus* do que *Hoplophorus* (Fig. 4). A distribuição geográfica de *Panochthus* é exclusivamente sul-americana (FERREIRA; ZAMORANO; RIBEIRO, 2015), sendo registrada em países como Argentina, Uruguai, Brasil, Paraguai e Bolívia, apresentando

uma relativa diversidade taxonômica. Seu limite mais austral é a Província de Santa Cruz da Argentina e os registros no nordeste do Brasil representam seu limite ao norte do continente (ZAMORANO; SCILLATO-YANÉ; ZURITA, 2014).

Figura 4 - Árvore mais parcimoniosa obtida através de análise cladística, demonstrando o monofiletismo do gênero *Panochthus*.



Fonte: Retirado de Porpino et al., 2014.

3.1.2 Gênero *Neuryurus* Ameghino, 1889

Dentre os cingulados (Glyptodontidae) do Pleistoceno, *Neuryurus* Ameghino 1889 é um dos menos conhecidos e pobremente documentado, sendo *N. rudis* (Gervais) a espécie-tipo do gênero e a única bem caracterizada, limitada a Idade Ensenadense (Pleistoceno Inicial-Médio) da região Pampeana da Argentina (ZURITA; FERRERO, 2009; ZURITA et al, 2009).

O grupo foi descrito por Hoffstetter (1958, p.586) indicando os seguintes caracteres diagnósticos: “...les plaques sont épaisses, souvent rectangulaires, unies par sutures indentées, mais lâches; la surface externe est uniformément perforée... Le bouclier céphalique rappelle quelque peu *Panochthus* par la présence de tubercules périphériques peu marqués”.

Segundo Hoffstetter (1958), sua carapaça dorsal é de espessura relativamente considerável, lembrando a de *Trachycalyptus*, formada por osteodermos penta- ou hexagonais, de aspecto geral subquadrangulares, com superfície externa simplesmente rugosa, com um considerável número de perfurações sumamente pequenas, que lhe dão aspecto esponjoso, unidas entre si por suturas denteadas, mas frouxas. A região caudal é envolvida por uma série de anéis móveis, compostos de duas filas de placas de tamanho e forma diferentes, e por um tubo caudal longo e muito deprimido dorso-ventralmente, constituído por osteodermos de formas muito distintas, subquadrangulares ou retangulares, penta- ou hexagonais, de tamanho relativamente pequeno, porém muito espessas e interligadas por suturas frouxas.

Rinderknecht (1999) relata que a descrição do gênero é muito parecida com *Plaxhaplos* Ameghino 1884, pois ambos os gêneros possuem osteodermos com grande quantidade de perfurações mas sem ornamentações complicadas.

Os Neuryurini pleistocênicos parecem ter tido (ao contrário de outros Glyptodontidae) uma distribuição geográfica limitada ao setor oriental do extremo sul da América do Sul, associado com outros táxons, particularmente *Glyptodon* e *Panochthus*. *Neuryurus* já foi encontrado associado tanto em ambientes claramente frios e áridos do Último Máximo Glacial, como em ambientes quentes e úmidos dos últimos ambientes interglaciais (ZURITA; FERRERO, 2009). O gênero já foi registrado também para o Pleistoceno Final do Uruguai (*Neuryurus* cf. *N. rudis*) (RINDERKNECHT, 1999; UBILLA et al., 2007) e do sul do Brasil (*Neuryurus* sp.) (RIBEIRO; SCHERER; PITANA, 2007; KERBER; OLIVEIRA, 2008).

Zurita e Ferrero (2009) descrevem uma nova espécie para o gênero proveniente da Formação Arroio Feliciano (Lujanense Inicial), *N. trabeculatus*, que completa parcialmente a distribuição estratigráfica e geográfica do grupo. Junto a *Tapirus mesopotamicus*, *Pteronura brasiliensis*, *Holmesina paulacoutoi*, *Scelidodon* nov. sp. e *Myodontinae* nov. sp. formam uma fauna particular e parcialmente distinta da fauna registrada para o Pleistoceno Final da região Pampeana e centro-norte da Argentina (ZURITA; FERRERO, 2009).

Em 2009, Zurita et al. apresentam o primeiro registro de Glyptodontidae (Neuryurini) para a Sub-idade Sanandresiense (Plioceno Final), sendo até então o mais antigo registro. O

novo material da Formação San Andre (Plioceno Final) representa o registro de gliptodonte mais completo registrado para este período. Esta descoberta de Zurita et al. (2009) representa o registro mais significativo de um Glyptodontidae para o Sanandresianse.

Em 2011, Ruiz et al. relataram a ocorrência mais meridional para *Neuryurini* e provavelmente a mais antiga também, sendo este um dos raros registros de um gliptodonte não-Propalaeohoplophorinae na Patagônia Argentina. Caso a Idade Santacruzense (Mioceno Inicial-Final) seja confirmado para este espécime, será o registro mais antigo para *Neuryurini* e pode revelar uma maior diversificação dos Glyptodontidae (RUIZ et al., 2011).

Oliveira, Barreto e Silva (2010) e mais tarde Silva, Oliveira e Porpino (2012) fazem o primeiro registro de ocorrência de *Neuryurus* em Fazenda Nova (08°10'48"S), Estado de Pernambuco, ampliando consideravelmente a área de distribuição desse gênero, que antes era restrita ao sul do continente sulamericano (28° a 38° S).

3.2 PALEOHISTOLOGIA EM CINGULADOS

Os osteodermos têm sido os elementos fósseis mais frequentes e abundantes no registro dos Cingulata (CARLINI; ZURITA, 2010). O arranjo e a morfologia de osteodermos dentro dos cingulados também tem sido empregada como uma fonte de informação taxonômica (VICKARYOUS; HALL, 2006; KRMPOTIC et al., 2009). No entanto, é notável que ainda poucos caracteres da carapaça ou da morfologia dos osteodermos têm sido incluídos na maioria das análises filogenéticas dos grupos (KRMPOTIC et al., 2009). Os estudos como os de Hill (2006), Wolf (2007), Chávez-Aponte et al (2008), Krmpotic et al (2009) Wolf, Kalthoff e Sanders (2011) e Da Costa Pereira et al. (2014), mostram que as características da microestrutura anatômica dos osteodermos também são relevantes para os estudos das relações evolutivas, além de fornecerem caracteres diagnósticos em nível de espécie.

Os xenartros apresentam um padrão marcado de disparidade em muitos parâmetros biológicos (VIZCAÍNO; BARGO; FARIÑA, 2008). As diferenças de tamanho corporal entre táxons extintos e existentes são impressionantes, como a massa corporal de gliptodonte estimada de uma a duas toneladas, e o peso da preguiça gigante *Megatherium americanum* em quase seis toneladas (VIZCAÍNO; BARGO; FARIÑA, 2008).

No nível microscópico, a histologia do osteoderma tanto de cingulados como de milodontídeos também demonstra variação interespecífica (HILL, 2006). As ossificações

dérmicas fornecem informações sobre estruturas de tecido mole que não foram preservados em fósseis; tais estudos também lançam luz sobre as relações filogenéticas dentro do grupo e sobre a morfologia funcional de xenartros (HILL, 2006; WOLF, 2008; WOLF; KALTHOFF; SANDERS, 2011; STRAEHL et al.,2013; DA COSTA PEREIRA et al.,2014).

Os osteodermos constituem um osso tegumentar com alto potencial de fossilização que proporciona inúmeras informações sobre a morfologia do tegumento de animais existentes e fósseis, apresentando um alto grau de diversidade morfológica e histológica (HILL, 2006). Apesar de um aumento significativo nos estudos histológicos, a análise da microestrutura de osteodermos ainda tem recebido pouca atenção.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 MATERIAL

O material utilizado para estudo consistiu em osteodermos de dois gêneros distintos de cingulados, *Panochthus* e *Neuryurus*. Os espécimes usados pertencem à Coleção de Macrofósseis do Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco (DGEO-UFPE), à Coleção de Paleovertebrados do Setor de Paleontologia do Museu de História Natural da Universidade Federal de Alagoas (SP-MHN-UFAL) e à Coleção de Paleovertebrados do Museu de Ciências PUCRS Uruguaiana (MCPU-PV) (Tab. 1).

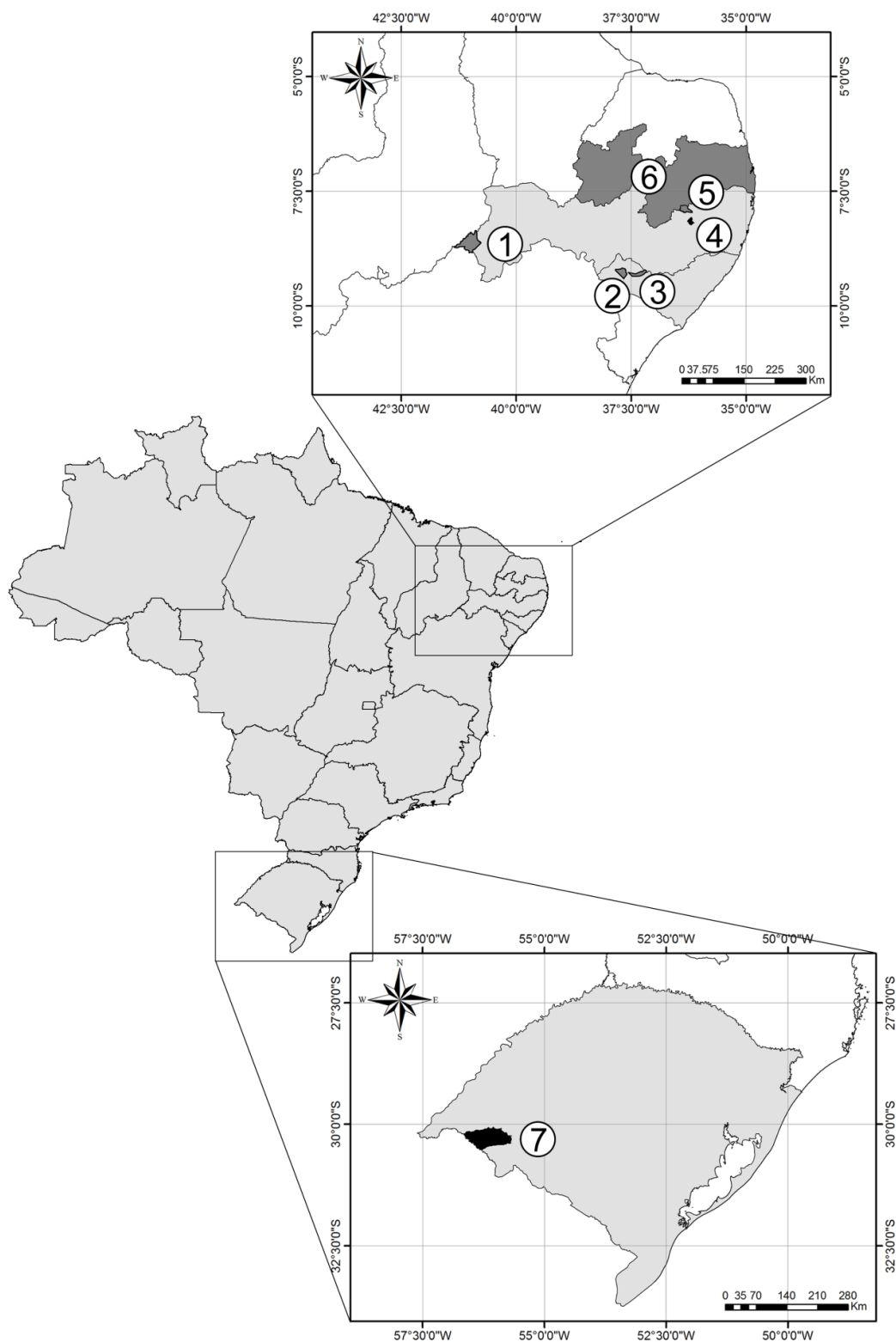
Os osteodermos são provenientes de diversos Sítios Paleontológicos do Pleistoceno dos Estados de Alagoas, Paraíba, Pernambuco e Rio Grande do Sul, distribuídos em sete localidades diferentes (Fig. 5): Afrânio, Brejo da Madre de Deus, Santa Cruz do Capibaribe (PE), Inhapi e Poço das Trincheiras (AL), Quaraí (RS).

Tabela 1 - Relação dos espécimes e suas respectivas localidades.

Espécie/Nº de coleção		Localidade
<i>Panochthus</i> sp.	SGP/MHN/UFAL 1061-V	Paraíba
	SGP/MHN/UFAL 1062-V	Lagoa de Inhapi, Inhapi, AL
	DGEO-UFPE 5828	Poço das Trincheiras, AL
	DGEO-UFPE 5830	Poço das Trincheiras, AL
	DGEO-UFPE 6921	Santa Cruz do Capibaribe, PE
	DGEO-UFPE 6528/A	Povoado Caboclo, Afrânio, PE
	DGEO-UFPE 6528/B	Povoado Caboclo, Afrânio, PE
<i>Neuryurus</i> sp.	DGEO-UFPE 5939	Fazenda Nova, Brejo da Madre de Deus, PE
	DGEO-UFPE 5919	Fazenda Nova, Brejo da Madre de Deus, PE
	MCPU-PV 153	Arroio Garupá, Quaraí, RS
	MCPU-PV 154	Arroio Garupá, Quaraí, RS

Fonte: a autora.

Figura 5 - Mapa de localização, onde se destacam os pontos referentes à distribuição geográfica do material estudado: 1) Povoado Caboclo, Afrânio, PE; 2) Lagoa de Inhapi, Inhapi, AL; 3) Poço das Trincheiras, AL; 4) Fazenda Nova, Brejo da Madre de Deus, PE; 5) Santa Cruz do Capibaribe, PE; 6) Paraíba; 7) Arroio Garupá, Quaraí, RS.



Fonte: a autora.

4.1.1 Sítios Paleontológicos de Pernambuco

Segundo Silva (2013), no Estado de Pernambuco os registros de megamamíferos fósseis estão distribuídos em pelo menos 45 municípios, distribuídos em 13 famílias. A maior parte desse material é procedente de depósitos de tanque e alguns de lagoas.

O povoado Caboclo, município de Afrânio, Estado de Pernambuco, na divisa entre os Estados de Pernambuco e Piauí. Geologicamente, a área está inserida na Província Estrutural da Borborema – porção nordeste da Plataforma Sul Americana. O depósito fossilífero se preservou em pacotes de lamas e areias que preencheram pequenas lagoas efêmeras, localizadas na meia encosta de planaltos dissecados, que vêm sendo recorrentemente alagadas quando ocorrem as chuvas, por descargas hídricas das cabeceiras da drenagem do riacho Caboclo, afluente do São Francisco, no povoado de Caboclo (SILVA et al., 2010).

O sítio Fazenda Nova está localizado no município Brejo da Madre de Deus, nordeste do Estado de Pernambuco. O tanque se encontra assentado de modo discordante sobre os granitos porfiríticos do Batólito Brejo da Madre de Deus, de idade neoproterozóica, pertencentes à Província Borborema.

O município de Santa Cruz do Capibaribe possui fósseis pleistocênicos na localidade de Lagoa da Pedra (ROLIM, 1974). Localiza-se na mesorregião Agreste e na microrregião Alto Capibaribe do Estado de Pernambuco, inserido na unidade geoambiental da Depressão Sertaneja e de paisagem típica do semiárido.

4.1.2 Sítios Paleontológicos em Alagoas

Em Alagoas, é muito comum a presença de depósitos com megafauna pleistocênica, com 24 municípios apresentando ocorrências de depósitos fossilíferos e 16 táxons de vertebrados já identificados (SILVA et al, 2012; SILVA, 2013).

O município de Poço das Trincheiras está situado sob o domínio morfológico das Caatingas, inseridas no maciço Pernambuco-Alagoas (SCHALLER, 1969), geologicamente integrantes da Província Borborema e de vegetação hipo e hiperxerófila.

O município de Inhapi está inserido na unidade geoambiental na Província Borborema, com rochas do embasamento gnáissico-migmatítico, representada pelos litotipos dos complexos Cabrobó, Belém do São Francisco e suítes Chorrochó e Salgueiro/Terra Nova. O material foi coletado em canal fluvial com a presença de granitos no interior da calha de um rio intermitente, denominado Sítio Paleontológico Lagoa de Inhapi (NASCIMENTO et al., 2013).

