



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

VIVIANNE ALBANO DE LUCENA

**A MORFOLOGIA DO CALCÂNEO E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A
SISTEMÁTICA DE TOXODONTÍDEOS PLEISTOCÊNICOS DO BRASIL**

Belo Horizonte

2026

VIVIANNE ALBANO DE LUCENA

**A MORFOLOGIA DO CALCÂNEO E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A
SISTEMÁTICA DE TOXODONTÍDEOS PLEISTOCÊNICOS DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para a obtenção de título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Fernando Araújo Perini

Belo Horizonte

2026

043

Lucena, Vivianne Albano de.

A morfologia do calcâneo e suas implicações para a sistemática de toxodontídeos pleistocênicos do Brasil [manuscrito] / Vivianne Albano de Lucena. – 2026.

68 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Fernando Araújo Perini.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Pleistoceno. 3. Anatomia animal. 4. Calcâneo. I. Perini, Fernando Araújo. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 591



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

VIVIANNE ALBANO DE LUCENA

Ao vigésimo terceiro dia do mês de fevereiro do ano de dois mil e vinte e seis, às nove horas, ocorreu a defesa de Mestrado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria da Mestranda Vivianne Albano de Lucena intitulada: “**A morfologia do Calcâneo e suas implicações para a sistemática de Toxodontídeos Pleistocênicos do Brasil**”. Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. Fernando Araújo Perini, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para a discente para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Ana Maria Ribeiro, Mário André Trindade Dantas, além dos convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa da discente.

Após a arguição, apenas os examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: o trabalho foi APROVADO SEM ALTERAÇÕES.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Fernando Araujo Perini, Coordenador(a) de curso de pós-graduação**, em 06/03/2026, às 14:29, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mario Andre Trindade Dantas, Usuário Externo**, em 12/03/2026, às 09:32, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **ANA MARIA RIBEIRO, Usuária Externa**, em 23/03/2026, às 13:15, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **5005585** e o código CRC **E0901F45**.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Fernando Perini, pela confiança ao aceitar me guiar nesta jornada e pela paciência constante ao longo de todo o processo. Sou especialmente grata por ter me apresentado aos Toxodontes, pois aquilo que inicialmente se configurava apenas como um objeto de estudo transformou-se em uma genuína paixão científica.

À Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, pela excelência acadêmica e pela infraestrutura oferecida. Ao Laboratório de Evolução de Mamíferos, meu espaço de formação e crescimento científico. Agradeço também ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro indispensável para a realização desta conquista.

Ao Museu de Ciências Naturais da PUC Minas, pela fundamental disponibilização do acervo. Um agradecimento especial ao curador, Prof. Cástor Cartelle, por permitir o acesso aos fósseis essenciais para este trabalho, e ao técnico Luciano, por todo o auxílio, atenção e paciência durante meus períodos de análise na coleção e no laboratório. Agradeço também ao Igor, pelo apoio constante durante as atividades no museu e pela elaboração das ilustrações do calcâneo apresentadas neste trabalho, contribuições fundamentais para a qualidade e clareza dos resultados.

À minha base fundamental, minhas mães, Vânia e Ronylda, e minha irmã, Emillyanne. Obrigada por nunca duvidarem de mim e por alimentarem, desde sempre, o meu sonho de ser cientista. Todo apoio que uma mulher na ciência recebe é de extrema importância, e sem a força, o incentivo e o suporte de vocês, eu não teria chegado até aqui.

Aos meus melhores amigos, Felipe, Barbara e Pablo, que, mesmo à distância, acompanham minha trajetória e torcem por mim desde a graduação. Às amigas Gisele, Amanda e Gabrielle, cuja presença foi e continua sendo essencial nos caminhos que construí, com um papel fundamental desde o início do meu mestrado.

À Giulia, pela confiança constante em mim e no meu trabalho, pelas horas dedicadas a me ouvir ensaiar seminários, discutir ideias e organizar pensamentos. Seu apoio atento, generoso e presente foi fundamental para que eu atravessasse este percurso com mais segurança e clareza.

Às amigas que Belo Horizonte me presenteou, Letícia, Eduarda e Isabela. Sem vocês, eu não teria encontrado a força necessária para suportar o peso da mudança e os desafios de iniciar uma nova vida em outra cidade.

Por fim, às minhas amigas de apartamento, Maria e Thamara, que tornaram o meu dia a dia mais leve e acolhedor, oferecendo apoio constante para que esta etapa fosse concluída com êxito.

RESUMO

A família Toxodontidae representa um dos grupos mais diversificados e longevos de ungulados nativos da América do Sul, com sobrevivência registrada até o início do Holoceno. Historicamente, a sistemática do grupo fundamentou-se em caracteres craniodentários, abordagem que apresenta limitações devido à variação ontogenética e à convergência evolutiva da dentição hipsodonte. Visando contribuir para a resolução taxonômica através do esqueleto pós-craniano, este trabalho analisou a morfologia do calcâneo de toxodontídeos pleistocênicos do Brasil, avaliando seu valor diagnóstico para a distinção entre os gêneros *Toxodon* e *Mixotoxodon*. Foram examinados 18 espécimes provenientes de depósitos cavernícolas da Bahia (Toca dos Ossos e Poço Azul), depositados no Museu de Ciências Naturais da PUC Minas. A metodologia integrou descrições qualitativas e análises morfométricas multivariadas (PCA e LDA). Os resultados demonstraram uma segregação clara entre os táxons. Espécimes atribuídos a *Toxodon platensis* caracterizam-se pela presença de uma crista óssea proeminente separando as faces ectal e fibular, um *sustentaculum tali* digitiforme e um colo calcaneal proporcionalmente robusto. Em contraste, *Mixotoxodon laevis* distingue-se pela confluência das faces ectal e fibular, um *sustentaculum tali* triangular e um colo mais delgado. A ontogenia mostrou influenciar as proporções lineares, isolando juvenis nas análises morfométricas, embora os caracteres qualitativos diagnósticos das faces permaneçam estáveis desde os estágios iniciais. Adicionalmente, um espécime de morfologia hiper-robusta (MCL-5158) levanta três hipóteses interpretativas: a ocorrência de táxons distintos no Nordeste brasileiro (como *Trigodonops*), uma extrema variação intraespecífica ligada a dimorfismo sexual, ou o desenvolvimento de severa anomalia paleopatológica (remodelação óssea) em resposta ao estresse biomecânico. Conclui-se que a morfologia do calcâneo possui alto valor sistemático, permitindo a identificação segura dos gêneros e refletindo adaptações biomecânicas e paleobiológicas complexas para a sustentação de peso.

Palavras-chave: Toxodontidae; Calcâneo; Morfometria Geométrica; Pleistoceno; Taxonomia

ABSTRACT

The Toxodontidae family represents one of the most diverse and long-lived groups of ungulates native to South America, with survival recorded until the beginning of the Holocene. Historically, the systematics of the group has been based on craniodental characters, an approach that has limitations due to ontogenetic variation and the evolutionary convergence of hypsodont dentition. Aiming to contribute to taxonomic resolution through the postcranial skeleton, this study analyzed the morphology of the calcaneus of Pleistocene toxodontids from Brazil, evaluating its diagnostic value for distinguishing between the genera *Toxodon* and *Mixotoxodon*. Eighteen specimens from cave deposits in Bahia (Toca dos Ossos and Poço Azul), deposited at the Museum of Natural Sciences of PUC Minas, were examined. The methodology integrated qualitative descriptions and multivariate morphometric analyses (PCA and LDA). The results showed clear segregation between taxa. Specimens attributed to *Toxodon platensis* are characterized by the presence of a prominent bony ridge separating the ectal and fibular facets, a digitiform sustentaculum, and a proportionally robust calcaneal neck. In contrast, *Mixotoxodon larensis* is distinguished by the confluence of the ectal and fibular facets, a triangular sustentaculum, and a short, slender neck. Ontogeny was shown to influence linear proportions, isolating juveniles in morphometric analyses, although the diagnostic qualitative characters of the facets remain stable from the early stages. Additionally, a specimen with hyper-robust morphology (MCL-5158) raises three interpretive hypotheses: the occurrence of distinct taxa in northeastern Brazil (such as *Trigodonops*), extreme intraspecific variation linked to sexual dimorphism, or the development of a severe paleopathological anomaly (bone remodeling) in response to biomechanical stress. It is concluded that the morphology of the calcaneus has high systematic value, allowing for the reliable identification of genera and reflecting complex biomechanical and paleobiological adaptations for weight-bearing.

Keywords: Toxodontidae; Calcaneus; Geometric Morphometry; Pleistocene; Taxonomy

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	10
1.1 Ordem Notoungulata Roth, 1903.....	10
1.2 Subordem Toxodontia (Owen, 1853).....	11
1.3 Família Toxodontidae Owen, 1845.....	11
1.3.1 Caracterização Geral.....	12
1.3.2 Distribuição Cronológica e Geográfica.....	13
1.4 Subfamília Toxodontinae Owen, 1845.....	14
1.4.1 Gênero <i>Toxodon</i> Owen, 1840.....	14
1.4.2 Gênero <i>Mixotoxodon</i> van Frank, 1957.....	15
1.4.3 Gênero <i>Trigodonops</i> Kraglievich, 1931.....	15
1.5 Limitações da Sistemática Craniodentária em Toxodontídeos.....	16
1.6 A Morfologia do Calcâneo em Toxodontidae.....	17
1.6.1 Anatomia Comparada do Calcâneo em Toxodontidae.....	18
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	20
2.1 Descrição Qualitativa.....	20
2.2 Medidas Morfométricas.....	21
3 RESULTADOS.....	24
3.1 Análise de Componentes Principais (PCA).....	43
3.1.1 Análise de Componentes Principais (PCA) em Indivíduos Adultos.....	43
3.1.2 Análise de Componentes Principais (PCA) Incluindo Indivíduos Juvenis e de Atribuição Incerta.....	45
3.2 Análise Discriminante Linear (LDA).....	47
4 DISCUSSÃO.....	49
4.1 Morfologia Comparada e Taxonomia.....	49
4.2 Diferenciação Morfológica do Calcâneo e Implicações Taxonômicas.....	51
4.3 Efeito da Ontogenia na Morfologia do Calcâneo.....	52
4.4 Análise Morfométrica e Atribuição Taxonômica do Espécime MCL-5158.....	53
5 CONCLUSÕES.....	57
Referências.....	59
APÊNDICE A.....	61

1 INTRODUÇÃO

1.1 Ordem Notoungulata Roth, 1903

A ordem Notoungulata Roth, 1903 representa o grupo mais amplo e longevo de ungulados nativos da América do Sul. Inserida no clado Meridiungulata (McKenna e Bell, 1997), compreende cerca de 140 gêneros distribuídos em 13 famílias, refletindo sua notável diversidade morfológica e taxonômica (Cifelli, 1985, 1993). Esses herbívoros surgiram no Paleoceno Inferior e persistiram por aproximadamente 65 milhões de anos, até o Pleistoceno Superior (Croft, 2016). A diversidade do grupo atingiu seu auge no Eoceno e Oligoceno, ocupando uma ampla variedade de nichos ecológicos, desde formas de pequeno porte até grandes espécies robustas (Croft, 1999). Roth (1903) foi o primeiro a reconhecer o caráter monofilético dos notoungulados, definindo o grupo com base em caracteres específicos do osso temporal e da região auditiva. Contudo, uma de suas características mais marcantes é a especialização dentária, em que diversas linhagens desenvolveram hipsodontia e, posteriormente, hipselodontia como adaptação a dietas herbívoras em ambientes com vegetação mais abrasiva (Paula Couto, 1979; Patterson e Pascual, 1968; Bergqvist *et al.*, 2004).

Embora sua distribuição tenha sido predominantemente na América do Sul, algumas poucas espécies também foram encontradas no sul da América do Norte e na América Central durante o Pleistoceno (Webb e Perrigo, 1984; Lundelius *et al.*, 2013). Ao longo do Cenozoico, os notoungulados passaram por uma significativa diversificação, contudo, apenas duas famílias conseguiram sobreviver até o Pleistoceno Superior: Mesotheriidae (Alston, 1876) e Toxodontidae (Owen, 1845) (Simpson, 1980; McKenna e Bell, 1997). Durante esse período, a fauna de grandes mamíferos da América do Sul era composta por espécies nativas, como os toxodontes, macrauquênios, preguiças gigantes e gliptodontes, além de imigrantes, como tigre-dente-de-sabre e mastodontes (Mendonça, 2012).

O declínio e a extinção dos Notoungulata estão diretamente associados às transformações evolutivas e geográficas da América do Sul. A diversidade do grupo sofreu uma redução acentuada após o Plioceno, em paralelo ao Grande Intercâmbio Biótico Americano (GABI), que introduziu ungulados e predadores placentários oriundos da América do Norte (Cifelli, 1993). Somente as formas mais robustas e especializadas, como *Toxodon platensis*

Owen, 1837, considerado um dos maiores representantes dos Toxodontidae, sobreviveram até o Pleistoceno Final. Estudos recentes sugerem a persistência do gênero em regiões como o Vale do Ribeira (Costa, Chahud e Okumura, 2025). Contudo, a confirmação cronológica dessa sobrevivência até o Holoceno Inferior é sustentada por datações de ESR (Ressonância de Spin Eletrônico), que indicam idades de cerca de 9.000 anos para espécimes da Bahia (Ribeiro *et al.*, 2013). Sendo assim, *T. platensis* é considerado o último notoungulado conhecido, e seu desaparecimento, que ultrapassa o limite Pleistoceno–Holoceno, é geralmente atribuído à combinação entre a pressão de caça exercida pelos primeiros grupos humanos e as rápidas mudanças climáticas do final do Quaternário (Costa, Chahud e Okumura, 2025; Machado *et al.*, 2025).

1.2 Subordem Toxodontia (Owen, 1853)

A Subordem Toxodontia representa um dos grupos mais bem-sucedidos e morfologicamente diversos dentro da Ordem Notoungulata. A designação formal da subordem tem origem no trabalho seminal de Richard Owen (1853). Paula Couto (1979) destaca como características diagnósticas da subordem a organização da região auditiva em três cavidades dispostas de forma superposta ao longo do eixo dorsoventral.

O clado é atualmente reconhecido como monofilético e, em alguns esquemas filogenéticos, forma um grupo-irmão com a Subordem Typotheria (Billet, 2011). Tradicionalmente, a subordem Toxodontia é dividida em cinco famílias principais, embora o monofiletismo de algumas delas ainda seja objeto de debate (McKenna e Bell, 1997; Billet, 2011), sendo elas: Toxodontidae (Owen, 1845), Leontiniidae (Ameghino, 1895), Notohippidae (Ameghino, 1894), Homalodotheriidae (Gregory, 1910) e Isotemnidae (Ameghino, 1897).

1.3 Família Toxodontidae Owen, 1845

A Família Toxodontidae (Owen, 1845) é o clado mais derivado e de maior reconhecimento popular dentro da Subordem Toxodontia. Representando os últimos e maiores notoungulados, essa família sobreviveu à maior parte da história evolutiva da ordem, persistindo até o começo do Holoceno. No Brasil, apenas a família Toxodontidae sobreviveu até o Pleistoceno Final, com o registro de uma espécie que se estende até o Holoceno Inferior (Cartelle, 1994; Ribeiro *et al.*, 2013). Atualmente, são reconhecidas três espécies para o

Quaternário da região intertropical brasileira: *Toxodon platensis* Owen, 1837; *Trigodonops lopesi* Kraglievich, 1930 e *Mixotoxodon larensis* Van Frank, 1957 (Paula Couto, 1979; Cartelle, 1994; Silva, 2019). Uma quarta forma descrita para a região, *Piauhytherium capivarae* Guérin & Faure, 2013, é aqui considerada um sinônimo júnior de *T. lopesi*, baseando-se em estudos filogenéticos e evidências craniodentárias que demonstram sobreposição anatômica (Silva, 2019). Essa necessidade de sinonimização evidencia que a notável diversidade de toxodontídeos pleistocênicos torna sua taxonomia especialmente desafiadora, constituindo um campo permeado por controvérsias na identificação, classificação e nas relações filogenéticas do grupo (Silva e Oliva, 2021; Ferrero *et al.*, 2021)

1.3.1 Caracterização Geral

Os Toxodontidae eram megamamíferos de grande porte, com as formas pleistocênicas, como o gênero *Toxodon*, atingindo pesos estimados entre 1.000 kg e 3.797 kg, comparáveis aos rinocerontes modernos (Mendonça, 2012). Os representantes dessa família exibem um crânio relativamente curto e elevado, destacando-se pela região auditiva robusta, marcada por uma bula timpânica volumosa e pela presença de um seio epitimpânico no esquamosal (Paula Couto, 1979; Cartelle, 1994). A dentição constitui uma de suas características mais marcantes: todos os dentes, incluindo incisivos, pré-molares e molares, são eu-hipsodontes, apresentando crescimento contínuo e refletindo uma adaptação a dietas altamente abrasivas. Os molares exibem coroas de morfologia simplificada e padrões oclusais especializados em moagem (Owen, 1837; Paula Couto, 1979; Mendonça, 2007). O esqueleto pós-craniano caracteriza-se por um corpo atarracado e robusto, com membros curtos e fortes, sendo os anteriores ligeiramente mais curtos que os posteriores, além de um pescoço curto. A organização das vértebras e dos elementos apendiculares sugere uma postura mais semelhante à observada em rinocerontes modernos, contrastando com interpretações históricas que propunham hábitos semiaquáticos para o grupo (Mendonça, 2007, 2012).

Os Toxodontidae eram herbívoros generalistas (*mixed feeders*). Embora a morfologia dentária hipsodonte indique uma adaptação para o consumo de gramíneas C4, dados isotópicos apontam para uma ecologia alimentar complexa. Gomes *et al.* (2023) identificaram variações sazonais na dieta de *T. platensis* na região intertropical, enquanto Braga *et al.* (2026) corroboram hábitos generalistas também para *Trigodonops lopesi*. Essa flexibilidade dietética

permitia a ocupação de diversos nichos, desde áreas abertas até ambientes florestados (MacFadden *et al.*, 1994; Dantas *et al.*, 2017).

1.3.2 Distribuição Cronológica e Geográfica

A família Toxodontidae apresenta um amplo intervalo cronológico, com origem no Oligoceno (McKenna e Bell, 1997; Croft *et al.*, 2008) e maior diversificação e abundância ocorrendo entre o Plioceno Superior e o Pleistoceno (MacFadden, 2005), estimada entre 3,0 milhões e 11,7 mil anos atrás. Trata-se de um grupo nativo da América do Sul, onde o gênero *Toxodon* exibe a distribuição geográfica conhecida mais ampla entre os Notoungulata, sendo registrado desde as regiões meridionais do continente, como Argentina e Uruguai, e até áreas mais setentrionais, incluindo o Nordeste do Brasil e a Venezuela (Fariña *et al.*, 2013).

Durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano (GABI), o gênero *Mixotoxodon* foi o único notoungulado a expandir-se com sucesso para a América Central e a América do Norte (Rincón, 2011; Lundelius *et al.*, 2013). Tanto *Mixotoxodon* quanto o gênero *Trigodonops* (no qual se inclui *Piauhitherium* como sinônimo júnior, *sensu* Silva, 2019), ambos com distribuição relativamente mais ao norte na América do Sul, apresentam morfologias cranianas e dentárias que sugerem hábitos alimentares distintos daqueles inferidos para *T. platensis* (Mendonça, 2007; MacFadden, 2005).

O declínio final e a extinção dos Toxodontidae, e, por extensão, da ordem Notoungulata, inserem-se no contexto do evento de extinção da megafauna do Quaternário tardio, culminando na transição Pleistoceno-Holoceno, há cerca de 11,7 mil anos (Barnosky *et al.*, 2004; Cione *et al.*, 2015). Embora tenham sobrevivido até este limite cronológico, as causas de seu desaparecimento permanecem tema de intenso debate, com hipóteses que variam entre o impacto de mudanças climáticas abruptas e a pressão de caça exercida pela chegada de humanos às Américas (Villavicencio *et al.*, 2015; Prates e Perez, 2021). Evidências recentes de coexistência e interação antrópica, incluindo marcas de corte em ossos de *Toxodon*, fortalecem o argumento de que a atividade humana atuou como um fator determinante, ou ao menos sinérgico, no colapso final destas populações (Politis *et al.*, 2016; Costa, Chahud e Okumura, 2025).

1.4 Subfamília Toxodontinae Owen, 1845

A subfamília Toxodontinae engloba as formas mais derivadas da família Toxodontidae, descrita originalmente por Owen (1845). Este clado destaca-se por apresentar a maior disparidade morfológica e abrangência latitudinal dentre os notoungulados, além de reunir as últimas linhagens do grupo a se extinguirem. Sua taxonomia, entretanto, permanece complexa. Parte dessa dificuldade decorre da ampla distribuição geográfica e temporal de *Toxodon platensis*, frequentemente considerada a única espécie válida do gênero para o Pleistoceno–Holoceno sul-americano, à qual diversas outras formas foram sinonimizadas (Bond *et al.*, 1995; Nasif *et al.*, 2000). A situação é agravada pela natureza do registro fóssil, composto majoritariamente por dentes isolados e elementos ósseos avulsos, o que dificulta a identificação em nível específico e, muitas vezes, restringe a classificação taxonômica apenas ao gênero (Mendonça, 2007; Mendonça, 2012; Silva, 2019).

Os Toxodontinae distinguem-se pelo marcante grau de hipsodontia, pelo grande porte corporal e por um conjunto de sinapomorfias concentradas sobretudo na dentição, como o desenvolvimento de dentes de crescimento contínuo e a simplificação progressiva do padrão oclusal (Madden, 1990; Nasif *et al.*, 2000). Embora historicamente tenham sido atribuídos vários gêneros à subfamília, as revisões sistemáticas recentes concentram-se principalmente em *Toxodon* e *Mixotoxodon*, além de reavaliações taxonômicas de gêneros endêmicos da região intertropical, como *Trigodonops* (van Frank, 1957; Lundelius *et al.*, 2013; Silva, 2019).

