

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**HIPOPLASIA DE ESMALTE EM *TOXODON* OWEN, 1837 (MAMMALIA,  
NOTOUNGULATA) DO PLEISTOCENO DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL,  
BRASIL**

**PATRÍCIA RODRIGUES BRAUNN**

**ORIENTADOR: DR. JORGE FERIGOLO**

**PORTO ALEGRE  
2011**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**HIPOPLASIA DE ESMALTE EM *TOXODON* OWEN, 1837 (MAMMALIA,  
NOTOUNGULATA) DO PLEISTOCENO DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL,  
BRASIL**

**PATRÍCIA RODRIGUES BRAUNN**

**ORIENTADOR – Prof. Dr. Jorge Ferigolo**

**BANCA EXAMINADORA: Dra. Ana Maria Ribeiro**

**Dr. Néstor Fernando Abdala**

**Dr. Richard Harold Madden**

**Dissertação de Mestrado apresentada como  
requisito parcial para a obtenção do Título  
de Mestre em Geociências.**

**PORTO ALEGRE**

**2011**

### CIP - Catalogação na Publicação

Braunn, Patrícia Rodrigues

Hipoplasia de esmalte em *Toxodon* Owen, 1837  
(Mammalia, Notoungulata) do Pleistoceno do Estado do  
Rio Grande do Sul, Brasil / Patrícia Rodrigues  
Braunn. -- 2011.  
142 f.

Orientador: Jorge Ferigolo.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do  
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências,  
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto  
Alegre, BR-RS, 2011.

1. *Toxodon*. 2. Microestrutura do esmalte. 3.  
Hipoplasia de esmalte. 4. Paleopatologia. 5.  
Pleistoceno. I. Ferigolo, Jorge, orient. II. Título.

*Gracias quiero dar al divino  
laberinto de los efectos y las causas  
por la diversidad de las criaturas  
que forman este singular universo.*

*Jorge Luis Borges  
"Otro poema de los dones"*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente ao meu mestre, Dr. Jorge Ferigolo, pelo carinho, incentivo, conhecimentos compartilhados ao longo deste trabalho e, por sua imensa e generosa paciência.

Ao Dr. Marcelo Reguero, pela permissão de estudo dos espécimes do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Museu de Ciencias Naturales de La Plata.

À Dra. Maria Cláudia Malabarba, por sua paciente orientação durante a realização dos cortes dos espécimes para microscopia.

Ao Renato Pereira Lopes, pelo empréstimo de espécimes da Fundação Universidade Federal de Rio Grande utilizados neste estudo.

Ao Sr. Luiz Rota pela coleta de grande parte do material proveniente de Santa Vitória do Palmar.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul, por minha formação desde a graduação, e, aos professores do Curso de Pós-Graduação em Geociências, por seus importantes ensinamentos.

Aos funcionários do curso de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS, sempre prestativos e atenciosos.

Aos técnicos do Centro de Microscopia Eletrônica da UFRGS, em especial Karina, Leandro e Ronei.

À amiga Química Jéssica Gregory, da Universidade LASALLE, por sua grande ajuda com o “etching” e inúmeras sugestões pertinentes.

A todos os colegas do Setor de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, em especial à Vanessa Pitana, por sua amizade, valiosas sugestões e auxílio com referências bibliográficas.

À minha família, por todo o carinho, incentivo, devo imensa gratidão.

Ao MCN/FZBRS, pela permissão e facilidades de estudo durante a realização deste trabalho.

Ao CNPQ, pela bolsa de Mestrado concedida.

## RESUMO

A Paleopatologia estuda os sinais de doenças em populações já extintas, entre elas os indicadores de estresse tais como a hipoplasia de esmalte (HE), caracterizada por reduções na espessura do esmalte sobre a superfície dentária, na forma de orifícios, sulcos ou ausência completa de esmalte sobre uma considerável área. Estes defeitos resultam de uma interrupção da atividade dos ameloblastos durante o processo de formação do esmalte devido a estresse fisiológico sistêmico, sendo amplamente utilizados em Paleopatologia Humana e de vertebrados não-humanos como indicativos de estresse ambiental e/ou nutricional. Além disso, com base na histologia do esmalte dentário, é possível relacionar alterações microestruturais neste tecido com o impacto de vários fatores de estresse sobre os ameloblastos secretórios. *Toxodon*, um grande e robusto mamífero notoungulado herbívoro, com dentes de crescimento contínuo, do Pleistoceno da América do Sul frequentemente tem HE, e a apresenta sob várias formas, tais como linhas ou séries contínuas de orifícios onde o esmalte é mais delgado. Estes defeitos são alternados com áreas de esmalte normal, onde pode haver de uma a seis formas de HE no mesmo dente. Neste estudo foram observados 502 dentes superiores e inferiores de *Toxodon* pertencentes à Coleção de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e do Museu da Universidade Federal de Rio Grande, incluindo incisivos, pré-molares e molares de depósitos pleistocênicos da Formação Touro Passo e da Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul. Os dados obtidos foram comparados com resultados de inspeção macroscópica em 127 dentes superiores e inferiores de *Toxodon* de depósitos pleistocênicos da região pampeana da Província de Buenos Aires, Argentina, pertencentes ao Museo de La Plata. A classificação de seis tipos de HE observados foi realizada através de exame macroscópico direto e sob um estereomicroscópio. Nos molares superiores predominaram sulcos tênues sobre a superfície bucal, defeitos menos significantes do que aqueles observados nos dentes inferiores. Nos incisivos inferiores foram observados profundos sulcos sobre a superfície bucal em fileiras de orifícios méso-distais, mostrando alterações cíclicas provavelmente devidas ao crescimento acelerado dos dentes eu-hipsodontes. Nos pré-molares inferiores foram observadas as alterações mais importantes, como séries de fileiras de orifícios verticais e méso-distais, bem como orifícios distribuídos aleatoriamente. Para estudo comparativo com os resultados macroscópicos obtidos, oito espécimes foram analisados sob microscópio eletrônico de

varredura, e sob microscópio óptico, os quais mostraram ocorrência de alterações microestruturais no esmalte. O esmalte subjacente ao orifício próximo de defeitos hipoplásicos era aprismático, perdendo o padrão prisma/interprisma, bem como proeminentes estrias patológicas (Bandas de Wilson) associadas. A condição patológica de sinais de HE em todos os tipos de dentes, com relativamente altas frequências em alguns, indica que provavelmente toxodontes foram expostos a condições severas de estresse, ou, mais provavelmente foi devida ao rápido crescimento dos dentes, os quais eram rapidamente desgastados.

**Palavras-chave:** *Toxodon*, esmalte, microestrutura, hipoplasia de esmalte, paleopatologia, Pleistoceno, Rio Grande do Sul, Brasil.

## ABSTRACT

The Paleopathology studies signs of diseases in extinct populations, among them stress indicators, such as enamel hypoplasia (EH), characterized by focal reductions of enamel thickness on the surface of the tooth, in the form of pits, grooves or a complete absence of enamel over a considerable area. These defects result from disruption of ameloblast activity during the process of enamel formation due to systemic physiological stress, being widely used in Human Paleopathology and of non-humans vertebrates as indicative of environmental and/or nutritional stress. On the basis of the histology of tooth enamel it is possible find microstructural changes in this tissue due to the impact of various stress factors on the secretory ameloblasts. *Toxodon*, a large and robust notoungulate mammalian herbivore, with continuous growing teeth, from the Pleistocene of South America has often EH, in the form of lines or series of pits where the enamel is much thinner. These defects are alternated with areas of normal enamel, where there may be one to six forms on the same tooth. In this study we observed 502 upper and lower teeth belonging to the Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul and from Museu da Universidade Federal de Rio Grande paleontological collections; including incisors, premolars and molars, from Pleistocene deposits of Touro Passo Formation and the Coastal Plain of Rio Grande do Sul State. Data were compared with results of macroscopic inspection in 127 upper and lower teeth from Pleistocene pampean region of Buenos Aires Province, Argentina, belonging to the Museu de La Plata. The six types of EH were observed through direct macroscopic examination and under a stereomicroscope. In the upper teeth predominated mild grooves on the buccal surface, which less significant than those observed in the lower teeth. In the lower incisors there were observed deep grooves on the buccal surface in mesiodistal pit rows, showing cyclical changes probably due to accelerated growth of the euhipodont teeth. In the lower premolars and molars there were observed the most important signs, as a series of vertical and mesiodistal pit rows, as well as randomly distributed pits. For comparative study with the macroscopic results obtained, eight specimens there were analyzed through scanning electron microscopy, and under optical microscopy, which showed the occurrence of microstructural changes in the enamel. The enamel underlying the bottom and the vicinity of hypoplastic defects was aprismatic, lacking a prism/interprism pattern, as well as prominent pathologic striae (Wilson bands) associated. Because there are signs of EH in all types of



teeth, with relatively high frequencies in some, this pathological condition indicate that probably toxodonts had been exposed to severe stress conditions, or, much probably, defects were due to a rapid growing of teeth, which were easily abraded.

**Key-words:** *Toxodon*, enamel, microstructure, enamel hypoplasia, paleopathology, Pleistocene, Rio Grande do Sul, Brazil.

## LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1** – Cronologia das Idades Mamíferos Terrestres Sul-americanos.....18
- FIGURA 2** – Reconstituição de *Toxodon* e de seu esqueleto.....20
- FIGURA 3** – Crânio de *Toxodon platensis*.....21
- FIGURA 4** – Diagrama do M<sub>3</sub> esquerdo e do M<sup>2</sup> direito de *Toxodon*, em vista oclusal.....22
- FIGURA 5** – Distribuição geográfica de *Toxodon* para o Pleistoceno da América do Sul e América Central. Países para os quais há registro e estados brasileiros, onde o gênero ocorre.....24
- FIGURA 6** – Esquema de um dente braquiodonte, indicando da direção da secreção do esmalte. Esquema de um molar hipsodonte, com a câmara pulpar ainda em desenvolvimento e, diagrama com a microestrutura do esmalte e dentina. Desenho esquemático da relação entre os ameloblastos e os prismas do esmalte durante a amelogênese.....29
- FIGURA 7** – Principais localidades fossilíferas do Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul onde foram coletados espécimes de *Toxodon*.....38
- FIGURA 8** – Localização do Arroio Touro Passo, Município de Uruguaiana, e perfil estratigráfico com datações do afloramento em suas barrancas com maior frequência de mamíferos fósseis.....38
- FIGURA 9** – A, Carta-imagem da PCRS mostrando os principais pontos onde foram encontrados espécimes de *Toxodon*, visão panorâmica do Balneário Hermenegildo, corte esquemático transversal aos sistemas deposicionais da PCRS, evidenciando os quatro sistemas laguna-barreira e fósil de mamífero terrestre sobre a acumulação de bioclastos ao longo da praia conhecida como “concheiros” (Município de Santa Vitória do Palmar).....41
- FIGURA 10** – Localização do Arroio Chuí, Município de Santa Vitória do Palmar; vista panorâmica de suas barrancas; e, perfil estratigráfico dos depósitos com datações.....43
- FIGURA 11** – *Toxodon*. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos incisivos superiores .....52

|   |           |
|---|-----------|
| <b>FIGURA 12 - <i>Toxodon</i>. Sinais de HE em incisivos superiores.....</b>  | <b>53</b> |
| <b>FIGURA 13 – <i>Toxodon</i>. I<sup>1</sup> (MCN-PV 9907). Fotomicrografias de secção longitudinal da fuste.....</b>                                   | <b>55</b> |
| <b>FIGURA 14 – <i>Toxodon</i>. I<sup>2</sup> (MCN-PV 1162). Fotomicrografias de secção longitudinal da porção superior da fuste.....</b>                | <b>56</b> |
| <b>FIGURA 15 - <i>Toxodon</i>. I<sup>1</sup> (MCN-PV 9907). Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da fuste.....</b>                    | <b>58</b> |
| <b>FIGURA 16 – <i>Toxodon</i>. I<sup>1</sup> (MCN-PV 9907). Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da fuste.....</b>                    | <b>59</b> |
| <b>FIGURA 17 – <i>Toxodon</i>. I<sup>2</sup> (MCN-PV 1162). Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da porção apical da fuste.....</b>   | <b>60</b> |
| <b>FIGURA 18 - <i>Toxodon</i>. I<sup>2</sup> (MCN-PV 1162). Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da porção basal da fuste.....</b>    | <b>61</b> |
| <b>FIGURA 19 – <i>Toxodon</i>. I<sup>2</sup> (MCN-PV 1162). Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da porção superior da fuste.....</b> | <b>62</b> |
| <b>FIGURA 20 – <i>Toxodon</i>. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos pré-molares superiores.....</b>                     | <b>63</b> |
| <b>FIGURA 21 – Sinais de HE em pré-molares superiores.....</b>  | <b>64</b> |
| <b>FIGURA 22 – <i>Toxodon</i>. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos molares superiores.....</b>                         | <b>65</b> |
| <b>FIGURA 23 – <i>Toxodon</i>. Sinais de HE em molares superiores.....</b>  | <b>66</b> |
| <b>FIGURA 24 – <i>Toxodon</i>. M<sup>3</sup> (MCN-PV 30077). Fotomicrografias de secção transversal do ectolofa.....</b>                                | <b>67</b> |

