

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

**Análise morfométrica crânio-dentária tradicional e craniana
geométrica do gênero *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla).**

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Zoologia da
Universidade Federal de Minas Gerais
para a obtenção do título de mestre

Larissa Costa Coimbra Santos Dumbá

Orientação: Prof. Dr. Mario Alberto Cozzuol

Co-Orientação: Prof. Dr. Rodrigo Parisi Dutra

Belo Horizonte, Março de 2018

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

**Análise morfométrica crânio-dentária tradicional e craniana
geométrica do gênero *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla).**

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós - Graduação em Zoologia da
Universidade Federal de Minas Gerais
para obtenção do título de mestre

Larissa Costa Coimbra Santos Dumbá

Orientação: Prof. Dr. Mario Alberto Cozzuol

Co-Orientação: Prof. Dr. Rodrigo Parisi Dutra

Belo Horizonte, Março de 2018

I wanna leave my footprints on the sands of time
Know that was something there
And something that I left behind
When I leave this world, I'll leave no regrets
Leave something to remember, so they won't forget

I was here
I lived, I loved
I was here
I did, I've done
Everything that I wanted
And it was more than I thought it would be
I will leave my mark so everyone will know
I was here

Beyoncé – “I Was Here”

AGRADECIMENTOS

Há muitos anos, as pessoas me conhecem como “a louca dos bichos”. Como esquecer dos dias na Fazenda do Barreiro, em Gouveia – MG, fazenda de meus já falecidos avô Eloy e vó Madrinha (Zezé), e os constantes sustos passados em meus pais ao descobrirem que em um piscar de olhos eu fugia de seus braços para ficar próxima dos cavalos, bois e vacas da fazenda. Como esquecer, ainda, das incontáveis vezes que eu pedia a eles que me levassem no zoológico de Belo Horizonte para ver a “gilafa”, e no Parque das Mangabeiras ver “os peixes cololidos”. Em casa a televisão não podia sair do “Discovery Channel”, a não ser que o canal fosse mudado para o “National Geographic” ou para o “Animal Planet”. E foram incontáveis os bichos de estimação que meu pai Gilson me dava, a meu pedido – canarinho, rolinha, pintinho, peixinhos e por fim minhas duas cachorrinhas Kimy e Pretinha (que são meus grandes amores até hoje).

Levando o amor pelos animais adiante, na adolescência eu só falava em me tornar médica veterinária. Contudo, com mais acesso a informações a respeito da área de trabalho, e estudando a Biologia mais a fundo no Ensino Médio, me apaixonei por toda ela (e já não mais apenas pelos animais) : ecologia, evolução, botânica, anatomia e fisiologia humanas. Adorava as aulas no laboratório e os professores de Biologia, e me destacava nas avaliações dessa disciplina. Assim, aos 17 anos e no último ano do ensino básico, escolhi prestar vestibular para o curso de Ciências Biológicas, uma escolha difícil – muitos familiares a princípio reprovaram minha decisão. Ignorando-os, fiz as provas dos vestibulares, e fui aprovada em todos os quatro que prestei. Passando na tão sonhada UFMG, ingressei no ano seguinte na jornada da graduação, na Licenciatura em Ciências Biológicas – certa de que um dia seria professora de Biologia do ensino básico.

O curso apresentou seus desafios logo no começo, mas segui consciente da minha escolha por fazer o que amava (e não aquilo que disseram que eu deveria fazer). Foram muitos altos e baixos, professores tão bons quanto ruins, estresse, amizades feitas, inimizades criadas, mas acima de tudo muito amor foi desenvolvido (e amadurecido ao longo do anos) pela Biologia. Estagiei em várias áreas, mas me encontrei ao final do curso, quando – restaurando minha antiga paixão pelos bichos – entrei para o Departamento de Zoologia do ICB – UFMG, mais especificamente para o Laboratório de Paleozoologia. E não há palavras que expressem suficientemente a minha gratidão pela oportunidade de trabalho, pelo ganho de conhecimento e por esse mestrado tão rico quanto tem sido. Foram muitas as instituições, profissionais e amigos que tornaram essa conquista possível, me ajudando e apoiando de uma forma ou outra.

Em primeiro lugar, agradeço a Deus por me iluminar, guiar e proteger ao longo dessa tão árdua mas compensadora jornada;

À FAPEMIG e à CAPES, pelas Bolsas de Auxílio;

Às coleções de Mastozoologia do ICB/UFMG, de Paleontologia e Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da PUC Minas – com agradecimento especial ao Prof. Dr. Castor Cartelle e ao Luciano (meu querido amigo Lulu) por sempre me receberem tão bem e por todo o auxílio nas visitas à Coleção - , e à Coleção de Mastozoologia do Museu Nacional/UFRJ pela oportunidade de trabalho e estudo – com agradecimento ao Prof. Dr. Luiz Flamarion;

Ao Prof. Dr. Mario Cozzuol, meu orientador, pela oportunidade de trabalhar em um ambiente de trabalho tão bacana que tenho o prazer de chamar de “meu lugar no mundo profissional”. Obrigada pela oportunidade, pelos ensinamentos e amizade. Cresci muito como profissional e como pessoa nesses quase 3 anos de convivência, e por isto sou muito grata.

Ao Prof. Dr. Rodrigo Parisi Dutra, meu co-orientador, por ter me ensinado tanto nesses últimos tempos, por toda a paciência e afincou em me ensinar e me ajudar sempre que precisei. Obrigada pelo exemplo de profissional e de amigo que és!

Aos professores do Departamento de Zoologia que lecionaram as disciplinas obrigatórias da grade do Mestrado e/ou que contribuíram de alguma forma para a minha formação acadêmica;

Aos colegas do Departamento de Zoologia, pelo companheirismo e ensinamentos;

Aos meus companheiros do Laboratório de Paleozoologia – Ana Luísa (xuxú, parceira de guerra), Evelyn, Bárbara, Rafaela, André e Sérgio - por todo o apoio, troca de informações, por todos os dias de convivência nesses últimos 3 anos (os cafés, os papos e as filosofias de vida);

Aos familiares e amigos que me apoiaram e torceram pelo meu sucesso;

Ao meu pai Gilson por todas as orações e torcida, e por ter ajudado a criar uma pequena bióloga em mim desde quando eu era criança;

Ao meu irmão Gilson, por todas as palhaçadas e alegrias de sempre;

À minha mãe Maria Arminda, por sempre ter acreditado em mim e ter sido (e sempre ser) a minha maior inspiração de vida, luta e fé;

À Verônica pela amizade, por tantas vezes ter sido um ombro amigo e por me lembrar que tudo bem não estar bem às vezes. Obrigada também por me ensinar a não me cobrar tanto, e aprender a comemorar mais as minhas vitórias já conquistadas;

Às meninas da Ala Dark (Andressa, Bárbara e Janine) por terem me proporcionado tantos momentos incríveis desde sempre, e principalmente por todo o apoio, amor e carinho que me deram nos momentos turbulentos do fim do mestrado;

À Tâmara por ser essa irmã que a vida me deu, por sempre acreditar em mim mesmo e principalmente quando eu não acreditava, por ser essa amiga que está sempre na primeira fileira da minha vida me motivando, torcendo e me ajudando a levantar quando preciso. Obrigada por tudo!

SUMÁRIO

Resumo	9
Abstract	10
CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO	11
<i>Caracterização Geral</i>	12
Morfometria Tradicional e Geométrica e aplicação aos dados de Tapires.....	25
<i>Amostras</i>	26
<i>Objetivo Geral/Objetivos Específicos</i>	27
CAPÍTULO 2 – ORIGEM E DIVERSIDADE FÓSSIL: REVISÃO DA LITERATURA	28
<i>Caracteres dentários como diagnósticos para o gênero Tapirus</i>	29
<i>Origem e diversidade fóssil</i>	30
CAPÍTULO 3 – MORFOMETRIA TRADICIONAL CRANIANA	47
<i>Materiais e Métodos</i>	48
<i>Resultados e Discussão</i>	50
<i>Conclusões</i>	53
<i>Material Suplementar</i>	54
CAPÍTULO 4 – MORFOMETRIA GEOMÉTRICA CRANIANA	61
<i>Eletronic Supplemental Material</i>	76
CAPÍTULO 5 – MORFOMETRIA TRADICIONAL DENTÁRIA	98
<i>Materiais e Métodos</i>	99
<i>Resultados e Discussão</i>	101
<i>Conclusões</i>	107
<i>Material Suplementar</i>	108
Referências Bibliográficas	131

RESUMO

As espécies do gênero *Tapirus* constituem mamíferos ungulados perissodáctilos que pertencem ao clado Tapiomorpha (Haeckel 1866), mais inclusivamente à superfamília Tapiroidea (Burnet 1830), à família Tapiridae (Burnett 1830) e ao gênero *Tapirus* (Brisson 1762). Este gênero engloba várias espécies fósseis e cinco viventes: *Tapirus indicus* (Desmarest 1819), a única espécie vivente asiática; *T. pinchaque* (Roulin 1829), sul americana das montanhas da Cordilheira dos Andes; *T. bairdii* (Gill 1865), presente nas Américas Central e do Sul; *T. terrestris* (Linnaeus 1758), que habita planícies no nordeste da América do Sul, incluindo o Brasil (Brooks et al. 1997); e por fim *T. kabomani*, que foi descrita para a Amazônia (Cozzuol et al. 2013, 2014). Os tapires sul americanos migraram da América do Norte durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano, através da formação do Istmo do Panamá (Woodburne 2010). Estes animais atingiram seu pico de diversidade e distribuição geográfica durante o Pleistoceno (Holanda et al. 2011). Estes animais são herbívoros, e se alimentam principalmente de folhas de plantas terrestres e aquáticas, e de frutos. Apesar de todas as informações disponíveis, ainda são incertas as relações evolutivas entre as espécies do gênero *Tapirus*. Trabalhos recentes (Cozzuol et al. 2013, 2014) sugerem que *T. terrestris* seja um complexo de espécies. Uma maior compreensão da história evolutiva desse clado é importante para embasar estratégias de conservação para este gênero, que é indispensável na dispersão de sementes e conseqüentemente na dinâmica das florestas tropicais das Américas Central, do Sul e do sudeste da Ásia. Trabalhos envolvendo Morfometria Tradicional crânio-dentária e Morfometria Geométrica craniana das cinco espécies viventes e fósseis do gênero *Tapirus* nunca foram feitos. Para as análises de Morfometria Tradicional Craniana, 21 medidas de distância (n = 90) foram analisadas através do método de análise estatística multivariada PCA. Os resultados demonstraram que as espécies estudadas são melhor discriminadas quando a variável tamanho está inclusa nos gráficos gerados, e apenas quando espécies de grande porte são removidas das análises, a forma se torna mais diagnóstica para os animais restantes. O estudo da variação morfométrica tradicional dentária de dentição superior incluiu 20 medidas de distância (n = 70), seguido pelas análises de variação de tamanho e forma da dentição inferior, contendo 17 medidas de distância (n = 113). Tamanho é a variável que melhor separa a dentição das espécies de tapir, já a forma é altamente uniforme entre elas. O comprimento do m3 é o caractere da dentição inferior que melhor separa as espécies estudadas. Dentre a dentição superior e a inferior, a forma dos dentes superiores é a mais diagnóstica para as espécies estudadas. Para as análises de Morfometria Geométrica, *landmarks* foram propostos para o estudo da forma craniana através da técnica de morfometria geométrica 2D, incluindo 20 *landmarks* cranianos em vista lateral (n = 71), 14 *landmarks* cranianos em vista dorsal (n = 51) e 21 *landmarks* cranianos em vista ventral (n = 44), seguidos por análises de PCA. Os *landmarks* em vista lateral e dorsal foram os mais diagnósticos para as espécies estudadas, fornecendo importantes informações e tendências evolutivas cranianas dos tapires. O formato da testa e a altura da crista sagital/parassagital se mostraram os caracteres cranianos mais diagnósticos para ambas as análises em Morfometria Tradicional e Geométrica cranianas. Ventralmente, as espécies analisadas não se diferenciam significativamente. O presente trabalho pretende agregar novas informações ao atual banco de dados morfométricos cranianos dos tapires, que podem ajudar a elucidar questões acerca da história evolutiva dos tapires.

Palavras-chave: *Tapirus*. Morfometria Tradicional. Morfometria Geométrica. Crânio. Dentição. Forma.

ABSTRACT

Genus *Tapirus* is composed by perissodactyl ungulate mammals that belong to the clade Tapiromorpha (Haeckel 1866), to the superfamily Tapiroidea (Burnet 1830), to the family Tapiridae (Burnett 1830) and to genus *Tapirus* (Brisson 1762). This genus includes several fossil and five living species: *Tapirus indicus* (Desmarest 1819), the only Asian tapir; *T. pinchaque* (Roulin 1829), South American of the Andes Mountains; *T. bairdii* (Gill 1865), that lives in Central and northern South America; *T. terrestris* (Linnaeus 1758), which inhabits lowlands in northern South America, including Brazil (Brooks et al., 1997); and finally *T. kabomani*, which was recently described for the Amazon (Cozzuol et al. 2013). South American tapirs are North American immigrants from the Great American Biotic Interchange, that led to the formation of the Isthmus of Panama (Woodburne 2010; O’Dea et al. 2016). These animals reached their peak of diversity and geographic distribution during the Pleistocene (Holanda et al. 2011). Tapirs are herbivorous, feeding mainly on terrestrial and aquatic plants leaves, and fruits. Despite all the information available, evolutionary relationships among the species within the genus *Tapirus* are still uncertain. Recent works (Cozzuol et al. 2013, 2014) suggest that *T. terrestris* is a species complex. A better understanding of the evolutionary history of this clade is important to better support conservation strategies for the genus, which is key in the dynamics of tropical forests in Central and South America and southeast Asia, since tapirs are seed dispersers. Studies involving traditional cranio-dental morphometry and cranial geometric morphometry of the five living and fossil species of the genus *Tapirus* have never been done. For the analysis of Traditional Cranial Morphometry, 21 distance measures (n = 90) were analyzed using PCA multivariate statistical analysis method. The results showed that species are better discriminated when size is included in the PCA graphics, and only after larger species are removed shape has a greater diagnosis. The study of upper dentition variation under traditional morphometric analysis included 20 measures of distance (n = 70), followed by analyzes of variation of size and shape of the lower dentition, containing 17 distance measures (n = 113). Size is the variable that best separates the dentition of tapir species, since morphology is highly uniform between them. Lower m3 length is the dental character in lower dentition that better separates the species studied. Comparison between upper and lower dentition reveals that upper teeth are more diagnostic for the species studied. For the analysis of cranial geometric morphometry, *landmarks* are proposed for the study of tapir cranial shape through 2D geometric morphometric techniques, including 20 lateral cranial view (n = 71), 14 dorsal cranial view (n = 51) and 21 ventral cranial view *landmarks* (n = 44), followed by PCA multivariate statistical analysis. Lateral and dorsal view *landmarks* proved to be the most diagnostic for the species studied, providing interesting insights and trends on tapiroid cranial evolution. The shape of the forehead and the height of the sagittal / parassagittal crests were the most diagnostic cranial characters for both traditional and geometric cranial morphometry analysis. Ventrally, the species analyzed do not differentiate significantly. The present work intends to add new information to the current cranial morphometric database of tapirs, which can help elucidating questions about the evolutionary history of tapirs.

Keywords: *Tapirus*. Traditional morphometry. Geometric morphometry. Skull. Dentition. Shape.

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO

Caracterização geral

O gênero *Tapirus* Brisson, 1762, é composto por animais popularmente chamados de antas ou tapires, que são mamíferos “ungulados” pertencentes à Ordem Perissodactyla, caracterizada por animais mesaxônicos (Paula-Couto 1979). A Ordem Perissodactyla abriga também os cavalos e rinocerontes vivos, assim como seus parentes extintos. O gênero *Tapirus* pertence ao clado Tapiromorpha Haeckel, 1866, à super família Tapiroidea Burnet, 1830, e à família Tapiridae Burnett, 1830 - que é grupo irmão da família Rhinocerotidae Gray, 1821. Alguns dos caracteres dentários que suportam o monofiletismo do gênero *Tapirus* são a presença de uma conexão entre o hipoconídeo e o entoconídeo do p2 através de um hipolófidio, além da presença de um diastema longo e mais baixo, e da ampla separação do hipocone e do protocone de P3 e P4. Os pré-molares e molares têm coroas baixas, o que classifica esses animais como braquidodontes (Rustioni & Mazza 2001).

O lábio superior dos tapires é longo e preênsil, formando uma probóscide (Padilla & Dowler 1994). Esta estrutura é derivada de músculos modificados da face e do lábio superior, e sua presença é indicada por várias características osteológicas (Witmer et al. 1999). Estas características incluem a redução da parede óssea da fossa nasal (Witmer et al. 1999), o aumento da incisura nasal (Wall 1980; Holbrook 1999) e abertura nasal retraída (Rustioni & Mazzi 2001). Os membros são curtos e musculosos (Grassé 1955), e a cauda é curta (Padilla & Dowler 1994). O comprimento total do corpo na fase adulta é de 130 cm na menor espécie (Cozzuol et al. 2013) e de 240 cm na maior delas (Olmos 1997), e a variação de peso segue esse mesmo padrão, variando de 110 kg na espécie de menor porte (Cozzuol et al. 2013) a até 365 kg na maior delas (Olmos 1997). O comprimento total do corpo e peso na fase adulta também varia conforme o sexo, e esse dimorfismo sexual parece ser uma tendência geral entre as espécies do gênero, onde as fêmeas são ligeiramente maiores que os machos (Grzimek 1976).

A pelagem desses animais é grossa, coriácea e maleável, variando desde tons mais escuros, como preto e castanho, até tons mais claros, do cinzento ao branco (Olmos 1997). As orelhas são curtas e arredondadas, com bordas de pelagem branca nas extremidades (Cozzuol et al. 2013). Os membros anteriores contêm quatro dígitos, e os posteriores, três (Paula-Couto 1979). A dentição desses animais apresenta alto grau de bilofodontia – distingue-se com clareza a presença de dois lofos em cada dente -, e a fórmula dentária é $3I/3i$; $1C/1c$; $4P/4p$; $3M/3m$. Outro caractere dentário característico do gênero *Tapirus* é o alto grau de molarização dos pré-molares superiores, com exceção do P1. Além disso, os pré-molares e molares são lofodontes (Hulbert 2005). Os tapires mantêm os pré-molares decíduos até idades relativamente avançadas (Simpson 1945), e muitas espécies com m1, m2 e até m3 erupcionados ainda mantêm o p4 decíduo (Perini et al. 2011).

A gestação desses animais dura cerca de 13 meses, e as mães exercem cuidado parental a normalmente um único filhote (Olmos 1997). Os filhotes apresentam pelagem listrada de tons mais escuros, como o castanho escuro, e claros, como o branco, além da presença de manchas arredondadas também em cores claras (Olmos 1997). Este padrão de coloração de pelagem nos filhotes contribui para a sua camuflagem (Eisenberg et al. 1990). Os indivíduos dificilmente são vistos em bandos em seus *habitats*, a não ser que se encontrem em época de reprodução. Eles são frequentemente relatados como animais tímidos, que recorrem à camuflagem como proteção. Os *Tapirus* são herbívoros, e se

alimentam preferencialmente de folhagem com pouca celulose, proveniente de plantas terrestres e aquáticas, e de frutos (Janzen 1981; Naranjo 1995; Downer 1996), e a probóscide auxilia sua alimentação no momento em que estão forrageando, movendo o alimento até a abertura da boca. A atual distribuição geográfica dos tapires engloba florestas tropicais, subtropicais, transicionais e de altitude (Padilla & Dowler 1994), distribuídas ao longo de climas tropicais e subtropicais, com ocorrência em regiões fragmentadas no sudeste asiático e no continente americano, do sudoeste do México ao norte da Argentina (Olmos 1997). As espécies americanas são conhecidas por serem boas dispersoras de sementes, desde que sementes pequenas o suficiente para não serem trituradas durante a mastigação (Brooks et al. 1997). Cinco espécies viventes foram descritas para o gênero *Tapirus*.

Tapirus indicus Desmarest, 1819, é a maior espécie vivente conhecida e também é a única espécie asiática vivente. A também conhecida como “anta da Malásia” recebe este nome por ocupar principalmente regiões fragmentadas deste país, além da Indonésia, Tailândia, Ilhas de Toba e Península Malaya (Brooks et al. 1997). Essa espécie apresenta um padrão de pelagem característico, de cor branca da parte posterior dos ombros até a cintura pélvica, ocupando principalmente o dorso do animal, e pelagem preta no restante do corpo (Figura 1). O crânio desta espécie possui uma abertura nasal bem alta e uma crista occipital proeminente, além de duas cristas parassagittais formando uma grande placa parassagittal (Figura 2). Além disso, os côndilos occipitais são projetados para bem além do occipital e a estrutura fronto-parietal é mais acentuada do que a das demais espécies viventes e o canino inferior e o I3 são robustos e direcionados para o exterior (Rustioni & Mazzi 2001). O canino superior e o I3 são comprimidos em forma cônica (Shi et al. 1981). *Tapirus indicus* provavelmente não é uma boa dispersora de sementes, devido ao fato de possuírem dentes maiores e um aparato mandibular mais robusto, o que provavelmente leva a uma mastigação eficiente o suficiente para triturar grande parte das sementes ingeridas (Brooks et al. 1997).

Tapirus bairdii Gill, 1865, é a segunda maior espécie vivente dentro do gênero *Tapirus*. Ocupa regiões da América Central, principalmente no sudoeste do México e regiões do noroeste da América do Sul, que compreendem locais de média elevação a oeste da Cordilheira dos Andes na Colômbia e no Equador (Eisenberg et al. 1990). A pelagem na fase adulta é castanho escura com a presença de uma grande faixa de pelagem acinzentada na parte mais ventral do pescoço (Figura 3), e ocupa principalmente florestas tropicais de planície, podendo também ascender para regiões de grandes altitudes (até 2.000m). O crânio de *T. bairdi* é caracterizado por ter um septo nasal ossificado (Rustioni & Mazza 2001) e por não possuir crista sagital verdadeira, substituída pela presença de duas cristas parassagittais (Figura 4) como em *T. indicus*.

Tapirus pinchaque Roulin, 1829, é a segunda menor espécie vivente do gênero. Conhecida popularmente como “anta das montanhas”, a espécie foi descrita para o norte e noroeste da América do Sul na Cordilheira dos Andes do Peru, Venezuela, Equador e Colômbia (Brooks et al. 1997). Diferentemente das demais espécies viventes, esses animais possuem pelagem de maior comprimento e mais farta, provavelmente em função do clima frio das grandes altitudes em que vivem, sendo encontradas entre 1.500m e 4.700m de altitude nas suas áreas de endemismo (Eisenberg et al. 1990). A pelagem desses animais é castanho-avermelhada escura (Figura 5). Alguns dos caracteres cranianos característicos desta espécie são a porção dorsal do frontal ampla, crânio

achatado dorso-ventralmente e crista sagital formada quase que exclusivamente pelos parietais (Figura 6).

Tapirus terrestris Linnaeus, 1758, é também conhecida como “anta da planície” ou “anta brasileira”. Esta espécie apresenta grande diversidade genética (de Thoisy et al. 2010) e morfológica (HersHKovitz 1954), com o porte corporal mais diverso na fase adulta, e por esse motivo acredita-se que *Tapirus terrestris* trata-se na verdade de um complexo de espécies (Cozzuol et al. 2013). Sua distribuição geográfica é a mais ampla de todas as espécies viventes, ocupando na América do Sul florestas tropicais amazônicas no Brasil, Colômbia, Peru, Equador, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela, assim como regiões de mata atlântica, cerrado e semi-árido, preferencialmente próximo a corpos d’água permanentes (Eisenberg et al. 1990). Sua pelagem varia de tons de castanho escuro a castanho claro (Figura 7). *T. terrestris* possui uma testa íngreme e uma crista sagital bem desenvolvida (Rustioni 1992), sendo estes alguns de seus caracteres cranianos mais característicos (Figura 8). A espécie não possui holótipo designado (Cozzuol et al. 2013). De acordo com a Lista de Espécies Ameaçadas da UCN de 2016, *T. terrestris* e as outras três espécies citadas até então foram classificadas como ameaçadas, com números populacionais decrescendo.

Por fim, *Tapirus kabomani* Cozzuol et al., 2013, foi descrita para a Amazônia, nos Estados do Amazonas, Rondônia e Mato Grosso. Esta é provavelmente a menor espécie vivente conhecida dentro do gênero *Tapirus* (Cozzuol et al. 2013). A pelagem desses animais é castanho escura/preta, e por este motivo a espécie é conhecida popularmente na região em que habita como “anta pretinha” (Figura 9). A diferença de porte e tamanho entre fêmea e macho parece ser mais expressiva nesta espécie que nas demais. *T. kabomani* é grupo irmão do clado formado por *T. terrestris* + *T. pinchaque*, e uma das características cranianas diagnósticas para *T. kabomani* é “Presença de frontais inflados formando uma grande estrutura triangular e convexa, com uma depressão medial longitudinal, terminando posteriormente na sutura frontal-parietal, onde a crista sagital começa” (Cozzuol et al. 2013). Além disso, as fossas do divertículo meatal são mais rasas que nas demais espécies do gênero *Tapirus*, e a crista sagital é mais baixa, mais curta e mais larga que a de *T. terrestris* (Cozzuol et al. 2013) (Figura 10). O Estado de Rondônia tem sido foco de invasão humana com altos índices de desmatamento, e muitas áreas na Amazônia têm sido usadas para agricultura, o que pode já estar causando decréscimo populacional de indivíduos da espécie (Cozzuol et al. 2013). Por estes e outros motivos, é urgente determinar o status de conservação desses animais para melhor embasar estratégias para sua conservação (Cozzuol et al. 2013).



WWW.ZOO.COM.SG



www.hln.be

Figura 1: Espécimens adulto (acima) e filhote (abaixo) de *Tapirus indicus*.

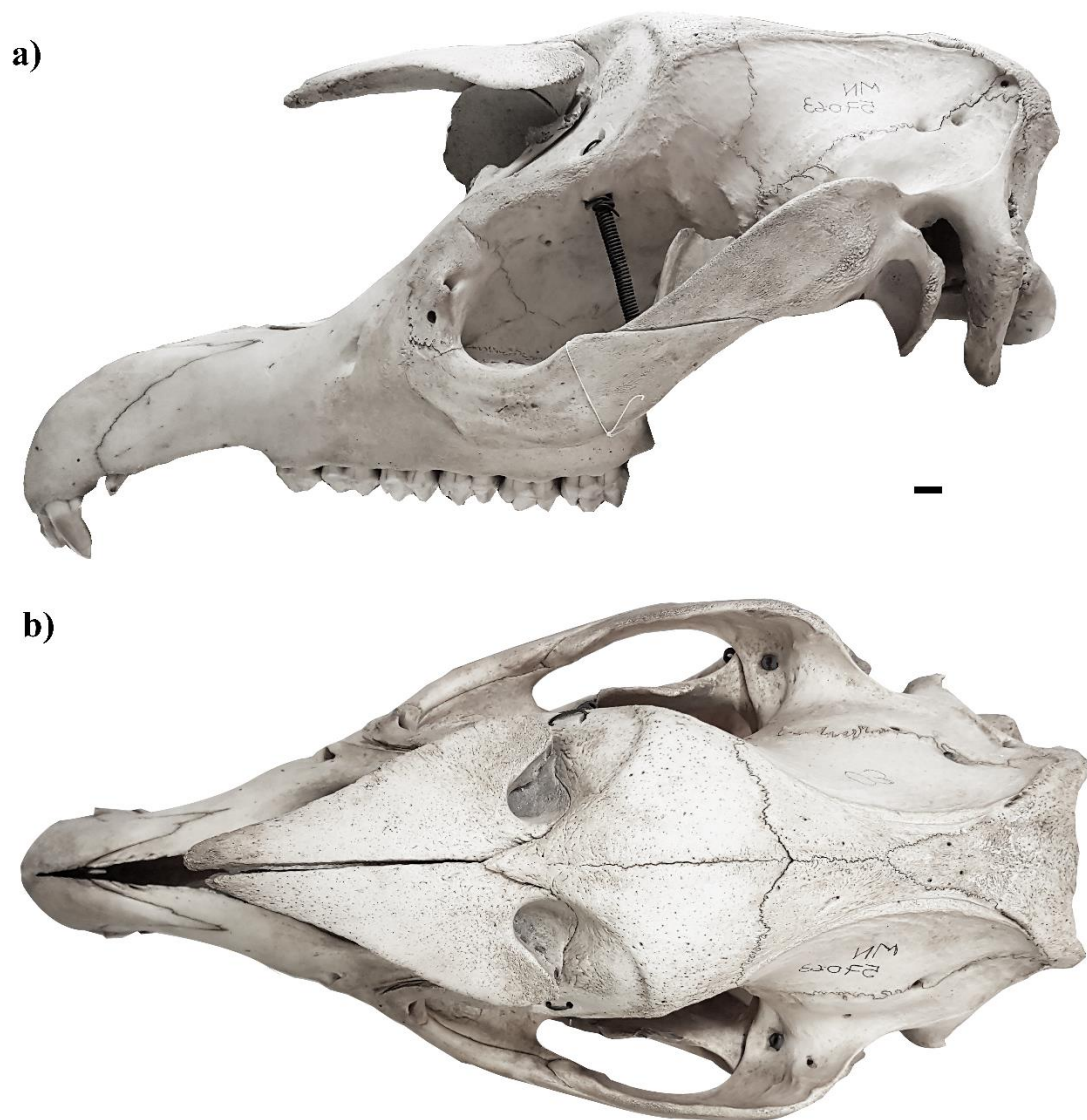


Figura 2: Crânios de espécimen adulto (M2 erupcionado) de *T. indicus* (indivíduo MN57063, parte da Coleção de Mastozoologia do Museu Nacional da UFRJ, fotografia tomada pela própria discente); a) vista lateral, b) vista dorsal.



www.biolib.cz



www.arkive.org

Figura 3: Espécimens adulto (acima) e filhote (abaixo) de *Tapirus bairdii*

a)



b)



Figura 4: Crânios de espécimens adultos (M2 erupcionado) de *T. bairdii*; a) vista lateral (indivíduo AMNH80076 pertencente ao American Museum of Natural History, fotografia tomada pelo Prof. Dr. Mario A. Cozzuol), b) vista dorsal (indivíduo 1451 pertencente ao Museo de La Plata).



Figura 5: Espécimens adulto (acima) e filhote (abaixo) de *Tapirus pinchaque*.

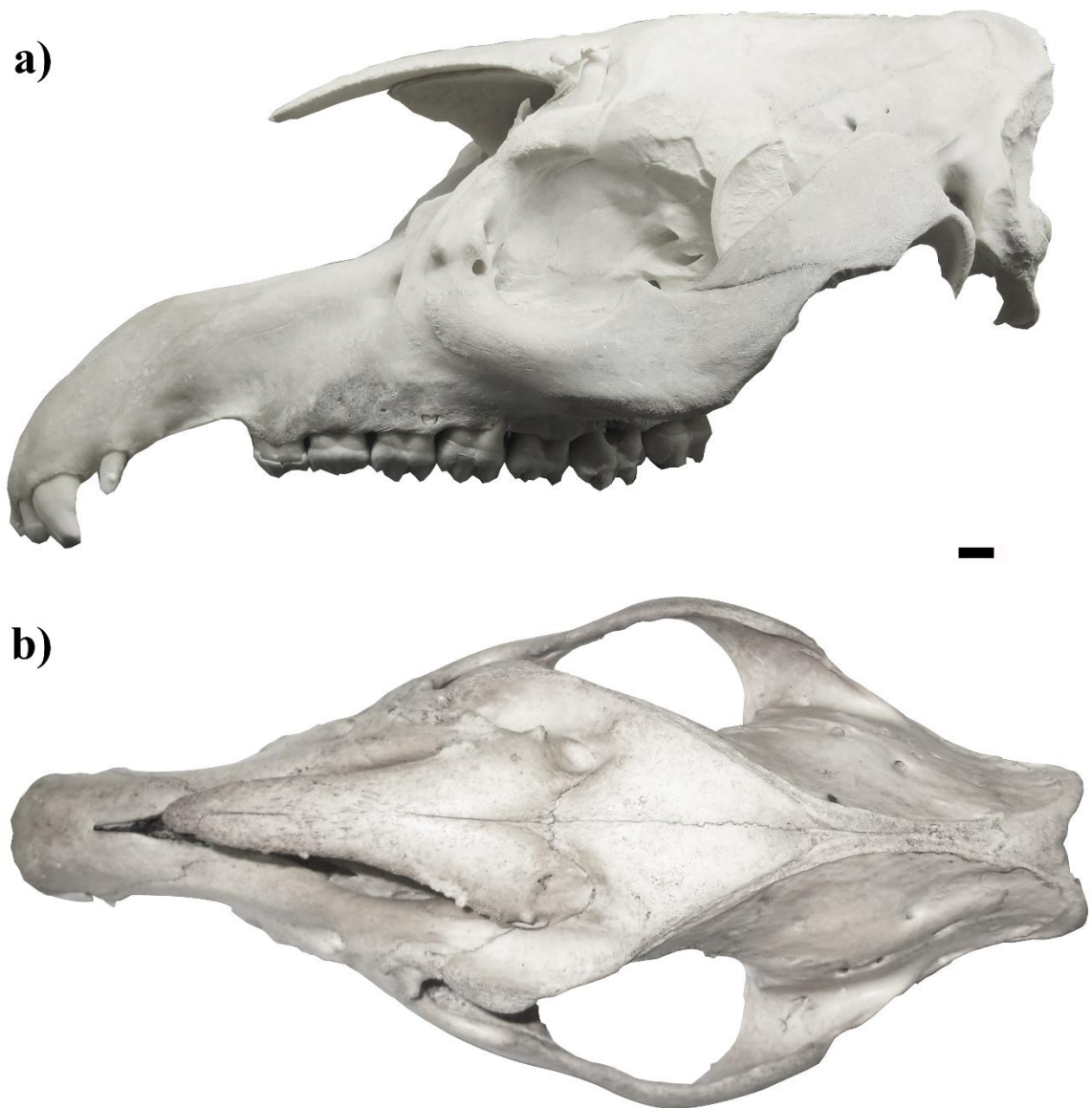


Figura 6: Crânios de espécimens adultos (M3 erupcionado) de *T. pinchaque*, indivíduo 1140814 parte da coleção do Museo Nacional da Escola Politécnica de Quito, Equador, fotografado por Armando X. Castellanos (Copyright 2015); a) vista lateral, b) vista dorsal.



Figura 7: Espécimens adulto (acima) e filhote (abaixo) de *Tapirus terrestris*.

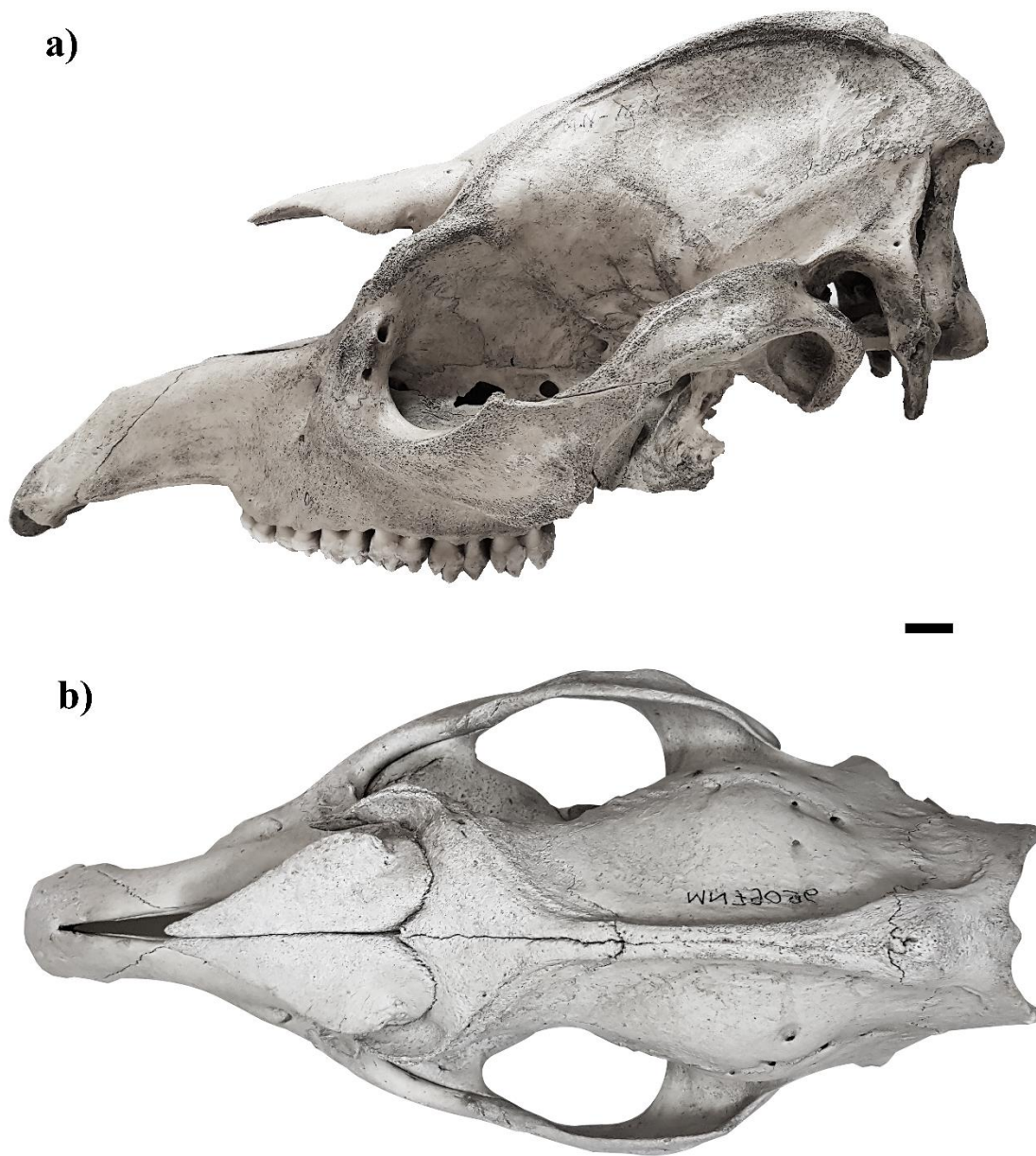


Figura 8: Crânios de espécimen adulto (M2 erupcionado) de *T. terrestris* (indivíduo MN1606, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, fotografia tomada pela própria discente); a) vista lateral, b) vista dorsal.



Cozzuol et al. 2013

Figura 9: Espécimens adultos de *Tapirus kabomani*.

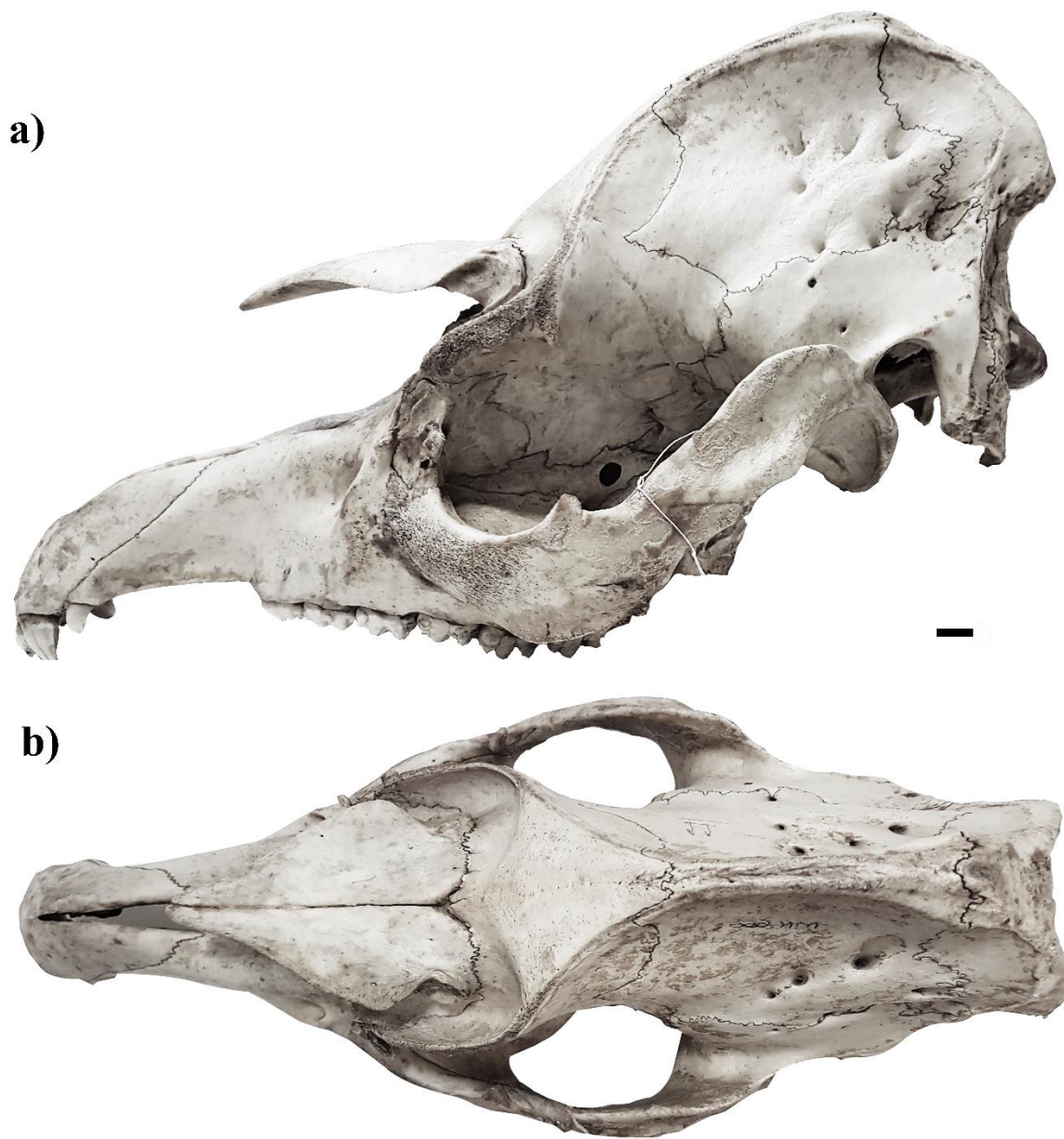


Figura 10: Crânios de espécimen adulto (M2 erupcionado) de *T. kabomani* (indivíduo MN600, parte da coleção do Museu Nacional da UFRJ, fotografia tomada pela própria discente); a) vista lateral, b) vista dorsal.

Morfometria Tradicional e Geométrica e aplicação aos dados de Tapirus

Os taxonomistas utilizam-se da Morfometria para estimar quantitativamente as diferenças de forma entre os organismos, criando assim uma base para comparações e inferências de possíveis causas que levaram a essas diferenças de forma e como elas evoluíram (Monteiro & Reis 1999). A Morfometria Tradicional baseia-se na tomada de medidas de distância – dados projetados em uma dimensão – diretamente sobre as regiões da forma de interesse, e considera ambos tamanho e forma como responsáveis pelas diferenças entre as espécies. No presente trabalho, as medidas de distância em Morfoemtria Tradicional foram tomadas para o estudo da forma craniana e dentária. Apesar de a Morfometria Tradicional descrever o padrão de variação entre as medidas e identificar regiões com maior ou menor grau de covariação, ela não oferece informações sobre a forma do organismo como um todo como a Morfometria Geométrica o faz. Além disso, a Morfometria Geométrica localiza mais claramente as regiões onde ocorrem as mudanças na forma, e é capaz de construir e reconstruir graficamente essas diferenças (Moraes 2003), além de possuir maior robustez estatística (Fornel & Cordeiro-Estrela 2012). Por estes motivos, recorreu-se também à técnica de morfometria geométrica neste trabalho.

A técnica de Morfometria Geométrica elimina os efeitos de escala (tamanho) das amostras através de diversos métodos de superposição. Assim, apenas a forma se torna a variável responsável pelas diferenças morfológicas entre as espécies estudadas. Para quantificar e analisar essas diferenças de forma em Morfometria Geométrica, os *landmarks*, que são coordenadas cartesianas representando pontos de referência na forma de interesse, devem ser tomados em fotografias da forma de interesse e projetados em duas (2D) ou três (3D) dimensões. Os *landmarks* tomados para estudos de Morfometria Geométrica devem cobrir e descrever satisfatoriamente a forma de estudo, e são *loci* anatomicamente e biologicamente homólogos que devem ser reconhecíveis em todos os espécimens (Bookstein 1991). Neste trabalho, os *landmarks* para estudo da forma craniana em tapires foram tomados em duas dimensões (2D). Os pontos de referência adquiridos estão localizados principalmente em pontos que representam homologias altamente confiáveis, como aquelas originárias de padrões de forma únicos - pontos localizados sob a justaposição de tecidos por exemplo, como as suturas ósseas (Fornel e Cordeiro-Estrela 2012). Outros *landmarks* aqui descritos representam pontos de considerável confiabilidade, tais como aqueles localizados em extremidades de processos, de ossos e curvaturas máximas de estruturas (Fornel e Cordeiro-Estrela 2012). Os *landmarks* foram adaptados para as vistas lateral, dorsal e ventral dos dados cranianos de tapires obtidos. Todos os dados morfométricos gerados neste trabalho foram analisados através da análise discriminante PCA (Análise de Componentes Principais), que ordena os espécimens que compõem os diferentes grupos de dados ao longo de eixos responsáveis pela maior taxa de variação entre eles.