4.1.3 Sítio Paleontológico na Paraíba

O Estado da Paraíba apresenta um registro de sessenta municípios paraibanos com ocorrências fossilíferas, sendo a maior concentração deles nas mesorregiões do Agreste e Borborema com registros pleistocênicos predominantes (LIMA; MENESES, 2015). A exata localização do depósito de onde o material utilizado neste trabalho foi retirado não é conhecida.

4.1.4 Sítio Paleontológico no Rio Grande Do Sul

Ao longo do Rio Quaraí e Arroio Garupá afloram siltitos e argilitos de coloração marrom acinzentados, finos a grossos, de origem fluvial e portadores de níveis carbonáticos, identificados como pertencentes à Formação Sopas. O Arroio Guarupá se localiza entre os municípios do Uruguai e Quaraí, tendo sua foz no Rio Quaraí. A fauna apresenta uma Idade Lujanense (Pleistoceno Superior) (KERBER; OLIVEIRA, 2008).

4.2 MÉTODOS

O material foi fotografado com câmera Nikon Coolpix P520 e editado nos programas CorelDRAW X6 e Adobe Photoshop CC 2014.

Na metodologia de estudo aqui utilizada, o corte do material fóssil é essencialmente destrutivo. Assim, todo material foi previamente medido e fotografado, tendo sido registrados seus dados relacionados à forma original e a morfologia externa registrados. A metodologia adotada seguiu as propostas de Chinsamy (1997), Chinsamy e Raath (1992), Hill (2006), Lamm (2007), Krmpotic et al. (2009) e Sanchez et al. (2012).

Os cortes histológicos foram realizados no Laboratório de Macrofósseis do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro e no Laboratório de Preparação de Amostras e Laminação do Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco.

Cada osteodermo originou duas lâminas, sentido transversal e longitudinal, como proposto por Chinsamy (1997). No total foram utilizados onze osteodermos, quatro da espécie *Neuryurus* sp. e sete da espécie *Panochthus* sp., sendo confeccionado vinte e duas lâminas.

4.2.1 Seção histológica

Devido à fragilidade do material fóssil, os osteodermos foram impregnados com resina epóxi, conferindo maior estabilidade ao material e impedindo fraturas desnecessárias (Fig. 6).

Figura 6 - Espécimes sendo impregnados com resina epóxi para confecção das lâminas histológicas.



Fonte: a autora.

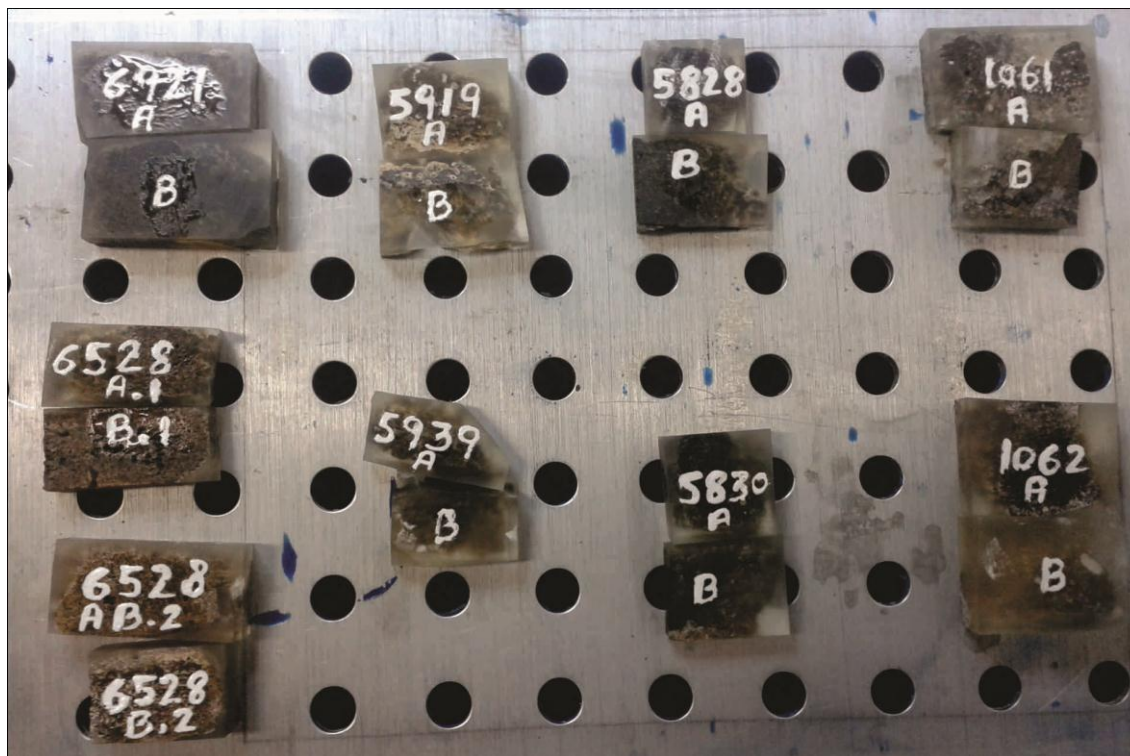
Após esta etapa se procedeu o corte com lâmina diamantada em uma máquina de corte petrográfico. Os cortes são feitos de maneira que sejam os mais delgados possíveis para obter o melhor aproveitamento da amostra óssea (Fig. 7). As amostras cortadas foram lavadas, secas na estufa à 80°C e identificadas com seus respectivos números de tombo.

Em seguida, as amostras foram novamente impregnadas com resina epóxi, preenchendo os poros e formando uma película que evita a entrada de ar no material. Mais uma vez as amostras foram colocadas na estufa para secagem.

O excesso da película de resina foi removido no processo de desgaste, onde as amostras entram em atrito com lixas de diamante de três granulometrias diferentes (125, 54 e 18), polindo toda a superfície da amostra.

Após o polimento, as amostras foram fixadas com resina ultravioleta em lâminas fosqueadas de dois milímetros de espessura, pois possuem melhor superfície de aderência, e colocadas na câmera de luz ultravioleta para secagem.

Figura 7 - Material impregnado com resina epóxi, já cortado e pronto para a colagem nas lâminas.



Fonte: a autora.

As lâminas foram submetidas ao atrito com lixas de diamante para o desbastamento até a espessura desejada, 30 a 32 micrômetros, para a melhor observação em microscópio óptico. Nesse processo, a amostra é atritada até tornar o vidro transparente e a amostra em si translúcida. A finalização das lâminas é realizada com uma limpeza com álcool e uma pequena lâmina para retirada de possíveis resíduos de resina (Fig 8).

4.2.2 Análise das lâminas

As lâminas foram analisadas em um microscópio óptico Zeiss, modelo Primo Star e Zeiss Axion Vision Imager A2, com câmera fotográfica acoplada, utilizando o programa Axio Vision Release 4.8 para execução de fotomicrografias, pertencente ao Laboratório de Paleontologia – PALEOLAB do Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco.

Figura 8 - Lâmina de *Panochthus* sp. pronta.



Fonte: a autora.

4.2.3 Terminologia histológica básica

A terminologia usada segue o conceito convencional visto na literatura de referência na histologia óssea (principalmente Francillon-Vieillot et al., 1990 e Hill, 2006).

Tendo em vista que os osteodermos ocorrem no tegumento do animal e que também podem cobrir a região lateral da carapaça, optou-se por utilizar o termo “superficial” para a face do corte voltada para o exterior e “profundo”, para a face voltada para o interior do animal, seguindo a proposta de Hill (2006). Esses termos correspondem a “externo” e “interno” usado por Scheyer e Sánchez-Villagra (2007) e Wolf (2007), “exterior” e “interior” usado por Krmpotic et al. (2009).

Para elementos referentes à morfologia macroscópica foram empregados os termos “externo” e “interno”, mais comumente utilizado neste tipo de descrição.

4.2.3.1 Osteócitos

Uma vez que os osteoblastos (células formadoras de osso) são cercados por osteóide não-mineralizado ou osso mineralizado, eles são conhecidos como osteócitos. Osteócitos se distinguem pela sua morfologia característica, pela síntese de colágeno tipo I e outras proteínas especializadas (osteocalcina, osteonectina e osteopontina) e pela deposição de uma matriz mineralizada (HALL, 2005).

Osteócitos dentro da matriz mineral do osso obtêm nutrientes através dos processos filamentosos das células, que percorrem canais (canalículos) através do osso e que são utilizados para acessar capilares vizinhos e também para formar canais de comunicação com outros osteócitos, bem como com os osteoblastos (JUNQUEIRA; CARNEIRO 2005; HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013) (Fig.9).

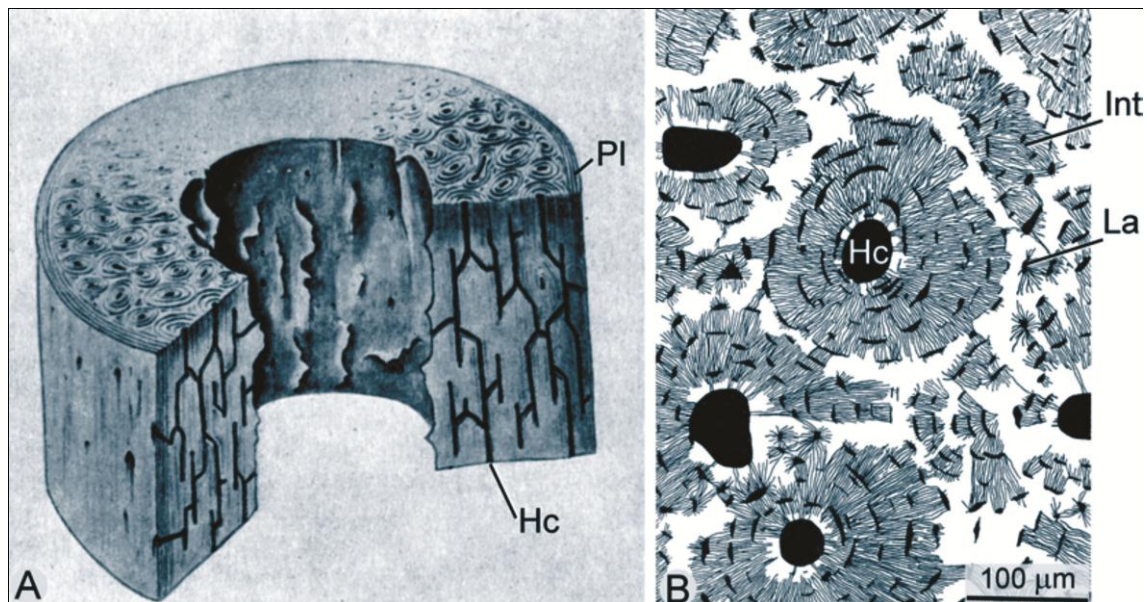
4.2.3.2 Ósteons

Os elementos estruturais básicos da matriz óssea cortical mineralizada em mamíferos e tetrápodes maiores são conhecidos como ósteons, que vêm em diferentes tipos, onde grupos de ósteons formam um sistema de Havers (HALL, 2005).

Um ósteon primário (Fig. 9) tem um canal central que é menor do que 100 μm de diâmetro e contém dois ou mais vasos sanguíneos, mas carece de uma linha de delimitação cemento ou lamelas intersticiais (HALL, 2005; HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Um ósteon secundário tem um canal maior, um único vaso sanguíneo central, é limitado externamente por uma linha de cemento e está posicionado entre lamelas intersticiais. As lamelas são geralmente dispostas concentricamente, como em um sistema Haversiano (HALL, 2005) (Fig. 9).

Figura 9 - Estrutura lamelar de osso longo de mamíferos. a) canais de Havers (HC) compõem a maior parte do osso lamelar. Lamelas periférica (PI) encontram-se na superfície do periósteo. b) Um desenho de um corte histológico de um fêmur humano mostrando canais de Havers em secção transversal. Lamelas intersticial (Int) entre os sistemas de Havers mais desenvolvidos, e lacunas (La), na qual osteócitos teriam sido alojados.



Fonte: Retirado de Hall, 2005.

4.2.3.3 Organização mineral das fibras e classificação de matriz óssea

O tecido ósseo pode ser classificado de várias maneiras, como pela sua composição, porosidade, modo de formação, estágio de desenvolvimento e características anatômicas (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Três critérios distintos têm sido comumente usados como bases para a classificação dos tecidos ósseos (RICQLÈS, 1975; FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). A primeira relaciona a organização da matriz óssea, que consiste principalmente de fibras colágenas, criando conceitos como osso fibrolamelar, osso lamelar, osso com fibras paralelas (“*parallel-fibered bone*”), etc. É importante salientar que a organização das fibras é variável e muitas vezes as categorias de organização se misturam no mesmo osso (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990; CHINSAMY-TURAN, 2012).

A segunda classificação foi baseada em padrões de vascularização óssea. Isso deu origem a conceitos como “osso não-vascular” e “osso Haversiano”. A terceira baseia-se em padrões ontogenéticos de formação de tecido ósseo. Conceitos diversos tais como “osso centrífugo/centrípeto”, “osso primário/ secundário”, “osso periosteal/endocondral” surgiram a partir dessa abordagem (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990).

4.2.3.4 Zonas de reabsorção

Durante o crescimento normal, o osso não só é depositado, mas também é reabsorvido e remodelado. Tal remodelação óssea ocorre ao longo da vida, podendo modificar a forma óssea, reparar micro fraturas, ou liberar fosfato de cálcio no sangue para ser usado em outras partes do corpo (HALL, 2005).

Reabsorção por osteoclastos geralmente segue ao longo do comprimento de um vaso sanguíneo, resultando em um tubo longo (canal) em torno do vaso. Histologicamente, tais cavidades de reabsorção podem ser identificadas como furos semi-circulares (*scallop-edged holes*) dentro do tecido principal quando o eixo é seccionado transversalmente (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Observações de reabsorção e formação lançaram os alicerces do nosso entendimento que o osso é substituído à medida que envelhece, sendo que o declínio da taxa de substituição aconteceria com a idade, e que o osso velho é substituído por osso recém-depositado (HALL, 2005).

4.2.4 Bone Profiler

O programa BONE PROFILER (GIRONDOT; LAURIN, 2003) apresenta uma possibilidade de padronizar o método utilizado para analisar segmentos ósseos, podendo modelar um perfil de compactação óssea para testar hipóteses biológicas. Em ambos os

táxons, *Neuryurys* e *Panochthus*, o grau de compactação foi analisado quantitativamente através do programa BONE PROFILER Versão 4.5.8 (GIRONDOT; LAURIN, 2003).

Para usar o programa, as imagens das lâminas foram convertidas em desenhos esquemáticos em preto e branco (Fig. 10) utilizando o programa Photoshop CC 2014 (Adobe Systems Inc.), onde a cor preta representa o osso e a cor branca representa as áreas vasculares (canais vasculares, ósteons e espaços de reabsorção). Em alguns casos, pequenas alterações foram realizadas nos desenhos esquemáticos dos espécimes, ou seja, foram adicionadas finas linhas pretas para fechar canais maiores que ligam as principais cavidades do osteodermo com a superfície externa do osso.