|   |    |
|---|----|
| <b>FIGURA 25</b> – <i>Toxodon</i> . M <sup>3</sup> (MCN-PV 30077). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do ectolofó e paracone.....    | 69 |
| <b>FIGURA 26</b> - <i>Toxodon</i> . M <sup>3</sup> (MCN-PV 30077). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do ectolofó e paracone.....    | 70 |
| <b>FIGURA 27</b> - <i>Toxodon</i> . M <sup>3</sup> (MCN-PV 30077). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do ectolofó e paracone.....    | 71 |
| <b>FIGURA 28</b> – <i>Toxodon</i> . Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos incisivos inferiores.....                      | 72 |
| <b>FIGURA 29</b> – <i>Toxodon</i> . Sinais de HE em incisivos inferiores. ....  | 73 |
| <b>FIGURA 30</b> – <i>Toxodon</i> . I <sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Fotomicrografias de secção transversal do terço superior da fuste.....                | 75 |
| <b>FIGURA 31</b> - <i>Toxodon</i> . I <sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste..... | 76 |
| <b>FIGURA 32</b> - <i>Toxodon</i> . I <sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste..... | 77 |
| <b>FIGURA 33</b> - <i>Toxodon</i> . I <sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Eletromicrografia de varredura de secção transversal do terço superior da fuste.....  | 78 |
| <b>FIGURA 34</b> – <i>Toxodon</i> . Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos pré-molares inferiores.....                    | 79 |
| <b>FIGURA 35</b> – <i>Toxodon</i> . Sinais de HE em pré-molares inferiores.....   | 80 |
| <b>FIGURA 36</b> – P <sub>4</sub> (MCN-PV 9731). Fotomicrografias de secção transversal do terço inferior da fuste.....                                 | 82 |
| <b>FIGURA 37</b> - <i>Toxodon</i> . P <sub>4</sub> (MCN-PV 9731). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço inferior da fuste..... | 84 |

|  |    |
|--|----|
| <b>FIGURA 38</b> – <i>Toxodon</i> . P <sub>4</sub> (MCN-PV 9731). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço inferior da fuste.....    | 85 |
| <b>FIGURA 39</b> – <i>Toxodon</i> . P <sub>4</sub> (MCN-PV 9738). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste.....    | 86 |
| <b>FIGURA 40</b> – <i>Toxodon</i> . Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos molares inferiores.....                           | 87 |
| <b>FIGURA 41</b> – <i>Toxodon</i> . Sinais de HE em molares inferiores.....  | 88 |
| <b>FIGURA 42</b> – <i>Toxodon</i> . M <sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902). Fotomicrografias de secção transversal do terço superior da fuste.....                | 90 |
| <b>FIGURA 43</b> - <i>Toxodon</i> . M <sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste..... | 92 |
| <b>FIGURA 44</b> - <i>Toxodon</i> . M <sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste..... | 93 |
| <b>FIGURA 45</b> - <i>Toxodon</i> . M <sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste..... | 94 |
| <b>FIGURA 46</b> - <i>Toxodon</i> . M <sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste..... | 95 |
| <b>FIGURA 47</b> – Sinais de HE em espécimes de <i>Toxodon</i> pertencentes à Coleção do Museu de La Plata.....  | 97 |
| <b>QUADRO 1.</b> Lista dos táxons registrados nas localidades onde foram coletados os espécimes de <i>Toxodon</i> utilizados neste estudo.....             | 46 |

## LISTA DE TABELAS

**TABELA 1.** Dados sobre os 430 espécimes de *Toxodon* pertencentes à Coleção do MCN/FZBRS.....136

**TABELA 2.** Dados sobre os 72 espécimes de *Toxodon* pertencentes à Coleção da Universidade Federal de Rio Grande.....138

**TABELA 3.** Distribuição das hipoplasias de esmalte nos diferentes tipos de dente da amostra.....139

**TABELA 4.** Dados sobre os 127 espécimes de *Toxodon* pertencentes à Coleção do Museu de La Plata.....140

**TABELA 5.** Distribuição das hipoplasias de esmalte nos diferentes tipos de dente da amostra de *Toxodon* pertencentes à Coleção do Museu de La Plata.....141

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| 1 INTRODUÇÃO.....   | 15 |
| 1.1 Ordem Notoungulata.....   | 15 |
| 1.1.1 Subordem Toxodontia.....  | 16 |
| 1.1.1.1 Família Toxodontidae.....   | 17 |
| 1.1.1.2 Gênero <i>Toxodon</i> .....   | 19 |
| 1.1.1.2.1 Características morfológicas e osteológicas.....  | 19 |
| 1.1.1.2.2 Distribuição geográfica e idade.....  | 21 |
| 1.1.1.2.3 Hábitos alimentares.....  | 25 |
| 1.2 Paleopatologia e hipoplasia de esmalte.....   | 26 |
| 1.2.1 Definição.....  | 27 |
| 1.2.2 Classificação das Hipoplasias de Esmalte.....   | 30 |
| 1.2.3 Etiologia.....  | 31 |
| 1.2.4 Hipoplasia de esmalte em mamíferos ungulados fósseis.....   | 33 |
| 1.2.5 Hipoplasia de esmalte em <i>Toxodon</i> .....   | 34 |
| 1.3 Objetivos.....  | 36 |
| 2 ÁREA DE ESTUDO.....   | 37 |
| 2.1 Localização, aspectos gerais e inferências paleoambientais das principais localidades pleistocênicas do Rio Grande do Sul com registros de <i>Toxodon</i> ..... | 37 |
| 2.1.1 Formação Touro Passo.....   | 37 |
| 2.1.2 Planície Costeira do Rio Grande do Sul.....   | 39 |
| 2.1.3 Inferências paleoambientais e paleoclimáticas .....   | 43 |
| 3 MATERIAL E MÉTODOS.....   | 47 |
| 3.1 Material estudado.....  | 47 |
| 3.1.1 Procedência.....  | 47 |
| 3.1.2 Listagem do material estudado.....  | 47 |
| 3.1.3 Material examinado para comparação.....   | 47 |
| 3.1.4 Abreviaturas.....   | 48 |
| 3.1.4.1 Abreviaturas institucionais.....  | 48 |
| 3.1.4.2 Abreviaturas anatômicas.....  | 48 |
| 3.1.4.3 Outras abreviaturas.....  | 48 |
| 3.2 Métodos.....  | 49 |

|  |     |
|--|-----|
| 4 RESULTADOS.....                                | 52  |
| 4.1 Incisivos superiores.....                    | 52  |
| 4.1.1 Análise macroscópica.....                  | 52  |
| 4.1.2 Análise microscópica.....                  | 53  |
| 4.1.2.1 Microscopia óptica.....                  | 54  |
| 4.1.2.2 Microscopia eletrônica de varredura..... | 57  |
| 4.2 Pré-molares superiores.....                  | 63  |
| 4.2.1 Análise macroscópica.....                  | 63  |
| 4.2.2 Análise microscópica.....                  | 63  |
| 4.3 Molares superiores.....                      | 64  |
| 4.3.1 Análise macroscópica.....                  | 64  |
| 4.3.2 Análise microscópica.....                  | 65  |
| 4.3.2.1 Microscopia óptica.....                  | 65  |
| 4.3.2.2 Microscopia eletrônica de varredura..... | 67  |
| 4.4 Incisivos inferiores.....                    | 72  |
| 4.4.1 Análise macroscópica.....                  | 72  |
| 4.4.2 Análise microscópica.....                  | 73  |
| 4.4.2.1 Microscopia óptica.....                  | 74  |
| 4.4.2.2 Microscopia eletrônica de varredura..... | 74  |
| 4.5 Pré-molares inferiores.....                  | 79  |
| 4.5.1 Análise macroscópica.....                  | 79  |
| 4.5.2 Análise microscópica.....                  | 81  |
| 4.5.2.1 Microscopia óptica.....                  | 81  |
| 4.5.2.2 Microscopia eletrônica de varredura..... | 83  |
| 4.6 Molares inferiores.....                      | 87  |
| 4.6.1 Análise macroscópica.....                  | 87  |
| 4.6.2 Análise microscópica.....                  | 88  |
| 4.6.2.1 Microscopia óptica.....                  | 89  |
| 4.6.2.2 Microscopia eletrônica de varredura..... | 90  |
| 4.7 Análise comparativa.....                     | 96  |
| 5 DISCUSSÃO.....                                 | 98  |
| 6 CONCLUSÕES.....                                | 108 |
| 7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....                | 110 |
| ANEXOS.....                                      | 137 |



## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 Ordem NOTOUNGULATA Roth, 1903

A Ordem Notoungulata é um grupo de ungulados nativos sul-americanos com amplo registro, do Paleoceno superior ao Pleistoceno superior da América do Sul (BOND, 1986; CIFELLI, 1993; RIBEIRO, 2003) e América Central (WEBB; PERRIGO, 1984), onde toda sua história evolutiva se deu, tendo alcançado sua maior diversidade no Oligoceno (CIFELLI, 1985, 1993; FLYNN; WISS, 1998; CROFT; ANAYA, 2006; CROFT *et al.*, 2008). Segundo Bond (1986; 1999), Bond *et al.* (1995) e Croft *et al.* (2008), estes ungulados fazem parte do primeiro estrato faunístico de Simpson (1950, 1980), composto por uma série de mamíferos herbívoros extintos que evoluíram dentro do contexto geográfico do isolamento do continente sul-americano durante grande parte do Terciário. A ordem é constituída por mais de 100 gêneros e 14 famílias (CIFELLI, 1993; RIBEIRO, 2003).

O registro mais antigo dos Notoungulata na América do Sul é de *Perutherium altiplanense* Thaler, 1967, do Paleoceno superior – Eoceno inferior do Peru (MARSHALL *et al.*, 1983; GELFO; SIGÉ, 2011) e da Bolívia (MUIZÓN *et al.*, 1984), que foi primeiramente atribuído aos Condylarthra, mas atualmente é considerado como notoungulado Notioprogonia Simpson, 1945. No Brasil, a ordem tem seu primeiro registro no Paleoceno superior, na Formação Itaboraí do Estado do Rio de Janeiro (GELFO; SIGÉ, 2011), também tendo sido registrada no Oligoceno da Bacia de Taubaté, São Paulo, no Mioceno dos estados do Acre e Amazonas e, no Quaternário de vários estados, em tanques, cavernas e barrancas de rios (RIBEIRO; PITANA, 2009).

Foi Roth (1903) quem primeiro reconheceu os caracteres utilizados para definir os notoungulados como um táxon monofilético, como aqueles do osso temporal, do occipital e especialmente da região auditiva (RIBEIRO, 1994, 2003; GABBERT, 2004), sendo a monofilia do grupo corroborada em estudos posteriores (*e.g.* PATTERSON, 1932, 1936; CIFELLI, 1993; BILLET, 2010, 2011). Cifelli (1993) relaciona as seguintes sinapomorfias para Notoungulata: i) molares superiores com ectofofo, protofofo, metalofofo e, especialmente, o crochê estendendo-se méso-bucalmente do metalofo; ii) molares inferiores com ausência de paracônido, e paracrística curta, estendendo-se mesialmente do protocônido; iii) entoconido dos molares inferiores expandido transversalmente em um entolofido; iv) arco

zigomático elevado posteriormente; v) seio epitimpânico desenvolvido no esquamosal; vi) proeminente vagina do *processus hyoidei*; vii) ectotimpânico tubular com *crista meatus*; viii) canal de Hugier aberto externamente na extremidade posterior da fissura Glasseri; ix) astrágalo com protuberância medial, colo constricto e longo, e sulco estendendo-se lateralmente do forame astragalar superior. A dentição lofodonte é completa, observando-se, porém, redução dos incisivos, caninos e pré-molares em alguns grupos, com pré-molares e molares braquiodontes nas primeiras formas, evoluindo para dentes mesodontes, depois para proto-hipsodontes, finalmente chegando à dentição eu-hipsodonte (*sensu* MONES, 1982; RIBEIRO; PITANA, 2009).

Três subordens são consideradas para os Notoungulata (CIFELLI, 1993; CERDEÑO; BOND, 1998; CROFT *et al.*, 2003; 2004; CROFT; ANAYA, 2006): Notioprogonia, Typotheria Zittel, 1893 e Toxodontia Owen, 1858. As subordens Toxodontia e Typotheria são monofiléticas (BILLET, 2010), enquanto Notioprogonia é parafilética, incluindo táxons tão primitivos que não permitem incluir esta subordem nas demais (RIBEIRO, 2003). Dentre os Notioprogonia encontram-se os mais antigos notoungulados conhecidos, formas pequenas, com dentição braquiodonte e bunolofodonte, de estrutura simples e morfologicamente ancestral aos demais Notoungulata. Já a subordem Typotheria compreende formas de tamanho pequeno a médio, com certas adaptações rodentiformes, mais conspícuas em formas posteriores. Toxodontia engloba animais de tamanho pequeno, médio a bastante avantajado, dentro da qual se situa o táxon foco deste estudo.