Caracteres cranianos são extremamente úteis para o estudo da evolução de mamíferos, e estão disponíveis em abundância em coleções de museus. Por esses motivos, estes caracteres foram escolhidos como foco de estudo nesta Dissertação. A literatura mostra que a forma do crânio varia consideravelmente entre as espécies vivas de tapir (Holanda et al. 2011; Cozzuol et al. 2013, 2014). Apesar da abundância de informações eco-morfológicas disponíveis a respeito dos animais vivos, não há filogenias que esclareçam as relações evolutivas entre todas as espécies do gênero, e em comparação com as demais, pouco se sabe sobre a evolução das espécies europeias e asiáticas. Uma

maior compreensão da história evolutiva desse gênero é importante para melhor embasar estratégias de conservação para esses animais, que são indispensáveis na dinâmica das florestas tropicais das Américas Central, do Sul e do sudeste asiático. Trabalhos envolvendo Morfometria Tradicional e Morfometria Geométrica craniana das cinco espécies viventes e das espécies fósseis do gênero *Tapirus* nunca foram feitos, portanto não se sabe se poderiam oferecer informações evolutivas importantes acerca do gênero.

Amostras

A distribuição do número de espécimens por espécies entre as diferentes técnicas de morfometria aqui utilizadas dependeu diretamente do material ósseo disponível em museus e coleções para cada uma delas. Neste trabalho, segue-se a definição de atribuição de idade ao gênero *Tapirus* de Gibson (2011) baseada em sequência de erupção dentária. A maturidade sexual é atingida normalmente após completarem 2 anos de vida e erupcionarem o m1/M1 (Gibson 2011), passando a ser classificadas como subadultos (ou seja, tapires com P1-P3, DP4, M1 e p2-p3, dp4, m1 erupcionados) (Gibson 2011). A fase em que esses animais são chamados de adultos jovens pode compreender idades de 4-9 anos, e se inicia logo após a erupção do m2/M2 (Gibson 2011). Indivíduos com o m3/M3 erupcionados são considerados adultos (6-9 anos de idade), e aqueles com alto grau de desgaste dentário (dentina exposta) são chamados de velhos adultos (9 anos ou mais de idade) (Gibson 2011).

Neste trabalho, assume-se que tratando-se do mesmo dente, superior ou inferior (exemplo: M1/m1), ambos se erupcionam ao mesmo tempo, portanto as idades dos indivíduos listadas em todas as sessões de Material Suplementar desta dissertação são baseadas apenas na erupção dentária do molar superior sugerem que o mesmo dente na porção inferior também já está erupcionado, e vice versa (Hulbert 2009; Gibson 2011). Ainda segundo Gibson (2011), *T. bairdii* atinge a idade adulta mais rapidamente, portanto esses indicativos dentários de idade podem variar. A atribuição de erupção e desgaste dentário à idade e maturidade sexual dos tapires ainda é discutida. O uso destes indicadores é complicado pelo fato de que sequências de erupção dentária são variáveis (polimórficas) dentro e entre as diferentes espécies de tapir (Colbert 2011), e portanto deve ser tratada com cuidado. Contudo, na ausência de melhores indicadores de idade para esses animais, a sequência de erupção dentária tem sido a mais utilizada.

As medidas de distância obtidas para as análises de Morfometria Tradicional craniana e dentária envolveram apenas tapires, ou seja, animais pertencentes ao gênero *Tapirus*, dentre eles exemplares de todas as cinco espécies viventes e algumas espécies extintas das Américas. Já os dados de Morfometria Geométria 2D abrangeram além de todas as espécies de tapires viventes e algumas extintas das Américas, duas outras espécies: *Nexuotapirus marslandensis* Albright, 1998, que pertence à família Tapiridae e *Heptodon posticus* Cope, 1882, pertencente à superfamília Tapiroidea.

OBJETIVO GERAL

Este trabalho tem como objetivo analisar a variação da forma do crânio entre as cinco espécies vivas e várias espécies fósseis do gênero através de técnicas morfométricas tradicionais e geométricas, amplamente utilizadas nos últimos anos para estudos de formas em ciências biológicas (Bookstein 1991; Marcus et al. 1996; MacLeod & Forey 2001; Zelditch et al. 2004).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Estudar a variação do tamanho e da forma em crânios de espécies vivas e fósseis do gênero *Tapirus*, através de Morfometria Tradicional;

Estudar a variação da forma em crânios de espécies vivas e fósseis o gênero *Tapirus*, através de Morfometria Geométrica;

Estudar a variação do tamanho e da forma dentária dentro das espécies vivas e fósseis do gênero *Tapirus*, através de análises de Morfometria Tradicional;

Interpretar os resultados num contexto evolutivo.

**CAPÍTULO 2 – ORIGEM E DIVERSIDADE FÓSSIL: REVISÃO DA
LITERATURA**

Caracteres dentários como diagnósticos para o gênero Tapirus

Caracteres cranianos não dentários são claramente diagnósticos para diferenciar as espécies de tapires (Holanda & Cozzuol 2006). Contudo, o gênero *Tapirus* é conhecido por possuir uma morfologia dentária uniforme (Colbert & Schoch 1998), e este fato é problemático considerando-se que grande parte das espécies extintas do gênero foram descritas apenas baseadas em caracteres dentários (Tong 2005; Holanda & Cozzuol 2006; Holanda & Ferrero 2012). Por estes e outros motivos, várias espécies fósseis são consideradas problemáticas ou inválidas, como o caso de *T. dupuyi* Cattoi, 1951, que será discutido ainda neste capítulo. Como a maioria dos fósseis de tapires disponíveis são materiais dentários, grande parte dos trabalhos têm escolhido essas características para descrever espécies extintas (Tong et al. 2002).

Os pesquisadores têm se concentrado em buscar caracteres dentários que possam ser usados com confiança para realizar distinções intra-específicas. Simpson (1945) forneceu um estudo dimensional da dentição de tapires, fósseis e recentes. Na Europa, Guérin & Eisenmann (1994) também estudaram a variação dos fósseis de Mocoetátrí, e chegaram a conclusões semelhantes. Tong et al. (2002) também estudaram a variação morfológica e dimensional da dentição de tapires, mas apenas das espécies asiáticas. Ele observou, como os demais autores citados neste parágrafo, que no quesito forma, os dentes decíduos são menos variáveis que seus sucessores, mas em dimensões, eles são mais variáveis. Os autores citados relataram também que no caso de P1 (pré-molar 1 superior), sua forma é extremamente útil para o reconhecimento de algumas espécies, principalmente para as asiáticas. No trabalho de Tong et al. (2002), dentre os 35 P1 de espécimens de *T. sinensis* Owen, 1870, a estrutura da coroa dentária se mostrou bem uniforme, com o hipocône sempre presente. Tong et al. (2002) também demonstraram que houveram mudanças evolutivas consideráveis ao longo do tempo nos caracteres dentários desses animais do Quaternário da China. Segundo o autor, há algumas características particulares na dentição de *Tapirus* asiáticos, como a forma do caniniforme I3 e o grau de molarização de P1 e P2 que são considerados caracteres dentários confiáveis para a reconstrução de filogenias.

Outro parâmetro útil encontrado como resultado do estudo da variação dentária por Tong et al. (2002) foi a relação comprimento/largura dos pré-molares e molares inferiores: existe uma tendência à sua diminuição com o tempo entre as quatro espécies asiáticas quaternárias. O formato dos pré-molares e molares também tem sido um parâmetro muito utilizado para se identificar espécies extintas: pré-molares superiores geralmente possuem uma menor relação comprimento/largura que os molares superiores, com parástilo menos desenvolvido e um sino medial menor (Tong et al. 2002). Já os molares geralmente abrigam um metalofo menor e um sino medial mais amplo, e possuem sulcos acessórios muito mais desenvolvidos do que os dos pré-molares, tanto nos molares superiores quanto nos inferiores (Tong et al. 2002). Além disso, os molares superiores dos tapires têm formato quadrangular característico. P2 superior pouco molariforme (pouco similares a molares, não quadrangulares) e lofos transversos pouco desenvolvidos nos pré-molares são alguns caracteres dentários primitivos para o gênero, presentes em *T. lundeliusi* Hulbert, 2010, por exemplo (Hulbert 2010). Enquanto a forma dentária dos

tapires é constantemente relatada como uniforme entre as espécies, as dimensões dos dentes variam mais acentuadamente entre elas (Tong et al. 2002; Perini et al. 2011).

Mesmo com o levantamento de alguns caracteres dentários confiáveis feito nos últimos anos, o cenário atual de descrição de grande parte das espécies extintas do gênero *Tapirus* é confuso, visto que grande parte dos caracteres dentários utilizados na descrição dessas espécies são suspeitos (Sellards, 1918; Simpson, 1945; Ray, 1964; Ferrero & Noriega, 2007), ou foram interpretados de maneira errada. Observações de Lundelius e Slaughter (1976) mostram que "características como a presença ou ausência de retículos basais entre os lofos (linguais e labiais) dos dentes superiores e inferiores podem ser extremamente variáveis dentro de uma mesma espécie de *Tapirus*", por exemplo. Perini et al. (2011) relataram que tamanho e proporções de molares inferiores também são parâmetros insuficientes para descrever e identificar espécies fósseis de tapires, o que significa que espécies descritas baseadas apenas em restos mandibulares e/ou molares inferiores podem ter sua validade questionada. Há casos ainda onde caracteres dentários válidos são escolhidos para reconstruções filogenéticas, mas eles são interpretados de maneira errônea. Acredita-se que, através de nossas próprias observações, o grau de bilofodontia da dentição superior pode ser um caractere útil para diferenciar um tapirídeo (família Tapiridae) não-tapir dos tapires (gênero *Tapirus*). Muitos autores têm considerado espécies extintas com baixo grau de bilofodontia como *Tapirus*, sendo que na verdade se tratariam de Tapiridae não-*Tapirus*.

Origem e diversidade fóssil

O registro fóssil para a Ordem Perissodactyla de forma geral é considerado abundante, e seus primeiros registros datam do Eoceno inferior (56 Ma) (Holbrook 2001). Apesar da grande quantidade de material fóssil disponível e de uma grande quantidade de trabalhos já publicados, as relações filogenéticas entre os perissodáctilos ainda não são totalmente compreendidas (Holbrook 2001). Acredita-se que um dos motivos para isso é o fato de que grande parte da filogenia dos perissodáctilos disponível na literatura foi baseada em morfologia dentária de animais fósseis, que como já discutido, pode ser problemática.

O clado Tapiromorpha, uma das linhagens que evoluiu dentro da Ordem Perissodactyla, foi definido por Colbert (2005) como o clado que consiste em *T. terrestris* e todos os organismos que compartilham um ancestral comum mais recente com *T. terrestris* do que com *Equus caballus* Linnaeus, 1758, (Figura 11), e consiste em animais cujo tronco apresenta formato de barril, seguindo uma tendência geral de afunilamento na parte mais anterior do tronco e arredondamento na parte mais posterior do mesmo (Colbert 2005). A fossa pré-orbital é uma característica marcante de grande parte dos tapiromorfos, sendo mais pronunciada nos tapiróides (superfamília Tapiroidea). No gênero *Tapirus*, a fossa pré-orbital é representada por um sulco vertical posterior à incisão nasal, e se estende dorsalmente à região posterior dos nasais (Holbrook 2001).

O gênero *Tapirus* pertence também à superfamília Tapiroidea, que se irradiou a partir do Eoceno superior (41.2 Ma), e apesar de algumas controvérsias (Radinsky 1963), foi definida por Colbert (2005) como o clado que consiste em *T. terrestris* e todos os organismos que compartilham um ancestral comum mais recente com *T. terrestris* do que

com *Rhinoceros unicornis* Linnaeus, 1758, (definição modificada de Colbert & Schoch 1998). Registros fósseis da superfamília Tapiroidea são abundantes do Eoceno superior da Ásia nas faunas de Irдин Manha e de Shara Murun, ambas localizadas na Mongólia. Também na Mongólia, fósseis com idade similar às faunas de Irдин Manha foram encontrados na fauna de Tukhum e Ulan Shireh, e de Kholobolchi. Fósseis pertencentes a faunas de idade aproximada à de Shara Murun também foram encontrados em outros locais na China, e na formação Pondaung na Birmânia (Radinsky 1965).

A superfamília Tapiroidea inclui cinco famílias: Deperetellidae Radinsky, 1965a; Lophialetidae Matthew & Granger, 1925, sendo estas duas famílias originárias do Terciário inferior da Ásia, com conteúdo fóssil revisado por Schoch (1989), Reshetov (1979) e Radinsky (1965b); Lophiodontidae Gill, 1862, de monofiletismo duvidoso segundo Holbrook (1999); Helaletidae Osborn, 1892, também de caráter monofilético duvidoso (Holbrook 2001); e Tapiridae, família monofilética que abriga o gênero *Tapirus*. McKenna & Bell (1997) consideraram ainda uma sexta família como parte de Tapiroidea, a família Isectolophidae Peterson, 1919, mas Colbert (2005) considera esta família como tendo posição incerta dentro da Ordem Perissodactyla, além disso o monofiletismo do clado é incerto (Holbrook 2001). Schoch (1989) considerou esta família como parafilética. A maior parte dos trabalhos envolvendo a família Isectolophidae concorda que esta é uma das famílias mais primitivas de perissodáctilos, e que provavelmente ela está mais proximamente relacionada aos perissodáctilos não tapiromorfos que aos tapiromorfos (Holbrook 2001).

A redefinição da tradicional superfamília Tapiroidea com caráter parafilético (ver Radinsky 1963), reconsidera muitos perissodáctilos do Eoceno antes considerados tapiróides (homogalax, cardiolophus e isectolophus) como parte de Tapiromorpha (Hooker 1984, 1989; Schoch 1989; Colbert e Schoch 1998; Holbrook 1999). A nova definição de Tapiroidea proposta por Colbert (2005) concorda com aquela proposta por Dashzeveg & Hooker (1997), considerando a superfamília como o grupo "que compreende a família Tapiridae e seus parentes extintos mais imediatos," refinando a definição baseada em nós de Holbrook (1999). Estima-se que as mudanças evolutivas que ocorreram dentro da superfamília Tapiroidea duraram cerca de 40 milhões de anos (Holanda et al. 2007). As mudanças de caracteres nesta linhagem através do tempo incluem aumento do tamanho corporal, encurtamento dos nasais, redução dos caninos, perda do primeiro pré-molar inferior, dentre outras (Radinsky 1965).

Por fim, o gênero *Tapirus* pertence à família Tapiridae, que foi definida por Colbert (2005) como o clado que se inicia a partir do ancestral comum mais recente entre o gênero *Protapirus* Filhol, 1877, e *T. terrestris*, e essa definição baseada em nós coloca o gênero norte americano *Protapirus* como o mais basal dentro da família Tapiridae (Scott 1941; Radinsky 1963; Schoch 1989; Hooker 1989). A família Tapiridae tem registro fóssil mais antigo para o Eoceno superior (37,8 – 33,9 Ma) da América do Norte (Eberle 2005) e provavelmente deriva da família Helaletidae Radinsky, 1965, mais especificamente do gênero *Colodon* Marsh, 1890, gênero com registro mais antigo datado para o Eoceno Médio da Ásia e América do Norte (Holanda et al 2007). Os crânios de *Colodon* descritos por Colbert (2005) documentam um Tapiroidea que, embora possua apenas metade do tamanho médio de um crânio das espécies viventes do gênero *Tapirus*, apresenta várias características cranianas muito similares àquelas vistas neste gênero, incluindo vários indicadores osteológicos cranianos de uma probóscide prênscil

semelhante à deste gênero, como a presença de fossas para divertículos meatais cartilagosos sobre os frontais dorsais e nasais, e a presença de maxilas ascendentes.

Protapirus inclui animais de maior porte que os pertencentes a *Colodon*, e compartilha menos apomorfias com o gênero *Tapirus*. Entre as condições cranianas mais primitivas de *Protapirus* estão: incisão naso-incisiva menos retraída, constrição pós-orbital pronunciada e a falta de seios frontais acima da cavidade craniana (Colbert 2005). *Protapirus* parece reter caracteres cranianos mais primitivos, ligados ao gênero *Protapirus*, que características mais derivadas pertencentes ao gênero *Tapirus* (Hanson 1996; Colbert 2005). O gênero *Protapirus* foi o primeiro gênero a divergir na família Tapiridae, com registros desde o Oligoceno superior/Mioceno inferior da Europa e América do Norte (Albright 1998). Este é o gênero tapirídeo extinto mais conhecido em termos pós-cranianos (Holbrook, 2001). Alguns trabalhos já sugeriram que este gênero talvez não seja monofilético (Colbert & Schoch 1998; Colbert 1993), sugerindo a remoção dos *Protapirus* norte-americanos de *Protapirus sensu strictu* para que o gênero passe a possuir caráter monofilético.

A família Tapiridae é monofilética (Holbrook 2001) e formada pelo ancestral comum mais recente de *Protapirus* e *Tapirus* (Colbert 2005). Além destes, a família também inclui o gênero *Megatapirus* Matthew & Granger, 1923, que inicialmente foi considerado um subgênero de *Tapirus*, e não um gênero da família Tapiridae. O gênero *Megatapirus* foi descrito para o sul da China (Tong et al. 2002) e provavelmente divergiu no Pleistoceno superior (0.2 Ma). *M. augustus* possui dentes e crânio cerca de 25% maiores em comprimento do que *T. indicus* (Tong et al. 2002). O crânio é muito largo e profundo, e o osso vômer é maior e mais espesso do que em *T. indicus*, e mais ainda que em *Tapirus terrestris* (Matthew & Granger 1925). Assim como *Megatapirus*, o gênero *Plesiotapirus* (Qiu, Yan & Sun 1991) foi descrito para a Ásia, mas divergindo antes, no Mioceno médio (13.8 Ma). Uma das espécies pertencentes a este gênero, *Plesiotapirus yagii*, foi registrada para o Mioceno médio e era provavelmente a única espécie pertencente à família Tapiridae existente na Ásia naquela época (Ji et al. 2015).

Também pertencente à família Tapiridae, os gêneros *Eotapirus* Cerdeno & Ginsburg, 1988, e *Tapiriscus* Kretzoi, 1951, foram descritos respectivamente para o Mioceno inferior (23 – 13,8 Ma) e superior (7,2 Ma) da Europa, e *Miotapirus* Qiu, Yan & Sun, 1991, e *Tapivarus* Marsh, 1877, gêneros compostos de tapirídeos de pequeno porte (Schoch 1984), foram ambos descritos para o Oligoceno superior/Mioceno inferior (Albright 1998) da América do Norte. Albright (1998) propôs um nono gênero para a família Tapiridae, *Nexuotapirus* Albright, 1998, que abrigaria duas espécies até então pertencentes a outros gêneros, que segundo o autor seriam mais próximas entre si que das demais espécies dos gêneros para os quais foram originalmente descritas, *Miotapirus marslandensis* Schoch and Prins (in Schoch, 1984), e *Protapirus robustus* Sinclair, 1901.

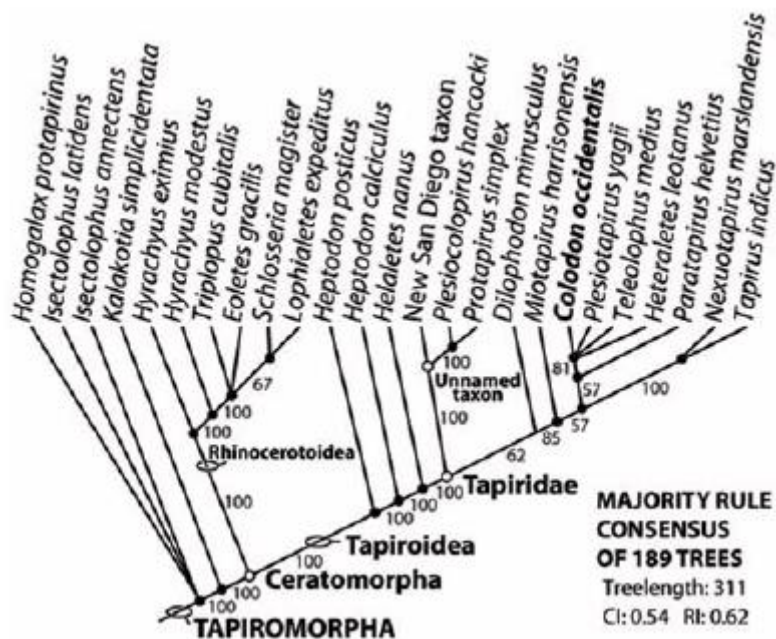


Figura 11: Árvore consenso do clado Tapiromorpha, resultante da análise de dados de matriz de caracteres morfológicos cranianos e dentários (Colbert 2005).

Dentre os gêneros pertencentes à família Tapiridae, apenas o gênero *Tapirus*, que não possui registros para antes do Mioceno (Holbrook 2001), apresenta espécies viventes. A localização e época exata de origem do gênero ainda é discutida. McKenna & Bell (1997) estimaram sua origem para o Oligoceno da Europa, com representantes do gênero permanecendo no continente até o princípio do Plioceno (Radinsky 1965). Já Guérin & Eisenmann (1994) estimam que sua divergência provavelmente ocorreu na Europa durante o Mioceno Médio. Segundo estes autores, no Mioceno médio e no superior, o gênero se dispersou amplamente pelo continente europeu, como observado pela ocorrência de fósseis atribuídos a ele em vários locais na Europa Ocidental.

Informações paleoambientais (associação faunística, por exemplo) contidas nos fósseis revelam que os tapires extintos viviam em regiões de clima úmido (Ubilla 2004), o que coincide com o atual cenário de distribuição geográfica do gênero, não sendo encontrados em regiões áridas na América do Sul por exemplo. A extinção dos tapires na América do Norte no Mioceno Superior (Hulbert 2005) e na Europa no Plioceno superior possivelmente está associada a mudanças climáticas ocorridas para climas/vegetações que não fossem tropicais ou subtropicais.

Nas localidades do Mioceno superior da Europa Ocidental, duas espécies diferentes foram descritas (Guérin & Eisenmann 1994): *T. priscus* Kaup, 1833 e *T. antiquus* Kaup, 1833. No entanto, apenas a primeira espécie mencionada é bem conhecida: registros fósseis foram encontrados em mais de quinze sítios espalhados pela Europa, e seus caracteres anatômicos são muito similares aos de *T. arvensis* Croizet & Jobert, 1828 (Guérin & Eisenmann 1994). Contudo, Holanda & Ferrero (2012) discutem que a espécie mais basal do gênero, *T. johnsoni* Schultz et al., 1975, tem registro apenas

para o Mioceno da América do Norte, o que sugere que o gênero *Tapirus* teria se originado no continente norte americano ao invés do continente europeu.

Enquanto as relações filogenéticas dos tapires europeus e asiáticos não foram investigadas, a origem do gênero *Tapirus* não poderá ser estimada de forma correta: se teria ela ocorrido juntamente com os registros mais antigos dos tapires europeus, no Mioceno inferior, ou iniciando-se a partir de *T. johnsoni* que parece ser a espécie mais basal do gênero (Holanda & Ferrero 2012; Cozzuol et al. 2013, 2014), com registros apenas para o Mioceno médio da América do Norte. A ausência de trabalhos que tenham investigado mais a fundo esta situação chama a atenção para a necessidade de revisões de várias das espécies europeias e asiáticas, relatadas como supostos tapires. A seguir, será feito um breve levantamento dos dados disponíveis em torno de todas as espécies extintas descritas para o gênero *Tapirus*, muitas das quais foram morfometricamente analisadas neste trabalho, com as devidas ressalvas detalhadas para as espécies problemáticas a medida em que elas forem citadas.

Fósseis de tapires são mais abundantes a partir do Mioceno inferior, o que fortalece a divergência do gênero para esta época (Holanda & Ferrero 2012). Além dos registros europeus do Mioceno inferior, os mais antigos já registrados são provenientes da Ásia, que datam da mesma época (Deng 2006) e da América do Norte, datados para o Mioceno Médio (Hulbert 1995). A América do Sul apresenta os registros mais recentes, que datam do Plio-Pleistoceno (Nabel et al. 2000). Atualmente estão descritas trinta espécies extintas para o gênero *Tapirus*. Os registros mais antigos datam do Mioceno Médio (16-7 Ma) e compreendem apenas espécies extintas; *T. telleri* Hofmann, 1893, foi descrita para o mioceno da Europa e da Ásia; *T. priscus*, *T. balkanicus* Spassov & Ginsburg, 1999, *T. antiquus* e *T. hungaricus* Meyer, 1867, para o Mioceno da Europa; *T. webbi* Hulbert, 2005, *T. polkensis* Olsen, 1960, *T. johnsoni* e *T. simpsoni* Schultz et al., 1975, também são espécies miocênicas, mas da América do Norte; *T. hezhengensis* Deng & Chen, 2008, provavelmente a espécie mais primitiva da China, e *T. teilhardi* Zdansky, 1935, foi descrita para o Mioceno superior da Ásia.

As espécies extintas com registro para o Plioceno são *T. jeanpivetaui* Boeuf, 1991, e *T. arvenensis*, ambas europeias, *T. yunnanensis* Shi et al., 1981, para a Ásia e *T. merriami* Frick, 1921, e *T. haysii* Leidy, 1859, para a América do Norte, sendo que ambas as espécies também possuem registros para o Pleistoceno da mesma região. Não há registro fóssil para tapires europeus no Pleistoceno, o que indica que eles foram extintos nessa região anteriormente àquela época, durante o Plioceno (2,7 Ma). No Leste e Sudeste da Ásia, no entanto, os tapires continuaram a existir no Pleistoceno a partir daquele *Tapirus* que provavelmente divergiu no Mioceno.

Os registros para o Pleistoceno provêm da Ásia com *T. sanyuanensis* Huang, 1991, *T. peii* Li, 1979, e *T. sinensis*; da América do Norte com *T. veroensis* Sellards, 1918, *T. lundeliusi* e *T. bairdii*; e da América do Sul, com seus registros fósseis mais antigos surgindo inicialmente nesta época (Plio-Pleistoceno), com *T. terrestris*, *T. cristatellus* Winge, 1906, *T. mesopotamicus* Ferrero & Noriega, 2007, *T. greslebini* Rusconi, 1934, *T. oliverasi* Ubilla, 1983, *T. rioplatensis* Cattoi, 1957, provavelmente a maior e mais robusta espécie de tapir que já existiu na América do Sul (Holanda & Ferrero

et al., 2012), *T. tarijensis* Ameghino, 1902, *T. rondonienses* Holanda et al., 2011, *T. dupuyi* e *T. australis* Rusconi, 1928.

No que diz respeito às espécies europeias pertencentes ao gênero *Tapirus*, caracteres dentários indicam que elas parecem ser mais próximas de *T. indicus* que dos tapires norte-americanos (Holanda & Cozzuol 2006). *T. priscus*, do Mioceno superior da Europa, teve novo material fóssil dentário, craniano e pós-craniano encontrado e analisado por Guérin & Eisenmann (1994), que descreveram a espécie como de porte relativamente grande, similar à norte americana *T. webbi*. Contudo, este trabalho apresenta alguns problemas, como por exemplo a grande variação encontrada entre as medidas dentárias dos espécimes obtidos, o que sugere que poderia haver mais de uma espécie representada nestas amostras (Hulbert 2005).

T. priscus apresenta dentes estreitos, rostro relativamente curto e ossos dos membros longos, além de um comprimento do côndilo mandibular incomumente longo, com cerca de 157 mm (Guérin & Eisenmann 1994). Para fins de comparação, o comprimento do côndilo mandibular é de 128 mm na única amostra de *T. webbi* onde ele está disponível (Hulbert 2005), comprimento similar da mesma estrutura em *T. bairdii*. Como *T. webbi* é uma das maiores espécies fósseis de tapir (Guérin & Eisenmann 1994) e apresenta côndilo mandibular longo, conclui-se que *T. priscus* era uma espécie de porte grande, já que o côndilo mandibular descrito para esta espécie é ainda maior que o de *T. webbi* (Hulbert 2005).

T. arvenensis foi uma das espécies mais recentes a surgir e se dispersar na Europa Ocidental, mais especificamente durante o Plioceno, como atestado pelos restos recuperados nos sítios fossilíferos da França, Itália, Alemanha, Holanda e Eslováquia (Rustioni 1992). A espécie foi descrita originalmente por Croizet & Jobert em 1828 baseada em mandíbulas fragmentadas e alguns dentes isolados recuperados de sítios pliocênicos de Les Etouaires, na França, e foi descrita como uma das menores entre as espécies atuais e extintas (Rustioni 1992). Seus caracteres cranianos posteriormente encontrados revelaram que *T. arvenensis* se assemelha muito a *T. indicus*. Baseado nesta evidência, Rustioni (1992) postulou que as linhagens européia e asiática são descendentes de uma linhagem miocênica comum. (Rustioni & Mazza, 2001). *T. arvenensis* desapareceu na Europa durante o Plioceno superior, no momento da transição da Unidade Faunística de Tiversa para a Unidade Faunística Montopoli, seguindo a escala bio-cronológica dos mamíferos, há cerca de 3 milhões de anos (Azzaroli et al. 1986).

O fato de que grande parte dos dados envolvendo o registro fóssil de *T. arvenensis* não foram oficialmente descritos ou publicados dificulta a elucidação de sua evolução (Geraads et al. 2011). Com exceção de registros datados do Mioceno superior, que constituem de caracteres cranianos como maxila e alguns caracteres dentários (Bakalov & Nikolov 1962), não há mais materiais disponíveis para estudo desta espécie na Bulgária. O trabalho de Boev (2017) mostrou que os dados disponíveis a respeito da distribuição das espécies extintas do gênero *Tapirus* do Mioceno da Bulgária têm um significado importante para traçar a história evolutiva final desses animais nos Balcãs e no sudeste da Europa. Embora muitos registros fósseis de tapires da Europa tenham documentado bem a distribuição anterior desses perissodáctilos no Oligoceno e no Neógeno (Mioceno e Plioceno), os dados da Bulgária e dos Balcãs completam as lacunas

de sua última presença no continente antes da restrição drástica para o Sudeste Asiático de hoje, supondo-se que a linhagem asiática evoluiu a partir da linhagem européia.

Os registros para *T. jeanpivetaui* e *T. balkanicus* na Bulgária datam também do Mioceno superior da Europa (Spassov & Ginsburg 1999), sendo que para esta última espécie os registros constituem em maxila e hemimandíbula, além de caracteres dentários. Todas as localidades contendo registro fóssil de tapires na Bulgária estão localizadas na parte sudoeste do país em duas regiões, Sofia e Blagoevgrad (Boev 2017). A variedade de formas fósseis encontradas no país confirma fortemente a conclusão anterior de Geraads et al. (2011), que "... a Bulgária e a região dos Balcãs setentrionais eram a região com o maior número de restos de *Tapirus* na Europa." Além das três espécies identificadas (*Tapirus arvenensis*, *T. jeanpivetaui* e *T. balkanicus*), várias outras não identificadas permitem concluir que os Balcãs provavelmente foram a região de mais variada megafauna de supostos tapires do Neógeno superior (Mioceno) da Europa (Boev 2017).

Através da comparação com outros tapires do Neógeno, Spassov & Ginsburg (1999) consideraram a maxila como mais relevante que a mandíbula para a descrição de espécies de tapir e para o estudo das relações filogenéticas entre eles. Também foi proposto por estes autores um novo subgênero dentro do gênero *Tapirus*, *Meyerlscus* (Spassov & Ginsburg 1999), onde se insere aquele que os autores descreveram como o tapir europeu mais derivado. Os autores descreveram do Mioceno tardio *T. balkanicus* (Spassov & Ginsburg 1999) baseando-se em dentição com baixo grau de bilofodontia, algo que foi observado nos materiais de grande parte das espécies asiáticas e européias descritas para o gênero *Tapirus*. Sendo assim, esta é uma das espécies européias descritas que talvez possam ser problemáticas. No momento de sua descrição, baseado em materiais maxilares, mandibulares e dentários, os autores citam *T. hungaricus* como uma espécie de tamanho similar a *T. balkanicus* mas de morfologia dentária diferente, e descrevem a espécie como a mais apomórfica dentro do gênero *Tapirus* no quesito molarização dos pré-molares, com alto grau de molarização destes (Spassov & Ginsburg 1999).

T. jeanpivetaui, pertencente ao Neógeno superior da Europa, foi originalmente descrita como espécie de pequeno porte, descrição esta baseada em caracteres dentários, mais especificamente dentição superior (Spassov & Ginsburg 1999). Estes autores enfatizaram as diferenças entre os pré-molares superiores do holótipo de *T. jeanpivetaui* (cujos pré-molares são menos molarizados, o protolofos e metalofos do P2 são menos evidentes, e apenas uma cúspide lingual está presente no P1) e os do holótipo de *T. balkanicus* (cujos P3 e P4 são mais largos, os protolofos e metalofos do P2 são mais evidentes e há duas cúspides linguais no P1). Amostras maiores, idealmente incluindo espécimes melhor preservados, são necessárias para dar suporte a Spassov e Ginsburg (1999) ao considerarem *T. jeanpivetaui* e *T. balkanicus* como especificamente distintas. O holótipo de *T. jeanpivetaui* é um crânio mal preservado (Boeuf 1991), mas preserva vários caracteres que o diferenciam claramente de *T. polkensis* como por exemplo, através da presença de uma expressiva crista sagital, nasais extremamente largos e M3 mais curto (Hulbert et al. 2009). Apesar do material fóssil disponível relacionado aos tapires europeus, trabalhos investigando a filogenia desses animais, bem como a relação evolutiva deles com os demais tapires, nunca foram feitos

T. telleri foi descrita para o Mioceno médio da Europa e Ásia, e o material fossilífero no qual a descrição original se baseou é proveniente de Goriach, Áustria. A espécie parece ser mais próxima de *T. hezhengensis*, o tapir mais basal da China (Deng 2008). Os registros mais recentes de *T. hezhengensis* pertencem a Linxia, noroeste da China. Estima-se que essa espécie tenha divergido no Mioceno superior (entre 8 e 9 Ma), sendo a mais antiga espécie de tapir asiática. O protocone e o hipocone são bem separados no P2 destes animais, o que também ocorre em *T. indicus*. Também da China provêm os registros mais recentes de *T. teilhardi*, mais especificamente de Wuxiang na base Yushe, na província de Shanxi (Ji et al. 2015). *T. teilhardi* é a espécie de tapir pliocênica com melhor registro fóssil disponível, apesar deste material incluir apenas um dentário parcial e alguns dentes, entre pré-molares e molares, que são maiores que os de *T. yunnanensis* (Ji et al. 2015).

Os tapires eram mais diversos durante o Quaternário da China do que no Neógeno na mesma região. Fósseis de tapires da fauna de Shuitangba em Yunnan, na China, são bem preservados e o local é considerado o sítio fossilífero mais rico em tapires do Mioceno superior da China (Ji et al. 2015). *T. yunnanensis* pertence a esta fauna, mais especificamente ao Mioceno superior (6,5- 6 Ma), e já foi referido como possível ancestral direto de todas as espécies de tapires do Cenozóico superior (Van der Made & Stefanovic 2006), portanto o sítio contendo registros desta fauna é de grande importância.

T. yunnanensis representa uma espécie de tapir de pequeno porte, mas ainda assim ligeiramente maior que *T. hezhengensis*, e o P2 tem graus variáveis de molarização, já P3 e P4 são completamente molarizados (Ji et al. 2015). A espécie não foi originalmente descrita baseada em caracteres cranianos, mas Ji et al. (2015) incluiu à sua descrição espécimens recentemente descobertos, que incluem porções da maxila e da mandíbula. No que diz respeito à dimensão dos dentes, *T. yunnanensis* está relativamente mais próximo de *T. peii* que de qualquer outra espécie do gênero *Tapirus* plio-pleistocênica da China (Ji et al. 2015). *T. yunnanensis* também teve caracteres cranianos posteriormente agregados aos dados originais da época em que a espécie foi descrita (Ji et al. 2015). Acreditamos que esta espécie seja problemática, afinal seu grau de bilofodontia é um dos menores entre os tapires extintos.

As localidades fósseis de tapirídeos do Mioceno da China são limitadas às seguintes regiões: Shanwang em Shandong, Hezheng em Gansu, e Yunnan, onde Yunnan é a região com maior riqueza de registros fósseis. Com base nos dados de espécies extintas recuperados na região, Yunnan poderia ser considerada como o centro de origem para os tapires do Cenozóico superior na Ásia Oriental (Ji et al. 2015). Durante o Mioceno médio, os tapires da China limitaram-se principalmente ao norte, mas desde o Mioceno superior eles moveram-se para o sul. Estes animais são exclusivamente de pequeno porte, o que representa um padrão diferente das situações observadas para a mesma época da Europa e América do Norte, onde já eram observadas tanto espécies de pequeno porte quanto as de médio ou grande porte. Durante o Mioceno superior os tapires de pequeno porte tornaram-se extintos em grande parte da Ásia, exceto em Shuitangba, na China. (Ji et al. 2015). O gênero *Tapiriscus* tornou-se extinto na mesma época na Europa, assim como *Tapiravus* na América do Norte (van der Made & Stefanovic 2006). Contudo, estudos recentes sugerem que o gênero *Tapiravus* provavelmente sobreviveu ao Plioceno na América do Norte (Hulbert et al. 2009).

A fauna de tapires pertencentes ao Quaternário da Ásia ocorre em sua maior parte no sul da China, com exceção do sítio Gongwangling do Pleistoceno inferior, localizado na província de Shaanxi (Hu and Qi 1978), e do sítio de Anyang na província de Henan (Teilhard de Chardin & Young 1936). As espécies fósseis de tapires pertencentes ao Pleistoceno da Ásia são *T. peii*, *T. sanyuanensis*, *T. sinensis* e *T. indicus*; e pertencente ao gênero *Megatapirus*, *Megatapirus augustus* (Matthew & Granger 1923), todas de porte muito maior que *T. yunnanensis* e *T. hezhengensis* (Tong 2005). Apesar de *T. indicus* ser a maior espécie vivente, é menor do que as já extintas *T. sinensis* e *M. augustus* (Tong et al. 2002). A evolução de tapirídeos desde o Neógeno na China mostra que o tamanho do corpo foi aumentando gradualmente através do tempo (Ji et al. 2015). As espécies de tapires asiáticas plio-pleistocênicas distinguem-se das mais antigas não só pelos seus portes maiores, mas também por possuírem pré-molares mais molarizados (exceto P1), cíngulos reduzidos, metacone posicionado mais bucalmente nos pré-molares superiores, parástilo mais desenvolvido e sino medial mais aberto nos pré-molares e molares superiores, características que as aproximam mais dos tapires modernos.

Dentre os tapires asiáticos do Quaternário da Ásia, *T. sinensis* foi descrita por Owen em 1870 com base apenas em fragmentos de três dentes superiores e 4 inferiores (Matthew & Granger 1923). Em seu trabalho, Hooijer (1947) apontou que não haveriam caracteres suficientes para distinguir *T. sinensis* de *T. indicus* e considerou a espécie como uma raça, parte de *T. indicus*. Mais tarde, Colbert & Hooijer (1953) trataram *T. sinensis* como sinônimo de *T. indicus*. Contudo, as diferenças entre *T. sinensis* e *T. indicus* são claras e residem nos seguintes aspectos: o cíngulo posterior se estende horizontalmente em direção ao canto postero-interno do metalofo em *T. sinensis*, mas se estende para cima até o ápice do hipocone em *T. indicus* (Tong 2005). Além disso, *T. sinensis* apresenta uma relação largura / comprimento muito maior de pré-molares/molares e paralofo mais proeminentes do que *T. indicus*. *T. sinensis* foi referida como a forma de transição entre os tapires do Pleistoceno inferior e o “tapir” gigante do Pleistoceno superior, *Megatapirus*, sendo maior que *T. sanyuanensis* e menor do que *M. Augustus* (Tong 2005). A relação comprimento/largura dos pré-molares e molares é menor do que em *T. sanyuanensis*. O P1 possui cúspide interna bem desenvolvida (hipocone). Nos pré-molares e molares superiores, o cíngulo externo se desenvolveu no lobo posterior, e o cíngulo anterior e posterior são muito desenvolvidos (Tong 2005).

T. sanyuanensis é uma espécie pleistocênica asiática (provavelmente originada no Pleistoceno inferior) de tamanho muito próximo ao de *T. indicus* (Tong 2001). Aparentemente a característica mais diagnóstica para a espécie é a ausência de cúspides internas no P1 (Tong 2001). Os pré-molares e molares têm coroas mais baixas que as de *T. indicus*, além de a espécie apresentar uma pré-maxila mais convexa que a de *T. indicus*, que é mais comprimida. Os molares superiores apresentam estruturas similares a cristas, assim como o padrão que se observa em *M. augustus* (Tong et al. 2002). A espécie foi originalmente descrita por Huang em 1991 baseada apenas em caracteres maxilares, mandibulares e dentes fragmentados, mas Tong et al. (2002) descreveu novos materiais fósseis encontrados em Fanchang, na China, agregando novos dados à espécie. No que diz respeito ao material pós-craniano recuperado de *T. sanyuanensis*, a espécie apresenta terminações mais constrictas em ossos longos que *T. indicus*, e a cabeça do fêmur é muito menor nos primeiros. A tuberosidade do ísquio é bem marcada em *T. sanyuanensis*, mas em *T. indicus* estende-se para a sínfise púbica através de um contorno mais arredondado (Tong et al. 2002).

Ainda tratando-se das espécies quaternárias de tapires asiáticos, *T. peii* foi descrita baseada em caracteres cranianos incompletos, além de dentários (P4, M1 e M2). Trata-se de uma forma primitiva, caracterizada por pequenas dimensões ósseas e ausência de molariformidade no P2. A espécie se assemelha mais a *T. sinensis* que a *T. sanyuanensis*. Apesar de ter sido citada por Li Youtheng em 1979, esta espécie nunca foi formalmente descrita (Tong et al. 2002). *T. peii* provavelmente divergiu ao longo das linhagens de *T. sinensis* e de *Megatapirus augustus*. Esta linhagem provavelmente tem sequência na divergência de *T. indicus* a partir de *T. sanyuanensis*, sendo que *T. indicus* provavelmente é a mais derivada das espécies asiáticas (Ji et al. 2015). *T. peii* é uma das espécies asiáticas consideradas por nós como problemática, devido ao seu baixo grau de bilofodontia nos pré-molares e molares superiores e o baixo grau de molarização do P2.

Desde o Cenozóico superior, a tendência evolutiva entre os tapires asiáticos é pontual no sentido de que as espécies do Mioceno (Qiu et al., 1991) e do Plioceno (Shi et al., 1981) têm cúspides linguais muito mais desenvolvidas do que algumas formas do Quaternário inferior. Além disso, o tamanho dos dentes e do corpo de *T. sanyuanensis*, via *T. sinensis* até chegar a *M. augustus*, aumentou. *T. peii* é uma forma primitiva, não só devido ao seu pequeno porte, mas também devido à menor molariformidade do P2 (Ji et al., 2015) (Figura 12). O trabalho de Ji et al. 2015 foi o mais recente, e um dos poucos disponíveis na literatura com foco no estudo da evolução dos tapires asiáticos. Apesar de não haverem filogenias relacionadas às espécies de tapir asiáticas, o trabalho de Ji et al. (2015) apresentou importantes aspectos da evolução da morfologia dentária desses animais. A relação comprimento/largura dos pré-molares e molares superiores das quatro espécies quaternárias asiáticas diminuiu com o tempo (Tong et al., 2002).

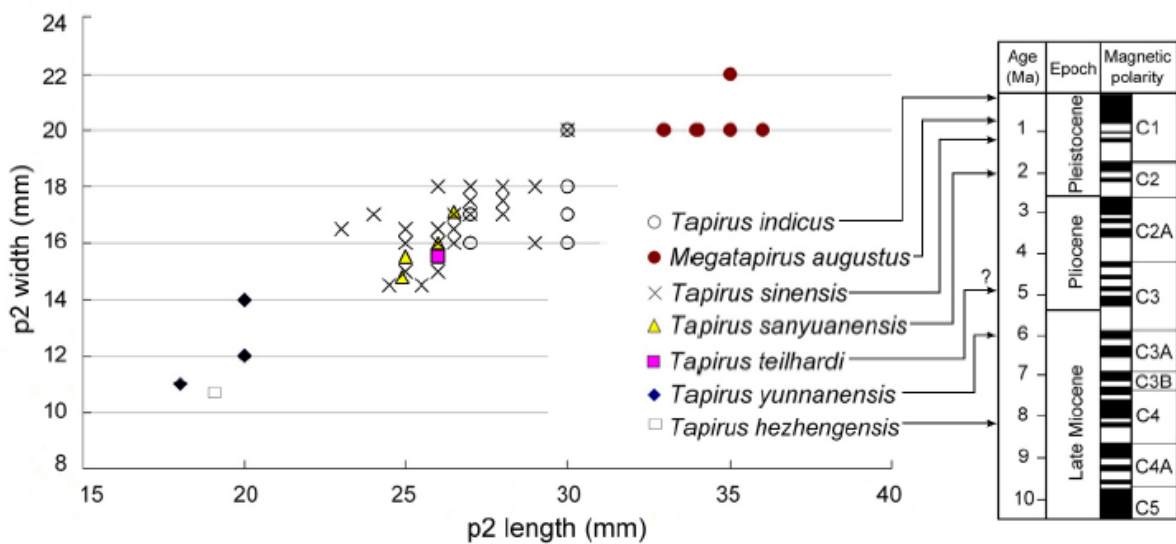


Figura 12: Gráfico de análise estatística bivariada das medidas de largura e comprimento dos p2s de diferentes gêneros e espécies de tapir da China, correlacionados com a escala de tempo geológica (Xue-Ping et al 2015).