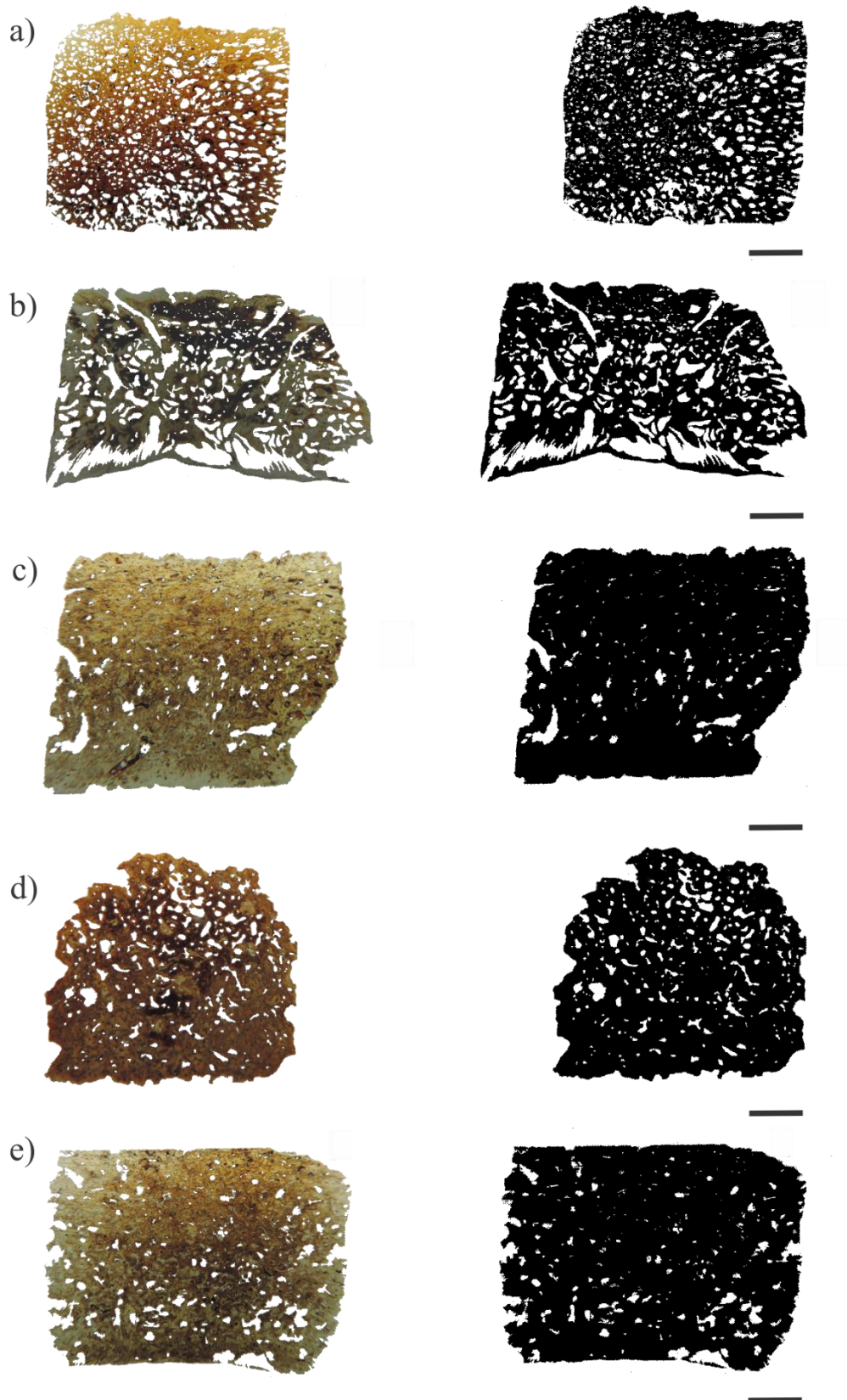
Os perfis de compactação foram calculados usando principalmente a função automática centro ósseo (*bone centre*), em alguns casos foi necessário ajustar manualmente o centro ósseo. O programa usa o centro do osso como um ponto de articulação, sendo o grau de compactação estimado em todas as direções a partir desse ponto, deslocando o eixo ao longo do qual os pixels são lidos um pixel de cada vez, na borda do osso até que toda a superfície da lâmina tenha sido coberta. Em seguida, o grau de compactação é medido em 50 zonas concêntricas, cada um dos quais mede 2% do raio do osso (GIRONDOT; LAURIN, 2003).

Este programa foi desenvolvido inicialmente para análises de lâminas de ossos longos, que usualmente apresentam morfologia arredondada ou ovalada (LAURIN; GIRONDOT; LOTH, 2004; GERMAIN; LAURIN, 2005; CANOVILLE; LAURIN, 2008), ao contrário de osteodermos que possuem uma morfologia mais achatada. Apesar disso, Scheyer e Sander (2009) demonstraram que o programa funcionou satisfatoriamente na análise de osteodermos em pareiaossauros do Permiano da África do Sul.

Em princípio parece inadequado o uso do programa para analisar osteodermos, que são ossos comprimidos dorsoventralmente exibindo um forte relevo e ornamentação (SCHEYER; SANDER, 2009). No entanto, BONE PROFILER conseguiu fornecer resultados adequados para avaliar o grau de compactação global das amostras.

O relevo complexo dos espécimes e os numerosos forames impedem que o programa avalie todos os setores do osso em uma amostra. Assim, os perfis de compactação resultantes são interpretados como uma boa aproximação do grau de compactação global dos espécimes.

Figura 10 - Desenho esquemático das lâminas. *Neuryurus* sp.: a) MCPU-PV 153, b) MCPU-PV 154; *Panochthus* sp.: c) DGEO-UFPE 5830, d) DGEO-UFPE 6528/A, e) DGEO-UFPE 6921. Escala: 5mm.



Fonte: a autora.

5. RESULTADOS

5.1 *Neuryurus* sp.

Superordem XENARTHRA Cope, 1889

Ordem CINGULATA Illiger, 1811

Superfamília GLYPTODONTOIDEA Gray, 1869

Família GLYPTODONTIDAE Gray, 1869

Subfamília HOPLOPHORINAE Huxley, 1864

Tribo NEURYURINI Hoffstetter, 1958

Gênero *Neuryurus* Ameghino, 1889

Neuryurus sp.

5.1.1 Distribuição estratigráfica e geográfica

Ocorre na Argentina, Uruguai e no Brasil, do Plioceno Tardio ao Holoceno Inicial.

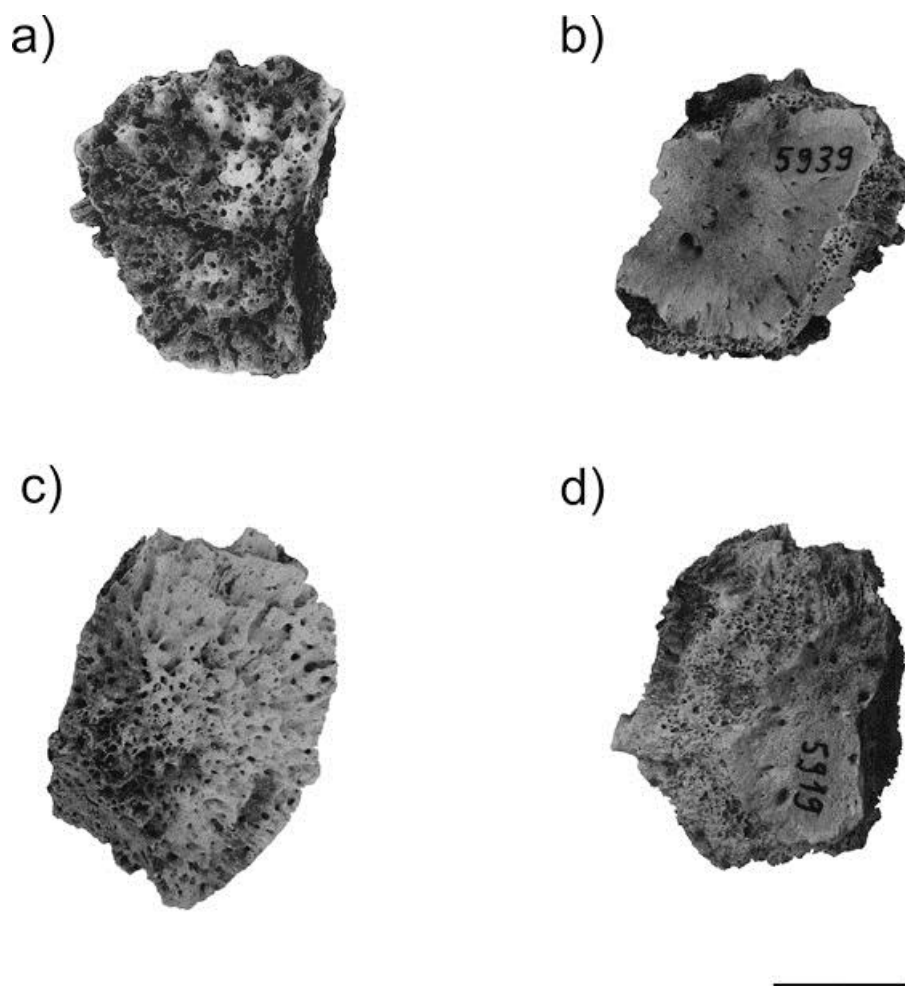
5.1.2 Espécimes estudados e procedência

Osteodermos isolados: DGEO-UFPE 5939, DGEO-UFPE 5919, Fazenda Nova, Pernambuco; MCPU-PV 153, MCPU-PV 154, Rio Quaraí (Formação Sopas), Rio Grande do Sul.

5.1.3 Descrição morfológica

Os espécimes DGEO-UFPE 5939 e DGEO-UFPE 5919 são fragmentos pertencentes à região dorsal da carapaça, medindo entre 15 e 19 mm de espessura, respectivamente. A área de contato e articulação entre os osteodermos possui um aspecto denticulado. A superfície externa apresenta ornamentação em forma de tubérculos cônicos, uniformemente pontuados e de aspecto rugoso, com inúmeros forames se dirigindo para o interior do osteodermos, em um ângulo oblíquo (Fig. 11). A superfície interna se apresenta levemente côncava, estando parcialmente preservada; exibem inúmeros forames e uma rugosidade suave.

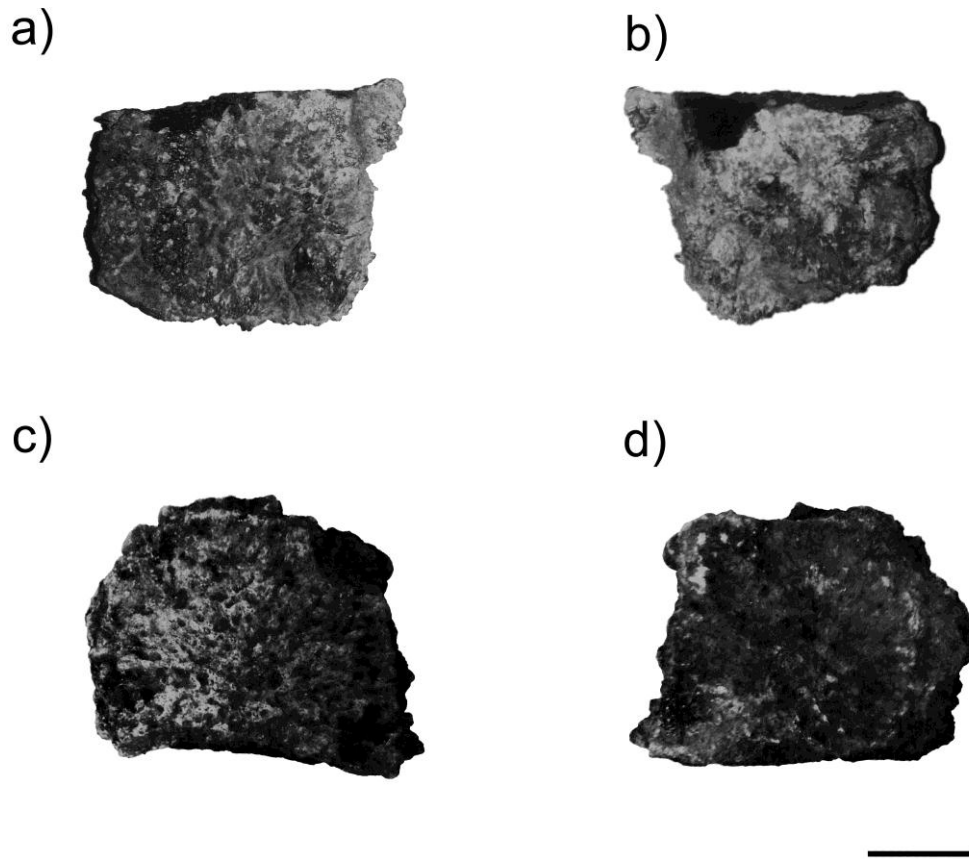
Figura 11 - Osteodermos de *Neuryurus* sp. DGEO-UFPE 5939: a) vista dorsal, b) vista ventral; DGEO-UFPE 5919: c) vista dorsal, d) vista ventral. Escala = 20 mm.



Fonte: a autora.

Os espécimes MCPU-PV 153 e MCPU-PV 154 são fragmentos isolados, ambos medindo 19 mm de espessura, apresentando uma ornamentação composta por pequenas figuras mal definidas em um ângulo oblíquo, exibindo superfície bastante áspera e rugosa (Fig. 12). A superfície interna é levemente côncava e apresenta alguns forames vasculares.

Figura 12 - Osteodermos de *Neuryurus* sp. MCPU-PV 153: a) vista dorsal, b) vista ventral; MCPU-PV154: c) vista dorsal, d) vista ventral. Escala = 20mm.



Fonte: a autora.

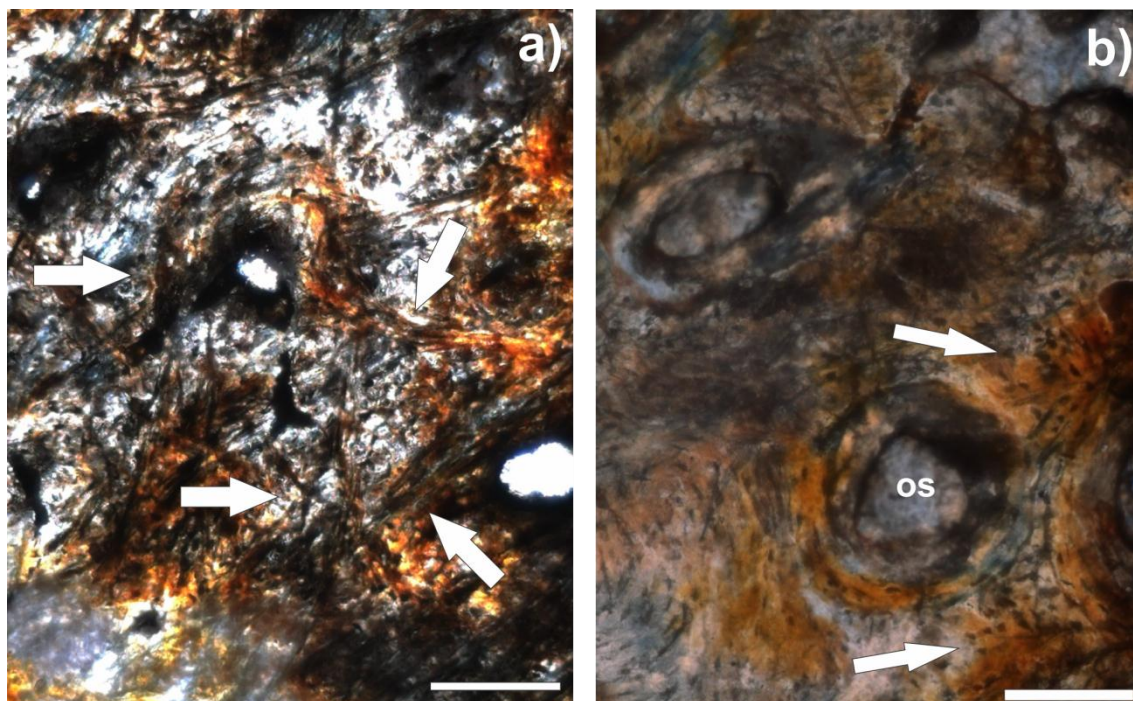
5.1.4 Descrição histológica

5.1.4.1 Espécimes DGEO-UFPE 5919 e DGEO-UFPE 5939

A zona superficial dos osteodermos apresenta uma faixa muito pequena de osso compacto, de aproximadamente 2 mm, ficando gradativamente mais esponjoso à medida que se aproxima da zona mais profunda, apresentando por último uma pequena faixa de osso compacto. Essas pequenas faixas de osso compacto caracterizam-se por apresentar feixes de fibras mineralizadas sem uma direção definida (Fig. 13a).

A região mais superficial apresenta uma coloração mais escura e de difícil visualização estrutural, podendo ser devido à impregnação de algum mineral durante o processo de fossilização. Nessa área é possível notar muitas fibras mineralizadas sem orientação definida, poucas áreas de reabsorção, além de inúmeras lacunas de osteócitos (Fig 13b). Vários ósteons primários são identificáveis na zona superficial, assim como alguns ósteons secundários.

Figura 13 - Corte transversal de *Neuryurus* sp, mostrando a faixa compacta da zona superficial. a) Setas indicam os feixes de fibra mineralizadas; b) Setas indicando as lacunas de osteócitos; os, ósteon secundário. Escala: 200 μ m.

