

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

Adaptações morfológicas no esqueleto apendicular de Xenarthra do Quaternário da Serra da Bodoquena

Bárbara Arantes Bazhuni

Dissertação apresentada à Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Oscar Bordignon Coorientador: Prof. Dr. Alessandro Marques de Oliveira

> CAMPO GRANDE, MS FEVEREIRO, 2024

AGRADECIMENTOS

Agradeço e dedico esta dissertação as seguintes pessoas:

Primeiramente meus pais Eduardo Elias Costa Bazhuni e Lenilda Carrilho de Arantes por sempre me apoiarem e ajudarem no desenvolvimento desta pesquisa.

Ao meu esposo Rodrigo Alves também por sempre estar ao meu lado me incentivando e ajudando nos momentos difíceis, seu apoio foi definitivo para que eu pudesse concluir esta pesquisa.

Ao meu Orientador Dr. Marcelo Oscar Bordignon e Coorientador Dr. Alessandro Marques de Oliveira pelas orientações e ensinamentos valiosos, por terem acreditado nesse trabalho e me guiado até aqui.

Aos amigos que fiz durante o mestrado Diego Valuz, Kelvin Cavalcante, Lidiane Cecilia, Rafael Nunes e Thais Sorrilha que também me ajudaram e apoiaram durante esses anos no curso.

Aos membros das bancas avaliativas de projeto, qualificação e dissertação, que disponibilizaram tempo e dedicação para contribuir com o trabalho.

À Fundação Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, a qual agradeço a todos os professores pelos ensinamentos transmitidos durante essa trajetória, e pela oportunidade de realização deste trabalho.

Por fim, sou grata à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), Código de Financiamento 001, pelo apoio, que foi essencial para a concretização deste mestrado.

RESUMO

Os mamíferos da ordem Xenarthra estão organizados em dois grupos: Cingulata que inclui os tatus e gliptodontes possuidores de carapaças e Pilosa que inclui preguiças extintas e viventes (subordem Folivora) e os tamanduás (subordem Vermilingua) que possuem densa cobertura de pelos em todo o corpo. No presente trabalho foram confecionadas lâminas de ossos longos (fêmur e úmero) de espécimes de xenartros fósseis e atuais, analisando sistemas de Havers (diâmetro médio, quantidade média e densidade) e comparando com tamanho dos ossos e estimativa de massa corporal. Aqui foi utilizado o teste de correlação, a fim de verificar se há associação entre comprimento dos ossos e diâmetro médio dos sistemas de Havers, comprimento dos ossos x densidade média dos sistemas de Havers, densidade média dos sistemas de Havers x massa corporal estimada dos espécimes tanto para fêmur quanto para o úmero. Os testes de correlação foram feitos no software PAST versão 4.0. Em adição, o teste estatístico Mann-Whitney pairwise foi realizado para verificar se haveria diferenças significativas quanto a quantidade de sistemas de Havers. Os resultados deste trabalho indicaram fortes correlações e corroboram com hipóteses prévias que cingulados atuais possuem ossos com menor densidade de sistemas de Havers do que algumas espécies de pilosos, enquanto fêmur e úmero possuem quantidades semelhantes de sistemas indicando que eles possuem ossos longos biomecanicamente adaptados aos hábitos fossoriais. Já pilosos e cingulados extintos que possuem uma maior quantidade de sistemas de Havers no fêmur o que indica que precisavam sustentar uma grande quantidade de massa corporal nos membros posteriores durante a locomoção e por exercerem uma posição ereta tanto pilosos extintos guanto atuais.

Palavras-chave

Megatheriidae, Paleofauna, Preguiça-terrícola, Paleohistologia, Osteologia.

ABSTRACT

Mammals of the superorder Xenarthra is subdivided into two orders: Cingulata, which includes armadillos and glyptodonts with carapaces, and Pilosa, which includes extinct and living sloths (suborder Folivora) and anteaters (suborder Vermilingua), which have a dense covering of hair all over their bodies. Therefore, in the present work, slides of long bones (femur and humerus) from fossil and current xenarthran specimens were prepared, analyzing Haversian systems (average diameter, average quantity and density) and comparing them with bone size and estimated body mass. Here the correlation test was used in order to verify whether there is a correlation between bone length and mean diameter of the Haversian systems, bone length x mean density of the Haversian systems, mean density of the Haversian systems x estimated body mass of the specimens for both the femur and the humerus. Correlation tests were carried out using PAST software version 4.0. In addition, the pairwise Mann-Whitney statistical test was performed to verify whether there were significant differences in the number of Haversian systems. The results of this work corroborate previous hypotheses that current cingulates have bones with a lower density of Haversian systems than some pilosos species, while femur and humerus have similar amounts of systems indicating that they have long bones biomechanically adapted to fossorial habits. Different from the extinct pilosos and cingulates animals, which have a greater number of Haversian systems on the femur, which indicates that they needed to support a large amount of body mass on the hind limbs during locomotion and for exercising an upright position both extinct and current pilosos.

1. INTRODUÇÃO

A Superordem Xernathra (*xenon* = estranho; *arthros* = articulação) é originária da América do Sul, onde obteve um sucesso evolutivo quanto a disparidade morfológica e ocupação de nichos significativo (POUGH ET AL., 1993). Esse grupo incluí espécies atuais e extintas de tatus, gliptodontes, tamanduás e preguiças. Possuem distribuição geográfica do centro sul da América do Norte até o extremo sul da América do Sul (GARDNER, 2005; JUNIOR, 2007).

Essa Ordem possui como uma das principais características a presença de articulações adicionais entre as vértebras lombares, chamadas de "xenartria" o que possibilita aos animais deste grupo posicionarem-se de forma ereta sobre um tripé, utilizando os membros posteriores e cauda, postura utilizada como forma de defesa, observação ou mais frequentemente para a alimentação (WETZEL, 1982).

Os dentes, quando existentes, apresentam superfícies oclusais simples e sem esmalte. O metabolismo basal é relativamente lento e a temperatura corporal baixa (PAULA-COUTO, 1979). São considerados monofiléticos, cuja sinapomorfia é a fusão do sacro com a pelve (GRASSÉ, 1955).

Gaudin & Croft (2015) levantam a hipótese de que possivelmente o ancestral comum dos xenartros era mirmecófago e que a subsequente expansão ecológica do grupo para outros nichos tróficos seria única entre os mamíferos, tornando alguns mamíferos em carnívoros como lobo-da-terra (Proteles) ou outros em mirmecófagos como pangolins (Pholidota), ramos especializados ao invés de basais da sua espécie. A possível explicação para essa diversificação dos xenartros poderia estar na combinação única de mamíferos que habitaram a América do Sul durante o Paleoceno e o Eoceno e consistiam em diversas ordens de ungulados e marsupiais.

Os ungulados possuíam tamanhos corporais pequenos a grandes e provavelmente ocuparam nichos de herbívoros terrestres que variavam desde folívoros a frugívoros (CROFT, 1999; GELFO, 2010), enquanto os marsupiais eram de tamanho menor e escansoriais ou arbóreos e sua dieta era basicamente frugívora ou insetívora (GOIN et al., 2010; ZIMICZ, 2014).

Gaudin & Croft (2015) explicam que outros pesquisadores como MARSHALL (1977) e PREVOSTI et al. (2012) postularam que os Sparassodonta, um clado de metatherianos carnívoros de pequeno a grande porte que preenchiam nichos predatórios terrestres a escansoriais, possuíam hábitos tanto onívoros quanto carnívoros, apontando que os xenartros não conseguiram ocupar esse nicho e que os primeiros cingulados poderiam ser tanto onívoros, como os tatus modernos da família Euphractinae, ou insetívoros como Dasypodidae (MC DONOUGH & LOUGHRY, 2008).

Gaudin & Croft (2015) ainda explicam que o grupo Pilosa (tamanduás e preguiças) também possuem poucas evidências de onivoria embora durante o estudo de Brown (2011) tenha sido possível observar o consumo de frutas tanto em tamanduás selvagens quanto em cativeiro.

Também é apontado no trabalho de Gaudin & Croft (2015) que seria difícil uma transição ecológica do grupo Xenarthra de uma alimentação mirmecófaga (nos primeiros xenatros) para uma alimentação herbívora (em primeiras preguiças) sem passar por um período, mesmo que breve, em que foram onívoros.

Gaudin & Croft (2015) demonstram que os hábitos onívoros evoluíram nos primeiros pilosos e que algumas linhagens especificas poderiam ter passado para o nicho herbívoro tanto escansorial quanto arbóreo, já que não haviam ungulados terrestres e marsupiais que eram pequenos e insetívoros ou frugívoros.