Tong et al. (2002) propôs ainda que *T. peii*, *T. sinensis* e *M. augustus* têm maior afinidade dentre as espécies asiáticas do Quaternário, e o fato que sustenta essa idéia é o de que as três espécies compartilham cúspides internas bem desenvolvidas no P1 e uma baixa relação comprimento/largura dos pré-molares e molares. O caráter de P1 e a relação comprimento/largura podem ser usados como evidência confiável para identificar e /ou

avaliar as relações evolutivas entre os tapires asiáticos do Quaternário (Tong et al. 2002). Caracteres dentários indicam que para os tapires chineses do Quaternário, duas linhagens podem ser reconhecidas: uma é a *T. peii*-*T. sinensis*-*M. augustus*; e a outra é composta por *T. sanyuanensis*-*T. indicus*. *T. sanyuanensis* e *T. peii* se encontram na base do gráfico, e é muito provável que este último seja a forma asiática mais primitiva (Tong et al. 2002). As relações entre os registros fósseis para as espécies asiáticas extintas do Pleistoceno inferior e *T. indicus* estão abertas a debate, assim como as relações filogenéticas entre as espécies asiáticas do Pleistoceno inferior e *Megatapirus* (Tong et al., 2002). Para que as relações filogenéticas entre as espécies asiáticas do gênero *Tapirus* sejam melhor elucidadas, mais material fóssil desses animais deve ser agregado ao banco de dados do gênero, especialmente materiais cranianos fósseis, que são raros.

No que diz respeito às espécies norte americanas, as regiões da América do Norte com amostras fósseis de tapires com os registros mais antigos – pertencentes ao Mioceno superior e ao Plioceno inferior – são as do norte do Estado do Nebraska, que abrigam a fauna dos canais Xmas-Kat (Skinner & Johnson 1984), as do leste do Estado do Tennessee no sítio Gray Fossil (Parmalee et al. 2002; Wallace et al. 2002; Wallace & Wang 2004) e aquelas pertencentes à região norte do Estado da Flórida, pertencentes à fauna Archeana. Como discutido anteriormente, *T. johnsoni* é constantemente referida como a espécie mais basal do gênero *Tapirus*, pertencente à fauna do Clarendoniano superior (Mioceno médio/superior, 11.8 a 9 Ma) da América do Norte (Holanda & Ferrero 2012). Originalmente descrita através de materiais fósseis limitados, questões evolutivas acerca da espécie foram melhor elucidadas após achados de materiais mais completos, inclusive dois crânios da espécie originários da fauna dos canais Xmas-Kat do Nebraska (Hulbert 2005). *T. johnsoni* se caracteriza como uma espécie de porte relativamente pequeno se comparado a outras espécies de tapires, possui nasais alongados e foramen meatal localizado mais anteriormente no crânio, sendo todos estes estados primitivos para o gênero.

T. simpsoni também é uma espécie originária do Mioceno superior do Nebraska, e foi inicialmente descrita em 1975 baseada em materiais extremamente fragmentados: um pedaço de palato e P1 e p2 isolados. Yarnell (1980) se referiu em sua tese não publicada aos materiais fósseis encontrados na Fazenda McGehee e no sítio Love na Flórida como pertencentes a *T. simpsoni*. Webb et al. (1981) reforçou esta idéia com os argumentos de que a similaridade no porte e o grau de molarização do P1 dos fósseis eram similares aos de *T. simpsoni*. Desde então, todos os tapires desta localidade têm sido descritos como fazendo parte desta espécie (MacFadden & Hulbert 1990; Colbert & Schoch 1998; Hulbert et al. 2001). Estudos recentes comprovaram que o material desta localidade é diferente daquele pertencente ao Estado do Nebraska, onde *T. simpsoni* foi originalmente descrita (Hulbert 2005).

Os registros para *T. webbi* são do Mioceno superior da região centro-norte do Estado da Flórida, e trata-se de uma espécie de grande porte, maior que *T. bairdii* (Hulbert 2005). Apenas *T. webbi* e *T. indicus* apresentam articulação entre o quarto metatarso e o remanescente do primeiro metatarso (Radinsky 1963). *T. webbi*, assim como *T. pinchaque* e *T. terrestris* possui uma fossa diverticular superficial. Esta e outras evidências apresentadas em trabalhos recentes (Hulbert 2010 ; Holanda & Ferrero 2012) apontam *T. webbi* como a espécie fóssil norte americana mais próxima de espécies fósseis sul americanas mais derivadas e das espécies viventes de tapires. Isso provavelmente

sugere uma dispersão no Plio-Pleistoceno de uma forma próxima a *T. webbi* para a América do Sul, seguida de uma evolução que originou *T. terrestris*, *T. pinchaque* e as demais espécies sul-americanas, já extintas (Hulbert 2005). Rincón et al. (2007) descreveram material fossilífero (fragmentos de maxila e dentário) de El Breal para o Plio-Pleistoceno da Venezuela, a que os autores relatam pertencer a *T. webbi*. Rincón et al. (2009) sugeriram que este mesmo material talvez pertença a uma nova espécie. Se este material for mesmo pertencente a *T. webbi* ou a uma espécie próxima desta, seu registro reforça a hipótese de uma forma migrante para a América do Sul.

Ainda com registro para o Mioceno, *T. polkensis* é conhecida como “anta anã” entre os estudiosos do gênero por ser o menor tapir norte americano conhecido, com peso estimado de 125kg (Ji et al. 2015). A descrição inicial da espécie foi feita baseada quase que totalmente em materiais fragmentares dentários que pouco informavam acerca da história evolutiva da espécie, mas posteriormente achados de materiais cranianos e pós-cranianos no sudeste dos EUA, mais especificamente no Estado do Tennessee (Hulbert et al. 2009), contribuíram para a resolução de muitas questões a respeito dela (Hulbert & Wallace 2005). Inicialmente descrito como *Tapivarus polkensis* e não *Tapirus polkensis* (Olsen 1960), devido à relutância da época em se considerar animais pré-Blancânicos como tapires e o fato de que o gênero *Tapivarus* abriga tapiróides de pequeno porte, como seria o caso daquela espécie (Hulbert et al. 2009). Contudo, poucos e fragmentados materiais foram usados para realizar essa inferência, e Gibson (2011) agregou mais informações através de novos achados fossilíferos ao banco de dados da espécie, e estes permitiram concluir que tratava-se de fato de *Tapirus*, e não de um animal pertencente ao gênero *Tapivarus*. Os espécimes encontrados no Estado do Tennessee permitiram estudos de variação ontogenética e intraespecífica, alguns dos quais nunca foram possíveis de se realizar com outras espécies fósseis por falta de material fóssil disponível (Hulbert et al., 2009). Hulbert (2005) e Hulbert et al. (2009) apontaram que *T. polkensis* é parte da localidade Hh4 Palmetto da Flórida, que faz parte da fauna do Hemfiliano superior (5.7 a 4.75 Ma), e que não estaria presente em faunas mais antigas, como a Barstoviana.

Já para o Pleistoceno inferior da América do Norte, o Estado da Flórida tem o maior registro fóssil do gênero *Tapirus*, mais especificamente para a fauna do Blancano – 2,6 a 1,6 Ma -, com cerca de 25 localidades de sítios, sendo que a maior parte delas se encontra na região peninsular do Estado (Hulbert 2010). Em consequência disto, essa região tem sido alvo de muitos estudos nas últimas décadas (Lundelius & Slaughter 1976; Ray & Sanders 1984; Hulbert 1995, 2010; Graham 2003). Três espécies fósseis são descritas para este intervalo de tempo na Flórida (Plio-Pleistoceno): *T. haysii*, de porte relativamente grande (similar ao tamanho corporal de *T. bairdii*) e *T. veroensis* e *T. lundeliusi* de porte médio (compreendendo algo entre o porte de *T. terrestris* e *T. pinchaque*), sendo que esta última é a espécie mais bem representada do Blancano superior da Flórida, reconhecida em pelo menos 11 sítios fossilíferos pertencentes à esta fauna.

Os tapires da Flórida são relativamente abundantes também para as faunas do Irvingtoniano (1,6 a 1,0 Ma) e do Rancholabreano (250 a 12 mil anos atrás) na mesma região. Ao contrário de *T. haysii*, não há registros do Irvingtoniano para *T. lundeliusi*, (Hulbert 2010), o que sugere que esta espécie se tornou extinta próximo ao fim do Blancano. *T. lundeliusi* viveu do Pleistoceno inferior ao superior nas regiões central e leste dos EUA, e provavelmente essa espécie se tornou extinta no Pleistoceno tardio. Algumas características derivadas para o gênero *Tapirus* presentes em *T. lundeliusi*

incluem grande comprimento relativo do côndilo mandibular e parede do frontal reduzida (Hulbert 2010). Porte pequeno, forâmen meatal localizado anteriormente e lofos transversos pouco desenvolvidos nos pré-molares são alguns outros caracteres primitivos do gênero presentes em *T. lundeliusi*, além da presença de uma borda maxilar reduzida, nasal alongado, lacrimal estreito e fusão do interparietal ao occipital, características do crânio de *T. lundeliusi* mas ausentes em outras espécies fósseis como *T. veroensis* e *T. haysii* (Hulbert 2010). A mistura de estados de caracteres primitivos em *T. lundeliusi* com apomorfias compartilhadas por *T. veroensis* e *T. haysii* (como diastema pós-canino curto e ausência de cingula posterolabial nos dentes superiores) oferece um melhor entendimento das relações filogenéticas e da evolução de estados de caracteres entre espécies miocênicas como *T. johnsoni* (Schultz et al. 1975) e *T. polkensis* (Olsen 1960) e as espécies do Pleistoceno.

Hulbert (2010), ao descrever *T. lundeliusi*, propôs um novo subgênero para o gênero *Tapirus*: *Helicotapirus*, que incluiria *T. lundeliusi* como irmão de um clado formado por *T. veroensis* e *T. haysii*. O nome do subgênero se refere ao formato característico espiral da fossa meatal, proeminente nos ossos nasal e frontal desses animais. Esse subgênero é composto por todos os tapires que compartilham um ancestral comum mais próximo com *T. veroensis* que com *T. terrestris*, *T. pinchaque*, *T. bairdii* ou *T. indicus* (Hulbert 2010). O clado formado por *T. lundeliusi* como grupo irmão de *T. veroensis* + *T. haysii* parece ser filogeneticamente próximo de *T. bairdii*, e todas estas espécies compartilham características morfológicas como interparietal amplo e triangular e processo posterior do lacrimal amplo e achatado (Hulbert 2010).

T. haysii foi inicialmente descrita através de materiais fragmentados, mas posteriormente crânios relativamente completos foram encontrados nos sítios de Leisley Shell Pit do Irvingtoniano da Flórida (Hulbert 2005). Amostras fósseis de *T. veroensis* provêm da Carolina do Sul, Geórgia e Flórida nos EUA, e constituem-se de materiais cranianos fragmentados e dentários (Hulbert 2005). Por fim, *T. simpsoni* e *T. merriami* são atualmente pouco conhecidos, e isso impede que as relações evolutivas entre eles e os demais tapires sejam resolvidas com clareza. Por este motivo, estas espécies não foram incluídas nas árvores geradas no trabalho de Hulbert 2010 (Figura 13). Alguns trabalhos sugerem que *T. simpsoni* e *T. webbi* seriam a mesma espécie (Holanda & Ferrero 2012).

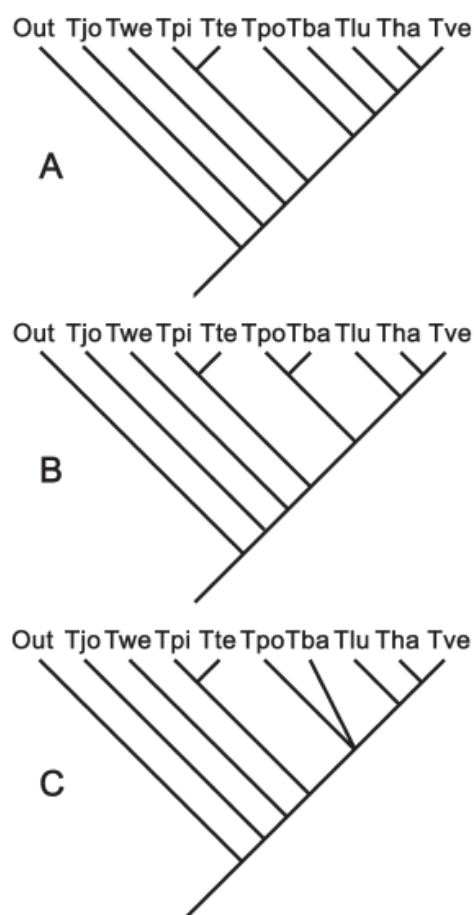


Figura 13: Cladogramas dos dois arranjos igualmente parcimoniosos resultantes da análise de matrizes de caracteres morfológicos cranianos e dentários de espécies fósseis norte-americanas e espécies neotropicais existentes de *Tapirus* (A e B) e a árvore de consenso estrito (C), de Hulbert (2010). Abreviações de taxa: Out, outgroup; Tjo, *T. johnsoni*; Twe, *T. webbi*; Tpi, *T. pinchaque*; Tte, *T. terrestris*; Tpo, *T. polkensis*; Tba, *T. bairdii*; Tlu, *T. lundeliusi*; Tha, *T. haysii*; e Tve, *T. veroensis*.

No que diz respeito aos tapires sul americanos, ao longo de muitas décadas a maior parte dos fósseis encontrados na América do Sul constituíam-se de fragmentos dentários e/ou pós-cranianos fragmentados, o que dificultava a interpretação da história evolutiva do gênero no continente (Holanda & Ferrero 2012). Os registros fósseis do gênero *Tapirus* para a América do Sul só existem a partir do Quaternário. No Brasil, todos os registros para o gênero vêm do Pleistoceno final (Holanda et al. 2011). Fósseis extremamente fragmentados são comumente designados apenas como *Tapirus*. (Sedor et al. 2004; Holanda & Cozzuol 2006), devido ao fato de não apresentarem informações morfológicas suficientes para serem designados com confiabilidade a alguma espécie de tapir. Alguns dos fósseis de tapires da América do Sul que foram identificados apenas como *Tapirus*. são materiais da Formação Sopas do Lujanense (Pleistoceno superior) do Uruguai, que constituem-se de uma série de fragmentos maxilares e mandibulares descritos por Ubilla (1983). Além destes, Ubilla (1996) descreveu novos materiais da mesma região como *Tapirus*. Ubilla & Rinderknecht (2006) registraram para a mesma região um crânio completo de uma possível nova espécie, mas não a nomearam. Hoffstetter (1986) identificou uma tíbia encontrada no Rio Ucayali do Pleistoceno do Peru como *Tapirus*.

Registros de animais pertencentes a espécies não determinadas de *Tapirus* baseados em materiais fragmentados são frequentes no Pleistoceno superior do Uruguai (Ubilla 1983), Venezuela (Rincón et al. 2007) e Peru (Hoffstetter 1986), além do Brasil em Estados como Pernambuco (Rolim 1974), Paraná (Sedor et al. 2004), Rondônia (Holanda & Cozzuol 2006), Rio Grande do Sul (Kerber e Oliveira 2008) e Acre (Holanda & Cozzuol 2006). Espécimes muito fragmentados além de designados a *Tapirus* são constantemente comparadas a *T. terrestris*, já que esta espécie apresenta grande diversidade morfológica e ampla distribuição geográfica (Herskovitz 1954).

Nos últimos anos, achados de materiais cranianos e pós-cranianos mais completos (Ferrero & Noriega 2007; Holanda et al. 2011) têm contribuído para melhor estudar e reconstruir a filogenia dos tapires sul americanos. Todos os registros fósseis do gênero *Tapirus* para o Peru datam do Pleistoceno superior; registros provenientes do Uruguai são do Pleistoceno inferior e os da Argentina pertencem a ambas as épocas. (Holanda et al. 2007). Dentre as oito espécies extintas sul-americanas, *T. dupuyi* parece ser uma espécie inválida (Tonni 1992; Holanda & Cozzuol 2006; Holanda et al. 2011; Holanda & Ferrero 2012), devido a um provável erro de identificação dentária. Segundo os autores que questionaram a descrição da espécie, feita em 1951 por Cattoi, ela seria melhor descrita como *Tapirus*. devido à falta de material que permitiria que o fóssil encontrado fosse relacionado com confiabilidade a uma espécie específica de *Tapirus*. O material no qual foi baseada a descrição desta espécie data do Ensenadense (Pleistoceno inferior) da Argentina em Buenos Aires, e trata-se de um molar inferior de grande tamanho.

A validade de *T. australis* também foi questionada por alguns autores (Ubilla 1983; Tonni 1992), pelo mesmo problema relatado para *T. dupuyi*, erro de identificação dentária em consequência de pouco material disponível – assim como *T. dupuyi*, apenas um molar inferior de grandes proporções (m2) foi utilizado na descrição inicial da espécie, desta vez feita por Rusconi em 1928, também proveniente do Ensenadense da Argentina em Buenos Aires.

T. rioplatensis foi originalmente descrita por Cattoi em 1957, com material proveniente do Ensenadense da Argentina em Buenos Aires assim como os materiais das descrições originais de *T. dupuyi* e *T. australis*. O material encontrado apresentava mandíbula de grande tamanho e robustez, contendo um único molar (Cattoi 1957). Os registros nos quais foi baseada a descrição de *T. oliverasi* por Ubilla (1983) provêm da Formação Liberdade do Uruguai, e tratam-se de um dentário direito com m1-3 de grande porte, maiores que os de *T. terrestris* e *T. australis* e menor que *T. rioplatensis*. Perini et al. (2011) demonstraram que *T. australis*, *T. rioplatensis* e *T. oliverasi* possuem molares inferiores de maiores dimensões que os de qualquer outra espécie sul americana de tapir. *T. rioplatensis* também necessita de mais materiais fósseis para que a validade da espécie seja reforçada (Perini et al. 2011).

Também de Buenos Aires, mas da Vila Ballester, são os restos que permitiram a descrição de *T. greslebini*, realizada por Rusconi em 1934. O material constitui-se de um fragmento maxilar com M1-2, mas não possui contexto estratigráfico uma vez que o conteúdo é proveniente de drenagem por meio de bomba de sucção (Holanda 2011). *T. mesopotamicus* foi descrita por Ferrero & Noriega (2007) e seu material de descrição também provém da Argentina, mas de Entre Ríos, Formação Arroyo Feliciano do

Pleistoceno superior. Apesar de apresentar material craniano, o material dentário desta espécie é limitado (Ferrero & Noriega 2007). Ela difere de *T. terrestris* por possuir a porção dorsal dos frontais relativamente larga, pela abertura nasal anterior estreita e fechada, dentre outras características (Ferrero & Noriega 2007).

T. cristatellus foi descrita por Winge em 1906 baseada em caracteres dentários, cranianos e pós-cranianos provenientes de Lagoa Santa, Minas Gerais, sendo a única espécie extinta de tapir descrita para o Quaternário do Brasil (Perini et al. 2011). A espécie difere de *T. terrestris* por possuir crânio e dentes maiores e mais robustos, pelo fusionamento tardio das suturas e pela ausência do processo deltóide do úmero (Holanda et al. 2011). A validade da espécie foi questionada por Paula-Couto (1979) e Tonni (1992), mas confirmada posteriormente por Cartelle (1999) e Holanda et al. (2007), através de novos espécimes que complementaram sua descrição.

T. tarijensis apresenta registro fóssil do Vale do Tarija, na Bolívia, constituído por um metacarpal III esquerdo, atribuído a esta espécie por apresentar grande tamanho (Rusconi 1928). O material no qual a descrição da espécie foi baseada, um dentário esquerdo com os três primeiros pré-molares, difere de *T. terrestris* pelo ramo mandibular mais alto e pelos dentes de maior tamanho e robustez (Ameghino 1902). *T. rondoniensis* foi a espécie sul-americana extinta de tapir a ser descrita mais recentemente, por Holanda et al. (2011). O material foi descrito para o Pleistoceno superior da Formação do Rio Madeira em Nova Mamoré, Rondônia, e constitui-se de um crânio quase completo. No que diz respeito às relações evolutivas com as demais espécies viventes de *Tapirus*, *T. rondoniensis* é mais próxima de *T. kabomani*, *T. terrestris* e *T. pinchaque* que de *T. bairdii* e *T. indicus* (Cozzuol et al. 2013, 2014), e algumas das características compartilhadas entre as três primeiras espécies são a presença de uma fossa rasa para o divertículo meatal no nasal e processo anteromedial da maxila coberto pela pré-maxila (Holanda et al. 2011). O crânio da espécie apresenta frontais largos (testa larga), característica considerada primitiva para o gênero (Holanda et al. 2011). As características mais diagnósticas de *T. rondoniensis* são a presença de um frontal largo, cuja pneumatização se estende até a sutura frontoparietal, a crista sagital alta e o P2 pouco molarizado sem formação de protolofos e matalofos (Holanda et al. 2011).

A alopátrica *T. pinchaque* deriva da intensa atividade tectônica na Cordilheira dos Andes e de seu soerguimento ao longo do Pleistoceno. A ausência de fósseis da espécie dificulta a estimativa exata de sua divergência. Alguns dos fósseis de *T. terrestris* são originários de Entre Ríos, na Argentina, e datam do Pleistoceno superior da Formação Luján. O material desta espécie proveniente desta região foi descrito por Tonni (1992), e trata-se de uma mandíbula que constitui o registro mais austral da espécie para a América do Sul (Holanda 2011). Outros registros encontrados mais recentemente para a espécie foram descritos por Ferrero & Noriega (2007), tratando-se de um fragmento mandibular que provém também da Argentina, mas de El Boyero, Formação El Palmar do Pleistoceno superior (Holanda 2011). Souza-Cunha (1959) descreveu restos pós-cranianos pertencentes a *T. terrestris* do Pleistoceno tardio do Rio Grande do Sul, sendo eles tíbia direita, calcâneo esquerdo e um fragmento distal do fêmur direito.

Em seu trabalho, Holanda e Cozzuol (2006) identificaram 3 morfotipos de tamanhos dentários para as espécies de tapir do Pleistoceno da América do Sul. O primeiro morfotipo foi representado por elementos dentários maiores que aqueles pertencentes a *T. terrestris*, e incluía *T. rioplatensis*, *T. oliverasi* e *Tapirus tarijensis*; o segundo morfotipo incluía animais cujos elementos dentários eram menores que os de *T. terrestris*, com uma espécie não identificada à época e enquadrada neste módulo, e o terceiro e último morfotipo incluía espécies que possuíam elementos dentários de tamanhos similares aos de *T. terrestris*, que além desta espécie incluía *T. cristatellus* e *T. mesopotamicus*.

T. haysii, *T. veroensis*, *T. rondoniensis*, *T. cristatellus* e *T. mesopotamicus* possuem considerável material craniano além de dentário (Holanda *et al.*, 2011). Em suma, as espécies extintas de caráter duvidoso para o gênero *Tapirus* são *T. balkanicus* para a Europa, *T. peii*, *T. yunnanensis* e *T. sinensis* para a Ásia, sendo o caráter problemático atribuído a estas espécies não devido à falta de materiais fósseis que forneçam informações evolutivas relevantes, mas sim devido à interpretação errônea dos materiais (em sua maior parte dentários) disponíveis. Já *T. dupuyi*, *T. australis* e *T. rioplatensis* do Quaternário da América do Sul foram descritas com base em material fóssil considerado insuficiente para descrever uma nova espécie: um único molar inferior, o que levou vários autores a questionarem a validade destas espécies.

CAPÍTULO 3 – MORFOMETRIA TRADICIONAL CRANIANA

MATERIAL E MÉTODOS

A coleta de dados para Morfometria Tradicional craniana foi realizada em crânios da Coleção de Mastozoologia da UFMG, da Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da PUC Minas e da Coleção de Mastozoologia do Museu Nacional da UFRJ. Além disso, medidas de exemplares de espécies viventes e fósseis de outras coleções do Brasil e do exterior foram utilizadas nas análises. O número amostral de espécimens utilizados nesta etapa do trabalho foi de 90, distribuído da seguinte forma: 57 para *T. terrestris*, 14 para *T. kabomani*, 6 para *T. pinchaque*, 4 para *T. bairdii* e *T. indicus*, e um para *T. rondonienseis*, *T. mesopotamicus*, *T. johnsoni*, *T. veroensis* e para *T. lundeliusi*. As medidas para Morfometria Tradicional foram coletadas através do uso de paquímetro comum e digital. Todas as medidas tomadas seguem os padrões daquelas do trabalho de Cozzuol et al. (2013) adaptadas de Hue (1907), Boeuf (1991) e Hulbert (1995) (Figuras 14, 15 e 16). As 21 medidas de distância cranianas tomadas para este trabalho abrangem amplamente a forma do crânio dos tapires, contemplando todas as vistas, lateral, dorsal e ventral.

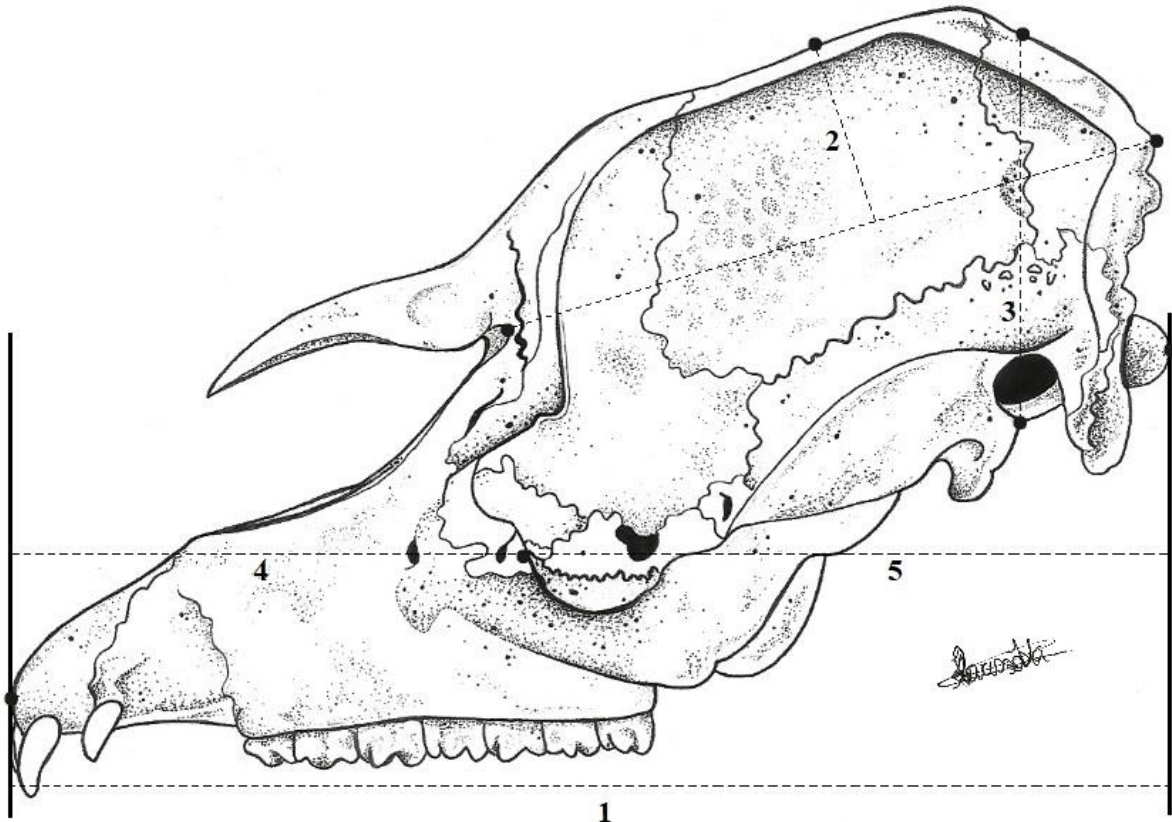


Figura 14: Medidas de distância tomadas para vista lateral do crânio de tapir, Morfometria Tradicional: **1.** Comprimento total do crânio da extremidade anterior da pré-maxila à extremidade posterior do côndilo occipital; **2.** Maior altura da crista sagital a partir da linha que vai do entalhe do nasal à protuberância occipital externa; **3.** Altura da porção craniana do ponto médio da porção basioccipital à extremidade dorsal da sutura parieto-occipital; **4.** Comprimento da porção rostral da extremidade anterior da pré-maxila ao limite anterior da órbita, ventral ao processo posterior do lacrimal; **5.** Comprimento da porção craniana no limite anterior da órbita, ventral ao processo posterior do lacrimal e à extremidade posterior do côndilo occipital. Ilustração de autoria da própria discente.

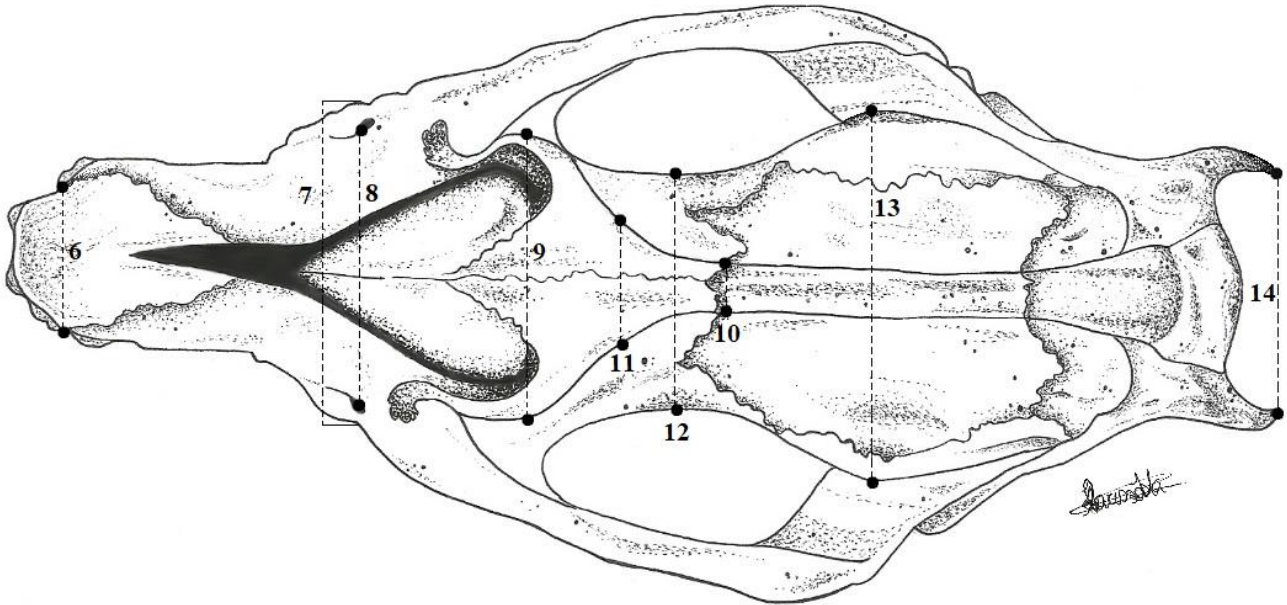


Figura 15: Medidas de distância tomadas para vista dorsal do crânio de tapir, Morfometria Tradicional: **6.** Largura do rosto na margem anterior do alvéolo dos caninos; **7.** Largura máxima do rosto na linha do forame anterior do canal infraorbitário; **8.** Largura do rosto entre as margens internas do forâmen anterior do canal infraorbitário; **9.** Largura máxima dos frontais na linha da sutura fronto-esfenoidal; **10.** Largura máxima dos frontais na sutura fronto-parietal; **11.** Largura máxima dos frontais entre as medidas 9 e 10; **12.** Máxima constrição orbital na linha da sutura fronto-esfenoidal; **13.** Largura máxima da caixa craniana no nível da sutura escamosa; **14.** Largura máxima do occipital na linha das cristas nucais. Ilustração de autoria da própria discente.

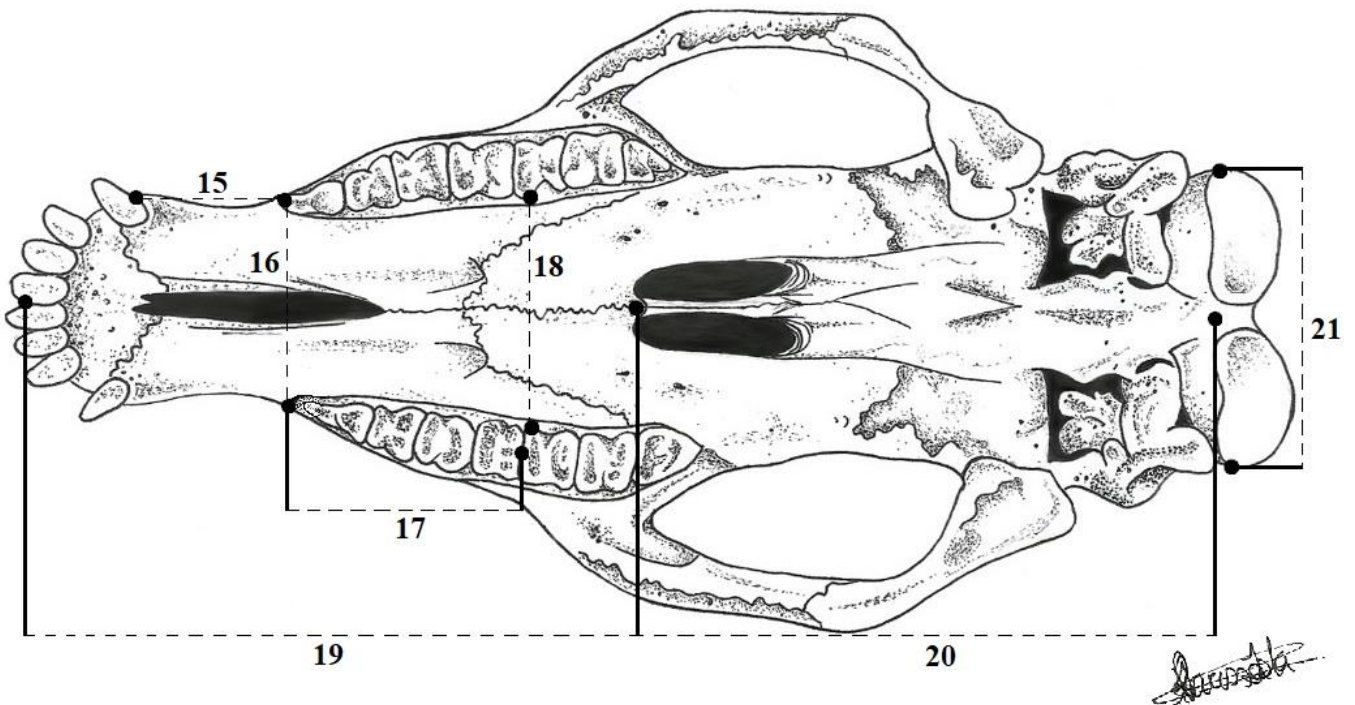


Figura 16: Medidas de distância tomadas para vista ventral do crânio de tapir, Morfometria Tradicional: **15.** Comprimento do diastema da margem distal do alvéolo do canino à margem mesial do alvéolo do P1; **16.** Largura anterior do palato entre

as séries dentárias na linha da margem mesial do alvéolo do P1; 17. Comprimento da série pré-molar da margem mesial do alvéolo do P1 à margem distal do alvéolo de P4; 18. Largura do palato entre as séries dentárias no nível meso-lingual do alvéolo do M1; 19. Comprimento do palato da extremidade anterior da pré-maxila à margem posterior do palatino; 20. Comprimento do basicrânio da margem posterior do palatino à porção basioccipital, anterior aos côndilos occipitais; 21. Largura máxima dos côndilos occipitais. Ilustração de autoria da própria discente.

Após tomadas as medidas de distância para as análises em Morfometria Tradicional craniana, foram feitas análises estatísticas multivariadas (Análise de Componentes Principais) da variação de forma/tamanho de todas as medidas de distância tomadas (em vista lateral, dorsal e ventral) através do programa *Past* versão 2.17.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os gráficos de PCA das 21 medidas de distância para morfometria tradicional craniana apresentados neste trabalho incluem os eixos (PCs) 1, 2 e 3, que explicam juntos 70% da variação total entre as espécies, representando de forma satisfatória a explicação da variedade de tamanho e formas entre as espécies amostradas. Segundo os *loadings* representando cada eixo no primeiro gráfico, resultado da combinação de PC1 e PC2 (Figura 17), o PC1 é altamente influenciado pela medida de distância 1, associada ao comprimento do crânio (Figura 14). Portanto, todos os gráficos contendo este eixo exibirão espécies claramente separadas ou não devido às diferenças no tamanho de seus crânios. Além disso, o outro eixo que compõe esse gráfico, PC2, é altamente influenciado pelas medidas de distância 3 e 11, relacionadas à altura da crista sagital e à largura da testa nos animais amostrados. Isso indica que, na Figura 17, as espécies que mais se aproximam são aquelas que exibem maiores similaridades de comprimento do crânio, altura da crista e largura da testa. Assim, os eixos 1 e 2 representam respectivamente tamanho e forma dos crânios estudados e a presença da variável tamanho como causa de variação entre as espécies as separa melhor do que quando ela não está presente, na Figura 18 (que combina apenas PCs 2 e 3).

Na Figura 17, *T. terrestris*, *T. kabomani* e *T. pinchaque* formam um grande grupo separado dos demais e exibem um certo grau de sobreposição, com as duas últimas espécies variando principalmente ao longo do PC2. *T. kabomani* e *T. pinchaque* entram dentro da variação de *T. terrestris*, que exibe uma grande quantidade de diferentes padrões de tamanho e forma em sua nuvem de espécimens. Os dados morfométricos cranianos analisados neste gráfico suportam a alta variabilidade morfológica de *T. terrestris* citada com frequência na literatura, com grandes variações para a espécie observadas ao longo de ambos os eixos 1 e 2 da Figura 17. No mesmo gráfico, *T. rondoniensis* também aparece em meio à variação de tamanho e forma do crânio de *T. terrestris*. Do lado direito do gráfico, observam-se as espécies de maior porte (e conseqüentemente maior tamanho de crânio) claramente separadas: *T. indicus*, *T. bairdii* e *T. mesopotamicus*. Além da posição das viventes *T. indicus* e *T. bairdii* neste lado do gráfico, a sul-americana extinta *T. mesopotamicus* foi descrita como uma espécie de grande porte, portanto sua posição na extrema direita do gráfico, juntamente com estas espécies, já era esperada. *T. veroensis* foi descrita como uma espécie que possuía porte médio, portanto sua posição mais central no gráfico da Figura 17 (não isolada para a direita com as espécies maiores, e nem para a esquerda com as espécies de menor porte) confirma esta idéia, indicando que o crânio provavelmente acompanhava as proporções do corpo desses animais. A posição de *T. johnsoni* também era esperada, central e próxima de animais de pequeno porte como *T.*

kabomani, uma vez que a espécie tem pequeno tamanho e consequentemente seu crânio é proporcional a ele.

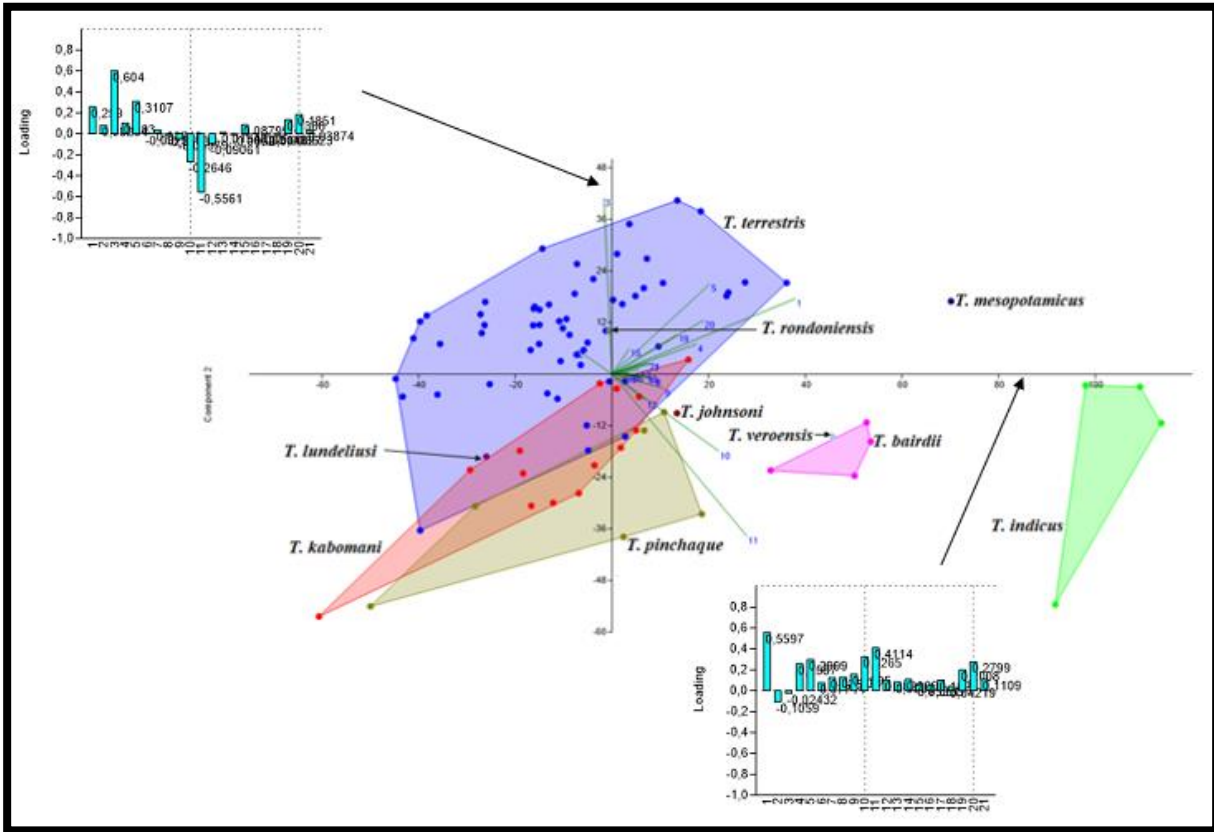


Figura 17: PCA das 21 medidas de distância para morfometria tradicional craniana (n=90): eixo 1 (predominantemente representando tamanho) versus eixo 2 (predominantemente representando forma). A matriz de PCA inclui as seguintes espécies extintas de tapires : *T. mesopotamicus* (ponto azul escuro), *T. veroensis* (ponto azul claro), *T. johnsoni* (ponto marron), *T. rondoniensis* (ponto cinza) e *T. lundeliusi* (ponto roxo), além de todas as espécies viventes: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes).

A remoção da variável tamanho, através da exclusão do eixo 1 (no gráfico da Figura 18, que combina PC2 e PC3) reduz a discriminação entre os grupos de espécies, que se tornam mais sobrepostos. Como na Figura 17, os *loadings* do PC2 indicam que este eixo é altamente influenciado pelas medidas de distância 3 e 11, relacionadas à altura da crista sagital (ou parassagital no caso de *T. indicus*) e à largura da testa desses animais. O PC3 também é grandemente influenciado pela altura da crista sagital, mas dessa vez em um ponto mais anterior dela, na medida de distância 2 (Figura 14). Isso indica que a separação ou aproximação das espécies neste gráfico se deve principalmente à forma similar ou não destas estruturas em seus crânios. Neste gráfico, *T. indicus* e *T. bairdii*, que apareciam como espécies claramente discriminadas no gráfico da Figura 17 (onde tamanho era uma variável considerada), se tornaram sobrepostos, o que sugere que estas espécies apresentam mais diferenças de tamanho que de forma do crânio. Esta situação é compreensível, uma vez que as medidas de distância que influenciam a separação de espécies neste gráfico estão atreladas à altura da crista e largura da testa, que são similares em *T. indicus* e *T. bairdii*: em ambas, a crista parassagital é baixa e a testa, larga. *T.*

O gráfico da Figura 19 foi gerado sob a hipótese de que ao removerem-se os dados de animais de grande porte, um panorama diferente da distribuição das espécies seria observado, uma vez que por se tratar de animais muito grandes, as medidas a eles relacionadas poderiam distorcer o gráfico. Nele, os eixos 1, 2 e 3 explicam juntos 71% da variação total no gráfico. Os PCs 2 e 3 são principalmente influenciados pelas medidas de distância 11 e 2, respectivamente, que assim como nos gráficos anteriores demonstram que largura da testa e altura da crista parecem ser os caracteres cranianos que mais influenciam na separação das espécies estudadas. *T. pinchaque* e *T. bairdii* variam principalmente ao longo do PC2, enquanto *T. terrestris* e *T. kabomani* variam grandemente ao longo de ambos os eixos. De fato, ao removerem-se os animais de maior porte dentre os amostrados (*T. indicus* e todas as espécies extintas), e considerando apenas forma como a responsável pela variação entre os grupos estudados (eixo 1 foi excluído do gráfico), uma maior distinção e menor sobreposição entre as espécies é observada. *T. bairdii* se separa claramente das demais espécies na extrema direita do gráfico, com *T. kabomani* e *Tapirus terrestris* levemente sobrepostos no mesmo.