### **1.1.1 Subordem TOXODONTIA Owen, 1858**

A Subordem Toxodontia habitou a América do Sul e América Central durante grande parte do Terciário, tendo surgido, de acordo com as Idades Mamíferos Terrestres da América do Sul (SALMA) (Figura 1), no Riochiquense (Paleoceno superior) (SIMPSON, 1935), com suas últimas formas se extinguindo no Lujanense (Pleistoceno superior). Dentre os Toxodontia estão incluídos os grandes notoungulados, distribuídos entre as famílias Isotemnidae Ameghino, 1897 (Riochiquense ao Deseadense), Notohippidae Ameghino, 1894 (Mustersense ao Santacruzense), Leontiniidae Ameghino, 1895 (Mustersense ao Laventense), Homalodotheriidae Gregory, 1910 (Deseadense ao Chasicoense), e Toxodontidae Gervais, 1847 (Deseadense ao Lujanense), das quais apenas a última alcançou o Pleistoceno superior,

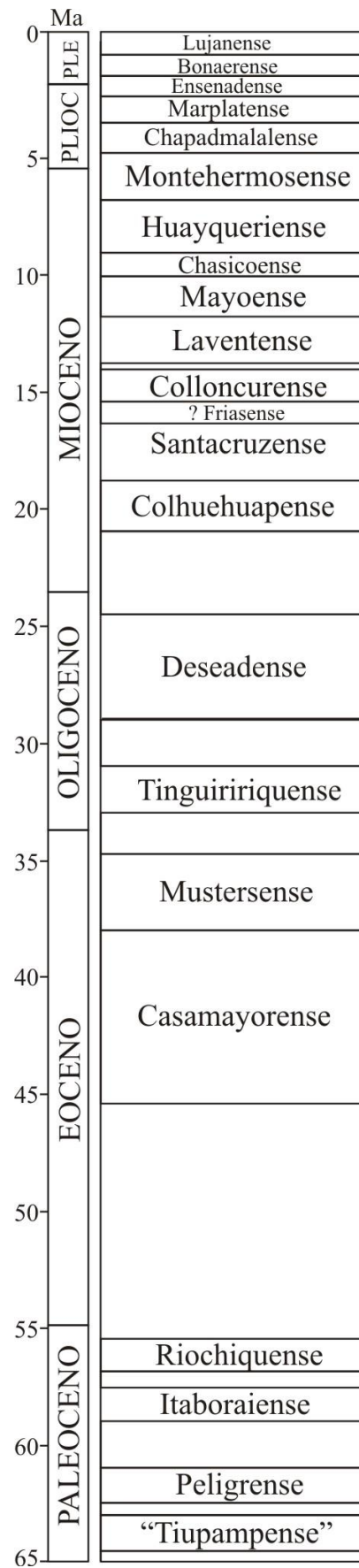
com três gêneros remanescentes: *Toxodon* Owen, 1837, *Mixotoxodon* Van Frank, 1957 e *Trigodonops* Kraglievich, 1931.

Segundo Ribeiro (2003), o grupo Toxodontia compartilha os seguintes caracteres: i) perda de incisivos e caninos algumas em formas tardias, desenvolvendo um diastema; ii) caninos são caniniformes em formas mais “primitivas” (Isotemnidae e Homalodotheriidae), mas reduzidos e incisiviformes em formas mais derivadas; iii) hipertrofia de um dos pares de incisivos (Leontiniidae e Toxodontidae); iv) substituição da braquiodontia das formas mais “primitivas” por proto e eu-hipsodontia (Toxodontidae e Notohippidae); v) padrão básico nos molares superiores e inferiores é modificado nos Toxodontidae devido ao aumento da hipsodontia e lofodontia; vi) crânio e mandíbula conservadores; vii) seio hipotimpânico é tão grande ou mesmo maior do que a cavidade timpânica, mas separados por um septo horizontal; viii) entocarótida atravessa a bula; ix) a *crista meatus* é bem desenvolvida; x) o processo paroccipital é comprimido e projetado lateralmente; xi) pés com casco e polidactilia, quase simetricamente mesaxônico, com exceção dos Homalodoteriidae, que apresentam pseudo-garras e assimetria.

#### **1.1.1.1 Família TOXODONTIDAE Gervais, 1847**

Os representantes da família Toxodontidae, objeto deste estudo, apresentam tamanho médio a grande, tendo sofrido grande radiação principalmente no Mioceno e Plioceno da Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Venezuela e Peru, alcançando a América Central no Pleistoceno (RIBEIRO, 2003; BOND *et al.*, 2006). Caracterizam-se por crânio curto, maciço e de rostro curto, estando o meato auditivo localizado em uma altura bastante elevada. A região cervical é curta, sendo a dorso-lombar alongada, com tórax longo. Seus membros locomotores são relativamente curtos, maciços, de proporções variáveis. Os membros anteriores são pequenos em relação ao restante do corpo, com patas tridáctilas e um tanto mesaxônicas. As falanges ungueais pequenas e nodulares serviam de suporte a cascos.

Os toxodontídeos são facilmente reconhecidos por sua peculiar dentição anterior superior avantajada, sendo que a inferior projeta-se como uma “pá” com o I<sup>2</sup> e o I<sub>3</sub> modificados em presas de crescimento contínuo (MADDEN, 1997). Outro caráter marcante da dentição reside



**FIGURA 1** – Cronologia das Idades Mamíferos Terrestres Sul-americanos (SALMA). Fonte: CROFT *et al.*, 2008.

no fato de que o esmalte não reveste toda a superfície da coroa, estando disposto em faixas verticais de tamanhos variáveis, intercaladas com faixas desprovidas de esmalte, formadas apenas por dentina, principalmente na face lingual dos dentes (PAULA COUTO, 1979). No Mioceno, desenvolveram dentição eu-hipsodonte, com progressiva simplificação da coroa dentária a partir do Mioceno médio (*e.g.* MADDEN, 1997; RIBEIRO, 2003; BOND *et al.*, 2006).

As subfamílias dos Toxodontidae ainda é uma questão controversa. Pascual (1965) foi quem realizou a primeira revisão taxonômica da família, reconhecendo quatro subfamílias: Nesodontinae Simpson, 1945 (compreendendo os gêneros mais primitivos), Xotodontinae Ameghino, 1887 (compreendendo gêneros morfológicamente especializados) e duas subfamílias mais derivadas, os Toxodontinae Trouessart, 1898 e os Haplodontheriinae Kraglievich, 1934. Alguns autores (*e.g.* PASCUAL *et al.*, 1966; MADDEN, 1990,1997) reconhecem mais uma subfamília de Toxodontidae avançados, os Dinotoxodontinae, sendo sua validade questionada por Saint-André (1993). O presente estudo segue Nasif *et al.* (2000) e Croft (2007), os quais consideram válidas apenas as subfamílias Nesodontinae e Toxodontinae, incluindo nesta última os gêneros previamente atribuídos a Xotodontinae, Haplodontheriinae e Dinotoxodontinae.

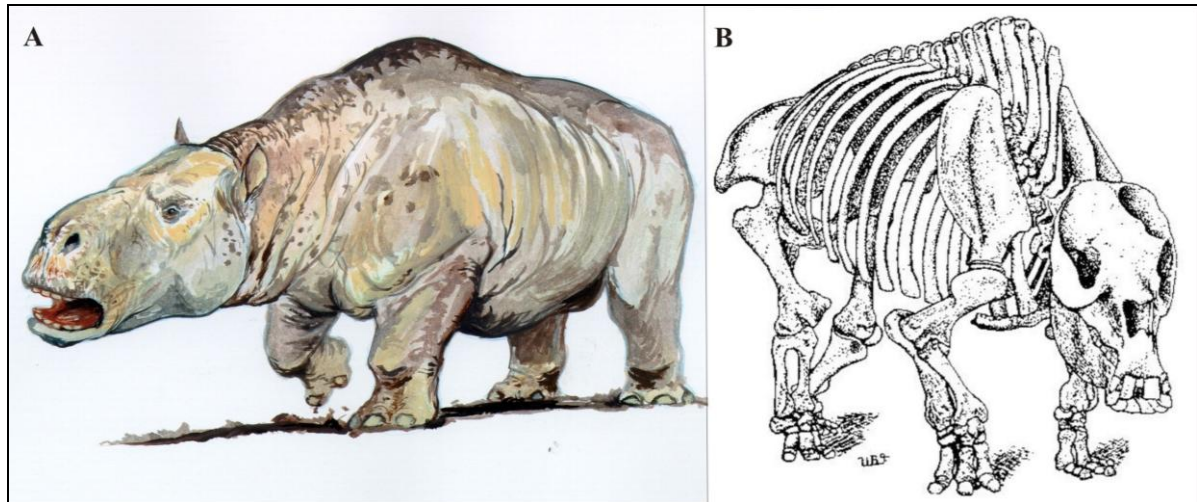
A família Toxodontidae compreende em sua totalidade cerca de quarenta gêneros, distintos por características do crânio, mandíbula e dentições superior e inferior (MADDEN, 1990; CIFELLI, 1993; MADDEN, 1997; NASIF *et al.*, 2000; BOND *et al.*, 2006).

### **1.1.1.2 Gênero *Toxodon* Owen 1837**

#### **1.1.1.2.1 Características morfológicas e osteológicas**

*Toxodon*, primeiramente encontrado por Charles Darwin no Uruguai, é o gênero-tipo da subfamília, da família e da subordem. Os representantes deste gênero foram herbívoros de tamanho avantajado, abundantes em toda a América do Sul, nos últimos tempos do Cenozoico, tendo o porte de um rinoceronte. Seu nome se deve aos molares superiores curvos, semelhante a um arco. Outra característica peculiar do gênero é o seu rosto largo, com

incisivos superiores fortemente arqueados, achatados e projetados vestibularmente, assim como os inferiores, rostralmente implantados (Figura 2).



**FIGURA 2** – **A**, reconstituição de *Toxodon* (desenho de Jorge Blanco); **B**, reconstituição do esqueleto (retirado de Paula Couto, 1979).

Dentre os caracteres diagnósticos do gênero encontram-se crânio longo em relação à altura; abertura nasal retangular; nasais altos, fusionados, com uma protuberância rostral rugosa e dirigida ventralmente, o tubérculo nasal; superfície dorsal posterior aos nasais plana e retangular, definida por duas cristas pós-orbitais convergentes até a curta e proeminente crista sagital; grande forame infraorbitário, algo oblíquo, precedido por um sulco amplo; prémaxila longa e rostralmente larga, de maneira que o espaço alveolar dos quatro incisivos é aproximadamente igual ao espaço entre a borda anterior da sutura incisiva e superfície mesial dos P<sup>2</sup>; parietais fusionados; região sinfisiária lateralmente expandida, fusionada, rostralmente projetada e estendendo-se posteriormente até o trigonido dos M<sub>1</sub> (Figura 3). Sua dentição é eu-hipsodonte, com câmara pulpar aberta, crescimento contínuo, sendo a estrutura da dentição definitiva de forma prismática, com pré-molares e molares lofodontes. O esmalte não reveste toda a superfície do dente, estando disposto em faixas verticais de tamanhos variáveis, intercaladas de faixas desprovidas de esmalte, principalmente na face lingual dos dentes (Figura 4). O pescoço é curto e forte, o tronco longo e volumoso, os processos espinhosos das vértebras dorsais são muito longos, e a cauda é relativamente curta. Os membros locomotores são relativamente curtos e maciços, colunares, sendo os anteriores bem mais curtos que os posteriores. As patas anteriores e posteriores são tridáctilas, de ossos curtos e grossos, e os pés

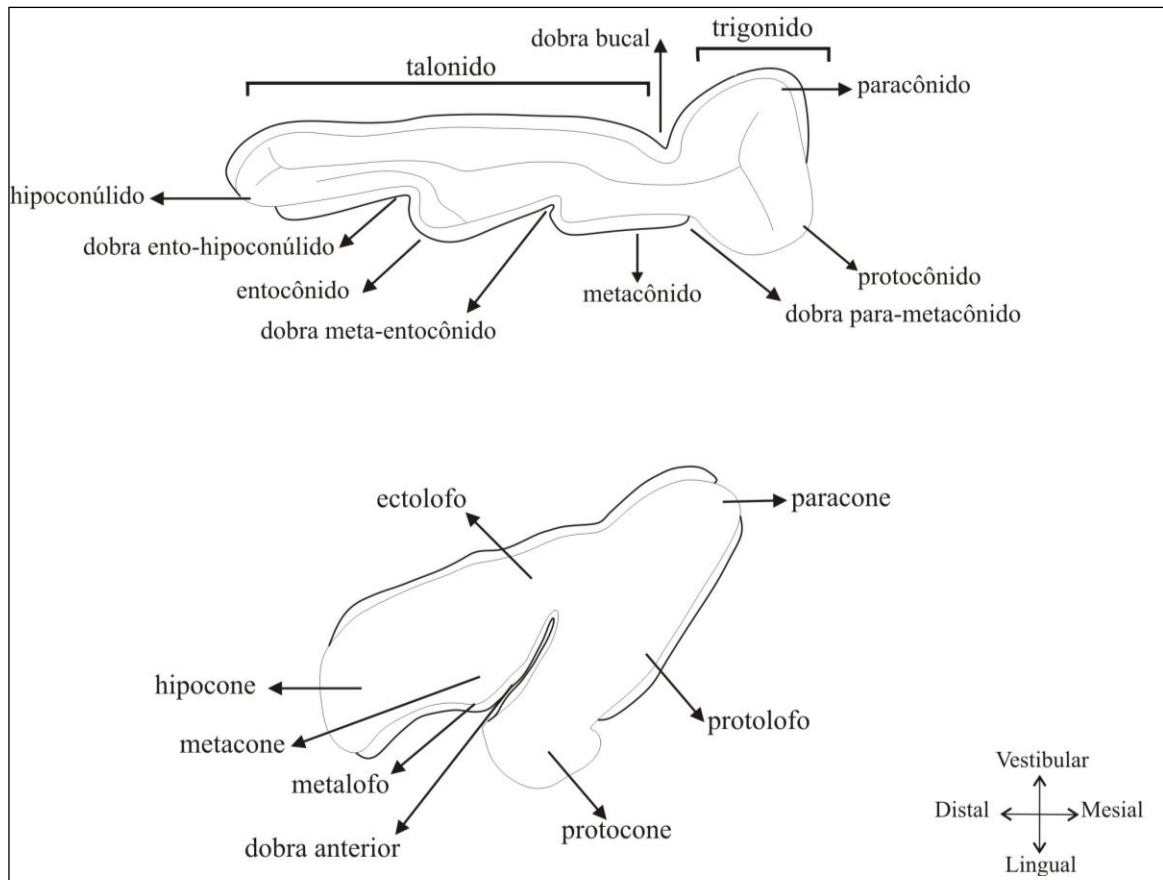
são pequenos. As falanges ungueais, muito pequenas e de forma nodular sugerem que os cascos deveriam ser um tanto semelhantes a unhas (AMEGHINO, 1889, 1936; ROTH, 1895, 1898, 1903, 1957; KRAGLIEVICH, 1940; PAULA-COUTO, 1942, 1944, 1979; PASCUAL, 1957; PASCUAL *et al.*, 1966; NASIF *et al.*, 2000).