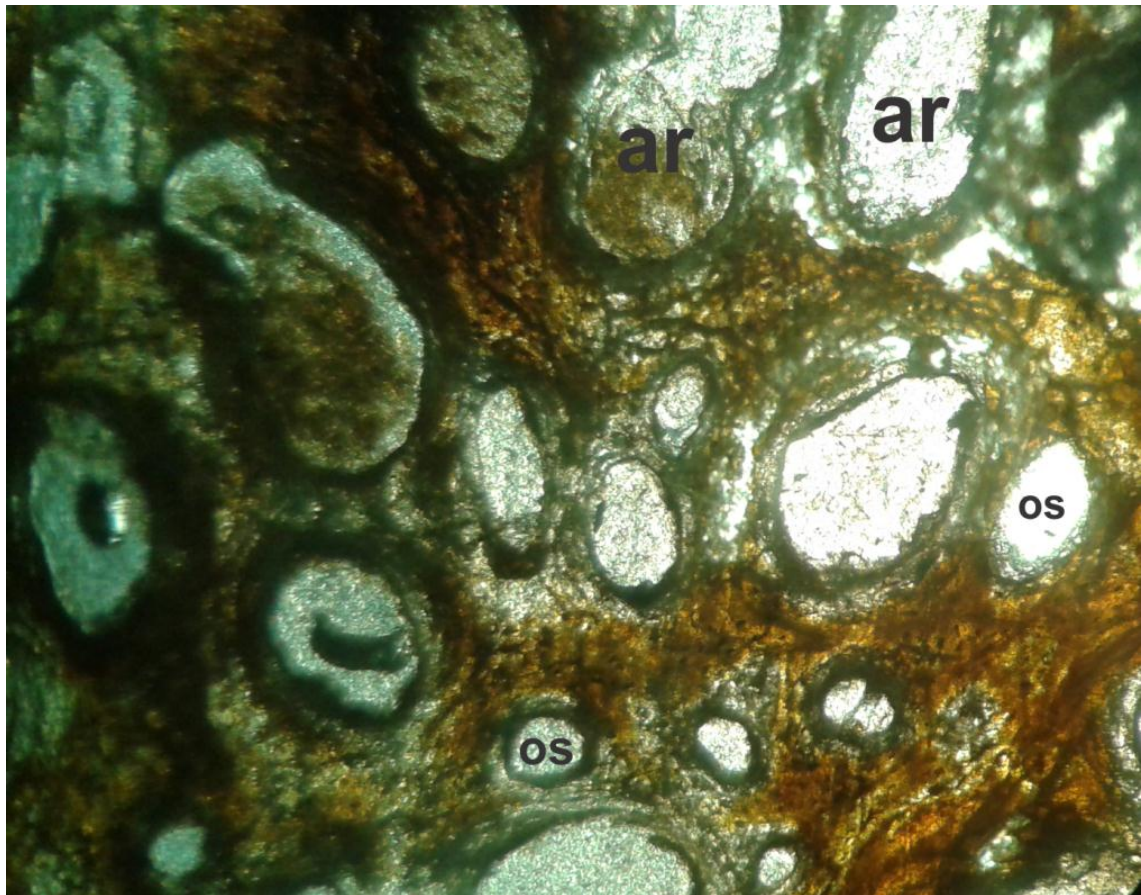


Fonte: a autora.

A região central é extremamente esponjosa, apresentando uma camada de osso trabecular que ocupa grande parte do osteodermos, com grandes áreas de reabsorção (Fig. 14). Nessa área a concentração de ósteons primários e osteócitos diminuem, aumentando a concentração de ósteons secundários.

Na região profunda é possível observar ainda um osso muito esponjoso com grandes áreas de reabsorção, vários ósteons secundários e alguns primários, apresentando uma última faixa de aproximadamente 1 mm de osso compacto na região mais profunda. Em todos os osteodermos é possível observar a lacunas de osteócitos (Fig. 15).

Figura 14 - Região central do osteodermo de *Neuryurus* sp. mostrando a grande área trabecular; os, ósteon secundário; ar, área de reabsorção. Aumento 2,5x.



Fonte: a autora

Figura 15 - Corte transversal do osteodermo de *Neuryurus* sp., mostrando a região profunda. Setas brancas indicam os inúmeros osteócitos. Escala: 200µm.



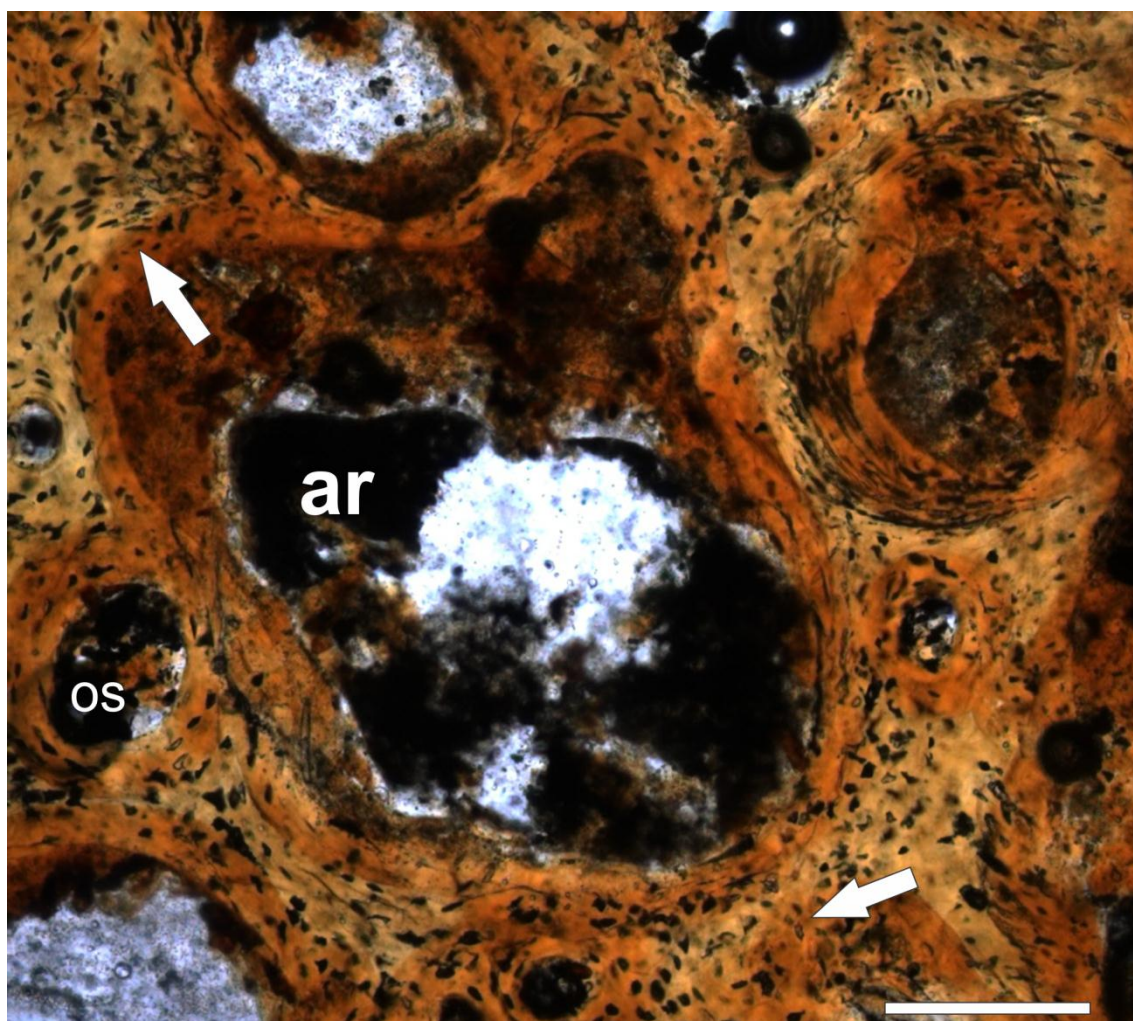
Fonte: a autora.

5.1.4.1 Espécimes MCPU-PV 153 e MCPU-PV 154

Os osteodermos provenientes de depósito fossilífero do Rio Grande do Sul apresentam uma coloração mais escura, vista nas lâminas histológicas como um amarelo escuro, o que dificulta a visualização das estruturas microanatômicas. Essa coloração se deve provavelmente a impregnação de algum mineral escuro durante o processo de fossilização. Em todos os osteodermos é possível visualizar algumas áreas de reabsorção e lúmens dos ósteons preenchidos por sedimento (Fig. 16).

Assim como os espécimes encontrados em Pernambuco, MCPU-PV 153 e MCPU-PV 154 também apresentam na zona superficial dos osteodermos uma faixa muito pequena de osso compacto, cerca de 2 mm de comprimento, ficando gradativamente mais esponjoso à medida que se aproxima da zona mais profunda, apresentando por último uma pequena faixa de osso compacto, aproximadamente 1,5 mm de comprimento na zona profunda. A zona central apresenta múltiplas áreas de reabsorção. Inúmeras lacunas de osteócitos são visualizadas ao longo do osteodermo (Fig. 16).

Figura 16 - Zona central do osteodermo de *Neuryurus* sp., mostrando as cavidades preenchidas por sedimento. Setas brancas indicam os inúmeros osteócitos presentes ao longo do osteodermo; ar, área de reabsorção; os, ósteon secundário. Escala: 200 μ m



Fonte: a autora.

5.1.5 Análise do perfil de compactação

Os desenhos esquemáticos das lâminas de *Neuryurus* exigiram uma pequena alteração nas bordas com linhas fechando as laterais. Os osteodermos de *Neuryurus* sp. apresentaram uma média de 71,8% de compactação. A variação no grau de compactação pode ser visto na figura 17. A tabela 2 lista todos os espécimes com seus respectivos graus de compactação.

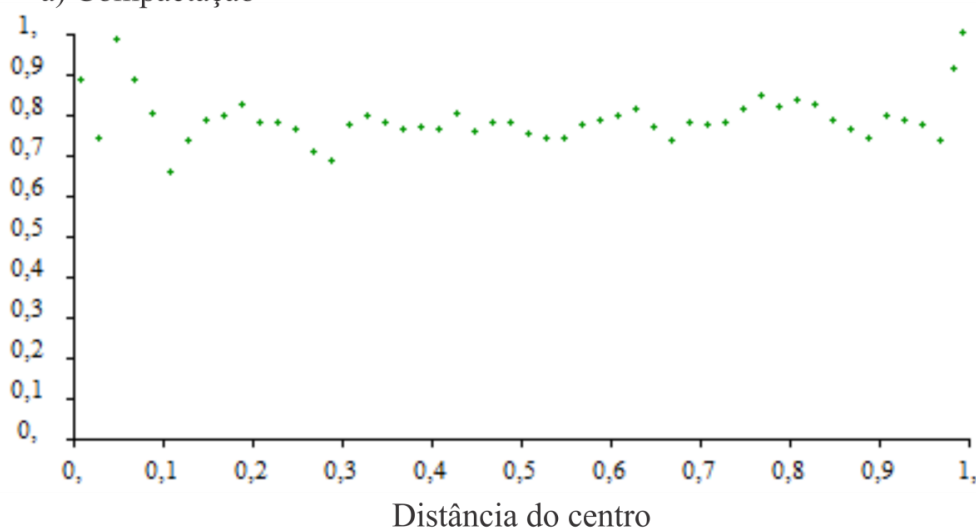
Tabela 2 - Valores de grau de compactação dos espécimes de *Neuryurus* sp.

Espécie/ N° de Coleção		Grau de Compactação
<i>Neuryurus</i> sp.	DGEO-UFPE 5939	62,2%
	DGEO-UFPE 5919	76,3%
	MCPU-PV 153	78,5%
	MCPU-PV 154	70,2%

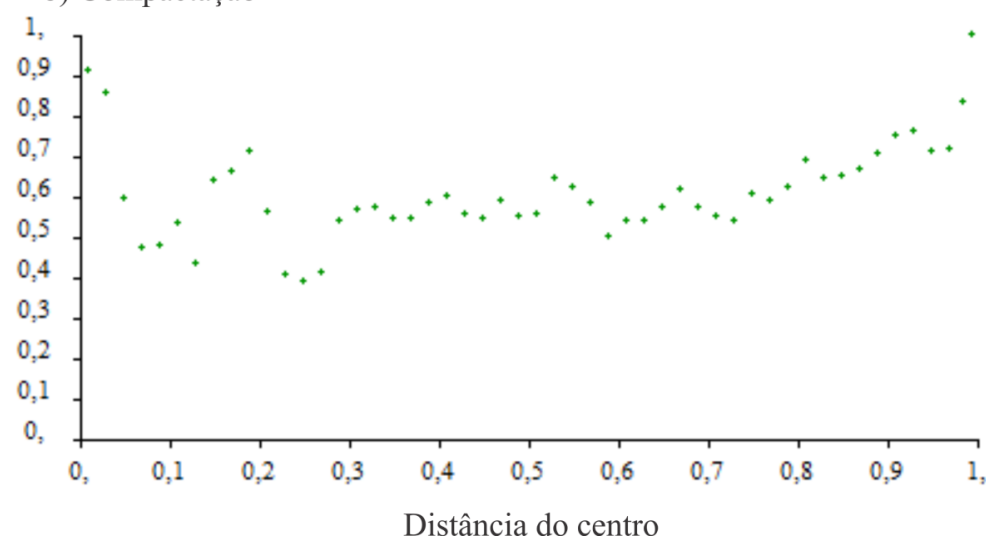
Fonte: a autora.

Figura 17 - Gráfico mostrando a variação do grau de compactação dos osteodermos de *Neuryurus* sp., retirado do programa: a) MCPU-PV 153 demonstrando o maior grau de compactação global e b) DGEO-UFPE 5939, o menor.

a) Compactação



b) Compactação



Fonte: a autora.

5.2 *Panochthus* sp.

Família PANOCHTHIDAE Castellanos, 1927

Subfamília PANOCHTHINAE Castellanos, 1927

Gênero *Panochthus* Burmeister, 1866

Panochthus sp.

5.2.1 Distribuição estratigráfica e geográfica

Pleistoceno Superior, Nordeste do Brasil, considerado uma espécie endêmica da Região Intertropical Brasileira (PORPINO; BERGQVIST, 2002).

5.2.2 Espécimes estudados e procedência

Osteoderms isolados: DGEO-UFPE 5828, DGEO-UFPE 5830, Poço das Trincheiras, Alagoas; DGEO-UFPE 6921, Santa Cruz do Capibaribe, Pernambuco; DGEO-UFPE 6528/A, DGEO-UFPE 6528/B, Afrânio, Pernambuco; SP/MHN/UFAL1061-V, Paraíba; SP/MHN/UFAL 1062-V, Inhapi, Alagoas.

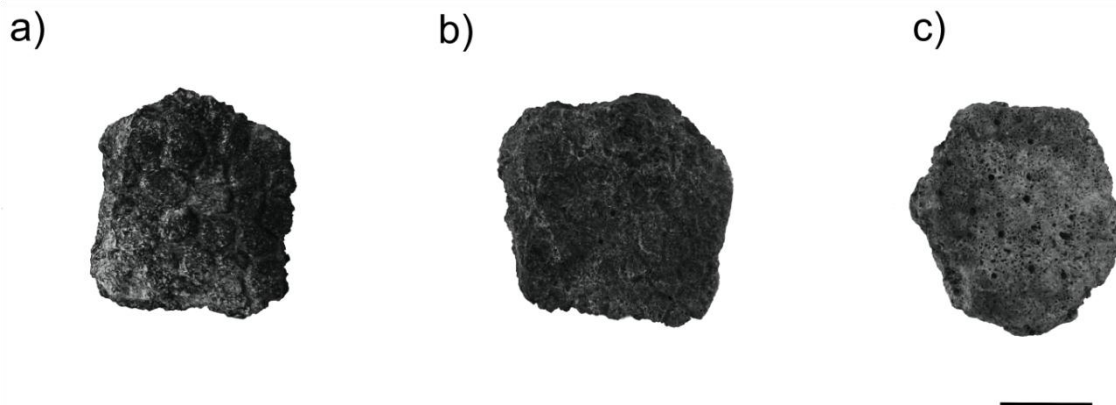
5.2.3 Descrição morfológica

Todo material estudado corresponde a osteoderms isolados da carapaça dorsal, apresentando formato poligonal (hexagonal e pentagonal), com espessura variando entre 19 e 25 mm. Os espécimes DGEO-UFPE 5828 e DGEO-UFPE 5830 são fragmentos que apresentam ornamentação bastante desgastada e superfície interna rugosa.

O osteodermo DGEO-UFPE 6921 possui orifícios pilíferos na superfície externa e SP/MHN/UFAL 1061-V apresenta uma superfície interna rugosa com forames destinados à passagem de vasos sanguíneos; ambos osteoderms exibem formato pentagonal.