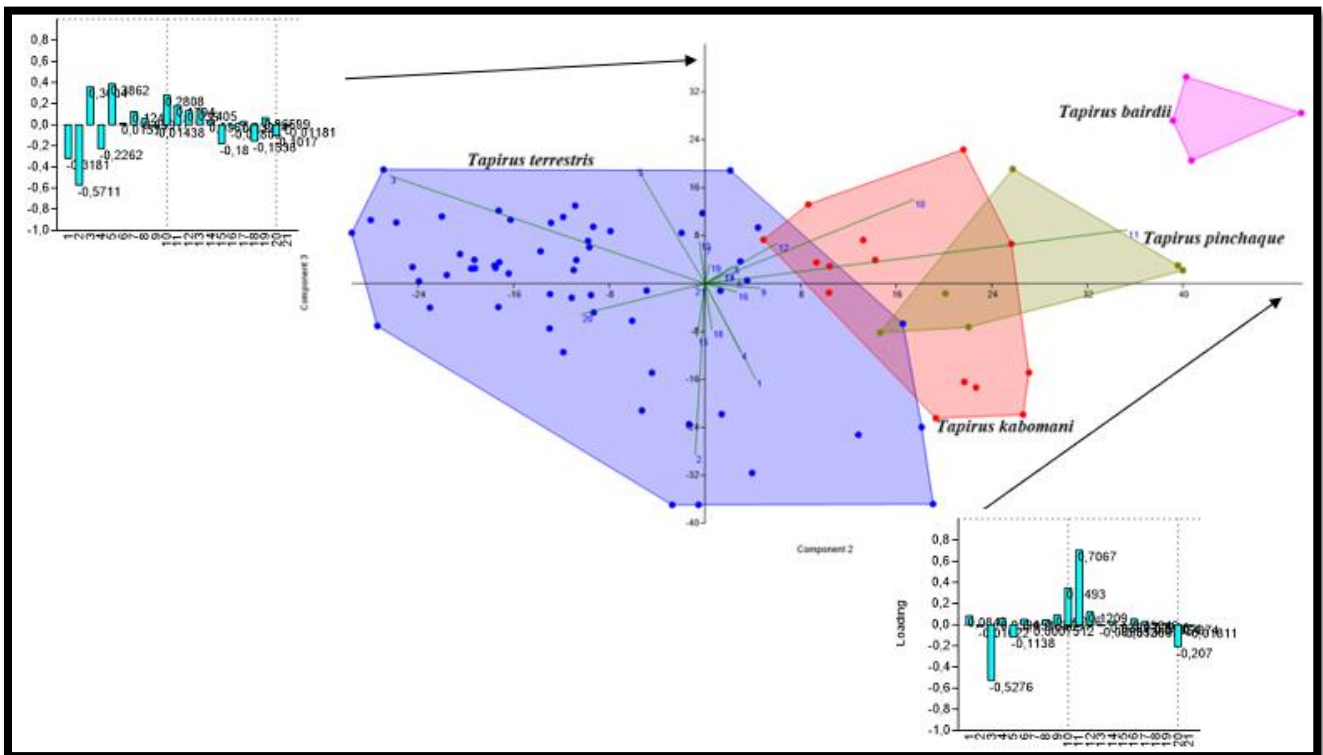


Figura 19: PCA das 21 medidas de distância para morfometria tradicional craniana, incluindo apenas espécies de tapir de porte pequeno/médio (n=77): eixo 2 (predominantemente representando forma) versus eixo 3 (predominantemente representando forma). As espécies de tapires presentes nesta matriz são: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos dourados) e *T. bairdii* (pontos rosas).

CONCLUSÕES

Os resultados das análises de Morfometria Tradicional craniana dos tapires estudados mostram que ao se incluírem todas as espécies cujos dados cranianos foram tomados, os grupos são melhor discriminados quando a variável tamanho está inclusa nos gráficos. Além de tamanho, a altura da crista sagital/parassagital e a largura da testa foram os caracteres morfológicos mais diagnósticos para as espécies amostradas, e estes

caracteres já haviam sido citados como importantes para a diagnose e identificação de várias espécies de *Tapirus* (Holanda & Cozzuol 2006; Hulbert 2010; Cozzuol et al. 2013, 2014), tanto do ponto de vista filogenético quanto morfométrico, portanto este trabalho confirma a relevância do estudo destas estruturas para a evolução da forma craniana em tapires. Após a remoção das espécies de grande porte e desconsiderando o tamanho como variável responsável pelas diferenças entre as espécies analisadas, houve maior distinção e menor sobreposição entre as espécies. Assim, dentro das técnicas de morfometria tradicional, estes dados talvez representem um padrão mais fiel à realidade, ao remover grupos de dados que distorcem muito os gráficos.

As estruturas que fazem parte da testa e da crista sagital, em vista dorsal, foram extremamente diagnósticas nas análises de Morfometria Tradicional e geométrica (Capítulo 4 desta dissertação) craniana, o que demonstra que ambas as técnicas concordam entre si ao apontar as mesmas regiões do crânio como responsáveis pela melhor diagnose dos animais estudados.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Morfometria Tradicional Craniana (n = 90)

Specimen	Species	Collection	Dental age	Locality	Data reference
MN599	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN57062	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN57067	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
MHNS	<i>T. terrestris</i>	-	M2 erupted	No locality data	No reference information
MLP_0013	<i>T. terrestris</i>	Museo de La Plata	M3 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCN-M87/01	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M3 erupted	Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCN-M54/01	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP29085	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP20037	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da	M3 erupted	PA, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014

				Universidade de São Paulo	
MLP_755	<i>T. terrestris</i>	Museo de La Plata	M3 erupted	Argentina	Cozzuol et al. 2013; 2014
MLP_754	<i>T. terrestris</i>	Museo de La Plata	M3 erupted	Argentina	Cozzuol et al. 2013; 2014
MLP_1402	<i>T. terrestris</i>	Museo de La Plata	M2 erupted	Argentina	Cozzuol et al. 2013; 2014
MLP_1681	<i>T. terrestris</i>	Museo de La Plata	M3 erupted	Argentina	Cozzuol et al. 2013; 2014
MACN31211	<i>T. terrestris</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M2 erupted	Argentina	Cozzuol et al. 2013; 2014
MACN76	<i>T. terrestris</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M2 erupted	Argentina	Cozzuol et al. 2013; 2014
MACN50559	<i>T. terrestris</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M3 erupted	Argentina	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP106	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	RS, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCN_M2848	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	RS, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCN_M2750	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	RS, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCN_M2532	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	RS, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MACN33276	<i>T. terrestris</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M3 erupted	PA, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP5701	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	SP, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP9714	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M2 erupted	SP, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014

MZUSP6575	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	SP, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP20034	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	SP, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP3268	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	SP, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MVZ153657	<i>T. terrestris</i>	Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, CA, USA	M3 erupted	ES, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP7007	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP7006	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M2 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP3727	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP7700	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCP_1599	<i>T. terrestris</i>		M2 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN71599	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN865	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN867	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	MT, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MZUSP6139	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M3 erupted	GO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
UFMG4195	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas	M2 erupted	RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014

		Gerais, Coleção de Mastozoologia			
UFMG4196	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
UFMG4197	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
UFMG4198	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
UFMG_new1	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
UFMG_new2	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MVZ64932	<i>T. terrestris</i>	Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, CA, USA	M3 erupted	Peru	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN70698	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	RR, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
AMNH36198	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	M3 erupted	Guiana	Cozzuol et al. 2013; 2014
AMNH36662	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	M3 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
Manacá	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	SP, Brazil	Larissa Dumbá
MCN-MZ95	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	MG (Museu de Ciências Naturais da PUC Minas)	Larissa Dumbá
MN79096	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	GO, Brazil	Larissa Dumbá
MN64572	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	MT, Brazil	Larissa Dumbá

MN57138	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN64652	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	GO, Brazil	Larissa Dumbá
MN57071	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN64437	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	MT, Brazil	Larissa Dumbá
MN1605	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN1606	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN83550	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	MT, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG_new3	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	PA, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
UFMG_new4	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	PA, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
UFMG3177	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3176	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	AM, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3178	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3181	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3182	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3183	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	AM, Brazil	Larissa Dumbá

M_21	<i>T. kabomani</i>	-	M3 erupted	RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN57069	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN1700	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	GO, Brazil	Larissa Dumbá
MN1607	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN869	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN600	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MVZ124089	<i>T. pinchaque</i>	Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, CA, USA	M2 erupted	Sotara, West side of Central Andes. Departament of Cauca, Colombia	Cozzuol et al. 2013; 2014
MVZ124909	<i>T. pinchaque</i>	Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, CA, USA	M1 erupted	Colombia	Cozzuol et al. 2013; 2014
110[Tp]	<i>T. pinchaque</i>	-	M2 erupted	Colombia	Cozzuol et al. 2013; 2014
SD	<i>T. pinchaque</i>	-	M3 erupted	Ecuador	Cozzuol et al. 2013; 2014
SD2	<i>T. pinchaque</i>	-	M3 erupted	Ecuador	Cozzuol et al. 2013; 2014
10827	<i>T. pinchaque</i>	-	M3 erupted	Ecuador	Cozzuol et al. 2013; 2014
MLP_1451[Tb]	<i>T. bairdii</i>	Museo de La Plata	M2 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCZ_141173	<i>T. bairdii</i>	Museum of Comparative Zoology, Cambri dge, Massachusetts	M2 erupted	Guiana	Cozzuol et al. 2013; 2014
MCZ_98896	<i>T. bairdii</i>	Museum of Comparative Zoology, Cambri	M2 erupted	Nic*	Cozzuol et al. 2013; 2014

MCZ_141296	<i>T. bairdii</i>	Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts	M2 erupted	Bel*	Cozzuol et al. 2013; 2014
MACN25530	<i>T. indicus</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M2 erupted	Asia	Cozzuol et al. 2013; 2014
MACN29926	<i>T. indicus</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M3 erupted	Asia	Cozzuol et al. 2013; 2014
MACN30351	<i>T. indicus</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M2 erupted	Asia	Cozzuol et al. 2013; 2014
MN57063	<i>T. indicus</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	Asia	Larissa Dumbá
Trondoniensis/ UNIR-PLV- M009	<i>T. rondoniensis</i>	Coleção de Paleovertebrados do Laboratório de Biologia Evolutiva e da Conservação, UNIR	M2 erupted	Madeira River, RO, Brazil	Cozzuol et al. 2013; 2014
Tmesopotamicus / CICYTTP-PV- M- 1-23	<i>T. mesopotamicus</i>	Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Argentina	M3 erupted	Entre Ríos, Argentina	Ferrero and Noriega 2007
Tjohnsoni	<i>T. johnsoni</i>	-	M3 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
Tveroensis	<i>T. veroensis</i>	-	M3 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014
Tlundeliusi	<i>T. lundeliusi</i>	-	M3 erupted	No locality data	Cozzuol et al. 2013; 2014

CAPÍTULO 4 – MORFOMETRIA GEOMÉTRICA CRANIANA

Manuscrito submetido na revista *Journal of Mammalian Evolution* (no momento em que esta dissertação foi impressa, o manuscrito encontrava-se em revisão).

Cranial geometric morphometric analysis of the genus *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla).

Larissa C. C. S. Dumbá^{1*}, Rodrigo Parisi Dutra², Mario A. Cozzuol³

PPG – Zoologia/Departamento de Zoologia – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos 6627, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. Orcid number 0000-0003-0496-9399 ¹

PPG – Zoologia/Departamento de Zoologia – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos 6627, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil ; Instituto de Engenharia e Tecnologia, Centro Universitário de Belo Horizonte UniBH - Av. Prof. Mário Werneck, 1685 - Estoril - Belo Horizonte – MG. Orcid number 0000-0003-2021-9002²

Departamento de Zoologia – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos 6627, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. Orcid number 0000-0003-3645-0401³

Correspondent: larissa.dumba@gmail.com + 55 (31) 998020541

Abstract Tapirs are perissodactyl ungulates of the genus *Tapirus*. The family Tapiridae was more diverse in the past. Genus *Tapirus* include five living species: *Tapirus indicus*, *Tapirus pinchaque*, *Tapirus bairdii*, *Tapirus terrestris*, and *Tapirus kabomani*. Despite all the information available about tapirs, evolutionary relationships among species within the genus are still uncertain. Recent works suggest that *T. terrestris* may be a species complex. A better understanding of the evolutionary history of this clade is essential to better support conservation strategies for the species of this genus, which are keys in the dynamics of tropical forests in South-East Asia and Central and South America. Geometric morphometry has been proved to be a useful tool for the study of morphology evolution in mammals, but studies involving cranial geometric morphometry of tapiroids have never been done. We hereby propose *landmarks* for the study of tapir cranial shape through 2D geometric morphometric technique, including 20 lateral cranial view (n = 71), 14 dorsal cranial view (n = 51) and 21 ventral cranial view *landmarks* (n = 44), followed by PCA multivariate statistical analysis that ordinated each one of the three data groups specimens along the major axis of shape variation. Lateral and dorsal view *landmarks* proved to be the most diagnostic for the species studied, providing interesting insights and trends on tapiroid cranial evolution. Ventrally, the species analyzed do not differentiate significantly. In this paper, we add new information to the current cranial morphometric database of tapirs, which can help elucidating questions about their evolutionary history.

Keywords *Tapirus*. Skull. Shape. Evolution. Geometric morphometry.

Introduction

The genus *Tapirus* (Brisson 1762) includes five living species that occupy fragmented regions in South America, Central America and South Asia: in the first continent inhabits *Tapirus pinchaque* (Roulin, 1829) of the Andes mountains, *T. terrestris*, the lowland tapir, and *Tapirus kabomani* recently described for the the Amazon (Cozzuol et al. 2013, 2014), followed by *Tapirus bairdii* (Gill, 1865) in the Central and northern South America. *Tapirus indicus* inhabits fragmented regions in southeastern Asia (Desmarest, 1819). Several extinct species have been described for the genus (Hulbert 2010; Holanda and Ferrero 2012; Xue-Ping et al 2015; Zlatozar 2017). The genus requires a comprehensive review of all species as well as referred to it to clarify the content and definition of *Tapirus*, as well as the phylogenetic position of the species in it . By now, we follow the definition of *Tapirus* genus as the clade including the most recent common ancestor of *Tapirus johnsoni*, which is considered the most basal tapir species of the genus (Holanda & Ferrero, 2012, Cozzuol et al. 2013,2014). South American tapirs dispersed from North America during the Great American Biotic Interchange, that follows the formation of the Isthmus of Panama (Woodburne 2010; Cione et al 2015; O’dea et al 2016). Tapirs are browser herbivorous, feeding mainly on terrestrial and aquatic plants leaves, and fruits. Being seed predators and dispersers, they play important

roles in the dynamics of tropical forests (Olmos, 1997). Tapir's upper lip and flashy nose are long and prehensile, forming a proboscis (Padilla and Dowler, 1994).

Cranial characters are highly diagnostic in mammals and skulls are the most common skeletal structures preserved in museum collections. Therefore, they are valuable tools for evolutionary studies, hence these were the structures chosen for this paper. The goal of this study is to better understand the cranial variation and its evolution between tapirs, including some relevant extinct species. Previous works demonstrated that skull shape varies considerably among living species of *Tapirus* (Holanda et al. 2011; Cozzuol et al. 2013, 2014). This paper aims to analyze skull shape variation between the five living tapir species and several extinct tapiroid species with geometric morphometry techniques that have been widely used in the past few years for shape studies (Bookstein 1991; Marcus et al. 1996; MacLeod and Forey 2001, Zelditch et al. 2004). Although traditional morphometric describes the covariation pattern amongst all measurements and identifies regions with more or less covariation degree through the use of linear (distance) variables, it does not capture information regarding the organism shape as whole as geometric morphometry does. Besides, geometric morphometry locates more clearly the regions of changes in shape and above all, it is able to construct and reconstruct these differences graphically (Moraes 2003), and it has greater statistical robustness (Fornel and Cordeiro-Estrela 2012).

Geometric morphometry premise relies on shape acquisition and quantification through the establishment of homologous cartesian coordinates called *landmarks*, rather than using linear variables (Monteiro and Reis 1999; Webster and Sheets 2001; Lawing and Polly 2010). Here we choose 2D geometric morphometry as technical approach for the tapirs cranial shape study. We apply those techniques to tapiroid skulls database in lateral, dorsal and ventral views. In this analysis we include all five living tapir species and several South and North American extinct species, besides two species representing two genus other than *Tapirus*: *Nexuotapirus marslandensis* (Albright 1998), a Tapiridae (Burnett 1830), and *Heptodon posticus* (Cope 1882), which phylogenetic position will be discussed below. These two genera were chosen inside Tapiroidea because they both have specimens suitable for morphometric analysis, attending to all the *landmarks* we hereby propose. Furthermore, since they are both tapiroids non-*Tapirus*, a morphometric study of their skull shape may offer interesting insights on primitive and apomorphic characteristics retained by tapiroids.

Concerning genus *Nexuotapirus*, it has an unclear phylogenetic position, since it exhibits a lot of both primitive and derived state of cranial characters. Some of the tapiroid primitive characters that the taxon carries are the extension of the lambdoidal crests posteriorly beyond the occipital condyles, the confinement of incisive foramina to the anteriormost part of the rostrum and non-molariform upper premolars (Albright 1998). The derived cranial features genus *Nexuotapirus* share with tapirs are a deeply retracted nasal incision, shortened nasals and shortened frontals (Albright 1998). Regarding genus *Heptodon*, it was once included in a monophyletic Tapiroidea (Burnett 1830) by Holbrook (1998), and as a derived tapiromorph species by Bai et al. 2014. Since Holbrook's phylogenies were based in a biggest number of tapiromorph groups and specimens, we hereby follow Holbrook's definition of *Heptodon* genus as part of the family Heptodontidae (Holbrook 1998) and superfamily Tapiroidea, as a basal tapiroid clade. Dasheveg and Hooker (1997) also placed *Heptodon* within the Tapiroidea superfamily.

About forty million years of evolution separates the basal tapiroid *Heptodon* from *Tapirus*, and the most notable cranial characteristics that differ them are the modifications in the skull correlated with the development of a proboscis, such as a great enlargement of the nasal incision and a shortening of the nasals (Radinsky 1965). Less drastic cranial modifications that occurred between *Heptodon* and *Tapirus* involve dental evolution: premolars are not molarized in genus *Heptodon*, a primitive condition for tapiroids, since all extant and most extinct tapirs exhibit molarized premolars (except for PM1). By the end of the Oligocene (25 Ma), the evolutionary changes which resulted in the modern tapiroid skull were essentially completed, and since then there has been limited cranial evolution in the Tapiridae family in general (Radinsky 1965).

Material and Methods

Samples. Data gathering for geometric morphometric analysis, including skull samples and pictures, were obtained from previous works (Radinsky 1965; Albright 1998; Ferrero and Noriega 2007; Hulbert et al. 2009, 2010; Holanda et al. 2011) and specimens from several museum collections (a list of specimens analyzed in this paper follows in the Online Resource section 4 of this paper). Our data included three data groups, a lateral, a dorsal and a ventral view group of skull pictures containing their own set of

landmarks. 20 lateral view *landmarks* (Figure 1) were placed into to a total of 71 skull specimens of 11 tapiroid species: the extant *Tapirus terrestris* (45 specimens), *Tapirus indicus* (4 specimens), *Tapirus kabomani* (6 specimens), *Tapirus bairdii* (2 specimens) and *Tapirus pinchaque* (7 specimens) and the extinct *Tapirus lundeliusi* (2 specimens), *Heptodon posticus*, *Nexuotapirus marslandensis*, *Tapirus johnsoni*, *Tapirus mesopotamicus* and *Tapirus veroensis* (all of them with one specimen each). 14 dorsal view *landmarks* (Figure 2) were applied to a total of 51 tapiroid skull specimens distributed through 10 species: the living species *T. terrestris* (28 specimens) , *T. kabomani* (6 specimens), *T. pinchaque* (5 specimens), *T. indicus* (4 specimens), *T. lundeliusi* (2 specimens) and *T. bairdii* (2 specimens) and the extinct *T. veroensis*, *T. mesopotamicus*, *Nexuotapirus marslandensis* and *Heptodon posticus* (every one of these species with one specimen each). Lastly, 21 ventral view *landmarks* (Figure 3) were studied in 44 specimens, including 9 tapiroid species: *T. terrestris* (23 specimens), *T. kabomani* (5 specimens), *T. pinchaque* (2 specimens), *T. indicus* (2 specimens), *T. lundeliusi* (2 specimens), *T. bairdii*, *T. veroensis*, *Nexuotapirus marslandensis* and *Heptodon posticus* (all species with one specimen analyzed).

Photographs taken for geometric morphometric analysis followed all the criteria of mounting, illumination and image shooting (Webster and Sheets 2001; Zelditch et al. 2004) so that pictures resulted in fine material for the study of reliable *landmark* data. The camera used was a Fujifilm 12 MP with a focal distance of 5-90 mm, auto-focus and lens opening of 3.1-5.6. The toothrow was placed parallel to the base where the skull was positioned, so that all orientations of the photographs taken were the same for every specimen, reducing possibilities of intra and inter-specific skull shape variation due to poorly positioned specimens. The camera distance to every specimen was of 1 m, so that parallax effect was avoided by not placing the skull to close to the camera (Mullin and Taylor 2002). Each specimen was positioned in the center of the picture, and a tripod was used to ensure camera stability during the photo shoots.

Geometric morphometric analysis. Taxonomists use morphometry to quantitatively estimate differences in form between organisms, creating basis for comparisons and inferences of possible causes that led to those differences in shape (Monteiro and Reis, 1999). To quantify and analyze those differences in geometric morphometric, *landmarks* are to be put into the shape of interest are to be taken. We selected points that satisfactorily covered and described the skull shape. *Landmarks* are biologically homologous anatomical loci that are recognizable on all specimens in the study (Bookstein 1991). The points of reference acquired for this paper are located mostly in points of highly trustable homologies, such as those that are originated from unique shape patterns like tissue juxtaposition, such as bone sutures (Fornel and Cordeiro-Estrela 2012). Other *landmarks* here described represent points of considerable homology reliability, such as process ends, bone tips and maximum curvature of structures (Fornel and Cordeiro-Estrela 2012).

Skull *landmarks* were acquired using the software TpsDig version 2.3, and were digitized in the same order for all specimens, as required by the program. Since we're dealing with two dimensional (2D) geometric morphometric analyzes, this software created for each point of reference two coordinates in space ($x, y = 2D$). These 2D *landmark* coordinates were then exported to software PAST version 2.14 (Hammer et al. 2001) and aligned using Generalized Procrustes Analysis (GPA, Rohlf and Slice 1990), a superimposition method that eliminates effects of scale, position and orientation by centering configurations, leaving only shape as a variation cause inside the samples (Bookstein, 1991).

Rescaling each configuration generates a common *centroid size* between all of them, meaning all differences in size and location were removed. GPA then generates a new matrix composed of new coordinates, called *Procrustes*, which are skull shape variables that can be statistically analyzed. The distance between two points in this multidimensional space represents how different these two shapes are: similar shapes are those that are close to each other and the most different ones are disposed far apart. Therefore, *Procrustes* distance is a way of measuring the differences between two or more shapes (Morales 2003).

After superimposition, a multivariate Principal Components Analysis (PCA) associated with the disregard option, that doesn't force differences between groups, was performed to the new dataset with software PAST version 2.14 (Hammer et al. 2001) to each one of the datasets, the first one including lateral cranial view *landmarks* (Figure 1), the second consisting of cranial dorsal view *landmarks* (Figure 2) and the last one consisted of ventral view *landmarks* (Figure 3). PCA is a statistical method that ordines specimens along the major axis of shape variation. As discussed in the Results section of this paper, ventral view *landmarks* were not diagnostic for the species analyzed, so we did not include them in the main text. The main PCA result generated from the analysis of ventral view *landmarks* is available in the Online Resource of this paper, section 3.

Concerning lateral view *landmarks* acquired, pictures were taken from the left side of the skull as it is usually done for geometric morphometric studies, unless the left side was too damaged and missing reference points, in these cases pictures were taken of the right side of the skull. For dorsal view *landmarks*, only the left side of the skull was represented in order to reduce data redundancy, since tapirs are bilaterally symmetrical organisms (Webster and Sheets 2001). As acquired by geometric morphometric analysis, only skulls complete enough to take all *landmarks* were used. Only adults, tapirs in which at least M2 was fully erupted (Cozzuol et al. 2013, 2014) were photographed, meaning only interspecific differences are responsible for different skull shapes in the results, not growth. An exception, a *Tapirus bairdii* specimen with just the M1 erupted, a subadult and therefore sexually mature (Gibson 2011, Cozzuol et al. 2014), was included in the analysis because of the lack of skull samples of this species that are complete enough to attend all *landmarks* acquired. The lack of samples of *T. indicus*, *T. bairdii* and most of the extinct species available in museum collections interferes directly in our sample size of its species and consequently on our results. More data of these tapirs need to be collected so we can better understand how skull shape evolved inside *Tapirus* genus.

Results

PCA ordines specimens along the major axis of shape variation (Lawing and Polly 2010). From the PCA matrix produced by the analysis of the 20 lateral view *landmark* dataset (n=71), PCs 1 to 5 explain 71% of total variance, and therefore they are the most representative of the variation between species analyzed. PC 5 was excluded from the PCA analysis we generated because it explains alone very little of the total variation between groups, and its near to noise effects. Because of that, the combinations between the first four PCs that better separated the species were the chosen ones and are shown in this paper (PC1 versus PC2 - Figure 4; PC2 versus PC3 - Figure 5; and PC2 versus PC4 - Figure 6). Lastly, we generated a lateral landmark PCA matrix without *Heptodon posticus* to access the effect of its exclusion, combining the first and second PCs (that explain 25% and 15% of the total variation, respectively), that formed the most diagnostic graphic (please check Online Resource 1). *Heptodon posticus*'s removal from dorsal and ventral *landmark* analysis did not show a significant difference from those analysis that this species was included.

For the analysis of the 14 dorsal view *landmark* PCA matrix (n=51), PCs 1 to 3 explain 74% of the total variance between species and therefore the combination between these PCs that better separated the species was chosen (PC1 versus PC3). Since none of the PCs combinations including PC2 produced a diagnostic graphic for the data analyzed, but it is a significant PC in the final percentage of variation amongst species, the most diagnostic graphic containing PC2 can be seen in Online Resource section 2. None of the combinations between the first five PCs (that explain together 70% of the variation between species) generated by the analysis of the 21 ventral view *landmarks* (n= 44) produced a diagnostic graphic. Therefore, we included only the most diagnostic graphic produced by the combination of the first two PCs, that explain 21% and 18% of the total variation, respectively, inside Online Resource section 3.

Discussion

Lateral view *landmarks* proved to be the most diagnostic ones for the data analyzed, followed by dorsal view *landmarks*. Concerning lateral view *landmarks*, the first graphic (PC1 versus PC2, Figure 4), PC1 loadings show that this PC is highly influenced by *landmark* 4, located in the posterior margin of the nasal opening (see Figure 1). Therefore, all combinations of graphics including PC1 show species that are separated mainly because of *landmark* 4 position in their skull. As previously mentioned, the nasal bone retraction is an osteological indicator of the presence of a proboscis in tapirs, absent in the *Heptodon* genus. This profile is understandable since *H. posticus* is a tapiroid, not a Tapiridae, and both *Tapirus* and *Nexuotapirus* belong to last taxon. The presence of an extensive nasal retraction, a reduction of the nasal cavity bone wall (Witmer et al. 1999), and an increased nasal notch (Wall 1980; Holbrook 1998) are osteological indicators of the development of a short and flexible proboscis, one of the most characteristic skull characters of tapirs and most of tapirids (Rustioni & Mazzi 2001). As described by Radinsky (1965), the biggest differences between the skulls of *Heptodon* species and tapirs are those associated with proboscis development. The absence of this organ is a primitive condition for Tapiroidea superfamily, since almost all tapirids and all *Tapirus* possess a proboscis. Thus, it is expected that the position of *landmark* 4 (located at the posterior margin of the nasal opening) in tapirs is far more posterior to that of *Heptodon*, separating these two genera. This is confirmed by the analysis of our morphometric data, as it can be seen clearly when PC1 is included in the analysis (Figure 4).

Besides the absence of osteological indicators of a proboscis, less drastic cranial modifications that separates tapirs from *Heptodon* are the ones that resulted from brain evolution. The braincase of *Heptodon* is relatively shorter than that of tapirs, probably as a result of cerebral expansion, and sagittal and lambdoidal crests are relatively lower and do not project back as far in tapirs as in *Heptodon*, a characteristic that is probably primitive inside the genus *Tapirus* (Radinsky 1965). *H. posticus* exhibit some other characteristics that are trusted to be primitive for tapiroids, as the presence of a nasal incision that is unretracted, an absent nasolacrimal contact and postglenoid process obliquely oriented (Holbrook, 1998). In Online Resource 1, the graphic showing *Heptodon posticus* removal increases the distances between the remaining species, with both PC1 and PC2 being useful axis do discriminate most of them, which implies that tapiroids skull are still morphometric different. *Nexuotapirus marlandensis* is a tapiroid that probably had a proboscis, since its skull exhibits a nasal retraction, factor that appears to separate the most the species in this graphic as mentioned in the last paragraph. Since this species falls next to the tapir species in this analysis, and far apart from *Heptodon posticus*, it is an indicator that *Nexuotapirus marlandensis* did possess a mobile proboscis.

Although the presence or not of a proboscis may be the most influencing factor for diagnosis in Figure 4, some other observations can be made about the general aspect of this result. Still inside the PCA of PCs 1 and 2, there's a clear discrimination between almost all species, with a considerable overlap between *Nexuotapirus marlandensis* and *T. lundeliusi*, and disposed close to them in the matrix are *T. johnsoni* and *T. pinchaque*. These four species exhibit similar cranial shape, including a dorsal-ventrally flattened skull, elongated rostrum and sagittal crest extending straight to the nasals. Furthermore, *T. johnsoni*, *T. lundeliusi* and *T. pinchaque* exhibit elongated nasals, a condition referred as primitive inside the *Tapirus* genus (Hulbert et al. 2010). The cranial similarities shared by those three tapir species are probably homoplasies, since none of them are closely related inside recent phylogeny hypothesis (Holanda and Ferrero 2012; Cozzuol et al. 2013, 2014). Besides relatively elongated nasals, *T. lundeliusi*'s other primitive skull features are the presence of a reduced maxillary edge and a narrow lacrimal bone (Hulbert et al. 2010). Still inside this group, the late Miocene species *T. johnsoni*, which was referred as probably being the most basal tapir (Holanda and Ferrero 2012; Cozzuol et al. 2013, 2014), has a more anteriorly located meatal foramen as another primitive cranial characteristic for the genus *Tapirus*.

T. indicus and *T. bairdii* are close to each other in the lateral view landmark PCA matrix, varying the most along the PC2 axis. Both possess a dorso-ventrally extended skull, both of them have a deep and extensive fossa on the dorsal surface of the nasal, and the frontal houses the meatal diverticulum (Hulbert 2005). These two species also have broad frontals, and this characteristic seems to be primitive inside the genus *Tapirus* (Holanda et al. 2011). The presence of broad nasals in both *T. indicus*, *T. bairdii* and *T. terrestris* is probably a convergence since they do not share close relations (Holanda and Ferrero 2012; Cozzuol et al. 2013, 2014). *T. terrestris* and *T. kabomani* exhibit some degree of overlap, although *T. kabomani* seems to vary the most along PC2 axis. Although *T. kabomani* and *T. terrestris* share some cranial similarities, they have notable differences, as noted in the inflated frontal bones that form a large triangular convex exposure in *T. kabomani*, ending posteriorly at the frontal–parietal suture, where the sagittal crest begins: in *T. terrestris* the sagittal crest extends more anteriorly than in *T. kabomani*, in the frontals (Cozzuol et al. 2013, 2014). Also in Figure 4, *T. mesopotamicus* falls into *T. terrestris* variation. Characteristics that are present in both *T. mesopotamicus* and *T. terrestris* skulls in lateral view are a knobby posterior lacrimal process, a latero-ventral edge of the maxilla that ends abruptly at the medial side of P1, a lateral or supraorbital groove for the nasal diverticulum leading up to the spiral grooves are deep and narrow, and lambdoid crests that are strong, well separated and projected backward posterior to condyles (Ferrero and Noriega 2007). However, a definite character that differentiates *T. mesopotamicus* from *T. terrestris* is the shape of the sagittal crest, which the latter shows a striking sagittal crest, a condition shown to be derived in tapirs (Ferrero and Noriega 2007).

Since PC 1 is profoundly influenced by landmark 4 and there are other significant PCs also explaining a considerable portion of the total variation between species for lateral view landmarks, as mentioned before we generated two other graphics: one containing PC2 versus PC3 (Figure 5) and the other one combining PCs 2 and 4 (Figure 6). They are not highly influenced by one specific landmark as PC1 is, so the combinations between PCs 2, 3 and 4 allow the observation of skull shape differences between these species in a more consistently and less tendentious way. In Figure 5, a PCA matrix scatterplot of PCs 2 and 3, without considering the high influence caused by the position of landmark 4 in PC1 for the cranial shape between the species analyzed, *Heptodon* is not distant from tapirs: it actually falls inside *T. terrestris* skull shape variation. Results in Figure 6 (a graphic combination of PCs 2 and 4) show a similar condition, with

H. posticus falling next to *T. terrestris* group. Therefore, our analysis indicate that with the exception of the nasal bone retraction, the skull of *H. posticus* is essentially like other tapirs.

As both of the graphics of Figures 5 and 6 have a more homogeneous loadings distributions through their PCs than that of Figure 4, no bone structure inside the skull appears to have a distinct influence on the PCA matrix as it did on Figure 4, showing that there's less disparity between the influences of all *landmarks* in shape variation. All cranial structures related to the *landmarks* acquired seem to contribute more equally to the diagnosis of the species in Figures 5 and 6. The same general tendencies and observations discussed for grouping species next to each other in Figure 4 can be observed in Figures 5 and 6, with little differences observed. For example, as in Figure 4, a dorsal-ventrally flattened skull shared by *Nexuotapirus marlandensis*, *T. lundeliusi*, *T. johnsoni* and *T. pinchaque* bring these taxa next to each other in Figures 5 and 6 too, apparently because PC2 loadings are considerably influenced by *landmark 7* (Parietal-occipital suture), related to sagittal crest height and consequently to dorso-ventrally flattened or elongated skulls. This tendency can also be seen on the other side of the graphic, where animals with higher sagittal crests are displayed closer inside the matrix (*T. kabomani*, *T. terrestris* and *Heptodon posticus*).

Concerning to dorsal *landmark* data, the most significant graphic produced by the analysis of the data was the one exhibiting the combination of PCs 1 and 3 (Figure 7). PC2's loadings showed that this PC is mostly influenced by *landmark 5* (external border of the jugal at the level of the orbital process), and although it is a significant PC for explaining total variation amongst species, it was not a diagnostic bone character for the species studied in this paper. For this reason, as mentioned before the graphic containing the best combination for a PC2 analysis (PC1 versus PC2) is included only in Online Resource section 2, but it will not be discussed here. In Figure 7, PC1's loadings are highly influenced by *landmarks 6* and *7* (frontal lateral border at the level of the nasal-frontal suture and midpoint between landmarks 6 and 8 on the parasagittal ridge, respectively), and PC3 is mostly influenced by *landmarks 6* and *8* (*landmark 8* stands in the frontal-parietal suture). It means that for our data, when analyzing the combination of the most significant PCs, the *landmarks* that contribute the most to better diagnose the group of species being studied are the ones that form tapiroids's forehead. Thus, species that have similarly shaped forehead are expected to fall next to each other in the PCA matrix. That's exactly what happened for a group formed in the right side of the graphic, composed of *Heptodon posticus*, *T. cristatellus*, *T. indicus* and *T. bairdii*, all including species that have a broad forehead. In the extreme right of the PCA matrix are *T. mesopotamicus* and *Nexuotapirus marlandensis*, both possessing the broadest forehead state of all tapiroid studied in this paper, and a retraction of the sagittal crest, directly related to the position of the frontal-parietal suture (*landmark 8*), that was highly diagnostic for PC3 as mentioned before. A broad forehead is a primitive character for tapiroids, retained by those last mentioned species. Both *T. mesopotamicus* and *Nexuotapirus marlandensis* appear to have laterally compressed skulls, which seem to contribute for placing them next to each other as well. Although *T. pinchaque* and *T. lundeliusi* are close to each other, variation through *T. pinchaque* specimens is mostly horizontal in the graphic (through PC 1), and *T. lundeliusi*'s variation goes especially through PC3, vertically. In the left side of the same matrix of Figure 7, *T. kabomani* falls considerably superimposed to *T. terrestris*. These are the two species with the longest sagittal crests (directly influenced by *landmark 8*). *T. kabomani* exhibits the broadest forehead of these two species, and apparently because of that it falls slightly more to the right of the graphic. *T. terrestris* possesses a sagittal crest that extends into the frontals, a characteristic that is believed to be derived for *Tapirus*, and could have contributed for its distribution along PC3 axis.

Conclusions

The results support our hypothesis of interspecific variation in cranial shape between tapirs, tapirid and tapiroid species analyzed. PCA analysis of tapir cranial geometric morphometric dataset not only demonstrated how different living and extinct tapiroid skull species are, but also allowed identification and discrimination of distinct morphological groups, based on skull similarities that they share. Analysis of our data also permits the formulation of interesting evolutionary trends for tapiroids. Our study corroborates previous analyses of cranial shape diversity amongst tapirs, allocating species that have been described previously as having similar cranial shape next to each other on the PCA matrix, demonstrating that geometric morphometric techniques may be helpful for better understanding how tapir skull evolved. Our results show that lateral view skull shape is the one that varies the most amongst extant and extinct tapir species, with at least three combinations of the most significant PCs exhibiting a great degree of interspecific variation. When eliminating the high influence of the retraction of the nasal bone present in PC1, *Heptodon posticus* appears to have a similar skull shape to that of other tapirs, confirming previous

works (Radinsky 1965) that stated that aside from the osteological differences associated with the development of a proboscis, tapir skull has changed little since basal tapiroids. This morphometric information may help enforcing *Heptodon*'s position as a tapiroid and not as a basal tapiromorph. Dorsally, skull shape appears to be diagnostic for PCs 1 and 3, and they are highly influenced by *landmarks* that are part of the forehead and the sagittal crest, indicating that those cranial structures were the most diagnostic for the species analyzed. Ventral skull shape analysis shows the highest overlap rate between species, indicating that the species studied have no significant ventral skull shape differences.

Acknowledgements

This work received grants from FAPEMIG and CAPES from Brazil. We thank C. Cartelle (Museu de Ciências Naturais PUC Minas, Belo Horizonte, Brazil) L. F. B. Flamarion (Coleção de Mastozoologia do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Brazil) and F. A. Perini (Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil) for the access to tapir collections.

References

- Albright LB (1998) New genus of tapir (Mammalia: Tapiridae) from the Arikareean (earliest Miocene) of the Texas Coastal Plain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:200-217
- Bookstein FL (1991) *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Burnett GT (1830) Illustrations of the Quadrupeda, or quadrupeds, being the arrangement of the true four-footed beasts. *Quarterly Journal of Scientific Literary Arts* 26:336-353
- Cione AL, Gasparini GM, Soibelzon E, Soibelzon, LH, Tonni EP (2015) The Great American Biotic Interchange. A South American Perspective. Springer Bries Monographies in Earth System Sciences. Springer, Dordecht
- Cozzuol MA, Clozato CL, Holanda EC, Rodrigues FHG, Nienow S, de Thoisy B, Redondo RAF, Santos FR (2013) A new species of tapir from the Amazon. *Journal of Mammalogy* 94:1331–1345
- Cozzuol MA, de Thoisy B, Fernandes-Ferreira H, Rodrigues FHG, Santos FR (2014) How much evidence is enough evidence for a new species? *Journal of Mammalogy* 95:899-905
- Cope ED (1882) Contributions to the history of the Vertebrata of the lower Eocene of Wyoming and New Mexico, made during 1881. *Proceedings of the American Philosophical Society* 20(111):139-197
- Dashevveg D, Hooker JJ (1997) New ceratomorph perissodactyls (Mammalia) from the Middle and Late Eocene of Mongolia: Their implications for phylogeny and dating. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120:105–138
- Desmarest AG (1819) *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquee aux art, principalement a l'agriculture et a l'economie rurale et domestique; par une societ'e de naturalists: Nouvelle edition, presque' entierement refondue et considerablement augmentee*. Deterville, Paris
- Ferrero B, Noriega JI (2007) A new upper Pleistocene tapir from Argentina: remarks on the phylogenetics and diversification of Neotropical Tapiridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:504–511
- Fornel R, Cordeiro-Estrela P (2012) Morfometria Geométrica e a quantificação da forma nos organismos - Temas em Biologia: Edição Comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus Erechim. PPG-Ecologia, Erechim
- Gibson ML (2011) Population Structure Based on Age-Class Distribution of *Tapirus polkensis* from the Gray Fossil Site Tennessee. *Electronic Theses and Dissertations*, paper 1267
- Gill T (1865) *T. bairdii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Philadelphia* 17:183

- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9
- Hammer Ø (2017) PAST Paleontological Statistics Version 3.15 Reference Manual. University of Oslo, Oslo
- Holbrook LT (1998) The Phylogeny and Classification of Tapiromorph Perissodactyls (Mammalia). *Cladistics* 15:331–350
- Holanda EC, Cozzuol MA (2006) New records of *Tapirus* from the late Pleistocene of southwestern Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9:93–200
- Holanda EC, Ferigolo J, Ribeiro AM (2011) New *Tapirus* species (Mammalia: Perissodactyla: Tapiridae) from the upper Pleistocene of Amazonia, Brazil. *Journal of Mammalogy* 92:111–120
- Holanda EC, Ferrero B (2012) Reappraisal of the genus *Tapirus* (Perissodactyla, Tapiridae): systematics and phylogenetic affinities of the South American tapirs. *Journal of Mammalian Evolution* 20:33–44
- Hulbert RCJR (2005) Late Miocene *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla) from Florida, with description of a new species, *Tapirus webbi*. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45:465–494
- Hulbert RCJR, Wallace SC, Klippel WE, Parmalee PW (2009) Cranial morphology and systematics of an extraordinary sample of the late Neogene dwarf tapir, *Tapirus polkensis* (Olsen). *Journal of Paleontology* 8:238–262
- Hulbert RCJR (2010) A new early pleistocene tapir (Mammalia: Perissodactyla) from Florida, with a review of blanchardian tapirs from the State. *Florida Museum of Natural History Bulletin* 49, 3:67-126
- Lawing AM and Polly PD (2010) Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology* 280:1-7
- Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE (1996) *Advances in morphometrics*. Plenum, New York
- MacLeod N, Forey PL (2001) *Morphology, shape, and phylogeny*. Taylor & Francis, London
- Monteiro L, dos Reis SF (1999) *Princípios de morfometria geométrica*. Holos Editora, Ribeirão Preto
- Moraes DA (2003) A morfometria geométrica e a “revolução na morfometria”: localizando e visualizando mudanças nas formas dos organismos. *Bioletim, São Paulo*
- Mullin SK, Taylor PJ (2002) The effects of parallax on geometric morphometric data. *Computers in Biology and Medicine* 32:455-464
- Nowak RM (1997) *Walker’s mammals of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- O’Dea A, Lessios HA, Coates AG, Eytan RI, Restrepo-Moreno SA, Cione AL, Stallard RF, Collins LS, de Queiroz A, Farris DW, Norris RD, Stallard RF, Woodburne MO, Aguilera O, Aubry MP, Berggren WA, Budd AF, Cozzuol MA, Coppard SE, Duque-Caro H, Finnegan S, Gasparini GM, Grossman EL, Johnson KG, Keigwin LD, Knowlton N, Leigh EG, Leonard-Pingel JS, Marko PB, Pyenson ND, Ravello-Dolmen PG, Soibelzon E, Soibelzon L, Todd JA, Vermeij GJ, Jackson JB (2016) Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2:e1600883
- Olmos F (1997) *Tapirs as seed dispersers and predators in Tapirs—status survey and conservation action plan*. IUCN Publications Services Unit, Cambridge
- Padilla M, Dowler RC (1994) *Tapirus terrestris*. *Mammalian Species* 481:1-8
- Radinsky LB (1965) Evolution of the tapiroid skeleton from *Heptodon* to *Tapirus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 134:69–106

- Rohlf FJ, Slice D (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of *landmarks*. *Systematic Zoology* 39(1):40-59
- Roulin X (1829) Memoire pour servir a l'histoire du Tapir; et description d'une espece nouvelle appartenant aux hautes regions de la Cordillere des Andes. *Annales des sciences naturelles (1re Serie)* 17:26-56
- Rustioni M, Mazza P (2001) Taphonomic analysis of *Tapirus arvenensis* remains from the lower Valdarano (Tuscany, central Italy). *Geobios* 34(4):469-474
- Tonni EP (1992) *Tapirus* (Brisson, 1762) (Mammalia, Perissodactyla) en el Lujanense (Pleistoceno superior–Holoceno inferior) de la Provincia de Entre Rios, Republica Argentina. *Ameghiniana* 29:3–8
- Wall WP (1980) Cranial evidence for a proboscis in Cadurcodon and a review of snout structure in the family Amyndontidae (Perissodactyla, Rhinocerotidae). *Journal of Paleontology* 54(5):968–977
- Webster M, Sheets HD (2001) A Practical Introduction to *landmark*-based geometric Morphometrics. *Quantitative Methods in Paleobiology* 16:163-188
- Witmer LM, Sampson SD, Solounias N (1999) The proboscis of tapirs (Mammalia: Perissodactyla): a case study in novel nasal anatomy. *Journal of Zoology* 249(3):249-267
- Woodburne MO (2010) The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17:245–264
- Xue-Ping JI, Jablonski NG, Hao-Wen T, Su DF, Ebbestad JOR, Cheng-Wu L, Teng-Song Y (2015) *Tapirus yunnanensis* from Shuitangba, a terminal Miocene hominoid site in Zhaotong, Yunnan Province of China. *Vertebrata Palasiatica* 53:177-192
- Zlatozar B (2017) Fossil record of Tapirs (*Tapirus* Brünnich, 1772) (Tapiridae Gray, 1821 - Perissodactyla Owen, 1848) in Bulgaria. *ZooNotes* 108:1-3
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL (2004) Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier, Amsterdam

Figure captions

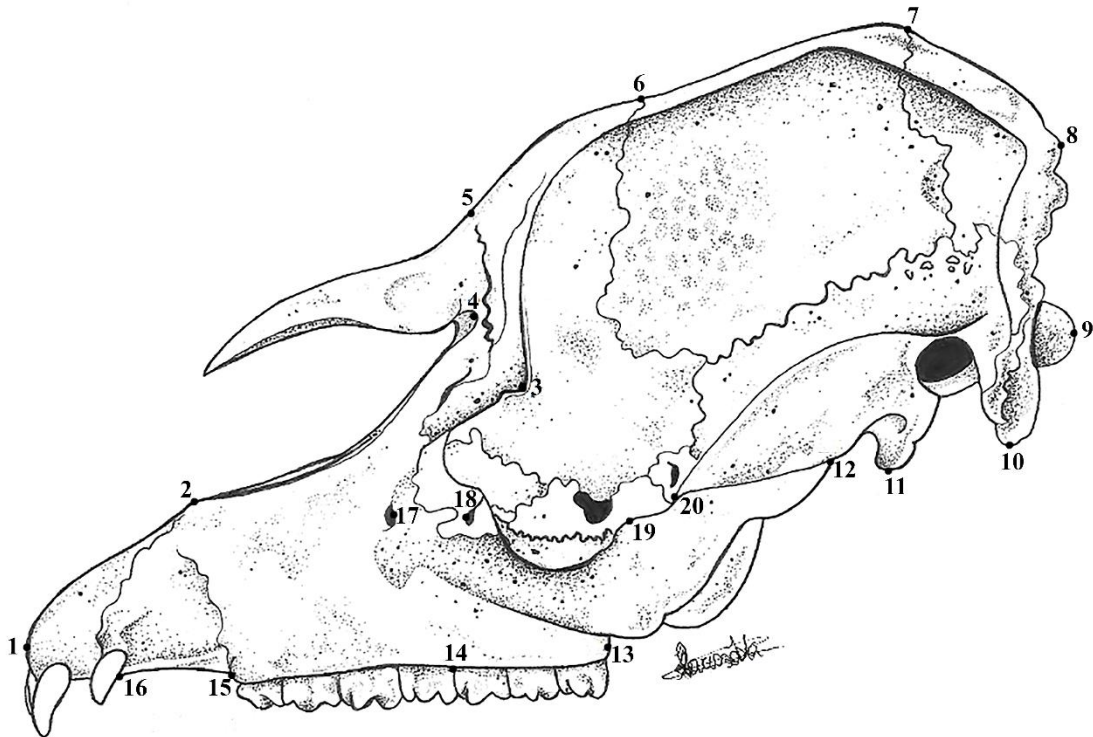


Fig. 1 20 cranial *landmarks* for the lateral view of the skull used in morphometric multivariate analysis: 1: Rostral tip of premaxilla; 2: Dorsal border of premaxilla-maxilla suture, lateral view; 3: Post-orbital process of frontal; 4: Posterior margin of nasal opening; 5: Naso-frontal suture; 6: Fronto-parietal suture; 7: Parieto-occipital suture; 8: Posterior extremity of supra-occipital bone; 9: Posterior tip of occipital condyle; 10: Tip of paroccipital process; 11: Posterior border of glenoid cavity; 12: Posterior end of jugal-squamosal suture; 13: Posterior end of dental series; 14: Pre-molar / molar limit; 15: Anterior border of PM1 alveolus; 16: Posterior margin of canine alveolus; 17: Posterior end of infraorbital foramen; 18: Posterior process of the lacrimal bone; 19: Post-orbital process of the jugal; 20: Anterior end of the squamous-jugal suture.