1.4.1 Gênero *Toxodon* Owen, 1840

O gênero *Toxodon* (Owen, 1840) é, indiscutivelmente, o notoungulado mais conhecido, sendo o táxon epônimo tanto da família Toxodontidae quanto da subordem Toxodontia. A espécie-tipo, *Toxodon platensis* é um dos principais componentes da megafauna pleistocênica sul-americana (Fariña *et al.*, 2013). Trata-se do táxon de distribuição mais ampla dentro da família, com registros abundantes desde o Plioceno Superior até o final do Pleistoceno em praticamente toda a América do Sul, desempenhando papel relevante na bioestratigrafia quaternária da região Neotropical (Cartelle, 1994). Numerosas espécies foram originalmente descritas por diferentes autores (*e.g.*, Gervais, 1855; Ameghino, 1889), embora muitas delas sejam reconhecidas como sinônimos juniores de *T. platensis* (Mendonça, 2007).

Atualmente, a tendência predominante é considerar *Toxodon* como um gênero monotípico no Pleistoceno, sendo *Toxodon platensis* a única espécie válida, com ampla distribuição geográfica e estratigráfica na América do Sul (Nasif *et al.*, 2000; Ferrero *et al.*, 2007). Apesar desse consenso, a vasta disparidade morfológica observada em espécimes de diferentes latitudes ainda suscita debates sobre a possível existência de espécies crípticas ou variedades regionais ainda não formalmente reconhecidas no registro fóssil (Mendonça, 2007).

1.4.2 Gênero *Mixotoxodon* van Frank, 1957

O gênero *Mixotoxodon* foi erigido por Van Frank (1957) para acomodar formas de toxodontíneos derivados que apresentavam uma combinação única de caracteres, distinguindo-se de *Toxodon* pela forma cilíndrica dos incisivos laterais superiores e pela morfologia da sínfise mandibular. O gênero é considerado monotípico, contendo apenas a espécie *Mixotoxodon larensis* Van Frank, 1957.

Este táxon possui importância singular por ser o único notoungulado conhecido a participar do Grande Intercâmbio Biótico Americano (GABI) em direção ao norte, com registros confirmados desde a América do Sul até o México e o sul dos Estados Unidos (Lundelius *et al.*, 2013; Rincón, 2011). Embora sua validade taxonômica seja amplamente aceita, a escassez de material craniano completo fora da localidade-tipo (Venezuela) frequentemente dificulta a distinção precisa entre *M. larensis* e formas juvenis ou variantes de *Toxodon*, especialmente em registros fragmentários do nordeste brasileiro (Paula Couto, 1979; Silva, 2019).

1.4.3 Gênero *Trigodonops* Kraglievich, 1931

O gênero *Trigodonops* foi proposto por Kraglievich (1931) tendo como espécie-tipo *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921). A diagnose original baseava-se fundamentalmente na presença de uma prega de esmalte nos molares superiores e em detalhes da morfologia craniana que, segundo o autor, o separavam de *Toxodon*. Este táxon foi historicamente utilizado para classificar diversos espécimes encontrados na região Intertropical brasileira, sugerindo uma possível diferenciação faunística entre o norte e o sul do continente (Paula Couto, 1979).

Entretanto, a validade de *Trigodonops* tem sido reafirmada em estudos recentes, contrariando hipóteses anteriores de sinonímia onde este seria absorvido por *Mixotoxodon*. Análises cladísticas e revisões morfológicas conduzidas por Silva (2019) indicam que *Trigodonops lopesi* é um táxon válido e distinto. Além disso, a autora discute que, em um cenário de sinonímia entre os gêneros, *Trigodonops* teria prioridade taxonômica sobre *Mixotoxodon* devido à sua descrição anterior (1930 *versus* 1957), o que implicaria na revisão da nomenclatura utilizada para os toxodontíneos setentrionais.

1.5 Limitações da Sistemática Craniodentária em Toxodontídeos

Historicamente, a sistemática e a filogenia da ordem Notoungulata, e, por extensão, da família Toxodontidae, têm sido fundamentadas de maneira preponderante na análise de caracteres craniodentários (Cifelli, 1993; Billet, 2011). Desde as descrições pioneiras de Owen (1837) e Ameghino (1889) até revisões mais recentes (Madden, 1990; Nasif *et al.*, 2000; Silva e Oliva, 2021), a diagnose de gêneros e espécies baseou-se quase exclusivamente na morfologia do crânio e, principalmente, nos padrões da superfície oclusal dos dentes. Embora compreensível, dada a maior preservabilidade destas estruturas no registro fóssil (Cifelli, 1993), essa abordagem impõe limitações significativas à resolução taxonômica do grupo. O primeiro obstáculo reside na variação ontogenética. Os Toxodontidae pleistocênicos apresentam dentes hipsodontes e, em muitos casos, de crescimento contínuo (Madden, 1990; Croft *et al.*, 2020). Consequentemente, o padrão de esmalte na superfície oclusal sofre modificações drásticas conforme o desgaste dentário avança ao longo da vida do animal. Essa variabilidade intraespecífica levou, historicamente, a uma inflação taxonômica, onde indivíduos jovens, adultos e senis da mesma espécie foram incorretamente descritos como táxons distintos gerando uma complexa lista de sinonímias que ainda hoje desafia os especialistas (Ferrero, 2009; Mendonça, 2012; Silva, 2019).

Um segundo fator complicador é a convergência evolutiva (Simpson, 1980; Billet, 2011). A dentição é uma estrutura altamente plástica, submetida a fortes pressões seletivas relacionadas à dieta herbívora e ao processamento de itens abrasivos, sejam eles fitólitos de gramíneas ou partículas exógenas como cinzas vulcânicas (Strömberg *et al.*, 2013). Diferentes linhagens podem desenvolver soluções morfológicas dentárias muito semelhantes para lidar com o mesmo tipo de alimento, mascarando as verdadeiras relações de parentesco filogenético (Croft e Weinstein, 2008).

Diante desse cenário, a análise isolada da dentição mostra-se, por vezes, insuficiente para resolver politomias ou distinguir gêneros morfológicamente próximos. Torna-se imperativo, portanto, integrar dados do esqueleto pós-craniano às análises sistemáticas. O calcâneo, sendo um osso tarsal compacto e mecanicamente complexo, tende a ser mais conservado em termos evolutivos do que a dentição, sofrendo menos alterações imediatas por plasticidade fenotípica (Armella *et al.*, 2020). A morfologia do calcâneo reflete adaptações locomotoras fundamentais e, potencialmente, retém um sinal filogenético que pode elucidar relações obscurecidas pela convergência dentária (Cifelli, 1983; Szalay, 1994; Rose *et al.*, 2008; Shockey *et al.*, 2012).

1.6 A Morfologia do Calcâneo em Toxodontidae

O calcâneo dos Toxodontidae é o maior osso do tarso e apresenta uma morfologia nitidamente robusta, coerente com as adaptações ao graviportalismo e ao grande porte característico do grupo durante o Pleistoceno. Em comparação com notoungulados basais e com mamíferos de tamanho semelhante, o corpo do calcâneo é relativamente curto no sentido anteroposterior e amplamente expandido mediolateralmente (Cifelli, 1993; Shockey, 2001; Mendonça, 2012). A região posterior, correspondente ao *tuber calcanei*, possui superfície rugosa destinada à inserção dos tendões dos músculos sóleo e gastrocnêmio. Anteriormente, observam-se duas articulações dorsais: lateralmente, a ampla e levemente convexa *facies articularis fibularis*, que se conecta ao maléolo lateral da fíbula e representa uma condição típica dos notoungulados; medialmente, a *facies articularis talaris posterior*, menor e mais convexa, separada da articulação fibular por uma crista e responsável por sustentar a porção lateral do astrágalo (Mendonça, 2012).

A estrutura é dominada por duas faces articulares proximais para o astrágalo: a face ectal e a face sustentacular. A face ectal (ou astragalar lateral) é proeminente, convexa e posicionada dorsalmente, permitindo um encaixe preciso com a face côncava correspondente do astrágalo. Medialmente, projeta-se o *sustentaculum tali*, uma prateleira óssea massiva e profunda dorsoventralmente, que suporta a face sustentacular. A configuração e a orientação dessas faces restringem os movimentos laterais, privilegiando a flexão e extensão no plano parasagital, uma característica típica de ungulados de grande porte (Szalay, 1994; Shockey *et al.*, 2009).

Sendo assim, o esqueleto apendicular posterior, e em particular o complexo astrágalo-calcâneo, é um elemento morfológico altamente conservado nos mamíferos, refletindo a adaptação à gravidade, à sustentação de peso e ao modo locomotor (Szalay, 1977; Cifelli, 1983). Essa conservação morfológica confere aos elementos tarsais um papel crucial na inferência filogenética e paleobiológica dos ungulados extintos, incluindo os Notoungulata, permitindo reconstruções precisas de postura e hábito locomotor (Bergqvist, 1996; Shockey; Flynn, 2007).

1.6.1 Anatomia Comparada do Calcâneo em Toxodontidae

Anatomicamente, o calcâneo destes animais distingue-se por um *tuber calcanei* (tuberosidade calcânea) massivo e rugoso. Em gêneros do Mioceno Inferior e Médio, como *Nesodon*, o tuber é proporcionalmente mais longo e estreito em relação ao corpo do osso, sugerindo uma alavanca muscular eficiente para o músculo gastrocnêmio, compatível com uma locomoção terrestre relativamente ágil, embora não cursora (Scott, 1912). Comparativamente, o gênero pleistocênico *Toxodon* exibe um encurtamento relativo e um espessamento significativo do *tuber calcanei*. Esta alteração morfométrica é consistente com a especialização graviportal extrema, onde a estabilidade articular prevalece sobre a velocidade ou a amplitude de passada (Shockey e Flynn, 2007). Outro aspecto fundamental reside na articulação lateral. Toxodontídeos retêm um contato fíbulo-calcâneo funcional. Em *Toxodon*, a face fibular é ampla, permitindo que a fíbula atue como um suporte lateral auxiliar na sustentação de peso, um traço plesiomórfico raramente retido em ungulados especializados de grande porte (Van Frank, 1957).

De acordo com as descrições de Carrillo *et al.* (2018), a face articular navicular em *Nesodon* atinge o plano distal e pode ser observada na vista dorsal, enquanto que em *Toxodon*, ela está restrita ao plano ventral. A face articular ectal em Toxodontidae é convexa e posicionada dorsalmente. Em *Nesodon*, esta face é mais orientada obliquamente, permitindo ainda algum grau de mobilidade mediolateral. Em contraste, em *Toxodon*, a face articular ectal torna-se mais horizontalizada e expandida, restringindo o movimento subtalar principalmente ao plano parassagital, o que maximiza a eficiência energética e a estabilidade durante a fase de apoio da marcha (Carrillo *et al.* 2018). Em suma, a anatomia comparada do calcâneo revela uma tendência evolutiva clara dentro de Toxodontidae: a modificação das superfícies articulares e das alavancas ósseas para favorecer a sustentação de peso em detrimento da mobilidade, culminando na arquitetura óssea especializada da megafauna do Pleistoceno.

Essa arquitetura especializada resulta em um elemento de alta densidade estrutural, conferindo ao calcâneo uma resistência tafonômica superior à de ossos cranianos mais frágeis. No entanto, embora as diferenças entre formas do Mioceno (*Nesodon*) e do Pleistoceno (*Toxodon*) sejam evidentes, as distinções morfológicas entre os gêneros contemporâneos do Quaternário ainda carecem de descrições detalhadas.

Considerando, portanto, as incertezas taxonômicas que persistem no grupo, especialmente na distinção entre as formas setentrionais, a alta taxa de preservação destes ossos curtos apresenta-se como uma oportunidade analítica crucial. Visto o potencial do uso de material pós-craniano para a elucidação de aspectos sistemáticos e evolutivos em Notoungulata, o objetivo deste trabalho é descrever e analisar comparativamente a morfologia do calcâneo de toxodontídeos pleistocênicos brasileiros, avaliando seu valor diagnóstico para a distinção taxonômica entre os gêneros *Toxodon* e *Mixotoxodon*.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

O material analisado encontra-se depositado no acervo paleontológico do Museu de Ciências Naturais da PUC Minas. A amostra é composta por ossos tarsais pertencentes à subfamília Toxodontinae (Notoungulata, Toxodontidae), totalizando 18 calcâneos. A maior parte dos espécimes é proveniente da Toca dos Ossos, localizada no município de Ourolândia, estado da Bahia, coletados em contexto cavernícola e representando indivíduos em distintos estágios ontogenéticos. Além dessa localidade, a amostra inclui fósseis oriundos do sítio Poço Azul, situado no município de Nova Redenção, também na Bahia. No total, 11 indivíduos foram atribuídos *a priori* a *Toxodon platensis* e 7 a *Mixotoxodon larensis*.

2.1 Descrição Qualitativa

A descrição qualitativa das peças analisadas foi realizada a partir de observação direta dos calcâneos sob iluminação adequada, sem o auxílio de instrumentos de aumento. O procedimento teve como objetivo registrar as principais características morfológicas, assim como identificar possíveis variações intra e interindividuais. Durante a análise, foram observados e anotados aspectos relacionados à morfologia geral do osso, incluindo o formato e proporção das principais estruturas (como corpo, *sustentaculum tali*, tuberosidade calcânea, processo medial, processo lateral e faces articulares). Também foram registradas as particularidades anatômicas de cada espécime, tais como diferenças no grau de robustez, orientação das superfícies articulares e proporção relativa entre os elementos proximais e distais.

Além disso, foram consideradas a presença de variações anatômicas que pudessem indicar distinções taxonômicas ou relacionadas a fatores ontogenéticos e funcionais. A descrição também incluiu a observação da ocorrência de danos tafonômicos e pós-deposicionais, como fraturas, desgastes, deformações e ausência parcial de estruturas, de forma a distinguir entre características anatômicas originais e alterações resultantes do processo de fossilização. Todas as observações foram registradas por escrito em fichas descritivas, contemplando tanto as características diagnósticas relevantes para a identificação taxonômica quanto os aspectos de preservação do material. Essa etapa serviu como base para a etapa subsequente de descrição quantitativa e análises morfométricas.

2.2 Medidas Morfométricas

Foram obtidas medidas lineares diretas dos calcâneos com o objetivo de caracterizar quantitativamente aspectos morfológicos relacionados à forma e às proporções das principais regiões articulares e estruturais do elemento (Figura 1). As medidas selecionadas contemplam dimensões associadas tanto às superfícies articulares quanto às regiões não articulares, permitindo comparações anatômicas e morfométricas entre os espécimes analisados.

As medidas consideradas foram: (1) largura do *tuber calcanei*, (2) largura do colo calcaneal, (3) comprimento do *sustentaculum tali*, (4) largura total das faces fibular e ectal, (5) comprimento da face fibular, (6) comprimento da face ectal, (7) largura da face fibular, (8) largura da face ectal, (9) comprimento da face cuboide, (10) largura da face cuboide e (11) comprimento da face navicular. Essas dimensões foram escolhidas por representarem regiões-chave envolvidas na articulação do calcâneo com os demais ossos do tarso (astrágalo, cuboide e navicular), sendo, portanto, relevantes para inferências funcionais e taxonômicas.

Cada estrutura foi medida três vezes, sendo utilizado o valor médio das aferições para garantir maior precisão dos dados. As análises morfométricas quantitativas foram conduzidas com base em medidas lineares dos ossos tarsais, conforme metodologia descrita em estudos anteriores (*e.g.* Davis e McHorse, 2013). As medições foram realizadas com auxílio de um paquímetro digital *Mitutoyo*, e os dados foram registrados diretamente em planilhas do Microsoft Excel. Optou-se pela utilização de medidas lineares em vez da morfometria geométrica, considerando que muitos dos fósseis analisados se encontram fragmentados, o que inviabiliza a aplicação confiável de landmarks anatômicos.

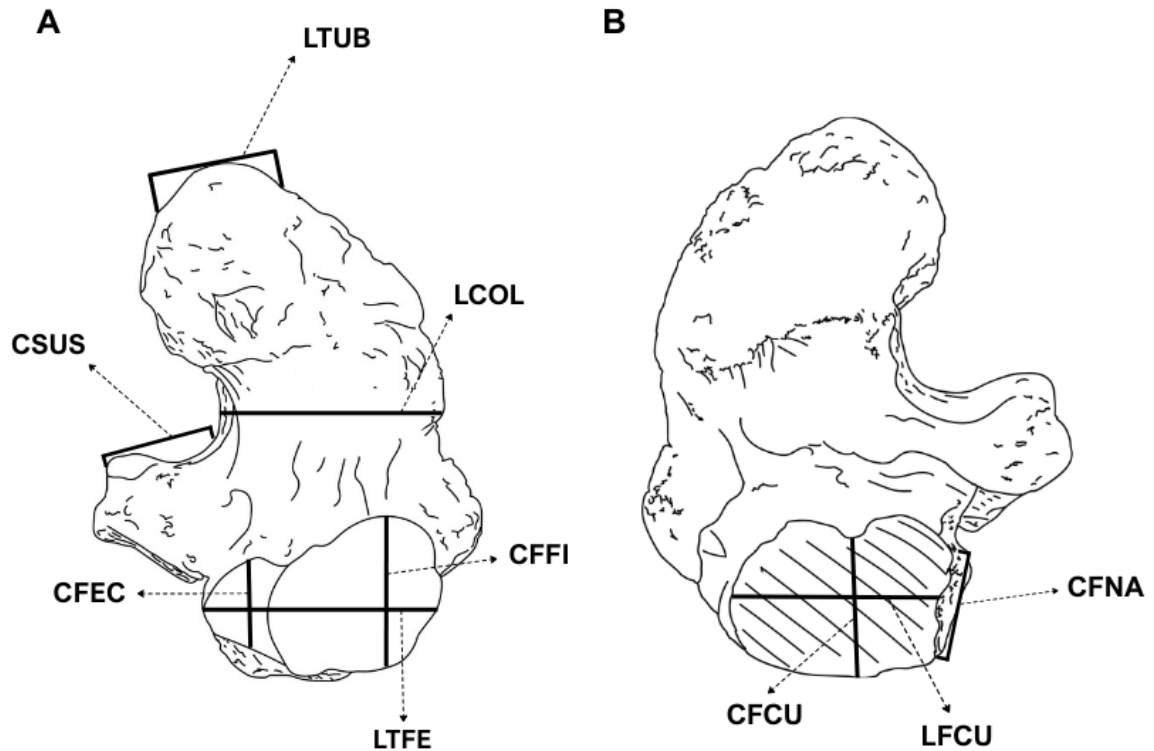


Figura 1. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo de *Toxodon platensis* evidenciando as principais facetas articulares e feições anatômicas. Abreviações: **CFCU**–comprimento da face articular cuboide; **CFEC**–comprimento da face articular ectal; **CFFI**–comprimento da face articular fibular; **CFNA**–comprimento da face articular navicular; **CSUS**–comprimento do sustentaculum tali; **LCOL**–largura do colo calcaneal; **LFCU**–largura da face articular cuboide; **LTFE**–largura total das faces articulares fibular e ectal; **LTUB**–largura do tuber calcanei. Barra de escala: 10 cm. Ilustração: Igor Marino.

Siglas utilizadas para as medidas retiradas:

- LTUB** – Largura do *Tuber calcanei*
- LCOL** – Largura do Colo Calcaneal
- CSUS** – Comprimento do *Sustentaculum tali*
- LTFE** – Largura Total das Faces Fibular e Ectal
- CFFI** – Comprimento da Face Fibular
- LFFI** – Largura da Face Fibular
- CFEC** – Comprimento da Face Ectal
- LFEC** – Largura da Face Ectal
- CFCU** – Comprimento da Face Cuboide
- LFCU** – Largura da Face Cuboide
- CNAV** – Comprimento da Face Navicular

Abreviaturas referentes às estruturas anatômicas:

tub – *tuber calcanei*

col – colo calcaneal

sus – *sustentaculum tali*

ffi – face articular fibular

fec – face articular ectal

fcu – face articular cuboide

fna – face articular navicular

fsu – face articular sustentacular

3 RESULTADOS

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

MAMMALIA Linnaeus, 1758

NOTOUNGULATA Roth 1903

TOXODONTIDAE Owen, 1845

TOXODONTINAE Owen, 1845

Toxodon platensis Owen, 1837

Material Examinado: MCL-5139, calcâneo esquerdo; MCL-5140, calcâneo esquerdo; MCL-5141, calcâneo direito; MCL-5142, calcâneo esquerdo; MCL-5143, calcâneo direito; MCL-5145, calcâneo direito; MCL-5149, calcâneo direito; MCL-5157, calcâneo esquerdo; MCL-5184, calcâneo esquerdo; MCL-5188, calcâneo direito.