A superordem Xenarthra é classificada nas seguintes ordens: Cingulata e Pilosa. Na ordem Cingulata estão incluídos os tatus, mamíferos possuidores de carapaças formadas por osteodermos, sendo um importante mecanismo de proteção e defesa contra predadores e atritos com a vegetação e o solo (DELSUC et al., 2016; GIBB et al., 2016). Atualmente são representados por duas famílias: Dasypodidae, cujo único gênero vivente é *Dasypus*, e Chlamyphoridae, com oito gêneros viventes, quatro dos quais presentes no Brasil: *Euphractus, Cabassous, Priodontes* e *Tolypeutes* (ABREU et al., 2023).

Dentro da ordem Pilosa estão incluídos os tamanduás (Vermilingua) e preguiças (Folivora), que possuem densa cobertura de pelos em todo o corpo (GARDNER, 2007). Incluem quatro famílias, distribuídas em 5 gêneros e 13 espécies viventes (ABREU et al., 2023): Bradypodidae com um único gênero no

Brasil que é *Bradypus* (preguiças-de-três-dedos), Megalonychidae também com um único gênero *Choloepus* (preguiças-de-dois-dedos), Cyclopedidae com um único gênero vivente *Cyclopes* (tamanduaí) e Myrmecophagidae com dois gêneros existes no Brasil: *Tamandua e Mymercophaga* (tamanduá-mirim e tamanduá-bandeira) (GARDNER, 2005).

Estudos morfológicos e moleculares mais recentes como (GAUDIN & WIBLE, 2006; GAUDIN & MCDONALD, 2008) não apoiam a posição de Xenarthra dentro da Placentalia, mas têm como hipótese uma relação entre Xenarthra e Pholidota ou Palaeanodonta, também dentro de Xenathra é fortemente apoiada ao monofiletismo dos subgrupos: Cingulata, Vermilingua e Phyllophaga e grande suporte para uma aliança entre os dois últimos agrupamentos formando um clado monofilético no grupo Pilosa.

As relações dentro do subgrupo Vermilingua são amplamente acordadas, mas Gaudin & Wible (2006) trazem dúvidas sobre hipóteses filogenéticas tradicionais entre os cingulados como o apoio ao agrupamento monofilético de gliptodontes e pampatérios e dos tatus eufractinos existentes e seu reconhecimento dos tatus dasypodines como um grupo cingulado separado e basal, pois a sistemática dos gliptodontes é pouco conhecida. Já as relações dentro do subgrupo Vermilingua são amplamente acordadas no trabalho com exceção da posição do suposto gênero de tamanduá europeu, *Eurotamandua*, porque ainda existem várias divergências sobre a alocação adequada deste táxon, seja para Vermilingua, Palaeanodonta e Pholidota, ou para sua própria ordem.

Gaudin (2004) realizou uma análise morfológica, mostrando a origem difilética das preguiças arbóreas e reconhecendo o agrupamento monofilético de Megatheroidea que inclui preguiças megateriídeos, notroterídeos e megloniquídeos, com exclusão dos milodontídeos, e dentro dos megateriídeos uma estreita associação entre megaterídeos e notroterídeos, análise essa que é consistente com outros estudos morfológicos mais recentes citados no seu trabalho.

Dentro da Superordem Xernathra também se encontram espécies extintas tais como as preguiças-gigantes (preguiças terrestres) e gliptodontes (tatus-gigantes). Em especial, as preguiças terrícolas possuíam uma anatomia com várias adaptações para o hábito escavador, com uma ulna alongada que ajuda na movimentação de escavar e uma articulação firme entre os ossos do pulso, da palma da mão e as primeiras falanges dos dedos, formando uma estrutura em forma de pá (FARIÑA et al., 2013).

Segundo Fariña et al. (2013) os tamanduás (Pilosa) e tatus (Cingulata) atuais compartilham semelhanças morfológicas quanto a locomoção e escavação com as preguiças-gigantes e White (1997) & Toledo et al (2012) apontam tais características como: adução e retração do úmero, extensão do antebraço e a maior força de flexão carpal e digital.

Oliveira (2001) & Vizcaíno (2002) afirmam que mamíferos fossoriais xenartros também possuem como características semelhantes a capacidade de aplicar uma grande força no solo, tanto para escavação quanto para se defenderem, ficando eretos e por terem uma massa corporal muito grande e terem que suportar seu próprio peso sobre os membros posteriores e inferiores.

Devido à necessidade do sistema musculo-esquelético produzir essa força de resistência muito intensa, foram selecionados indivíduos com ossos adaptados aos seus hábitos, com uma aparência irregular, permitindo locais significativos de inserção da musculatura principalmente nos ossos longos como fêmur e úmero (WARBURTON, 2003).

Trabalhos sobre morfologia funcional em Xenarthros abordam as adaptações morfofuncionais dos ossos e músculos aos hábitos escavadores, ressaltando as modificações em ossos de membros anteriores e posteriores (COSTA et al., 2007; BRANDONI, 2009; RIBEIRO, 2013; OLIVEIRA & SANTOS, 2019; SILVA 2021; ARNAUD et al., 2022).

Poucos trabalhos abordaram esse assunto sob uma perspectiva histológica e tão pouco sobre membros locomotores de xenartros atuais ou extintos que apenas recentemente passaram a serem mais estudados (ASAKURA, 2019), mesmo com a histologia se mostrando essencial em várias áreas da Paleontologia, como a Tafonomia (JANS, 2004), na determinação da idade (MAAT et al., 2006) ou em diagnósticos de paleopatologias (DE BOER et al., 2013).

O tecido ósseo é uma ferramenta fundamental para a Paleontologia por ser capaz de armazenar várias informações como o desenvolvimento ontogenético durante o processo de formação e crescimento desses indivíduos (ENLOW & BROWN, 1956; ENLOW, 1969). Mesmo após a morte o tecido ósseo pode vir a se fossilizar mantendo todas essas informações durante milhões de anos (ZUCON et al., 2011).

Padrões de observação feitas no tecido ósseo como formato, disposição e densidade de lacunas de osteócitos e canais vasculares, deposição e disposição das fibras de colágeno e formação da matriz óssea e também taxas relativas de deposição tecidual são observadas igualmente tanto em fosseis quanto viventes (CURREY, 2002)

Alguns estudos (BROMAGE et al., 2009; CUBO et al., 2012) mostram que a densidade de osteócitos está relacionada com a taxa metabólica basal em amniotas viventes e que tecidos e taxas de deposição óssea são similares e parecem manter estratégias conservativas durante a evolução dos vertebrados, apontando que o potencial de reconstrução e estimativa do crescimento em táxons fósseis é alto.

O tecido ósseo é abastecido por vários vasos sanguíneos que atravessam o osso em sentido longitudinal (Canais de Havers) e no sentido transversal (Canais de Volkmann) os quais conectam os canais adjacentes de forma radial. A observação da formação desses arranjos é essencial para que haja um entendimento da função e crescimento ósseo dos mamíferos (PADIAN & LAMN, 2013).

O Estado de Mato Grosso do Sul apresenta vários sítios paleontológicos de idade quaternária (2,8 Ma até os dias atuais), onde é possível encontrar fósseis de preguiças-gigantes, retirados de grutas, cavernas e beiras de rios, mais especificamente na região da Serra da Bodoquena (RODRIGUES et al., 2021).

Atualmente estudos como de Salles et al. (2006), Scheffler et al. (2010), Pansani et al. (2016), Oliveira et al. (2017), Oliveira & Cordeiro (2017), Oliveira & Pereira (2020) mostram que existem no estado, vários outros sítios espeleológicos que preservam grandes depósitos com fósseis da megafauna do Quaternário, como Megatheriidae, Mylodontidae, Glyptodontinae, Pampatheriidae e Toxodontidae. Diversos destes fósseis, especialmente preguiças terrícolas, tatus e gliptodontes, encontram-se depositados na coleção zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, e pouco estudos sobre morfologia e paleohistologia tem sido realizado sobre esses espécimes. Diante do exposto, este trabalho buscou avaliar através da morfohistologia possíveis semelhanças adaptativas nos membros locomotores (fêmur e úmero) e suas funcionalidades entre os xenartros atuais (Tamanduás e tatus) e fósseis (preguiças-terrícolas), ressaltando assim a importância da paleohistologia como ferramenta para uma melhor compreensão de estratégias evolutivas entre Xenartros viventes e extintos.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Estudar adaptações histológicas nos ossos de membros locomotores de Xenartha fósseis e atuais.

2.2 Objetivos Específicos

- Descrever os padrões histológicos nos membros locomotores (fêmur e úmero) de preguiça terrícola, tamanduás e tatus.