**FIGURA 3** – Crânio de *Toxodon platensis*. **A**, vista lateral esquerda do crânio e mandíbula e **B**, vista dorsal (de Paula Couto, 1979); **C**, vista lateral direita do crânio em exposição no Museu de La Plata, La Plata, Argentina. (Foto: Ana Maria Ribeiro).

#### 1.1.1.2.2 Distribuição geográfica e idade

*Toxodon* é registrado desde o Plioceno até o Pleistoceno superior (BOND, 1999), distribuindo-se cronologicamente por aproximadamente 3,5 milhões de anos, havendo



**FIGURA 4** – Diagrama do M<sub>3</sub> esquerdo e do M<sub>2</sub> direito de *Toxodon*, em vista oclusal. A linha mais escura indica onde ocorre esmalte.

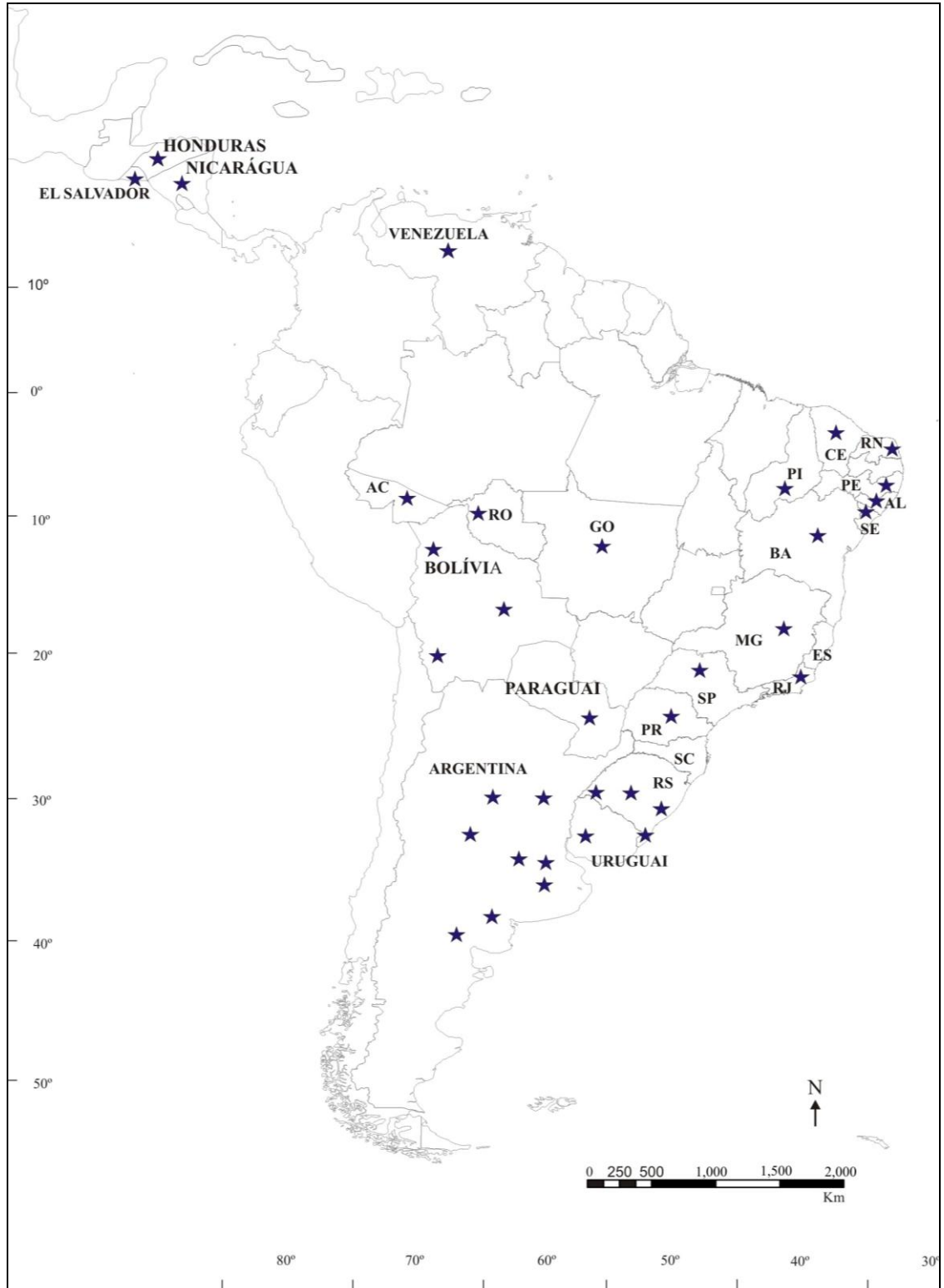
inúmeros registros da associação de seus últimos representantes com restos humanos em depósitos pleistocênicos na América do Sul (MARSHALL *et al.*, 1984; GUIDÓN *et al.*, 1994; MARTINEZ, 2001; TONNI *et al.*, 1992; POLITIS; GUTIÉRREZ, 1998), bem como de sua presença em depósitos holocênicos (MACFADDEN; WOLFF, 1981; BAFFA *et al.*, 2000). O primeiro registro do gênero é para o Plioceno da Província de Buenos Aires (Chapadmalalense), correspondendo a *T. chapadmalalensis* Ameghino, 1908 (PASCUAL, 1957; BOND *et al.*, 1999). No Brasil, foi Cope (1886), quem primeiro relatou a presença de *Toxodon* propondo então a espécie *Toxodon expansidens*, em depósitos pleistocênicos no Estado da Bahia. *Toxodon expansidens* e *T. platensis* são espécies de tamanho equiparável (PAULA COUTO, 1979), e foram consideradas sinônimas por Cartelle (1992).

Tradicionalmente são reconhecidas as seguintes espécies para o gênero *Toxodon*: *T. platensis*, *T. ensenadensis* Ameghino, 1889, *T. burmeisteri* Giebel, 1866, *T. darwinii* Burmeister, 1866, *T. paradoxus* Ameghino, 1882, *T. bilobidens* Ameghino, 1887, *T. gracilis* Gervais; Ameghino, 1880, *T. gezi* Ameghino, 1917, *T. expansidens* Cope (1885) e *T.*



*chapadmalalensis*. Destas, *T. platensis* é a melhor caracterizada, sendo que muitos autores acreditam na possibilidade das demais serem sinônimos desta, com exceção de *T. gracilis*, que seria uma espécie significativamente menor (BOND *et al.*, 1995; BOND, 1999; MIÑO BOILINI; BOND, 2004). Os especialistas têm destacado a necessidade de uma revisão sistemática do gênero, devido ao fato de as descrições terem sido realizadas a partir de materiais fragmentados pouco significativos ou de indivíduos jovens, levando a uma superestimação do número de espécies, muitas delas sendo provavelmente simplesmente sinônimas. Por exemplo, Lydeker (1894) afirma que *T. burmeisteri* seria sinônima de *T. platensis*, baseado na morfologia dos incisivos superiores. A outra espécie teria suas diferenças devido a dimorfismo sexual.

Fósseis atribuídos a *Toxodon* são frequentemente registrados em depósitos pleistocênicos do Brasil e de diversos outros países da América do Sul, como Argentina, Uruguai e norte da Venezuela (BOND *et al.*, 1995; BOND, 1999), Bolívia (PAULA COUTO, 1979) e Paraguai (HOFFSTETTER, 1978; CARLINI; TONNI, 2000), bem como na América Central (Honduras, Nicarágua e El Salvador), parecendo ter havido uma barreira em sua migração para o norte através da costa pacífica, devido ao fato de ainda não ter sido lá registrado (BOND, 1999). No Brasil, *Toxodon* foi o único Toxodontinae que alcançou o Pleistoceno superior, juntamente com duas outras espécies de Haplodontheriinae, *Mixotoxodon larensis* Van Frank, 1957 e *Trigodonops lopesi* Roxo, 1921 (PAULA-COUTO, 1982; CARTELLE, 1994; RANCY, 2000), havendo registros de *Toxodon platensis* para os Estados do Rio Grande do Sul (BUCHMANN, 1994; KERBER; OLIVEIRA, 2008), Paraná (PAULA-COUTO, 1978; SEDOR; SILVA, 2008), Minas Gerais (PAULA-COUTO, 1975), São Paulo (GUILARDI *et al.*, 2011), Rio de Janeiro (ÁVILLA *et al.*, 2008), Mato Grosso (SALLES *et al.*, 2006), Goiás (SALLES *et al.*, 1999), Bahia (COPE, 1886), Sergipe (DANTAS *et al.*, 2005; DANTAS; ZUCON, 2005), Ceará (2007); Rio Grande do Norte (DAMASCENO, 1973; OLIVEIRA *et al.*, 1989), Paraíba (BARRETO *et al.*, 2003), Pernambuco (PAULA-COUTO, 1959; SILVA *et al.*, 2010), Piauí (GUÉRIN *et al.*, 1990), Acre (PAULA-COUTO, 1982), Alagoas (SILVA, 2004) e Rondônia (NASCIMENTO *et al.*, 2003) (Figura 5). Segundo Cartelle (1994), *Toxodon* estava adaptado a climas temperados, devido ao



**FIGURA 5** – Distribuição geográfica de *Toxodon* para o Pleistoceno da América do Sul e América Central. Países para os quais há registro e estados brasileiros, onde o gênero ocorre. **RS**, Rio Grande do Sul; **PR**, Paraná; **SP**, São Paulo; **MG**, Minas Gerais; **RJ**, Rio de Janeiro; **ES**, Espírito Santo; **BA**, Bahia; **SE**, Sergipe; **AL**, Alagoas; **PE**, Pernambuco; **RN**, Rio Grande do Norte; **CE**, Ceará; **PI**, Piauí; **GO**, Goiás; **RO**, Rondônia; **AC**, Acre.

abundante registro nas planícies da Argentina e no sul do Brasil, tendo se deslocado para o norte devido às glaciações ocorridas no Pleistoceno superior.

Pela necessidade de revisão das espécies acima referidas de Toxodontinae, a escassez de material fóssil mais completo, e principalmente pelo fato de os dentes superiores e inferiores do Pleistoceno do RS aqui estudados terem sido encontrados isolados, o presente estudo irá referir-se apenas ao gênero *Toxodon*. Além disso, a classificação dos toxodontídeos do RS ainda não está bem esclarecida, pois não se descarta a possibilidade da presença de Haplodontheriinae em latitudes mais austrais (OLIVEIRA, 1992; OLIVEIRA *et al.* 2005).

### 1.1.1.2.3 Hábitos alimentares

Conforme Fariña *et al.* (1998), *Toxodon platensis* possuía uma massa corporal estimada entre 1,2 e 1,6 toneladas, semelhante a grandes herbívoros atuais, aos quais este gênero é frequentemente comparado, como o bisão americano (*Bison bison* Linnaeus, 1758, com aproximadamente 1,4 toneladas) e o rinoceronte negro africano (*Diceros bicornis* Linnaeus, 1758, de 1 a 1,8 toneladas), e inferior ao hipopótamo (*Hippopotamus amphibious* Linnaeus, 1758, com 3 a 4,5 toneladas). Alguns de seus caracteres têm sido utilizados por autores como evidência de um modo de vida semi-aquático, como a grande redução dos ossos nasais e o recuo das narinas externas, talvez devido à presença de curta probóscide ou de lábio preênsil; e por sua forma atarracada, com membros graviportais (*e.g.* PAULA COUTO, 1979; BOND *et al.*, 1997; MACFADDEN; SHOCKEY, 1997). Por outro lado, *Toxodon* também pode ser associado a hábitos terrestres de ecossistemas abertos e planícies secas, se considerados os estudos relacionados com a biomecânica dos membros locomotores (ARCHUBY, 1998). Estudos da anatomia do fêmur de *Toxodon* indicaram que o mecanismo de articulação assemelha-se ao dos cavalos, sugerindo um modo de vida associado a ecossistemas terrestres abertos (SHOCKEY, 2001).