Espécime MCL-5139 (Figura 2):

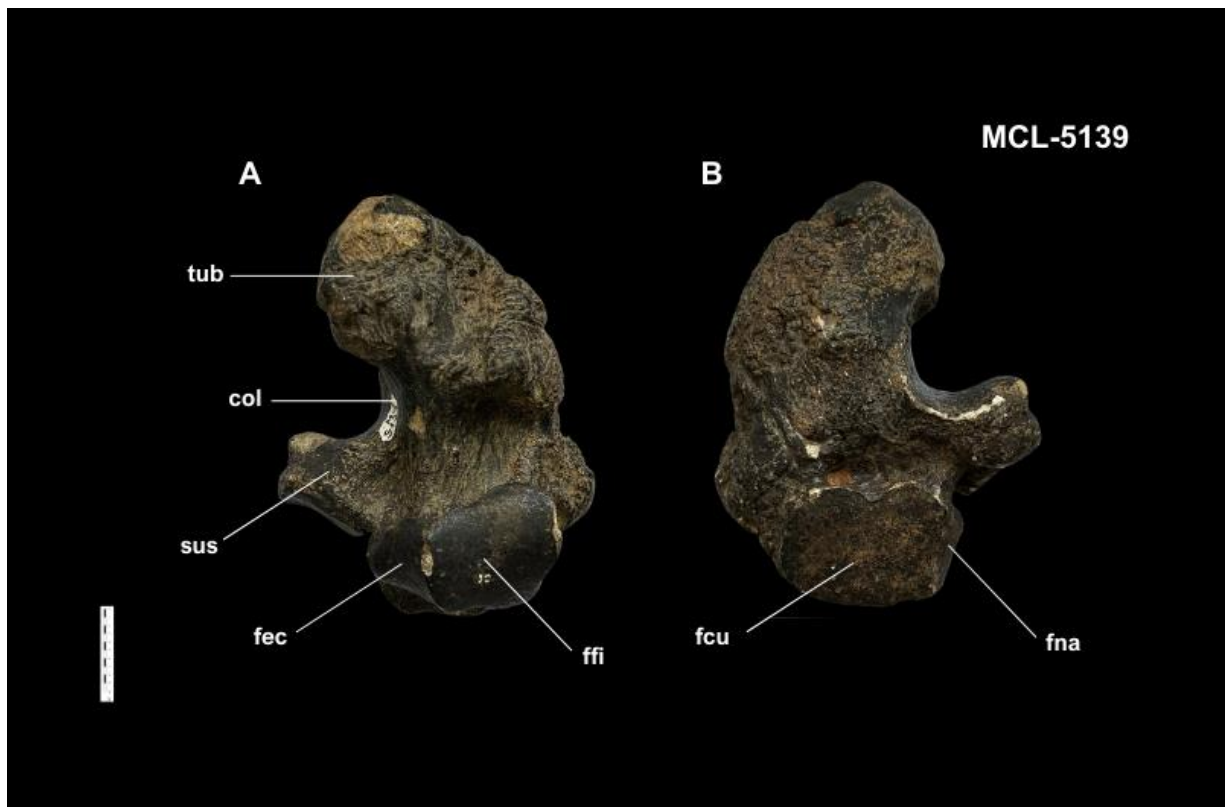


Figura 2. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo esquerdo de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face

articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O espécime está no que foi considerado em excelente estado de preservação, permitindo a observação detalhada e a análise morfológica acurada de todas as estruturas anatômicas relevantes. O corpo do calcâneo apresenta conformação aproximadamente quadrangular em corte transversal, com contornos bem definidos. A face articular fibular exibe concavidade no plano transversal, característica que contrasta com a convexidade observada em outros espécimes do mesmo táxon. A face articular fibular é proporcionalmente mais larga que a ectal, mantendo a assimetria característica observada na morfologia do grupo. As faces articulares fibular e ectal são confluentes, embora delimitadas por uma crista evidente que marca a transição entre ambas. O *sustentaculum tali* apresenta-se achatado e projeta-se medialmente com formato semelhante a um polegar, enquanto sua face articular sustentacular possui contorno subcircular e superfície bem delimitada. A face articular cuboide está posicionada na face ventral do calcâneo, e o ângulo formado entre ela e a face articular navicular é amplamente aberto.

Espécime MCL-5140 (Figura 3):

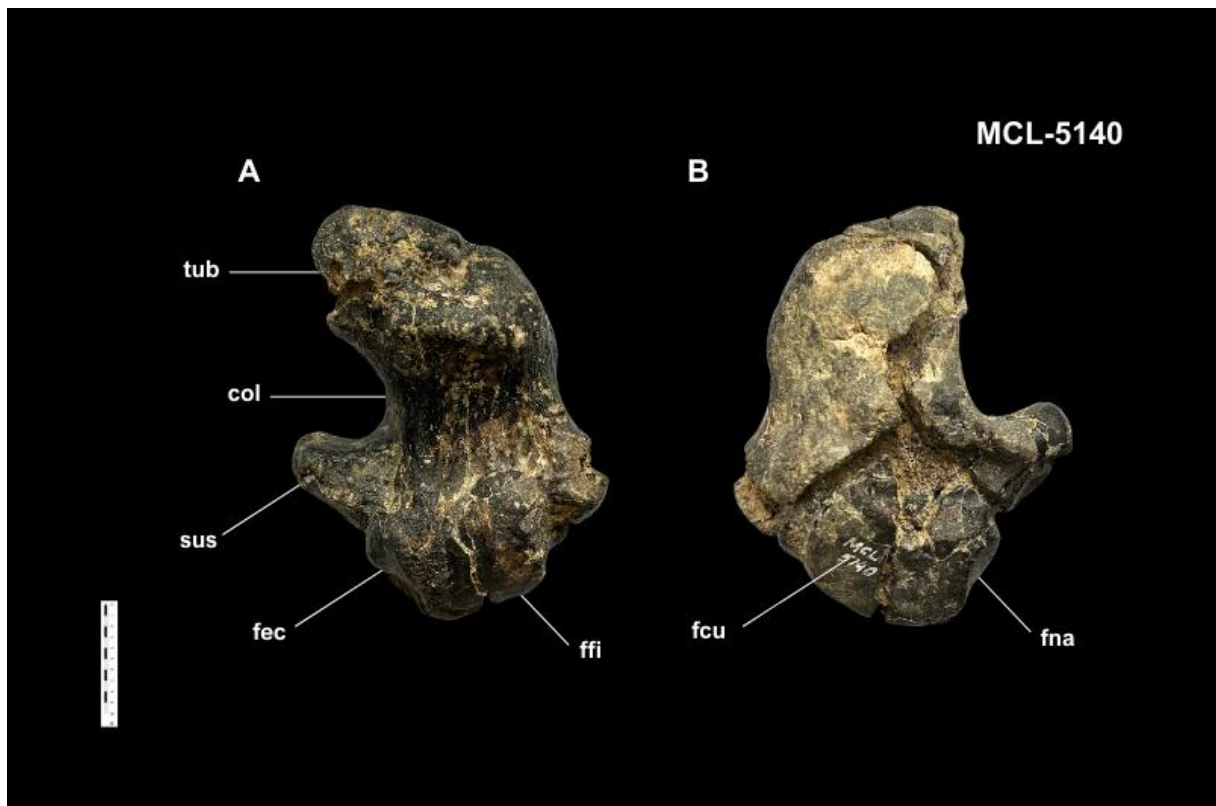


Figura 3. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo esquerdo de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O espécime encontra-se com rachaduras e áreas de fragmentação, atribuídas principalmente a processos erosivos, embora a morfologia geral permaneça preservada e as estruturas articulares essenciais sigam distinguíveis. O calcâneo apresenta um corpo com contorno aproximadamente quadrangular em seção transversal, cujas margens são bem definidas, embora ligeiramente irregulares devido à fragmentação superficial. A face articular fibular exibe uma curvatura sutil, intermediária entre uma conformação levemente côncava e quase plana. As faces articulares fibular e ectal são contínuas, mas a crista normalmente perceptível entre elas está pouco demarcada, possivelmente em decorrência de erosão que comprometeu a nitidez de suas fronteiras. A face articular fibular é proporcionalmente mais larga do que a face articular ectal. O *sustentaculum tali* está visível e apresenta uma projeção medial clara, com morfologia achatada, semelhante à forma de um polegar; sua face articular sustentacular possui contorno subcircular, embora marcada por fissuras estruturais. A face articular cuboide situa-se na superfície ventral e, em conjunto com a face articular navicular, forma um ângulo mais amplamente aberto.

Espécime MCL5141 (Figura 4):

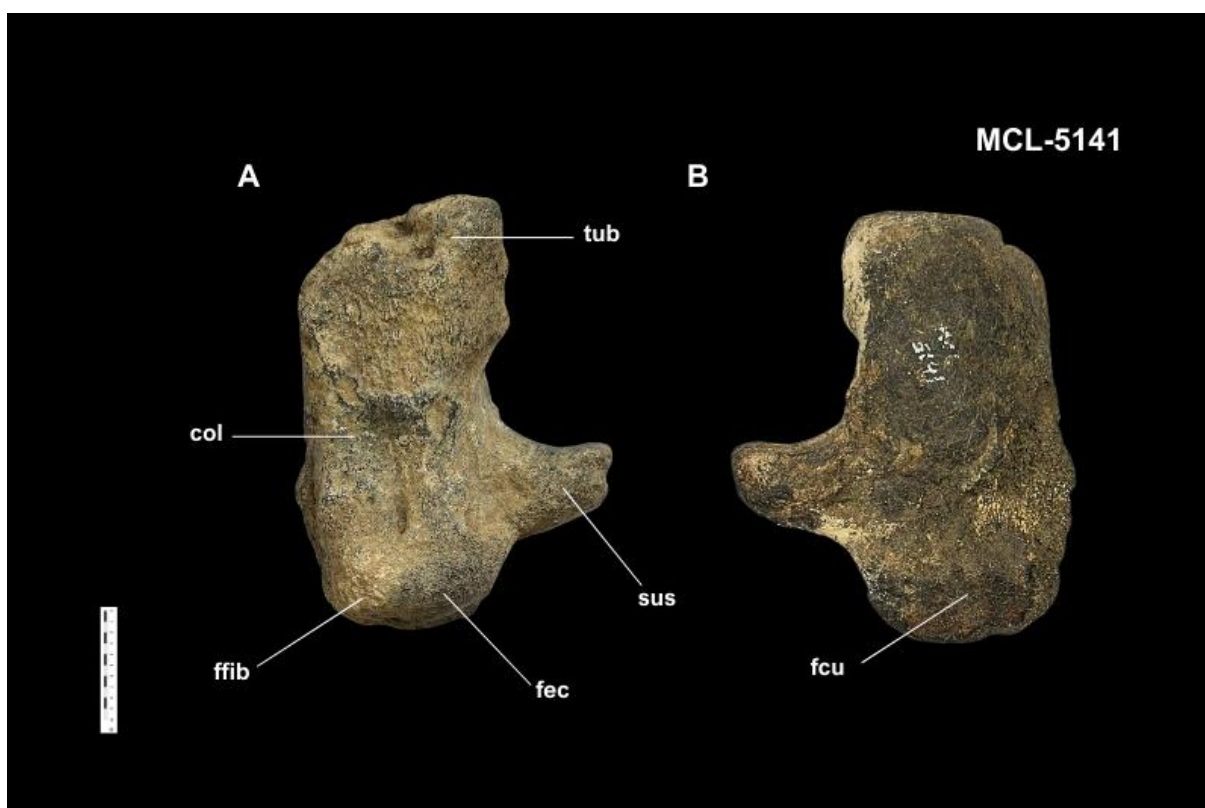


Figura 4. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffib**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O espécime exibe sinais de permineralização, condição que compromete a visualização das estruturas anatômicas e das superfícies articulares. A tuberosidade calcânea não se encontra completamente preservada, apresentando-se incompleta e com contornos indefinidos, o que inviabiliza a análise precisa dessa região. As faces articulares ectal e fibular mostram-se profundamente afetadas pela mineralização, dificultando sua distinção individual e impossibilitando a identificação da crista normalmente observada entre ambas, estrutura típica de representantes do gênero *Toxodon*. A ausência de definição das superfícies articulares impede observações detalhadas quanto à morfologia e proporções dessas faces articulares. O *sustentaculum tali*, embora com a face articular sustentacular não visível, apresenta conformação claramente digitiforme, projetando-se medialmente em formato semelhante a um polegar. Essa morfologia é compatível com o padrão observado em *Toxodon*, ainda que as limitações tafonômicas restrinjam a confirmação taxonômica com maior grau de certeza. Dadas as restrições impostas pelo grau de permineralização, a identificação detalhada do espécime

depende da comparação com outros exemplares mais bem preservados da mesma unidade estratigráfica ou região anatômica.

Espécime MCL-5142 (Figura 5):

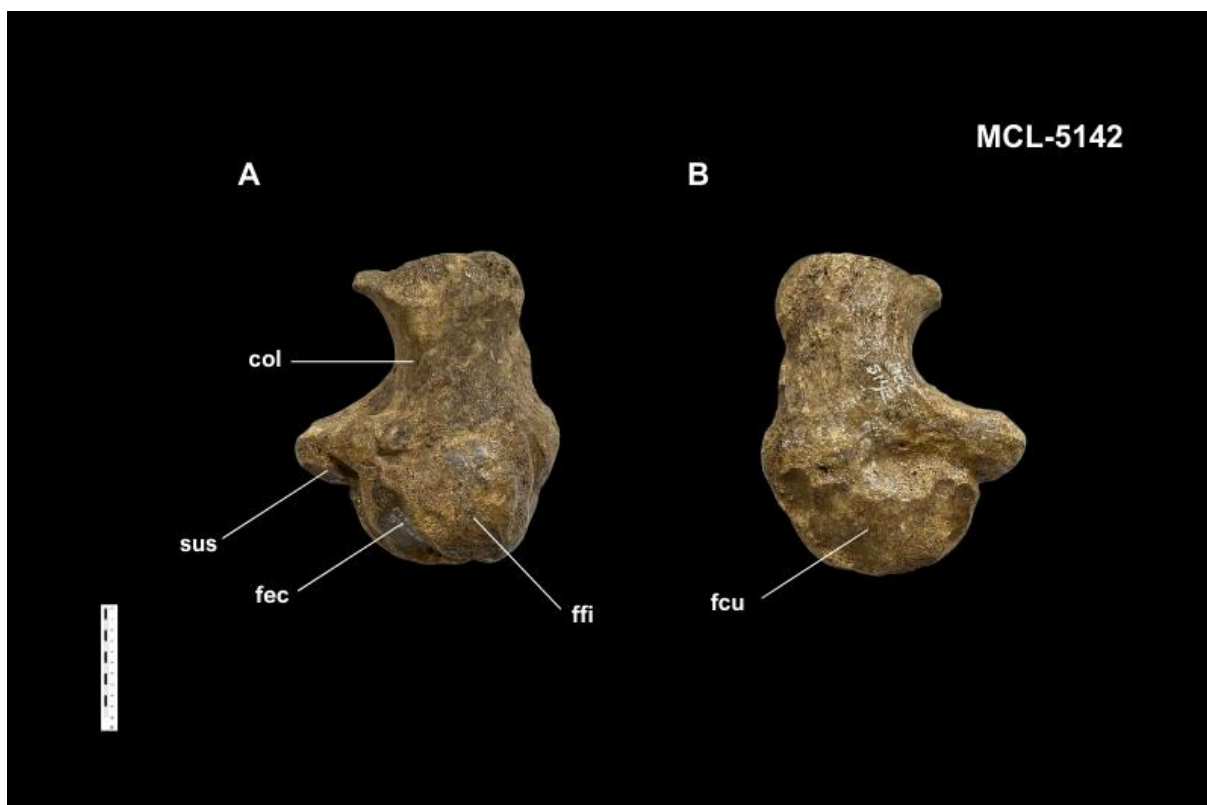


Figura 5. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo esquerdo de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O espécime encontra-se fragmentado, apresentando ausência da epífise do *tubercalcanei* e da tuberosidade calcânea, preservando, no entanto, o corpo do calcâneo. Este exhibe conformação triangular em corte transversal, com contornos bem definidos, permitindo análise parcial da morfologia do calcâneo. Processos tafonômicos relevantes, possivelmente relacionados à permineralização e compressão sedimentar, comprometem a visualização das faces articulares fibular, ectal e cuboide. Ainda assim, é possível distinguir parcialmente suas delimitações, sendo a face articular fibular visivelmente maior que a ectal, tanto em comprimento quanto em largura, uma característica recorrente nos calcâneos atribuídos a *Toxodon*. A ausência de outras porções anatômicas impede observações complementares quanto à morfologia articular e à relação espacial entre as faces articulares.

Espécime MCL-5143 (Figura 6):

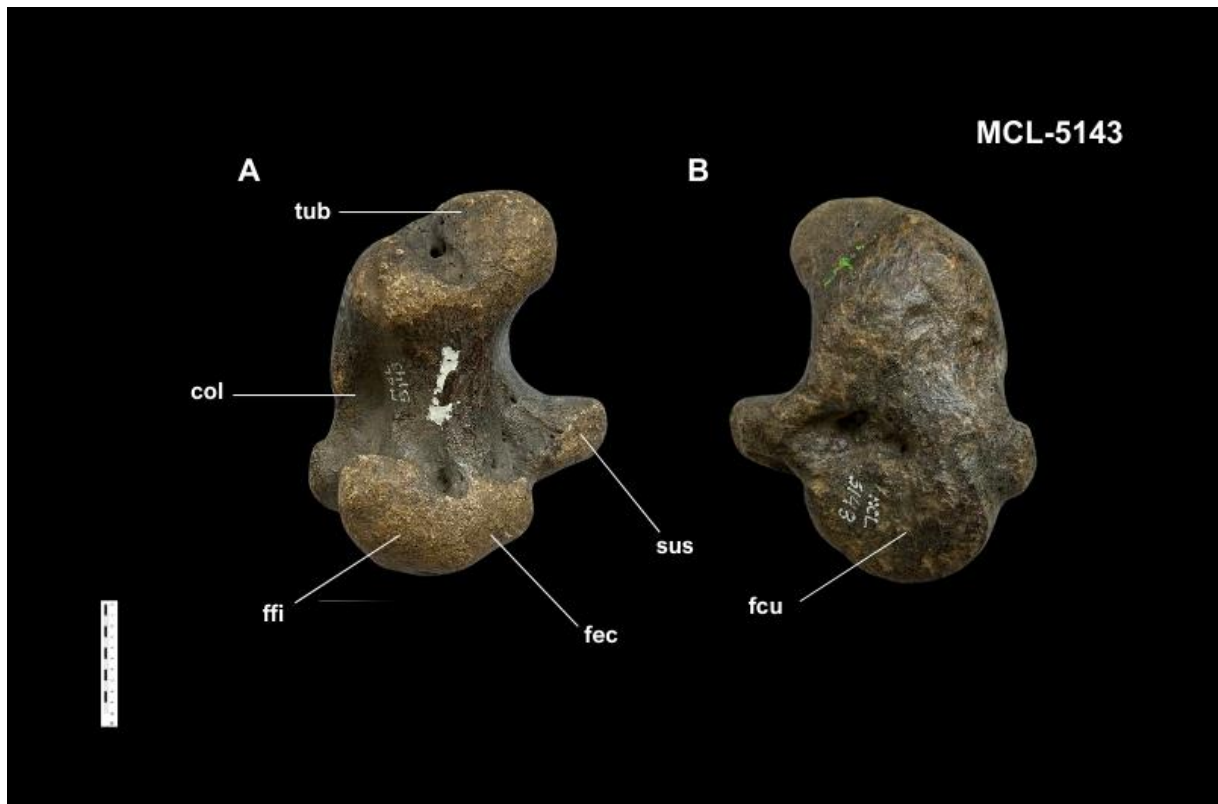


Figura 6. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O espécime apresenta-se em bom estado de preservação geral, embora a permineralização intensa comprometa parcialmente a visualização de algumas estruturas anatômicas, especialmente no que tange às faces articulares. A crista normalmente presente entre as faces articulares ectal e fibular não é visível, possivelmente obliterada pela mineralização. A face articular navicular, por sua vez, não pôde ser identificada, o que limita a análise completa da extremidade distal. A face articular cuboide encontra-se preservada na base ventral do calcâneo, com contornos compatíveis com os descritos para representantes do grupo, ainda que sua morfologia detalhada esteja parcialmente obscurecida. O *sustentaculum tali* está bem demarcado e projeta-se medialmente com conformação digitiforme, semelhante a um polegar, característica recorrente em *Toxodon*.

Espécime MCL-5145 (Figura 7):

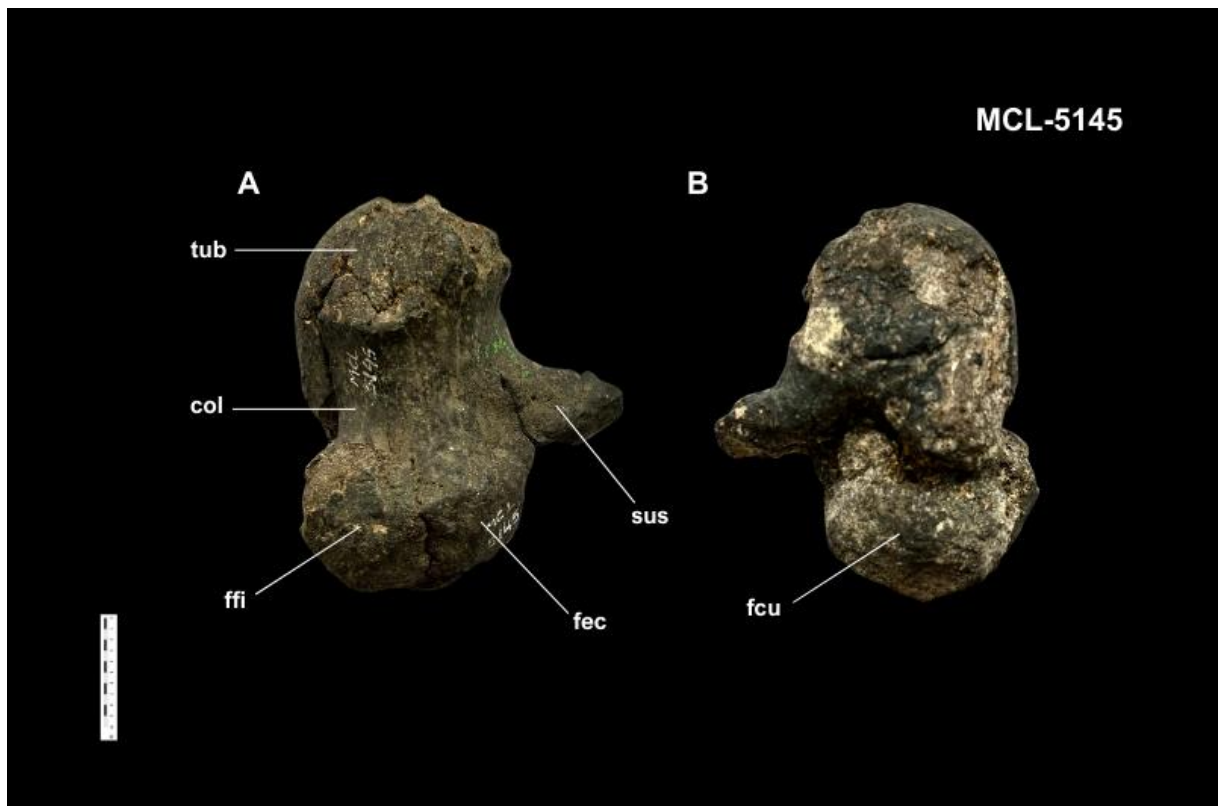


Figura 7. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O espécime apresenta-se afetado por intenso processo tafonômico, sobretudo permineralização, o que compromete substancialmente a visualização das superfícies articulares. As faces articulares calcâneas não são distinguíveis, impossibilitando a análise morfológica detalhada dessas estruturas. A tuberosidade calcânea encontra-se fragmentada, com perda parcial de sua conformação original. Além disso, o fóssil exibe fissuras ao longo de sua superfície, indicando fragilidade estrutural e possível instabilidade decorrente de processos pós-deposicionais. Em razão do grau de alteração tafonômica e da fragmentação, a identificação anatômica e taxonômica precisa do espécime permanece limitada. No entanto, por meio da comparação com exemplares mais bem preservados, é possível atribuí-lo ao gênero *Toxodon* com razoável grau de confiança.