- Verificar possíveis correlações entre tamanho dos espécimes e densidade média dos sistemas de Havers e diâmetro médio nos ossos do úmero e fêmur.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Espécimes estudados

Os espécimes fósseis analisados neste projeto foram coletados no Bodoquena-MS, (S20°34'05,3"; W56°46'31,0") e foram Município de identificados como preguiças-gigantes pelo Dr. Alessandro Margues de Oliveira. Os materiais estão depositados na coleção zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS) e constam de um úmero esquerdo de Mylodontidae (FOS00032) e um fêmur de Megatheriidae (FOS00011). Em adição, foram utilizados 2 esqueletos de tamanduá-bandeira (Myrmecophaga tridactyla), 3 de tamanduá-mirim (Tamanduá tetradactyla), 2 de tatu galinha (Dasypus novemcinctus) e 1 de tatu -peba (Euphractus sexcinctus) provenientes do centro de reabilitação de animais silvestres (CRAS) do município de Campo Grande e de parceria feita com o ICAS - Projeto Bandeiras e Rodovias depositados no laboratório de Zoologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Os elementos anatômicos que foram utilizados para corte, preparo de lâmina e análise incluem partes do úmero e fêmur.

3.2 Análise histológica

Para o desenvolvimento do trabalho foram confeccionadas lâminas histológicas que consistem em cortes na região central (diáfise) e horizontal e preparação dessas partes do úmero e fêmur de espécimes fósseis e atuais de xenartros. Dentre os espécimes fósseis, foram preparadas lâminas de um úmero e um fêmur de preguiças terrícolas (úmero esquerdo de Mylodontidae - FOS00032 e fêmur de Megatheriidae- FOS00011). Para os espécimes atuais foram preparadas lâminas de úmero e fêmur de três tatus (um espécime de *Euphractus sexcinctus* e dois espécimes de *Dasypus novemcinctus*) e cinco tamanduás (dois espécimes de *Myrmecophaga tridactyla e três espécimes* de *Tamandua tetradactyla*) (Figuras 1 e 2).



Fig. 1 Fotos dos ossos do fêmur e úmero de Xenartros atuais utilizados para confecção de lâminas histológicas, A) Úmero de Mymercophaga tridactyla; B) Úmero de Euphractus sexcinctus; C) Úmero de Tamanduá tetradactyla; D) Fêmur de Euphractus sexcinctus; E) Fêmur de Mymercophaga tridactyla; F) Fêmur de Tamanduá tetradactyla. Quadrado laranja sinaliza onde foi realizado o corte.



Fig. 2 Fotos retiradas dos ossos de Xenartros fósseis com escala de 20 cm **A**) Úmero de Mylodontidae (FOS00032) e **B**) Fêmur de Megatheriidae (FOS00011) depositados na Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Quadrado laranja sinaliza o local onde foi realizado o corte

As lâminas foram preparadas por meio de duas técnicas descritas a seguir. Para os fósseis de preguiças-gigantes, foi utilizada a técnica de desgaste que seguiu as propostas de Chinsamy & Raath (1992) e Lamm (2013). Foi retirada uma parte pequena do fóssil, cortando-se com uma serra elétrica circular, sendo esta parte fixada em lâmina com resina e posto na capela por 24 a 48 horas e então feito o desgaste do mesmo com o auxílio de uma lixa d´água P100 para diminuir o fragmento.

Em seguida foi utilizado a lixa P120 até que a luz do microscópio pudesse transpassar o fragmento. Por último, para o acabamento e melhor visualização, foi utilizado a lixa P1200, como visto na Figura 3, para que fosse possível ser feita a análise de formação de lamelas nos sistemas de Havers e canais de Volkmann (RENAN, 2015; PADIAN, 2013.).

Para as amostras de xenartros viventes, utilizou-se a técnica de descalcificação, onde também foi retirado um fragmento dos ossos atuais de tatus e tamanduás, os quais passaram pelo processo de preparo e confecção, no qual foram fixados em solução de Davidson por 48 horas e posteriormente, em uma solução descalcificante (EDTA) por 2 a 3 semanas.

Após esses processos os fragmentos passaram por desidratação em álcool 70; 80; 95 e 100, diafanização em xilol e impregnação em parafina a 60 Cº para iniciar a inclusão (confecção dos blocos) e após 24h no freezer.

Por fim foram realizados cortes histológicos em micrótomo, com espessura de 5 micrômetros, colocados em lâminas e corados com Hematoxilina e Eosina. (Figura 4), (JUNQUEIRA, 1983) no laboratório de Histologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.



Fig. 3 Fotos de lâminas histológicas contendo fragmentos do fêmur (FOS00032) colados em resina A) Antes da técnica de desgaste B) Após técnica de desgaste



Fig. 4 Foto de lâminas histológicas após finalização da técnica de descalcificação A) Fêmur de *Mymercophaga tridactyla* 1.3; B) Úmero de *Mymercophaga tridactyla* 1.1; C) Fêmur de *Mymercophaga tridactyla* 2.1; D) Úmero de *Mymercophaga tridactyla* 2.1; E) Fêmur de *Tamandua tetradactyla* 1.3; F) Úmero de *Tamanduá tetradactyla* 1.2; G) Úmero de *Euphractus sexcinctus* 1.1;
H) Úmero de *Euphractus sexcinctus* 1.2

Posteriormente, as lâminas foram visualizadas e fotografadas por meio de microscopia óptica e estereomicroscópio para verificação de padrões de ossificação endocondral e os sistemas de Havers.

Foram obtidas fotos no microscópio Opticam O500R com as objetivas de 4x e 10x; microscópio Leica CTR5500 com as objetivas de 5x e 10x e estereomicroscópio Leica M205 C (LUPA).

Foram analisadas posteriormente no software Image J (WAYNE HASBAND, 2012), para garantir uma quantidade e diâmetro médio mais exatos após o término da contagem dos sistemas de Havers, calcular densidade óssea e fazer a medição dos mesmos para comparação.

Por fim foram identificadas quantidades de unidades de sistemas de Havers diferentes em cada espécime e com diâmetros diferentes também como as setas apontam nas Figuras 5 e 6.



Fig. 5 Imagens de fotos de lâminas histológicas coradas com Hematoxilina-Eosina (HE) dos ossos fêmur de xenartros atuais e fósseis. A) Fêmur de *Euphractus sexcintus* 1; B) Fêmur de *Dasypus novemcinctus* 2; D) Fêmur de *Mymercophaga tridactyla* 1;
E) Fêmur de *Mymercophaga tridactyla* 2; F) Fêmur de Megateriidae G) Fêmur de *Tamanduá tetradactyla* 1; H) Fêmur de *Tamanduá tetradactyla* 2; I) Fêmur de *Tamanduá tetradactyla* 3, utilizando microscópio opticam O500R com aumento de 40x. As setas indicam uma unidade de sistema de Havers



Fig. 6 Fotos de lâminas histológicas coradas com Hematoxilina-Eosina (HE) dos ossos de úmero de xenartros atuais e fósseis. A) Úmero de *Euphractus sexcinctus* 1; B) Úmero de *Dasypus novemcinctus* 1; C) Úmero de *Dasypus novemcinctus* 2; D) Úmero de *Mymercophaga tridactyla* 1;
E) Úmero de *Mymercophaga tridactyla* 2; F) Úmero de Mylodontidae G) Úmero de *Tamanduá*

tetradactyla 1; **H)** Úmero de *Tamanduá tetradactyla* 2; **I)** Úmero de *Tamanduá tetradactyla* 3, utilizando microscópio opticam O500R com o aumento de 40x. As setas indicam uma unidade de sistema de Havers

Para a contagem de unidades de sistemas de Havers, foram delimitadas e distribuídas aleatoriamente três áreas de 0.0025 cm² sobre as imagens obtidas com aumento de 100x no microscópio. A contagem foi realizada dentro de cada área delimitada. O procedimento foi realizado com auxílio do software ImageJ. O número total dos sistemas de Havers na amostra foi dividido por três, para obter-se a média de unidades de sistema de Havers por área de cada espécie.

Posteriormente foi feita a escolha de seis unidades de sistema de Havers que estavam mais nítidas nas fotos e que foram obtidas com objetiva 10x. O perímetro de cada unidade de sistema de Havers foi calculado e realizado a conversão para diâmetro. Logo após, foi feito a soma de todos os diâmetros dividido pela quantidade de sistemas delineados (6 unidades), para obter a média dos sistemas de Havers de cada espécime.

Para encontrar a média de densidade óssea do fêmur e úmero de cada espécime foi feito o cálculo: média de unidades de sistemas de Havers dividido pela área de contagem da foto de 0.0025cm. Para medir o comprimento dos ossos dos espécimes utilizados nesse estudo, foram retiradas fotos deles com escala e posteriormente inseridas também no software ImageJ, para uma medida mais precisa (Figura 7).



Fig. 7 Exemplo de medição feita nos ossos dos espécimes utilizados com o software ImageJ

3.2 Análise estatística

Foi realizado o teste estatístico para observar se há diferenças quanto a quantidade de sistemas de Havers entre os espécimes. Para isso foi utilizado o teste Man-Whitney pairwise (WILCOXON, 1945). Por fim, também foram feitos teste de correlação afim de testar se há correlação entre os parâmetros histológicos supracitados e o tamanho dos espécimes.