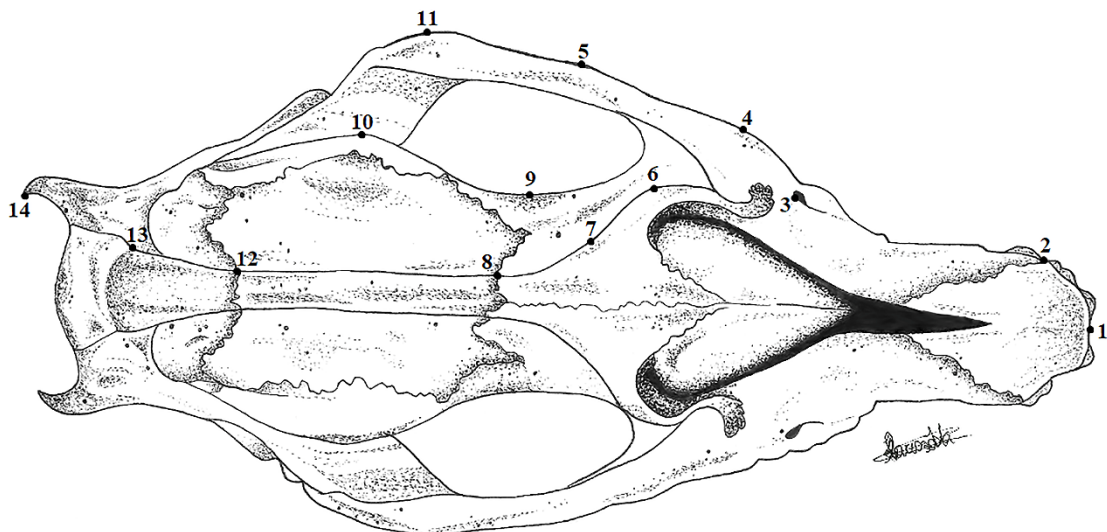


Fig. 2 14 cranial *landmarks* for the dorsal view of the skull used in morphometric multivariate analysis: 1: Anteriormost rostral point of premaxilla; 2: Anterior border of the alveolus of canine; 3: Posterior border of the infraorbital foramen; 4: Anterior end of jugal; 5: Lateral border of jugal at level of post-orbital process of jugal; 6: Fronto-lateral border at level of the naso-frontal suture; 7: Midpoint between *landmarks* 6 and 8 on the parasagittal ridge; 8: Fronto-parietal suture; 9: Maximum orbital constriction point in the fronto-sphenoidal suture; 10: Lateralmost point of the braincase at squamosal base; 11: External border of the squamosal at level of anterior border of glenoid cavity; 12: Parieto-occipital suture; 13: Lambdoid crest origin; 14: Posterior end of supraoccipital.

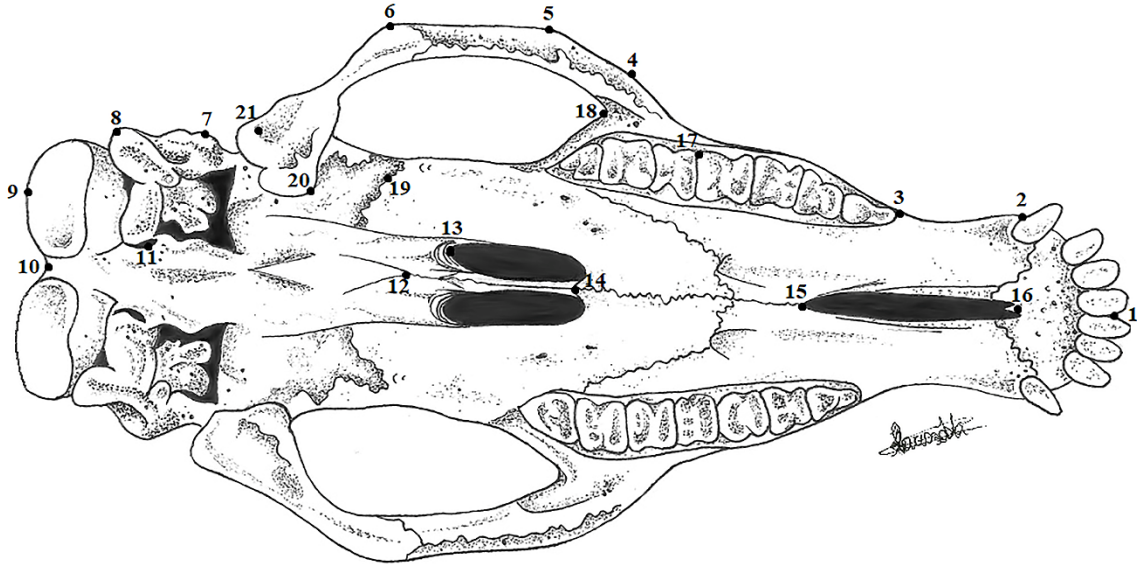


Fig. 3 20 cranial *landmarks* for the ventral view of the skull used in morphometric multivariate analysis: 1: Anterior end of premaxilla; 2: Posterior border of canine alveolus; 3: Anterior border of PM1 alveolus; 4: Anterior end of jugo-maxillary suture; 5: Lateral border of jugal at level of post-orbital process of jugal; 6: Posteriormost point of jugo-squamosal suture; 7: Mastoid process; 8: Paraoccipital process; 9: Posteriormost point of occipital condyle; 10: Midpoint between basioccipital condyles; 11: Hypoglossal foramen; 12: Presphenoid-basioccipital suture; 13: Posterior border of choana; 14: Anterior border of choana at inter palatine suture; 15: Posterior border of anterior palatine foramen; 16: Anterior border of anterior palatine foramen; 17: External border of the alveoli at premolar-molar border; 18: Posteriormost point of zygomatic process of maxilla; 19: Lateral extension of pterygoids; 20: Anterior border of glenoid cavity; 21: Postglenoid process.

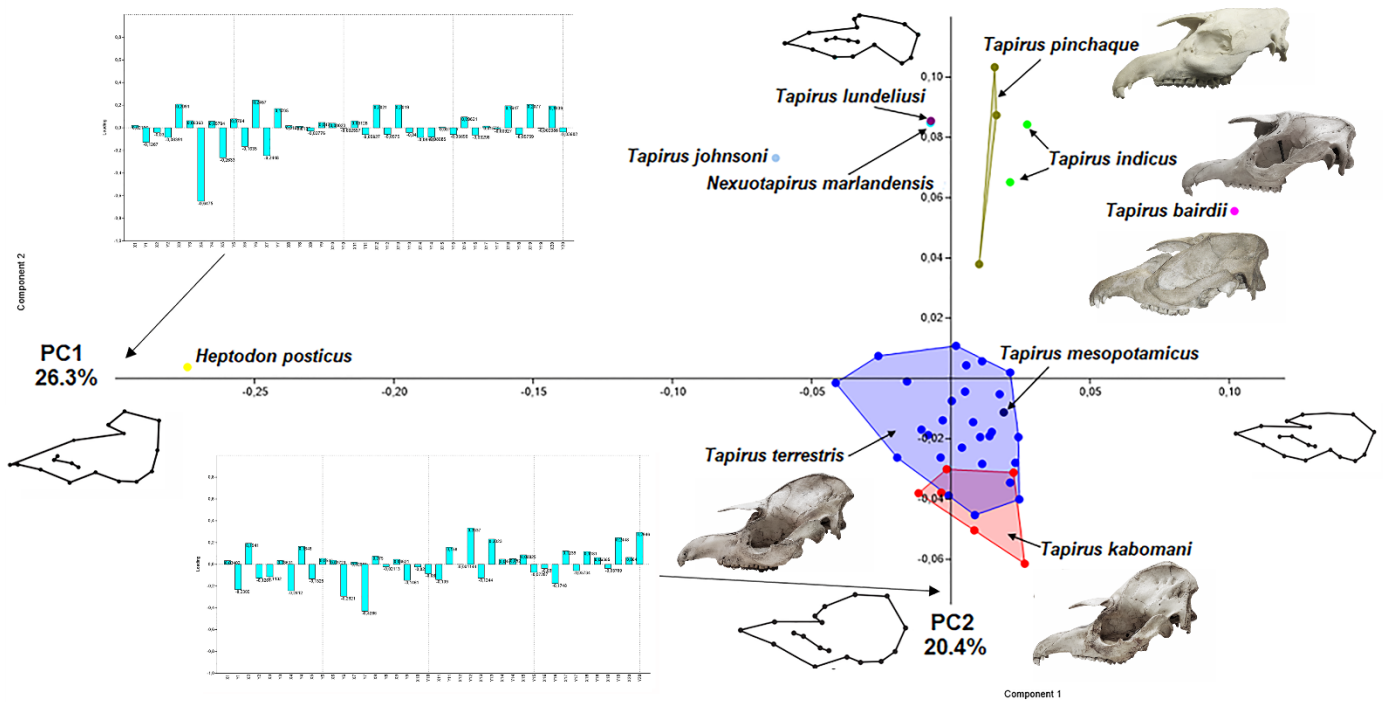


Fig. 4 Results of PCA diagram for 20 lateral view landmarks ($n=71$) superimposed using GPA, PC1 versus PC2, for extant and extinct species of tapiroid species, mostly *Tapirus* species. PCA matrix includes the following extinct species: the tapiroid *Heptodon posticus* (yellow dot), the tapiroid *Nexuotapirus marlandensis* (flashy blue dot), *Tapirus johnsoni* (light-blue dot), *Tapirus mesopotamicus* (dark blue dot) and *Tapirus lundeliusi* (purple dot); and all extant species: *Tapirus terrestris* (blue dots), *Tapirus kabomani* (red dots), *Tapirus bairdii* (pink dot), *Tapirus indicus* (green dots) and *Tapirus pinchaque* (golden dots).

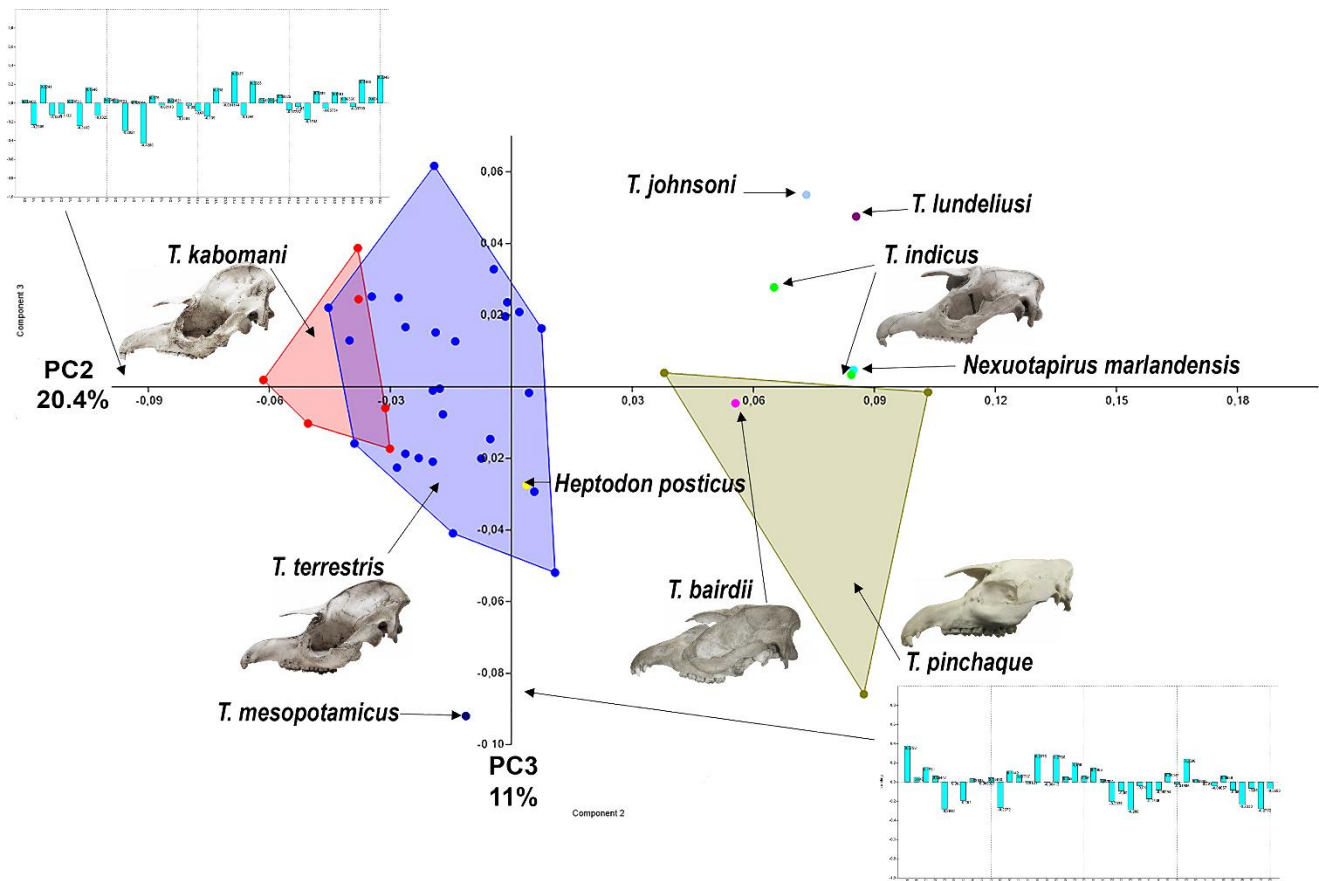


Fig. 5 Results of PCA diagram for 20 lateral view landmarks (n=71) superimposed using GPA, PC2 versus PC3, for extant and extinct species of tapiroid species, mostly *Tapirus* species. PCA matrix includes the following extinct species: the tapiroid *Heptodon posticus* (yellow dot), the tapirid *Nexuotapirus marlandensis* (flashy blue dot), *Tapirus johnsoni* (light-blue dot), *Tapirus mesopotamicus* (dark blue dot) and *Tapirus lundeliusi* (purple dot); and all extant species: *Tapirus terrestris* (blue dots), *Tapirus kabomani* (red dots), *Tapirus bairdii* (pink dot), *Tapirus indicus* (green dots) and *Tapirus pinchaque* (golden dots).

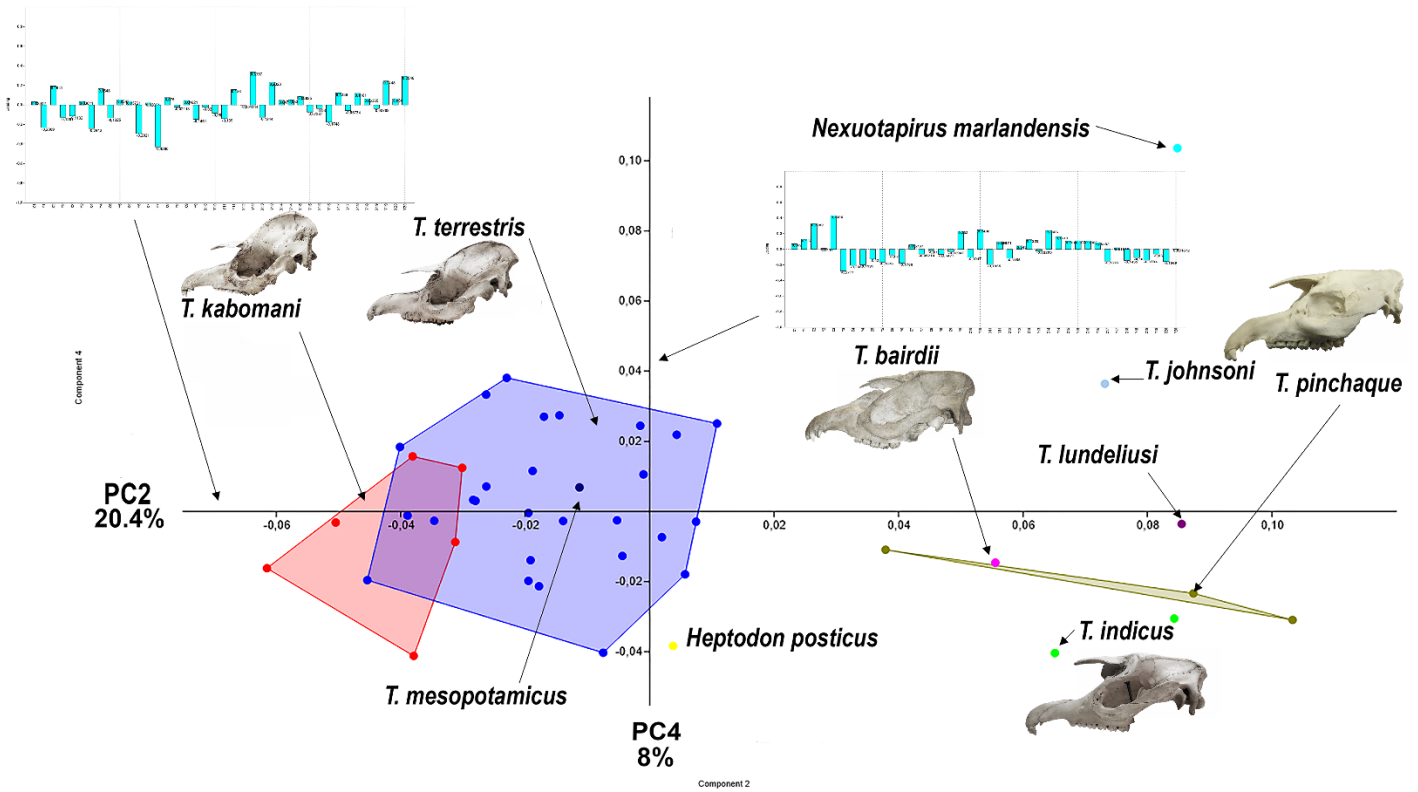


Fig. 6 Results of PCA diagram for 20 lateral view landmarks (n=71) superimposed using GPA, PC2 versus PC4, for extant and extinct species of tapiroid species, mostly *Tapirus* species. PCA matrix includes the following extinct species: the tapiroid *Heptodon posticus* (yellow dot), the tapirid *Nexuotapirus marlandensis* (flashy blue dot), *Tapirus johnsoni* (light-blue dot), *Tapirus mesopotamicus* (dark blue dot) and *Tapirus lundeliusi* (purple dot); and all extant species: *Tapirus terrestris* (blue dots), *Tapirus kabomani* (red dots), *Tapirus bairdii* (pink dot), *Tapirus indicus* (green dots) and *Tapirus pinchaque* (golden dots).

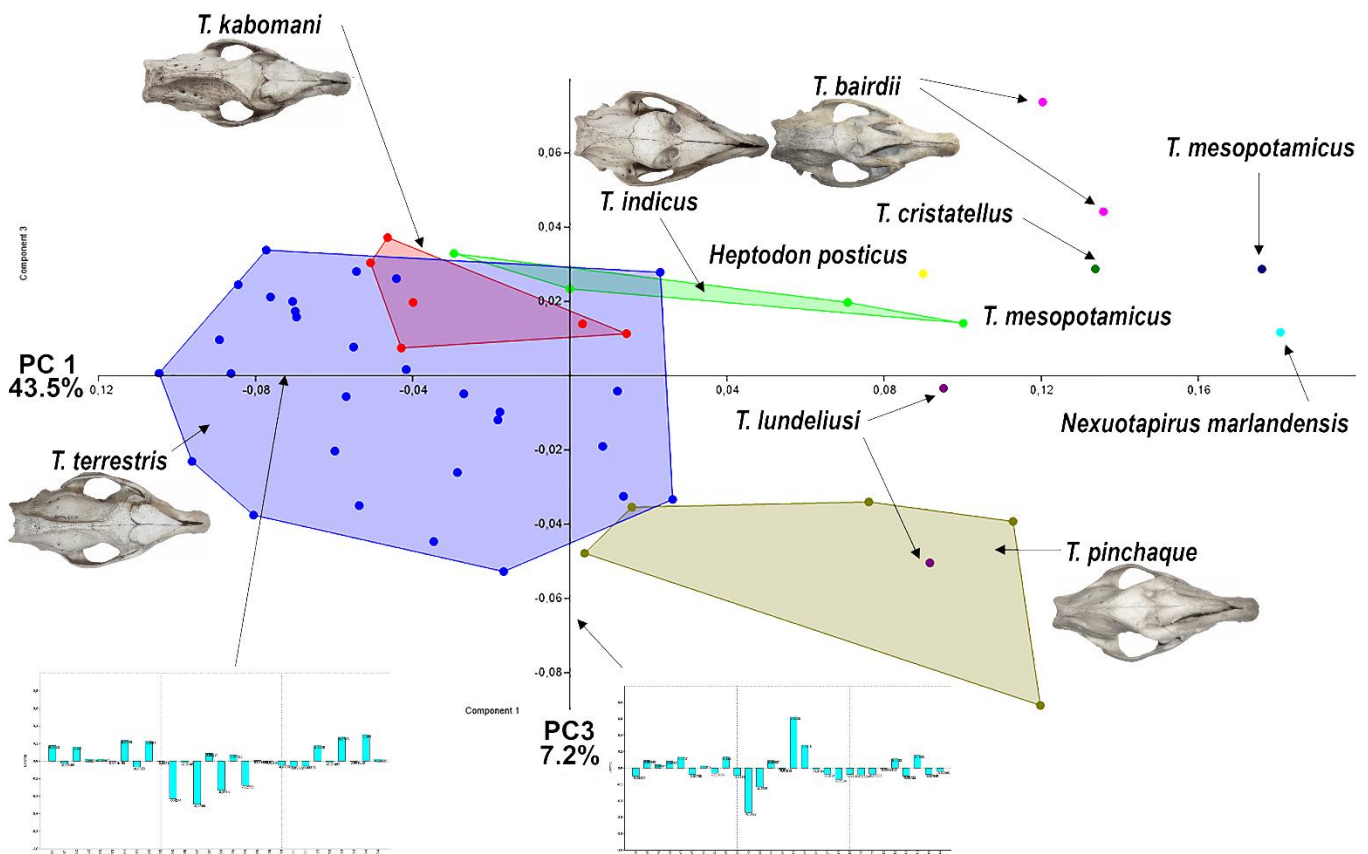


Fig. 7 Results of PCA matrix for 14 dorsal view landmarks ($n = 51$) superimposed using GPA, PC1 versus PC3, for extant and extinct species of Tapiridae species, mainly *Tapirus*. PCA matrix includes the extinct species *Heptodon posticus* (yellow dot), *Nexuotapirus marlandensis* (flashy blue dot), *Tapirus mesopotamicus* (dark blue dot), *Tapirus lundeliusi* (purple dots) and *Tapirus veroensis* (dark green dot); and all extant species: *Tapirus terrestris* (blue dots), *Tapirus kabomani* (red dots), *Tapirus bairdii* (pink dot), *Tapirus indicus* (green dots) and *Tapirus pinchaque* (golden dots).

Electronic supplemental material - Dumbá et al. 2018 Cranial geometric morphometric analysis of the genus *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla).

Online Resource 1. – Geometric morphometric analysis – PC1 versus PC2 (lateral view) removing *Heptodon posticus*

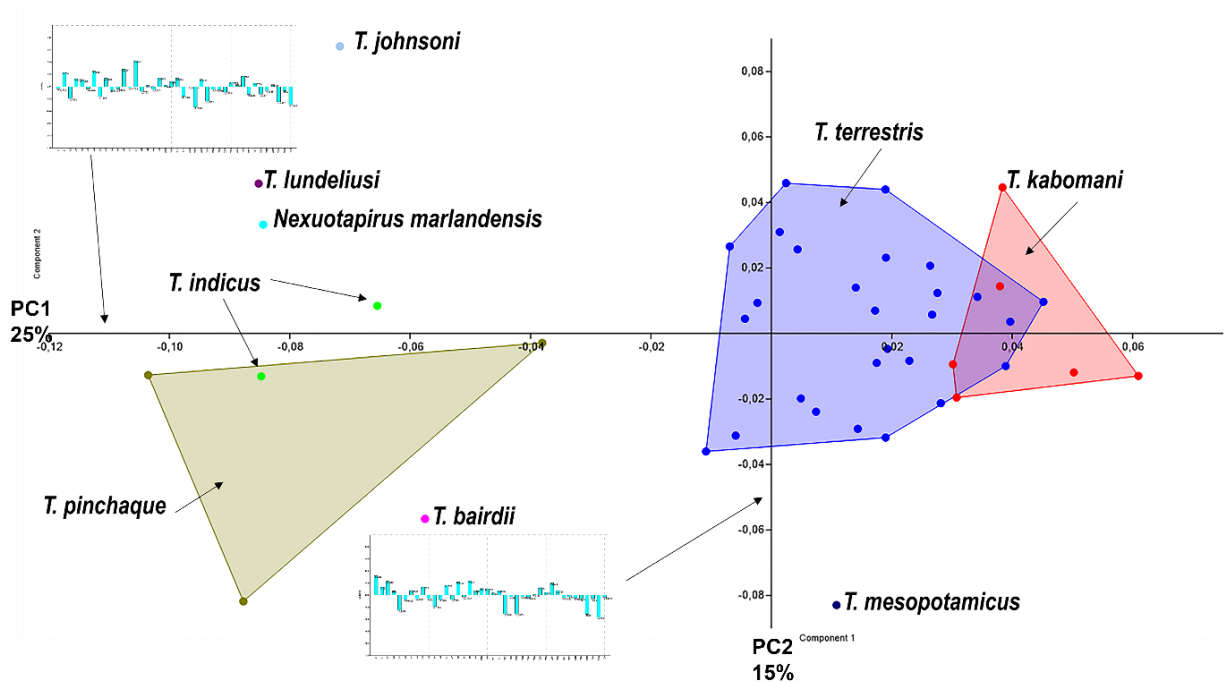


Fig. OR1 - Results of PCA diagram for 20 lateral view landmarks (n=71) superimposed using GPA, PC1 versus PC2, for extant and extinct species of tapirid species, mostly *Tapirus* species. PCA matrix includes the following extinct species: the tapirid *Nexuotapirus marlandensis* (flashy blue dot), *Tapirus johnsoni* (light-blue dot), *Tapirus mesopotamicus* (dark blue dot) and *Tapirus lundeliusi* (purple dot); and all extant species: *Tapirus terrestris* (blue dots), *Tapirus kabomani* (red dots), *Tapirus bairdii* (light purple dot), *Tapirus indicus* (green dots) and *Tapirus pinchaque* (beige dots).

Online Resource 2. - Geometric morphometric analysis – PC1 versus PC2 (dorsal view)

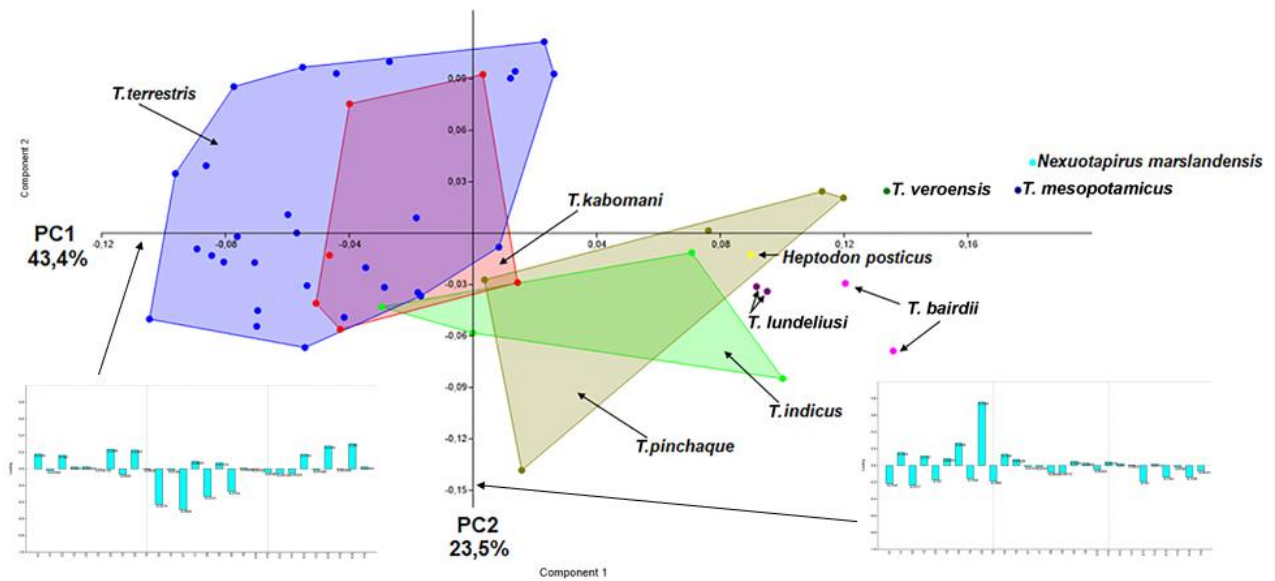


Fig. OR2 - PCA matrix for 14 dorsal view landmarks (n = 51) superimposed using GPA, PC1 versus PC2, for extant and extinct species of Tapiridae species, mainly *Tapirus*. PCA matrix includes the extinct species *Heptodon posticus* (yellow dot), *Nexuotapirus marslandensis* (flashy blue dot), *Tapirus mesopotamicus* (dark blue dot), *Tapirus lundeliusi* (purple dots) and *Tapirus veroensis* (dark green dot); and all extant species: *Tapirus terrestris* (blue dots), *Tapirus kabomani* (red dots), *Tapirus bairdii* (light purple dot), *Tapirus indicus* (green dots) and *Tapirus pinchaque* (beige dots).

Online Resource 3. - Geometric morphometric analysis – PC1 versus PC2 (ventral view)

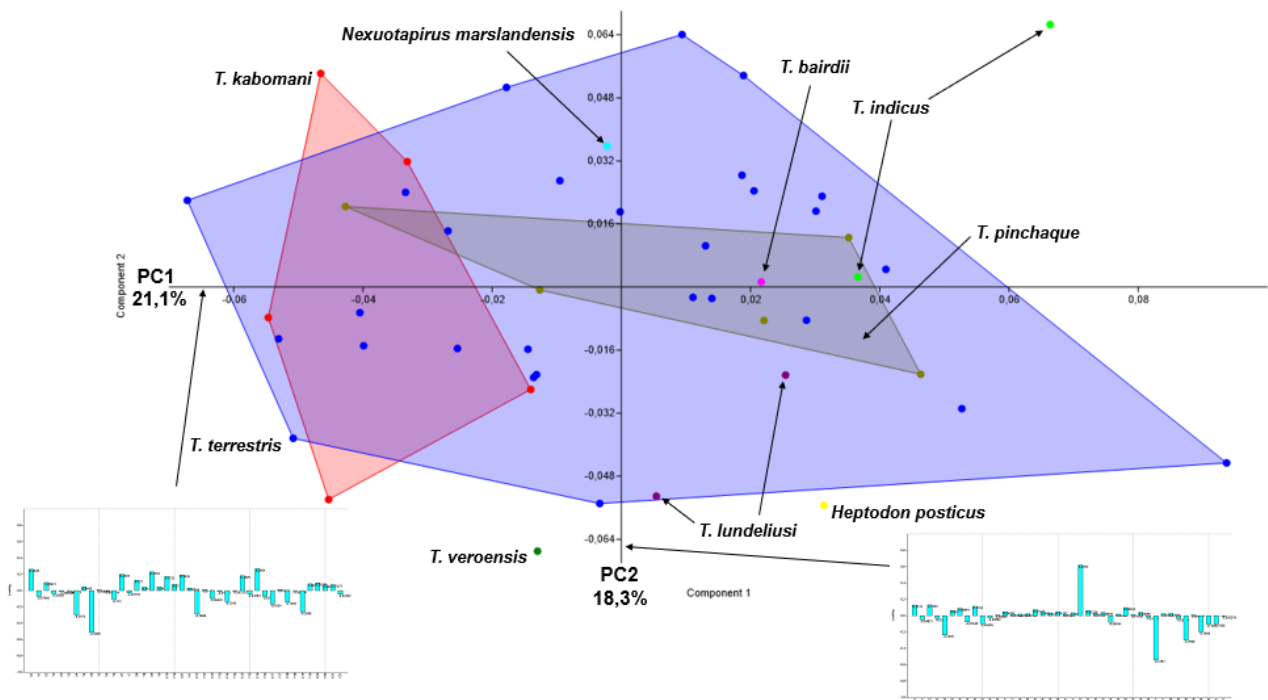


Fig. OR3 - PCA matrix results for 21 ventral view landmarks (n = 44) superimposed using GPA, PC1 versus PC2, for extant and extinct species of Tapiridae species, mainly *Tapirus*. PCA matrix includes the extinct species *Heptodon posticus* (yellow dot), *Nexuotapirus marslandensis* (flashy blue dot), *Tapirus lundeliusi* (purple dots) and *Tapirus veroensis* (dark green dot); and all extant species: *Tapirus terrestris* (blue dots), *Tapirus kabomani* (red dots), *Tapirus bairdii* (light purple dot), *Tapirus indicus* (green dots) and *Tapirus pinchaque* (beige dots).

Online Resource 4. - List of the specimens used in the morphometric analysis

Table OR4a - Lateral view landmarks pictures relation (n= 71)

Specimen	Species	Collection	Dental age	Locality	Picture Reference
MCZ17670	<i>Heptodon posticus</i>	Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts	M3 erupted	Wind River basin, USA	Radinsky 1965
SDSM 631	<i>Nexuotapirus marslandensis</i>	South Dakota School of Mines and Technology	M2 erupted	Monroe Creek Formation, South Dakota, USA	Albright 1998
CICYTTP-PV-M-1-23	<i>T. mesopotamicus</i>	Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Argentina	M2 erupted	Província Entre Ríos, Formação Arroyo Feliciano, Argentina	Ferrero and Noriega 2007
UF1211036	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
AMNH37302	<i>T. johnsoni</i>	American Museum of Natural History	M3 erupted	No locality data	Copyright AMNH 2007, webmaster, Ruth O'Leary*
1451	<i>T. bairdii</i>	Coleção de Mastozoologia do Museo de La Plata	M1 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MACN30351	<i>T. indicus</i>	Museo de Ciências Naturales Bernardino Vivadaria	M3 erupted	Asia	Photographed by the authors
MACN29926	<i>T. indicus</i>	Museo de Ciências Naturales Bernardino Vivadaria	M2 erupted	Asia	Photographed by the authors

UF/CC110	<i>T. pinchaque</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	No locality data	No reference information
AMNH149424	<i>T. pinchaque</i>	University of Michigan	M2 erupted	No locality data	Padilla et al 2010
TpinchaqueEcuador	<i>T. pinchaque</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	No locality data	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
MN1607	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN1700	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	GO, Brazil	Photographed by the authors
MN57069	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN600	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
UFMG3177	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4560	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Photographed by the authors
MN1605	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN1606	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57071	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57138	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors

MN64437	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors
MN64572	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors
MN64652	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors
MN79096	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN83550	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
terrestris3	<i>T. terrestris</i>	-	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
tt017Le	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M3 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt020Le	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt068Le	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors

tt083Le	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
Brasilia1	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4195	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Terra indígena Karitiana, Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4556	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Floresta do Jamari, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4557	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Floresta do Jamari, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4558	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Comodoro, MT, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4559	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4564	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Parque Estadual do Rio Doce, Ipatinga, MG, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4565	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Parque Estadual do Rio Doce, Ipatinga, MG, Brazil	Photographed by the authors

UFMG4586	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m2 erupted	Parna Amazônia, Tapajós, PA, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4588	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Parna Amazônia, Tapajós, PA, Brazil	Photographed by the authors
UFMG6027	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Parque Estadual Chandless, AC, Brazil	Photographed by the authors
Brasilia2	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Photographed by the authors
SP	<i>T. terrestris</i>	-	M2 erupted	SP, Brazil	Photographed by the authors

Table OR4b - Dorsal view landmarks pictures relation (n= 51)

Specimen	Species	Collection	Dental age	Locality	Reference
UF1211036	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
UF160715	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
MCZ17670	<i>Heptodon posticus</i>	Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts	M3 erupted	Wind River basin, USA	Radinsky 1965
SDSM 631	<i>Nexuotapirus marslandensis</i>	South Dakota School of Mines and Technology	M2 erupted	Monroe Creek Formation, South Dakota, USA	Albright 1998

GE0615	<i>T. veroensis</i>	Black & white photonegative, 5 x 4 in. State Archives of Florida, Florida Memory	M3 erupted	No locality data	*2
CICYTTP-PV-M-1-23	<i>T. mesopotamicus</i>	Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Argentina	M2 erupted	Provincia Entre Ríos, Formación Arroyo Feliciano, Argentina	Ferrero and Noriega 2007
MN57063	<i>T. indicus</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	Asia	Photographed by the authors
MACN29926	<i>T. indicus</i>	Museo de Ciências Naturais Bernardino Vivadaria	M3 erupted	Asia	Photographed by the authors
MACN30351	<i>T. indicus</i>	Museo de Ciências Naturais Bernardino Vivadaria	M2 erupted	Asia	Photographed by the authors
AMNH35661	<i>T. indicus</i>	American Museum of Natural History	M2 erupted	Asia	DigiMorph*3
AMNH80076	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	M2 erupted	No locality data	DigiMorph*4
1451	<i>T. bairdii</i>	Coleção de Mastozoologia do Museo de La Plata	M1 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN1607	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN1700	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	GO, Brazil	Photographed by the authors
MN600	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57069	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors

UFMG3177	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4560	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Photographed by the authors
1140797	<i>T. pinchaque</i>	Museo Nacional da Escola Politécnica de Quito, Ecuador	M3 erupted	Ecuador	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
1140814	<i>T. pinchaque</i>	Museo Nacional da Escola Politécnica de Quito, Ecuador	M3 erupted	Ecuador	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
UF/CC110	<i>T. pinchaque</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	No locality data	No reference information
TpinchaqueEcuador	<i>T. pinchaque</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	No locality data	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
tpinchaquebw	<i>T. pinchaque</i>	-	M2 erupted	Ecuador	Dr. Timothy Rowe
MCN-M2661	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
Brasilia2	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Photographed by the authors
SP	<i>T. terrestris</i>	-	M2 erupted	SP, Brazil	Photographed by the authors
Terrestris_D	<i>T. terrestris</i>	-	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
terrestrisD3	<i>T. terrestris</i>	-	M3 erupted	No locality data	Animal Diversity Web *5

tt017D	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M3 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt020D	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt068D	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt083D	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
MN1605	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN1606	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57071	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57138	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN64572	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors
MN64652	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors

MN69068	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN79096	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN83550	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
Brasilia1	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4195	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Terra indígena Karitiana, Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4556	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Floresta do Jamari, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4557	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Floresta do Jamari, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4558	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Comodoro, MT, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4559	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4564	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Parque Estadual do Rio Doce, Ipatinga, MG, Brazil	Photographed by the authors

UFMG4565	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Parque Estadual do Rio Doce, Ipatinga, MG, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4586	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m2 erupted	Parna Amazônia, Tapajós, PA, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4588	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Parna Amazônia, Tapajós, PA, Brazil	Photographed by the authors
UFMG6027	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Parque Estadual Chandless, AC, Brazil	Photographed by the authors

Table OR4c - Ventral view landmarks pictures relation (n = 44)

Specimen	Species	Collection	Dental age	Locality	Reference
SDSM 631	<i>Nexuotapirus marslandensis</i>	South Dakota School of Mines and Technology	M2 erupted	Monroe Creek Formation, South Dakota, USA	Albright 1998
MCZ17670	<i>Heptodon posticus</i>	Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts	M3 erupted	Wind River basin, USA	Radinsky 1965
GE0615	<i>T. veroensis</i>	Black & white photonegative, 5 x 4 in. State Archives of Florida, Florida Memory	M3 erupted	No locality data	*6
UF160715	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010

UF1211036	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
1451	<i>T. bairdii</i>	Coleção de Mastozoologia do Museo de La Plata	M1 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MACN29926	<i>T. indicus</i>	Museo de Ciências Naturais Bernardino Vivadaria	M3 erupted	Asia	Photographed by the authors
MACN30351	<i>T. indicus</i>	Museo de Ciências Naturais Bernardino Vivadaria	M2 erupted	Asia	Photographed by the authors
MN1607	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57069	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN600	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
UFMG3177	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4560	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Photographed by the authors
1140802	<i>T. pinchaque</i>	Museo Nacional da Escola Politécnica de Quito, Ecuador	M3 erupted	No locality data	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
1140819	<i>T. pinchaque</i>	Museo Nacional da Escola Politécnica de Quito, Ecuador	M3 erupted	No locality data	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
AMNH149424	<i>T. pinchaque</i>	University of Michigan	M2 erupted	No locality data	Padilla et al 2010

UF/CC110	<i>T. pinchaque</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	No locality data	No reference information
TpinchaqueEcuador	<i>T. pinchaque</i>	Museo Nacional da Escola Politécnica de Quito, Ecuador	M3 erupted	No locality data	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
MN1605	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN1606	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57071	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN57138	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN64437	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors
MN64572	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors
MN64652	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Photographed by the authors
MN79096	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Photographed by the authors
MN83550	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Photographed by the authors

terrestrisV2	<i>T. terrestris</i>	University of Michigan	M2 erupted	No locality data	Animal Diversity Web *6
tt017V	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M3 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt020V	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt068V	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
tt083V	<i>T. terrestris</i>	Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Rondônia	M2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
Brasilia1	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4195	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Terra indígena Karitiana, Porto Velho, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4556	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Floresta do Jamari, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4557	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Floresta do Jamari, RO, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4558	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Comodoro, MT, Brazil	Photographed by the authors

UFMG4559	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4564	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Parque Estadual do Rio Doce, Ipatinga, MG, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4565	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Parque Estadual do Rio Doce, Ipatinga, MG, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4586	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m2 erupted	Parna Amazônia, Tapajós, PA, Brazil	Photographed by the authors
UFMG4588	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Parna Amazônia, Tapajós, PA, Brazil	Photographed by the authors
UFMG6027	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Parque Estadual Chandless, AC, Brazil	Photographed by the authors

*1<http://research.amnh.org/paleontology/search.php?action=detail&specimen_id=3697#>, accessed on March 2018

*2<<https://www.floridamemory.com/items/show/124661>>, accessed on March 2018

*3<http://digimorph.org/specimens/Tapirus_indicus/index.phtml>, accessed on March 2018

*4<http://digimorph.org/specimens/Tapirus_bairdii/>, accessed on March 2018

*5<https://animaldiversity.org/accounts/Tapirus_terrestris/specimens/collections/contributors/skulls/tapirus/t_terrestris/160907.dorsal/>, accessed on March 2018

*6<<https://www.floridamemory.com/items/show/124662>>, accessed on March 2018

*7<https://animaldiversity.org/accounts/Tapirus_terrestris/specimens/collections/contributors/skulls/tapirus/t_terrestris/160907.ventral/>, accessed on March 2018

Online Resource 5. – PC loadings obtained from PCA analysis

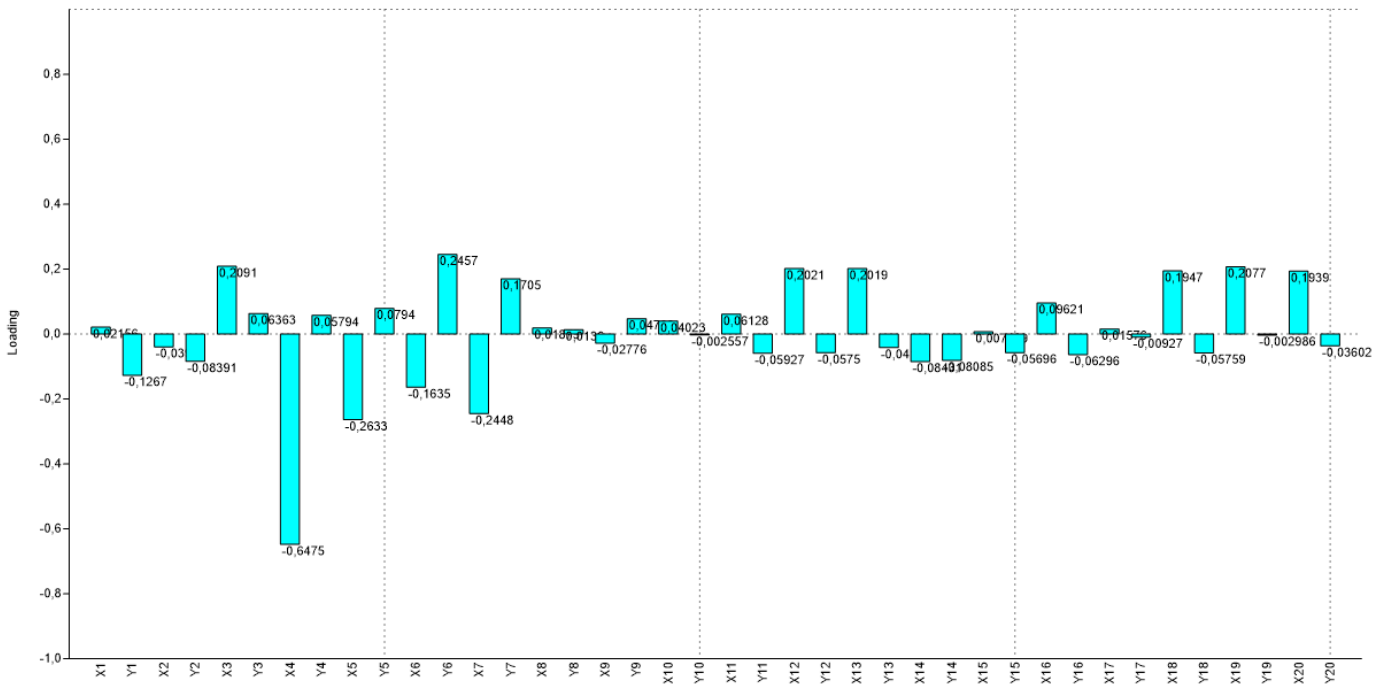


Fig. OR5a – PC1 loadings obtained from PCA matrix analysis of 20 lateral view landmarks (n = 71).