Para Bond (1999), *Toxodon* parece ter sido um animal pastador, por sua região anterior craniana e mandibular em forma de “pá”, dentes eu-hipsodontes (de acordo com o índice de hipsodontia de Janis e Fortelius, 1988) e, pelo valor de sua largura palatal em relação à largura rostral (segundo o índice de Janis e Erhardt, 1988), habitando ambientes abertos próximos a corpos d’água. MacFadden *et al.* (1994) e MacFadden e Shockey (1997) também atribuem hábitos pastadores a representantes do gênero, com uma dieta composta de gramíneas

C<sub>4</sub>, devido à sua dentição eu-hipsodonte e com base em resultados de análises isotópicas. Porém, estudos mais recentes baseados em isótopos de carbono do esmalte dentário (MACFADDEN, 2005), sugerem hábitos alimentares generalistas para toxodontídeos pleistocênicos, incluindo uma maior variedade de vegetais, podendo distribuir-se ecologicamente de ramoneadores a pastadores. MacFadden (2005) observou diferenças significativas no hábito alimentar de toxodontídeos (*Toxodon* e *Mixotoxodon* Van Frank, 1957) em vegetações da América do Sul e Central durante o Pleistoceno, podendo variar de ramoneadores de plantas C<sub>3</sub> na região amazônica, a animais com hábito misto de vegetação C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> em Honduras, Província de Buenos Aires e nordeste do Brasil, bem como pastadores de gramíneas C<sub>4</sub> nas demais porções da Argentina e na Bolívia.

## 1.2 Paleopatologia e hipoplasia de esmalte

A paleopatologia estuda os sinais de doenças de populações já extintas e dentro deste contexto, os indicadores de estresse, como a hipoplasia de esmalte (HE). Os tecidos dentários, assim como os ósseos, têm uma gama limitada de reações aos diversos fatores etiológicos, de modo que determinado sinal de resposta pode ser idêntico para vários fatores distintos (FERIGOLO, 2007). Por esta razão, estes tecidos são indicadores de histórias individuais dos organismos extintos, sobre os quais as forças extrínsecas ambientais agiram, muitas vezes deixando sinais de doenças. Pelo fato de a HE ser considerada como resultante da interrupção das atividades dos ameloblastos durante a amelogênese devido a estresse fisiológico sistêmico, ela tem sido amplamente utilizada em Paleopatologia Humana e de vertebrados não-humanos para estimar o estresse ambiental sofrido e/ou o nutricional.

Importantes trabalhos mencionam a HE como um indicador de ciclos carenciais nutricionais em Paleopatologia Humana (e.g. EL-NAJJAR *et al.*, 1978; WHITE, 1978; ROSE, 1979; GOODMAN *et al.*, 1980; KNICK III, 1982; FERIGOLO, 1987a, 1987b; BOMBIN, 1990; HILLSON, 1992; LUKACS, 1992; LUKACS; NELSON, 2001a; KING *et al.*, 2002; GUATELI-STEINBERG, 2003, 2004; GUATELI-STEINBERG, *et al.* 2004; WITZEL *et al.*, 2008). Também numerosos trabalhos de paleopatologia em material fóssil e arqueológico não-humano têm sido publicados, sobretudo no que concerne à HE (e.g. DOBNEY; ERVYNCK, 2000; GUATELLI-STEINBERG; LUKACS, 1999; LUKACS, 2001a; DOBNEY *et al.*, 2004; WITZEL *et al.*, 2006; KIERDORF *et al.*, 2006, 2009). De

acordo com Hutchinson e Larsen (1988, p. 93), devido ao fato de não haver remodelamento do esmalte após sua formação, “...these defects provide an indelible marker of stress in the growing individual”.

### 1.2.1 Definição

A hipoplasia de esmalte é um defeito na superfície dentária frequentemente descritos em material humano, bem como em animais de laboratório, domésticos e silvestres (*e.g.*, KRESHOVER, 1942; KRESHOVER; HANKOCK Jr, 1956; MOLNAR; WARD, 1975; EL-NAJJAR *et al.*, 1978; GOODMAN *et al.*, 1980; GOODMAN; ARMELAGOS, 1985; FERIGOLO, 1987a, 2007; MOGI-CECCHI; CRIVELLA, 1991; RANGGARD; NORÉN, 1994; SATO; HATTORI, 1996; KIERDORF *et al.*, 1996, 2000, 2004; SATO *et al.*, 1996; LUKACS, 1999a, 1999b, 2001b; DOBNEY; ERVYNCK, 2000; GUATELLI-STEINBERG, 2000; DIRKS *et al.*, 2002; BRAUNN; FERIGOLO, 2004; DOBNEY *et al.*, 2004; FRANZ-ODENDAAL, 2004; SKINNER; HOPWOOD, 2004; WITZEL *et al.*, 2006). Tais defeitos caracterizam-se pela redução na espessura do esmalte dentário, devido a interrupções na deposição de cálcio pelos ameloblastos (células especializadas que produzem esmalte) durante a amelogênese (processo de formação do esmalte) (GOODMAN; ROSE, 1990; HILLSON, 1996; HILLSON, 2005; HILLSON; BOND, 1997; KIERDORF *et al.*, 2006). As alterações manifestam-se através de pequenos orifícios organizados em filas ou distribuídos difusamente na superfície do esmalte em sulcos de diferentes larguras e até mesmo pela ausência total de esmalte em áreas mais ou menos extensas (F.D.I. COMMISSION ON ORAL HEALTH RESEARCH AND EPIDEMIOLOGY, 1982).

A amelogênese ocorre em duas fases: uma secretora, na qual a matriz do esmalte é formada e a mineralização inicia e, uma fase de maturação, na qual a mineralização é finalizada (HUTCHINSON; LARSEN, 1988; BHASKAR, 1989; HILLSON, 2005; WITZEL *et al.*, 2006). Na fase secretora, os ameloblastos secretam uma matriz composta por duas classes de proteínas, as amelogeninas e as enamelinas, bem como cálcio e fosfatase alcalina. As amelogeninas controlam o crescimento e a orientação dos cristais de esmalte (GUATELI-STEINBERG, 2001). A deposição do esmalte sobre a coroa dentária realiza-se em camadas, iniciando a partir da junção esmalte-dentina (JED) e prosseguindo até alcançar a superfície externa. Primeiramente o esmalte cobre o ápice da coroa e, uma vez atingida sua

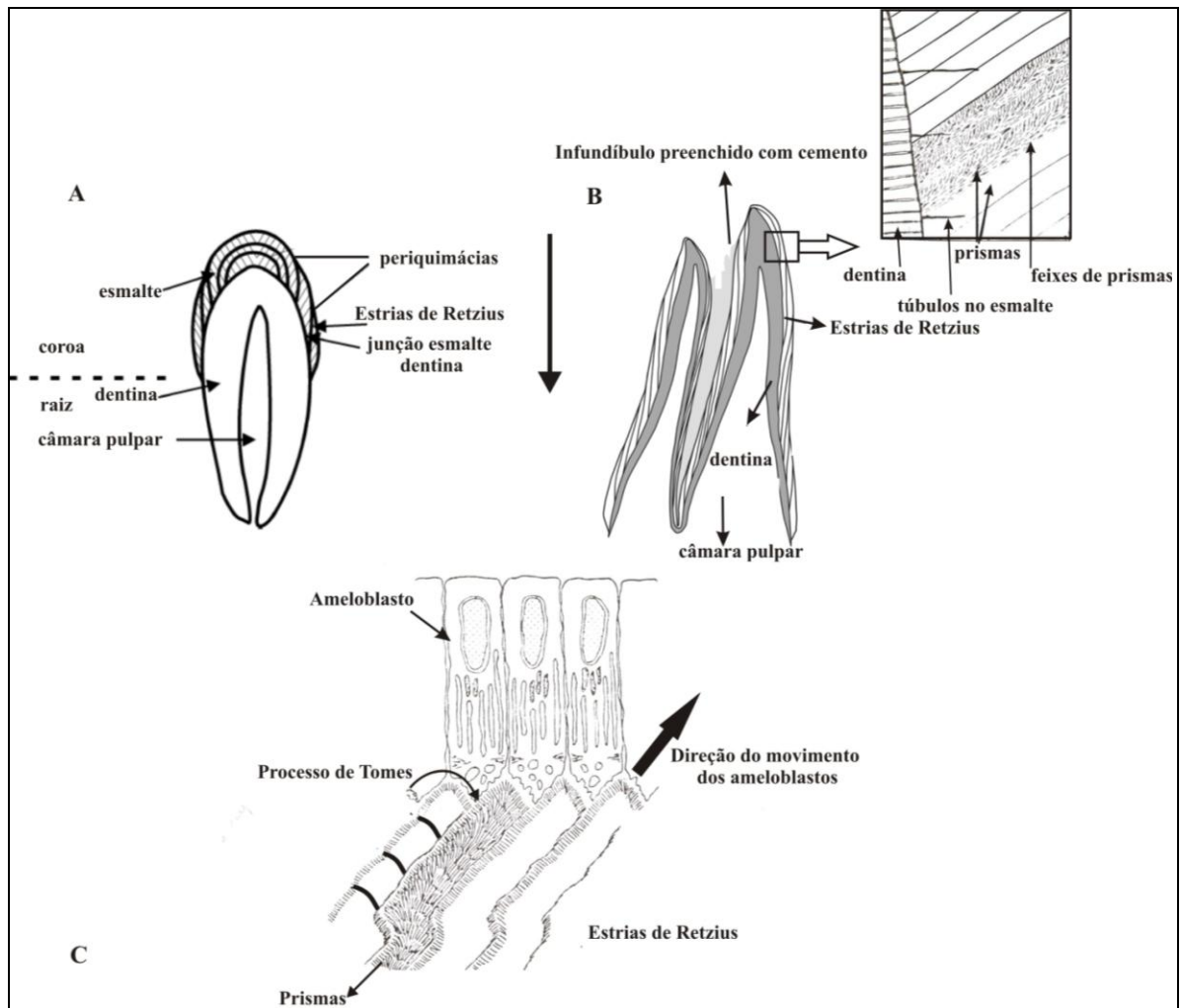
completa espessura, novas camadas são depositadas, cobrindo a circunferência do dente (Figura 6A). No momento inicial da formação do esmalte, cada ameloblasto possui um prolongamento citoplasmático na sua porção distal, chamado de processo de Tomes, por onde ocorre a secreção da matriz protéica. Com o aumento da atividade celular, o processo de Tomes alonga-se, formando uma nova superfície secretora. Em razão disso, os ameloblastos passam a ter duas superfícies secretoras, que se orientam em certo ângulo uma da outra, causando a característica organização microestrutural do esmalte dos mamíferos. Esta microestrutura é formada de estruturas alongadas hexagonais, os prismas<sup>1</sup>, e de uma substância que a une, a substância interprismática (Figura 6B-C). Koenigswald e Clemens (1992) classificaram hierarquicamente a microestrutura do esmalte, identificando quatro níveis estruturais: **1**, cristais, **2**, prismas, **3**, tipos de esmalte e, **4**, organização dos diferentes tipos de esmalte, determinada pelo arranjo de grupos de prismas em um dente (denominada “Schmelzmuster”).

À medida que migram ritmicamente, os ameloblastos movem-se uma certa distância por dia, e então retomam sua atividade. É possível observar essa aposição sucessiva de camadas do esmalte através das linhas ou estrias de Retzius. Estas marcas aparecem como linhas escuras em cortes longitudinais do esmalte observados ao microscópio (Figura 6B), e, quando alcançam a superfície externa podem ser observadas macroscopicamente, sendo denominadas periquimácias (Figura 6A). Sua periodicidade varia entre as espécies, mas é constante na dentição de um indivíduo (GUATELI-STEINBERG, 2001).

Na fase de maturação, ocorre um processo de mineralização mais intenso, sendo que a água e materiais orgânicos são substituídos por hidroxiapatita (GUATELI-STEINBERG, 2001). O esmalte, completamente formado, é a substância mais dura do corpo, altamente mineralizado, composto por grupos de cristais de hidroxiapatita similarmente orientados e contendo 97% de sais de cálcio e apenas 3% de água e matéria orgânica (CARLSON, 1990), característica conveniente para o processo de mastigação (GOODMAN; ROSE, 1990).

---

<sup>1</sup> The term “prism” does not adequately describe all enamel structures, many of which bear little or no similarity to crystallographic prisms. However, this term, which was originally applied to human enamel, is entrenched in the literature and is not likely to be replaced by a more accurate term for general descriptive purposes (CARLSON, 1990, p. 535).



**FIGURA 6** – A. Esquema de um dente braquiodonte, onde a flecha lateral indica a direção da secreção do esmalte B. Esquema de um molar hipsodonte, com a câmara pulpar ainda em desenvolvimento; detalhe: diagrama com a microestrutura do esmalte e dentina. C. Desenho esquemático da relação entre os ameloblastos e os prismas do esmalte durante a amelogênese. (modificado de Carlson, 1990, Goodman e Rose, 1990, e Hillson, 2005).