A variável de tamanho considerada foi o comprimento dos ossos e massa corporal estimada. Os testes de correlação realizados foram, portanto, entre comprimento dos ossos e diâmetro médio dos sistemas de Havers; comprimento dos ossos e densidade média dos sistemas de Havers; e densidade média dos sistemas de Havers e massa corporal. Os valores de massa corporal estimada foram obtidos da literatura, de acordo com MEDRI et al., (2006); CHÁVES et al., (2010); MEDRI & RODRIGUES, (2011); & OLIVEIRA & PEREIRA, (2020). Todas as análises estatísticas foram feitas no software PAST versão 4.0 (HAMMER et al., 2001.)

4. RESULTADOS

Conforme a tabela 1, Megateriidae obteve maior média de quantidade de sistemas de Havers, no fêmur, seguido por *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 1); *Euphractus sexcintus* (Espécime 1); *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 2); *Tamandua tetradactyla* (Espécimes 1 e 2) com média de quantidade de sistemas de Havers similares; *Tamandua tetradactyla* (Espécime 3) e *Dasypus novemcinctus* (Espécime 1 e 2) também com a mesma média de quantidade de sistemas de Havers por área. A tabela 2 demonstrou que no úmero, Mylodontidea teve maior média de sistemas de Havers, seguido por *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 1); *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 2); *Euphractus sexcintus* (Espécime 1); *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 2); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 1); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 2); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 1) *e Dasypus novemcinctus* (Espécime 2); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 3); *Dasypus novemcinctus* (Espécime 1). O teste de Mann-Whitney pairwise mostrou que alguns espécimes não tiveram uma quantidade maior significativa se igualando a outros.

Tabela 1. Quantificação dos sistemas de Havers por área e por espécime no fêmur N (1). Unidades de sistemas de Havers contabilizados no primeiro quadrante; N (2). Unidades de sistemas de Havers contabilizados no segundo quadrante; N (3). Unidades de sistemas de Havers contabilizados no terceiro quadrante.

Espécime	N (1)	N (2)	N (3)	Média
Euphractus sexcintus (1)	6	7	3	5.33 μm
Dasypus novemcinctus (1)	3	3	5	3.66 μm
Dasypus novemcinctus (2)	2	4	5	3.66 μm
Mymercophaga tridactyla (1)	4	5	7	5.33 μm
Mymercophaga tridactyla (2)	4	5	6	5.00 μm
Tamandua tetradactyla (1)	5	3	5	4.33 μm
Tamandua tetradactyla (2)	4	4	5	4.33 μm
Tamandua tetradactyla (3)	2	6	4	4.00 μm
Megateriidae	9	7	6	7.33 μm

Tabela 2. Quantificação dos sistemas de Havers por área e por espécime no úmero. N (1): Unidades de sistemas de Havers contabilizados no primeiro quadrante N (2). Unidades de

Espécime	N (1)	N (2)	N (3)	Média
Euphractus sexcintus (1)	4	6	5	5.00 μm
Dasypus novemcinctus (1)	4	4	2	3.33 μm
Dasypus novemcinctus (2)	2	5	5	4.00 μm
Mymercophaga tridactyla (1)	5	8	7	6.66 µm
Mymercophaga tridactyla (2)	5	8	6	6.33 μm
Tamanduá tetradactyla (1)	4	3	5	4.00 μm
Tamanduá tetradactyla (2)	6	3	4	4.33 μm
Tamanduá tetradactyla (3)	4	4	3	3.66 µm
Mylodontidae	7	8	6	7.00 μm

sistemas de Havers contabilizados no segundo quadrante; N (3). Unidades de sistemas de Havers contabilizados no terceiro quadrante.

Nas tabelas 3 e 4 é possivel observar que Megateriidae obtém maior média no diâmetro dos sistemas de Havers no fêmur, seguido por *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 2); *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 1); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 2); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 3); *Tamandua tetradactyla (Espécime 1)*; *Euphractus sexcintus (Espécime 1)*; *Dasypus novemcinctus* (Espécime 1) e *Dasypus novemcinctus* (Espécime 2). Já no úmero aparece em primeiro Mylodontidae, *Mymercophaga tridactyla* (*Espécime 2*); *Mymercophaga tridactyla (Espécime 1)*; *Euphractus sexcintus; Tamandua tetradactyla (Espécime 1)*; *Tamandua tetradactyla (Espécime 3); Tamandua tetradactyla (Espécime 1); Tamandua tetradactyla (Espécime 3); Tamandua tetradactyla (Espécime 2); Dasypus novemcinctus (Espécime 1) e Dasypus novemcinctus (Espécime 2).*

Tabela 3. Média de sistemas de Havers por área e espécime no fêmur.

Espécime	Média
Euphractus sexcintus (1)	M= 150.136,167 μm
Dasypus novemcinctus (1)	M= 144.830,983 μm
Dasypus novemcinctus (2)	M= 122.549,333 μm
Mymercophaga tridactyla (1)	M= 166.051,65 μm
Mymercophaga tridactyla (2)	M= 173.478,867 μm
Tamanduá tetradactyla (1)	M= 135.281,7 μm
Tamanduá tetradactyla (2)	M= 152.258,183 μm
Tamanduá tetradactyla (3)	M= 150.666,667 μm
Megateriidae	M= 426.933,125 μm

Espécime	Média
Euphractus sexcintus (1)	M= 171.356,783 μm
Dasypus novemcinctus (1)	M= 104.511,783 μm
Dasypus novemcinctus (2)	M= 82.230,083 μm
Mymercophaga tridactyla (1)	M= 172.948,35 μm
Mymercophaga tridactyla (2)	M= 226.000 μm
Tamanduá tetradactyla (1)	M= 131.037,6 μm
Tamanduá tetradactyla (2)	M= 117.244,183 μm
Tamanduá tetradactyla (3)	M= 125.201,917 μm
Milodontidae	M= 391.510,612 μm

Tabela 4. Média de sistemas de Havers por área e espécime no úmero.

As tabelas 5 e 6 apontam uma ordem de densidade de sistemas de Havers por área de acordo com o cálculo utilizado no fêmur, sendo Megateriidae com maior densidade, seguido de *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 1); *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 2); *Euphractus sexcintus* (Espécime 1); *Tamandua tetradactyla* (Espécimes 1 e 2) com densidades de sistemas de Havers por área similares; *Tamandua tetradactyla* (Espécime 3) e *Dasypus novemcinctus* (Espécimes 1 e 2) também com densidades similares. Já no úmero em primeiro fica Mylodontidae, seguido de *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 1); *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 2); *Euphractus sexcintus* (Espécime 1); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 1); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 2); *Tamandua tetradactyla* (Espécime 3); *Dasypus novemcinctus* (Espécime 2); *e Dasypus novemcinctus* (Espécime 1).

Tabela. 5 Densidade de sistemas de Havers por área e espécime no fêmur. A- área da foto analisada; M- Média de quantidade de sistemas de Havers contabilizados; Densidade média de sistemas de Havers

Espécime	А	М	Densidade
Euphractus sexcintus (1)	0.0025	5.00	2.000/cm ²
Dasypus novemcinctus (1)	0.0025	3.66	1.464/ cm ²
Dasypus novemcinctus (2)	0.0025	3.66	1.464/ cm ²
Mymercophaga tridactyla (1)	0.0025	5.33	2.132/cm ²
Mymercophaga tridactyla (2)	0.0025	5.00	2.000/cm ²

Tamandua tetradactyla (1)	0.0025	4.33	1.732/ cm ²
Tamandua tetradactyla (2)	0.0025	4.33	1.732/ cm ²
Tamandua tetradactyla (3)	0.0025	4.00	1.600/ cm ²
Megateriidae	0.0025	7.33	2.932/ cm ²

Tabela. 6 Densidade de sistemas de Havers por área e espécime no úmero. A- área da foto analisada; M- Média de quantidade de sistemas de Havers contabilizados; Densidade média de sistemas de Havers

Espécime	А	Μ	Densidade
Euphractus sexcintus (1)	0.0025	5.33	2.132/cm ²
Dasypus novemcinctus (1)	0.0025	3.33	1.332/cm ²
Dasypus novemcinctus (2)	0.0025	4.00	1.600/cm ²
Mymercophaga tridactyla (1)	0.0025	6.66	2.664/cm ²
Mymercophaga tridactyla (2)	0.0025	6.33	2.532/cm ²
Tamandua tetradactyla (1)	0.0025	4.00	1.600/cm ²
Tamandua tetradactyla (2)	0.0025	4.33	1.732/cm ²
Tamandua tetradactyla (3)	0.0025	3.66	1.464/cm ²
Mylodontidae	0.0025	7.00	2.800/cm ²

Com a utilização do teste Mann- Whitney pairwise foi possível demonstrar que no úmero as medidas de estimativa de quantidade de sistemas de Havers em Mylodontidae realmente diferenciaram-se do *Tamandua tetradactyla* (*p*: 0,04) e *Dasypus novemcinctus* (*p*:0,04) e se assemelham ao *Mymercophaga tridactyla* (p:0,5) e *Euphractus sexcintus* (*p*:0,4). Já no fêmur as medidas de Megatheriidae são diferentes de *Dasypus novemcinctus* (*p*:0,02) e *Tamandua tetradactyla* (p:0,01) e semelhante aos demais *Mymercophaga tridactyla* e *Euphractus sexcintus*; *Dasypus novemcinctus* também se diferencia de *Mymercophaga tridactyla* (*p*:0,01) e *Tamandua tetradactyla* diferencia-se de *Mymercophaga tridactyla* (*p*:0,01).