Espécime MCL-5149 (Figura 8):

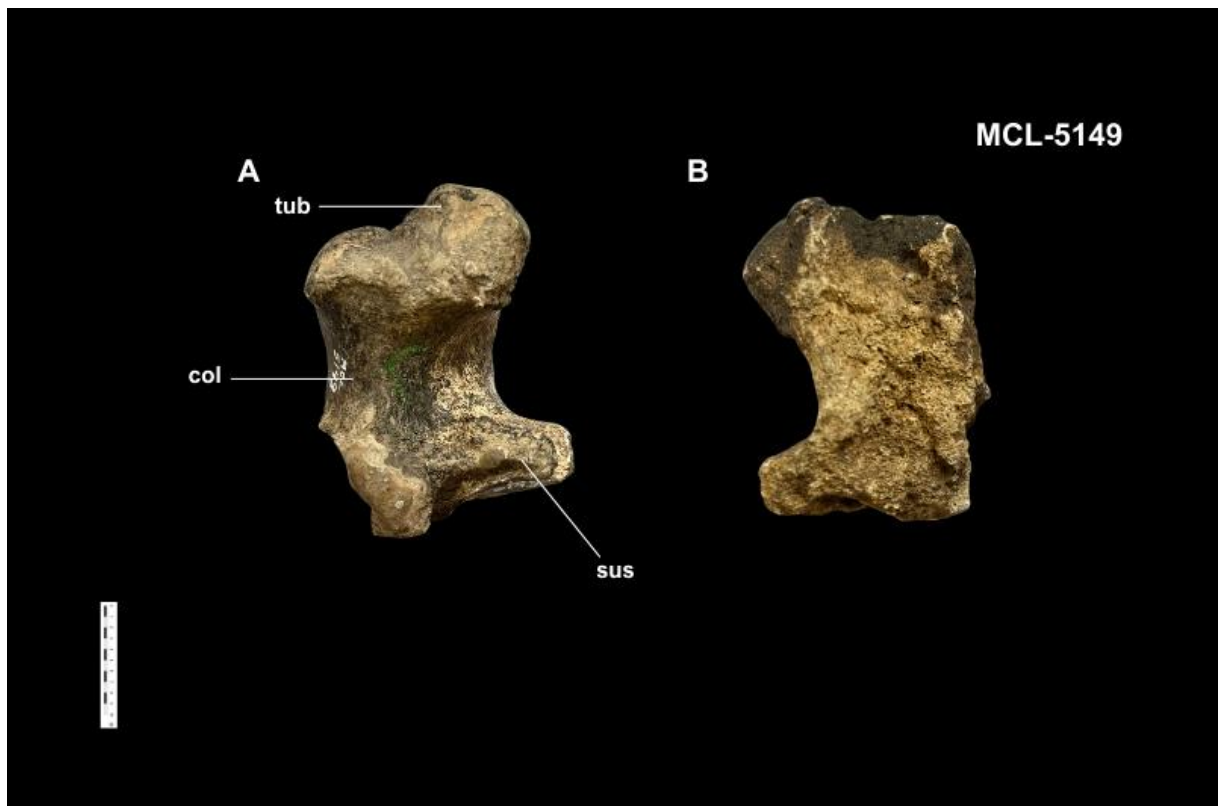


Figura 8. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O material preserva unicamente o *sustentaculum tali* e a tuberosidade calcânea, estando as demais porções ausentes devido à fragmentação, inviabilizando a observação das principais faces articulares e da morfologia geral do calcâneo. O *sustentaculum tali* apresenta-se robusto e bem desenvolvido, projetando-se medialmente com formato digitiforme, semelhante a um polegar, característica recorrente em representantes de *Toxodon*. A face articular sustentacular, visível e bem delimitada, exibindo contorno elíptico, com superfície suavemente convexa. A epífise do *tuber calcanei* está completamente ossificada, indicando um indivíduo ontogeneticamente maduro. Apesar da ausência de estruturas adicionais devido à fragmentação, os elementos anatômicos preservados contribuem para o reconhecimento de padrões morfológicos compatíveis com o grupo, embora a atribuição taxonômica mais precisa dependa de material comparativo mais completo.

Espécime MCL-5157 (Figura 9):

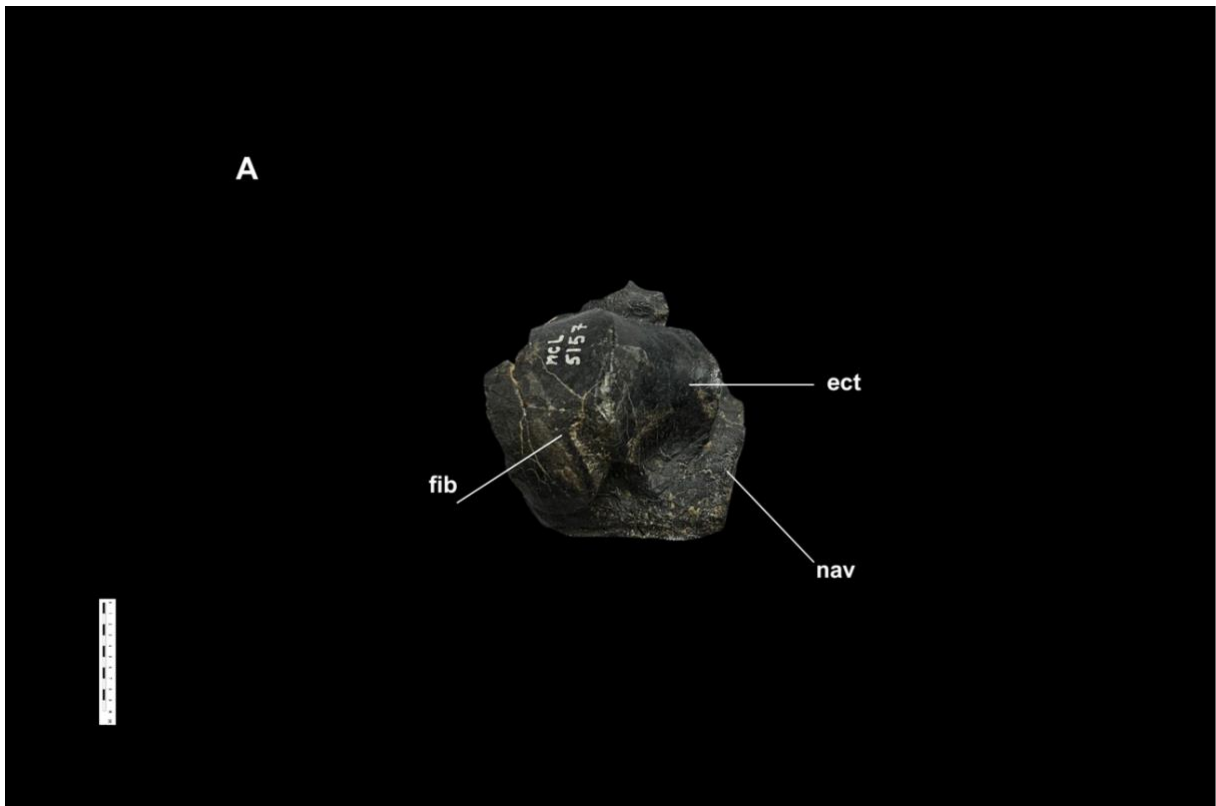


Figura 9. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O material preserva exclusivamente a porção proximal do calcâneo, contendo as faces articulares fibular, ectal e navicular. As demais estruturas anatômicas estão ausentes ou irreconhecíveis devido à fragmentação severa, impossibilitando a análise morfológica completa do elemento. Apesar das limitações impostas pelo estado de conservação, é possível identificar a presença de uma crista bem definida entre as faces articulares ectal e fibular, característica diagnóstica frequentemente associada ao gênero *Toxodon*. As faces articulares preservadas mantêm proporções compatíveis com aquelas descritas para o táxon, com a face articular fibular exibindo dimensões superiores em relação à face articular ectal, o que corrobora com a morfologia assimétrica habitual do grupo. A face articular navicular, embora isolada, apresenta contorno compatível com a superfície articular distal típica, reforçando a atribuição taxonômica preliminar.

Espécime MCL-5188 (Figura 10):

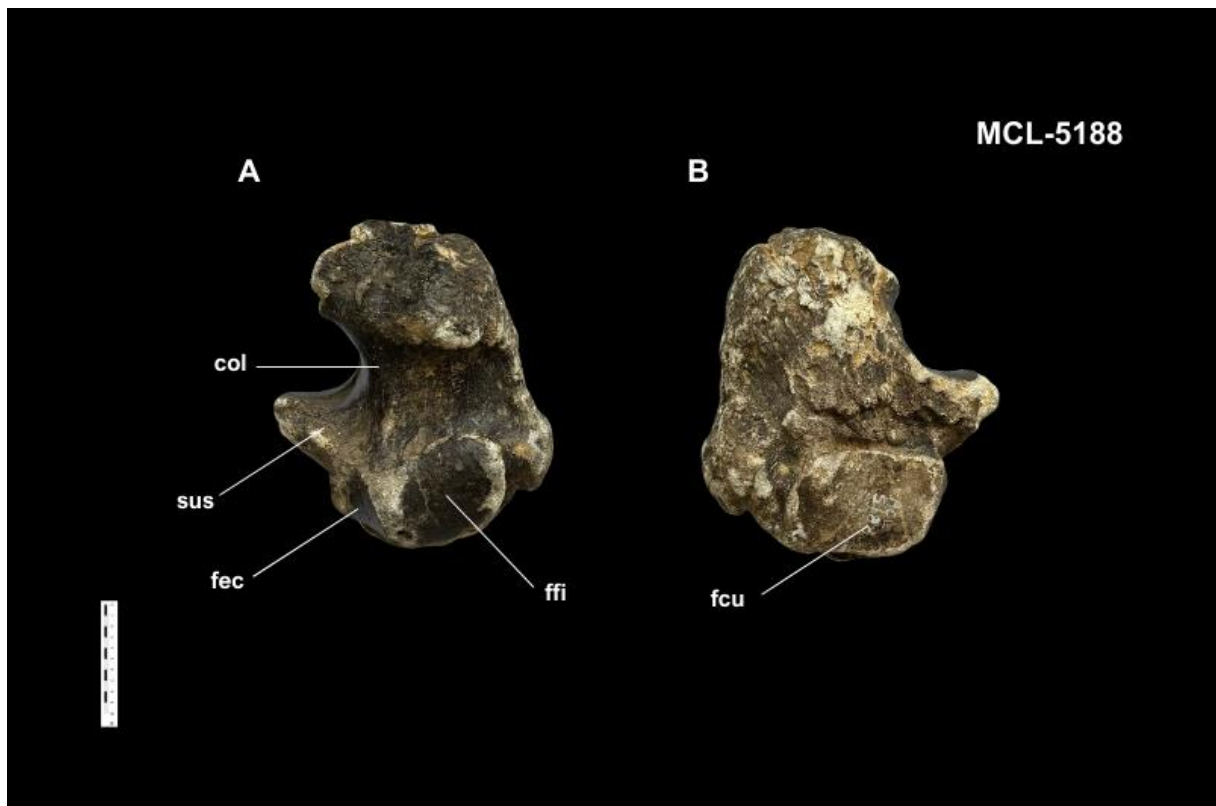


Figura 10. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo esquerdo de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O material apresenta um grau excepcional de preservação, permitindo a observação detalhada da maior parte das estruturas anatômicas. Trata-se de um indivíduo nitidamente menor que os demais exemplares analisados, uma condição atribuída ao seu estágio ontogenético. Por ser juvenil, sua epífise do *tuber calcanei* ainda não estava totalmente fusionada, o que resultou na ausência da tuberosidade calcânea e impossibilitou a observação completa do corpo do calcâneo. A face articular cuboide está posicionada na face ventral e exibe formato retangular, diferenciando-se das conformações mais quadrangulares ou trapezoidais observadas em outros espécimes. As faces articulares fibular e ectal estão bem delimitadas e individualizadas, com a face articular fibular apresentando dimensões consideravelmente superiores à face articular ectal, mantendo o padrão assimétrico característico do grupo. O *sustentaculum tali* projeta-se medialmente, mas encontra-se levemente fragmentado, o que impossibilita a observação da face articular sustentacular.

Espécime MCL-5184 (Figura 11):

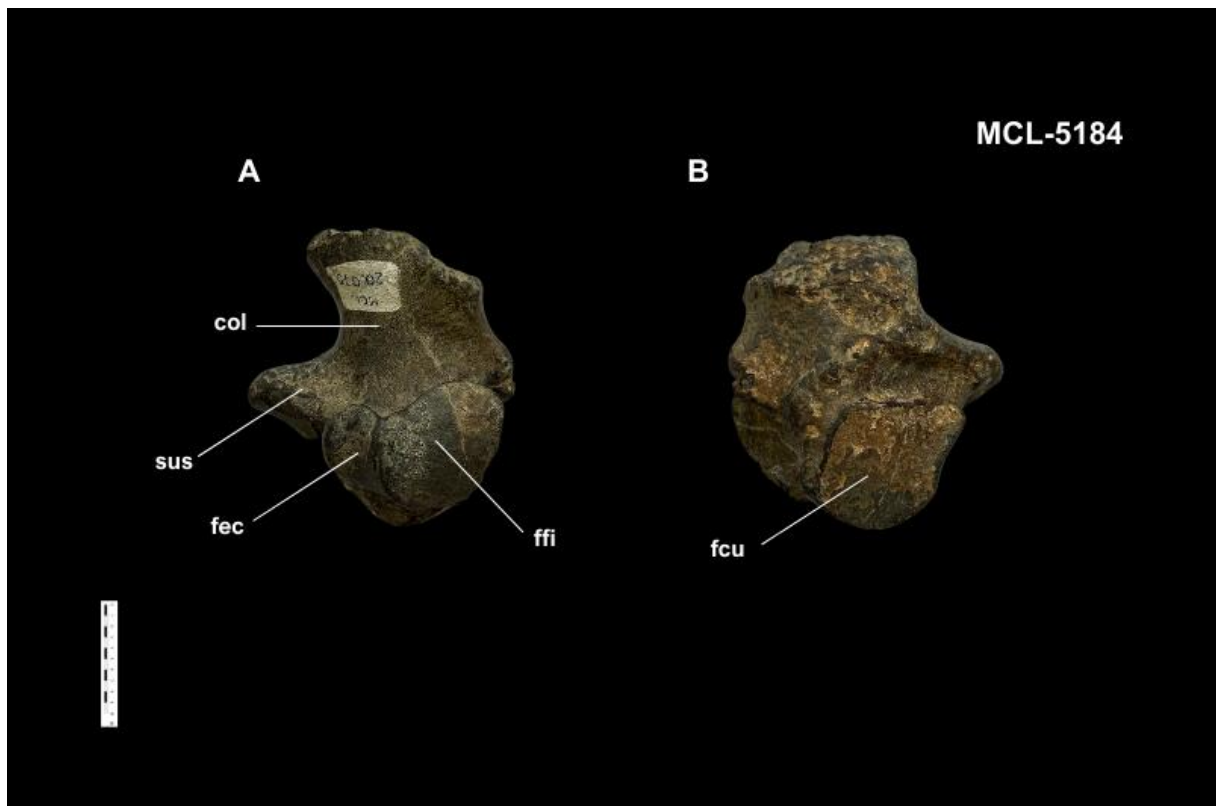


Figura 11. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo esquerdo de *Toxodon platensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O material pertence a um indivíduo juvenil cuja epífise do *tuber calcanei* ainda não se encontra completamente fusionada, resultando na ausência da tuberosidade calcânea e impedindo a observação do corpo do calcâneo. Apesar da imaturidade do indivíduo, o estado de preservação é notável, permitindo a identificação segura de suas principais estruturas morfológicas. O colo calcaneal encontra-se em estágio de formação, com desenvolvimento incompleto, mas já suficientemente delimitado para a obtenção de medidas lineares. As faces articulares estão discerníveis, com a face articular fibular apresentando largura superior à da face articular ectal, mantendo, contudo, a proporção assimétrica típica do grupo. As superfícies estão separadas por uma crista perceptível, característica comum no gênero. O *sustentaculum tali* exibe conformação marcadamente digitiforme, assemelhando-se a um polegar projetado medialmente. Sua face articular sustentacular apresenta contorno elíptico bem definido, sugerindo funcionalidade precoce mesmo durante o desenvolvimento ontogenético. A face articular cuboide encontra-se posicionada na região ventral do calcâneo, com largura acentuada,

prolongando-se em direção à face articular navicular, com a qual parece formar uma transição contínua.

Espécime MCL-5158 (Figura 12).

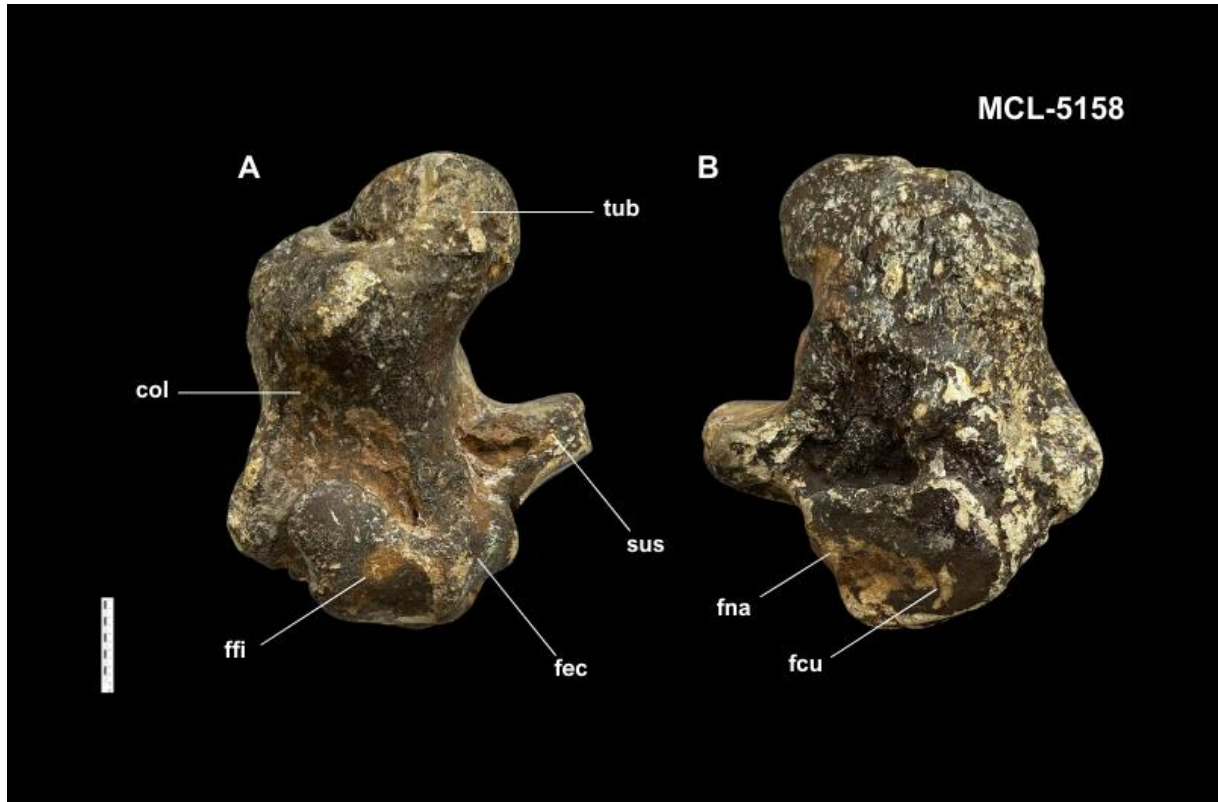


Figura 12. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Toxodon* sp. evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**—colo calcaneal; **fcu**—face articular cuboide; **fec**—face articular ectal; **ffi**—face articular fibular; **sus**—*sustentaculum tali*; **tub**—*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O calcâneo apresenta-se bem preservado, com todas as faces articulares claramente visíveis e em bom estado de conservação. O corpo do calcâneo exibe perfil robusto e ligeiramente irregular, com presença de protuberâncias ao longo de sua superfície, conferindo ao elemento um aspecto mais maciço em comparação aos exemplares usualmente atribuídos a *Toxodon*. A face articular fibular é proporcionalmente mais alongada que a face articular ectal, com limites bem definidos entre ambas. A tuberosidade calcânea apresenta-se notavelmente alargada, destacando-se pela maior largura relativa em relação aos espécimes de *Toxodon* previamente descritos.

Mixotoxodon larensis Van Frank 1957

Espécime MCL-5138 (Figura 13).