Os diferentes tipos de má-formações do esmalte estão relacionados com a fase da amelogênese em que ocorrem as disfunções temporárias e permanentes dos ameloblastos, sendo geralmente definidos como hipoplasias e hipomineralizações (SUGA, 1989). As hipoplasias ocorrem devido a distúrbios durante a produção e secreção de substâncias orgânicas pelos ameloblastos no estágio de secreção da matriz, enquanto que as hipomineralizações são uma mudança qualitativa da matriz por vários tipos de desordens dos ameloblastos no estágio de maturação, o que não é facilmente detectado por métodos histológicos usuais. Enquanto que na hipoplasia será encontrado um defeito no esmalte, na hipomineralização será observada uma deficiência no conteúdo mineral do esmalte,

resultando na descoloração do mesmo (NEIBURGER, 1990). A identificação de hipomineralização é dificultada por ser facilmente confundida com efeitos diagenéticos, sendo geralmente não investigada em materiais fósseis.

### 1.2.2 Classificação das Hipoplasias de Esmalte

O Grupo de Trabalho da Comissão de Saúde Oral, Pesquisa e Epidemiologia, do Congresso Mundial de Odontologia (Rio de Janeiro, 1981), propôs uma classificação dos defeitos do esmalte baseada em critérios morfológicos (F.D.I. COMMISSION ON ORAL HEALTH RESEARCH AND EPIDEMIOLOGY, 1982): i) quanto aos tipos: a, opacidade; b, hipoplasia (orifícios, sulcos horizontais ou verticais, ausência de esmalte); c, descolorações (sem opacidade); d, outros; e, combinações dos anteriores; ii) quanto ao número de lesões: a, única; b, múltipla; c, difusa; iii) quanto à localização: a, na metade gengival; b, na metade incisiva; c, oclusal (molares e pré-molares); d, cuspidal (ápice da cúspide).

Infelizmente, apenas alguns desses itens são plenamente utilizáveis em Paleopatologia Humana e de vertebrados não-humanos. Alterações *post mortem* sofridas pelos dentes devidas ao intemperismo, degeneração da matéria orgânica e à permineralização dificultam a avaliação das opacidades e descoloração, por exemplo (FERIGOLO, 1987a).

Muitos autores também atribuem graus de severidade às hipoplasias, baseados principalmente na morfologia das mesmas e em sua distribuição na coroa dentária. Quanto à severidade das lesões, são reconhecidos dois tipos de HE, determinada pelo número de ameloblastos que sofrem interrupção de sua atividade secretória durante a amelogênese: i) hipoplasia tipo **M**, caracterizada por orifícios lineares e periquimácias; e ii) hipoplasia tipo **G**, caracterizada por orifícios irregulares, representando eventos mais severos de interrupção (HILLSON, 1986). Melo *et al.* (2007), ao estabelecerem critérios para classificar graus de severidade aos diferentes tipos de HE em *T. platensis*, atribuem grau máximo às lesões que formam sulcos de “pits” no esmalte, considerando este tipo como crítico.

Contudo, conforme Witzel *et al.* (2008), a severidade da HE também deve ser deduzida através da relação entre a atividade secretória dos ameloblastos e as alterações correspondentes da organização microestrutural do esmalte. Witzel *et al.* (2008), estabeleceram três limiares que influenciariam na formação dos diferentes tipos de HE, sendo



que os diferentes tipos de defeitos no esmalte são formados quando o impacto supera um determinado limiar (GOODMAN; ROSE, 1990).

A HE depende, sobretudo, da severidade do estresse enfrentado pelo indivíduo, que pode causar distúrbios temporários ou permanentes na atividade dos ameloblastos. Conforme Buikstra e Cook (1980), cada cavidade ou “pit” da HE envolve e inibe muitos ameloblastos, mas não afeta o funcionamento normal dos demais. Cada evento de estresse afetaria várias células ao mesmo tempo, resultando em bandas de defeitos formadas em regiões similares da coroa. Quando há uma expressão mais severa, com completo desarranjo na estrutura do esmalte, sabe-se que houve envolvimento de um número maior de células. Como as mesmas causas que afetam a secreção do esmalte também podem perturbar a maturação, os defeitos de microestrutura do esmalte e hipoplasias representam uma sequência gradual de respostas à agressão, sendo as hipoplasias o impacto máximo.

Conforme Hillson e Bond (1997), a aparência macroscópica dos defeitos do esmalte depende da intensidade e da duração da agressão aos ameloblastos, do número de células envolvidas e de sua posição na coroa no momento da alteração. Além disto, da diferente sensibilidade espécie-específica e entre os tipos de dentes. A avaliação de padrões de estresse na infância, em material humano, com base na histologia do esmalte dentário já é rotineiramente utilizada em pesquisas de Paleopatologia (MARKS, 1992).

### **1.2.3 Etiologia**

A HE tem sido mais frequentemente relacionada a enfermidades nutricionais, sobretudo carenciais, sendo utilizada como indicador de saúde paleonutricional ou, de estresse ambiental, já que os sinais deixados nos dentes são interpretados como resultantes de períodos de escassez de recursos alimentares, fornecendo dados indiretos sobre o estado nutricional das populações afetadas (FERIGOLO, 1987a; NEIBURGER, 1990; GOODMAN; ROSE, 1990; DOBNEY; ERVYNCK, 2000). A HE é uma resposta comum a múltiplos agentes patológicos, sendo, portanto, não específica, e podendo estar relacionada a muitas desordens sistêmicas.

Os estudos da HE têm apontado as mais numerosas e variadas causas, não sendo simples o diagnóstico diferencial das mesmas nem mesmo em material recente, onde são possíveis os mais variados exames complementares. Tanto maior é, então, o problema quanto ao diagnóstico em material paleopatológico. Para o diagnóstico diferencial, é

necessário que se possua o esqueleto completo ou, pelo menos, as partes importantes para tal. No material fóssil disponível, extremamente fragmentado e coletado como fragmentos isolados, tal diagnóstico diferencial é quase impossível. Nas últimas duas décadas, inúmeros textos de Paleopatologia têm se preocupado em investigar e discutir causas para a HE, desde distúrbios fisiológicos até comportamentais (FERIGOLO, 1987a).

Segundo Kreshover (1960), a HE e os defeitos da dentina são não-específicos por natureza e podem estar relacionados a uma ampla gama de distúrbios sistêmicos. Esses, dependendo de sua severidade e da resposta tecidual, resultarão nos defeitos dos tecidos dentários, esmalte e dentina. Ferigolo (1987a) descreve uma lista das enfermidades que mais frequentemente se associam à HE e que, teoricamente, embora até hoje só raramente o tenham sido, podem ser diagnosticadas em vista de outros sinais no esqueleto. Infelizmente, alguns desses sinais são de difícil avaliação em material esquelético arqueológico ou fóssil (*e.g.*, densidade óssea), embora sejam frequentemente utilizáveis em medicina, provavelmente porque dificilmente são encontrados fósseis com crânios completos e com a dentição intacta (FRANZ-ODENDAAL, 2004).

Segundo Pindborg (1982), as causas da HE em humanos são sistêmicas e locais. As causas sistêmicas seriam: 1) enfermidades determinadas geneticamente 2) anomalias cromossômicas; 3) defeitos congênitos; 4) erros inatos do metabolismo; 5) distúrbios neonatais; 6) infecções; 7) distúrbios neurológicos; 8) endocrinopatias; 9) déficits nutricionais; 10) nefropatias; 11) infecções do aparelho urinário; 12) enteropatias; 13) enfermidades hepáticas e 14) intoxicações. Entre as causas locais, encontram-se: 1) trauma mecânico agudo, 2) queimadura elétrica, 3) irradiação, 4) infecções (osteíte periapical e maxilite aguda neonatal) e 5) odontodisplasia regional.

Vários estudos têm se preocupado com as causas da HE em ungulados recentes e fósseis, podendo ainda ser incluídos entre os agentes etiológicos o parasitismo e a fluorose, identificados a partir de experimentos controlados e observação de bovídeos domésticos (SHEARER *et al.*, 1978; SUCKLING *et al.*, 1983; SHUPE *et al.*, 1984), bem como períodos de condições ambientais adversas, inferidos a partir de análises com isótopos de oxigênio em girafas fósseis (FRANZ-ODENDAAL *et al.*, 2003).

O estresse neonatal e a separação das crias de suas mães são apontados como causadores de HE em rinocerontes fósseis (MEAD, 1999), bem como o estresse durante o período de substituição do leite materno por gramíneas na dieta (DOBNEY; ERVYNCK, 2000). Em bisões pré-históricos, fatores como estresse nutricional fetal, mudanças na

disponibilidade e qualidade de gramíneas durante alterações climáticas sazonais e, fotoperiodicidade também são causas inferidas (WILSON, 1988; NIVEN *et al.*, 2004).

Segundo Ferigolo (1987a), as causas de deficiência nutricional são múltiplas, sendo as principais as referentes ao nascimento prematuro e outros distúrbios neonatais, diarreias e infecções. Estas tanto podem ser o fator primordial quanto um fator sinérgico com outras causas de subnutrição. Além dos déficits nutricionais, principalmente por falta de ingestão, tem sido dada ênfase à hipertermia na etiologia da HE, qualquer que seja a sua causa. Além disso, outros fatores que não a hipertermia, comuns a várias enfermidades, por exemplo a anóxia ou outras alterações metabólicas, podem ser os principais ou fatores desencadeadores (KRESHOVER, 1960).

Entre as causas apontadas para a HE encontra-se a fluorose. Byerly (2007) relaciona a HE em bisões pleistocênicos à contaminação por fluoreto, que poderia ter ocorrido devido ao consumo de águas geotermiais e pelo forrageio em áreas com solo vulcânico. Contudo, o autor não conseguiu corroborar sua hipótese devido ao fato do material ser fragmentário, não apresentando elementos pós-cranianos suficientes para análises histológicas, de raios-x, nem testes químicos, a fim de testar o diagnóstico da fluorose.

#### **1.2.4 Hipoplasia de esmalte em mamíferos ungulados fósseis**

Mead (1999) descreve a natureza e a localização da HE em rinocerontes fósseis (*Teleoceras* Hatcher, 1894) e, propõe algumas causas que podem tê-la originado, com base em características do comportamento de rinocerontes atuais, como o abandono de filhotes pelas fêmeas, levando a um estresse nutricional que se reflete nas alterações do esmalte dentário, o qual se encontra em desenvolvimento neste período.

Niven e Wojtal (2002) estudaram as alterações dentárias de proboscídeos fósseis (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) de sítios arqueológicos do Pleistoceno superior da Alemanha. Observou-se uma alta frequência de sulcos lineares no cemento que se deposita ao redor da coroa dentária nestes animais. Entre as possíveis causas para estes defeitos discutidas neste estudo, encontra-se a HE devida a períodos de estresse fisiológico. Os próprios autores alertam para a necessidade de análises histológicas de esmalte e dentina para testar tal hipótese. Kierdorf (2006) faz referência a este estudo, enfatizando a necessidade da análise da microestrutura do esmalte para confirmar ou não o diagnóstico de

HE. No caso da dentição dos mamutes, segundo ele, os autores podem ter diagnosticado equivocadamente a HE, já que a deposição do cimento coronal pode vir a interferir na observação do esmalte.

Franz-Odendaal *et al.* (2003) realizaram estudo sobre a HE linear em dentes de girafas fósseis do Plioceno inferior da África do Sul. Esta fauna inclui vários mamíferos herbívoros hipsodontes, sendo a girafa extinta *Sivatherium hendeyi* Harris, 1976 a mais abundante, e é a única que inclui grandes vertebrados representantes do limite Mioceno/Plioceno, cenário de grandes mudanças climáticas globais. Baseados em análises com isótopos de oxigênio, os autores relacionam a alta incidência de HE linear com condições ambientais adversas, nas quais a aridez substituiu um clima frio e chuvoso. A dentição das girafas, segundo os autores, apresentou HE atribuída ao estresse enfrentado durante o desmame pelos filhotes, sendo tal dedução baseada na possível similaridade de comportamento e crescimento dentário entre as girafas atuais e as fósseis. Os autores ressaltam a relevância das análises com isótopos de oxigênio, importante ferramenta para compreensão do comportamento dos fósseis e do contexto ambiental sob o qual as alterações dentárias se manifestaram.

Byerly (2007) apresenta inúmeras paleopatologias, dentre elas a HE, em bisões do limite Pleistoceno/Holoceno da América do Norte. O autor atribui a grande incidência de HE a estresse sazonal, *e.g.*, por deficiências sazonais no tempo do nascimento, ao desmame, à qualidade e disponibilidade de forrageio em estações frias ou, a déficits minerais relacionados à sazonalidade.

### **1.2.5 Hipoplasia de esmalte em *Toxodon***

Os dentes de *Toxodon* apresentam frequentemente HE, sendo que ela se apresenta como linhas contínuas ou série de pontos, onde o esmalte é mais delgado, alternadas com faixas normais em toda a série dentária. Ferigolo (1992, p. 221) sugere que “the relative frequency of such hypoplastic lines in the extinct taxa during the phyletic evolution of the Notoungulata, if found to increase over time, could indicate a paleonutritional factor as the causative of toxodont extinction in Pleistocene times?”. Assim, o estudo minucioso da HE, numa perspectiva paleoepidemiológica torna-se de fundamental importância, visto que, esta alteração dentária pode ser um sinal das causas que levaram à extinção deste notoungulado no

final do Pleistoceno. Melo *et al.* (2005, 2007) também apontam a importância de estudos paleoepidemiológicos não só neste táxon, mas também em materiais de diversas localidades e faunas pleistocênicas, a fim de ampliar a amostragem e oferecer uma melhor contribuição estatística à compreensão da HE e sua relação com a saúde de populações pretéritas de mamíferos da América do Sul.