As tabelas 7 e 8 mostram os comprimentos dos ossos (fêmur e úmero) analisados e classificam como Mylodontidae com maior úmero, seguido de *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 2); *Mymercophaga tridactyla* (Espécime 1);

Tamandua tetradactyla (Espécime 2); Tamandua tetradactyla (Espécime 1); Tamandua tetradactyla (Espécime 3); Euphractus sexcintus (Espécime 1); Dasypus novemcinctus (Espécime 2) e Dasypus novemcinctus (Espécime 1). Já no fêmur o maior osso é do Megateriidae, seguido por Mymercophaga tridactyla (Espécime 2); Mymercophaga tridactyla (Espécime 1); Tamandua tetradactyla (Espécimes 1 e 2) com comprimentos iguais; Tamandua tetradactyla (Espécime 3); Euphractus sexcintus (Espécime 1); Dasypus novemcinctus (Espécimes 1 e 2) com comprimentos iguais.

Tabela. 7 Medidas de comprimento dos ossos do fêmur nos espécimes estudados

Espécime	Comprimento
Euphractus sexcintus (1)	9.339 cm
Dasypus novemcinctus (1)	6.001 cm
Dasypus novemcinctus (2)	9.275 cm
Mymercophaga tridactyla (1)	20.359 cm
Mymercophaga tridactyla (2)	21.584 cm
Tamanduá tetradactyla (1)	9.275 cm
Tamanduá tetradactyla (2)	10.324 cm
Tamanduá tetradactyla (3)	7.000 cm
Megateriidae	46.000 cm

Tabela. 8 Medidas de comprimento dos ossos do úmero nos espécimes estudados

Espécime	Comprimento
Euphractus sexcintus (1)	8.099 cm
Dasypus novemcinctus (1)	7.764 cm
Dasypus novemcinctus (2)	7.764 cm
Mymercophaga tridactyla (1)	25.482 cm
Mymercophaga tridactyla (2)	28.031 cm
Tamanduá tetradactyla (1)	9.907 cm
Tamanduá tetradactyla (2)	9.907 cm
Tamanduá tetradactyla (3)	9.259 cm
Mylodontidae	44.082 cm

A correlação entre o diâmetro e densidade dos sistemas de Havers com o comprimento dos ossos e a massa corporal estimada foram significativos (Figuras: 10 a 15). Houve alta correlação entre o comprimento do fêmur x diâmetro médio do fêmur (r= 0,94024; p= 0,0005). Também houve alta correlação no osso do fêmur, entre o comprimento do osso x densidade dos sistemas de Havers (r= 0,90453; p= 0,002) e entre a densidade média dos sistemas de Havers no fêmur x massa corporal estimada dos espécimes (r= 0,90426; p= 0,008). Da mesma forma, houve uma alta correlação entre o comprimento do úmero x diâmetro médio dos sistemas de Havers (r= 0,94105; p= 0,004); entre o comprimento do úmero x densidade média dos sistemas de Havers (r= 0,79123; p= 0,0004) e entre a densidade média dos sistemas de Havers x massa corporal estimada dos espécimes (r= 0,56366; p= 0,01).



Fig. 10 Correlação entre comprimento dos ossos x diâmetro médio dos sistemas de Havers no fêmur





Fig. 11 Correlação entre comprimento dos ossos x densidade dos sistemas de Havers no fêmur

Fig. 12 Correlação entre densidade média dos sistemas de Havers x massa corporal estimada dos espécimes no fêmur



Fig. 13 Correlação entre comprimento dos ossos x diâmetro médio dos sistemas de Havers do úmero



Fig. 14 Correlação entre comprimento dos ossos x densidade média dos sistemas de Havers no úmero



Fig. 15 Correlação entre densidade média dos sistemas de Havers x massa corporal estimada dos espécimes no úmero

5. DISCUSSÃO.

A taxa relativa de formação do tecido ósseo é determinada pela organização da matriz fibrilar e o tecido ósseo compacto primário pode fornecer informações precisas sobre a biologia ou paleobiologia do organismo, como por exemplo se a deposição de tecido ósseo foi contínua ou interrompida ao longo da vida do animal (CHINSAMY, 1997; HALL, 2005; HUTTENLOCKER et al., 2013). Em adição, a quantidade de formação óssea secundária (quantidade de sistemas de Havers e diâmetro dos sistemas) indica o grau de reabsorção óssea primária e a deposição óssea. Assim, a estrutura interna do osso indica processos de remodelação e realocação de crescimento, incluindo modificações funcionais na estrutura óssea, sendo possível compreender melhor por exemplo as dinâmicas de crescimento e adaptações biomecânicas (CHINSAMY, 1997; HUTEENLOCKER et al., 2013).

Durante a ossificação intramembranosa ocorre a formações de tecidos primários ou secundários, pode haver diferentes tipos de tecido ósseo primário, já o tecido ósseo secundário é formado por um processo chamado remodelamento Harveisiano onde ocorre uma reconstrução do osso préexistente (RAY et al., 2009). Para que haja essa formação de tecido ósseo secundário primeiro ocorre o aumento reabsortivo dos ósteons primários, seguido por uma deposição centrípeta de lamelas concêntricas de osso lamelar formando então os ósteons secundários e estes possuem linhas de cemento que são depositadas ao redor deles e nos mostra a extensão da reabsorção iniciada pelo ósteon primário (ANDRADE, 2018).

De forma abrangente, a microestrutura dos ossos longos (fêmur, úmero, tíbia e ulna) dos xenartros é altamente consistente com outros mamíferos placentários (ENLOW & BROWN, 1958; HURUM & CHINSAMY-TURAN, 2012; KOLB et al., 2018; SINGH et al., 2018). Pesquisas envolvendo esses ossos atualmente ainda são incipientes (STREHL et al., 2013; AMSON et al., 2014; OLIVEIRA, 2020). Straehl (2013) é o primeiro estudo mais abrangente com histologia de ossos longos de xenartros, tanto na abordagem qualitativa quanto quantitativa.

O estudo de Straehl (2013) mostra um efeito de tamanho na remodelação secundária (maior quantidade e diâmetro dos sistemas de Havers), a qual nos

fósseis de cingulados e folívoros foi mais extensa que nas espécies atuais (GAUDIN & WIBLE, 2006).

A hipótese que Straehl (2013) elucida é a de que possivelmente Cingulata e Folivora extintos tenham vivido mais do que as espécies atuais, pois um período de vida maior poderia explicar as diferenças de tamanho, quanto maior o tamanho maior o aumento de carga, fazendo com que houvesse também maior remodelação nos xenartros extintos e menor nos viventes.

Além disso, em seu trabalho também foi encontrada uma relação alométrica entre a compactação óssea do úmero e do fêmur em tatus atuais, considerada como possivelmente indicativa de seus hábitos fossoriais. Essa hipótese corrobora com as adaptações morfológicas já descritas por outros pesquisadores.

Vizcaíno & Milne (2002) e Amson et al (2018) descrevem algumas adaptações morfológicas em cingulados atuais, como tuberosidades para fortes inserções musculares e longos braços de alavanca nas linhas de ação dos principais músculos envolvidos na escavação, mostrando que possuem ossos biomecanicamente mais adaptados para seus hábitos fossoriais.

Com o resultado das análises feitas neste trabalho pôde ser observado que *Euphractus sexcintus* e *Dasypus novemcinctus* possuem uma quantidade e densidade de sistemas de Havers parecidas tanto no fêmur quanto no úmero e são próximas a quantidade e densidade de *T. tetradactyla* utilizado neste estudo, mesmo possuindo um tamanho consideravelmente menor que os outros espécimes analisados neste trabalho.

Esse fato corrobora com trabalhos já publicados sobre o assunto que mostram que tatus possuem ossos biomecamicamente adaptados para o hábito fossorial (VIZCAÍNO & MILNE, 2002 & AMSON et al., 2018), possuindo ossos mais densos e fortes com adaptações também para inserção de músculos que envolvem o movimento de escavação.