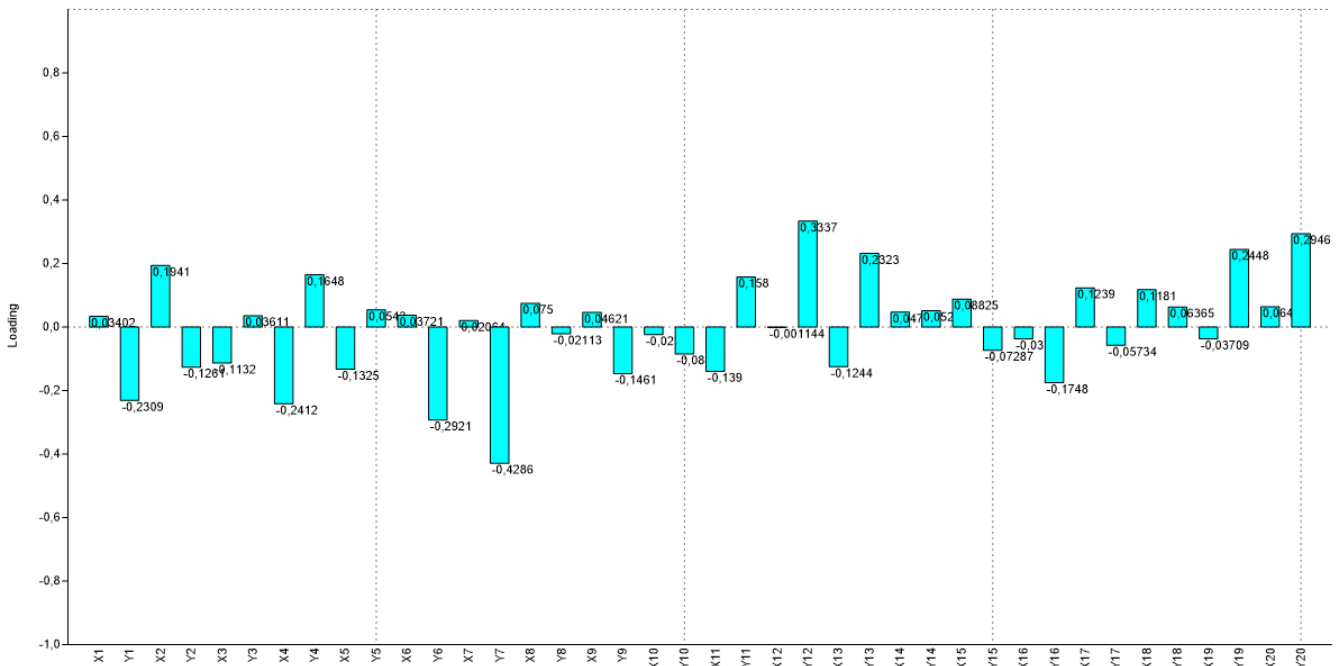


Fig. OR5b – PC2 loadings obtained from PCA matrix analysis of 20 lateral view landmarks (n = 71).

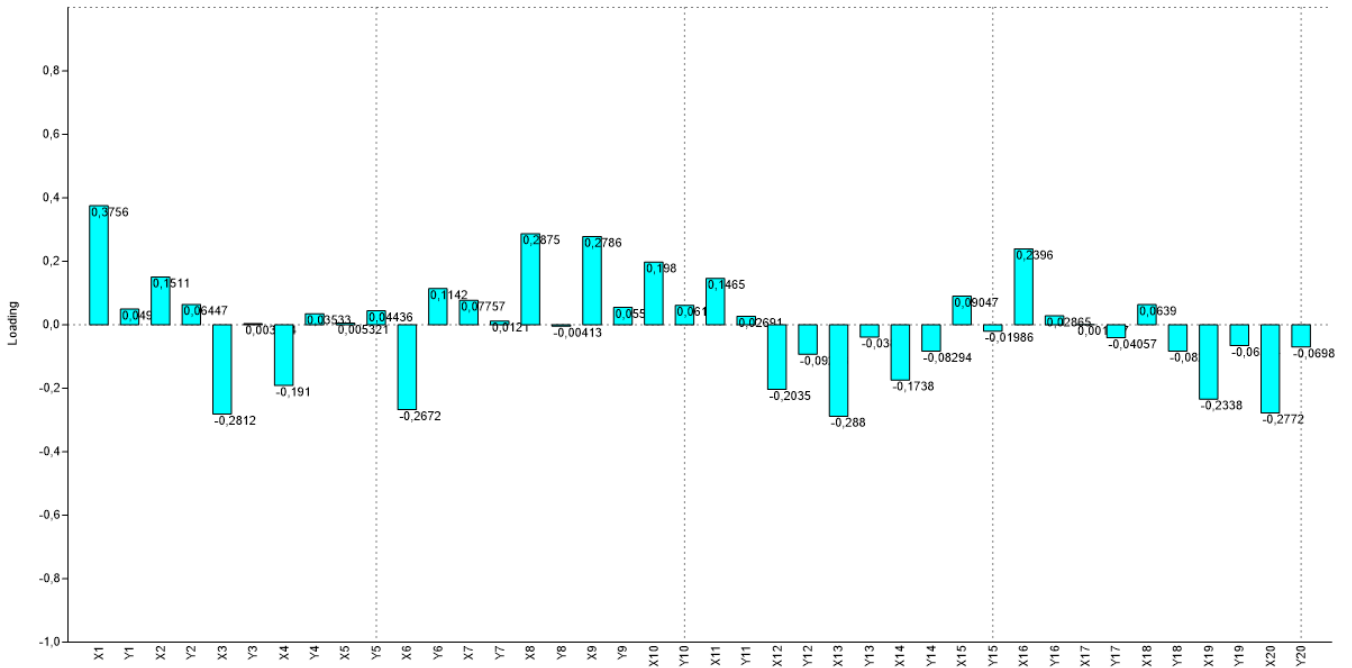


Fig. OR5c – PC3 loadings obtained from PCA matrix analysis of 20 lateral view landmarks (n = 71).

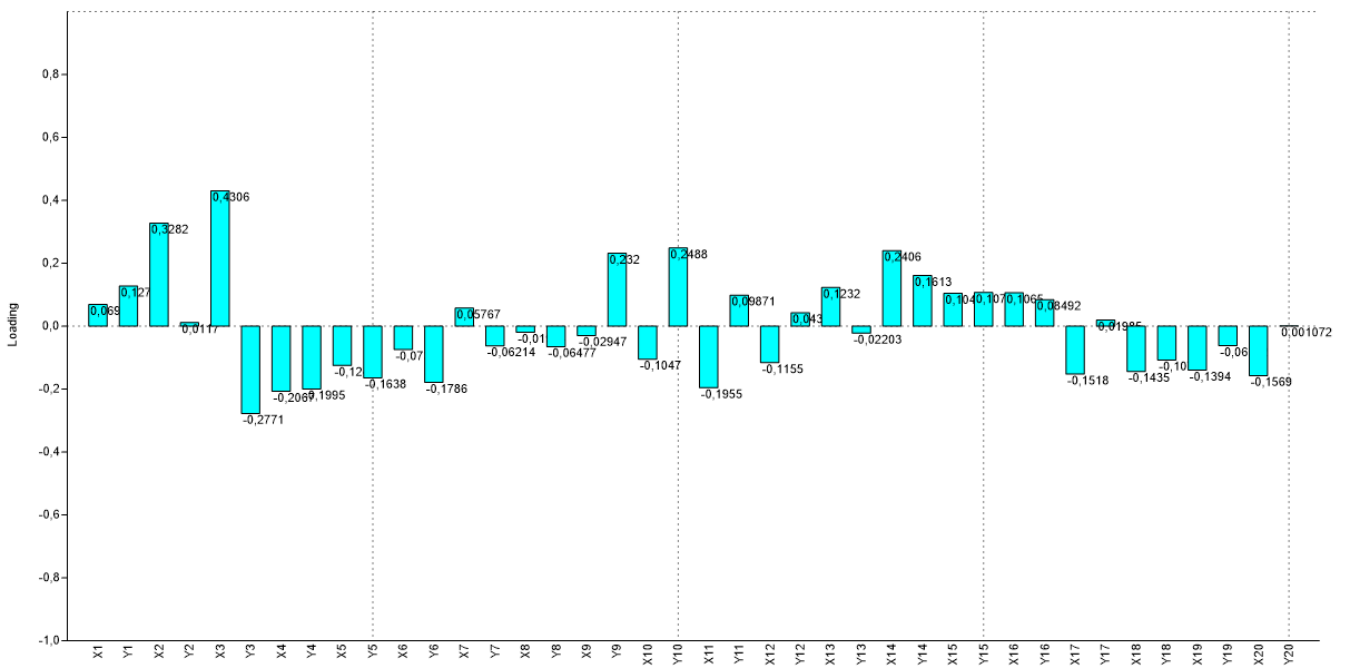


Fig. OR5d – PC4 loadings obtained from PCA matrix analysis of 20 lateral view landmarks (n = 71).

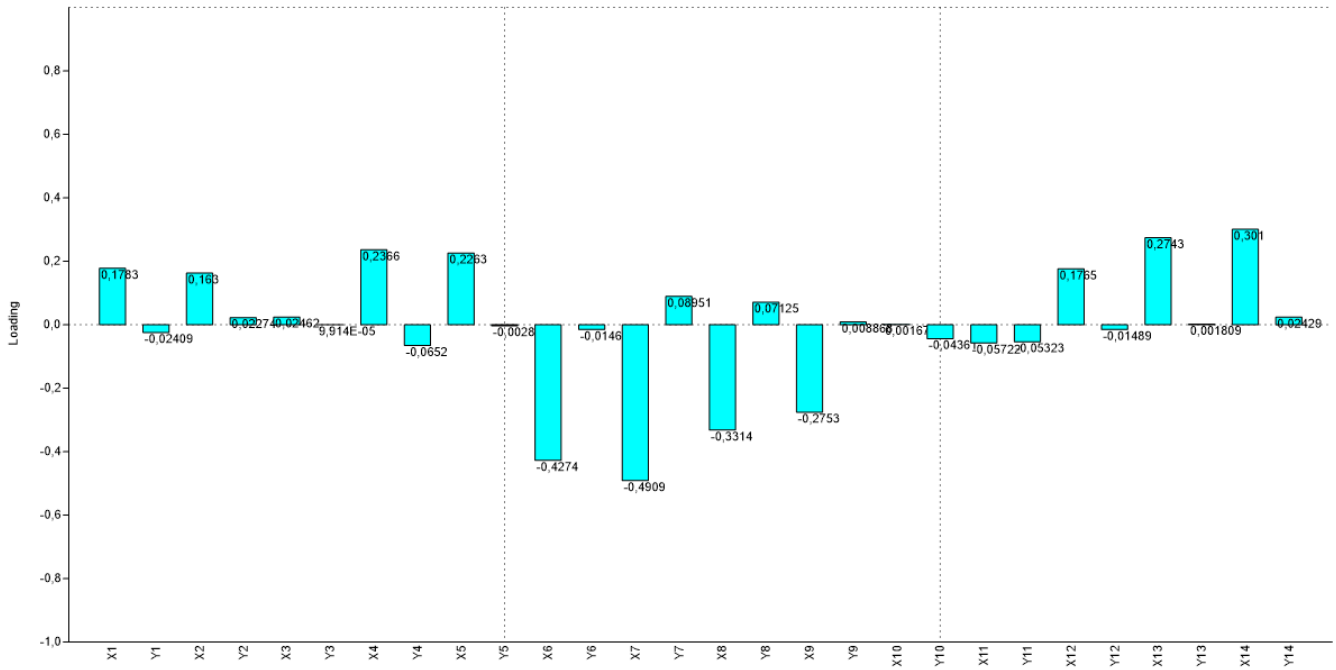


Fig. OR5e – PC1 loadings obtained from PCA matrix analysis of 14 dorsal view landmarks (n = 51).

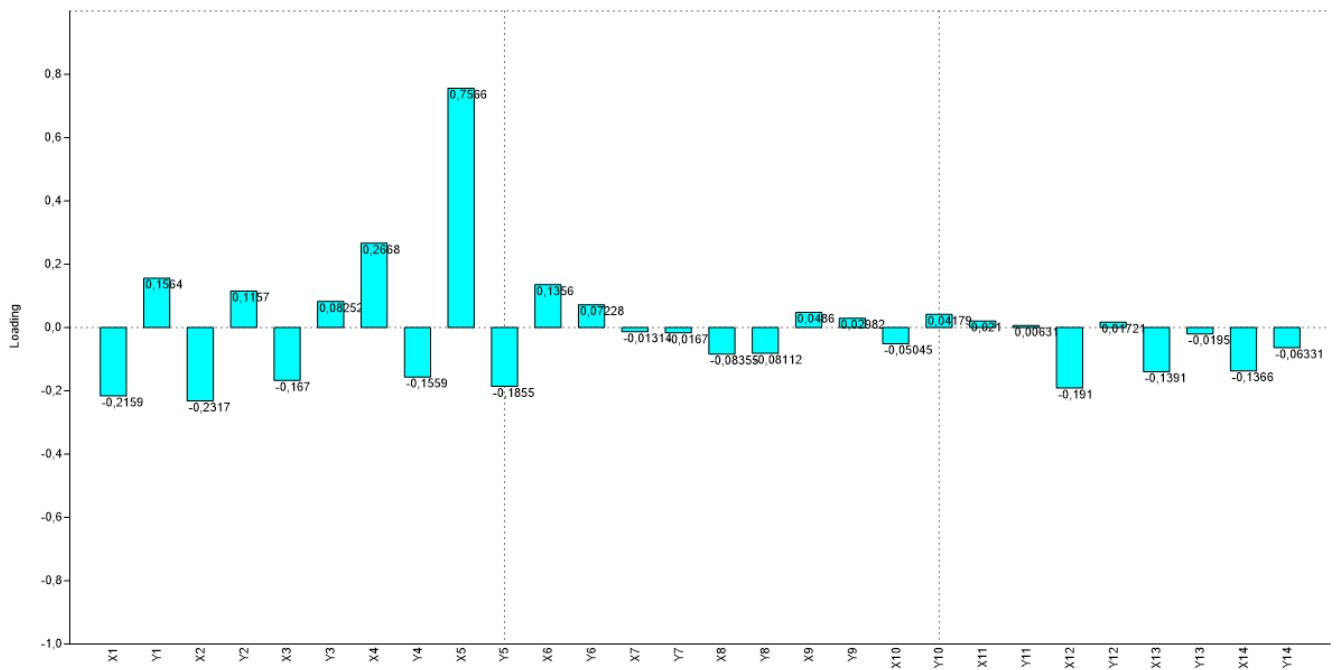


Fig. OR5f – PC2 loadings obtained from PCA matrix analysis of 14 dorsal view landmarks (n = 51).

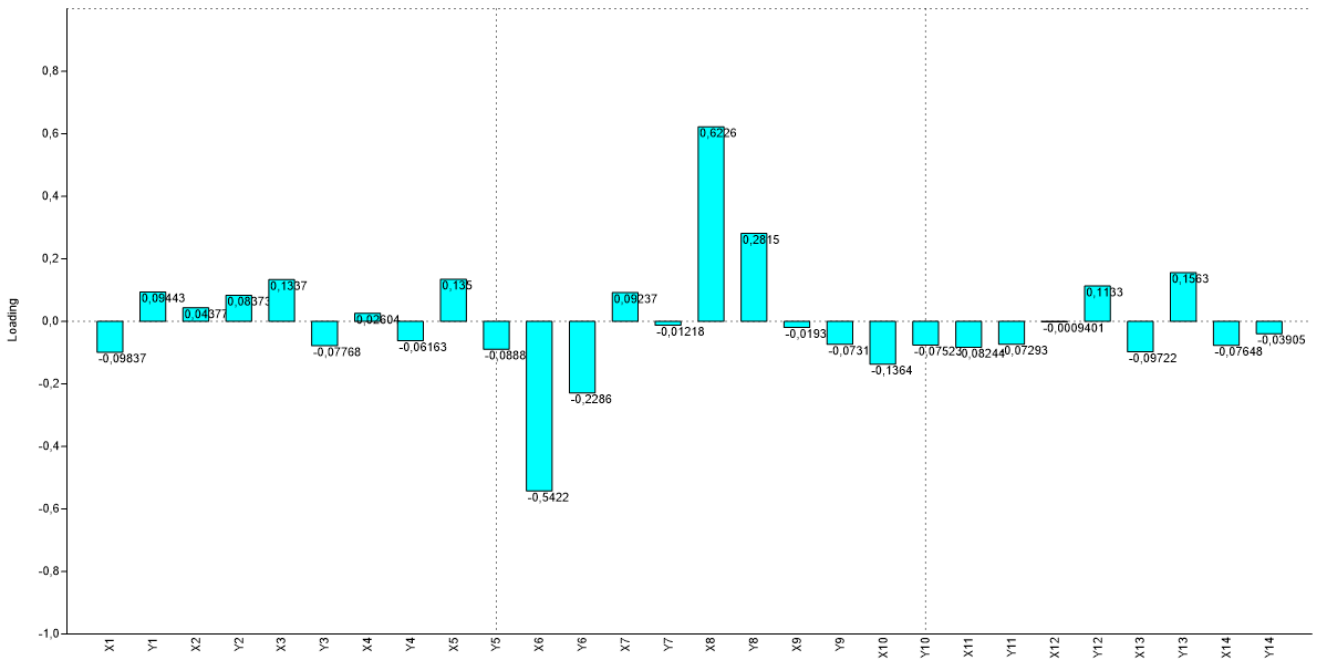


Fig. OR5g – PC3 loadings obtained from PCA matrix analysis of 14 dorsal view landmarks (n = 51).

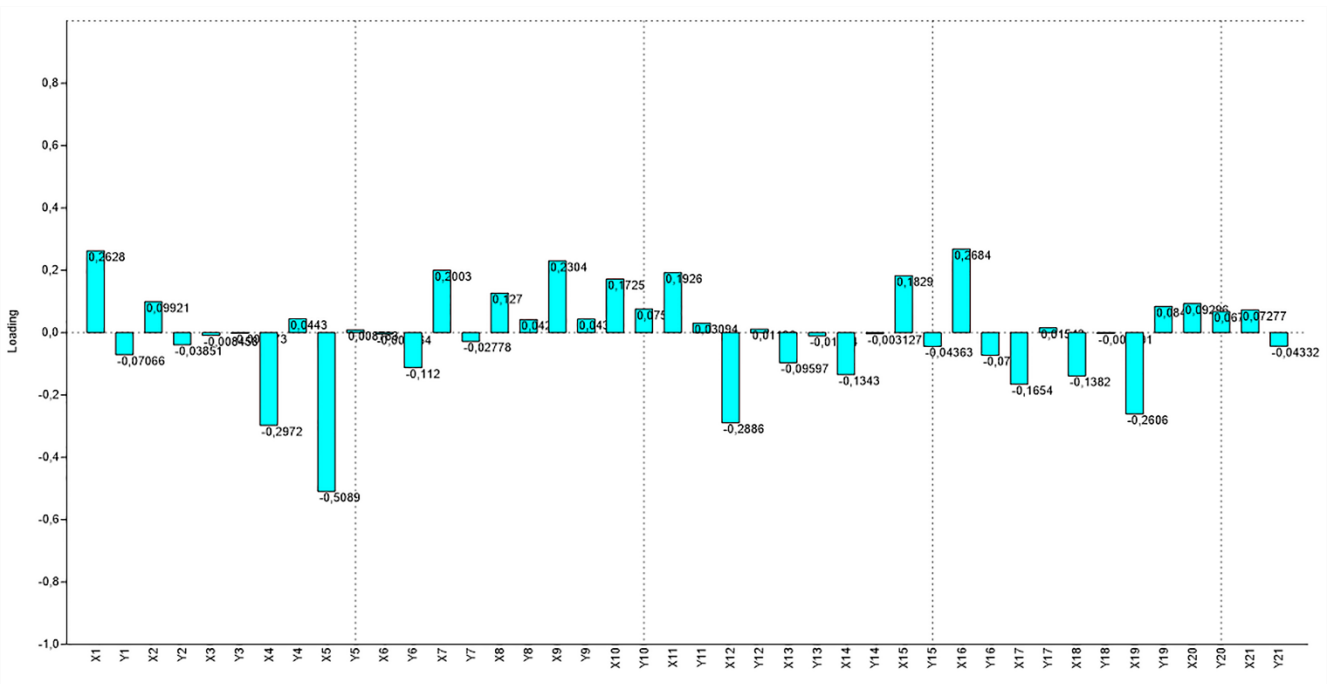


Fig. OR5h – PC1 loadings obtained from PCA matrix analysis of 21 ventral view landmarks (n = 44).

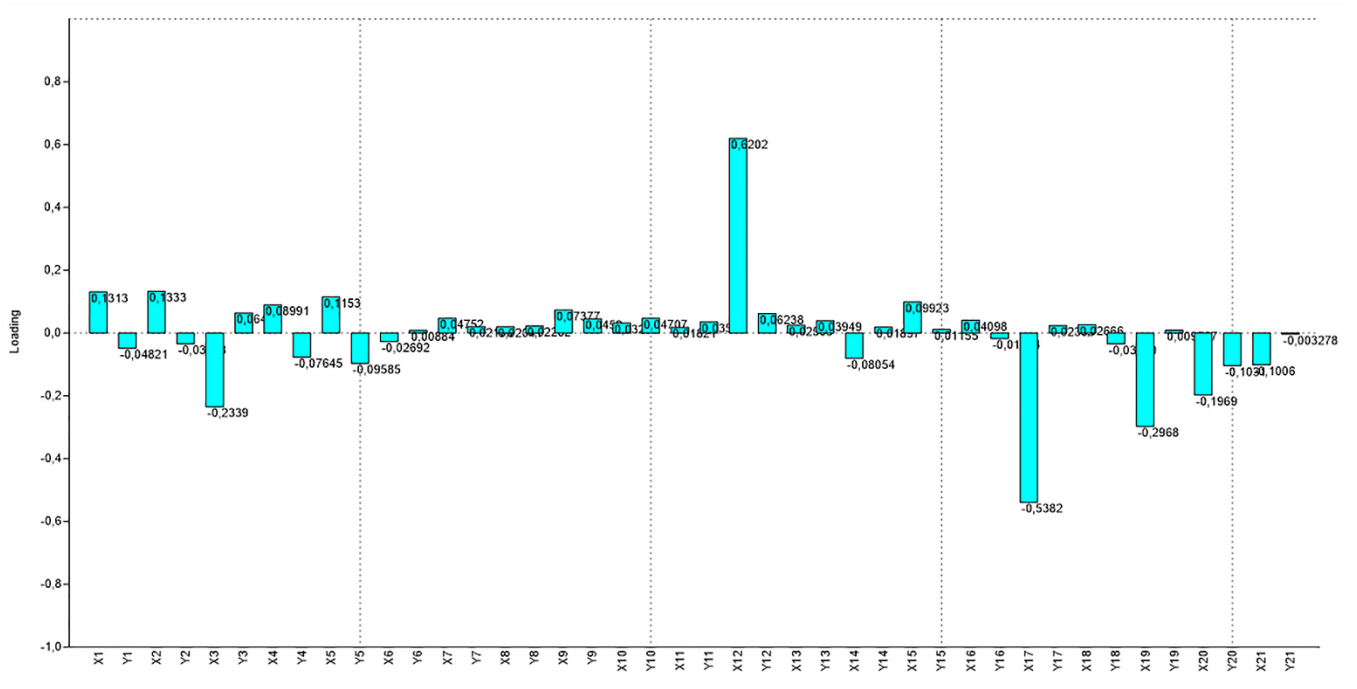


Fig. OR5i – PC2 loadings obtained from PCA matrix analysis of 21 ventral view landmarks (n = 44).

CAPÍTULO 5 – MORFOMETRIA TRADICIONAL DENTÁRIA

MATERIAL E MÉTODOS

A coleta de dados para análises em Morfometria Tradicional de dentes superiores e inferiores foi realizada a partir de exemplares das mesmas coleções e fontes de dados citadas nos capítulos anteriores, relacionada ao banco de dados morfométricos cranianos. A lista completa das coleções onde foram tomadas as medidas e os artigos de onde foram tomados os demais dados segue ao final deste capítulo. O paquímetro digital foi utilizado para a tomada de dados morfométricos dentários. Todas as medidas de distância tomadas para dentição inferior seguiram os padrões daquelas apresentadas no trabalho de Perini et al. (2011), e as medidas para dentes superiores de tapir, nunca feitas antes, foram propostas como novidade por este trabalho. Apenas pré-molares e molares foram incluídos nas análises, visto que incisivos e caninos de tapires não apresentam áreas oclusais significantes para serem medidas. Quando apenas as figuras com as devidas escalas estavam disponíveis (e não os crânios em si), o programa *Digimizer* (versão 5.1) foi utilizado para a tomada de medidas de distância dos dentes.

Após a tomada de medidas, foram feitas análises estatísticas multivariadas (Análise de Componentes Principais) com os dados obtidos através do programa *Past* versão 2.17 para dois grandes grupos de dados – dentição inferior e superior. Primeiramente foi feita a análise da variação de tamanho e forma na dentição inferior, contendo três subgrupos de dados, sendo o inicial aquele que agrupou os dados relacionados à dentição inferior completa (com um total de 17 medidas de distância tomadas - Figura 20). Para este grupo de dados, foi utilizado um n de 113 espécimens distribuídos entre 15 espécies, da seguinte forma: 70 para *T. terrestris*, 9 para *T. kabomani*, 7 para *T. bairdii*, 5 para *T. indicus*, 3 para *T. pinchaque*, *T. yunnanensis* e *T. veroensis*, 4 para *T. lundeliusi*, , 2 para *T. haysii* e um para *T. cristatellus*, *T. webbi*, *T. arvenensis*, *T. priscus*, *T. simpsoni* e *T. sanyuanensis*.

Em seguida, uma análise focada apenas nos pré-molares inferiores foi feita - cujos indivíduos possuíam pelo menos um pré-molar inferior permanente (com um total de 8 medidas de distância tomadas) -, com um n de 113 e distribuição de espécimes por espécies similar aos dados de dentição inferior completa, só que com 70 espécimes para *T. terrestris* e 6 para *T. indicus*. A terceira e última análise focou apenas na variação de forma/tamanho dos molares inferiores (sendo 9 medidas de distância tomadas para estes dentes), com um n de 112 e distribuição similar aos dois grupos de dados anteriores, com a diferença de que para este bloco de dados há 70 espécimes medidos para *T. terrestris* e 5 para *T. indicus*. Esta etapa do trabalho teve o objetivo de checar se algum destes grupos de dentição era mais diagnóstico para as espécies estudadas que o outro.

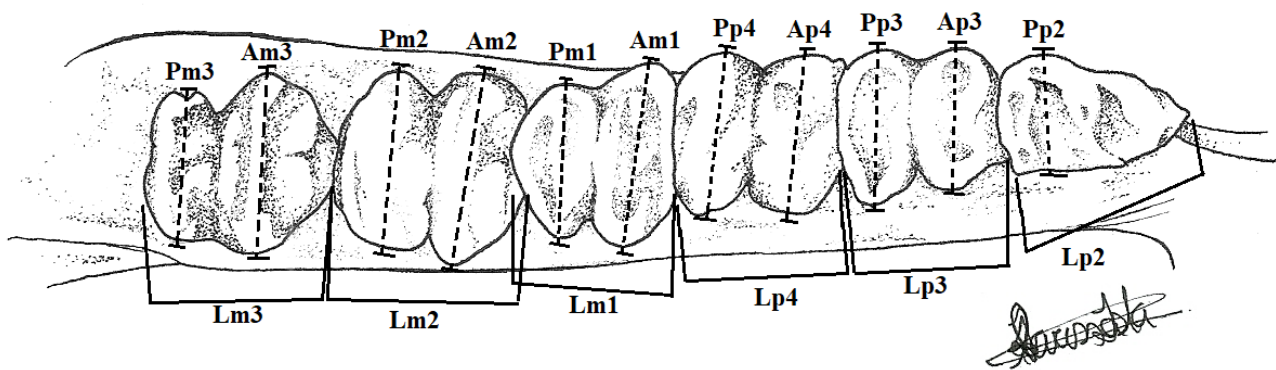


Figura 20: Vista oclusal de hemimandíbula esquerda de tapir mostrando as 17 medidas de distância tomadas para dentes inferiores (segundo modelo de Perini et al. 2011). Lp2: comprimento do pm2; Pp2: comprimento da porção posterior do pm2; Lp3: comprimento do pm3; Ap3: comprimento da porção anterior do pm3; Pp3: comprimento da porção posterior do pm3; Lp4: comprimento do pm4; Ap4: comprimento da porção anterior do pm4; Pp4: comprimento da porção posterior do pm4; Lm1: comprimento do m1; Am1: comprimento da porção anterior do m1; Pm1: comprimento da porção posterior do m1; Lm2: comprimento do m2; Am2: comprimento da porção anterior do m2; Pm2: comprimento da porção posterior do m2; Lm3: comprimento do m3; Am3: comprimento da porção anterior do m3; Pm3: comprimento da porção posterior do m3. Ilustração de autoria da própria discente.

Em segundo lugar, foi feita a análise da variação da forma e do tamanho entre as amostras de dentição superior, que incluiu uma análise para os mesmos três grupos de dados citados para a dentição inferior, sendo o primeiro estudando a variação de forma/tamanho para a dentição completa (com um total de 20 medidas de distância tomadas, Figura 21), com um n de 70 espécimes distribuídos por 19 espécies, através da seguinte divisão: 27 para *T. terrestris*, 15 para *T. kabomani*, 2 para *T. pinchaque* e *T. bairdii*, 3 para *T. indicus*, 4 para *T. webbi* e *T. lundeliusi*, 2 para *T. haysii* e um para *T. veroensis*, *T. cristatellus*, *T. yunnanensis*, *T. arvenensis*, *T. priscus*, *T. simpsoni*, *T. johnsoni*, *T. sanyuanensis*, *T. jeanpivetaui*, *T. rondoniensis* e *T. polkensis*. A segunda análise focou apenas nos pré-molares - cujos indivíduos possuíam pelo menos um pré-molar permanente (em um total de 11 medidas de distância) - e a terceira nos molares (totalizando-se 9 medidas de distância), com n= 71 e distribuição de espécimes por espécies similar ao grupo de dados anterior, apenas com uma espécie a mais de *T. terrestris*.

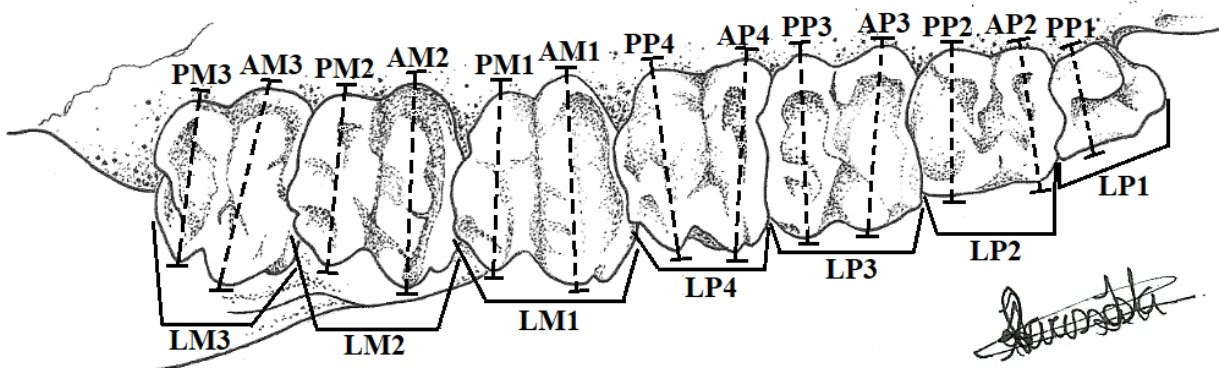


Figura 21: Vista oclusal de lado esquerdo dos pré-molares e molares superiores de tapir, mostrando as 20 medidas de distância tomadas para dentes superiores: LP1: comprimento do PM1; PP1: comprimento da porção posterior do PM1; LP2: comprimento do PM2; AP2: comprimento da porção anterior do PM2; PP2: comprimento da porção posterior do PM2; LP3: comprimento do PM3; AP3: comprimento da porção anterior do PM3; PP3: comprimento da porção posterior do PM3; LP4: comprimento do PM4; AP4: comprimento da porção anterior do PM4; PP4: comprimento da porção posterior do PM4; LM1: comprimento do M1; AM1: comprimento da porção anterior do M1; PM1: comprimento da porção posterior do M1; LM2: comprimento do M2; AM2: comprimento da porção anterior do M2; PM2: comprimento da porção posterior do M2; LM3: comprimento do M3; AM3: comprimento da porção anterior do M3; PM3: comprimento da porção posterior do M3. Ilustração de autoria da própria discente.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. Morfometria Tradicional: Dentes Inferiores

1.1 Dentição completa

Os gráficos de PCA que analisam as medidas tomadas para a dentição inferior completa (pré-molares e molares), incluem combinações entre os eixos 1, 2 e 3 que explicam 70% da variação total entre os grupos. No PCA que leva em consideração apenas a forma dos dentes como causa das diferenças entre as espécies amostradas, através da remoção do PC1 (Figura 25), observa-se um alto grau de sobreposição entre as espécies. Contudo, quando o fator tamanho é incluído, essa sobreposição diminui consideravelmente. Este padrão era esperado uma vez que a forma dentária varia muito pouco entre os tapires (Simpson 1945; Guérin & Eisenmann 1994; Tong et al. 2002; Perini et al. 2011). Os *loadings* do gráfico que combina PCs 1 e 2 (Figura 22) mostram que o PC1 representa tamanho mas não é influenciado por uma medida de distância dentária específica, e o PC2 é altamente influenciado pelo comprimento do m3. Portanto, o comprimento do m3 e o tamanho dos dentes são os caracteres que mais causaram a separação das espécies no gráfico que combina os eixos 1 e 2. Dois grandes grupos podem ser observados na Figura 22: um formado pelas espécies de maior porte à direita, em sua maioria extintas (*T. indicus*, *T. cristatellus*, *T. veroensis*, *T. sanyuanensis*, *T. yunnanensis* e *T. haysii*), e outro grande grupo formado pelas espécies de menor porte, à esquerda (*T. kabomani*, *T. terrestris*, *T. bairdii*, *T. pinchaque*, *T. webbi*, *T. priscus*, *T. simpsoni*, *T. lundeliusi* e *T. arvenensis*).

T. haysii, descrita como espécie de médio-grande porte, possui juntamente com *T. sanyuanensis*, espécie extinta de porte maior que o de *T. indicus*, a maior dentição inferior e comprimento do m3 dentre os animais cujas medidas foram tomadas, o que indica que a dentição desses animais provavelmente acompanha o tamanho de seu porte corporal. As nuvens de *T. veroensis* e *T. sanyuanensis* variam mais ao longo do eixo 1. *Helicotapirus*, um gênero proposto por Hulbert (2010) que incluiria *T. lundeliusi* como irmão de um clado formado por *T. veroensis* e *T. haysii* (a partir de alguns caracteres cranianos compartilhados como o formato característico espiral da fossa meatal, proeminente nos ossos nasal e frontal desses animais), parece se sustentar em parte também através dos dados morfométricos apresentados no gráfico acima, mais especificamente dando embasamento ao clado formado por *T. haysii* e *T. veroensis*, dispostos próximos no gráfico. Visto que os tapires apresentam forma dentária altamente uniforme, é interessante que estas espécies estejam mais próximas umas das outras neste gráfico, o que indica que a forma da dentição inferior (principalmente associada ao comprimento do m3) delas é similar. Estudos maiores a respeito das similaridades

dentárias compartilhadas por estas espécies, e se seriam elas realmente diagnósticas e reforçadoras do clado que as une, são necessários.

T. yunnanensis parece possuir dentes inferiores relativamente grandes para o seu pequeno porte corporal, uma vez que está à direita do gráfico, próxima dos animais de grande porte. *T. priscus* aparentemente não possui uma dentição inferior tão grande quanto seu tamanho corporal, uma vez que está mais próxima de espécies de menor porte (e tamanho de dentição inferior) que daquelas de maior porte, à direita. O espécimen amostrado de *T. cristatellus* apresenta dentição e m3 de tamanho semelhante aos espécimens de *T. indicus* medidos, uma vez que caíram na mesma nuvem do gráfico.

T. webbi, de grande porte, se localiza no centro do gráfico, mais próxima dos tapires sul americanos localizados mais à esquerda, de menor porte, que dos de maior porte à direita. Esta espécie foi referida como a extinta norte americana mais próxima de espécies fósseis sul americanas mais derivadas e das espécies viventes de tapires, sugerindo uma dispersão no Mioceno Superior de uma forma próxima a *T. webbi* para a América do Sul, seguida de uma evolução *in situ* que deu origem a *T. terrestris* e *T. pinchaque*. Os dados morfométricos dentários aqui levantados a princípio confirmam esta hipótese, contudo mais informações morfométricas cranianas relacionadas a *T. webbi* precisam ser coletadas para melhor sustentá-la. O tapir norte-americano de porte médio *T. lundeliusi* possui baixa variação no tamanho de dentição inferior, e pequenos tamanhos de dentes inferiores, uma vez que se enquadra dentro da variação de *T. kabomani*, espécie de pequeno porte.

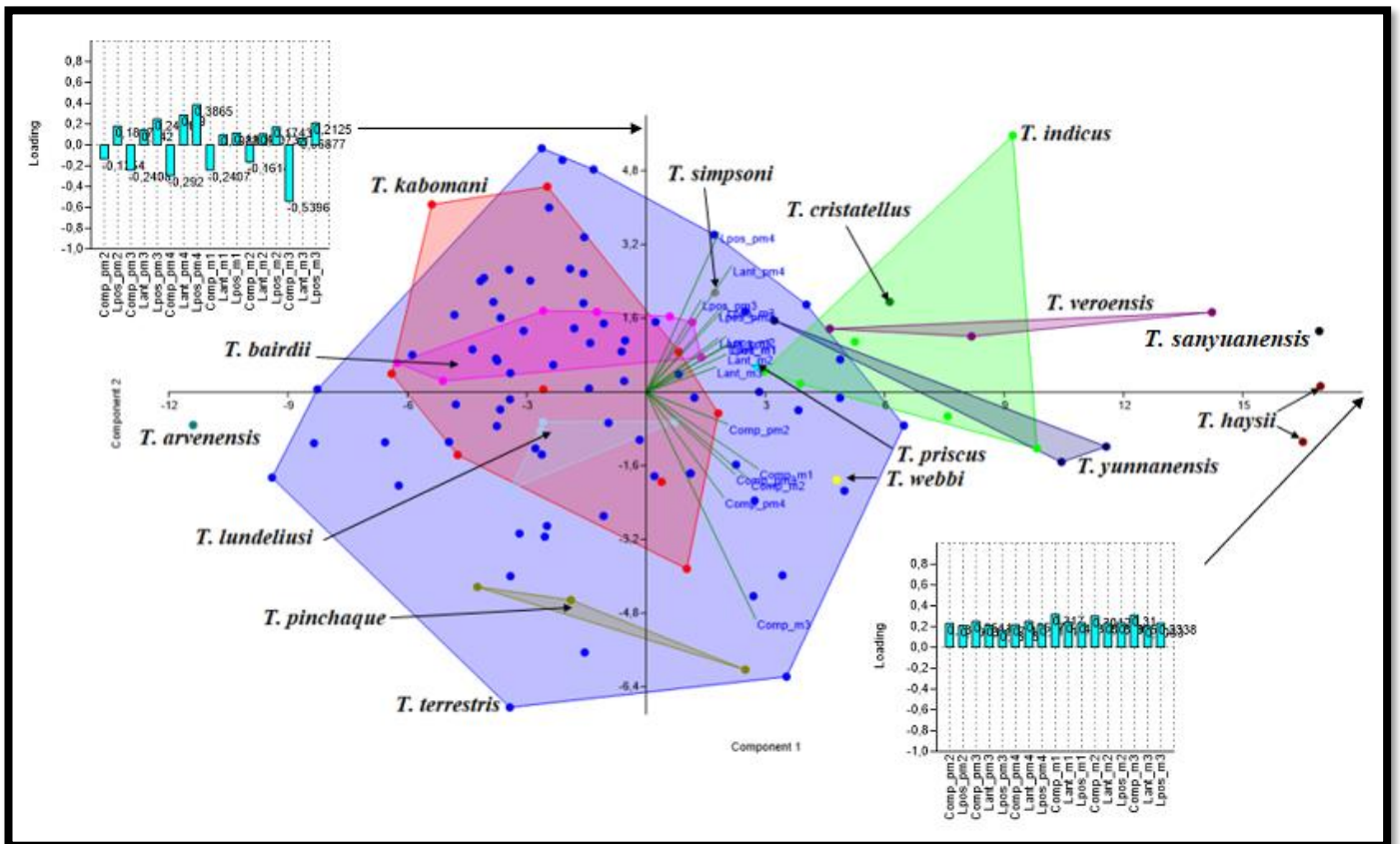


Figura 22: PCA das 17 medidas de distância tomadas para dentição inferior completa (n=113), morfometria tradicional. Eixo 1 (representado por tamanho) versus eixo 2 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (pontos roxos), *T. sanyuanensis* (ponto preto), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (pontos azul-escuro), *T. webbi* (ponto amarelo), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-escuro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro) e *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo).

O PCA onde a variável tamanho foi removida (combinação dos eixos 2 e 3) não foi diagnóstico para as espécies estudadas, o que mostra que a forma da dentição inferior é altamente uniforme entre as espécies analisadas. Devido ao seu baixo grau de diagnose, o gráfico (Figura 25) segue na sessão “Material Suplementar” deste capítulo, e não será amplamente discutido neste trabalho. Apesar disso, a proximidade entre *T. sanyuanensis* e *T. indicus* nesta figura pode sustentar a hipótese de que elas provavelmente são espécies asiáticas de *Tapirus* pertencentes à mesma linhagem (Tong et al. 2002). Isso indica que a forma da dentição inferior, principalmente associada ao pm2 e ao m3 de ambas (caracteres dentários que influenciam o padrão gráfico observado na figura), também é similar, algo que pode embasar o clado formado por elas.

1.2 Pré-molares de indivíduos com pelo menos um pré-molar permanente

Os eixos 1, 2 e 3 foram combinados por explicarem a maior parte da variação entre as espécies (neste caso, 72%). Em todos os três PCs, não há uma única medida de distância que se destaque mais que as outras no quesito de influência na separação ou não das espécies estudadas.