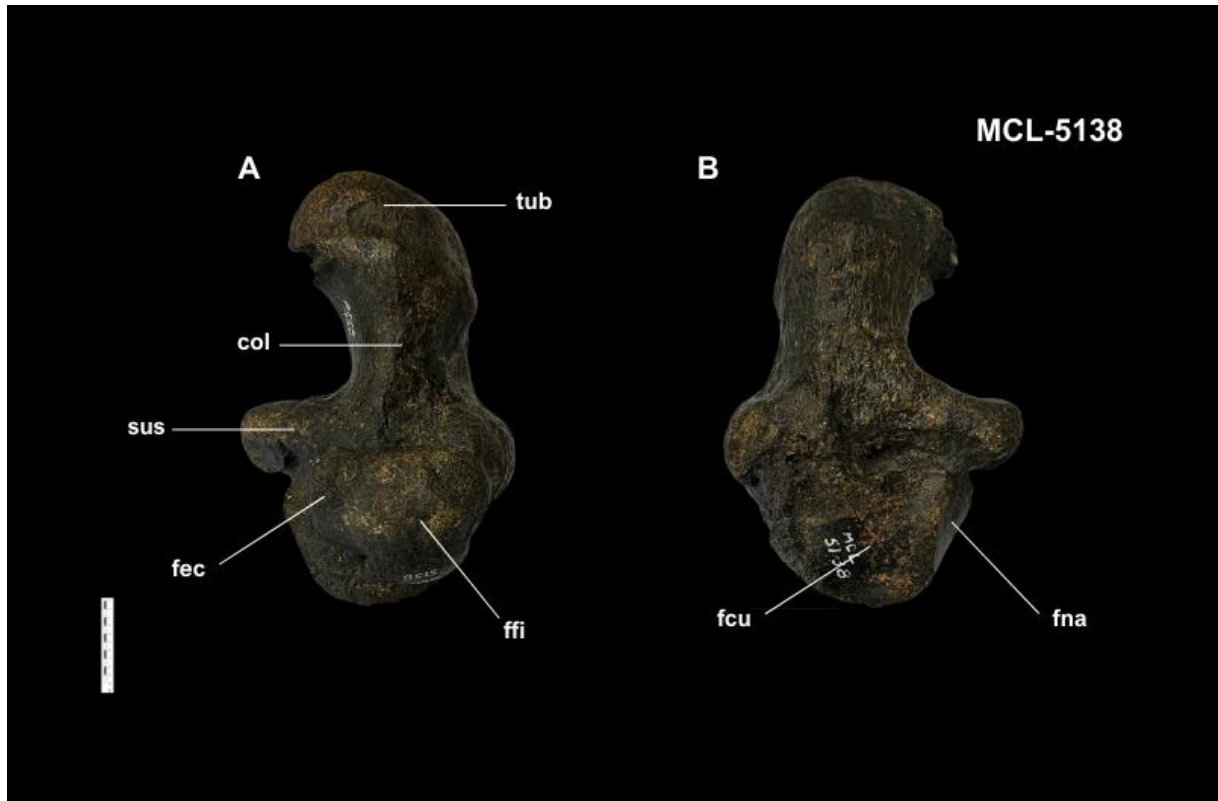


Figura 13. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo esquerdo de *Mixotoxodon larensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O corpo do calcâneo apresenta perfil triangular com bordas suavemente arredondadas. As faces articulares fibular e ectal são pouco distintas, com limites mal definidos, o que dificulta a individualização clara dessas estruturas. A face articular cuboide, situada na superfície ventral, é discretamente demarcada, mas ainda permite a observação de um ângulo próximo a 90° em relação à face articular navicular que, por sua vez, está bem preservada. O *sustentaculum tali* encontra-se nitidamente projetado, com sua face articular sustentacular claramente delimitada e de contorno oval. Nota-se a presença de porosidade na superfície da tuberosidade calcânea, estendendo-se também pela região ventral.

Espécime MCL-5144 (Figura 14):

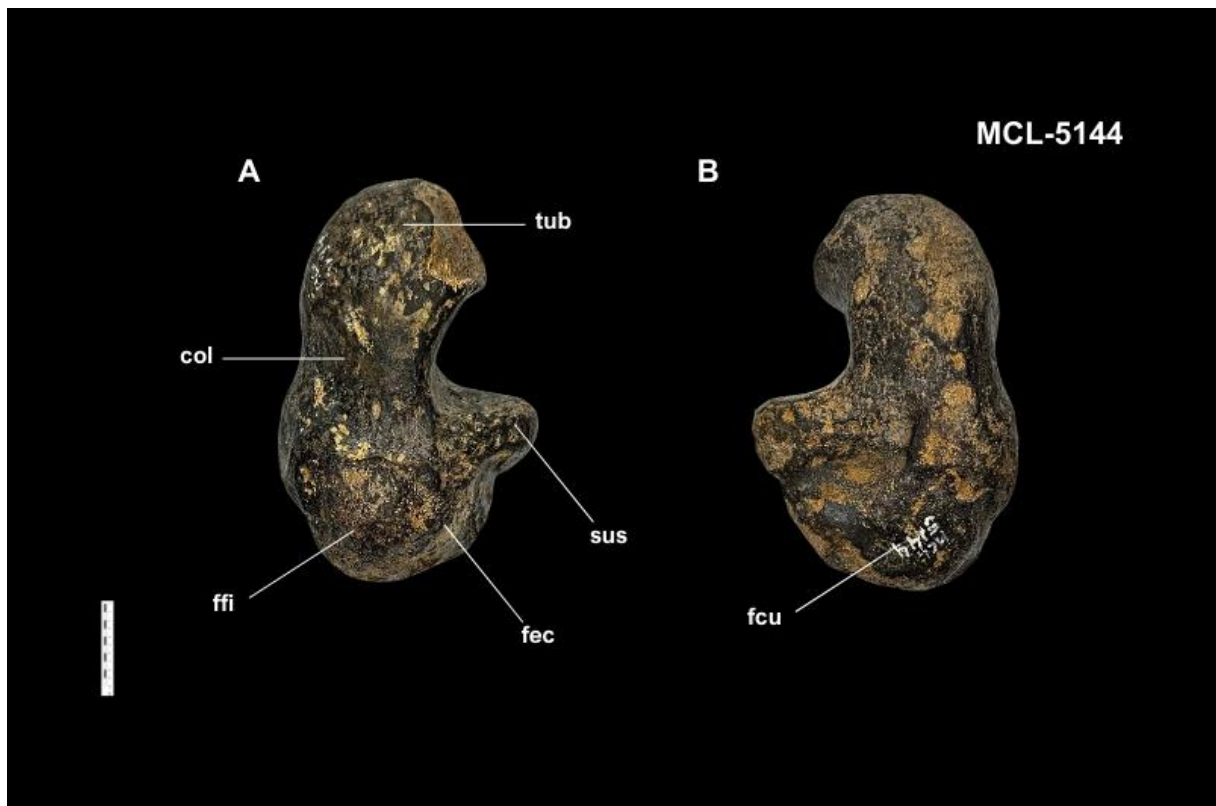


Figura 14. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Mixotoxodon larensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O corpo do calcâneo apresenta contornos suavemente arredondados, embora o perfil original esteja parcialmente obscurecido devido à permineralização intensa observada no fóssil. Essa condição dificulta a delimitação precisa das estruturas anatômicas, resultando em faces articulares pouco definidas e com limites indistintos. Não obstante, a identificação taxonômica como *Mixotoxodon* sustenta-se na morfologia geral do elemento, onde o colo calcaneal apresenta-se notavelmente delgado e alongado, diferindo da constituição robusta e encurtada típica de *Toxodon*. Adicionalmente, a região das faces articulares ectal e fibular, ainda que pouco definida, não exhibe indícios da proeminente crista divisória observada em outros toxodontídeos, sugerindo uma transição suave ou confluyente característica do gênero *Mixotoxodon* (*sensu* Van Frank, 1957). O *sustentaculum tali*, embora com a face articular pouco perceptível, preserva sua conformação óssea basal de perfil trilateral. Não há preservação clara da face articular cuboide ou navicular, tampouco do *sustentaculum tali* propriamente dito. A superfície da tuberosidade calcânea apresenta porosidade moderada, sem alterações evidentes que impeçam sua associação ao gênero supracitado.

Espécime MCL-5146 (Figura 15):

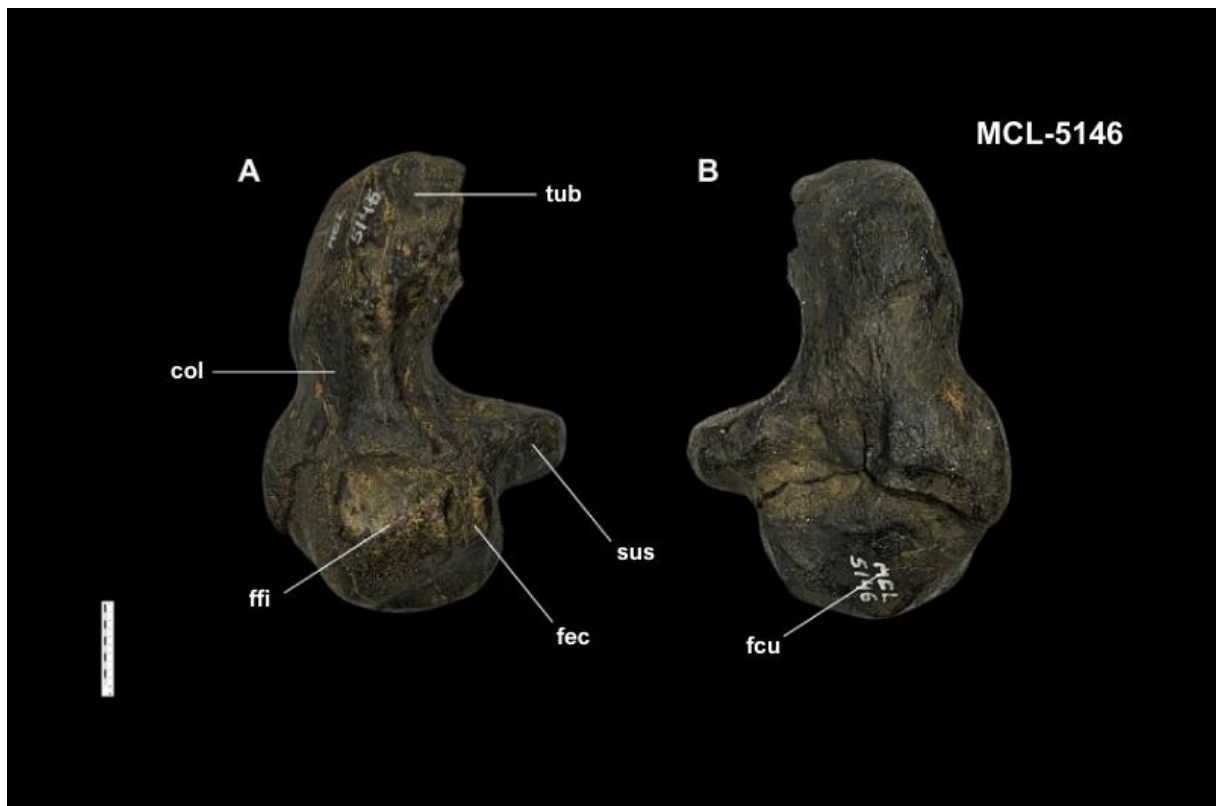


Figura 15. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Mixotoxodon larensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O corpo do calcâneo apresenta perfil geral suavemente arredondado, com a presença de fissuras distribuídas ao longo de sua extensão. A tuberosidade calcânea encontra-se parcialmente fragmentada; entretanto, a região remanescente, associada à comparação com outros espécimes atribuídos ao gênero *Mixotoxodon*, permite a obtenção confiável de medidas. As faces articulares ectal e fibular apresentam-se pouco definidas, possivelmente em razão de permineralização, o que dificulta sua individualização clara. Contudo, esta característica de confluência ou separação suave entre as faces articulares é diagnosticada por Van Frank (1957) como distintiva para o gênero *Mixotoxodon*, diferenciando-o do padrão observado em *Toxodon*. Por outro lado, as faces articulares cuboide e navicular estão bem visíveis e preservadas, permitindo a observação precisa de suas delimitações e relações espaciais. A porosidade superficial é discreta e distribuída de forma irregular, sem indícios de alterações tafonômicas severas.

Espécime MCL-5147 (Figura 16):

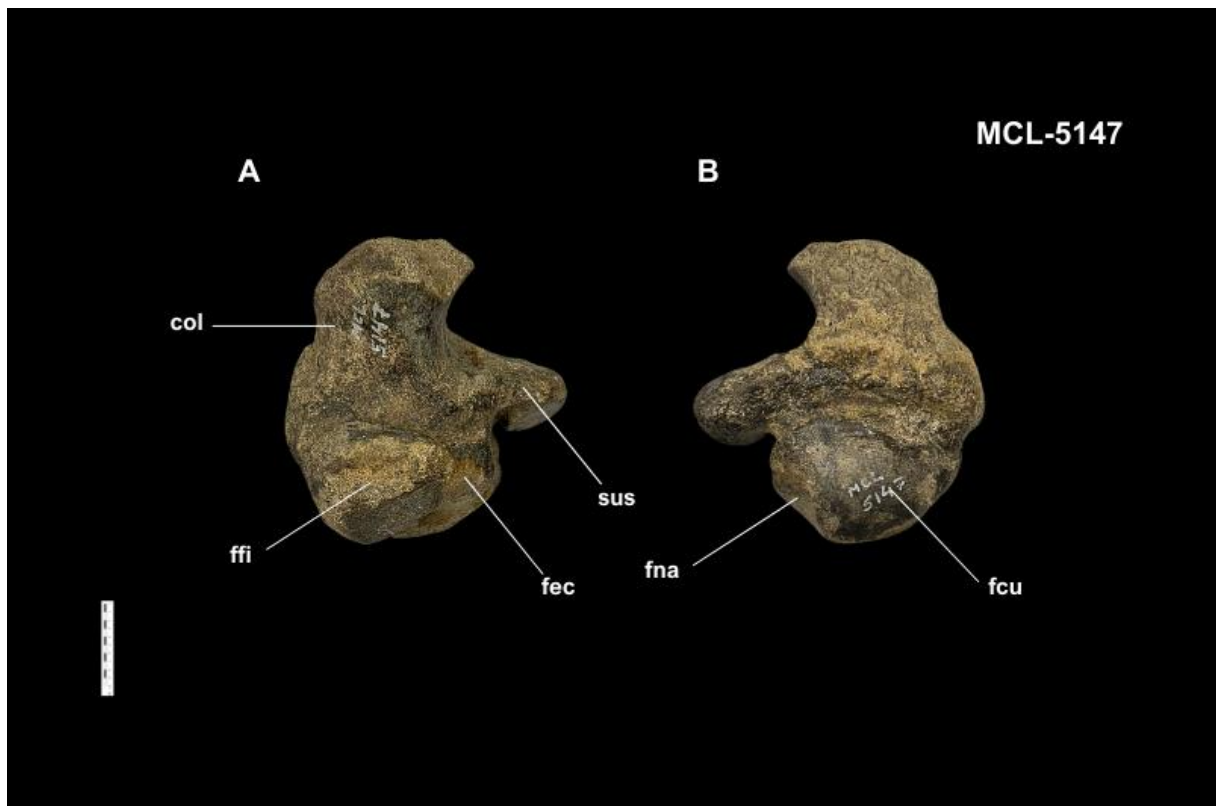


Figura 16. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Mixotoxodon larensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O calcâneo apresenta ausência completa do *tuber calcanei*, em decorrência de fragmentação, o que compromete a observação da extremidade proximal. Nota-se a presença de porosidade na superfície óssea remanescente. A face articular navicular possui conformação triangular, característica que difere dos demais espécimes analisados, nos quais predomina uma forma mais arredondada. As faces articulares fibular e ectal encontram-se bem individualizadas, sendo a primeira consideravelmente maior do que a segunda, proporção que, embora já observada em outros espécimes, mostra-se neste exemplar significativamente mais acentuada. O *sustentaculum tali* apresenta perfil triangular, contrastando com a face articular sustentacular, que mantém contorno oval e bem definido. A face articular cuboide, por sua vez, exhibe formato que remete a um cubo, com largura visivelmente superior à observada em outros indivíduos do mesmo grupo.

Espécime MCL-5169 (Figura 17).

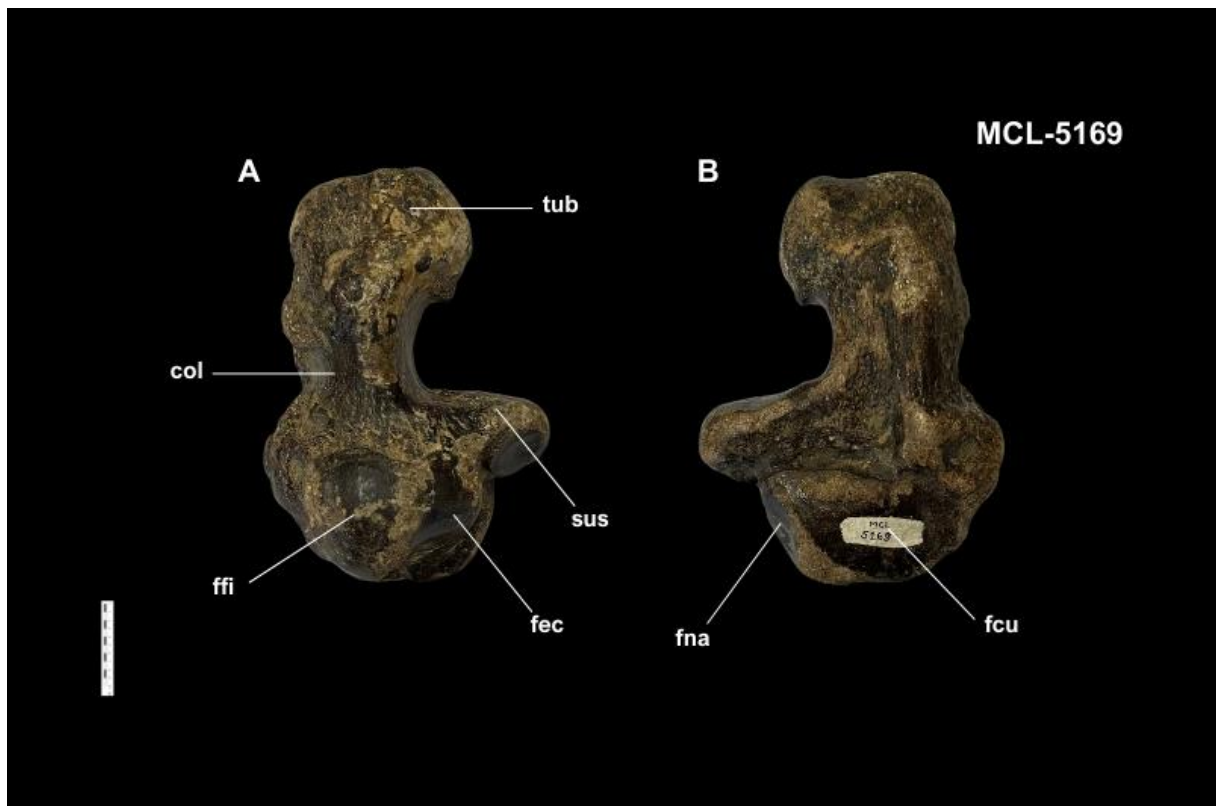


Figura 17. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo direito de *Mixotoxodon larensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O corpo do calcâneo exibe perfil triangular com bordas suavemente arredondadas. A face articular fibular é mais larga que a face articular ectal e apresenta uma superfície convexa, caracterizando-se por uma curvatura convexa contínua. A transição entre as faces articulares fibular e ectal é discretamente demarcada, sem a formação de crista separadora, como observado em *Toxodon*. O *sustentaculum tali* possui conformação trilateral, e sua face articular sustentacular apresenta contorno oval. A face articular cuboide localiza-se na superfície plantar, articulando-se com a face articular navicular em um ângulo obtuso moderado.

Espécime MCL-5189 (Figura 18).

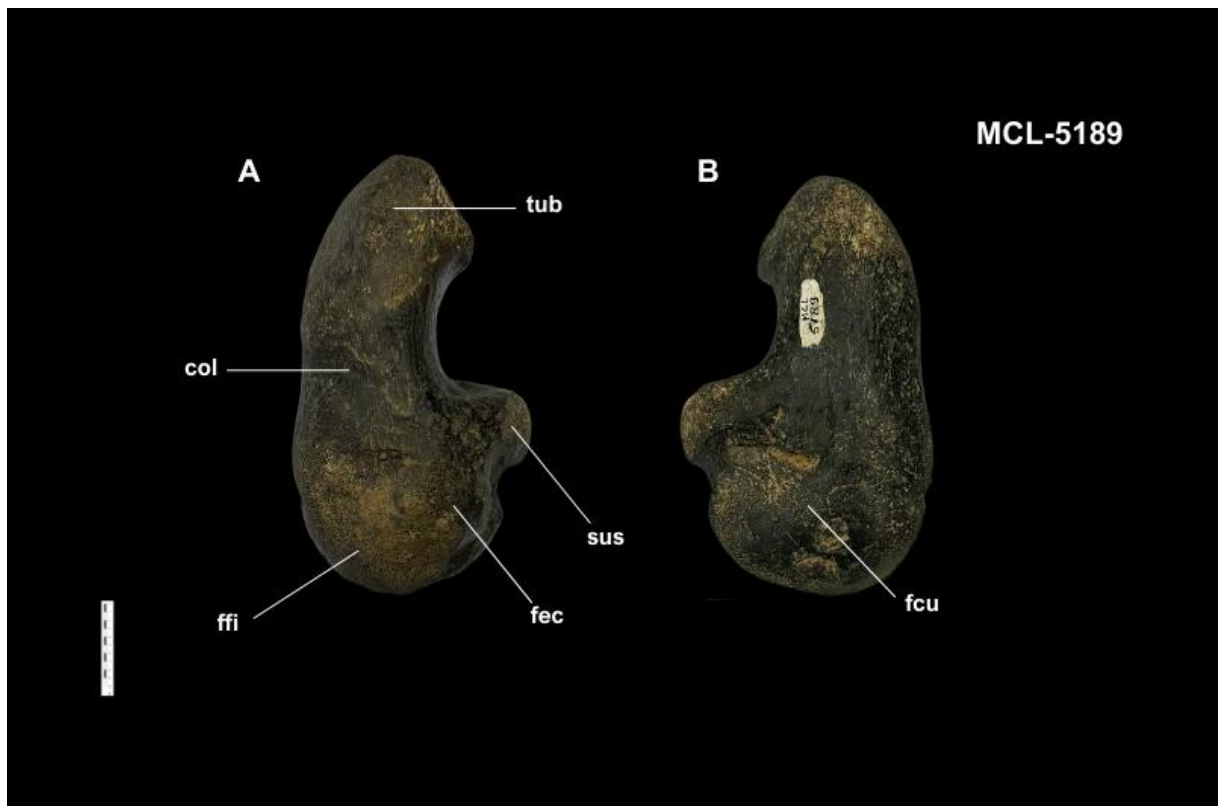


Figura 18. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo esquerdo de *Mixotoxodon larensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **sus**–*sustentaculum tali*; **tub**–*tuber calcanei*. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O calcâneo apresenta morfologia geral preservada, com superfície externa suavemente arredondada, embora os detalhes anatômicos finos estejam parcialmente obscurecidos por permineralização intensa. A tuberosidade calcânea encontra-se fragmentada, o que compromete parcialmente sua observação, mas não impede a identificação taxonômica do elemento. A atribuição segura ao gênero *Mixotoxodon* baseia-se primordialmente na proporção do colo calcaneal, que se apresenta alongada e delgada, diferindo notavelmente da morfologia anteroposteriormente comprimida e robusta típica de *Toxodon*. Adicionalmente, embora a permineralização dificulte a delimitação precisa das bordas das faces articulares, a região de interface entre as faces articulares ectal e fibular não exibe a crista divisória aguda característica de *Toxodon*, sendo compatível com a superfície contínua ou suavemente sulcada descrita para *Mixotoxodon* (sensu Van Frank, 1957).