Melo *et al.* (2005) criaram uma nova proposta metodológica para a análise macroscópica da HE em *Toxodon platensis*, adaptando métodos já existentes (KNICK III, 1982; WESOLOWSKI; SANTOS, 1992) às dificuldades de estudo neste material, geralmente fragmentário, com significativos efeitos diagenéticos e, pertencente a um mamífero de dentição com crescimento contínuo, sobre o qual nada se conhece sobre os processos de erupção e crescimento. Com a aplicação deste método, os autores compararam dados como a relação de cada porção de dente analisado (considerando todas as faces), o grau máximo de hipoplasia em cada face e, a ocorrência de HE em todas as áreas observadas em cada dente, analisando comparativamente espécimes do Rio Grande do Sul, São Paulo e Pernambuco. Conforme estes estudos, os espécimes do sul do Brasil são mais afetados do que aqueles do nordeste e sudeste do país, o que sugeriria maior pressão ecológica sobre os animais daquela região, que provavelmente se extinguíram ou migraram para regiões intertropicais com o máximo glacial, sendo os animais de Pernambuco menos afetados por se encontrarem em uma região intertropical.

Ferigolo (1987a, 1987b, 1992) e Ferigolo e Leães (1989) descrevem hipoplasia HE em taiassuídeos e toxodontídeos quaternários, sendo tal alteração presente na maioria dos dentes dos espécimes observados. Nestes trabalhos, é proposta a existência de uma relação entre a hipoplasia e *deficits* paleonutricionais sazonais cíclicos.

Ferigolo (1993a, 1993b, 1993c, 1999) relaciona a HE em *Toxodon* com sinais de estresse ambiental quando discute o papel dos fatores ambientais nas extinções de grandes herbívoros sul-americanos no Pleistoceno superior. O autor discute a provável relação da entrada de patógenos introduzidos pelos imigrantes norte-americanos com a extinção da megafauna sul-americana após o Grande Intercâmbio Biótico Americano.

Cartelle (1994) registra HE em espécimes de *T. platensis* da Coleção de Paleontologia da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, referindo ainda que tal alteração também é frequente em outros notoungulados, como *Trigodonops lopesi* e, em roedores, como *Nechoerus sulcidens* Lund, 1839.

### 1.3 Objetivos

- a) Determinar qualitativa e quantitativamente a ocorrência da HE nos incisivos, pré-molares e molares, superiores e inferiores, na amostra de *Toxodon* proveniente de depósitos pleistocênicos do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.
- b) Descrever a microestrutura do esmalte de *Toxodon*.
- c) Determinar a presença ou não, e a frequência de alterações microestruturais no esmalte e dentina, e sua possível relação com a HE.
- d) Analisar comparativamente as alterações macroscópicas devidas à HE na amostra de *Toxodon* do RS/Brasil e região pampeana da Província de Buenos Aires/Argentina.
- e) Discutir a possibilidade de relação ou não entre as alterações ambientais do Pleistoceno superior e a ocorrência de HE em *Toxodon*.
- f) Discutir a possibilidade de relação de tais alterações ambientais com a extinção de *Toxodon*.

## **2. ÁREA DE ESTUDO**

### **2.1 Localização, aspectos gerais e inferências paleoambientais das principais localidades pleistocênicas do Rio Grande do Sul com registros de *Toxodon***

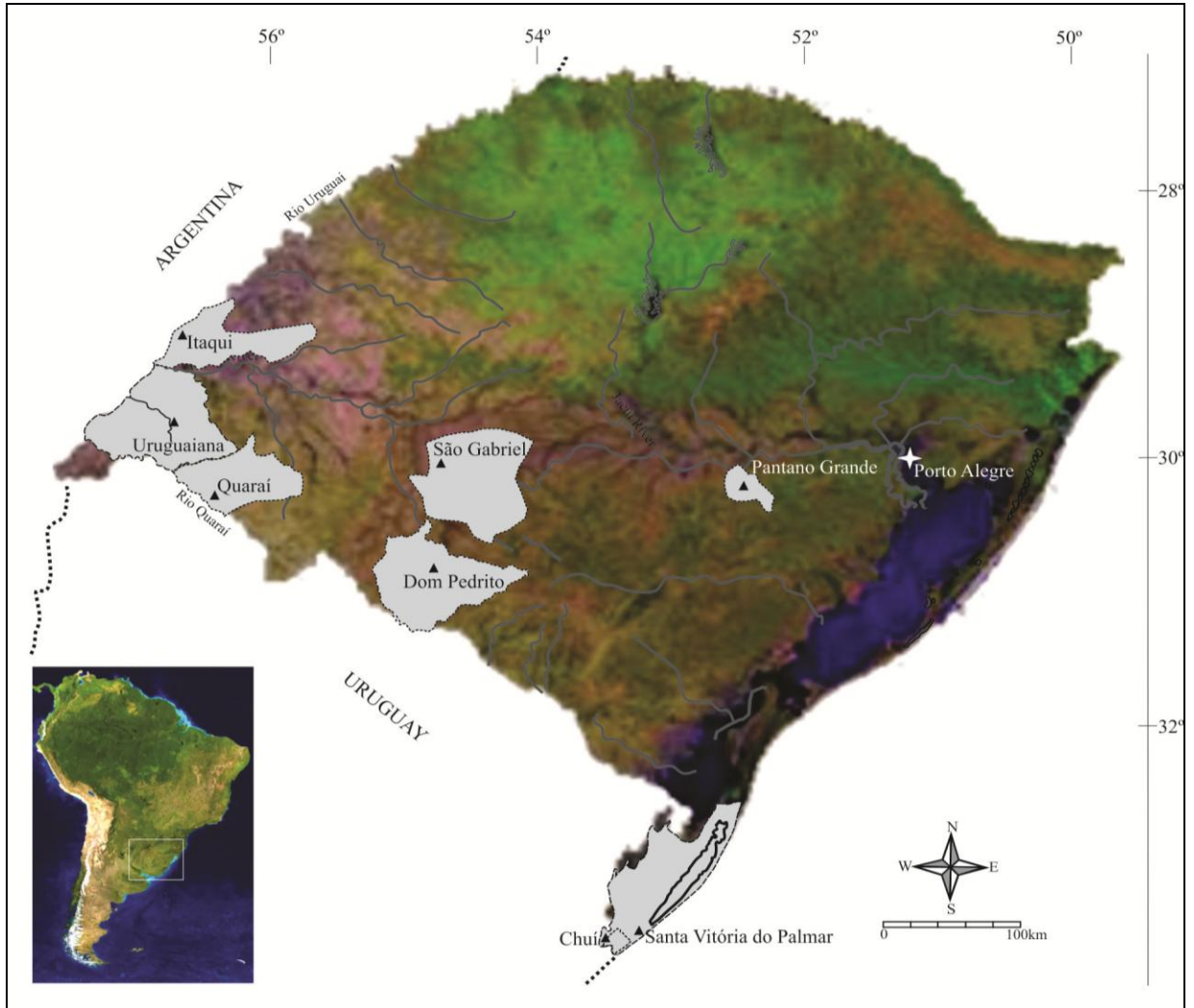
Os mamíferos pleistocênicos do RS procedem de cerca de dezesseis localidades fossilíferas, principalmente da região oeste e da PCRS<sup>2</sup> (RIBEIRO; SCHERER, 2009). Os depósitos nos quais foi coletado o material estudado podem ser caracterizados como sedimentitos de origem fluvial da Formação Touro Passo e fácies lagunares do sistema deposicional Barreira III, ocorrente ao longo da PCRS (linha de praia atual e Arroio Chuí). Para fins de comparação, foram examinados fósseis provenientes de depósitos pleistocênicos da região pampeana da Argentina. A seguir serão descritos os aspectos gerais das localidades fossilíferas das quais provêm os fósseis de *Toxodon* utilizados neste estudo (Figura 7), com ênfase para a porção sul da PCRS, da qual procede a maior parte do material.

#### **2.1.1 Formação Touro Passo**

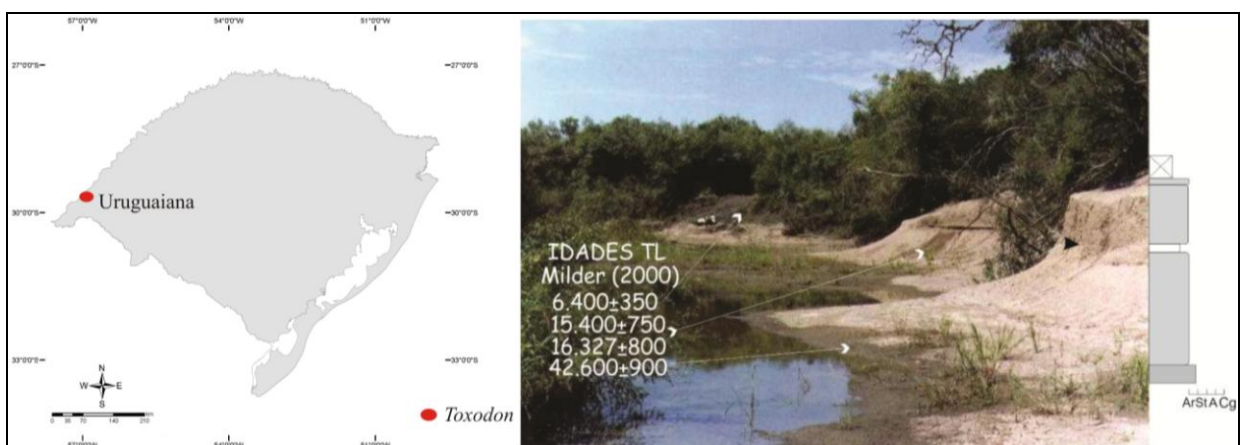
A Região oeste do Estado do Rio Grande do Sul, onde se encontra o Quaternário Continental, possui a maior concentração de localidades fossilíferas do Pleistoceno, principalmente nos municípios de Uruguaiana, Alegrete, Quaraí e Barra do Quaraí. Nesta região estão formalmente reconhecidas a Formação Touro Passo (depósitos de planície de inundação; BOMBIN, 1976) e a Aloformação Guterres, depósitos sedimentares aluviais, conglomerados e arenitos conglomeráticos a finos (DA-ROSA, 2009; DA-ROSA; MILDER, 2001), com idade entre 40.000 e 80.000 anos AP, (datação por termoluminescência TL; DA-ROSA; MILDER, 2001) (Figura 8).

---

<sup>2</sup> Planície Costeira do Rio Grande do Sul



**FIGURA 7** – Principais localidades fossilíferas do Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul onde foram coletados espécimes de *Toxodon*.



**FIGURA 8** – A, Localização do Arroio Touro Passo, Município de Uruguai, e perfil estratigráfico com datações do afloramento em suas barrancas com maior frequência de mamíferos fósseis (Bombin, 1976). Foto: Átila Da-Rosa.



Na Bacia do Rio Uruguai, entre os rios Ibicuí e Quaraí (BOMBIN; KLAMT, 1976), os sedimentos da Formação Touro Passo afloram em diferentes locais do extremo oeste do RS, com destaque para o Município de Uruguaiana, junto ao Arroio Touro Passo. Segundo Da-Rosa (2003), todos os depósitos sedimentares produzidos por drenagens devem ser correlacionados à Formação Touro Passo, quando pertencentes ao Sistema Fluvial Uruguai. Esta formação é constituída por dois níveis (membros): um Membro Rudáceo inferior ( fácies conglomerática), e um Membro Lamítico superior ( fácies lamítica), depositados pelo Arroio Touro Passo após o Último Máximo Glacial (UMG; BOMBIN 1976). A fácies lamítica é o nível de onde provém a maior parte dos fósseis de vertebrados, principalmente de mamíferos (RIBEIRO *et al.*, 2007; RIBEIRO; SCHERER, 2009; KERBER; OLIVEIRA, 2008), sendo também registrados invertebrados (moluscos bivalves e gastrópodes) e plantas (tronco carbonizado; DA-ROSA, 2009).

Quanto aos aspectos cronológicos da Formação Touro Passo, Bombin (1976) propôs uma idade entre 13.000 e 12.000 anos AP  $^{14}\text{C}$  para a fácies conglomerática e entre 12.000 e 3.500 anos AP  $^{14}\text{C}$  para a fácies lamítica. Portanto Pleistoceno final/Holoceno, correlacionando-a com a Formação Sopas do Uruguai e a Formação Luján da Argentina, enquanto Oliveira (1992) atribuiu a ela a mesma idade, com base em materiais de *Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus, 1766 e *Holochilus brasiliensis* Desmarest, 1819. Em trabalho mais recente, Milder (2000) propôs idades entre 42.000 anos AP TL na base da fácies lamítica e 6.000 anos AP TL para os solos. Já para a porção média desta mesma fácies, foram obtidas idades entre  $15.400 \pm 750$  e  $16.327 \pm 800$  anos AP TL, evidenciando a existência de diferentes idades para o Membro Lamítico (MILDER, 2000; DA-ROSA, 2003). Idades entre 18.570 e 20.690 anos AP  $^{14}\text{C}$  foram propostas por Kotzian *et al.* (2005) e Kotzian e Simões (2006), com base em datações radiocarbônicas em conchas de moluscos.