Outros estudos sobre morfologia funcional em gliptodontes e preguiças terrestres mostram que eles possuem uma grande quantidade de remodelação óssea, tornando os ossos dos membros inferiores mais compactos, para suportar forças de extensão, flexão e bipedismo (FARIÑA, 1995; FARIÑA et al., 1998; MILNE et al., 2009; AMSON & NYAKATURA, 2017).

Oliveira (2020) mostra em suas análises de correlação entre as proporções (tamanho) dos membros tanto posterior quanto anterior (fêmur e úmero) em cingulados extintos e correlacionam-se fortemente com a massa corporal, quanto maior a massa corporal mais densos e compactos os ossos.

Esta hipótese aponta que tal correlação nos cingulados fósseis está diretamente relacionada a movimentação do animal, por possuírem uma remodelação óssea maior com maior quantidade de sistemas de Havers e diâmetro dos sistemas e não ao comportamento de escavação de cingulados atuais que possuem ossos com menor remodelação óssea.

Em adição, foi observado nas análises deste trabalho uma elevada quantidade de sistemas de Havers e diâmetro médio maior dos sistemas de Havers no fêmur e úmero, dos dois espécimes de preguiças terrestres utilizados neste trabalho e quantidade e diâmetro médio maior dos sistemas quase iguais, tanto no fêmur quanto no úmero.

Análises que corroboram com resultados de trabalhos anteriores apontam que este aumento de sistemas de Havers e maior diâmetro dos sistemas são provenientes de grande remodelação óssea, deixando os ossos mais densos e compactos, e possivelmente está mais relacionado ao suporte para movimentação em preguiças terrestres por serem animais muito pesados e menos com o comportamento de escavação como é visto em cingulados existentes (VIZCAÍNO & MILNE, 2002).

Também é possível observar que há uma maior quantidade de sistemas de Havers e maior diâmetro médio no fêmur do espécime de preguiça terrestre (Megatheriidae) utilizado neste trabalho, corroborando com o estudo de Straehl et al. (2013) que mostra em análises de compactação óssea, uma compactação pouco maior no fêmur do que no úmero de xenartros extintos, apontando que provavelmente a maior parte do peso é suportada pelos membros inferiores ao assumirem uma postura bípede (FARINÃ, 1995; VIZCAÍNO et al., 2011). Porém, o fêmur e úmero das preguiças terrícolas não pertencem ao mesmo espécime e nem a mesma espécie, podendo ser que cada uma dessas espécies de preguiças tivesse o número de sistemas de Havers ou densidade similar no fêmur e úmero.

Todavia alguns trabalhos também apontem que algumas possíveis espécies de preguiças terrestres são escavadoras, como espécies dos grupos

Mylodontidae e Megateriidae, por se tratar de espécies que necessitavam fazer paleotocas para moradia ou reprodução ou até mesmo escavar em busca de alimentação (Vizcaíno et al., 2001).

Dentre as espécies de tamanduás, *Mymercophaga tridactyla* é considerada o maior delas, além de ser a única totalmente terrícola, diferente do *Tamanduá tetradactyla* que é considerada terrestre-escansorial (MACEDO et al., 2013), ou seja, que se locomove tanto no solo como em árvores e apresenta cauda preênsil para ajudar na estabilidade nos galhos (NOWAK, 1999).

Por serem xenartros considerados fossoriais, a espécie *M. tridactyla e T. tetradactyla* possuem membros torácicos e volume muscular mais robustos e unhas maiores, mais fortes, longas e afiadas que as dos membros posteriores, cuja principal função é abrir cupinzeiros e formigueiros, também servindo para escavar o chão ou para proteção (NOWAK, 1999; & MEDRI & MOURÃO, 2008).

Também possuem ossos longos dos membros pélvicos (fêmur) fortes o suficiente embora com menor quantidade de sistemas de Havers, tornando menos densos que os toráxicos (úmero), para exercerem uma postura bípede quando ameaçados ou para alcançar alimentos em locais mais altos.

É possível observar nas análises feitas neste trabalho que os espécimes de *M. tridactyla e T. tetradactyla* possuem em seus ossos longos anteriores (úmero) uma quantidade e densidade de sistemas de Havers pouco maior que dos ossos longos posteriores (fêmur) indicando que a parte anterior é mais adaptada para seus hábitos fossoriais mas ossos dos membros anteriores fortes suficientes para suportar seu peso quando exercem uma postura bípede, o que corrobora com trabalhos já publicados (OLIVEIRA, 2001).

Também foi possível observar nas análises que *T. tetradactyla* possui uma menor quantidade e densidade de sistemas de Havers que *Euphractus sexcintus* e no teste de Man-Whitney confirmar que realmente há esta diferença, mesmo os dois espécimes possuindo ossos de tamanhos parecidos o que é um possível indicador de que mesmo *T. tetradactyla* sendo classificado como animal fossorial, ele também passa boa parte do tempo em árvores, fazendo com que seus ossos precisem ser menos densos para melhor equilíbrio nos galhos das arvores

Observou-se também que as positivas e fortes correlações apontam que quanto maior a densidade, diâmetro e quantidade de sistemas de Havers dos

ossos longos, nos espécimes utilizados neste trabalho, maior o animal, corroborando com trabalhos anteriores já publicados sobre o assunto.

6. CONCLUSÃO.

Com as análises e testes de correlações desenvolvidas neste trabalho foi possível observar que as correlações existem e são fortes, apontando que quanto maior quantidade, densidade e diâmetro dos sistemas de Havers, maior são os ossos longos (fêmur e úmero). Primeiro mostrando que as preguiças terrícolas possivelmente possuíam adaptações tanto para o hábito de escavação, quanto para movimentação tendo que suportar uma grande massa corporal como já publicado em trabalhos anteriores. Segundo que cingulados também estudados neste trabalho possuem densidade e quantidade de sistemas de Havers parecidos tanto no úmero quanto no fêmur o que indica que são animais biomecanicamente adaptados para o hábito fossorial. Por fim que tamanduás também compartilham deste hábito fossorial com membros anteriores bem desenvolvidos para escavação, mas também membros posteriores fortes o suficiente para suportar seu peso corporal ao exercerem uma postura bípede tanto para alimentação quanto para proteção.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

AB'SÁBER, A. N. (1998) **O Pantanal Mato-Grossense e a teoria dos refúgios**. Revista Brasileira de Geografia, 50: 9-57.

ABREU, E.F., CASALI, D., COSTA-ARAUJO, R., GARBINO, G. S. T., LIBARDI,
G. S., LORETTO, D., LOSS, A. C., MARMONTEL, M., MORAS, L. M.,
NASCIMENTO, M.C., OLIVEIRA, M. L., PANVAN, S. E., & TIRELLI, F. P. (2023)
Lista de Mamíferos do Brasil [Data set].
Zenodo. https://doi.org/10.5281/zenodo.10428436.

ANDRADE, RAFAEL CÉSAR LIMA PEDROSO. (2018) **Descrição** paleohistológica, inferências adaptativas, fisiológicas e evolutivas de notosuchia do cretáceo do Brasil (ARCHOSAURIA, CROCODYLIFORMES). Universidade Federal de Pernambuco.

AMSON, ELI., MUIZON, C., LAURIN, M., ARGOT, C., & BUFFRÉNIL, V. (2014) Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. Proceedings of the Royal Society B, 281: 1-6, Disponível em: 10.1098/rspb.2014.0192.

AMSON, ELI., ARGOT, C., MCDONALD, H.G., & de MUIZON, C. (2015) Osteology and Functional Morphology of the Forelimb of the Marine Sloth Thalassocnus (Mammalia, Tardigrada). Journal of Mammalian Evolution, 22 (2), pp.169-242. 1.

AMSON, ELI., & NYAKATURA, JOHN A. (2018) The postcranial musculoskeletal system of xenarthrans: insights from over two centuries of research and future directions. Journal of Mammalian Evolution, v. 25, p. 459-484.

ASAKURA, Y., & OLIVEIRA, E. V. (2019) A histologia como uma ferramenta no estudo dos fósseis: Considerações sobre a paleohistologia em mamíferos com carapaça óssea. Estudos Geológicos, 29, 1. BARNOSKY, A. D., KOCH, P. L., FERANEC, R. S., WING, S. L., & SHABEL, A. B. (2004) Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. Science, 306: 70-75.

BRANDONI, D. (2009) Descripción del fémur de Protomegalonyx chasicoensis Scillato-Yané (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina: Consideraciones sistemáticas sobre los perezosos de Edad Chasiquense. Ameghiniana, Buenos Aires, v. 46, n. 3, p. 513-521.