Espécime MCL-20.057 (Figura 19):

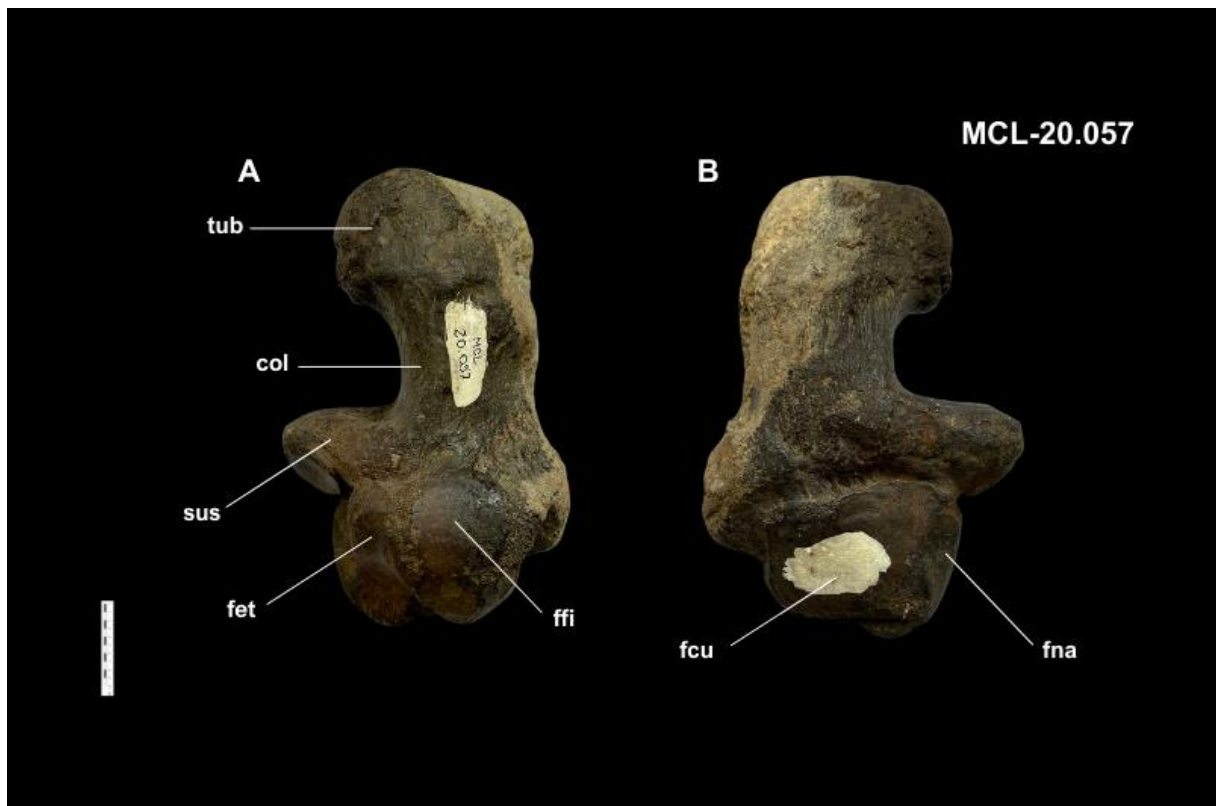


Figura 19. Vistas dorsal (A) e ventral (B) do calcâneo *esquerdo* de *Mixotoxodon larensis* evidenciando as principais faces articulares e feições anatômicas. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular; **sus**–sustentaculum tali; **tub**–tuber calcanei. Barra de escala: 10 cm.

DESCRIÇÃO: O calcâneo apresenta um corpo com perfil triangular com bordas suavemente arredondadas, conectando-se posteriormente à tuberosidade calcânea. Na superfície dorsal, a face articular fibular distingue-se por ser mais larga que a face articular ectal, exibindo uma superfície convexa de curvatura contínua. A transição entre as faces articulares fibular e ectal é discretamente demarcada, ocorrendo sem a formação de uma crista separadora proeminente, assemelhando-se ao padrão observado em *Mixotoxodon*. Medialmente, projeta-se o *sustentaculum tali* de conformação trilateral, cuja face articular possui contorno oval. Na vista ventral, a face articular cuboide localiza-se na superfície plantar e articula-se com a face articular navicular, estabelecendo entre elas um ângulo obtuso moderado.

3.1 Análise de Componentes Principais (PCA)

Foram realizadas duas Análises de Componentes Principais (PCA) com o objetivo de avaliar a separação morfométrica do calcâneo entre os táxons sob diferentes configurações amostrais. O conjunto de dados foi composto por 18 espécimes de Toxodontidae, incluindo 7 representantes atribuídos a *Mixotoxodon laeensis*, 8 adultos e 2 juvenis atribuídos a *Toxodon platensis*, além de 1 exemplar de identificação taxonômica incerta (*Toxodon* sp.).

3.1.1 Análise de Componentes Principais (PCA) em Indivíduos Adultos

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi conduzida utilizando as 11 medidas lineares obtidas dos calcâneos de espécimes adultos de *Mixotoxodon laeensis* e *Toxodon platensis*. Os dois primeiros componentes principais (PC 1 e PC 2) resumiram 58,86% da variância total da amostra, sendo o PC 1 responsável por 36,74% e o PC 2 por 22,12% dessa variação.

O *scatter plot* dos escores de PC 1 versus PC 2 (Figura 20) revelou uma clara separação entre os dois grupos analisados. PC 1 (Tabela 1) explicou a maior parte da variação morfológica e foi fortemente influenciado positivamente pela variável LCOL (Largura do Colo Calcaneal) e, em menor grau, negativamente pelo CSUS (Comprimento do *Sustentaculum tali*). A distribuição no espaço morfométrico demonstra que os espécimes de *T. platensis*, posicionados nos escores positivos do PC 1, caracterizam-se por um calcâneo com colo proporcionalmente mais curto e robusto. Em contraste, os exemplares de *M. laeensis* ocuparam exclusivamente os escores negativos, refletindo uma morfologia com colo comparativamente mais alongado e delgado. Essa distinção sugere que o alongamento e robustez do colo calcaneal é o principal caráter diagnóstico morfométrico para a diferenciação entre os dois táxons nesta análise.

Variável	Abreviação	PC1	PC2
Largura do Colo Calcaneal	LCOL	0.8546	-0.0749
Comprimento da Face Ectal	CFEC	0.1993	0.5534
Comprimento da Face Fibular	CFFI	0.0427	0.5534
Comprimento do <i>Sustentaculum tali</i>	CSUS	-0.3321	0.4207
Largura Total das Faces Fibular e Ectal	LTFE	0.1995	0.1543

Largura do <i>Tuber calcanei</i>	LTUB	0.1993	0.1410
Largura da Face Navicular	LNAV	0.0013	0.3000
Largura da Face Cuboide	LFCU	-0.0010	-0.1278
Comprimento da Face Cuboide	CFCU	-0.0866	-0.1204
Largura da Face Ectal	LFEC	0.0092	-0.2712
Largura da Face Fibular	LFFI	-0.1752	-0.0218

Tabela 1. Cargas fatoriais (*factor loadings*) dos dois primeiros componentes principais (PC 1 e PC 2) resultantes da análise morfométrica dos calcâneos.

O segundo componente principal (PC 2) foi dominado por medidas de comprimento, especificamente a CFEC (Comprimento da Face Ectal) e a CFFI (Comprimento da Face Fibular). Ao longo deste eixo, observou-se uma ampla sobreposição entre os grupos, indicando que a variação na largura das faces articulares não é específica de cada espécie, mas sim uma característica variável entre indivíduos de ambos os gêneros, possivelmente relacionada à robustez geral ou variação intra-específica, não possuindo, portanto, valor taxonômico para distinção entre *T. platensis* e *M. larensis* (Figura 20).

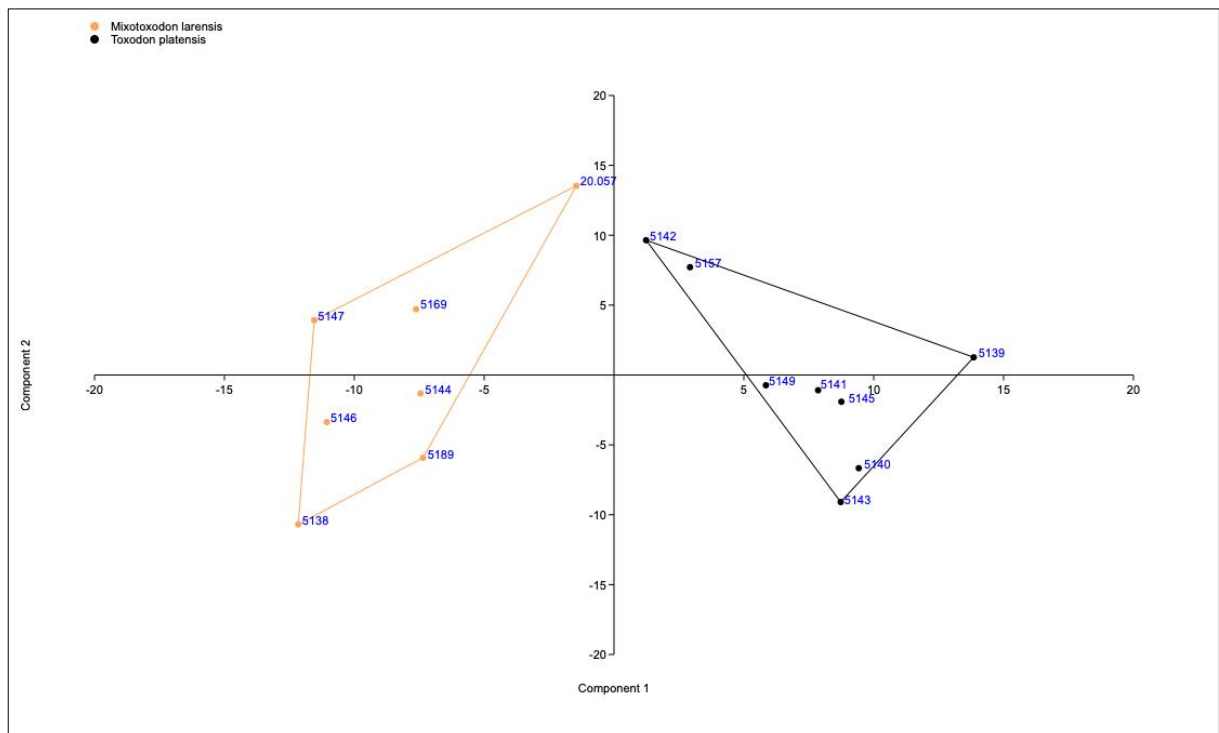


Figura 20. Gráfico de dispersão dos escores da análise de componentes principais (PCA) dos calcâneos de toxodontídeos. Representação bidimensional dos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2), obtidos a partir das variáveis morfométricas do calcâneo. Cada ponto corresponde a um espécime individual, sendo os

espécimes atribuídos a *Mixotoxodon larensis* representados em laranja e os atribuídos a *Toxodon platensis* em preto.

3.1.2 Análise de Componentes Principais (PCA) Incluindo Indivíduos Juvenis e de Atribuição Incerta

A segunda Análise de Componentes Principais (PCA), incorporando os espécimes juvenis e o exemplar de taxonomia incerta (*Toxodon* sp.), resultou em uma distribuição no espaço morfométrico distinta da observada na PCA anterior (Figura 21 e Tabela 2).

As cargas fatoriais do primeiro componente principal (PC 1) (Tabela 2) indicam uma forte influência negativa do CSUS (Comprimento do *Sustentaculum tali*) e LTUB (Largura do *Tuber calcanei*). Espécimes aqui considerados juvenis (MCL-5184 e MCL-5188) ocupam uma posição guiada por valores negativos ao longo do eixo, estando isolados de espécimes adultos de ambos os gêneros. Isso sugere que, nos estágios juvenis, essas estruturas possuem proporções marcadamente distintas daquelas observadas nos adultos, refletindo possíveis diferenças alométricas durante o desenvolvimento. Tais mudanças, especialmente no *sustentaculum tali*, podem estar associadas à necessidade de maior suporte mecânico no tarso para acomodar o aumento substancial de massa corporal na fase adulta.

Variável	Abreviação	PC1	PC2
Comprimento do <i>Sustentaculum tali</i>	CSUS	-0.5297	0.0658
Largura do <i>Tuber calcanei</i>	LTUB	-0.4196	0.6916
Largura Total das Faces Fibular e Ectal	LTFE	0.3767	0.1290
Largura do Colo Calcaneal	LCOL	0.3348	0.5844
Comprimento da Face Cuboide	CFCU	0.2672	0.1228
Comprimento da Face Fibular	CFFI	0.2134	-0.1388
Largura da Face Fibular	LFFI	0.2066	0.3226
Largura da Face Cuboide	LFCU	0.1972	0.0480
Comprimento da Face Ectal	CFEC	-0.2289	-0.0689
Largura da Face Ectal	LFEC	-0.1964	0.0689
Comprimento Navicular	CNAV	0.0077	-0.0950

Tabela 2. Cargas fatoriais (*factor loadings*) da PCA incluindo espécimes juvenis e de atribuição incerta (*Toxodon* sp.).

Com a variância ontogenética sendo refletida pelo PC 1, a distinção taxonômica em termos morfométricos observada entre as espécies adultas deslocou-se para o segundo componente principal (PC 2). Ao longo deste eixo vertical, ocorre a separação entre *Toxodon platensis* (predominantemente nos escores positivos) e *Mixotoxodon larensis* (predominantemente nos escores negativos). As variáveis com maior peso positivo no PC 2 foram LTUB (Largura do *Tuber calcanei*) e LCOL (Largura do Colo Calcaneal), refletindo variáveis similares às observadas na PCA anterior.

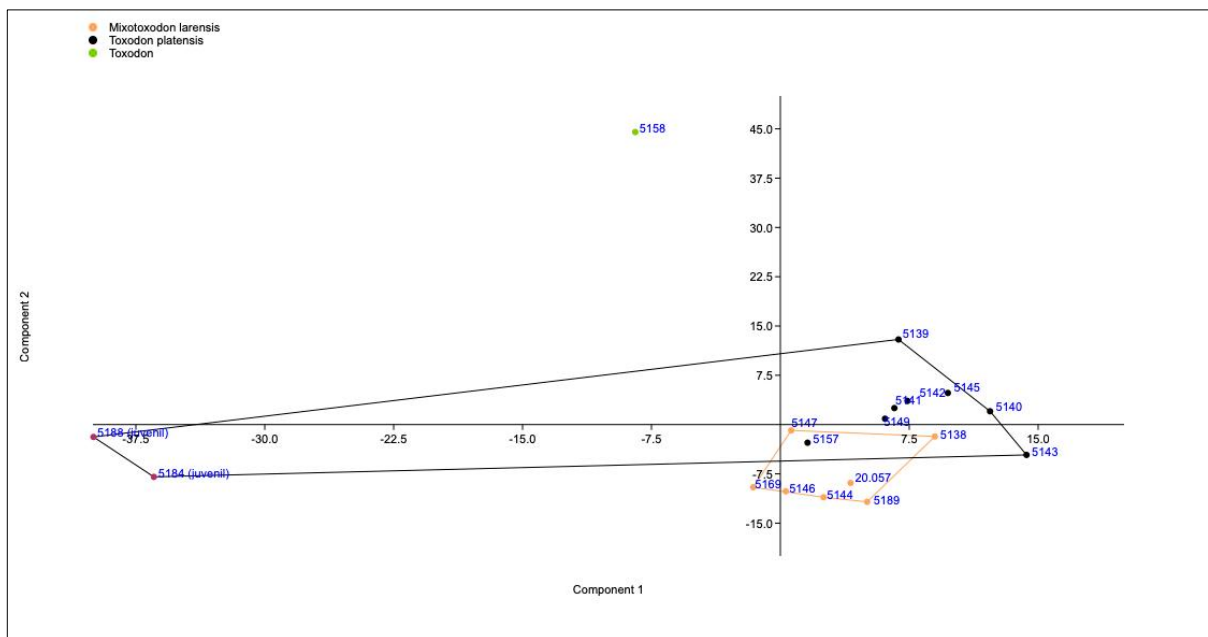


Figura 21. Projeção bidimensional da Análise de Componentes Principais (PCA) aplicada aos calcâneos de Toxodontidae, mostrando a distribuição morfológica entre os espécimes analisados. Observam-se os adultos de *Mixotoxodon larensis* (laranja) e *Toxodon platensis* (preto), além de um exemplar de identificação taxonômica incerta (*Toxodon sp.*, verde).

O espécime de atribuição incerta, MCL-5158 (*Toxodon sp.*), se diferenciou de maneira clara tanto de espécimes de *T. platensis* quanto de *M. larensis* ao longo do PC 2, apresentando o escore positivo mais alto de toda a amostra (+45,0). Considerando os *loadings* deste eixo, o exemplar MCL-5158 caracteriza-se por um alongamento extremo do colo calcaneal (LCOL) e da *tuber calcanei* (LTUB) do calcâneo, exacerbando as características típicas do gênero *Toxodon*. Essa posição morfométrica sugere que, embora apresentando similaridades morfológicas com *T. platensis*, o espécime possui dimensões ou proporções que extrapolam a variação observada na amostra analisada.

3.2 Análise Discriminante Linear (LDA)

Com o objetivo de validar a segregação taxonômica observada na PCA e investigar a classificação do espécime de atribuição incerta (MCL-5158), foi realizada uma Análise Discriminante Linear (LDA) utilizando o conjunto de dados de indivíduos adultos e o espécime MCL-5158.

O gráfico de dispersão da LDA (Figura 22) demonstrou uma separação completa entre os grupos. O Eixo 1 foi responsável por isolar drasticamente o espécime MCL-5158 (*Toxodon* sp.) de todos os demais exemplares, posicionando-o em um extremo negativo distante (-45,0). A análise dos coeficientes discriminantes (Tabela 3) revela que este eixo é fortemente influenciado pela CFEC (Comprimento da Face Ectal) e CFCU (Comprimento da Face Cuboide) em oposição ao LTUB (Largura do *Tuber calcanei*), indicando proporções singulares nas faces articulares deste indivíduo.

Variável	Abreviação	Eixo 1	Eixo 2
Comprimento da Face Ectal	CFEC	0.8546	-0.0749
Comprimento da Face Cuboide	CFCU	0.1993	0.5534
Largura da Face Ectal	LFEC	0.0427	0.5534
Largura da Face Fibular	LFFI	-0.3321	0.4207
Comprimento da Face Fibular	CFFI	0.1995	0.1543
Largura Total das Faces Fibular e Ectal	LTFE	0.1993	0.1410
Largura do Colo Calcaneal	LCOL	0.0013	0.3000
Largura da Face Navicular	LNAV	-0.0010	-0.1278
Comprimento do <i>Sustentaculum tali</i>	CSUS	-0.0866	-0.1204
Largura do <i>Tuber calcanei</i>	LTUB	0.0092	-0.2712

Tabela 3. Cargas fatoriais (*loadings*) das variáveis morfométricas nos dois primeiros eixos da Análise Discriminante Linear (LDA). Os valores indicam a contribuição relativa de cada medida para a separação dos grupos.

O Eixo 2, por sua vez, discriminou com clareza os gêneros *Toxodon* e *Mixotoxodon*. Os espécimes de *T. platensis* agruparam-se exclusivamente nos valores positivos deste eixo, enquanto *M. laevis* ocupou os valores negativos. A variável com maior poder discriminante para esta separação foi, novamente, o LCOL (Largura do Colo Calcaneal), apresentando a maior

carga positiva no Eixo 2 (0,757). Este resultado corrobora estatisticamente a inferência obtida na PCA, confirmando o alongamento do colo calcaneal como o caráter morfométrico de maior diagnose para a distinção entre os dois táxons.

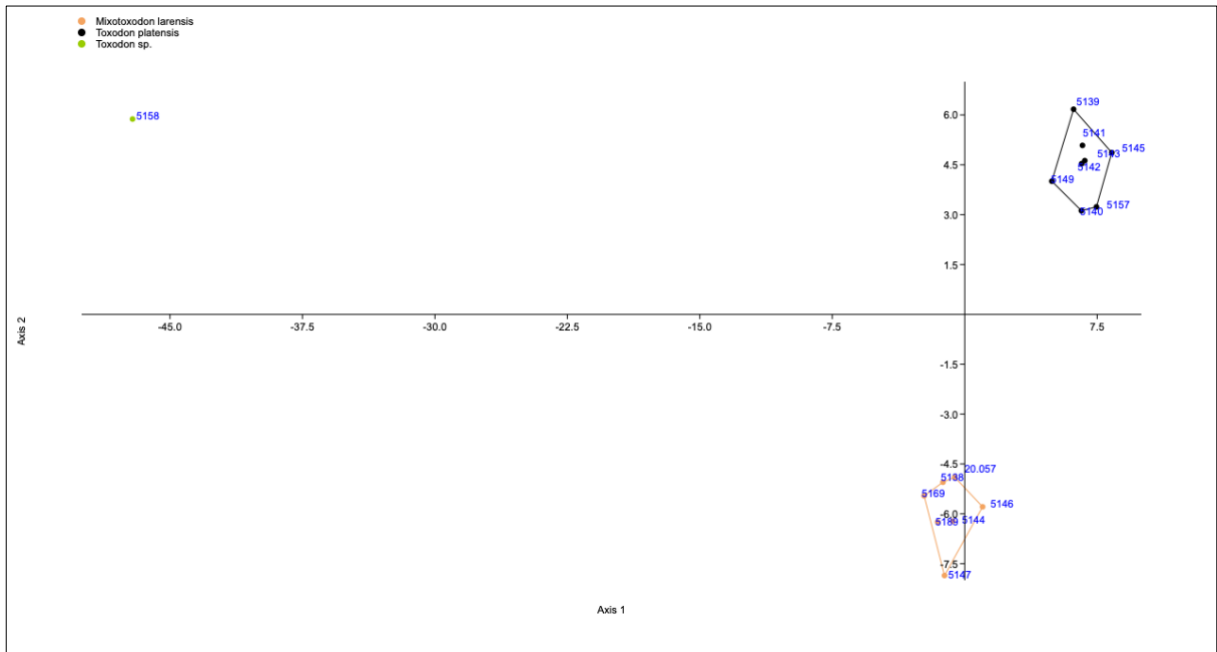


Figura 22. Gráfico de dispersão (*scatter plot*) dos escores da Análise Discriminante Linear (LDA) realizada com os calcâneos de indivíduos adultos. Os eixos representam as duas primeiras funções discriminantes. Os pontos pretos correspondem aos espécimes de *Toxodon platensis* e os pontos laranjas aos espécimes de *Mixotoxodon larensis*. O ponto verde isolado representa o espécime de atribuição incerta (MCL-5158, *Toxodon* sp.).