O maior fragmento de todos é o espécime SP/MHN/UFAL1062-V, com 25 mm de espessura, ele apresenta ornamentação na superfície externa relativamente bem preservada, sob forma de pequenas figuras poligonais, e presença de orifícios pilíferos entre essas figuras. Os espécimes DGEO-UFPE 6528/A e DGEO-UFPE 6528/B são hexagonais, na superfície externa podem somente ser observadas pequenas perfurações (Fig. 18).

Figura 18 - Osteodermos de *Panochthus* sp., vista dorsal. a) SP/MHN/UFAL1061-V; b) DGEO-UFPE 6921; c) DGEO-UFPE 6528/A. Escala = 20mm



Fonte: a autora.

Os osteodermos apresentam uma ornamentação homogênea, sem figura central distinguível e com padrão reticular sem um ordenamento determinado; exibem pequenas figurinhas variando em tamanho de 3 a 7 mm, separadas por sulcos reticulares rasos, portadoras de pequenos orifícios.

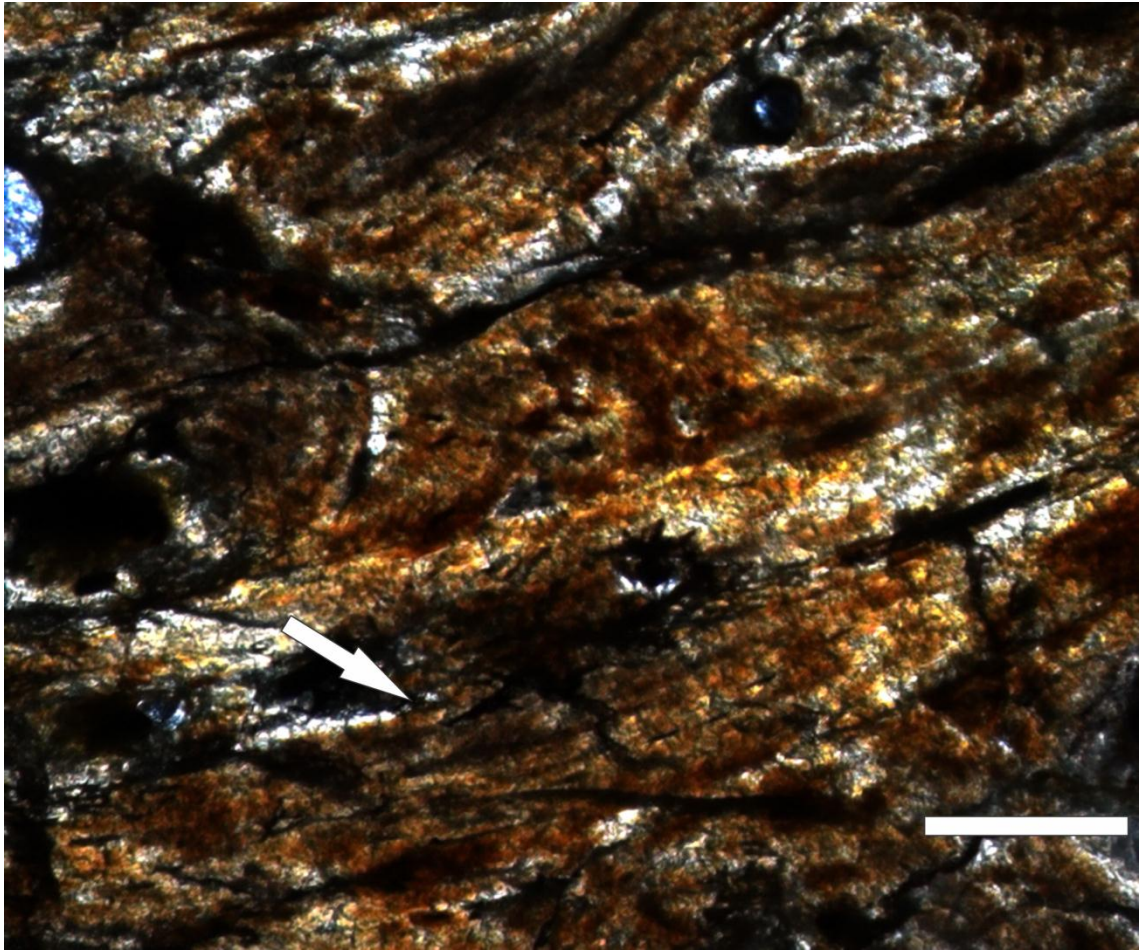
5.2.4 Descrição histológica

Todos os osteodermos aqui estudados apresentam um padrão histológico semelhante. A zona superficial exibe uma faixa inicial de osso compacto, apresentando feixes de fibras mineralizadas organizadas e orientadas paralelamente à superfície do osteodermo (Fig. 19).

O espécime DGEO-UFPE 5830 é o que apresenta a maior faixa de osso compacto, medindo 10 mm, os outros espécimes apresentam uma variação de 5 a 8 mm. Nesta camada, quase não há osso primário devido à remodelação causada por osteoclastos, sendo poucos os ósteons primários presentes. A transição entre a zona superficial e central se apresenta ainda bastante compactada, mais parecido com um tipo intermediário entre um osso compacto e esponjoso.

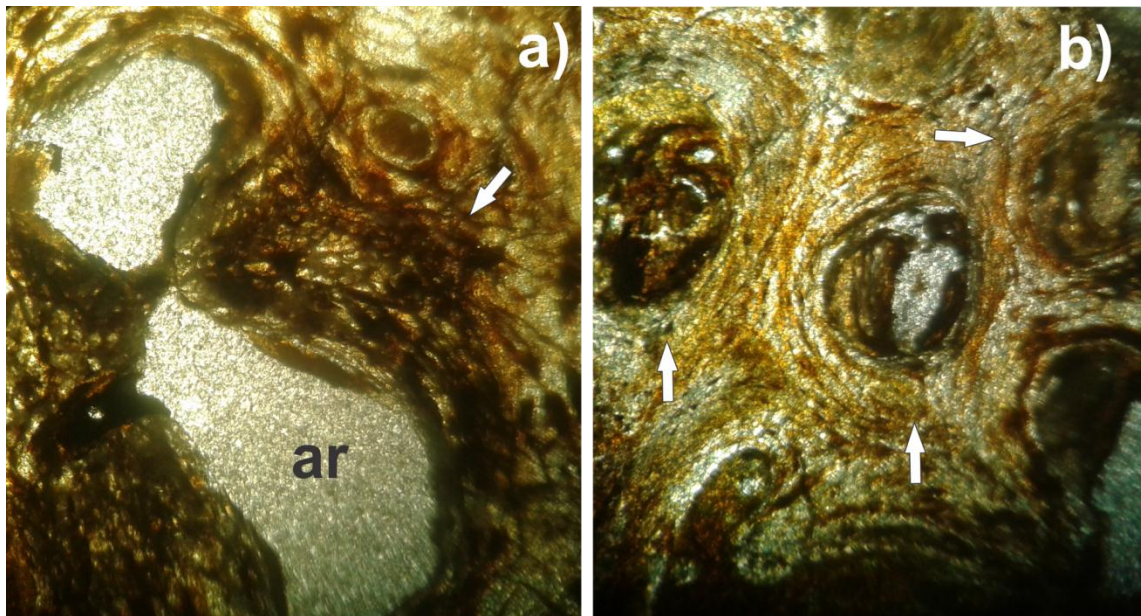
Na zona central, o osteodermo se apresenta esponjoso, variando o grau de porosidade em alguns espécimes. No espécime DGEO-UFPE 5830, por exemplo, apresenta um pouco mais de 1/4 do osteodermo com uma área visivelmente esponjosa. Já no espécime DGEO-UFPE 6528b e SP-MHN-UFAL 1062 apresenta uma área esponjosa de aproximadamente 1/3 do osteodermo. Áreas de reabsorção começam a aparecer mais frequentemente, sendo a presença canais vasculares fechados por lamelas concêntricas também mais frequentes, indicando remodelação do osso (Fig. 20).

Figura 19 - Região superficial do osteodermo, mostrando uma faixa de osso compactada. Seta branca indicando feixes de fibras colágenas mineralizadas. Escala: 200 μ m.



Fonte: a autora.

Figura 20 - Corte transversal mostrando a região central do osteodermo. a) Seta indica os feixes de fibra mineralizadas; ar, área de reabsorção; b) Setas indicam canais vasculares fechados por lamelas concêntricas. Aumento 2,5x.

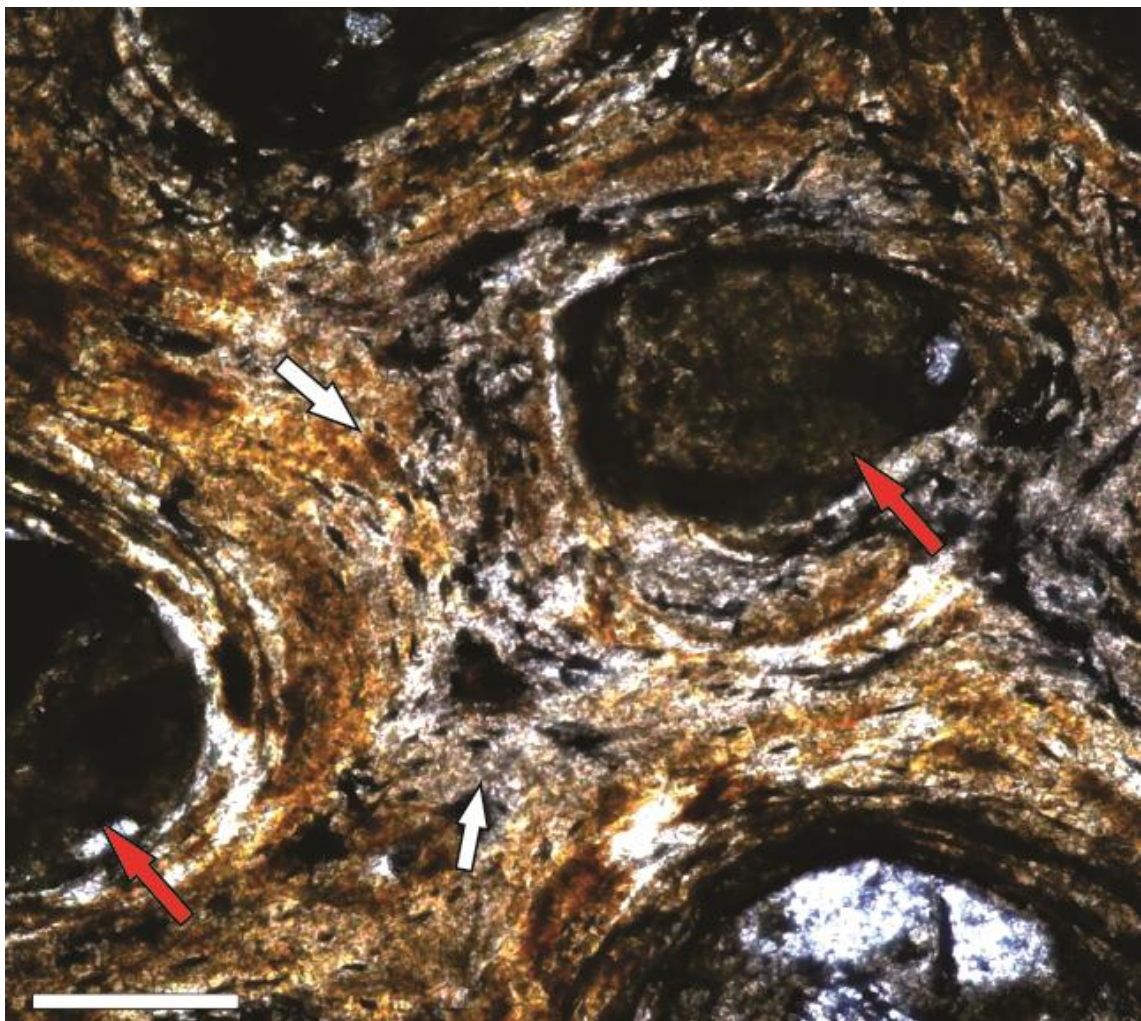


Fonte: a autora

Na transição entre a zona central e a zona inferior é possível notar alguns feixes de fibras mineralizadas sem organização definida.

Ósteons secundários são mais presentes que ósteons primários na região profunda (Fig. 21). Esta área também é caracterizada pela presença de algumas fibras mineralizadas orientadas paralelamente à superfície do osteodermo e áreas de reabsorção. Em todas as zonas dos osteodermos é possível observar poucas ou quase nenhuma lacuna de osteócitos, que se apresentam um pouco achatadas e organizadas aleatoriamente (Fig. 21). A última faixa de osso compacto da zona profunda varia entre 4 e 5mm em todos os espécimes.

Figura 21 - Região profunda do osteodermo com alguns ósteons secundários de grande tamanho. Setas vermelhas indicando ósteons secundários com a cavidade preenchida; setas brancas indicando osteócitos. Escala: 200 μ m



Fonte: a autora.

No espécime DGEO-UFPE 5828 é possível visualizar alguns ósteons secundários de maior tamanho do que nos outros espécimes. O espécime DGEO-UFPE 6921 apresenta a maior concentração de ósteon secundário distribuído em todo o osteodermo.

Além das fibras organizadas nas faixas superficial e profundas, também é possível observar ao longo do osteodermo alguns feixes de fibras colágenas mineralizadas posicionados aleatoriamente (Fig. 20a).

Em alguns espécimes, como DGEO-UFPE 5828, é possível visualizar alguns canais dos sistemas de Havers, assim como áreas de reabsorção também, preenchidos por sedimento (Fig. 21).

5.2.5 Análise do grau de compactação

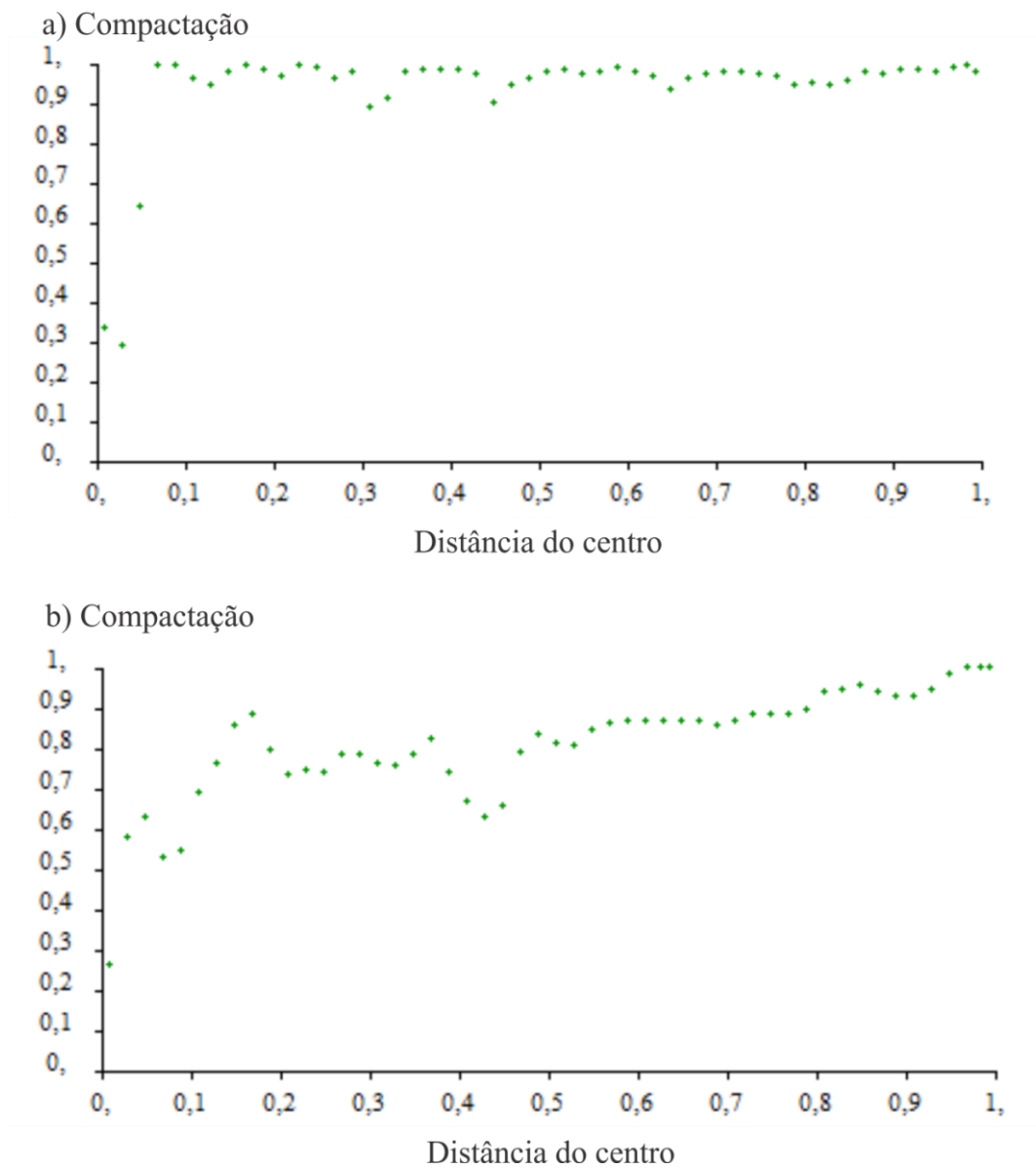
O material de *Panochthus* sp. exibe um alto grau de compactação que varia entre 86,7% e 96,6%, com uma média de 91,93%. A variação no grau de compactação pode ser visto na figura 22. A tabela 3 lista todos os espécimes com seus respectivos graus de compactação.