BROMAGE, T. G., LACRUZ, R. S., HOGG, R., GOLDMAN, H. M., MCFARLIN, S. C., WARSHAW, J & BOYDE, A. (2009) Lamellar Bone is an Incremental Tissue Reconciling Enamel Rhythms, Body Size, and Organismal Life History. Calcif Tissue Int 84, 388–404 <u>https://doi.org/10.1007/s00223-009-9221-</u>2.

BROWN, D. D. (2011) Fruit eating by an obligate insectivore: palm fruit consumption in wild northern tamanduas (Tamandua mexicana) in Panamá. Edentata 12:63–65.

COSTA, F. R., & F. S. C. BUCHMANN. (2007) "Importância da robustez do úmero e fêmur em tatus (Dsypodidade, xenarthra, mammalia) para o desenvolvimento do hábito fossorial."

CUBO, J., LE ROY, N., MARTINEZ-MAZA, C., & MONTES, L. (2012) **Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs.** Paleobiology, v. 38, p. 335–349.

CHÁVEZ, A. E. O., ALFONZO, H. I., & AGÜERO, A. (2010) **Contribución preliminar a la caracterización paleoecológica de megamamíferos del Pleistoceno tardio de Venezuela.** In: X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontologia (La Plata). CROFT, D. A. (1999) Placentals: South American ungulates. Pp. 890–906 in Encyclopedia of Paleontology (R. Singer, ed.). Fitzroy Dearborn Publishers, Chicago, Illinois.

CURREY, J. D. (2002) **Bones. Structure and Mechanics**. Princeton UniversityPress, Princeton, NJ, USA (436 p.).

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

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

DANTAS, M. A. T. (2012) Contribuição ao conhecimento da megafauna pleistocênica da região intertropical brasileira.

DAWKINS, R. (2009) Xenarthros. In: R. Dawkins (Ed.). A Grande História da Evolução. São Paulo: Companhia das Letras.

DELSUC, F. (2016) **The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts**. Current Biology. v. 26 n. 4 p. 155–156.

DE OLIVEIRA, A. M., SANTOS C. M. D. (2018) Functional morphology and paleoecology of Pilosa (Xenarthra, Mammalia) based on a two-dimensional geometric Morphometrics study of the Humerus, Journal of Morphology. 1-13.

DE VIVO, M & CARMIGNOTTO, A.P. (2004) Holocene vegetation changes and the faunas of South América and África. Journal of Biogeography, 31: 943-957. ENLOW, D. H., & BROWN, S. O. (1956) A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I. The Texas Journal of Science 8, 405-443.

ENLOW, D. H., & BROWN, S. O. (1958) A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part III. The Texas Journal of Science, 10 (2):187-230.

ENLOW, D. H. (1969) **The bone of reptiles**. Pp. 45–80. In Gans, C., and Bellairs, A. (eds.), Biology of the Reptilia. Morphology, Volume 1. Academic Press; New York.<u>Google Scholar</u>.

FARINÃ, R. A. (1995) Limb bone strength and habits in large glyptodonts. Lethaia 28 (3):189-196.

FARINÃ, R. A., SERGIO, F. V. & MARÍA, S. B. (1998) **Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna.** Mastozoología Neotropical 5 (2):87-108.

FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F., & DE IULIIS, G. (2013) **Megafauna: Giant Beasts of Pleistocene South America**. Bloomington: Indiana University Press.

GARDNER, A. L. (2005) Order Pilosa. In: D. E. Wilson e D. M. Reeder (Ed.). **Mammal Species of the World**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, v.1, p.100-103.

GAUDIN, T. J. (2004) **Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence**. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 140, n. 2, p. 255-305.

GAUDIN, T. J. & WIBLE, J. R. (2006) The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. In Carrano, M., Gaudin, T., Blob, R. & Wible, J. (eds): Amniote Paleobiology:

Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles, 153-198, University of Chicago Press, Chicago.

GAUDIN, T. J., & H. G. MCDONALD. (2008) Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil Xenarthrans. Pp. 24–36; in The biology of the Xenarthra (S. F. Vizcaíno and W. J. Loughry, eds.). University of Florida Press, Gainesville, Florida.

GAUDIN, T. J., & CROFT, D. A. (2015) **Paleogene Xenarthra and the evolution** of South American mammals. Journal of Mammalogy, v. 96, n. 4, p. 622-634.

GELFO, J. N. (2010) **The "condylarth" Didolodontidae from Gran Barranca: history of the bunodont South American mammals up to the Eocene-Oligocene transition**. Pp. 130–142 in The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia (R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich, and R. F. Kay, eds.). Cambridge University Press, New York.

GIBB G.C., CONDAMINE, F. L., KUCH, M., ENK, J., MORAES-BARROS, N., SUPERIN, M., & DELSUC, F. (2016) **"Shotgun Mitogenomics Provides a Reference Phylogenetic Framework and Timescale for Living Xenarthrans".** Molecular Biology and Evolution. v. 33, p. 621–642.

GOIN, F. J., M. A. ABELLO & L. CHORNOGUBSKY. (2010) **Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure.** Pp. 69–105 in The Paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia (R. H. Madden, A. A. Carlini, M. G. Vucetich, and R. F. Kay, eds.). Cambridge University Press, New York.

GRASSÉ, P. (1955) **Ordre des Édentés.** In: P. Grassé (Ed.). Traité de Zoologie. Paris: Masson et Cie Éditeurs, v. Tome XVII. Mamifères. Les Ordres: Anatomie, Éthologie, Sustématique, p.1182-1266. HALL, B. K. (2005) Bones and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology. Elsevier: Academic Press, Amsterdam,

HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T., & P. D. RYAN. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis.

HURUM, J. H., & CHINSAMY, T. A. (2012) **The radiation, bone histology and biology of early mammals**. In: CHINSAMY-TURAN, A. (ed). Forerunners of mammals: radiation, histology, biology. Bloomington: Indiana University Press, p. 248-270.

HUTTENLOCKER, ADAM K, HOLLY, N. WOODWARD & BRIAN, K. HALL. (2013) **The biology of bone. In Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation,** eds. K. E Padian, and E T Lamm, 13-34. Berkeley, CA, USA: University of California Press.

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

JEAN DESBIEZ, A., KLUYBER, D., MASSOCATO, G., BARRETO, L., & ATTIAS, N. (2022) **O que sabemos sobre os tatus do Pantanal? Revisão do conhecimento sobre ecologia, biologia, morfologia, saúde, conservação, distribuição e métodos de estudo.** Boletim Do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais, 17(1), 11-69. <u>https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v17i1.834</u>.

JUNIOR, H. R. J. P. (2007) **Evolução cromossômica na ordem xenarthra**. São Paulo.

JUNQUEIRA, L. C. U., & CARNEIRO, J. ABRAHAMSOHN. (2018) Paulo. **Histologia básica. 13**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 554p.

JUNQUEIRA, L. C. U., & JUNQUEIRA, L. M. M. S. (1983) Técnicas básicas de citologia e histologia. São Paulo: Santos.

KOLB, C., SCHEYER, T. M., VEITSCHEGGER, K., FORASIEPI, A. M., AMSON, ELI., VAN DER GEER, A. A., VAN DEN HOEK OSTENDE, L.W., HAYASHI, S., & SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. (2015) Mammalian bone palaeohistology: a survey and new data with emphasis on island forms. PeerJ, 3: e1358, Disponível em: 10.7717/peerj.1358.

LAMM, E. T. Preparation and Sectioning of Specimens. In: Padian, K., Lamm, E.
T. (2013) (Eds.): Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods,
Analysis, and Interpretation. University of California Press, p. 55-160.

LEGENDRE & BOTHA-BRINK. (2018) Digging the compromise: investigating the link between limb bone histology and fossoriality in the aardvark (Orycteropus afer). DOI 10.7717/peerj.5216.

MACEDO, B. C., LIMA, A. R., PEREIRA, L. C., & BRANCO, E. R. (2013) **Descrição morfológica dos ramos colaterais da aorta abdominal do tamanduá-mirim (Tamandua tetradactyla).** Biotemas, v.26, n.1, p.173-180.

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

MARSHALL, L. G. (1977) Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. Pp. 709–721 in Major patterns in vertebrate evolution (M. K. Hecht, P. C. Goody, and B. M. Hecht, eds.). Plenum Press, New York.

MARSHALL, L. G., SARAH K. SUPERINA, M., SPAINHOWER, K. B., & BUTCHER, M. T. (2021) Forelimb myology of armadillos (Xenarthra: Cingulata, Chlamyphoridae): anatomical correlates with fossorial ability. Journal of Anatomy, v. 238, n. 3, p. 551-575.

MEDRI, I. M., MOURÃO, G. M., & RODRIGUES, F. H. G. **Ordem Xenathra.** In. REIS, N. R., PERACCHI, A. L., PEDRO, W. A., LIMA, I. P. (2006) (eds) Mamíferos do Brasil. Londrina, PR: Nélio R. Reis.