4 DISCUSSÃO

4.1 Morfologia Comparada e Taxonomia

A análise qualitativa dos calcâneos confirmou caracteres diagnósticos robustos para a distinção entre os gêneros *Toxodon* e *Mixotoxodon*, corroborando as diagnoses clássicas e revisões sistemáticas do grupo (Van Frank, 1957; Mendonça, 2012).

Nos espécimes atribuídos a *Toxodon platensis*, a presença de uma crista óssea proeminente separando as faces articulares ectal e fibular constitui uma característica constante, observada tanto em indivíduos adultos quanto juvenis (e.g., MCL-5188). Em contraste, os espécimes referidos a *Mixotoxodon larensis* exibiram consistentemente a confluência entre as faces ectal e fibular, resultando em uma superfície articular contínua e larga, sem a interposição de crista delimitadora (Figura 23). Esta configuração valida a diagnose proposta por Van Frank (1957), que estabeleceu este caráter como uma das principais autapomorfias do gênero para diferenciá-lo das formas pampeanas como *Toxodon*. A ausência da crista pode sugerir uma mecânica articular distinta, possivelmente permitindo uma distribuição de carga mais uniforme ou uma amplitude de movimento ligeiramente diferente na articulação subtalar, o que pode estar relacionado às adaptações de *Mixotoxodon* a ambientes tropicais e florestados, em contraste com os ambientes abertos inferidos para *Toxodon* (Paula Couto, 1979; Lundelius *et al.*, 2013).

Adicionalmente, a morfologia do *sustentaculum tali* revelou-se diagnóstica para a distinção dos táxons. Em *Toxodon*, observa-se uma projeção medial marcadamente digitiforme, comumente referida como “em forma de polegar”, que suporta uma face sustentacular de contorno subcircular. Em contraste, *Mixotoxodon* tende a exibir uma conformação mais triangular ou trilateral, na qual a face sustentacular assume um formato nitidamente elíptico (Figura 23). Essas distinções morfológicas corroboram as observações de Van Frank (1957), que destacou as proporções mais alongadas e a geometria das superfícies articulares como caracteres fundamentais para a segregação desses gêneros.

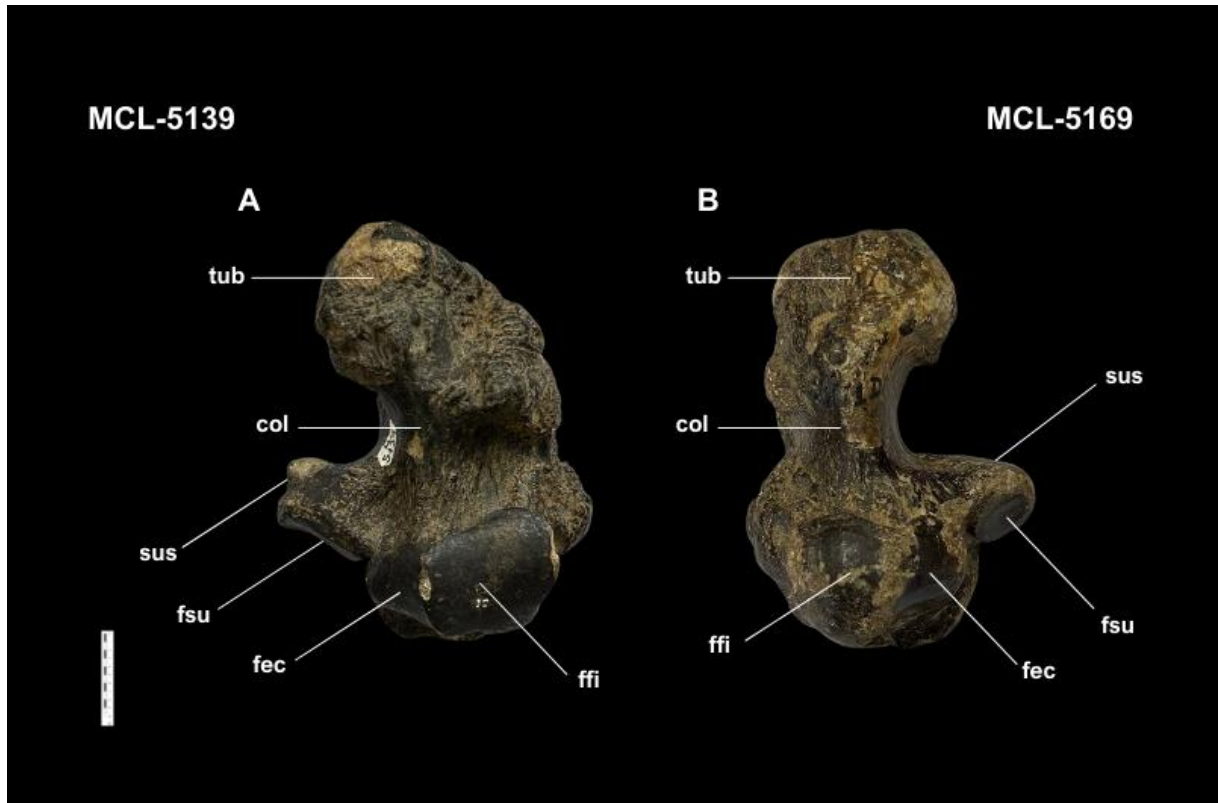


Figura 23. Vista dorsal comparativa do calcâneo de *Toxodon* e *Mixotoxodon*. (A) Calcâneo esquerdo de *Toxodon platensis* MCL-5139; (B) Calcâneo direito de *Mixotoxodon laevis* MCL-5169. Abreviações: **col**–colo calcaneal; **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular; **sus**–sustentaculum tali; **tub**–tuber calcanei. Barra de escala: 10 cm.

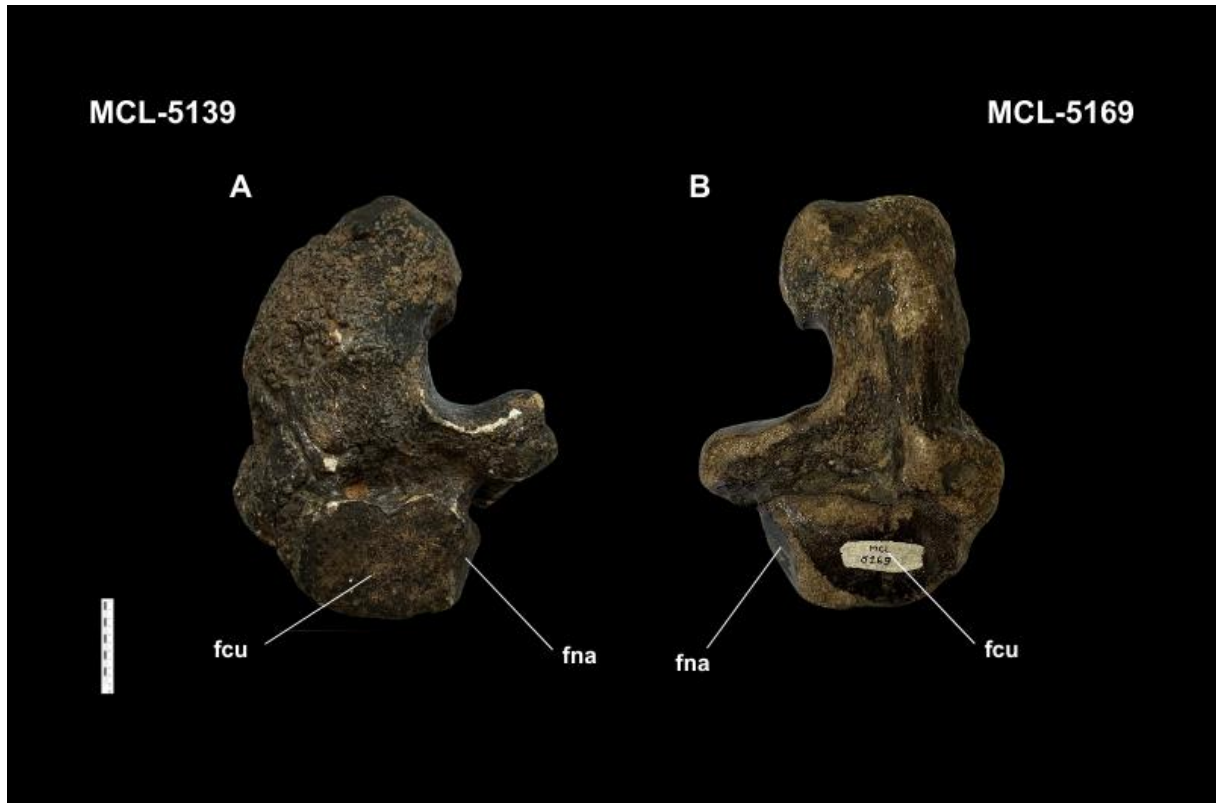


Figura 24. Vista ventral comparativa do calcâneo de *Toxodon* e *Mixotoxodon* detalhando as faces articulares distais. (A) *Toxodon platensis* MCL-5139; (B) *Mixotoxodon larensis* MCL-5169. Abreviações: **fcu**–face articular cuboide; **fec**–face articular ectal; **ffi**–face articular fibular; **fna**–face articular navicular. Barra de escala: 10 cm.

4.2 Diferenciação Morfológica do Calcâneo e Implicações Taxonômicas

A análise conjunta dos dados morfométricos (PCA e LDA) e dos caracteres qualitativos revelou um padrão consistente de segregação entre os calcâneos atribuídos a *Toxodon platensis* e *Mixotoxodon larensis*, corroborando a distinção genérica proposta na literatura clássica e recente.

Sob a ótica morfométrica, a separação observada ao longo do primeiro componente principal (PC 1) na análise de adultos é devida primariamente ao alongamento do colo do calcâneo. Esta variável indica que os espécimes de *T. platensis* se distinguem por possuírem um colo calcaneal proporcionalmente mais longo em relação ao corpo do osso do que *M. larensis*. Em contrapartida, os espécimes de *M. larensis* ocuparam o espaço morfométrico associado a colos mais curtos e robustos, validando as observações de Van Frank (1957) sobre a natureza compacta do tarso neste gênero.

Essa distinção quantitativa é reforçada pela análise qualitativa das superfícies articulares. Enquanto a morfometria detectou diferenças nas proporções lineares, a anatomia comparada evidenciou que *T. platensis* possui uma crista óssea proeminente separando as faces ectal e fibular, uma característica ausente em *M. larensis*, cujas faces são confluentes. A congruência entre a morfometria (colo robusto vs. delgado) e a morfologia qualitativa (faces separadas vs. confluentes) fortalece a diagnose taxonômica estabelecida originalmente por Owen (1837) para *Toxodon* e por Van Frank (1957) para *Mixotoxodon*, sugerindo que essas diferenças não são meros artefatos de variação geográfica, mas reflexos de trajetórias evolutivas distintas dentro de Toxodontidae.

Por outro lado, a configuração articular de *M. larensis* (faces confluentes) e seu colo mais delgado sugerem um arranjo biomecânico distinto. A ausência da crista interfacetar poderia permitir uma amplitude de movimento ligeiramente diferenciada na articulação subtalar ou uma distribuição de carga distinta sobre o astrágalo. Tais características são condizentes com um animal que, embora também de grande porte, habitava ambientes de topografia e vegetação distintas (intertropicais) em comparação às planícies abertas habitadas por *Toxodon* (Lundelius *et al.*, 2013). Portanto, a diferenciação morfológica aqui documentada reflete prováveis especializações ecomorfológicas para lidar com a sustentação de peso e locomoção em nichos ecológicos distintos.

4.3 Efeito da Ontogenia na Morfologia do Calcâneo

A inclusão dos espécimes juvenis (MCL-5184 e MCL-5188) na análise morfométrica revelou que a ontogenia atua como um vetor primário de variação no calcâneo de Toxodontidae. O distanciamento extremo desses indivíduos em relação aos adultos no espaço multivariado não é apenas um reflexo da diferença de tamanho isométrico, mas sim de mudanças alométricas nas proporções de estruturas funcionais chave.

A segregação dos juvenis foi determinada, quantitativamente, pelos valores das variáveis LTUB (Largura do *Tuber calcanei*) e CSUS (Comprimento do *Sustentaculum tali*). A forte influência da LTUB reflete diretamente uma característica qualitativa crucial descrita nestes espécimes: a ausência de fusão da epífise do *tuber calcanei*. Em mamíferos ungulados, o tuber atua como o braço de alavanca para a inserção do tendão calcâneo comum. O desenvolvimento tardio e a ossificação final desta estrutura em adultos respondem às demandas

biomecânicas de alavancagem necessárias para movimentar uma massa corporal que, em *Toxodon*, ultrapassava uma tonelada (Fariña *et al.*, 1998; Shockey *et al.*, 2007). Portanto, enquanto a ossificação define a maturação do indivíduo, é o desenvolvimento do *sustentaculum tali* que reflete, de fato, a resposta mecânica ao aumento de carga durante a ontogenia.

Qualitativamente, no entanto, observa-se um padrão contrastante de conservadorismo morfológico nas superfícies articulares. Ao contrário do tuber, que sofre modificações drásticas, as faces ectal e fibular nos juvenis já apresentam a configuração diagnóstica observada nos adultos de *T. platensis*, incluindo a proporção assimétrica (fibular > ectal) e, notavelmente, a presença da crista interfacetar (descrita no espécime MCL-5184).

Essa estabilidade precoce da morfologia articular sugere que a configuração da articulação subtalar é estabelecida cedo na ontogenia, garantindo a funcionalidade e estabilidade da locomoção desde as fases iniciais da vida, um padrão condizente com espécies precociais (que nascem e logo caminham). Em contrapartida, as estruturas associadas à potência muscular (como o *sustentaculum tali* e o *tuber calcanei*) sofrem remodelagem contínua para acompanhar o ganho de massa, tornando-se mais robustas e proeminentes nos estágios adultos (Elissamburu, 2012).

Dessa forma, a morfologia do calcâneo em *Toxodon* exibe um desacoplamento ontogenético: as faces articulares (diagnose taxonômica) são formadas precocemente, permitindo a identificação da espécie mesmo em juvenis, enquanto as proporções do corpo e do tuber (função mecânica) são plásticas e dependentes do estágio de maturação esquelética.

4.4 Análise Morfométrica e Atribuição Taxonômica do Espécime MCL-5158

A posição do espécime MCL-5158 (*Toxodon* sp.) nas análises multivariadas revelou uma divergência morfométrica acentuada em relação à variação observada aqui para *Toxodon platensis* e *Mixotoxodon larensis*. Contrariando uma afinidade inicial, a inspeção detalhada dos gráficos de PCA e, sobretudo, da Análise Discriminante (LDA), demonstra que este espécime não se agrupa com *T. platensis*, mas ocupa um espaço morfométrico inexplorado pelos demais indivíduos da amostra.

Qualitativamente, o calcâneo MCL-5158 compartilha com *T. platensis* a característica diagnóstica fundamental: a presença de limites bem definidos separando as faces articulares fibular e ectal, diferindo da confluência observada em *M. larensis* (Van Frank, 1957). No entanto, sua morfologia diverge drasticamente em termos de robustez. A descrição anatômica revela uma diáfise com perfil irregular e presença de protuberâncias ósseas, conferindo ao elemento um aspecto maciço. Além disso, o *tuber calcanei* apresenta-se notavelmente alargada em relação ao padrão observado nos demais espécimes de *Toxodon*. Esta observação qualitativa é corroborada quantitativamente pelos *loadings* da LDA (Tabela 3), onde a variável LFEC (Largura da Face Ectal) e LFCU (Largura da Face Cuboide) apresentaram cargas extremamente altas e positivas, indicando uma desproporção lateral (alargamento) que não acompanha o crescimento isométrico das outras medidas.

A singularidade morfológica do MCL-5158 não parece ser um caso isolado. Uma conformação notavelmente semelhante é observada no espécime MHNT-VT-1919, figurado por Mendonça (2012, p. 114, fig. 52) como pertencente ao gênero *Toxodon*. Assim como no exemplar aqui analisado, o calcâneo apresentado por Mendonça exibe uma diáfise extremamente robusta e um *tuber calcanei* com acentuada expansão lateral, conferindo à peça um aspecto maciço que difere da morfologia mais graciosa tipicamente ilustrada para *Toxodon platensis*.

A combinação de afinidade diagnóstica com *Toxodon* (faces separadas) e a divergência morfométrica extrema (hiper-robustez) permite levantar três hipóteses interpretativas:

- (1) Afinidade com Morfotipos Robustos ou Outros Gêneros (e.g., *Trigodonops*):** Uma possível explicação é que o MCL-5158 pertença a um táxon de Toxodontidae distinto de *Toxodon platensis* (*sensu stricto*), representando um morfotipo robusto historicamente tratado sob nomenclaturas distintas. O registro pleistocênico do Nordeste inclui espécimes de grande porte e morfologia calcaneal “hiper-robusta”, que chegaram a ser descritos sob o gênero *Piauhetherium* (Guérin e Faure, 2013). Assumindo-se a revisão de Silva (2019), que sinonimiza essas formas a *Trigodonops lopesi*, o *tuber calcanei* alargado e a estrutura maciça do MCL-5158 assemelham-se notavelmente ao padrão desse táxon. Dessa forma, o espécime aqui analisado (assim como o material MHNT-VT-1919 figurado por Mendonça, 2012) pode sinalizar a presença de *Trigodonops* em nossa amostra, representando um terceiro táxon com

morfologia calcaneal divergente daquela observada nas formas típicas de *T. platensis* e *M. larensis*. Contudo, a confirmação definitiva desta hipótese esbarra na ausência de descrições de calcâneos associados inequivocamente a *Trigodonops* na literatura, visto que as diagnoses do gênero baseiam-se quase exclusivamente em caracteres cranianos.

(2) Dimorfismo Sexual Acentuado ou Variação Intraespecífica Extrema:

Alternativamente, se a atribuição a *Toxodon* for mantida (baseada na separação das faces, caráter conservador), o espécime pode representar um extremo de variação intraespecífica. *Toxodon platensis* apresenta um alto grau de variabilidade morfológica, o que historicamente levou à descrição de diversas “espécies” baseadas em diferenças de tamanho, hipótese primeiramente contestada por Lydekker (1893) ao sugerir dimorfismo sexual. Estudos em ungulados modernos e extintos demonstram que o dimorfismo sexual pode se manifestar na robustez dos ossos de suporte de peso, especialmente em espécies polígamas onde os machos são significativamente mais massivos (Mendonça, 2012). Neste cenário, o MCL-5158 poderia corresponder a um macho dominante ou senil de *T. platensis*, cuja hiper-robustez do calcâneo seria uma resposta biomecânica ao suporte de uma massa corporal no limite superior da espécie (>1.500 kg), exacerbada por contínua remodelação óssea ao longo da vida (Elissamburu, 2012). No entanto, a extrema singularidade e falta de continuidade com outros indivíduos de *T. platensis* em nossa amostra podem representar um obstáculo para essa explicação.

(3) Anomalia Paleopatológica e Estresse Biomecânico:

Uma terceira hipótese para a morfologia aberrante do MCNPM-5158 é a ocorrência de uma enfermidade óssea. O registro fóssil da megafauna pleistocênica sul-americana frequentemente exhibe patologias articulares associadas à sobrecarga biomecânica contínua, uma consequência direta da elevada massa corporal desses táxons (Ferigolo, 1992; Barbosa *et al.*, 2023). As protuberâncias irregulares observadas na diáfise e o alargamento desproporcional do *tuber calcanei* podem resultar de intensa remodelação óssea induzida por afecções como osteoartrose ou entesopatias crônicas, calcificação e ossificação exagerada nos locais de inserção do tendão calcâneo comum (Rothschild e Martin, 2006). Considerando que os toxodontes suportavam pesos superiores a uma tonelada, injúrias articulares no tarso poderiam desencadear a formação de expressivos osteófitos (crescimento ósseo excessivo), conferindo ao elemento um aspecto maciço e hiper-robusto. Sob essa ótica,

o espécime não representaria uma variação taxonômica, mas sim um indivíduo de *Toxodon platensis* que desenvolveu e sobreviveu a uma condição patológica severa em resposta a estresses mecânicos.

É relevante notar que Mendonça (2012) optou por manter a identificação daquele espécime em nomenclatura aberta (*Toxodon* sp.), sem atribuí-lo especificamente à espécie-tipo *T. platensis*. Essa cautela taxonômica, somada aos dados morfométricos do presente estudo (onde o MCL-5158 se isolou como um outlier extremo), reforça a hipótese da existência de um morfotipo de calcâneo “hiper-robusto” no registro fóssil. A semelhança entre o MCL-5158 e o material descrito por Mendonça sugere que essa variação não é apenas um artefato patológico individual, mas sim um padrão morfológico recorrente, possivelmente associado a uma variante taxonômica distinta ou a uma variação populacional extrema compartilhada entre diferentes localidades.

Doutorado apresentada ao Programa de pós-graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2019. 141p.

SILVA, A. K. B.; OLIVA, E. V. Novos materiais de *Toxodon platensis* do Pleistoceno Superior da localidade Tamanduá de Cima, município de São Bento do Una, estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista de Geociências do Nordeste**, v. 7, n. 2, p. 172–178, 2021. DOI: 10.21680/2447-3359.2021v7n2ID19250. Disponível em: <https://periodicos.ufrn.br/revistadoregne/article/view/19250>. Acesso em: 7 dez. 2025.