Tabela 3 - Valores de grau de compactação dos espécimes de *Panochthus* sp.

Espécie/ N° de Coleção		Grau de Compactação
<i>Panochthus</i> sp.	SGP/MHN/UFAL 1061-V	87,4%
	SGP/MHN/UFAL 1062-V	88,2%
	DGEO-UFPE 5828	95,8%
	DGEO-UFPE 5830	96,6%
	DGEO-UFPE 6921	93%
	DGEO-UFPE 6528/A	91,3%
	DGEO-UFPE 6528/B	86,7%

Fonte: a autora.

Figura 22 - Gráfico retirado do programa mostrando a variação do grau de compactação dos osteodermos de *Panochthus* sp.: a)DGEO-UFPE 5830 demonstrando o maior grau de compactação global e b)DGEO-UFPE 6528B, o menor.



Fonte: a autora.

6. DISCUSSÃO

6.1 COMPARAÇÃO DO MATERIAL

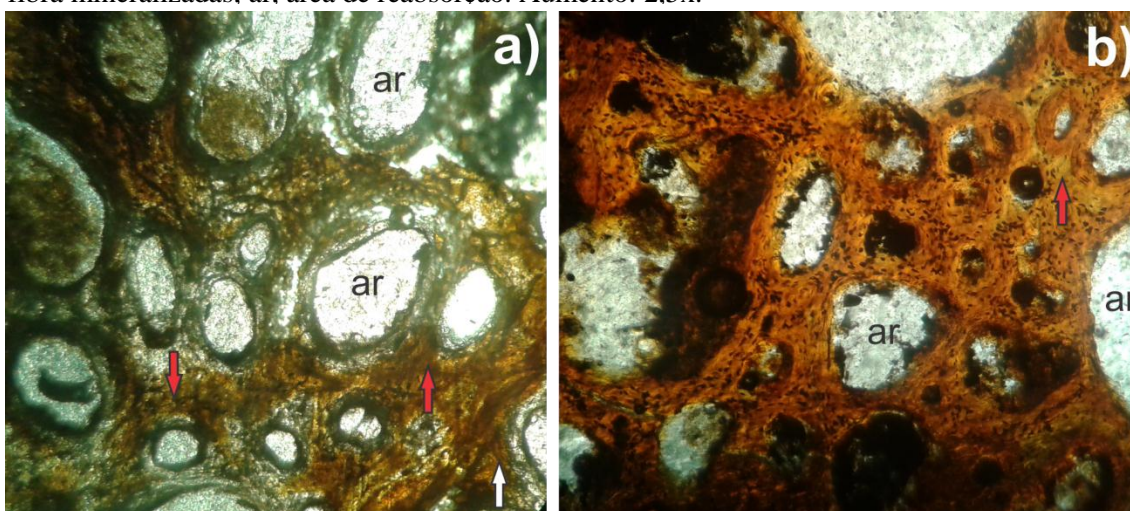
6.1.1 *Neuryurus* sp.: MCPU-PV 153/154 x DGEO-UFPE 5919/5939

Em relação ao *Neuryurus* sp., assim como os espécimes provenientes de Pernambuco, os dois espécimes do Rio Grande do Sul, MCPU-PV 153 e MCPU-PV 154, também apresentam uma grande área de osso trabecular na região central, com faixas de osso compacto na região superficial e profunda medindo cerca de 2 mm e 1 mm, respectivamente.

A concentração de ósteons primários diminui gradativamente ao longo do osteodermo, apresentando maior concentração na zona superficial. Essas pequenas faixas de osso compacto caracterizam-se por apresentar feixes de fibras mineralizadas pobremente organizadas e poucos ósteons.

A região central é extremamente esponjosa, apresentando uma camada de osso trabecular com grandes áreas de reabsorção alongadas e sem um padrão organizado, nessa área a concentração de ósteons secundários é maior. A figura 23 demonstra a similaridade das estruturas microanatômicas dos espécimes de Pernambuco e do Rio Grande do Sul.

Figura 23 - Corte transversal de *Neuryurus* sp. a) Espécime de Pernambuco; b) Espécime do Rio Grande do Sul. Setas vermelhas indicam ósteons secundários; seta branca indica os feixes de fibra mineralizadas; ar, área de reabsorção. Aumento: 2,5x.



Fonte: a autora.

A análise no programa Bone Profiles indica que todos os exemplares apresentam um grau de compactação semelhante. O material proveniente do Rio Grande do Sul, MCPU-PV 153 e

MCPU-PV 154, exibe um grau de compactação global de 78,5% e 70,2%, respectivamente. Enquanto que os espécimes de Pernambuco, DEGEO-UFPE 5919 e DEGEO-UFPE 5939, apresentam um grau de compactação global de 76,3% e 62,2%, respectivamente.

O padrão das estruturas microanatômicas encontrado nos espécimes de Pernambuco coincide com o padrão descrito para os espécimes do Rio Grande do Sul.

6.1.2 *Neuryurus* sp. x *Panochthus* sp.

O padrão histológico de *Panochthus* sp. caracteriza-se por apresentar uma grande faixa de osso compacto na zona superficial e na zona profunda, medindo entre 5 a 10 mm na zona superficial e entre 4 e 5mm na zona profunda. Essas faixas são muito maiores do que as encontradas em *Neuryurus* sp.

A organização espacial das fibras colágenas também é um fator diferencial entre as duas espécies. A pobre organização espacial das fibras colágenas e a grande área trabecular na região central dos osteodermos de *Neuryurus* sp. indicam um padrão ósseo diferente do encontrado em *Panochthus* sp., que se caracteriza por uma região central menos esponjosa que *Neuryurus* sp, o que é corroborado pela análise quantitativa do programa BONE PROFILER.

O programa BONE PROFILER foi capaz de calcular a compactação óssea nos espécimes avaliados, embora seja considerada a dificuldade de análise sobre tecido ósseo de forte relevo externo e de forma retangular (Scheyer e Sander, 2009). Ainda assim, uma boa estimativa quantitativa do grau de compactação óssea foi obtida complementando a avaliação qualitativa da histologia óssea dos osteodermos.

Quantitativamente observa-se uma grande diferença no grau de compactação entre *Neuryurus* sp. e *Panochthus* sp. O grau de compactação dos espécimes de *Neuryurus* sp. ficou em torno de 70%, enquanto que para *Panochthus* sp. este valor ficou em aproximadamente 90%. Esses valores corroboram com a visível diferença nos padrões histológicos das duas espécies, onde suas regiões centrais possuem áreas trabeculares de tamanhos diferentes refletindo no grau de compactação dos osteodermos.

Os padrões encontrados para as duas espécies mostram que a semelhança na morfologia externa dos osteodermos de *Neuryurus* sp. e *Panochthus* sp. não é refletida no seu padrão microestrutural, onde diferenças marcantes foram encontradas.

A diferenciação das duas espécies, *Panochthus* e *Neuryurus*, através da paleohistologia acrescenta nova ferramenta para identificação de espécies com padrões morfológicos externos

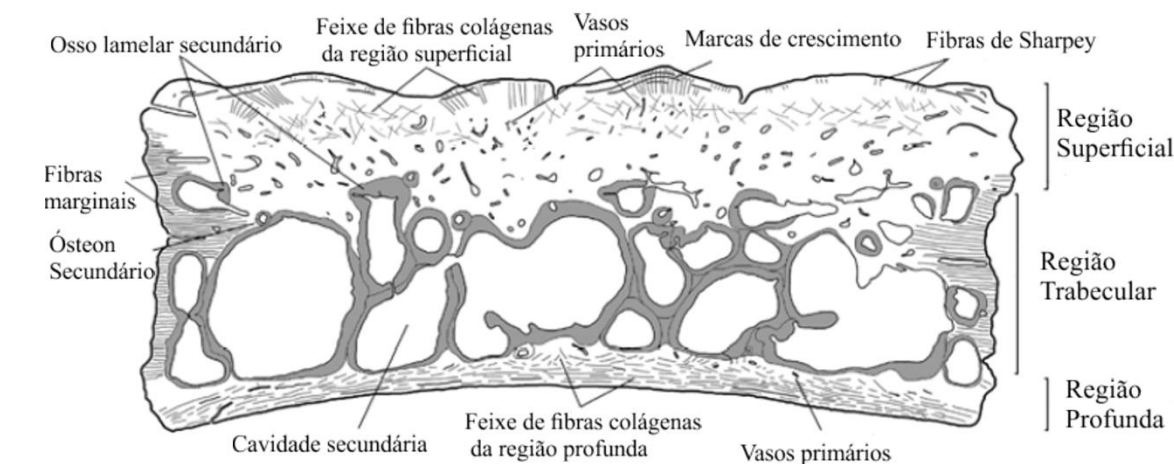
semelhantes. Além disso, o programa BONE PROFILER mostrou-se uma ferramenta promissora na ajuda da caracterização dos padrões histológicos.

6.2 COMPARAÇÃO COM OUTROS GLIPTODONTÍDEOS

As observações de Hill (2006), Krmpotic et al. (2009), Wolf, Kalthoff e Sanders (2011) e Da Costa Pereira et al. (2014) demonstraram o alto grau de diversidade morfológica e histológica nos osteodermos de Xenarthra. As estruturas paleohistológicas encontradas são muito diversificadas, variando de tecido compacto, quase avascular em alguns osteodermos de preguiças, a até tecidos fortemente remodelado em osteodermos de grandes gliptodontes (HILL, 2006).

As principais características dos osteodermos de gliptodontes incluem uma estrutura geralmente “*diploe-like*”, que consiste em uma região do osso trabecular bem desenvolvida interposta entre camadas superficiais e profundas do osso compacto (HILL, 2006; WOLF, 2007) (Fig. 24). Essa estrutura também é encontrada nos pampatérios (WOLF; KALTHOFF; SANDERS, 2011).

Figura 24 - Representação de um osteodermos padrão de Cingulata (como visto em *Tolypeutes tricinctus*).



Fonte: Modificado de Wolf (2007).

Apesar da alta variabilidade interespecífica nos osteodermos, várias características são comuns a todos gliptodontídeos (HILL, 2006). Estas características, que incluem um elevado teor de feixes de fibras mineralizadas, linhas de crescimento, e camadas superficiais e profundas densas e escassamente vascularizadas, também são comuns para os osteodermos de

outros vertebrados (SCHEYER; SANDER, 2004). Wolf, Kalthoff e Sanders (2011) sumariza as características histológicas dos gliptodontídeos na tabela 4. Os padrões descritos aqui, tanto para *Neuryurus* sp. como para *Panochthus* sp., condizem com o padrão “*diploe-like*” já descrito para os gliptodontídeos.

Tabela 4 - Principais características da organização histológica dos osteodermos de gliptodontídeos.

Região	Tipo de Osso	Vascularização	Aparência dos feixes de fibras de colágeno	Arranjo dos feixes de fibras de colágeno
Superficial	Esponjoso para compacto (superfície); principalmente (em espécimes maduros): secundário; lamelar. Também: primário, lamelar	Ósteons/Cavidades secundário abundantes	Fino	Principalmente: típico de osso lamelar. Também: perpendicular à superfície; fibras de Sharpey do periósteo
Central	Trabecular; secundário; lamelar	Esponjoso totalmente desenvolvido	Típico de osso lamelar	Típico de osso lamelar
Profunda	Compacto; primário; principalmente metaplástico	Moderado a justo	Grosso; frouxamente empacotado, ramificado	Irregular a radial
Margens	Compacto: primário; metaplástico		Fino; paralelo	Perpendicular às superfícies marginais

Fonte: Modificado de Wolf, Kalthoff e Sanders, 2011.

O padrão histológico das espécies do gênero *Panochthus* ainda não é bem definido. Da Costa Pereira et. al (2014) utiliza um osteodermo que possivelmente é de *P. greslebini* e um osteodermo de *P. jaguaribensis* que pode ser um fragmento do escudo cefálico. Wolf, Kalthoff e Sanders (2011) descreve o *P. tuberculatus*, porém a descrição é em conjunto com outros gliptodontídeos não sendo possível definir as características exclusivas dessa espécie. A única espécie bem descrita é *P. frenzelianus* cuja identificação do exemplar não é ambígua (HILL, 2006). Esses exemplos demonstram a necessidade de usar exemplares bem identificados para que possa ser definido o padrão de cada espécie e utilizar essas características em comparações e análises sistemáticas.

A descrição de Da Costa Pereira et. al (2014) para os osteodermos de *Panochthus* cf. *greslebini* condiz com o encontrado nos osteodermos descrito neste trabalho, corroborando o padrão geral observado para o gênero. Segundo os autores, o osteodermo apresenta fibras

colágenas orientadas paralelamente à superfície do osteodermo na zona superficial e profunda, com uma menor organização na região central e a presença de uma região intermédia entre a camada superficial do osso compacto e o osso trabecular, que não pode ser caracterizado como trabecular ou compacto. Ambas as características podem ser observadas nos osteodermos aqui descritos.

Segundo Da Costa Pereira et. al (2014), *P. jaguaribensis* apresenta trabéculas mais finas com áreas de reabsorção maiores, mais arredondadas e mais uniformemente distribuídas, uma camada profunda mais grossa de osso compacto; além de não apresentar uma camada intermediária entre a zona superficial de osso compacto e a zona centra de osso trabecular. No entanto, as diferenças encontradas podem não estar relacionadas ao fato de pertencerem a diferentes espécies, mas por serem partes não homólogas.

Hill (2006) descreve *P. frenzelianus* apresentando uma microestrutura relativamente compacta, com um desenvolvimento moderado de osso trabecular, similar ao encontrado em *P. cf. greslebini*. A área trabecular das duas espécies é fortemente remodelada, assim como descrito para o gliptodonte *Doedicurus giganteus*, essa espécie apresenta o maior nível de remodelamento na região trabecular dentre os gliptodontídeos (HILL, 2006). Em ambas espécies, *P. frenzelianus* e *P. cf. greslebini*, existe uma região intermediária entre a camada superficial de osso compacto e a região central de osso trabecular, sendo ela melhor desenvolvida em *P. cf. greslebini* (DA COSTA PEREIRA et. al, 2014).

Os osteodermos de gliptodontes derivados, como *Glyptotherium* sp., *Glyptodon clavipes*, e *Glyptodon* sp., mostram uma região profunda mal definida. Ele é formado por osso compacto primário de moderado a bem vascularizado, com vários vasos e arranjos irregulares de feixes de fibras colágenas (WOLF; KALTHOFF; SANDERS, 2011).

Já os *Propalaeohoplorus*, gliptodontídeos basais do Mioceno (CROF; FLYNN; WYSS, 2007), apresentam osteodermos geralmente semelhantes aos dos pampatérios em relação à sua estrutura *diploe-like*, mostrando proporções semelhantes das três camadas histológicas (WOLF; KALTHOFF; SANDERS, 2011). Essa característica de proporcionalidade entre as três camadas não é encontrada em nenhum dos osteodermos descritos aqui.

O padrão histológico descrito para *Neuryurus* não é compatível com os perfis já descritos para as diversas espécies do gênero *Panochthus*, indicando mais uma vez como a histologia pode ajudar na identificação das espécies com padrões morfológicos semelhantes. Três características principais diferem os dois gêneros: (1) grau de compactação; (2) organização das fibras colágenas; (3) camada de tecido ósseo classificado como um tipo intermediário

entre compacto e esponjoso na transição da região superficial para a região central. Os osteodermos de *Neuryurus* sp. exibem um grau de compactação muito menor que os de *Panochthus*, não apresentam uma organização definida das fibras colágenas, nem uma camada intermediária na transição da região superficial para a região central. Dentre os gliptodontes com padrões histológicos já descritos, *Neuryurus* é o que apresenta uma maior área de tecido esponjoso na região central, sendo essa uma diferença marcante para o gênero.