MEDRI, I. M., & MOURÃO, G. M. (2008) *Mymercophaga tridactyla*Linnaeus,1758. In: MACHADO, A. B. M., DRUMMOND, G. M., PAGLIA, A. P.
Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. v.2. Belo Horizonte:
Fundação Biodivérsitas, p.608-713.

MEDRI, I. M., MOURÃO, G. M., & RODRIGUES, F. H. G. Ordem Pilosa. In: REIS, N. R., PERACCHI, A. L., PEDRO, W. A., LIMA, I. P. (2011) (eds) Mamíferos do Brasil. 2 ed. Londrina, PR: Nélio R. Reis. P. 91-106.

MILNE, N., S. F. VISCAÍNO & J. C. FERNICOLA. (2009) A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. Journal of Zoology 278 (1):48-56. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00548.x.

MCDONOUGH, C. M., & W. J. LOUGHRY. (2008) **Behavioral ecology of armadillos**. Pp. 281–293 In. The biology of the Xenarthra (S. F. Vizcaíno and W. J. Loughry, eds.). University of Florida Press, Gainesville, Florida.

NOWAK, R. M. (1999) **Walker's Mammals of the word.** 6 ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. V.1. p.153-158.

OLIVEIRA, A. M., & PEREIRA, S. V. (2020) Mato Grosso do Sul na préhistória: Megafauna do quaternário da Serra da Bodoquena. 1 edição. Curitiba: Brazil Publishing.

OLIVEIRA, A. M., BECKER KERBER B., CORDEIRO L. M., BORGHEZAN, R., AVILLA L. S., & SANTOS C. M. D. (2017) Quaternary mammals from central Brazil (Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul) and comments on paleobiogeography and paleoenviroments. Revista Brasileira de Paleontologia. DOI:10.4072/rbp.2017.1.03. OLIVEIRA, A. M., & CORDEIRO L. M. (2017) Novas ocorrências de Scelidotheriinae (Mylodontidae) em cavernas da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil.

OLIVEIRA, MANUELA FRANÇA de. (2001) Morfologia funcional e desenho corporal da cintura pélvica e membros posteriores dos Tamanduás (Mammalia: Xenarthra: Myrmecophagidae). 71 f. Dissertação (Mestrado) -Universidade Federal do Pará, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Curso de Mestrado em Zoologia.

OLIVEIRA, YUMI ASAKURA BEZERRA de. (2020) Paleohistologia de mamíferos encouraçados (xenarthra, cingulata): aspectos taxonômicos, paleobiológicos e biomecânicos. Tese (Doutorado em Geociências) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

PADIAN, KEVIN., & LAMM, E. T. (2013) (Ed.). Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation. Univ of California Press.

PANSANI T. R., OLIVEIRA A. M., & PACHECO M. L. A. F. (2016) Nova ocorrência de megafauna pleistocênica em Mato Grosso do Sul. Revista Do Instituto Geológico, 37(2): 73–85. DOI: 10.5935/0100-929X.20160010.

PAULA, C. C. (1979) **Tratado de Paleomastozoologia**. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro, p. 590.

POUGH, F. H., HEISER, J. B., & MCFARLAND, W. N. (1993) **A Vida dos** Vertebrados. São Paulo: Atheneu.

PREVOSTI, F. J., A. M., FORASIEPI, M. D., ERCOLI, & G. F. TURAZZINI. (2012) Paleoecology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene). Pp. 173–193 in Early Miocene paleobiology in Patagonia: high- latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation (S. F. Vizcaíno, R. F. Kay, and M. S. Bargo, eds.). Cambridge University Press, New York.

RENAN, J. M., SAYÃO., & BANTIM, A. M. (2015) **A paleontologia no século XXI: Novas técnicas e interpretações.** Cienc. Cult., São Paulo.

RAY, S., MUKHERJEE, D., & S. BANDYOPADHYAY, S. (2009) Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India; J. Biosci. 34 661–672. Doi. 10.1007/s12038-009-0055-x.

RIBEIRO, P. R. Q., SANTOS, A. L. Q., DE SOUZA, R. R., PEREIRA, S. G., BORGES, D. C. S., DE ASSIS RIBEIRO, L., & DE SOUZA, T. A. M. (2013) Anatomia óssea do cíngulo pélvico, da coxa e da perna do tamanduá bandeira Myrmecophaga tridactyla (Myrmecophagidae: Pilosa). Biotemas, v. 26, n. 4, p. 153-160.

RODRIGUES, J.M., FACINCANI, E. M., BAZHUNI, B. A., de JESUS SANCHES, L. F., DA CUNHA, F. J. G., & QUEIROZ, R. M. (2021) Diversidade de mamíferos fósseis de grande porte do quaternário na porção sudoeste do estado de Mato Grosso do Sul. Revista Pantaneira. 19, 95-110.

SALLES L. O., CARTELLE C., GUEDES P. G., BOGGIANI P. C., JANOO, A. & RUSSO C. A. M. (2006) Quaternarymammals from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. Boletim Do Museu Nacional.

SERGIO, C. R. PASQUALE., & MELORO, CARLO. (2020) Locomotory adaptations in 3D humerus geometry of Xenarthra: testing for convergence. Frontiers in Ecology and Evolution, v. 8, p. 139.

SILVA, C. C. L. (2021) Descrição morfológica e radiográfica das articulações escapuloumeral e umerorradioulnar de tamanduá-bandeira (Myrmecophaga tridactyla-Linnaeus, 1758). 42 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia.

SINGH, I. J., TONNA, E. A., & GANDEL, C. P. (1974) **A comparative histological study of mammalian bone**. Journal of Morphology, 144 (4):421-437, 1974. Disponível em: 10.1002/jmor.1051440404.

SCHEFFLER M. S., KASHIMOTO E. M., & OLIVEIRA A. M. (2010) Revisão sobre a Paleontologia no Estado Do Mato Grosso do Sul: fósseis e afloramentos descritos. Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities Research Medium.

SCHNEIDER, C. A., RASBAND W. S., & ELICEIRI, K. W. (2012) NIH Image to ImageJ: **25 years of image analysis.** Nat Methods. 9 (7): 671–675.

STRAEHL, F. R., SCHEYER T. M., FORASIEPIAM, MACPHEE R. D., & SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. (2013) Evolutionary Patterns of Bone Histology and Bone Compactness in Xenarthran Mammal Long Bones. Journal.pone.0069275, DOI: 10.1371.

TOLEDO, N., BARGO, M. S., CASSINI, G. H., & VIZCAÍNO, S. F. (2012) The forelimb of Early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora): morphometrics and functional implications for substrate preferences. Journal of Mammalian Evolution, v. 19, p. 185-198.

TOLEDO, N., BARGO, M. S., & VIZCAÍNO, S. F. (2013) Muscular reconstruction and functional morphology of the forelimb of early Miocene sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. The Anatomical Record, v. 296, n. 2, p. 305-325.

TOLEDO, N., BARGO, M. S., VIZCAÍNO, S. F. De IULIIS, G. & PUJOS, F. (2017) **Evolution of body size in anteaters and sloths (Xenarthra, Pilosa): phylogeny, metabolism, diet and substrate preferences.** Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 106, 289–301. TOLEDO, N., BOSCAINI, A., & PÉREZ, L. M. (2021) The dermal armor of mylodontid sloths (Mammalia, Xenarthra) from Cueva del Milodón (Última Esperanza, Chile). Journal of Morphology.;1-16.

VIZCAÍNO, S. F., ZÁRATE, M., & BARGO, M. S. (2001) Pleistocene burrows in Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. Acta Paleontologica Polonica (Acta Paleontol Pol). Polônia. 2, caderno 2, p 289-301.

VIZCAÍNO, S. F. & MILNE, N. (2002) Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Journal of Zoology, v.257(1). 117-127.

WARBURTON, N. M. (2003) Functional Interpretation of the musculoskeletal system of the marsupial mole. In: Functional Morphology and Evolution of Marsupial Moles (Marsupialia; Notoryctemorphia). Tese de doutorado em Filosofia, University of Western Australia, School of Animal Biology, 150-185.

WETZEL, R. M. (1982) Systematics, distribution, ecology, and conservation
of South American Edentates. In: MARES, M. A.; GENOWAY, H. H. (Eds.).
Mammalian Biology in South America. Pittsburgh: The University of Pittsburgh,
p. 345-375.

WIBLE, J. R., & GAUDIN, T. J. (2006) The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles: University of Chicago Press, Chicago, IL, p. 153-198.

ZIMICZ, A. N. (2014) Paleoecología de los Bonapartherioidea (Marsupialia, Polydolopimorphia, Bonapartheriiformes). Ameghiniana 51:106–128.

ZUCON, M. H., SOBRAL, A. D. C. S., TEODÓSIO, C., DANTAS, M. A. T., & VIEIRA, F. S. (2011) Paleontologia Geral.