O padrão gráfico observado em ambos os gráficos combinando eixos 1 e 2 (Figura 26) e eixos 2 e 3 (Figura 27) é similar aos mesmos gráficos para dentição completa inferior, e por isso estão incluídos na sessão de Material Suplementar deste capítulo e não serão comentados em maiores detalhes. Tamanho é a variável que mais influencia na distinção entre os pré-molares dos tapires amostrados, uma vez que apenas o gráfico da Figura 26, que inclui tamanho em um dos seus eixos (PC1), mostra um maior grau de distinção entre os grupos.

1.3 Molares

Os três primeiros eixos explicam 73% da variação entre os grupos analisados, e por isto foram escolhidos na montagem dos gráficos. Assim como para os dados de pré-molares, os gráficos gerados para a análise de dados morfométricos de molares inferiores seguem na sessão “Material Suplementar” deste capítulo (Figuras 28 e 29). Os *loadings* indicam que o PC1 representa tamanho, mas não é influenciado por uma medida de distância dentária em particular; o PC2 é altamente influenciado pelo comprimento do m3 e o PC3 é ligeiramente mais influenciado pelo comprimento do m1, sendo estes os caracteres dentários que mais influenciaram para a diagnose das espécies.

2 Morfometria Tradicional: Dentes Superiores

2.3 Dentição completa

Tamanho é a variável mais diagnóstica quando a dentição superior completa é levada em consideração. Os PCs 1, 2 e 3 explicam 70% da variação total entre os grupos, sendo o eixo 1 indicativo de variações de tamanho. Não há em nenhum dos três eixos uma medida de distância dentária que tenha peso muito maior que as outras sob a diagnose das espécies analisadas. No gráfico onde o tamanho é considerado (Figura 23), não apenas dois grandes grupos de espécies altamente sobrepostos são observados (como ocorreu para os dados envolvendo tamanho de dentição inferior completa), mas vários grupos distintos, onde se observa no lado esquerdo as espécies de menor porte, com pouco ou nenhum grau de sobreposição entre si (*T. polkensis*, *T. lundeliusi*, *T. pinchaque*, *T. jeanpivetaui*, *T. kabomani*, *T. yunnanensis* e uma porção da grande variação observada em *T. terrestris*) e no lado direito as espécies de grande porte, também com pouco ou nenhum grau de sobreposição observado (*T. cristatellus*, *T. webbi*, *T. sanyuanensis*, *T. veroensis*, *T. johnsoni*, *T. priscus*, *T. simpsoni* e *T. haysii* e *T. indicus*).

Neste mesmo gráfico, *T. haysii* continua como a espécie com maior dentição dentre o grupo de espécies de tapir amostrados, aparecendo na extrema direita como no gráfico da Figura 22, que considerava o tamanho da dentição inferior. Contudo, *T. sanyuanensis* não mais se encontra como uma das duas maiores dentições como ocorreu no caso da dentição inferior, apesar de ainda estar à direita do gráfico. *T. simpsoni* aparece como uma das maiores dentições superiores dentre as espécies analisadas, mas a falta de mais dados cranianos e dentários relacionados a este tapir extinto norte americano dificulta maiores inferências das consequências evolutivas deste fato. *T. cristatellus*, *T. veroensis* e *T. webbi* estão dispostas, assim como nos dados de tamanho de dentição inferior, entre o grupo de animais de grande porte. Na região central do gráfico, *T. terrestris* apresenta grande variação de tamanhos de dentição superior, e dentro dessa variação mas levemente voltada para a esquerda, próximo dos tapires de pequeno porte, encontra-se *T. kabomani*, como esperado, visto que trata-se de uma espécie de pequeno porte corporal. *T. rondoniensis* está no meio do gráfico da Figura 23, com dentição superior de dimensões medianas em relação aos demais tapires cujas medidas foram tomadas.

À esquerda no gráfico, encontram-se os tapires de menor tamanho de dentes superiores, *T. jeanpivetaui*, espécie de pequeno porte, *T. pinchaque*, *T. arvenensis* e *T. yunnanensis*, também animais de pequeno tamanho corporal, e mais à esquerda *T. lundeliusi*, de porte médio e uma dentição superior relativamente pequena – como no gráfico que considera tamanho de dentição inferior -, e na extrema esquerda encontra-se *T. polkensis*, proporcionalmente com os dentes superiores de menores dimensões dentre todas as espécies amostradas, algo que condiz com a literatura que frequentemente a cita como “anta anã” (Gibson 2011). Os dois espécimes de *T. bairdii*, um tapir de grande porte, aparecem nesse mesmo gráfico levemente voltados para a esquerda, o que sugere que esses animais possuem não apenas dentes inferiores de pequenas proporções mas também dentes superiores com tais condições.

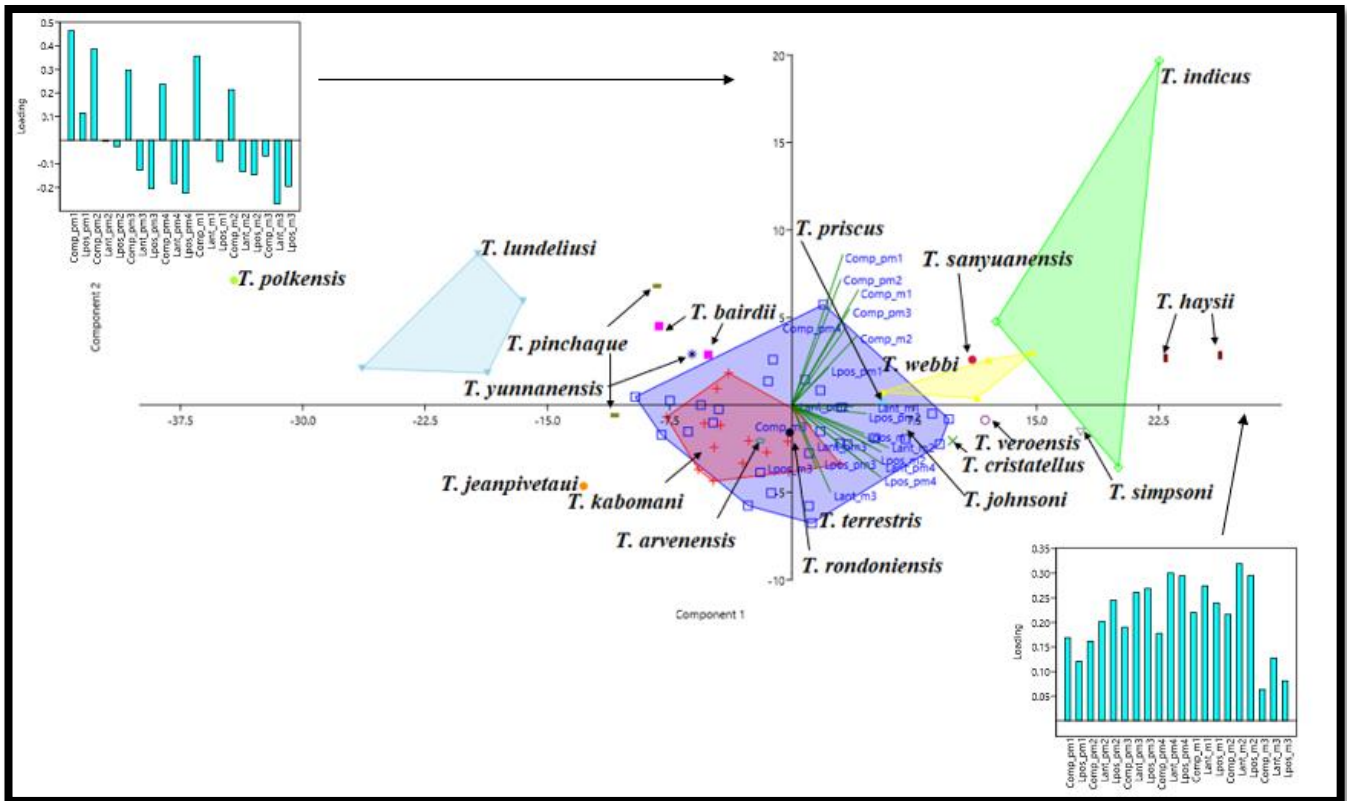


Figura 23: PCA das 20 medidas de distância tomadas para dentição superior completa, morfometria tradicional (n=70): Eixo 1 (representando tamanho) versus eixo 2 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (cruzes vermelhas), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (ponto roxo), *T. sanyuanensis* (círculo vermelho), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (ponto azul-escuro), *T. webbii* (pontos amarelos), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-claro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro), *T. arvensis* (ponto azul-petróleo), *T. johnsoni* (triângulo cinza-escuro), *T. jeanpivetaui* (ponto laranja) e *T. polkensis* (ponto verde-fluorescente).

O gráfico da Figura 24, onde apenas a forma da dentição superior é levada em consideração, apresenta um certo grau de sobreposição entre as espécies estudadas, mas ainda assim com um certo grau de diagnose para algumas espécies como um dos *T. indicus*, *T. pinchaque* e *T. bairdii* amostrados, além de *T. veroensis*, *T. polkensis* e *T. yunnanensis*, que não se sobrepueram a nenhum outro espécime de outra espécie. Portanto, a forma da dentição superior parece ser mais diagnóstica que a inferior, para os dados obtidos.

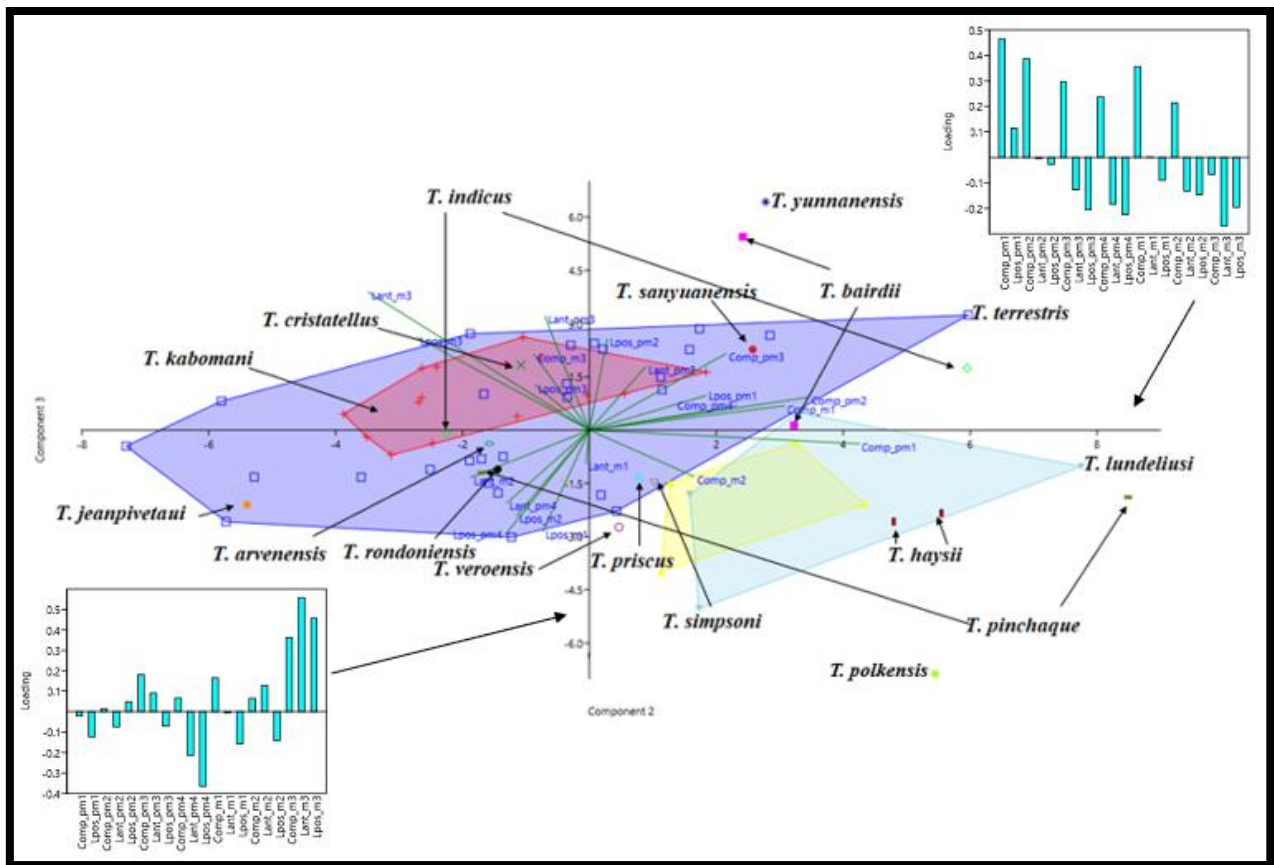


Figura 24: PCA das 20 medidas de distância tomadas para dentição superior completa, morfometria tradicional (n=70): Eixo 2 (predominantemente representando forma) versus eixo 3 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (cruzes vermelhas), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (ponto roxo), *T. sanyuanensis* (círculo vermelho), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (ponto azul-escuro), *T. webbi* (pontos amarelos), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-claro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro), *T. arvensis* (ponto azul-petróleo), *T. johnsoni* (triângulo cinza-escuro), *T. jeanpivetaui* (ponto laranja) e *T. polkensis* (ponto verde-fluorescente).

2.4 Pré-molares de indivíduos com pelo menos um pré-molar permanente

Os eixos 1, 2 e 3 explicam 74% da variação total entre este bloco de dados, e como o tópico anterior, os *loadings* referentes aos eixos indicam que não há uma medida dentária que influencie mais na separação das espécies, mas sim várias delas. A disposição das espécies nos gráficos deste bloco de dados possui padrão similar aos gráficos que também comparam PCs 1 e 2 e PCs 2 e 3 de dentição completa de dentes superiores (Figura 23), e por isso não serão comentados, estando incluídos na sessão “Material Suplementar” deste capítulo (Figuras 30 e 31).

2.5 Molares

Os PCAs variam entre si seguindo padrão similar àqueles dos pré-molares superiores, formados pelos eixos 1 e 2 e 3 que explicam 71% da variação total entre as espécies. Os gráficos combinando eixos 1 e 2 (Figura 32) e eixos 2 e 3 (Figura 33) seguem

na sessão “Material Suplementar” deste capítulo. Não há caracteres dentários influenciando claramente o padrão gráfico observado.

CONCLUSÕES

Nas análises incluindo dentição completa, como mostrado em trabalhos anteriores (Perini et al. 2011) e confirmado neste trabalho, conclui-se que tamanho é a variável mais diagnóstica para os dentes de tapires, e que o tamanho dos dentes parece acompanhar o porte desses animais – com a exceção de *T. bairdii*, cujo tamanho dos dentes não acompanha proporcionalmente o tamanho do crânio como ocorre em *T. indicus* (os dentes da primeira espécie são relativamente pequenos quando comparados ao crânio do animal). Com relação à forma dos dentes, os dados gerados por este trabalho confirmam sua uniformidade dentro do gênero *Tapirus* (Colbert & Schoch 1998; Perini et al. 2011), contudo, a forma dos dentes superiores parece ser mais diagnóstica para as espécies estudadas que a forma dos dentes inferiores, o que já era esperado visto que visualmente os dentes superiores apresentam forma mais variável entre si (e entre as espécies) que os dentes inferiores. Esta situação é problemática, visto que como discutido na Introdução desta dissertação, a forma de dentes inferiores (apenas) já foi utilizada para descrever novas espécies de tapir (Tong 2005; Holanda & Cozzuol 2006; Holanda & Ferrero 2012). Os dados morfométricos gerados neste trabalho indicam a importância de se voltar o foco do estudo da evolução da morfologia dentária dos tapires para dentes superiores, sempre que estes estiverem disponíveis.

Ainda na perspectiva de se incluir o tamanho como variável mais diagnóstica para os dentes dos tapires estudados, com relação aos dados morfométricos tomados isoladamente (pré-molares apenas e molares apenas) para dentes inferiores, os molares são mais diagnósticos que os pré-molares. Neste mesmo panorama, para dentes superiores os pré-molares superiores parecem ser um pouco mais diagnósticos que os molares, com maior grau de separação entre as espécies estudadas. Já nos gráficos relacionados à forma da dentição superior os molares mostraram menor grau de superposição entre as espécies analisadas, o que indica que a forma dos molares superiores varia mais entre as espécies de tapir analisadas que a forma dos pré-molares superiores.

Acredita-se que *T. indicus* não seja uma boa dispersora de sementes, provavelmente devido ao tamanho de sua dentição e consequentemente da superfície oclusal disponível para quebrar sementes (Brooks et al. 1997). O trabalho morfométrico aqui realizado gerou importantes informações a respeito dos dentes destes animais, principalmente no que diz respeito à morfometria da dentição superior dos tapires asiáticos, informação indisponível até então. Como estes animais aparecem claramente separados das outras espécies quando a variável tamanho é levada em consideração, conclui-se que de fato esta espécie possui a maior dentição (inferior e superior) dentre os tapires viventes. Maiores estudos acerca das consequências ecológicas, morfo-funcionais e evolutivas deste fato são necessários.

Os indicativos de que o tamanho da dentição de *T. bairdii* não é proporcional ao tamanho do crânio desses animais através dos dados morfométricos de dentição superior gerados neste trabalho e dos dados de dentição inferior de trabalhos anteriores (Perini et al. 2011) também gera informações importantes acerca da espécie e cria abertura para discussões em torno da evolução desta linhagem, e de que pressões evolutivas teriam favorecido a permanência e seleção de dentes proporcionalmente

pequenos em uma espécie de grande porte. Como no caso de *T. indicus*, são necessários trabalhos futuros em relação aos dados aqui gerados com relação à dentição de *T. bairdii*, e se a dentição de pequenas proporções para esta espécie seria ou não um indicativo da realização de dispersão de sementes por ela.

É importante ressaltar que, conforme discutido no Capítulo 2 desta dissertação, a real posição filogenética de algumas espécies extintas de tapires asiáticos e europeus deve ser revisada (Holanda & Cozzuol 2006, Perini et al. 2011). Algumas destas espécies aparecem amplamente distanciadas dos demais tapires nos gráficos de PCA resultantes das análises de Morfometria Tradicional dentária, e não se sabe se isto se deve a uma grande variação dentária existente dentro do gênero *Tapirus* ou se as diferenças ocorrem devido ao fato de estes tapires abrigarem tantas características primitivas que talvez não sejam tapires, mas sim tapirídeos. Considerando que a literatura mostra que tapires não apresentam diferenças crânio-dentárias tão notáveis quando comparados a outros gêneros de mamíferos (Guérin & Eisenmann 1994), e com a exceção da retração do nasal muito pouco mudou no crânio dos tapirídeos no curso da evolução (Radinsky 1965), é muito provável que as espécies que se dispõem tão distantes morfometricamente dos tapires modernos não sejam tapires. A filogenia da família Tapiridae precisa ser revista para que então maiores conclusões acerca da evolução do tamanho e da forma do crânio e dos dentes desses animais possam ser tomadas.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Gráficos

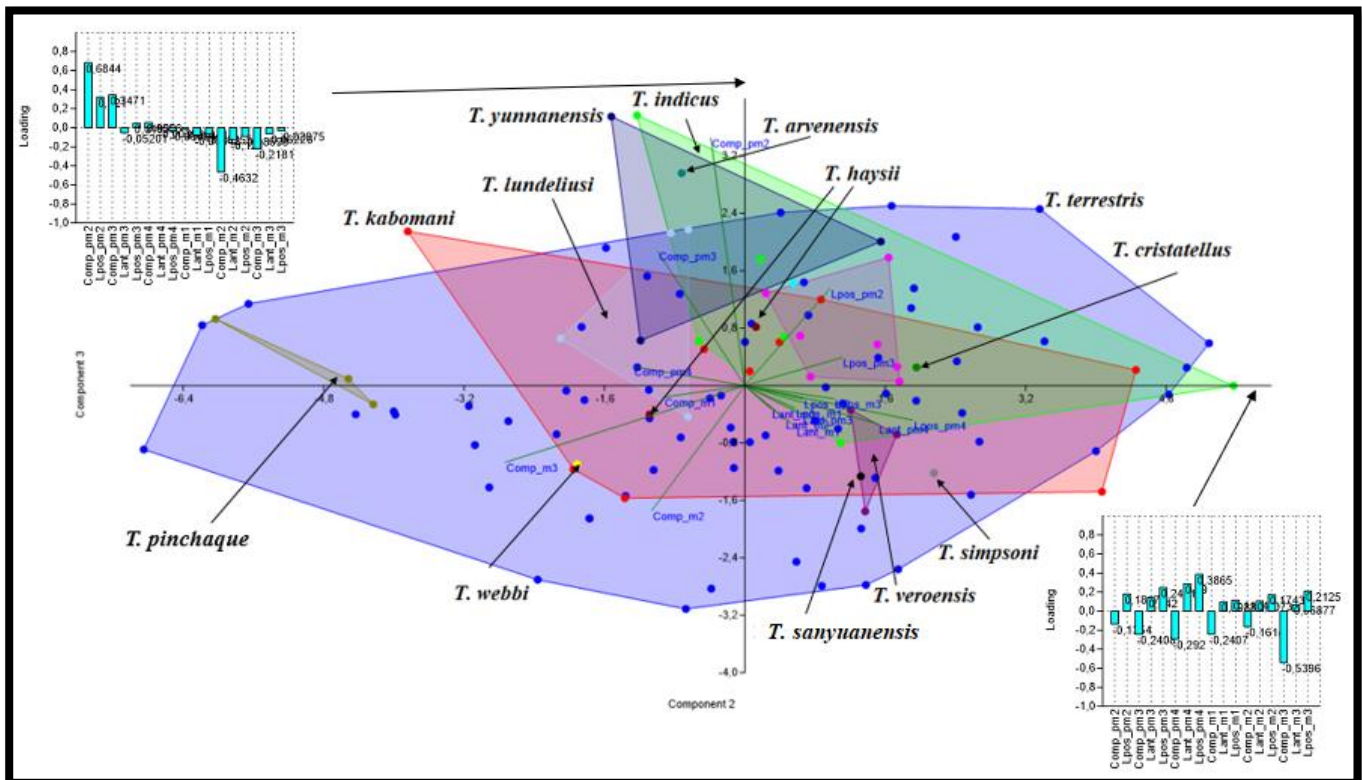


Figura 25: PCA das 17 medidas de distância tomadas para dentição inferior completa (n=113), morfometria tradicional: Eixo 2 (predominantemente representando forma) versus eixo 3 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos

dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (pontos roxos), *T. sanyuanensis* (ponto preto), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (pontos azul-escuro), *T. webbi* (ponto amarelo), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-escuro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro) e *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo).

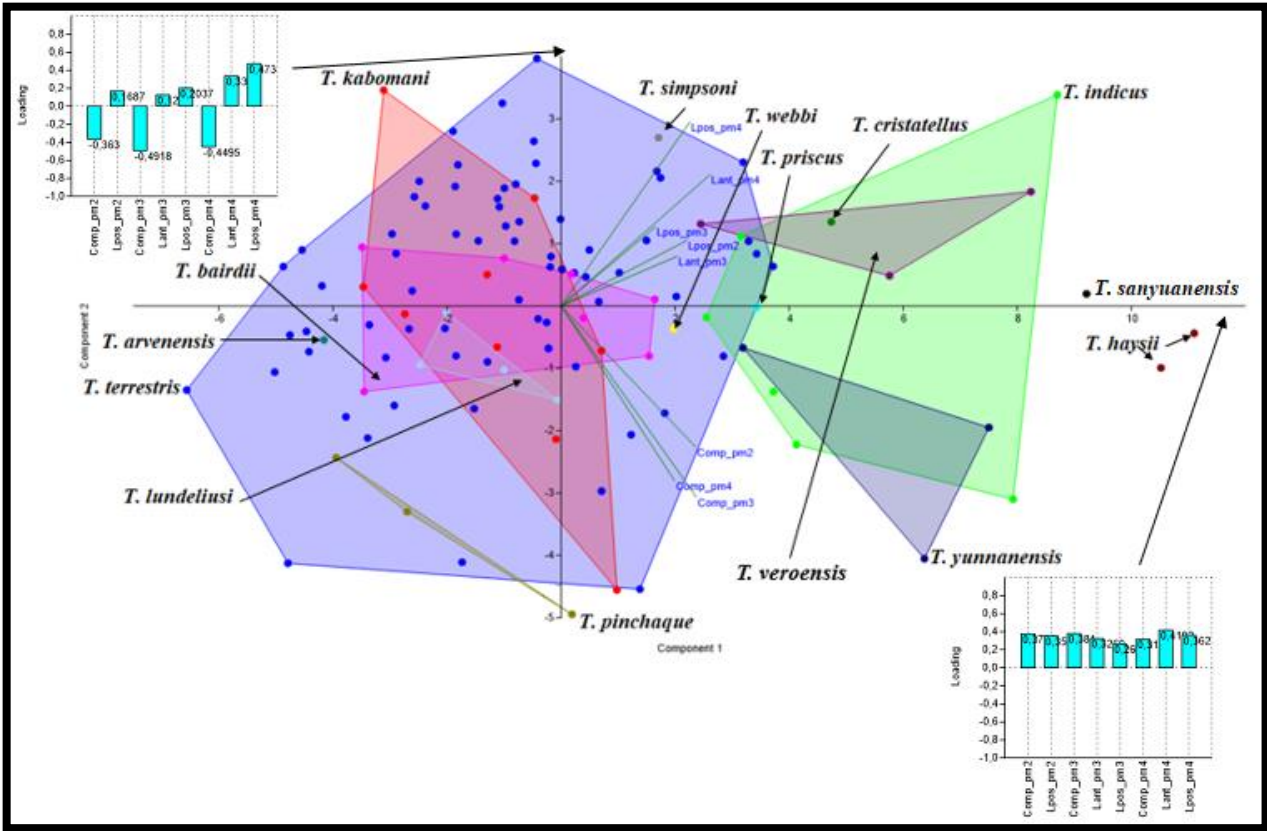


Figura 26: PCA das 8 medidas de distância tomadas para análise de dados de dentição de pré-molares inferiores, morfometria tradicional (n=113): Eixo 1 (representando tamanho) versus eixo 2 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (pontos roxos), *T. sanyuanensis* (ponto preto), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (pontos azul-escuro), *T. webbi* (ponto amarelo), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-escuro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro) e *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo).

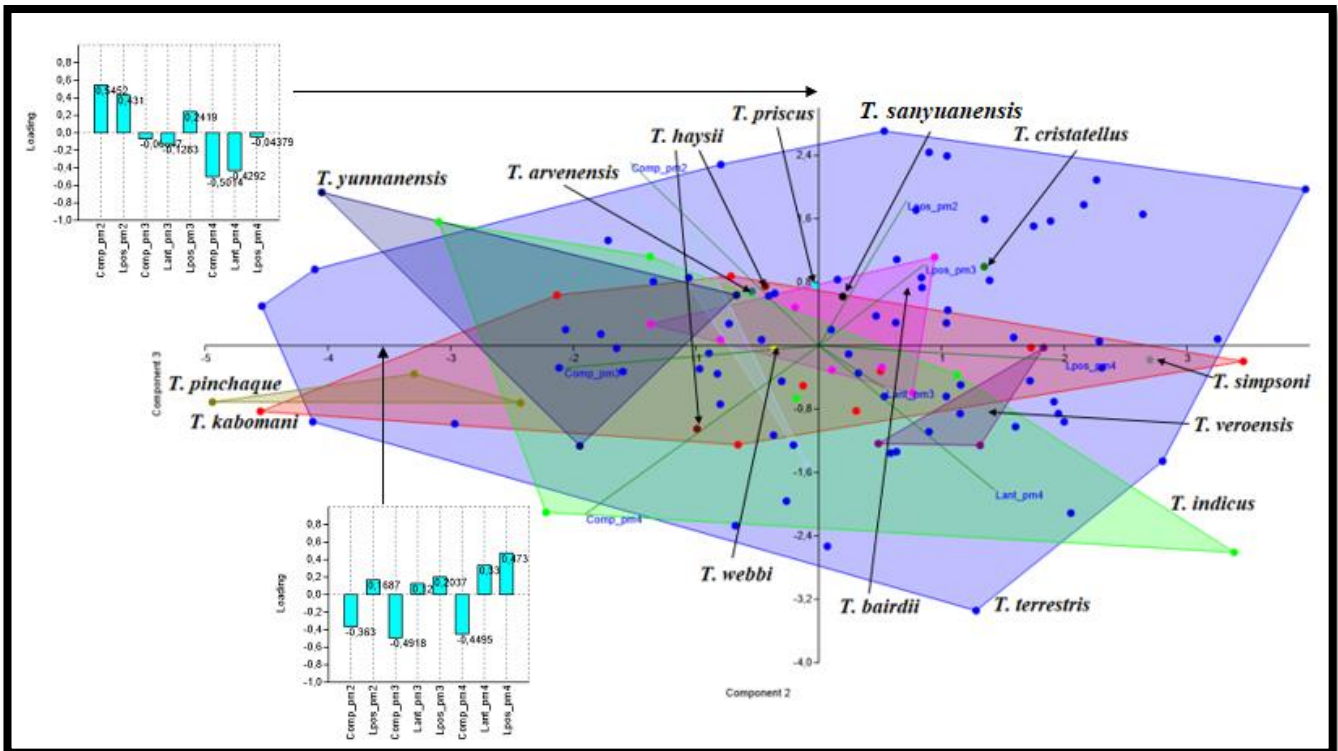


Figura 27: PCA das 8 medidas de distância tomadas para análise de dados de dentição de pré-molares inferiores, morfometria tradicional (n=113): Eixo 2 (representando tamanho) versus eixo 3 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (pontos roxos), *T. sanyuanensis* (ponto preto), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (pontos azul-escuro), *T. webbii* (ponto amarelo), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-escuro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro) e *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo).

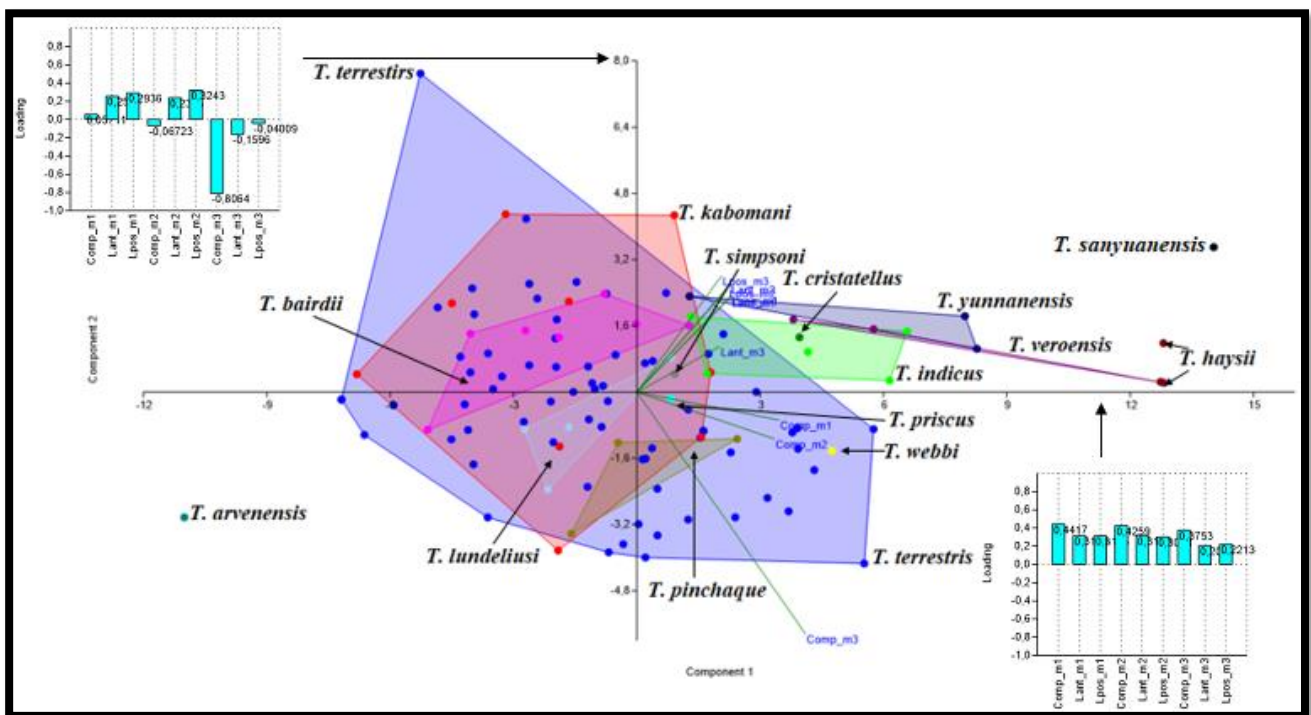


Figura 28: PCA das 9 medidas de distância tomadas para análise de dados de dentição de molares inferiores, morfometria tradicional (n=112): Eixo 1 (representando tamanho) versus eixo 2 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (pontos roxos), *T. sanyuanensis* (ponto preto), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (pontos azul-escuro), *T. webbi* (ponto amarelo), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-escuro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro) e *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo).

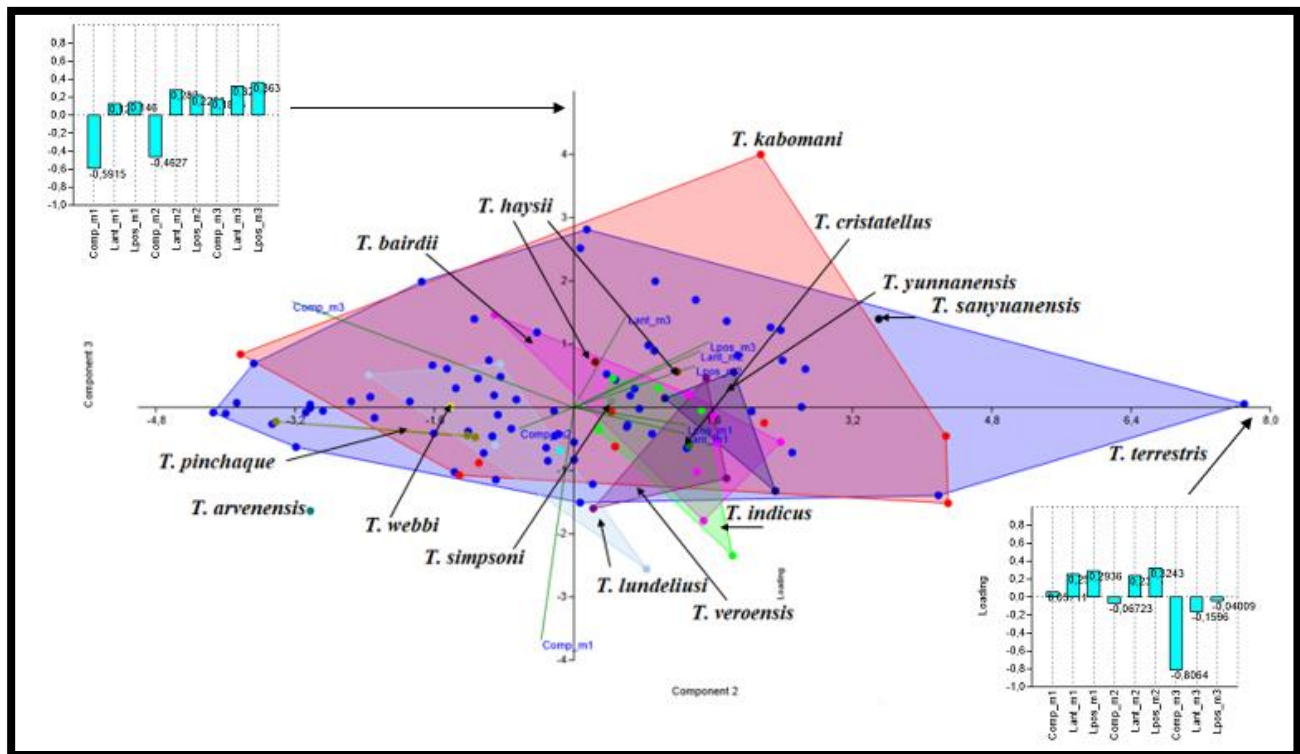


Figura 29: PCA das 9 medidas de distância tomadas para análise de dados de dentição de molares inferiores, morfometria tradicional (n=112): Eixo 2 (predominantemente representando forma) versus eixo 3 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (pontos vermelhos), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (pontos roxos), *T. sanyuanensis* (ponto preto), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (pontos azul-escuro), *T. webbi* (ponto amarelo), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-escuro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro) e *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo).

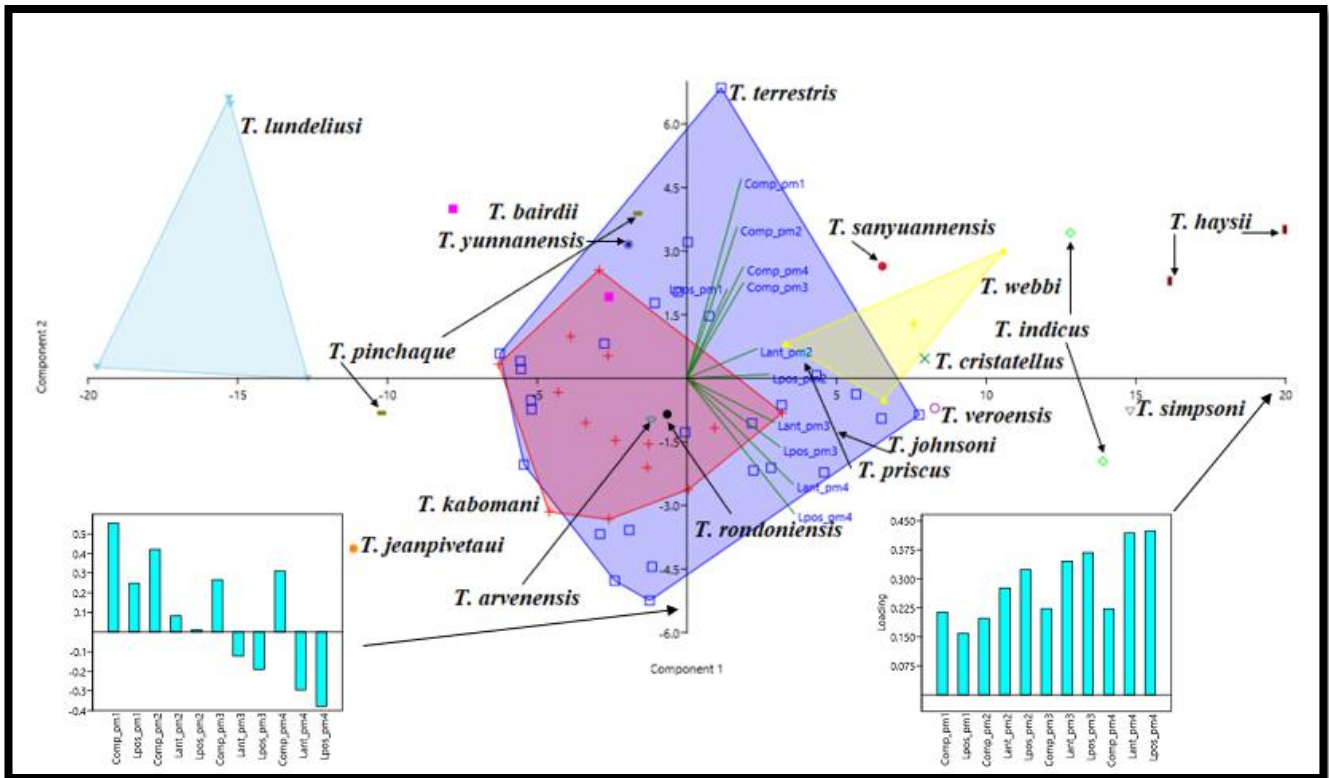


Figura 30: PCA das 11 medidas de distância tomadas para pré-molares superiores, morfometria tradicional (n=71): Eixo 1 (representando tamanho) versus eixo 2 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (cruzes vermelhas), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (ponto roxo), *T. sanyuanensis* (círculo vermelho), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (ponto azul-escuro), *T. webbi* (pontos amarelos), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-claro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro), *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo), *T. johnsoni* (triângulo cinza-escuro), *T. jeanpivetaui* (ponto laranja) e *T. polkensis* (ponto verde-fluorescente).

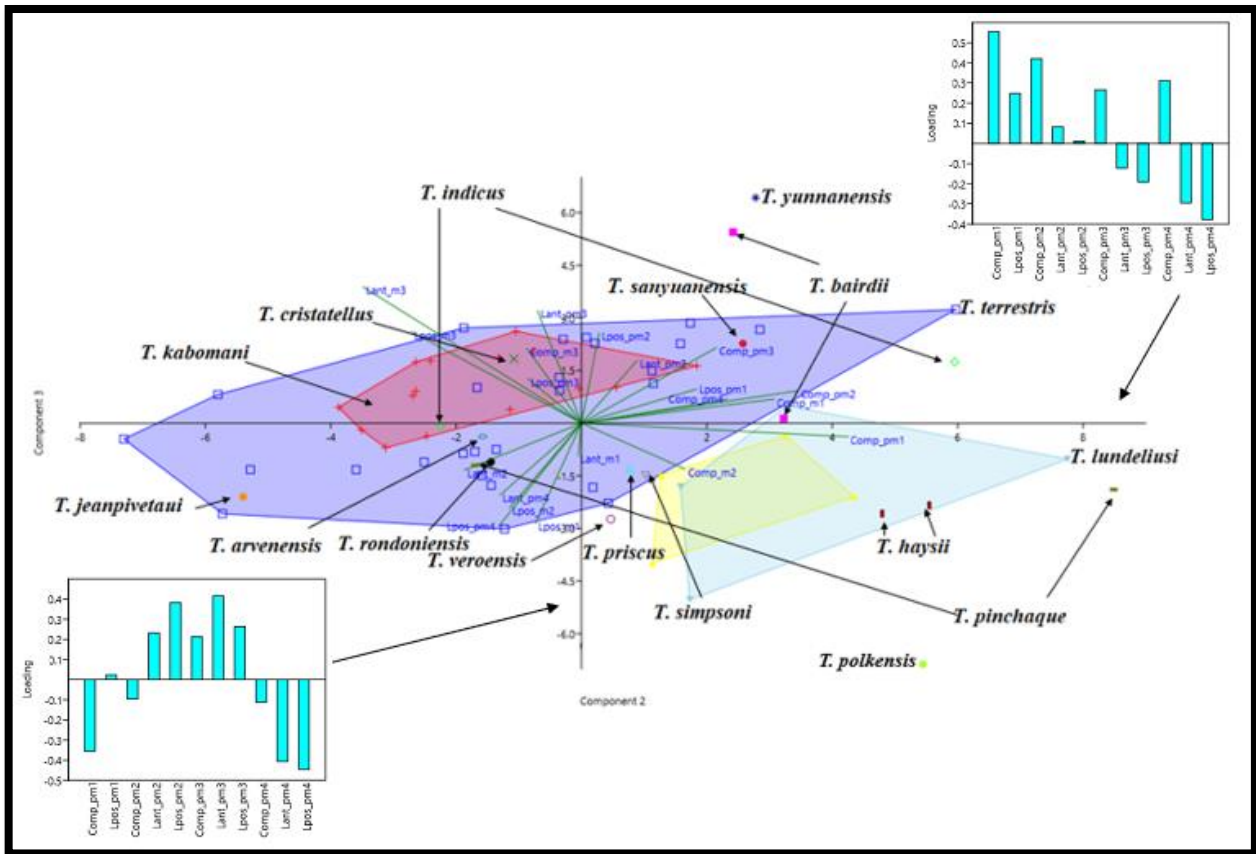


Figura 31: PCA das 11 medidas de distância tomadas para pré-molares superiores, morfometria tradicional (n=71): Eixo 2 (predominantemente representando forma) versus eixo 3 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (cruzes vermelhas), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (ponto roxo), *T. sanyuanensis* (círculo vermelho), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (ponto azul-escuro), *T. webbi* (pontos amarelos), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-claro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro), *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo), *T. johnsoni* (triângulo cinza-escuro), *T. jeanpivetaui* (ponto laranja) e *T. polkensis* (ponto verde-fluorescente).

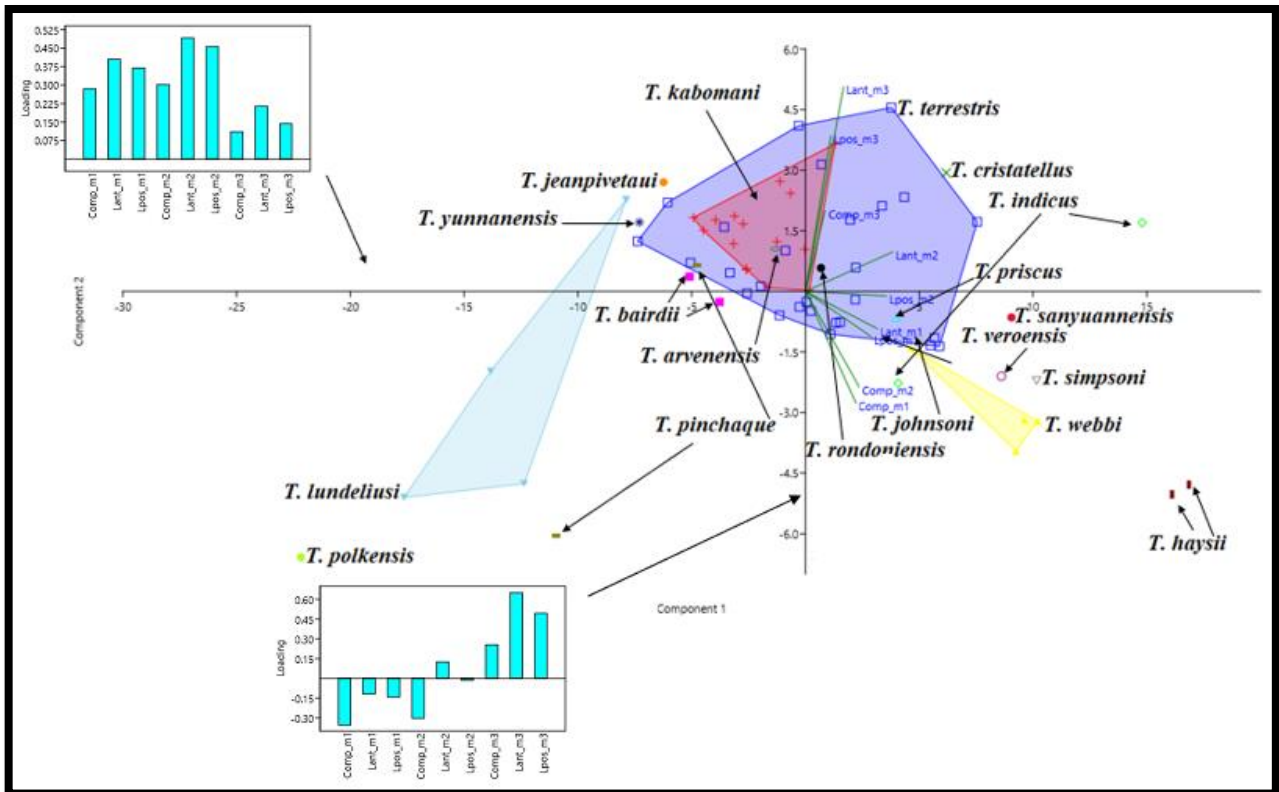


Figura 32: PCA das 9 medidas de distância tomadas para molares superiores, morfometria tradicional (n=70): Eixo 1 (representando tamanho) versus eixo 2 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (cruzes vermelhas), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (ponto roxo), *T. sanyuanensis* (círculo vermelho), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (ponto azul-escuro), *T. webbi* (pontos amarelos), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-claro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro), *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo), *T. johnsoni* (triângulo cinza-escuro), *T. jeanpivetaui* (ponto laranja) e *T. polkensis* (ponto verde-fluorescente).