A morfologia dos osteodermos dos xenartros tem sido há muito tempo reconhecida como taxonomicamente importante, sendo vários táxons identificados com base nas características dos osteodermos (HOFFSTETTER, 1958). A grande variabilidade interespecífica no padrão microestrutural dos osteodermos relatada por diversos autores (WOLF, 2007; HILL, 2006; WOLF; KALTHOFF; SANDERS, 2011) corrobora com o grande potencial dos osteodermos nos estudos sistemáticos dos cingulados. Contudo, para uma maior aplicabilidade dessas características histológicas é importante a utilização de exemplares com identificação não ambígua, além de uma padronização na nomenclatura histológica, evitando confusões nas comparações dos padrões das espécies.

6.3 CONSIDERAÇÕES BIOMECÂNICAS

Estudos em ossos de animais modernos sugerem que cargas repetitivas se manifestam na matriz do tecido ósseo, na orientação das fibras colágenas e na extensão do remodelamento secundário (CURREY, 2003). Estruturas histológicas em osteodermos de vários tetrápodes têm sido observadas para identificar adaptações de reforço que agiriam contra tensão/deformação, limitando danos nos osteodermos.

A qualidade da proteção é melhorada pela incorporação de feixes de fibras colágenas no osso (SCHEYER; SANDER, 2004). Por exemplo, Scheyer (2007) descreveu arranjos altamente organizados de fibras colágenas *plywood-like* para a carapaça de tartarugas de casco mole (Trionychidae). Os autores acreditam que esse arranjo melhoraria consideravelmente a estabilidade biomecânica da carapaça dessas tartarugas. Adaptações no tecido ósseo com um nível de organização comparável ao dessas tartarugas não foram observadas em nenhuma amostra de osteodermo de cingulados estudado até agora (WOLF; KALTHOFF; SANDERS, 2011).

O padrão básico *diploe-like* dos osteodermos dos cingulados certamente permite que os osteodermos desenvolvam uma função de proteção (WOLF, 2007). A orientação das fibras

também afetaria a força de carga do tecido (CHINSAMY-TURAN, 2012). É provável que a densa malha de feixes de fibras colágenas, presente dentro das zonas profundas e superficiais dos osteodermos de cingulados, tenha uma função de reforço ou um efeito estabilizador nessas regiões (SCHEYER; SANDER, 2004; WOLF; KALTHOFF; SANDERS, 2011).

Wolf, Kalthoff e Sanders (2011) observam que a presença de uma organização mais regular dos feixes de fibras na zona profunda dos osteodermos dos pampatérios ajudaria a compensar o estresse físico de várias direções oferecendo uma forte resistência às cargas aplicadas ao longo dos eixos longitudinais dos conjuntos de fibras e, assim, melhorariam a resistência dos osteodermos (SCHEYER; SANDER, 2004). Essa organização mais regular na zona profunda também é identificada nos osteodermos de *Panochthus* sp., porém não é vista nos osteodermos de *Neuryurus* sp.

Martin, Burr e Sharkey (1998) afirmam que remodelação secundária enfraquece o osso em termos de força e rigidez, principalmente como resultado do aumento da porosidade e na redução da mineralização do osso, e também devido a viscoelasticidade da linha de cemento. Ao mesmo tempo, a capacidade do osso acomodar micro danos causados durante atividades normais é através do desenvolvimento de interfaces como as linhas de cemento dos ósteons secundários que são capazes de dissipar energia (SKEDROS; SORENSON; JENSON, 2007).

Os osteodermos dos gliptodontes, principalmente de *Neuryurus* sp., não só carecem de adaptações de reforço, como também são enfraquecidos pela substituição do osso compacto primário por osso esponjoso secundário. Assim, Wolf (2007) aponta o aumento da espessura do osteoderma de muitos dos táxons como outro modo de adaptação de proteção.

Os osteodermos de *Panochthus* sp. apresentam uma distribuição mais organizada das fibras colágenas e um alto grau de compactação do osteoderma, o que pode ser visto como uma adaptação biomecânica, proporcionando uma maior resistência ao osteoderma.

Os espécimes de *Neuryurus* sp. não apresentam uma distribuição organizada de fibras colágenas, porém exibem uma alta incorporação de fibras estruturais no tecido ósseo, o que, segundo Scheyer e Sander (2004) pode ter combatido o enfraquecimento no osso trabecular dos osteodermos, assim como os efeitos da redução de peso, assegurando a sua função protetora.

Além disso, os osteodermos de *Panochthus* sp. são consideravelmente maiores, medindo entre 19 e 25 mm de espessura, do que os osteodermos de *Neuryurus* sp., que medem entre 15 e 19 mm. A maior espessura dos osteodermos de *Panochthus* sp. e a melhor organização das

fibras colágenas indicam uma melhor adaptação biomecânica nos seus osteodermos do que nos osteodermos de *Neuryurus* sp.

Alexander, Fariña e Vizcaíno (1999) analisando a força desencadeada por um golpe da cauda de gliptodontes e as fraturas provocadas na carapaça, sugerem que os grandes espaços encontrados entre a carapaça e a coluna vertebral poderiam ter sido preenchidos com almofadas de gordura, reduzindo a energia transmitida para partes mais delicadas do corpo.

Em um sentido evolucionário pode-se esperar que armas e armaduras mantenham-se razoavelmente equivalentes, sendo um desperdício de recursos desenvolver uma arma que é muito mais forte do que a armadura utilizada contra ela, ou uma armadura que é muito mais forte do que a arma (ALEXANDER; FARIÑA; VIZCAÍNO, 1999). Sendo assim, é possível justificar a ausência de estruturas biomecanicamente bem desenvolvidas nos osteodermos dos gliptodontídeos em geral.

Visto que a maioria das pesquisas relacionando adaptações biomecânicas refletidas no tecido ósseo é principalmente realizada com ossos longos, as inferências biomecânicas possíveis são limitadas. Pesquisas adicionais, especialmente sobre as propriedades do material das fibras de colágeno mineralizadas e da matriz óssea circundante, são necessárias para compreender melhor as propriedades mecânicas dos osteodermos.

7. CONCLUSÕES

- Em relação ao *Neuryurus* sp., os osteodermos apresentam uma grande área de osso trabecular na região central, enclausurado por pequenas faixas de osso compacto na zona superficial e profunda que caracterizam-se por apresentar feixes de fibras mineralizadas pobremente organizadas e poucos ósteons. A região central é extremamente esponjosa, apresentando uma camada de osso trabecular com grandes áreas de reabsorção alongadas e sem um padrão organizado, nessa área a concentração de ósteons secundários é maior.
- O padrão histológico encontrado nos espécimes de *Neuryurus* sp. provenientes do Estado de Pernambuco coincide com o padrão descrito para os espécimes do Rio Grande do Sul.
- A pobre organização espacial das fibras e a grande área trabecular na região central dos osteodermos de *Neuryurus* sp. indicam um padrão ósseo diferente do encontrado em *Panochthus* sp. que se caracteriza por uma região central menos esponjosa que *Neuryurus* sp, o que é corroborado pela análise quantitativa do programa BONE PROFILER. Os padrões encontrados para as duas espécies mostram que a semelhança na morfologia externa dos osteodermos de *Neuryurus* sp. e *Panochthus* sp. não é refletida no seu padrão microestrutural, onde diferenças marcantes foram encontradas.
- Os perfis de compactação resultantes foram interpretados como uma boa aproximação do grau de compactação global dos espécimes. O grau de compactação dos espécimes de *Neuryurus* sp. ficou em torno de 70%, enquanto que para *Panochthus* sp. este valor ficou em aproximadamente 90%. Esses valores corroboram com a visível diferença nos padrões histológicos das duas espécies, onde suas regiões centrais possuem áreas trabeculares de tamanhos diferentes refletindo no grau de compactação dos osteodermos. A utilização do programa BONE PROFILER mostrou-se uma ferramenta promissora na ajuda da caracterização dos padrões histológicos.

- Os osteodermos dos gliptodontes, principalmente de *Neuryurus* sp., não só carecem de adaptações de reforço, como também são enfraquecidos pela substituição do osso compacto primário por osso esponjoso secundário. A maior espessura dos osteodermos de *Panochthus* sp. e a melhor organização das fibras colágenas indicam para uma melhor adaptação biomecânica nos seus osteodermos do que nos osteodermos de *Neuryurus* sp.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, J. M. Species Summaries and Species Discussions. In: FONSECA, G.; AGUIAR, J. RYLANDS, A.; PAGLIA, A.; CHIARELLO, A.; SECHREST, W. (Orgs.). **The 2004 Edentate Species Assessment Workshop**. Washington, 2004, pp. 3-26.
- ALEXANDER, R.M.; FARIÑA, R.A.; VIZCAÍNO, S.F. Tail blow energy and carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 126: 41-49, 1999.
- ANDRADE, R.C.L.P.; SAYÃO, J.M. Paleohistology and Lifestyle Inferences of a Dyrosaurid (Archosauria: Crocodylomorpha) from Paraíba Basin (Northeastern Brazil). **PLoS ONE** 9(7): e102189, 2014.
- ASHER, R.J.; BENNETT, N.; LEHMANN, T. The new framework for understanding placental mammal evolution. **BioEssays** 31: 853–864, 2009.
- BENTON, M.J. **Vertebrate Paleontology**, 3 ed. Blackwell Publishing, 2005.
- BERGQVIST, L.P.; ABRANTES, E.A.L.; AVILLA, L.D.S. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. **Geodiversitas** 26(2): 323-337, 2004.
- CANOVILLE, A.; LAURIN, M. Microanatomical diversity of the humerus and lifestyle in lissamphibians. **Acta Zoologica** 90: 110–122, 2008.
- CARROL, R.L. **Vertebrate paleontology and evolution**. New York: W. H. Freeman and Company, 698pp, 1988.
- CARLINI, A.A.; ZURITA, A. An Introduction to Cingulate Evolution and their Evolutionary History during the Great American Biotic Interchange: Biogeographical clues from Venezuela. In: SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R., AGUILERA, O. A., CARLINI, A. A. (Org.) **Urumaco and Venezuelan Paleontology**. Indiana University Press, 2010, p. 233-255.

CASTELLANOS, A. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (Tercera parte). **Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral** 11:417–592, 1942.

CHÁVEZ-APONTE, E.O.; ALFONZO-HERNÁNDEZ, I.; FINOL, H.J.; BARRIOS, C.E.; BOADA-SUCRE, A.; CARRILLO-BRICEÑO, J.D. Histología y ultraestructura de los osteodermos fósiles de *Glyptodon clavipes* y *Holmesina* sp. (Xenarthra: Cingulata). **Interciencia** 33: 616–619, 2008.

CHINSAMY, A.; RAATH, M.A. Preparation of bone for histological study. **Palaeontologia Africana** 29:39-44, 1992.

CHINSAMY, A. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. **Palaeontologia Africana** 33: 29–35, 1997.

CHINSAMY, A.; CHIAPPE, L.M.; DODSON, P. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. **Paleobiology** 21(4):561-574, 1995.

CHINSAMY, A.; CODORNIÚ, L.; CHIAPPE, L. Palaeobiological Implications of the Bone Histology of *Pterodaustro guinazui*. **The Anatomical Record** 292:1462–1477, 2009.

CHINSAMY, A.; CHIAPPE, L.M.; MARUGÁN-LOBÓN, J.; CHUNLING, G.; FENGJIAO, Z. Gender identification of the mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. **Nature Communication**, 4:1381, 2013.

CHINSAMY-TURAN, A. **Forerunners of Mammals: Radiation, Histology and Biology**, Indiana University Press, 2012.

CIONE, A.L.; TONNI, E.P.; SOIBELZON, L. The broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, 5(1), 2003.

CROFT, D.A.; FLYNN, J.J.; WYSS, A.R. A new basal glyptodontid and other Xenarthra of the Early Miocene Chuval Fauna, Northern Chile. **Journal of Vertebrate Paleontology** 27(4):781-797, 2007.

CURREY, J.D. The many adaptations of bone. **Journal of Biomechanics**, 36: 1487-1495, 2003.

DA COSTA PEREIRA, P.V.L.G., VICTER, G.D., PORPINO, K.O., BERGQVIST, L.P. Osteoderm histology of Late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil. **Acta Palaeontologica Polonica** 59(3): 543–552, 2014

DE BOER, H.H., VAN DER MERWE, A.E., MAAT, G.J.R. The diagnostic value of microscopy in dry bone palaeopathology: A review. **International Journal of Paleopathology** 3:113-121, 2013.

ENLOW, D.H. **Principles of bone remodeling**. Thomas, Springfield, Illinois, 1963.

FERNICOLA, J.C.; PORPINO, K.O. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. **Journal of Mammalian Evolution** 19(1): 1-13, 2012

FERREIRA, J.D. **Estudo do gênero *Panochthus* Burmeister, 1866 (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) do Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2014.

FERREIRA, J.D.; ZAMORANO, M.; RIBEIRO, A.M. On the fossil remain of *Panochthus* Burmeister, 1866 (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 87(1): 15-27, 2015.

FRANCILLON-VIEILLOT, H., DE BUFFRÉNIL, V., CASTANET, J., GÉRAUDIE, J., MEUNIER, F.J., SIRE, J.Y., ZYLBERBERG, L., RICQLÈS, A. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter, J.G. (ed). **Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends**. New York: Van Nostrand Reinhold, p 471–530, 1990.

GARDNER, A. L. Order Cingulata. In: Wilson, D.E. e Reeder, D.M. (eds.), **Mammals Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference** 3. ed. Baltimore: The John Hopkins University Press, pp. 94-97, 2005.

GERMAIN, D.; LAURIN, M. Microanatomy of the radius and lifestyle in amniotes (Vertebrata, Tetrapoda). **Zoological Scripta**, 34: 335–350, 2005

GIRONDOT, M.; LAURIN, M. Bone Profiler: a tool to quantify, model, and statistically compare bone-section compactness profiles. **Journal of Vertebrate Paleontology** 23: 458–461, 2003.

GONZÁLEZ-RUIZ, L.R.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; ZAMORANO, M.; ZURITA, A.E.; TEJEDOR, M.F. Un nuevo Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) del Mioceno de Patagonia (Argentina) y comentarios acerca de la sistemática de los gliptodontes “friasenses”. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas** 28(3): 566-579, 2011.

GUARINO, F.M.; ANGELINI, F.; VOLLONO, C.; OREFICE, C. Bone preservation in human remains from the Terme del Sarno at Pompeii using light microscopy and scanning electron microscopy. **Journal of Archaeological Science** 33: 513–520, 2006.

HALL, B.K. **Bones and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology**. Elsevier: Academic Press, Amsterdam, 2005.

HALLSTROM, B.M.; KULLBERG, M.; NILSSON, M.A.; JANKE, A. Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. **Molecular Biology and Evolution**, 24: 2059–2068, 2007.

HILL, R.V. Comparative Anatomy and Histology of Xenarthran Osteoderms. **Journal of Morphology** 267:1441–1460, 2006.

HOFFSTETTER, R. Xenarthra. In: Piveteau, J. (org) **Traité de Paléontologie**. Paris. v. 6, n. 2, pp. 535-636, 1958.

HOFFSTETTER, R. Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropicale (origine, affinités, radiation adaptative, migrations et extinctions). **Proceedings of the First International Meeting on “Palaeontology, Essential of Historical Geology”**, Venise, 385–443, 1982.

HORNER, J.R.; RICQLÈS, A.J.; PADIAN, K. Variation in skeletochronological indicators of the hadrosaurid dinosaur *Hypacrosaurus*: implications for age assessment of dinosaurs.

Paleobiology 25: 295–304, 1999.

HORNER, J.R.; RICQLÈS, A.J.; PADIAN, K. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiaasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. **Journal of Vertebrate Paleontology** 20(1): 109–123, 2000.

HUTTENLOCKER, A.K.; WOODWARD, H.; HALL, B.K. The Biology of Bone. In PADIAN, K. E LAMM, E.T. (eds.), **Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation**. University of California Press, Ltd, cap 2: 13-34, 2013.

JANS, M.M.E.; NIELSEN-MARSH, C.M.; SMITH, C.I.; COLLINS, M.J.; KARS, H. Characterisation of microbial attack on archaeological bone. **Journal of Archaeological Science** 31: 87–95, 2004.