SIMPSON, G. G. *Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals*. New Haven and London: **Yale University Press**. 1980.

SCOTT, W. B. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Paleontology III. Part II. Toxodonta. In: SCOTT, W. B. (ed.). *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896–1899*. Princeton: **Princeton University**; Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), 1912. p. 111–300.

SHOCKEY, B. J. Specialized knee joints in some extinct, endemic, South American herbivores. **Acta Paleontologica Polonica**, v. 46, n. 2, p. 277–288, 2001.

SHOCKEY, B. J.; CROFT, D. A.; ANAYA, F. Analysis of Function in the Absence of Extant Functional Analogs: A Case Study of Mesotheriid Notoungulates. **Paleobiology**, 33 (2), p. 227–247, 2007.

SHOCKEY, B. J.; FLYNN, J. J. Morphological Diversity in the Postcranial Skeleton of Casamayoran (?Middle to Late Eocene) Notoungulata and Foot Posture in Notoungulates. **American Museum Novitates**, 2007(3601), 1–26, 2007.

SHOCKEY, B. J.; FLYNN, J.; CROFT, D.; WYSS, A.; NEINAST, A. Phylogenetic analysis of relationships among traditional families of Notoungulata using postcranial characters. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 3, p. 181A, 2009.

SHOCKEY, B.; FLYNN, J. J.; CROFT, D. A.; GANS, P.; WYSS, A. R. New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. **American Museum Novitates** 3737: 1–64. 2012.

STRÖMBERG, C. A. E.; DUNN, R. E.; MADDEN, R. H.; KOHN, M. J.; CARLINI, A. A. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. **Nature Communications**, v. 4, p. 1478, 2013.

SZALAY, F. S. Phylogenetic relationships and a classification of the eutherian Mammalia. In: HECHT, M. K.; GOODY, P. C.; HECHT, B. M. (Ed.). **Major patterns in vertebrate evolution**. New York: Plenum Press, 1977. p. 315–374.

SZALAY, F. S. Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters. **Cambridge University Press**, New York, 480 p. 1994.

VAN FRANK, R. A fósil collection from northern Venezuela. I. Toxodontidae (Mammalia: Notoungulata). **American Museum Novitates**, n. 1850, p. 1–38, 1957.

5 CONCLUSÕES

A análise integrada da morfologia do calcâneo em Toxodontidae do Pleistoceno brasileiro, combinando abordagens morfométricas e qualitativas, permitiu estabelecer critérios sólidos para a diferenciação taxonômica e para a melhor compreensão da variabilidade do grupo. Os resultados demonstram a existência de uma segregação morfométrica nítida e sem sobreposição entre *Toxodon platensis* e *Mixotoxodon larensis*, em que a Largura do Colo Calcaneal (LCOL) atuou como a variável de maior poder discriminatório. *Toxodon platensis* caracteriza-se por um colo calcaneal proporcionalmente mais robusto, enquanto *Mixotoxodon larensis* apresenta um colo mais delgado, refletindo o padrão compacto do tarso descrito para o gênero.

Essa distinção quantitativa é corroborada por diferenças anatômicas consistentes nas superfícies articulares, que se mostraram diagnósticas. O calcâneo de *Toxodon platensis* distingue-se pela presença de uma crista óssea proeminente separando as faces ectal e fibular, além de um *sustentaculum tali* com projeção medial digitiforme. Em contraste, *Mixotoxodon larensis* é diagnosticado pela confluência das faces ectal e fibular, formando uma superfície articular contínua, associada a um *sustentaculum tali* de conformação triangular. Tais divergências transcendem a simples variação morfológica, refletindo prováveis especializações biomecânicas distintas: a configuração de *Toxodon* sugere maior restrição de movimentos laterais e estabilidade para suporte de peso, enquanto a anatomia de *Mixotoxodon* poderia indicar uma mecânica articular adaptada a diferentes demandas de distribuição de carga.

Adicionalmente, observou-se que a ontogenia exerce forte influência sobre as proporções lineares do osso, com indivíduos juvenis ocupando um espaço morfométrico distinto devido à ausência de fusão da epífise do *tuber calcanei*. Contudo, os caracteres qualitativos diagnósticos, especificamente a separação ou confluência das faces, mostraram-se conservados desde os estágios juvenis, permitindo a identificação taxonômica segura mesmo em espécimes imaturos. Por outro lado, a presença do espécime MCL-5158 (*Toxodon* sp.), caracterizado por hiper-robustez e alargamento acentuado do *tuber calcanei*, desafia a dicotomia tradicional do grupo no Nordeste brasileiro. A morfologia aberrante deste exemplar levanta três hipóteses principais: (1) a presença de táxons robustos distintos na região, como *Trigodonops*; (2) a ocorrência de dimorfismo sexual ou variação intraespecífica extrema; e (3)

o desenvolvimento de anomalias paleopatológicas severas decorrentes de estresse biomecânico contínuo. Tais evidências sugerem que a diversidade e a paleobiologia de Toxodontidae podem ser substancialmente mais complexas do que o previamente reconhecido.

Diante desse cenário, torna-se evidente a necessidade de fomento a novas investigações focadas no esqueleto pós-craniano desses megamamíferos. Historicamente negligenciados em revisões sistemáticas em favor de caracteres craniodentários, elementos apendiculares, como o calcâneo aqui analisado, demonstram possuir um inegável valor taxonômico, filogenético e ecomorfológico. A ampliação da amostragem fóssil e a inclusão integrada de outros ossos do pós-crânio em estudos futuros são passos fundamentais e urgentes. Somente através dessa abordagem mais holística será possível desvendar a verdadeira diversidade, as relações de parentesco e as complexas adaptações paleobiológicas dos Toxodontidae pleistocênicos, especialmente na subamostrada região intertropical brasileira.

Referências

- ALSTON, E. R. On the classification of the order Glires. **Proceedings of the Zoological Society of London**, London, v. 44, n. 1, p. 61-98, 1876.
- AMEGHINO, F. **Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina**. Buenos Aires: Imprenta de Pablo E. Coni e Hijos, 1889. 1027 p. (Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, v. 6).
- AMEGHINO, F. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba**, Córdoba, v. 13, p. 259-452, 1894.
- AMEGHINO, F. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. **Boletín del Instituto Geográfico Argentino**, Buenos Aires, v. 15, p. 603-660, 1895.
- AMEGHINO, F. Mammifères crétacés de l'Argentine: Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. **Boletín del Instituto Geográfico Argentino**, Buenos Aires, v. 18, p. 406-521, 1897.
- ARMELLA, M. A.; GARCÍA-LÓPEZ, D. A.; BABOT, M. J.; DERACO, V.; HERRERA, C. M.; SAADE, L.; BERTELLI, S. Postcranial remains of basal tyrotherian notoungulates from the Eocene of northwestern Argentina. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 65, n. 2, p. 413-428, 2020.
- BARBOSA, F. H. S.; DANTAS, M. A. T.; DIAS, D. E. M.; MACIEIRA, F. Bone diseases in a Pleistocene South American native ungulate species: the case of *Toxodon platensis* Owen, 1837 (Mammalia, Notoungulata, Toxodontidae). **Historical Biology**, 2023.
- BARNOSKY, A. D.; KOCH, P. L.; FERANEC, R. S.; WING, S. L.; SHABEL, A. B. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. **Science**, Washington, v. 306, n. 5693, p. 70-75, 2004.
- BRAGA, C.; COSTA, J. da; NEVES, G.; ARAUJO, A. de; LEAL, L.; MARTINS, G.; TRIFILIO, L.; DANTAS, M. Taxonomic, paleoecological and taphonomic insights on the megafauna of Toca do Angico, Campo Formoso, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 173, p. 105971, 2026.
- BERGQVIST, L. P. **Macraucheniidae (Litopterna) do Cenozoico superior da América do Sul e filogenia dos Litopterna**. 1996. Tese (Doutorado em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1996.
- BERGQVIST, L. P.; ABUHID, V. S.; GIUDICE, G. M. L. Mamíferos. In: CARVALHO, I. S. (ed.). **Paleontologia**. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004. p. 833–861. 861 p.
- BILLET, G. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) Based on Cranial and Dental Characters. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 9(4). p. 481- 497, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772019.2010.528456>.

BOND, M.; CERDEÑO, E.; LÓPEZ, G. Los ungulados nativos de América del Sur. In: RABASSA, J.; SALEMME, M. (Ed.). **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. Rotterdam: Balkema, 1995. v. 9, p. 177-205.

CARRILLO, J. D.; AMSON, E.; JARAMILLO, C.; SÁNCHEZ, R.; QUIROZ, L.; CUARTAS, C.; RINCÓN, A. F.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. The Neogene record of northern South American native ungulates. **Smithsonian Contributions to Paleobiology**, v. 101, 80 p., 2018. DOI: 10.5479/si.1943-6688.101.

CARTELLE, C. **Tempo passado: Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais**. Belo Horizonte. Ed. Palco, 132 p. 1994.

CIFELLI, R. L. South American ungulate evolution and extinction. In: STEHLI, F. G.; WEBB, S. D. (eds.). **The Great American Biotic Interchange**. Boston: Springer US, 1985. p. 249–266. DOI: 10.1007/978-1-4684-9181-4.

CIFELLI, R. L. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). **American Museum Novitates**, New York, n. 2772, p. 1-49, 1983.

CIFELLI, R. L. The phylogeny of the native South American ungulates. In: SZALAY, F. S.; NOVACEK, M. J.; MCKENNA, M. C. (eds.). **Mammal Phylogeny**. New York: Springer-Verlag, 1993. v. 2, p. 195–216.

CIONE, A. L.; GASPARINI, G. M.; SOIBELZON, E.; SOIBELZON, L. H.; TONNI, E. P. The Great American Biotic Interchange: A South American perspective. In: CIONE, A. L.; GASPARINI, G. M.; SOIBELZON, E.; SOIBELZON, L. H.; TONNI, E. P. (Ed.). **Metatheria and Filholiktis**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 1-5. (SpringerBriefs in Earth System Sciences).

COSTA, Paulo; CHAHUD, Artur; OKUMURA, Mercedes. Analysis of dental and osteological elements of Toxodontidae (Mammalia: Notoungulata) from Late Pleistocene–Holocene deposits of the Ribeira of Iguape Valley, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 27, e20240424, 2025. DOI: 10.4072/rbp.2024.4.0424.

CROFT, D. A. Placentals: Endemic South American Ungulates. In: **Encyclopedia of Paleontology**. 1999. p. 890–906.

CROFT, D. A.; WEINSTEIN, D. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 269 (1-2):03-114, 2008.

CROFT, D. A.; FLYNN, J. J.; WYSS, A. R. The Tinguiririca Fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American mammal faunas. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 1, p. 191-211, 2008.

CROFT, D. A. **Horned armadillos and rafting monkeys: the fascinating fossil mammals of South America**. Bloomington: Indiana University Press, 2016. 304 p.

CROFT, D. A.; GELFO, J. N.; LÓPEZ, G. M. Splendid innovation: the extinct South American native ungulates. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 48, p. 259–290, 2020. DOI: 10.1146/annurev-earth-072619-060126.

DANTAS, M. A. T.; CHERKINSKY, A.; BOCHERENS, H.; DREFAHL, M.; BERNARDES, C.; FRANÇA, L. M. Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: Feeding ecology ($\delta^{13}\text{C}$), niche breadth and overlap. **Quaternary Science Reviews**, v. 170, p. 152-163, 2017.

DAVIS, E. B.; MCHORSE, B. K. A method for improved identification of postcrania from mammalian fossil assemblages: multivariate discriminant function analysis of camelid astragali. **Palaeontologia Electronica**, v. 16, n. 3, p. 1-14, 2013.

ELISSAMBURU, A. Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. **Estudios Geológicos**, Madrid, v. 68, n. 1, p. 91-111, 2012.

FARIÑA, R. A.; VIZCAÍNO, S. F.; BARGO, M. S. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. **Mastozoología Neotropical**, Mendoza, v. 5, n. 2, p. 87-108, 1998.

FARIÑA, R. A.; VIZCAÍNO, S. F.; IULIIS, G. D. Megafauna: Giant Beasts of Pleistocene South America. **Bloomington: Indiana University Press**, 2013. 448 p. ISBN 978-0-253-00230-3.

FERIGOLO, J. Non-human vertebrate paleopathology of some Brazilian Pleistocene mammals. In: ARAÚJO, A. J. G.; FERREIRA, L. F. (Eds.). **Paleopatología e Paleoepidemiología: Estudos Multidisciplinares**. Rio de Janeiro: ENSP/FIOCRUZ, 1992. p. 213-234.

FERRERO, B. S. **Diversidad de los mamíferos del Cuaternario de la provincia de Entre Ríos, Argentina: aspectos evolutivos, paleozoogeográficos y bioestratigráficos**. 2009. Tese (Doutorado em Ciências Naturais) – Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 2009.

FERRERO, B. S.; BRANDONI, D.; NORIEGA, J. I.; CARLINI, A. A. Mamíferos de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, Buenos Aires, v. 9, n. 1, p. 45-51, 2007.

FERRERO, B. S.; SCHMIDT, G. I.; PÉREZ-GARCÍA, M. I.; PEREA, D.; RIBEIRO, A. M. A new Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) from the upper Pliocene–lower Pleistocene of Uruguay. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 41(5), e2023167. 2021.

GERVAIS, P. Recherches sur les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale. In: CASTELNAU, F. (Ed.). **Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud**. Paris: P. Bertrand, 1855. v. 7, p. 1-63.

GOMES, V. S.; LESSA, C. M. B.; OLIVEIRA, G. R. de; BANTIM, R. A. M.; SAYÃO, J.; BOCHERENS, H.; DANTAS, M. A. T. Seasonal variations in diet ($\delta^{13}\text{C}$) and climate ($\delta^{18}\text{O}$) inferred through toxodonts enamel teeth during the Late Pleistocene in the Brazilian intertropical region. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 121, p. 104148, 2023.

GREGORY, W. K. The orders of mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v. 27, p. 1-524, 1910.

GUÉRIN, C.; FAURE, M. Un nouveau Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) du Pléistocène supérieur du Nordeste du Brésil. **Geodiversitas**, Paris, v. 35, n. 1, p. 155-205, 2013.

KRAGLIEVICH, L. La formación Friaseana del Río Frías, Río Fénix, Laguna Blanca, etc. y su fauna de mamíferos. **Physis**, Buenos Aires, v. 10, p. 127-161, 1930.

KRAGLIEVICH, L. Sobre la presencia de *Trigodonops* en la formación de Entre Ríos. **Anales del Museo Nacional de Historia Natural**, Buenos Aires, v. 36, p. 509-513, 1931.

LINNAEUS, C. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10. ed. Stockholm: **Laurentii Salvii**, 1758. v. 1.

LUNDELIUS, E.; BRYANT, V. M.; MANDEL, R.; THIES, K. J.; THOMS, A. The first occurrence of a toxodont (Mammalia, Notoungulata) in the United States. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, p. 229–232, 2013.

LYDEKKER, R. A study of the extinct ungulates of Argentina. **Anales del Museo de La Plata**, La Plata, v. 2, p. 1-91, 1893. (Paleontología Argentina).

MACHADO, C. C. C.; LUCENA, V. A.; CANASSA, N. F.; OLIVEIRA, D. H.; ARAUJO, H. F. P. Effects of paleoclimatic variables on suitable open habitats for Pleistocene–Holocene megafauna in South America. **Quaternary Research**, [s. l.], v. 123, p. 16-26, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/qua.2024.33>. Acesso em: 06 de julho de 2025.

MADDEN, R. H. **Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile**. 1990. 407 f. Dissertação (Mestrado em Paleontologia) Duke University, Durham. 1990.

MACFADDEN, B. J.; WANG, Y.; CERLING, T. E.; ANAYA, F. South American fossil mammals and carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 107, n. 3-4, p. 257-268, 1994.

MACFADDEN, B. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. **Quaternary Research**, 64:113-124, 2005.

MCKENNA, M. C.; BELL, S.K. *Classification of mammals above the species level*. New York: **Columbia University Press**, 631p. 1997

MENDONÇA, R. **Revisão dos toxodontes pleistocênicos brasileiros e considerações sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo, 1921) (Notoungulata, toxodontidae)**. 2007. 104 f. Dissertação (Mestrado em Ciências), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2007.

MENDONÇA, R. **Diversidade de Toxodontes Pleistocênicos (Notoungulata, Toxodontidae): Uma Nova Visão**. 2012. 166 f. Tese (Doutorado em Ciências), Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

NASIF, N.; MUSALEM, S.; CERDEÑO, E. A New Toxodont from the Late Miocene of Valle del Cajón (Catamarca, Argentina) and Taxonomic Remarks on the Family Toxodontidae (Notoungulata). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 591–600, 2000.

OWEN, R. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to Pachydermata and the herbivorous Cetacea. **Proceedings of the Geological Society of London**, v. 2, p. 541-542. 1837.

OWEN, R. Fossil Mammalia. In: DARWIN, C. R. (Ed.). **The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle**. London: Smith, Elder & Co., 1840. v. 1, n. 4, p. 81-111.

OWEN, R. **Odontography**: or a treatise on the comparative anatomy of the teeth. London: Hippolyte Baillière, 1845. 2 v.

OWEN, R. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary group (Marsupialia) of that order. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, London, v. 143, p. 291-310, 1853.

PAULA COUTO, C. Tratado de paleomastozoologia. Rio de Janeiro: **Academia Brasileira de Ciências**, 590p. 1979.

PATTERSON, B.; PASCUAL, R. The Fossil Mammal Fauna of South America. **Quarterly Review of Biology**, 43 (4):409-451. 1968.

POLITIS, G. G.; GUTIÉRREZ, M. A.; RAFUSE, D. J.; BLASI, A. The arrival of *Homo sapiens* into the Southern Cone at 14,000 years ago. **PLoS ONE**, v. 11, n. 9, p. e0162870, 2016.

PRATES, L.; PEREZ, S. I. Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 2175, 2021.

RIBEIRO, R. C.; KINOSHITA, A.; FIGUEIREDO, A. M. G.; CARVALHO, I. S.; BAFFA, O. Electron spin resonance dating of the late Quaternary megafauna fossils from Baixa Grande, Bahia, Brazil. **Quaternary International**, v. 305, p. 91-96, 2013.

RINCÓN, A. D. New Remains of *Mixotoxodon larensis* Van Frank 1957 (Mammalia: Notoungulata) From Mene de Inciarte Tar Pit, North-Western Venezuela. **Interciencia** 36.12:894-899. 2011.

ROSE, K. D.; BURKE DE LEON, V.; MISSIAEN, P.; RANA, R. S.; SAHNI, A.; SINGH, L.; SMITH, T. Early Eocene lagomorphs (Mammalia) from Western India and the early diversification of Lagomorpha. **Proceedings of the Royal Society B** 275: 1203–1208. 2008.

ROTH, S. Los Ungulados Sudamericanos. **Anales Del Museo de La Plata**, 5:1-36, 1903.

ROTHSCHILD, B. M.; MARTIN, L. D. Skeletal impact of disease. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, Albuquerque, v. 33, p. 1-226, 2006.

ROXO, M. G. O. Note on a new species of *Toxodon* Owen, *T. locoli* Roxo. Rio de Janeiro: Empresa Brasil Editora, 1921.

SILVA, A. K. B. **Toxodontídeos (Mammalia, Notoungulata) Pleistocênicos dos Estados de Pernambuco e Piauí do Nordeste, Brasil: Aspectos Sistemáticos e Paleoecológicos**. Tese de

VILLAVICENCIO, N. A.; LINDSEY, E. L.; MARTIN, F. M.; BORRERO, L. A.; MORENO, P. I.; MARSHALL, C. R.; BARNOSKY, A. D. Combination of humans and climate change drove the extinction of the South American megafauna. **Ecography**, v. 39, n. 2, p. 125-144, 2015.

WEBB, S. D.; PERRIGO, S. C. Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, p. 237–254, 1984.

APÊNDICE A

Relação dos materiais fósseis de Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) examinados. Os dados incluem número de tombo, lateralidade e procedência estratigráfica e geográfica dos espécimes depositados no Museu de Ciências Naturais da PUC Minas.

Táxon	Acervo	Lateralidade	Gaveta	N. de Catálogo	Localidade	Data da Coleta	Coletor	Data de ID.
<i>Mixotoxodon larensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Esquerdo	Sem Informação	20.057	Poço Azul (Nova Redenção), Bahia	Sem Informação	Sem Informação	Sem Informação
<i>Mixotoxodon larensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Esquerdo	64B	5138	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1983	Gisele M. Lessa	Outubro de 1986
<i>Mixotoxodon larensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64C	5144	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	Bernardo Gontijo	Outubro de 1986
<i>Mixotoxodon larensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64C	5146	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	C. Cartelle	Outubro de 1986
<i>Mixotoxodon larensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64C	5147	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	Gisele M. Lessa	Outubro de 1986
<i>Mixotoxodon larensis</i>	Museu de Ciências	Calcâneo Direito	64C	5169	Toca dos Ossos	Sem mês 1984	Equipe PUC	Sem Data

	Naturais da PUC Minas				(Ourolândia), Bahia			
<i>Mixotoxodon larensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64D	5189	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1983	Manuel A. Carvalho	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Esquerdo	64B	5139	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1983	Dilia	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Esquerdo	64B	5140	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	Maria	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64C	5141	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	Manuel A. Carvalho	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Esquerdo	64C	5142	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	Mauro Agostinho	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64C	5145	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	Lucas Gentipo	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64C	5149	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1985	Manuel A. Carvalho	Outubro de 1986

<i>Toxodon</i> sp.	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	152A	5158	Poço Azul (Nova Redenção), Bahia	2005	Equipe PUC	2022
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64C	5143	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1983	Alexandre S. ^[1] _[SEP] Paula	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Esquerdo	Sem Informação	5184	Sem Informação	Sem Informação	Sem Informação	Sem Informação
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Esquerdo	64C	5157	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1983	Mauro Agostinho	Outubro de 1986
<i>Toxodon platensis</i>	Museu de Ciências Naturais da PUC Minas	Calcâneo Direito	64D	5188	Toca dos Ossos (Ourolândia), Bahia	Julho de 1984	Maria	Outubro de 1986