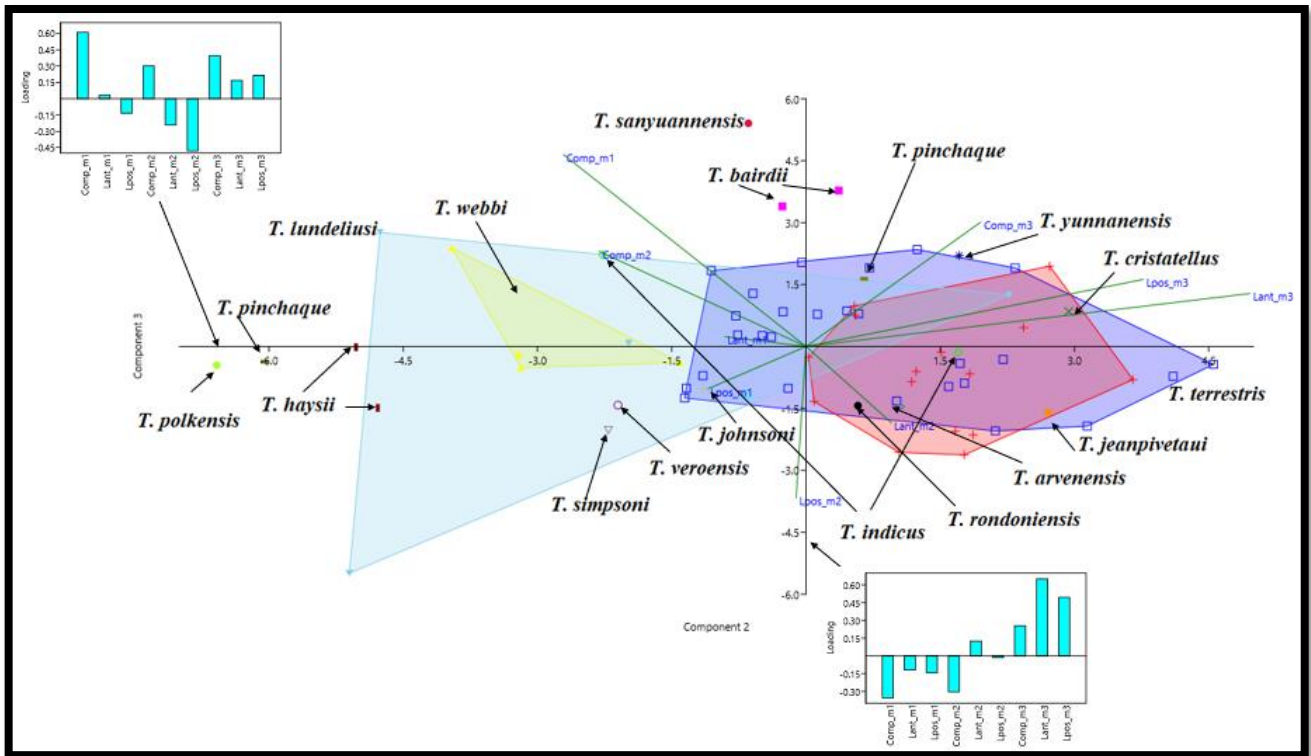


Figura 33: PCA das 9 medidas de distância tomadas para molares superiores, morfometria tradicional (n=70): Eixo 2 (predominantemente representando forma) versus eixo 3 (predominantemente representando forma). Esta matriz de PCA inclui todas as espécies viventes de tapir: *T. terrestris* (pontos azuis), *T. kabomani* (cruzes vermelhas), *T. pinchaque* (pontos dourados), *T. bairdii* (pontos rosas) e *T. indicus* (pontos verdes), e as seguintes espécies extintas: *T. cristatellus* (ponto verde-escuro), *T. veroensis* (ponto roxo), *T. sanyuanensis* (círculo vermelho), *T. haysii* (pontos vermelho-escuro), *T. yunnanensis* (ponto azul-escuro), *T. webbi* (pontos amarelos), *T. priscus* (ponto azul-piscina), *T. simpsoni* (ponto cinza-claro), *T. lundeliusi* (pontos azul-claro), *T. arvenensis* (ponto azul-petróleo), *T. johnsoni* (triângulo cinza-escuro), *T. jeanpivetaui* (ponto laranja) e *T. polkensis* (ponto verde-fluorescente).

Morfometria Tradicional Dentária

a) Dentes inferiores (n= 113)

Specimen	Species	Collection	Dental age	Locality	Data acquisition
Tonni_1992	<i>T. terrestris</i>	-	m3 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN57062	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN865	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Porto Esperidião, MT, Brazil	Perini et al. 2011
MN11976	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Jacaré, Rio 7 de setembro, MT, Brazil	Perini et al. 2011

MN32708	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Xavantina, Rio das Mortes, MT, Brazil	Perini et al. 2011
MN1605	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN1601	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN866	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN64572	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal, Barão de Melgaço, MT, Brazil	Perini et al. 2011
MN70698	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Parque Nacional Viruá, RR, Brazil	Perini et al. 2011
MN57067	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN57071	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN71598	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MZUSP_22421	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MZUSP_9714	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m2 erupted	Varjão do Guaratuba, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_3269	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	RS, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_20034	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da	m3 erupted	Boraceia, SP, Brazil	Perini et al. 2011

		Universidade de São Paulo			
MZUSP_3728	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Rio das Cinzas, PR, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_106	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	São Lourenço, RS, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_3266	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m2 erupted	Piracicaba, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_6575	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Barra do Mosquito, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_3268	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Rio Claro, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_5701	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Ilha Seca, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_3758	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Vanuire, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_31983	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m2 erupted	Estação Ecológica de Caetetus, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_9712	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m2 erupted	Marília, SP, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_6139	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Rio Verde, GO, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_7007	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Das Mortes River, MT, Brazil	Perini et al. 2011

MZUSP_7006	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m2 erupted	Das Mortes River, MT, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_22422	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MZUSP_3727	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Pardo River, MT, Brazil	Perini et al. 2011
MZUSP_10715	<i>T. terrestris</i>	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	m3 erupted	Trombetas River, PA, Brazil	Perini et al. 2011
AMNH_217150	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Cochabamba, Bolivia	Perini et al. 2011
AMNH_246974	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Chuquisaca, Bolivia	Perini et al. 2011
AMNH_394	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Chapada dos Guimaraes, MT, Brazil	Perini et al. 2011
AMNH_36663	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Porto do Campo, MT, Brazil	Perini et al. 2011
AMNH_95132	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Piquiatuba, Tapajos River, PA, Brazil	Perini et al. 2011
AMNH_95133	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Caxiricatuba, Tapajos River, PA, Brazil	Perini et al. 2011
AMNH_95755	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Tapajos River, Limontuba, PA, Brazil	Perini et al. 2011
AMNH_96131	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Xingu River, PA, Brazil	Perini et al. 2011
AMNH_120996	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Fazenda Alegre, Paraguai River, MS, Brazil	Perini et al. 2011

AMNH_14690	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Bonda, Cacagualito Plantation, Colombia	Perini et al. 2011
AMNH_142280	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Serrania de La Macarena, Colombia	Perini et al. 2011
AMNH_140493	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Guiana	Perini et al. 2011
AMNH_117646	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Bonda, Los Naranjos, Colombia	Perini et al. 2011
AMNH_71728	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Napo River, Curaray River mouth, Peru	Perini et al. 2011
AMNH_71729	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Napo River, Curaray River mouth, Peru	Perini et al. 2011
AMNH_71730	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Napo River, Curaray River mouth, Peru	Perini et al. 2011
AMNH_75328	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Sarayacu, Ucayali River, Peru	Perini et al. 2011
AMNH_76149	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Urubamba River mouth, Peru	Perini et al. 2011
AMNH_76452	<i>T. terrestris</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Sarayacu, Ucayali River, Peru	Perini et al. 2011
Manacá	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m2 erupted	SP, Brazil	Larissa Dumbá
MCN-MZ_95	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	m2 erupted	Zoológico de Belo Horizonte, MG, Brazil	Larissa Dumbá
MCN-MZ_92	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	m3 erupted	Zoológico de Belo Horizonte, MG, Brazil	Larissa Dumbá
MN79096	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá

MN69101	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN69114	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN64652	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal, MT, Brazil	Larissa Dumbá
MN57138	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN57071	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
MN64806	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Barão de Melgaço, MT, Brazil	Larissa Dumbá
MN64437	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal, MT, Brazil	Perini et al. 2011
MN83550	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN1605	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
M_017	<i>T. terrestris</i>	-	m3 erupted	-	Holanda and Cozzuol 2006
M_020	<i>T. terrestris</i>	-	m2 erupted	-	Holanda and Cozzuol 2006
M_068	<i>T. terrestris</i>	-	m2 erupted	-	Holanda and Cozzuol 2006
M_083	<i>T. terrestris</i>	-	m2 erupted	-	Holanda and Cozzuol 2006
CP_02	<i>T. terrestris</i>	-	m3 erupted	-	Holanda and Cozzuol 2006
Tt_simpson	<i>T. terrestris</i>	-	m3 erupted	-	Holanda and Ferrero 2012
UFMG4560	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais,	m3 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Larissa Dumbá

		Coleção de Mastozoologia			
Brasília_1	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m2 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3177	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m2 erupted	Porto Velho, RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG4583	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
Brasília_2	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	m3 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Larissa Dumbá
MN600	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN57069	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN1607	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN869	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
AMNH_80075	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Atlantida, Honduras	Perini et al. 2011
AMNH_206834	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Santo Domingo Zanatapec, Mexico	Perini et al. 2011
AMNH_208259	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Santo Domingo Zanatapec, Mexico	Perini et al. 2011
AMNH_29455	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	El Tuma, Nicaragua	Perini et al. 2011

AMNH_29526	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	El Tuma, Nicaragua	Perini et al. 2011
AMNH_35000	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	El Tuma, Nicaragua	Perini et al. 2011
AMNH_130104	<i>T. bairdii</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
AMNH_54960	<i>T. indicus</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Chaiing, Burma	Perini et al. 2011
MN57063	<i>T. indicus</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	m3 erupted	Asia	Larissa Dumbá
AMNH_80077	<i>T. indicus</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	India	Perini et al. 2011
AMNH_54657	<i>T. indicus</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Me Wung River, Thailand	Perini et al. 2011
AMNH_130108	<i>T. indicus</i>	American Museum of Natural History	m3 erupted	Asia	Perini et al. 2011
AMNH_149332	<i>T. pinchaque</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Paletara, Colombia	Perini et al. 2011
AMNH_70521	<i>T. pinchaque</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	Papallacta, Ecuador	Perini et al. 2011
AMNH_149424	<i>T. pinchaque</i>	American Museum of Natural History	m2 erupted	No locality data	Perini et al. 2011
T._lundeliusi2B_Hulbert_2010 / UF 221720	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	m2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
T._lundeliusi2C_Hulbert_2010/ UF 160715	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	m3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
T._lundeliusi2D_Hulbert_2010/ UF 207868	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	m3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
T._lundeliusi2E_Hulbert_2010/ UF 224680	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	m3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010

T._yunnanensis 2A1_Tong_2015/ ZT-2010-03-063	<i>T. yunnanensis</i>	Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology	m2 erupted	Gansu, China	Xue-Ping et al. 2015
T._yunnanensis B_Tong_2015/ ZT-2007-03-184	<i>T. yunnanensis</i>	Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology	m3 erupted	Gansu, China	Xue-Ping et al. 2015
T._yunnanensis D1_Tong_2015/ ZT-2007-01-294	<i>T. yunnanensis</i>	Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology	m3 erupted	Gansu, China	Xue-Ping et al. 2015
CM159	<i>T. veroensis</i>	-	m2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
OMNH59528	<i>T. veroensis</i>	-	m2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
Tveroensis	<i>T. veroensis</i>	-	m3 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
Thaysii(FLO)	<i>T. haysii</i>	-	m3 erupted	Florida, USA	Holanda and Cozzuol 2006
Thaysii(PK)	<i>T. haysii</i>	-	m3 erupted	Florida, USA	Holanda and Cozzuol 2006
MCL_23.333/1	<i>T. cristatellus</i>	-	m3 erupted	Poço Azul, BA, Brazil	Larissa Dumbá
UF26191	<i>T. webbi</i>	Florida Museum of Natural History	m3 erupted	No locality data	Hulbert 2005
Tarvenensis	<i>T. arvenensis</i>	-	m3 erupted	Europe	Rustioni and Mazza 2001
Tpriscus	<i>T. priscus</i>	-	m3 erupted	Europe	Holanda and Ferrero 2012
Tsimpsoni	<i>T. simpsoni</i>	-	m3 erupted	No locality data	Holanda and Ferrero 2012
TsanyuanensisHuang1991	<i>T. sanyuanensis</i>	-	m3 erupted	Asia	Huang 1991

b) Dentes superiores (n = 71)

Specimen	Species	Collection	Dental age	Locality	Data acquirement
UFMG4558	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais,	M3 erupted	Comodoro, MT, Brazil	Larissa Dumbá

		Coleção de Mastozoologia			
UFMG4559	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG4557	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Floresta do Jamari, RO, Brazil	Larissa Dumbá
MN79096	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN64572	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Larissa Dumbá
MN57138	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN57071	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN64437	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	Estância Ecológica SESC Pantanal (RPPN), Barão de Melgaço, MT, Brazil	Larissa Dumbá
MN1605	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
UFMG4588	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Parna Amazônia, Tapajós, PA, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG6028	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais,	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá

		Coleção de Mastozoologia			
UFMG4591	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
UFMG6027	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Parque Estadual Chandless, AC, Brazil	Larissa Dumbá
MCN-MZ_95	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	Zoológico de Belo Horizonte, MG, Brazil	Larissa Dumbá
MN1606	<i>T. terrestris</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
Manacá	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	SP, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG4197	<i>T. terrestris</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Larissa Dumbá
CP_01	<i>T. terrestris</i>	-	M3 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
CP_02	<i>T. terrestris</i>	-	M3 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
M_017	<i>T. terrestris</i>	-	M3 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
M_020	<i>T. terrestris</i>	-	M2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
M_068	<i>T. terrestris</i>	-	M2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
M_083	<i>T. terrestris</i>	-	M2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
MCN_M1315	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006

MCN_M2532	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
MCN_M2750	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
MCN_M2848	<i>T. terrestris</i>	Museu de Ciências Naturais PUC Minas	M2 erupted	No locality data	Holanda and Cozzuol 2006
Brasília1	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3176	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Rio Madeira, RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3182	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG4561	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Reserva Karitiana, RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG4547	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Reserva Karitiana, RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3178	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Reserva Karitiana, RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3183	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Lábrea, AM, Brazil	Larissa Dumbá

UFMG3181	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Reserva Karitiana, RO, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG3177	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	AM, Brazil	Larissa Dumbá
UFMG4543	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M2 erupted	Reserva Karitiana, RO, Brazil	Larissa Dumbá
MN57069	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN1700	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	GO, Brazil	Larissa Dumbá
MN1607	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
MN869	<i>T. kabomani</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M3 erupted	No locality data	Larissa Dumbá
Brasília2	<i>T. kabomani</i>	Universidade Federal de Minas Gerais, Coleção de Mastozoologia	M3 erupted	Brasília, Distrito Federal, GO, Brazil	Larissa Dumbá
P1070255 UF/CC110	<i>T. pinchaque</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	No locality data	No reference information
TpinchaqueEcuador	<i>T. pinchaque</i>	Museo Nacional da Escola Politécnica de Quito, Ecuador	M3 erupted	No locality data	Armando X. Castellanos - Copyright 2015
1451	<i>T. bairdii</i>	Coleção de Mastozoologia do Museo de La Plata	M1 erupted	No locality data	Dr. Mario Alberto Cozzuol
AMNH 80076	<i>T. bairdii</i>	American Museum of	M2 erupted	No locality data	DigiMorph*

		Natural History			
Ti_29926	<i>T. indicus</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M2 erupted	Asia	Dr. Mario Alberto Cozzuol
MN57063	<i>T. indicus</i>	Museu Nacional do Rio de Janeiro	M2 erupted	Asia	Larissa Dumbá
Ti_30351[j]	<i>T. indicus</i>	Museo Argentino de Ciencias Naturales	M3 erupted	Asia	Dr. Mario Alberto Cozzuol
F:AM37403	<i>T. webbi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2005
UF26179	<i>T. webbi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2005
UF11007	<i>T. webbi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2005
UF11005	<i>T. webbi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2005
lund2 / UF 221720	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M2 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
lund3/ UF 160715	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
lund4/ UF 207868	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010
lund5_ventral/ UF 224680	<i>T. lundeliusi</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	Florida, USA	Hulbert 2010

Thaysii(PK)	<i>T. haysii</i>	-	M3 erupted	Florida, USA	Holanda and Ferrero 2012
Thaysii(FLO)	<i>T. haysii</i>	-	M3 erupted	Florida, USA	Holanda and Ferrero 2012
Tveroensis	<i>T. veroensis</i>	-	M3 erupted	No locality data	Holanda and Ferrero 2012
MCL_23.333/ 1	<i>T. cristatellus</i>	-	M3 erupted	Poço Azul, BA, Brazil	Larissa Dumbá
T._yunnanensi s_Tong_2015/ ZT-2013-05- 001	<i>T. yunnanensis</i>	Yunnan Institute of Cultural Relics and Archaeology	M2 erupted	Shuitangba , China	Xue-Ping et al. 2015
Tarvenensis	<i>T. arvenensis</i>	-	M3 erupted	Europe	Holanda and Ferrero 2012
Tpriscus	<i>T. priscus</i>	-	M3 erupted	Europe	Holanda and Ferrero 2012
T.simpsoni	<i>T. simpsoni</i>	-	M3 erupted	No locality data	Holanda and Ferrero 2012
T.johnsoni	<i>T. johnsoni</i>	-	M3 erupted	Nebraska, USA	Holanda and Ferrero 2012
Sanyuanensis/ V 12574. 03	<i>T. sanyuanensis</i>	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropo logy, Chinese Academy of Sciences	M3 erupted	Fanchang, Anhui, China	Huang et al. 1991
Tjeanpivetaui	<i>T. jeanpivetaui</i>	-	M2 erupted	Europe	Holanda and Ferrero 2012
UNIR-PLV- M009	<i>T. rondoniensis</i>	Coleção de Paleovertebrad os do Laboratório de Biologia Evolutiva e da Conservação, UNIR	M2 erupted	Madeira River, RO, Brazil	Holanda 2011
polkensis_F3.1 arge_ventral/ ETMNH 3719	<i>T. polkensis</i>	Florida Museum of Natural History	M3 erupted	Florida, USA	Hulbert et al. 2009

*http://digimorph.org/specimens/Tapirus_bairdii/>

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albright LB (1998) New genus of tapir (Mammalia: Tapiridae) from the Arikareean (earliest Miocene) of the Texas Coastal Plain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:200-217
- Ameghino CF (1902) Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del Valle de Tarija. *Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires* 3:225–261
- Ashley M, Norman JE, Stross L (1996) Phylogenetic analysis of the Perissodactylan family Tapiridae using mitochondrial cytochrome c oxidase (COII sequences). *Journal of Mammalian Evolution* 3(4): 315-326
- Azzaroli A, De Giuli C, Ficarelli G, Torre D (1986) Late Pliocene to Early Mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal event. IV Theriological Congress, Edmonton
- Bakalov P, Nikolov I (1962) Търснири Божаинци (Мамлифрес лефтиаири). Ser: Fossilite na Bolgaria (Lcs Fossiles de Bulgarie, vol X, Mammifdres tertiaires), Acad. Sciencs Bulgalic, Bulgary
- Boeuf O, (1991) *Tapirus jeanpiveteaui* nov. sp., nouvelle espèce de Tapiridae (Perissodactyla) du Pliocène de Charente (France). *Palaeontographica* 217:177–194
- Bookstein FL (1991) Morphometric tools for *landmark* data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge
- Brooks DM, Bodmer RE, Matola S (1997) *Tapirus*-Status Survey and Conservation Action Plan, IUCN, Cambridge
- Burnett GT (1830) Illustrations of the Quadrupeda, or quadrupeds, being the arrangement of the true four-footed beasts. *Quarterly Journal of Scientific Literary Arts* 26:336-353
- Cartelle C (1999) Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. The central Neotropics University of Chicago Press 3:27–46
- Cattoi N (1951) El “status” de *Tapirus dupuyi*. Museo Argentino de Ciencias Naturales Press, 4: 309-732
- Cattoi N (1957) Una especie extinguida de *Tapirus* (*T. rioplantensis* nov. sp.). *Ameghiniana* 1:15–21
- Cerdeño E, Ginsburg L (1988) Les Tapiridae (Perissodactyla, Mammalia) del’ Oligocène et du Miocène inférieur Européens. *Annales de Paléontologie* 74:71–96
- Cione AL, Gasparini GM, Soibelzon E, Soibelzon, LH, Tonni EP (2015) The Great American Biotic Interchange. A South American Perspective. Springer Bries Monographies in Earth System Sciences. Springer, Dordecht

- Colbert MW (1993) New species of tapiroids from the Eocene of San Diego County, California, and their implications to tapiroid phylogeny and evolution. M. S. thesis, San Diego State University, San Diego, California
- Colbert EH, Hooijer DA (1953) Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechuan, China. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 102:1–134
- Colbert MW, Schoch RM (1998) *Tapiroidea and other moropomorphs*. Cambridge University Press 1:569-582
- Colbert MW (2005) The facial skeleton of the early Oligocene Colodon (Perissodactyla, Tapiroidea). *Palaeontologia Electronica* 8(1):1-27
- Cope ED (1882) Contributions to the history of the Vertebrata of the lower Eocene of Wyoming and New Mexico, made during 1881. *Proceedings of the American Philosophical Society* 20(111):139-197
- Cozzuol MA, Clozato CL, Holanda EC, Rodrigues FHG, Nienow S, de Thoisy B, Redondo RAF, Santos FR (2013) A new species of tapir from the Amazon. *Journal of Mammalogy* 94:1331–1345
- Cozzuol MA, de Thoisy B, Fernandes-Ferreira H, Rodrigues FHG, Santos FR (2014) How much evidence is enough evidence for a new species? *Journal of Mammalogy* 95:899-905
- Croizet, Jobert (1828) Del Valdarno superiore con osservazioni sui tapiri pliocenici dell' Europa centro-occidentale. *Quaderni di Museo S. naturale di Livorno* 12:1-12
- Dashzeveg D, Hooker JJ (1997) New ceratomorph perissodactyls (Mammalia) from the Middle and Late Eocene of Mongolia: their implications for phylogeny and dating. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 120:105–138
- De Thoisy B, Silva AG, Ruiz-García M, Tapia A, Ramirez O, Arana M, Quse V, Paz-y-Miño C, Tobler M, Pedraza C, Lavergne A (2010) Population history, phylogeography, and conservation genetics of the last Neotropical mega-herbivore, the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *BMC Evolutionary Biology* 10:278
- Deng T (2006) Paleoecological comparison between late Miocene localities of China and Greece based on *Hipparion* faunas. *Geodiversitas* 28:499-516
- Deng T, He W, Chen, SQ (2008) A new species of late Miocene tapir (Perissodactyla, Tapiridae) from the Linxia Basin in Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica* 46(3):190–209.
- Desmarest AG (1819) *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquee aux art, principalement a l'agriculture et a l'economie rurale et domestique; par une societ' e de naturalists: Nouvelle edition, presque' entierement refondue et considerablement augmentee*. Deterville, Paris

Downer CC (1997) Status and Action Plan of the Mountain Tapir (*Tapirus pinchaque*). Tapirs-Status Survey and Conservation Action Plan, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK

Eberle JJ (2005) A new “tapir” from Ellesmere Island, Arctic Canada – Implications for northern high latitude palaeobiogeography and tapir palaeobiology. *Palaeobiogeography, palaeoclimatology, Palaeoecology* 227:311-322

Eisenberg JF, Groves CP, MacKinnon K (1990) Tapirs. Grzimek’s Encyclopedia of Mammals Vol. 4, McGraw-Hill Publishing Co, New York

Eisenberg JF (1997) Tapirs-Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN, Cambridge

Ferrero BS, Noriega JI (2005) Tapires del Pleistoceno de Entre Ríos (Perisodactyla:Tapiridae). *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*, Neuquen

Ferrero BS, Noriega JI (2007) A new upper Pleistocene tapir from Argentina: remarks on the phylogenetics and diversification of Neotropical Tapiridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:504–511

Fornel R, Cordeiro-Estrela P (2012) Morfometria Geométrica e a quantificação da forma nos organismos - Temas em Biologia: Edição Comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus Erechim. PPG-Ecologia, Erechim

Fradrich H, Thenius E (1972) Tapirs. Grzimek’s Animal Life Encyclopedia Vol. 13, London

Frick C (1921) Extinct vertebrate faunas of the badlands of Bautisto Creek and San Timoteo Canon. *University of California Publications* 12:277-424

Geraads D, Spassov N, Hristova L, Markov GN, Tzankov T (2011) Upper Miocene mammals from Strumyani, South-Western Bulgaria. *Geodiversitas* 33(3):451-484

Gibson ML (2011) Population Structure Based on Age-Class Distribution of *Tapirus polkensis* from the Gray Fossil Site Tennessee. *Electronic Theses and Dissertations*, paper 1267

Gill T (1865) *T. bairdii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Philadelphia* 17:183

Graham RW (2003) Pleistocene tapir from Hill Top Cave, Trigg County, Kentucky and a review of Plio-Pleistocene tapirs of North America and their paleoecology. *Indiana University Press, Bloomington*, 87–118

Grassé P (1955) Trait de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Mammifères. Masson, Paris 17(1):1089-1107

Grzimek B (1976) Mammiferi. Vita degli animali, Bramante 13:19-72

Guérin C, Eisenmann V (1994) Les tapirs (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur d'Europe occidentale. Geobios, 27(1):113-127

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4:1-9

Hammer Ø (2017) PAST Paleontological Statistics Version 3.15 Reference Manual. University of Oslo, Oslo

Hanson CB (1996) Stratigraphy and vertebrate faunas of the Bridgerian-Duchesnean Clarno Formation, north-central Oregon; in Prothero, DR and Emry, RJ, eds., The terrestrial Eocene-Oligocene transition in North-America: Cambridge, Cambridge University Press, 206-239

Hershkovitz P (1954) Mammals of northern Colombia. Proceedings of the United States National Museum 103:465–496

Hofmann A (1893) Die Fauna von Gtjriach, Abh. K.K.zeol. Reichsanstalt 15(6):I-87

Hoffstetter R (1986) High Andean mammalian faunas during the Plio–Pleistocene. Oxford University Press, 218–245

Hooijer DA (1947) On fossil and pre-historic remains of *Tapirus* from Java, Sumatra and China. Zoologische Mededelingen, 27:253–299

Holanda EC, Cozzuol MA (2006) New records of *Tapirus* from the late Pleistocene of southwestern Amazonia, Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia 9:93–200

Holanda EC (2007) Os Tapiridae (Mammalia, Perissodactyla) do Pleistoceno superior do Estado de Rondônia. M.S. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre

Holanda EC, Ferigolo J, Cartelle C (2007) Novas considerações sobre a espécie *Tapirus cristatellus* Winge (Mammalia, Perissodactyla), Pleistoceno superior, Estado da Bahia, Brasil. Ameghiniana Suplemento 44(4):1-23

Holanda EC, Ferigolo J, Ribeiro AM (2011) New *Tapirus* species (Mammalia: Perissodactyla: Tapiridae) from the upper Pleistocene of Amazonia, Brazil. Journal of Mammalogy 92:111– 120

Holanda EC, Ferrero B (2012) Reappraisal of the genus *Tapirus* (Perissodactyla, Tapiridae): systematics and phylogenetic affinities of the South American tapirs. Journal of Mammalian Evolution 20:33–44

- Holbrook LT (1998) The Phylogeny and Classification of Tapiromorph Perissodactyls (Mammalia). *Cladistics* 15:331–350
- Holbrook LT (2001) Comparative osteology of early Tertiary tapiromorphs (Mammalia, Perissodactyla). *Zoology J Linn Society* 132:1–54
- Hooker JJ (1984) A primitive ceratomorph (Perissodactyla, Mammalia) from the early Tertiary of Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society* 82:229–244
- Hooker JJ (1989) Character polarities in early perissodactyls and their significance for Hyracotherium and infraordinal relationships. Oxford University Press 79–101
- Hu CK, Qi T (1978) Gongwangling Pleistocene mammalian fauna of Lantian, Shaanxi. *Palaeont Sin, New Ser C.* 21:36–39
- Huang W, Fang Q (1991) Wushan Hominid site. Beijing: China Ocean Press
- Hulbert RCJR (1995) The giant tapir, *Tapirus haysii*, from Leisey Shell Pit 1A and other Florida Irvingtonian localities. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37:515–551.
- Hulbert RCJR (1999) Nine million years of *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla) from Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3):1-53
- Hulbert RCJR, MacFadden BJ, Waldrop JS (2001) Mammalia, Perissodactyls. University Press of Florida, Gainesville, 280-306
- Hulbert RCJR (2005) Late Miocene *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla) from Florida, with description of a new species, *Tapirus webbi*. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45:465–494
- Hulbert RCJR, Wallace SC, Klippel WE, Parmalee PW (2009) Cranial morphology and systematics of an extraordinary sample of the late Neogene dwarf tapir, *Tapirus polkensis* (Olsen). *Journal of Paleontology* 8:238–262
- Hulbert RCJR (2010) A new early pleistocene tapir (Mammalia: Perissodactyla) from Florida, with a review of blancan tapirs from the State. *Florida Museum of Natural History Bulletin* 49, 3:67-126
- Janis C (1984) Tapirs as Living Fossils. Division of Biology and Medicine, Brown University, Providence, RI02912
- Janzen DH (1981) Digestive Seed Predation by a Costa Rican Baird's Tapir. *Reproductive Botany* 59–63
- Kaup JJ (1833) Description d'Ossements Fossiles de Mammifères Inconnus Jusqu'à-Présent. *Chalicotherium Tapir Pocs Carnivores* 2:1-31

Kerber L, Oliveira EV (2008) Sobre a presença de *Tapirus* (Tapiridae, Perissodactyla) na Formação Touro Passo (Pleistoceno superior), oeste do Rio Grande do Sul. *Biodiversidade Pampeana* 6:9–14

Lawing AM and Polly PD (2010) Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology* 280:1-7

Leidy J (1859) Descriptions of vertebrate fossils. In 1858-1860, Post-Pleistocene fossils of South-Carolina ed. FS Holmes, 99–122

Linnaeus C (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus differentiis, synonymis, locis*. Tenth Edition, Laurentii Salvii, Stockholm

Lundelius EL, Slaughter BH (1976) Notes on American Pleistocene tapir in CS Churcher (ed.), *Athlon: Essays in Paleobiology in Honour of Loris Shano Russell*. Royal Ontario Museum, Toronto, 226–243

MacLeod N, Forey PL (2001) *Morphology, shape, and phylogeny*. Taylor & Francis, London

Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE (1996) *Advances in morphometrics*. Plenum, New York

Marsh OC (1894) A new Miocene tapir. *American Journal of Science* 3(48):1-348

Matthew WD, Granger W (1923) New fossil mammals from the Pliocene of Szechuan, China. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48:563-598

Matthew WD, Granger W (1925) The smaller perissodactyls of the Irдин Manha formation, Eocene of Mongolia. *American Museum Novitates* 199:1–9

MacFadden BJ, Hulbert RCJR. (1990) Body size estimates and size distribution of ungulate mammals from the late Miocene Love Bone Bed of Florida. In: JD Damuth, BJ MacFadden (Eds.) *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press 337-363

McKenna MC, Bell SK (1997) *Classification of Mammals – Above the Species Level*. Columbia University Press, New York

Monroe JS (1985) Basic Created Kinds and the Fossil Record of Perissodactyls. *Creation Evolution Journal* 5(2)4:30

Monteiro L, dos Reis SF (1999) *Princípios de morfometria geométrica*. Holos Editora, Ribeirão Preto

- Moraes DA (2003) A morfometria geométrica e a “revolução na morfometria”: localizando e visualizando mudanças nas formas dos organismos. *Bioetím*, Ano III(3), São Paulo
- Mullin SK, Taylor PJ (2002) The effects of parallax on geometric morphometric data. *Computers in Biology and Medicine* 32:455-464
- Nabel PE, Cione A, Tonni EP (2000) Environmental changes in the Pampean area of Argentina at the Matuyama-Brunhes (C1reC1n) Chron boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 162:403–412
- Naranjo E (1995) Hábitos de alimentación del tapir (*Tapirus bairdii*) en un Bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 4:32–7
- Norman JE, Ashley MV (2000) Phylogenetics of Perissodactyla and tests of the molecular clock. *Journal of Molecular Evolution* 50:1–21
- Nowak RM (1997) Walker’s mammals of the world. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- O’Dea A, Lessios HA, Coates AG, Eytan RI, Restrepo-Moreno SA, Cione AL, Stallard RF, Collins LS, de Queiroz A, Farris DW, Norris RD, Stallard RF, Woodburne MO, Aguilera O, Aubry MP, Berggren WA, Budd AF, Cozzuol MA, Coppard SE, Duque-Caro H, Finnegan S, Gasparini GM, Grossman EL, Johnson KG, Keigwin LD, Knowlton N, Leigh EG, Leonard-Pingel JS, Marko PB, Pyenson ND, Rachello-Dolmen PG, Soibelzon E, Soibelzon L, Todd JA, Vermeij GJ, Jackson JB (2016) Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2:e1600883
- O’Farrill G, Calmé S, Sengupta R., Gonzalez A (2012) Effective dispersal of large seeds by Baird’s tapir: a large-scale field experiment. *Journal of Tropical Ecology* 28:119–22
- Olsen SJ (1960) Age and faunal relationships of *Tapiravus* remains from Florida. *Journal of Paleontology* 34:164–167
- Olmos F (1997) Tapirs as seed dispersers and predators in: Tapirs—status survey and conservation action plan. IUCN Publications Services Unit, Cambridge
- Owen R (1870) On fossil remains of mammals found in China. *Journal of the Geological Society of London* 26, 417–434
- Padilla M, Dowler RC (1994) *Tapirus terrestris*. *Mammalian Species* 481:1-8
- Paula-Couto C (1979) Tratado de Paleomastozoologia. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro
- Paula-Couto C (1980) Fossil mammals of the Pleistocene of Jacupiranga State of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 52:135–142

- Padilla M, Dowler RC (1994) *Tapirus terrestris*. Mammalian Species 481:1-8
- Parmalee PW, Klippel WE, Meylan PA, Holman JA (2002) A late Miocene-early Pliocene population of *Trachemys* (Testudines: Emydidae) from East Tennessee. *Annals of the Carnegie Museum* 71(4):233-239
- Perini FA, Oliveira JA, Salles LO, Moraes CR, Neto PG, Guedes LFB, Oliveira M (2011) New fossil records of *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla) from Brazil, with a critical analysis of intra-generic diversity assessments based on lower molar size variability. *Geobios* 44:609–619
- Prothero DR (2009) Evolutionary Transitions in the Fossil Record of Terrestrial Hoofed Mammals. *Evolution: Education and Outreach* 2:289–302
- Qiu ZX, Yan DF, Sun B (1991) A new genus of Tapiridae from Shanwang, Shandong. *Vertebrata Palasiatica* 29:119–135
- Radinsky LB (1963) The perissodactyl hallux. *American Museum Novitates* 2145:1-8
- Radinsky LB (1965a) Evolution of the tapiroid skeleton from *Heptodon* to *Tapirus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 134(3):69-106
- Radinsky LB (1965b) Early Tertiary Tapiroidea of Asia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 129:181–264
- Ray CE (1964) *Tapirus copei* in the Pleistocene of Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 27:59–66
- Ray CE, Sanders AE (1984) Pleistocene tapirs in the eastern United States. *Special Publication of Carnegie Museum of Natural History* 283–315
- Reshetov V (1979) Early Tertiary Tapiroidea of Mongolia and the USSR. *The Joint Soviet-Mongolian Expedition* 11:1–144
- Rincón AD, Parra GE, Prevosti FJ, Steadman MT, Alberdi DM (2007) A New Pleistocene vertebrate assemblage in a tapir pit from El Breal de Orocuál, Northeastern Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27:134-135
- Rincón AD, Parra GE, Prevosti FJ, Alberdi MT, Bell CJ (2009) A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene-Pleistocene el Breal de Orocuál locality, Monagas State, Venezuela. *Museum of Northern Arizona Bulletin* 65:593– 620
- Rohlf FJ, Slice D (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of *landmarks*. *Systematic Zoology* 39(1):40-59
- Rolim JL (1974) Paleontologia e estratigrafia do Pleistoceno continental do nordeste Brasileiro “Formação Cacimbas”. M.S. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre

Roulin X (1829) Memoire pour servir a l'histoire du Tapir; et description d'une espece nouvelle appartenant aux hautes regions de la Cordillere des Andes. Annales des sciences naturelles (1re Serie) 17:26-56

Rustioni M (1992) On Pliocene tapirs from France and Italy. Bollettino della Società Paleontologica Italiana 31(3):269-294

Rustioni M, Mazza P (2001) Taphonomic analysis of *Tapirus arvenensis* remains from the lower Valdarno (Tuscany, central Italy). Geobios 34(4):469-474

Schoch RM (1984) The type specimens of *Tapirus validus* and *Tapiravus rants* (Mammalia, Perissodactyla), with a review of the genus, and a new report of *Miotapirus* (*Miotapirus marslandensis* Schoch and Prins new species) from Nebraska. Postilla 195:1-11

Schoch RM (1989) A review of the tapiroids. In: Prothero, D., Schoch, R., eds. Oxford University Press 298–320

Scott WB (1941) The Mammalian Fauna of the White River Oligocene, Part V: Perissodactyla. Transactions of the American Philosophical Society 28:747–980

Schultz CB, Martin LD, Corner RG (1975) Middle and late Cenozoic tapirs from Nebraska. Bulletin of the University of Nebraska State Museum 10:1-21

Sedor FA, Born PA, Santos FMS (2004) Fósseis pleistocênicos de *Scelidodon* (Mylodontidae) e *Tapirus* (Tapiridae) em cavernas paranaenses (PR, sul do Brasil). Acta Biológica Paranaense 33:121–128

Sellards EH (1918.) The skull of a Pleistocene tapir including description of a new species and a note on the associated fauna and flora. Annual Report, Florida Geological Survey 10:57–70

Shi MZ, Guan J, Pan RQ (1981) Pliocene mammals collected from lignite in Zhaotung, Yunnan. Beijing Natural History Museum 11:1–15

Simpson GG (1945) Notes on Pleistocene and Recent tapirs. Bulletin of the American Museum of Natural History 86(2):33–82

Sinclair WJ (1901) The discovery of a new fossil tapir in Oregon. Journal of Geology 9:702-707

Skinner MF, Johnson FW (1984) Tertiary stratigraphy and the Frick Collection of fossil vertebrates from north-central Nebraska. Bulletin of the American Museum of Natural History 178(3):215-368

Souza-Cunha, FLDE (1959) Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. Divisão Nacional de Produção Mineral/CGM, Rio de Janeiro

Spassov N, Ginsburg L (1999) *Tapirus balkanicus* nov. sp., nouveau tapir (Perissodactyla, Mammalia) du Turolien de Bulgarie. *Annales de Paleontologie* 85:265–276

Springer MS, Robert W, Meredith, Jan EJ, William JM (2011) The historical biogeography of Mammalia. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 366:2478–2502.

Teilhard CP, Young CC (1936) On the Mammalian remains from the Archaeological Site of Anyang. *Palaeontologia Sinica* 12:1–78

Tong HW, Xu F (2001). On the origin and evolution of Quaternary tapirs in China. *China Ocean Press*, 133–141

Tong HW, Liu J, Han L (2002) On fossil remains of early Pleistocene tapir (Perissodactyla, Mammalia) from Fanchang, Anhui. *Chinese Science Bulletin* 47:586–590

Tong HW (2004) Tapiridae. *Beijing Science Press* 233–251

Tong HW (2005) Dental characters of the Quaternary tapirs in China, their significance in classification and phylogenetic assessment. *Geobios* 38:139–150

Tonni EP (1992) *Tapirus* (Brisson, 1762) (Mammalia, Perissodactyla) en el Lujanense (Pleistoceno superior–Holoceno inferior) de la Provincia de Entre Rios, Republica Argentina. *Ameghiniana* 29:3–8

Ubilla M (1983) Sobre la presencia de tapires fosiles em el Uruguay (Mammalia, Perissodactyla, Tapiridae). *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias* 1:85–104

Ubilla M (1996) Paleozoología del Cuaternario Continental de la Cuenca norte del Uruguay: biogeografía, cronología y aspectos climático-ambientales. Programa de Desarrollo em Ciências Básicas, Universidad de la República, Uruguay, Tese de Doutorado

Ubilla M, Rinderknecht A (2006) Un nuevo registro de *Tapir* (Mammalia: Tapiridae) para el Pleistoceno del norte de Uruguay (Formación Sopas). *Jornadas Argentinas Paleontología de Vertebrados*, San Juan

Ubilla M., Rinderknecht A (2007) Fossil tapirs from Uruguay: a review. *Ameghiniana Suplemento* 44:1–42

Van der Made, SI (2006) A small tapir from the Turolian of Kreka (Bosnia) and a discussion on the biogeography and stratigraphy of the Neogene tapirs. *Neues Jahrb Geol Paläont Abh* 2:207–240

Voss RS, Helgen KM, Jansa SA (2014) Extraordinary claims require extraordinary evidence: a comment on Cozzuol et al. (2013). *Journal of Mammalogy* 95:893–898

Wall WP (1980) Cranial evidence for a proboscis in *Cadurcodon* and a review of snout structure in the family Amynodontidae (Perissodactyla, Rhinocerotidae). *Journal of Paleontology* 54(5):968–977

Wallace SC, Hulbert RCJR (2005) Morphology and systematics of the Hemphillian (Miocene) Gray Fossil Site tapir. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3):127A

Wallace SC, Nave J, Burdick K (2002) Preliminary report on the recently discovered Gray fossil site (Miocene), Washington Co., Tennessee: with comments on observed paleopathologies - the advantages of a large sample. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(3):117A

Wallace SC, Wang X (2004) Two new carnivores from an unusual late Tertiary forest biota in eastern North America. *Nature* 431:556-559

Webb SD, MacFadden BJ, Baskin JA (1981) Geology and paleontology of the Love Bone Bed from the late Miocene of Florida. *American Journal of Science* 281:513-544

Webster M, Sheets HD (2001) A Practical Introduction to *landmark*-based geometric Morphometrics. *Quantitative Methods in Paleobiology* 16:163-188

Williams KD (1984) The Central American tapir (*Tapirus bairdii*, Gill) in Northwestern Costa Rica. Ph.D. dissertation, Mich. State University

Winge H (1906) Jordfundne og nulevende Hoydyr (Ungulata) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien. *E. Mus. Lundii* 3:1-239

Witmer LM, Sampson SD, Solounias N (1999) The proboscis of tapirs (Mammalia: Perissodactyla): a case study in novel nasal anatomy. *Journal of Zoology* 249(3):249-267

Woodburne MO (2010) The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17:245–264

Yarnell KL (1980) Systematics of late Miocene Tapiridae (Mammalia, Perissodactyla) from Florida and Nebraska. M.S. thesis, University of Florida, Gainesville

Xue-Ping JI, Jablonski NG, Hao-Wen T, Su DF, Ebbestad JOR, Cheng-Wu L, Teng-Song Y (2015) *Tapirus yunnanensis* from Shuitangba, a terminal Miocene hominoid site in Zhaotong, Yunnan Province of China. *Vertebrata Palasiatica* 53:177-192

Zlatozar B (2017) Fossil record of Tapirs (*Tapirus* Brünnich, 1772) (Tapiridae Gray, 1821 - Perissodactyla Owen, 1848) in Bulgaria. *ZooNotes* 108:1-3

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL (2004) Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier, Amsterdam

Zdansky O (1930) Die alttertiären Säugetiere Chinas nebst stratigraphischen Bemerkungen. *Paleont. Sinica*, ser. 6:5-87