JUNQUEIRA, L.C.; CARNEIRO, J. **Basic Histology: Text and Atlas**, 11th ed. New York: McGraw-Hill Medical Publishing Division, 502 p., 2005.

KERBER, L.; OLIVEIRA, E.V. Presença de *Equus* (Perissodactyla, Equidae) e *Neuryurus* (Cingulata, Glyptodontidae), no Quaternário do Município de Quaraí, Oeste do Rio Grande do Sul. **Caderno de Pesquisa, série Biologia** 20(3): 18-25, 2008.

KEMP, T.S. **The origin and evolution of Mammals**. Oxford University Press, 2005.

KRMPOTIC, C.M.; CIANCIO, M.R.; BARBEITO, C.; MARIO, R.C.; CARLINI, A.A. Osteoderm morphology in recente and fossil euphractine xenarthrans. **Acta Zoologica (Stockholm)** 90: 339–351, 2009.

LAMM, E.T. Paleohistology widens the field of view in Paleontology. **Microscopy and Microanalysis**, 13(Suppl 2), 2007.

LAURIN, M.; GIRONDOT, M.; LOTH M-M. The evolution of long bone microstructure and lifestyle in lissamphibians. **Paleobiology** 30(4): 589-613, 2004.

LAURIN, M. A preliminary biography of Armand de Ricqlès (1938–), the great synthesizer of bone histology. **Comptes Rendus Palevol** 10 (5–6): 293–301, 2011.

LIMA, L.R.; MENESES, L.F. Sítios Paleontológicos como representantes da Geodiversidade na Paraíba. **TARAIRIÚ – Revista Eletrônica do Laboratório de Arqueologia e Paleontologia da UEPB**, Ano VI, 1(9): 41-57, 2015.

LYDEKKER, R. **Catalogue of the fossil mammals in the British Museum (Natural History), Part V**. Printed by Taylor and Francis, 1887.

MAAT, G.J.R.; MAES, A.; AARENTS, M.J.; NAGELKERKE, N.J.D. Histological age prediction from the femur in a contemporary Dutch sample. **Journal of Forensic Sciences** 51: 230–237, 2006.

MADSEN, O.; SCALLY, M.; DOUADY, C.J.; KAO, D.J.; DEBRY, R.W.; ADKINS, R.; AMRINE, H.M.; STANHOPE, M.J.; JONG, W.W.; SPRINGER, M.S. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. **Nature**, 409:610-614, 2001.

MARTIN, R.B.; BURR, D.B.; SHARKEY, N.A. **Skeletal Tissue Mechanics**. New York: Springer-Verlag, 1998.

MCKENNA, M.C.; BELL, S.K. **Classification of Mammals Above the Species Level**. Nova York: Columbia University Press, 631pp, 1997.

MURPHY, W.J.; PRINGLE, T.H.; CRIDER, T.A.; SPRINGER, M.S.; MILLER, W. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. **Genome Research**, 17: 413–421, 2007.

MURPHY, W.J.; EIZIRIK, E.; O'BRIEN, S.J.; MADSEN, O.; SCALLY, M. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. **Science** 294:2348–2351, 2001.

NASCIMENTO, J.S.S.; LIMA, J.S.; SILVA, J.L.L.; SILVA, A.P.L. Registro de *Notiomastodon platensis* em leito fluvial no município de Inhapi, sertão de Alagoas. In: **XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia**, 2013.

NAKAJIMA, Y.; HIRAYAMA, R.; ENDO, H. Turtle humeral microanatomy and its relationship to lifestyle. **Biological Journal of the Linnean Society** 112: 719–734, 2014.

O’LEARY, M.A.; BLOCH, J.I.; FLYNN, J.J.; GAUDIN, T.J.; GIALLOMBARDO, A.; GIANNINI, N.P.; GOLDBERG, S.L.; KRAATZ, B.P.; LUO, Z.X.; MENG, J., et al. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg Radiation of Placentals. **Science** 339:662–667, 2013.

OLIVEIRA, E.V.; BERGQVIST, L.P.. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. **Asociación Paleontologica Argentina, Publ. Especial** 5:35-40, 1998

OLIVEIRA, E.V.; BARRETO, A.M.; SILVA, F.M. Novos dados sobre a tafonomia e taxonomia dos mamíferos pleistocênicos de Fazenda Nova, Estado de Pernambuco. In: VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2010, Rio de Janeiro. **Paleontologia em Destaque (Rio de Janeiro)**. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Paleontologia, p.99, 2010.

PADIAN, K.; RICQLÈS, A.; HORNER, J.R. Dinosaurian growth rates and bird origins. **Nature**, 412: 405–408, 2001.

PADIAN, K. Why Study the Bone Microstructure of Fossil Tetrapods? In PADIAN, K.; LAMM, E.T. (eds.), **Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation**. University of California Press, Ltd, cap 1: 1-12, 2013

PATTERSON, B., PASCUAL, R. The fossil mammal fauna of South America. **The Quaterly review of Biology** 43(4): 409-451, 1968.

PAULA COUTO, C. **Tratado de Paleomastozoologia**. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 590 pp, 1979.

PEREIRA, P.V.L.G.C. **Paleohistologia dos osteodermos de crocodyliformes da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil)**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2014.

PORPINO, K.O.; BERGQVIST, L.P. Novos achados de *Panochthus* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontoidea) no Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia** 4:51–62, 2012.

PORPINO, K.O., FERNICOLA, J.C., BERGQVIST, L.P. A new cingulate (Mammalia: Xenarthra) *Pacharmatherium brasiliensis* sp. nov., from the late Pleistocene of the Northeastern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 29(3):881–893, 2009.

PORPINO, K.O.; FERNICOLA, J.C.; CRUZ, L.E.; BERGQVIST, L.P. The intertropical Brazilian species of *Panochthus* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontoidea): a reappraisal of their taxonomy and phylogenetic affinities. **Journal of Vertebrate Paleontology** 34(5): 1165-1179, 2014.

REIS, N.R.; PERACCHI, A.L.; PEDRO, W.A.; LIMA, I.P. **Mamíferos do Brasil** 2ed. Londrina, 2011.

RIBEIRO, A.M.; SCHERER, C.D.; PITANA, V.G. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: Estado atual do conhecimento. **Workshop Quaternário do RS-Integrando Conhecimentos**, 25, 2007.

RICQLÈS, A. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes V - Cotylosaures et mésosaures. **Annales de Paléontologie** 60, 171–216, 1974.

RICQLÈS, A. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l’histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première partie : structures. **Annales de Paléontologie** 61, 49–149, 1975.

RICQLÈS, A. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l’histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie : fonctions. **Annales de Paléontologie** 1976, 62(1):71–126; 1977, 63(1):33–56 ; 1977, 63(2):133–160, 1976-1977.

RICQLÈS A. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l’histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie : évolution. **Annales de Paléontologie** 64(1): 85–111; 64(2):153–184, 1978.

RICQLÈS, A. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VI. - Stégocéphales. **Annales de Paléontologie** 67, 141–160, 1981.

RICQLÈS, A. Paléohistologie et paléobiochimie des vertébrés dans les Annales de Paléontologie. **Annales de Paléontologie** 92: 187–196, 2006.

RICQLÈS, A. Vertebrate palaeohistology: Past and future. **Comptes Rendus Palevol** 10(5–6): 509–515, 2011. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2011.03.013>.

RICQLÈS, A.; PADIAN, K.; HORNER, J.R. Comparative biology and the bone histology of extinct tetrapods: what does it tell us? Proceedings, Fifth International Congress of Vertebrate Morphology. **Journal of Morphology** 232(3): 246 (abs.), 1997.

RICQLÈS, A.; PADIAN, K.; HORNER, J.R. Growth dynamics of the Hadrosaurid dinosaur *Maiaasaura peeblesorum*. **Journal of Vertebrate Paleontology** 18: 72A, 1998.

RICQLÈS, A.; PADIAN, K.; HORNER, J.R.; FRANCILLON-VIEILLOT, H. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. **Zoological Journal of the Linnean Society** 129: 349–385, 2000.

RICQLÈS, A.; CASTANET, J.; FRANCILLON-VIEILLOT, H. The “message” of bone tissue in Palaeoherpetology. **Italian Journal of Zoology** (suppl.1): 3–12, 2004.

RINDERKNECHT, A. Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869. I. Nuevos registros para el Uruguay y consideraciones sistemáticas (Mammalia: Cingulata).

Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 31: 145–156, 1999.

ROLIM, J.L. Calcário secundário com restos fósseis de mamíferos pleistocênicos em Pernambuco. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 3/4(46):417–422, 1974.

ROSE, K D. **The beginning of the Age of Mammals**. The Johns Hopkins University Press, 2006.

RUIZ, L.R.G.; ZURITA, A.E.; FLEAGLE, J.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; DOZO, M.T.; ZAMORANO, M. The southernmost record of a Neuryurini Hoffstetter, 1958 (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae). **Paläontologische Zeitschrift** 85: 155–161, 2011.

- SANCHEZ, S.; AHLBERG, P.E.; TRINAJSTIC, K.M.; MIRONE, A.; TAFFOREAU, P. Three-Dimensional Synchrotron Virtual Paleohistology: A new insight into the world of fossil bone microstructures. **Microscopy and Microanalysis, Microscopy Society of America** 18:1095–1105, 2012.
- SCHALLER, H. Revisão estratigráfica da Bacia Sergipe-Alagoas. **Boletim Técnico PETROBRAS**, Rio de Janeiro, 12(1): 52-72, 1969.
- SCHEYER, T.M. Skeletal histology of the dermal armor of Placodontia: the occurrence of ‘postcranial fibro-cartilaginous bone’ and its developmental implications. **Journal of Anatomy**, 211: 737–753, 2007.
- SCHEYER, T.M.; SANDER, P.M. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 24: 874–893. 2004.
- SCHEYER, T.M.; SANDER, P.M. Bone microstructures and mode of skeletogenesis in osteoderms of three pareiasaur taxa from the Permian of South Africa. **Journal of Evolutionary Biology**, 22: 1153–1162, 2009. doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01732.x
- SCHEYER, T.M.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: Phylogeny and function. **Acta Palaeontologica Polonica**, 52:137–154, 2007.
- SCHMIDT-SCHULTZ, T.H., SCHULTZ, M. Bone protects proteins over thousands of years: extraction, analysis, and interpretation of extracellular matrix proteins in archaeological skeletal remains. **American Journal of Physical Anthropology**, 123: 30–39, 2004.
- SKEDROS, J.G.; SORENSON, S.M.; JENSON, N.H. Are distributions of secondary osteon variants useful for interpreting load history in mammalian bones? **Cells Tissues Organs**, 185: 285-307, 2007.
- SILVA, F. M. **Tafonomia em tanque de Fazenda Nova, Município de Brejo da Madre de Deus, Estado de Pernambuco, nordeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Recife, 95p, 2013.

SILVA, F.M.; FILGUEIRAS, C.F.C.; BARRETO, A.M.F.; OLIVEIRA, E.V. Mamíferos do Pleistoceno superior de Afrânio, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Quaternary and Environmental Geosciences**, 2(2):1-11, 2010.

SILVA, F.M., OLIVEIRA, E.V., PORPINO, K.O. Presença de *Neuryurus* (Cingulata, Glyptodontidae) em Fazenda Nova, Brejo da Madre de Deus, Estado de Pernambuco, Brasil. In: **Boletim de Resumos do VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados**, p.174, 2012.

SILVA, J.L.L.; SILVA, A.P.L.; OLIVEIRA, Y.A.B.; SILVA, E.P.A. Ocorrências de Mamíferos Pleistocênicos no Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil. **Boletim de Resumos do VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados**, 172, 2012.

SIMPSON, G.G. **The beginning of the age of mammals in South America**. Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioprogonia. Bulletin of the American Museum of Natural History, 91:1-232, 1948.

SIMPSON, G.G. **Splendid Isolation: The curious History of South American Mammals**. New Haven and London: Yale University Press, pp. 79-95, 1980.

STEIN, K.; SANDER, P.M. Histological core drilling: a less destructive method for studying bone histology. In: BROWN, M.A.; KANE, J.F.; AND PARKER, W.G. (eds.), **Methods In Fossil Preparation: Proceedings of the First Annual Fossil Preparation and Collections Symposium**, pp. 69-80, 2009

STRAEHL, F.R.; SCHEYER, T.M.; FORASIEPI, A.M.; MACPHEE, R.D.; SANCHEZ-VILLAGRA, M.R. Evolutionary Patterns of Bone Histology and Bone Compactness in Xenarthran Mammal Long Bones. **PLoS ONE** 8(7): e69275, 2013.

UBILLA, M., PEREA, D., RINDERKNECHT, A., CORONA, A. Mamíferos del Cuaternario de Uruguay. Bioestratigrafía y Paleoambientes. **Workshop Quaternário do RS-Integrando Conhecimentos** 45–47, 2007.

VICKARYOUS, M.K.; HALL, B.K. Osteoderm Morphology and Development in the Nine-Banded Armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). **Journal of Morphology** 267:1273–1283, 2006.

VICKARYOUS, M.K.; SIRE, J.Y. The integumentary skeleton of tetrapods: Origin, evolution, and development. **Journal of Anatomy** 214:441–464, 2009.

VIZCAÍNO, S.F.; BARGO, M.S.; FARINA, R.A. Form, function, and paleobiology in xenarthrans. In: Vizcaíno SF, Loughry WJ, editors. **The biology of the Xenarthra**. Gainesville: University Press of Florida. 86–99, 2008.

WEBB, S. D. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 9: 393–426, 1978.

WEBB, S.D. The Great American Biotic Interchange: Patterns and Processes. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 93, n(2): 245-257, 2006.

WELLS, N. A. Making thin sections. In: FELDMANN, R.M.; CHAPMAN, R.E.; HANNIBAL, J.T. (eds.), **Paleotechniques**. Dept. of Geological Sciences, University of Tennessee, Knoxville, TN, pp. 120-129, 1989.

WILSON, J. W. Histological techniques. In: LEIGGI, P.; MAY, P. (eds.), **Vertebrate Paleontological Techniques**. Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 205- 234, 1994.

WOLF, D. Osteoderm histology of extinct and recent Cingulata and Phyllophaga (Xenarthra, Mammalia): Implications for biomechanical adaptation and systematic. **Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften** 23:000-000. , 2007.

Wolf D. Osteoderm histology of the Cingulata (Xenarthra, Mammalia): Implications for systematics. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 28(3 Suppl):161A, 2008.

WOLF, D.; KALTHOFF, D.C.; SANDERS, P.M. Osteoderm histology of the Pamphathiidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): Implications for Systematics, Osteoderm Growth and Biomechanical Adaptation. **Journal of Morphology**, 273: 388–404, 2011.

WOODWARD, H.N.; HORNER, J.R.; FARLOW, J.O. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. **PeerJ** 2:e422, 2014. DOI 10.7717/peerj.422

ZAMORANO, M.; BRANDONI, D. Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae), with remarks on their temporal distribution. **Alcheringa** 37: 1-10, 2013.

ZAMORANO, M.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; ZURITA, A.E. Revisión del género *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). **Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología** 14 (72): 1-46, 2014.

ZURITA, A.E.; FERRERO, B. A new species of *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae) from the late Pleistocene of the Mesopotamic region of Argentina. **Geobios** 42: 663–673, 2009.

ZURITA, A.E.; SOIBELZON, E.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; CENIZO, M. The earliest record of *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae, Hoplophorinae). **Alcheringa** 33: 32–37, 2009.

ZURITA, A.E.; OLIVEIRA, E.V.; TORIÑO, P.; RODRIGUEZ-BUALÓ, S.M.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; LUNA, C.; KRAPOVICKAS, J. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. **Annales de Paléontologie**, 97: 63–83, 2011a.

ZURITA, A.E.; ZAMORANO, M.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; GONZÁLEZ-RUIZ L.R.; RIVAS DURÁN, B.; CÉSPEDÉZ PAZ, R. An exceptional Pleistocene specimen of *Panochthus* Burmeister (Xenarthra, Glyptodontoidea) from Bolivia: its contribution to the understanding of the early-middle Pleistocene Panochthini. **Comptes Rendus Palevol** 10: 655-664, 2011b. doi:10.1016/j.crpv.2011.08.002.

ZURITA, A.E.; MIÑO-BOILINI, A.R.; FRANCIA, A.; ARENAS-MOSQUERA, J.E. The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae. **Revista Brasileira de Paleontologia** 15(3): 273-280, 2012.