### **2.1.2 Planície Costeira do Rio Grande do Sul**

A PCRS, apresenta na sua porção emersa, cerca de 620 km de extensão, e até 100 km de largura em certos locais, desenvolvendo-se entre os paralelos 29°S e 34°S de latitude, desde a desembocadura do Rio Mampituba em Torres, ao Norte, até a foz do Arroio Chuí, ao Sul (Figura 9A) (TOMAZELLI; VILLWOCK, 1996). A PCRS representa a província sedimentar mais recente do território gaúcho, estando envolvidos em sua evolução

vários ambientes deposicionais, desenvolvidos principalmente pelas oscilações do nível do mar, controlados pelos ciclos glaciais e interglaciais do Pleistoceno (BUCHMANN *et al.*, 2009).

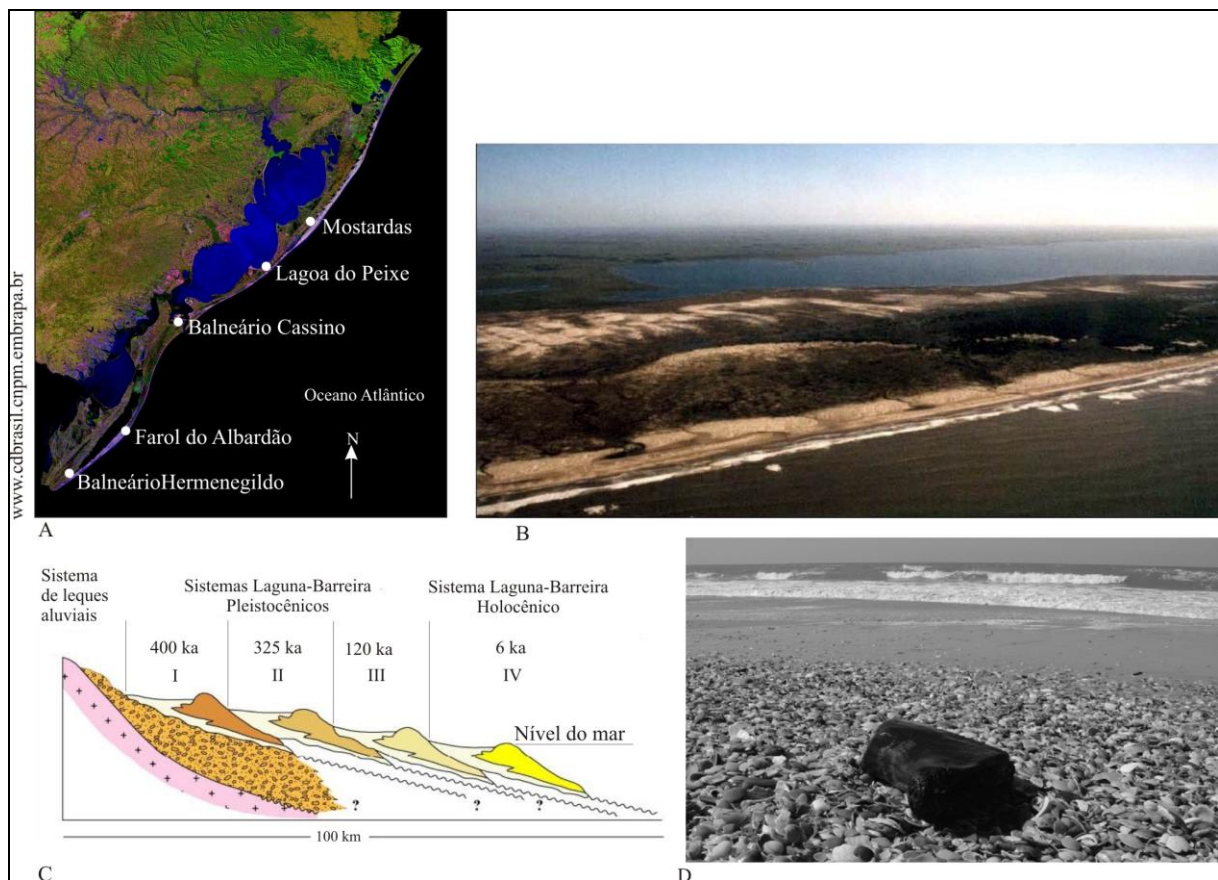
Conforme o modelo evolutivo de Villwock *et al.* (1986), a PCRS, essencialmente arenosa, se desenvolveu sob o controle das variações climáticas e das flutuações do nível relativo do mar no Quaternário, acumulando sedimentos em dois tipos principais de sistemas deposicionais: (1) um sistema de leques aluviais, que ocupa uma faixa contínua ao longo da parte mais interna da planície, e (2) quatro distintos sistemas deposicionais transgressivos-regressivos do tipo laguna-barreira, relacionados a quatro eventos transgressivos do nível do mar (sistemas I, II, III pleistocênicos e IV, holocênico) (Fig. 9B-C). Cada um destes sistemas desenvolveu-se através de uma barreira arenosa costeira durante um episódio de máxima transgressão marinha. Devido a estas flutuações do nível do mar, vários depósitos formaram-se em ambientes continentais, transicionais e marinhos, sendo encontrado abundante registro de fósseis (BUCHMANN, 1994). Estas oscilações ocorridas no Quaternário tiveram fundamental importância no desenvolvimento da PCRS, sendo sua geomorfologia influenciada pelas migrações da linha de costa (BUCHMANN, 2002).

A PCRS apresenta diferenças quanto à sua declividade, ocorrendo menor ângulo ao norte, e maior ângulo ao sul, em relação ao nível relativo do mar. Como resultado dessas diferenças, ocorreram variações na velocidade horizontal durante a transgressão Holocênica, entre 18.000 e 6.000 anos AP, ocasionando maior erosão do mar sobre sedimentos continentais pleistocênicos ao norte em comparação com a região sul. Este comportamento resultou na melhor preservação de feições deposicionais, de idade pleistocênica, na porção sul (BUCHMANN, 1994).

A área-fonte dos fósseis pleistocênicos (marinhos e continentais) parece estar relacionada à variação do nível relativo do mar ocorrida no Pleistoceno superior (Transgressão Cananea). Este evento transgressivo/regressivo do mar depositou um pacote de areias quartzosas de origem praial e marinha rasa denominado Sistema Laguna-Barreira III, estimado em 120.000 anos AP (Lujanense; VILLWOCK; TOMAZELLI, 1995), sendo correlacionado ao último pico interglacial pleistocênico.

Os fósseis encontrados ao longo da plataforma continental, extremamente fragmentários e isolados, são dispersos de forma rolada na atual linha de praia (Figura 9D), provenientes do retrabalhamento pelos processos hidrodinâmicos atuais sobre várias áreas-fonte da plataforma interna, constituídas por parcéis submersos, representados por

afloramentos de rochas carbonáticas fortemente cimentadas (BUCHMANN, 1994, 2002; LIMA *et al.*, 2006, LOPES *et al.*, 2001), com consequente transporte e depósito do material erodido (Figura 9D). Diversos depósitos fossilíferos são encontrados ao longo de quase todo litoral, contendo fósseis de vertebrados e invertebrados marinhos e terrestres (megafauna, peixes teleósteos, elasmobrânquios, cetáceos, equinodermos e crustáceos; LOPES, 2006), bem como aves marinhas (LOPES *et al.*, 2006) e répteis (HSIOU; FORTIER, 2007).



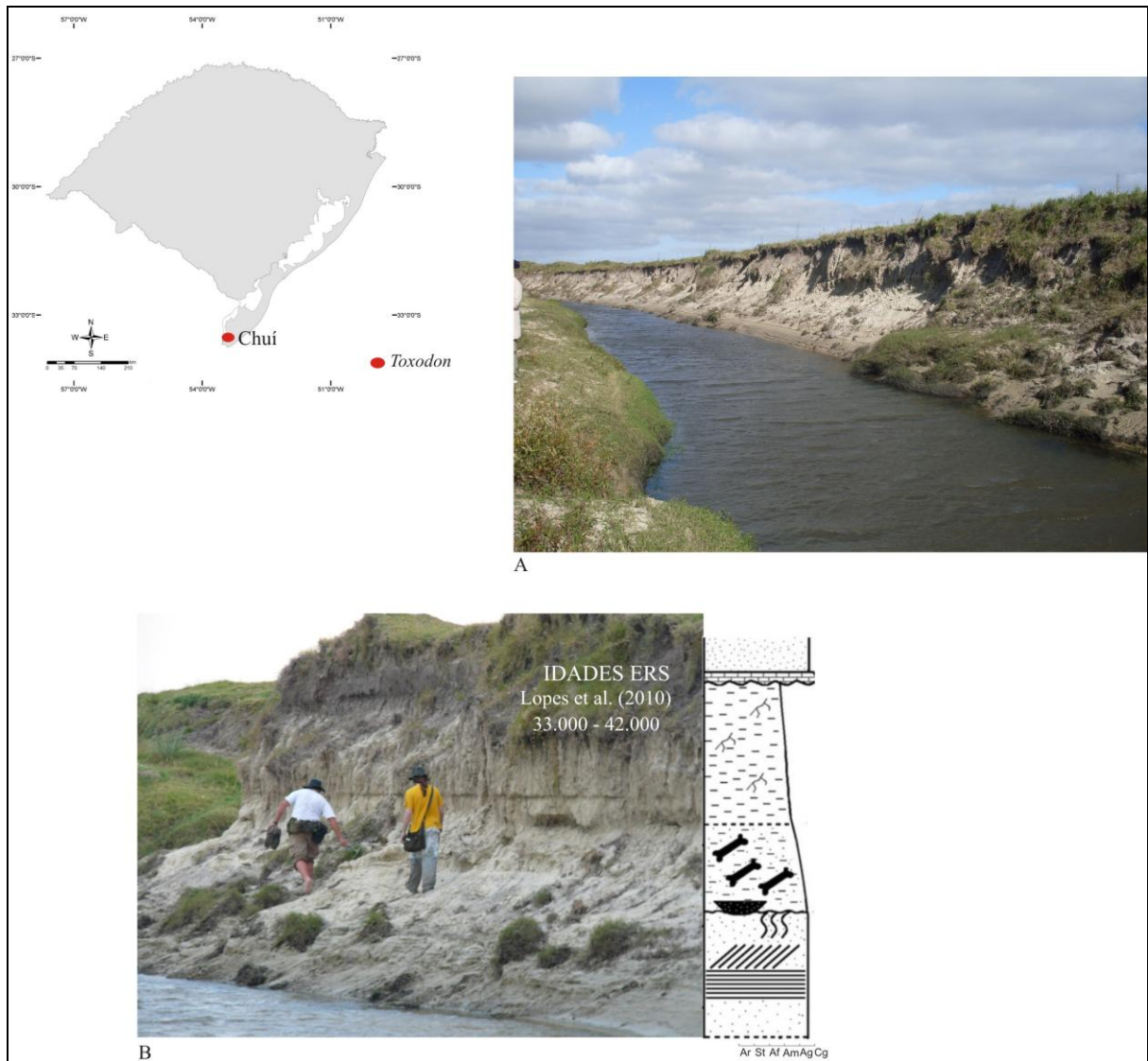
**FIGURA 9** – **A**, Carta-imagem da PCRS mostrando os principais pontos onde foram encontrados espécimes de *Toxodon* (BUCHMANN *et al.*, 2009); **B**, Visão panorâmica do Balneário Hermenegildo; **C**, Corte esquemático transversal aos sistemas deposicionais da PCRS, evidenciando os quatro sistemas laguna-barreira (modificado de Tomazelli e Villwock, 2005); **D**, Fóssil de mamífero terrestre sobre a acumulação de bioclastos ao longo da praia conhecida como “concheiros” (Município de Santa Vitória do Palmar). Fotos: Francisco S. Buchmann (B) e Renato Lopes (D).

São inúmeros os trabalhos com a paleofauna pleistocênica na PCRS, com destaque para os mamíferos da megafauna, fósseis mais abundantemente encontrados (*e.g.* SOUZA-CUNHA, 1959; SOUZA-CUNHA; NUNAN, 1980; SOUZA-CUNHA; MAGALHÃES, 1981; SOUZA-CUNHA *et al.*, 1992; OLIVEIRA, 1992, 1996; DREHMER; RIBEIRO, 1998; RIBEIRO *et al.*, 1998; BERGQVIST *et al.*, 1999; LOPES *et al.*, 2001, 2005,

2010; PITANA; RIBEIRO, 2003; RODRIGUES; FERIGOLO, 2004, RODRIGUES *et al.*, 2004; PITANA *et al.*, 2005; HOLANDA *et al.*, 2005; OLIVEIRA; PEREIRA, 2006; GADENS-MARCON, 2007; SCHERER *et al.*, 2006, 2007; PITANA, 2011), incluindo as ordens Artiodactyla, Carnivora, Cetacea, Notoungulata, Litopterna, Perissodactyla, Proboscidea, Xenarthra e Rodentia.

Também nas margens do Arroio Chuí, depósito fossilífero continental mais expressivo da PCRS, no extremo sul do Brasil, próximo à fronteira com o Uruguai, um grande número de fósseis pleistocênicos é encontrado. Este arroio nasce como uma drenagem dos banhados localizados ao sul do Banhado do Taim, estendendo-se por aproximadamente 25 Km, fluindo sobre terrenos associados ao sistema deposicional Lagunar III (Villwock *et al.*, 1986) e desaguando no Oceano Atlântico. Os principais afloramentos fossilíferos emersos estão nas barrancas do arroio, a montante da ponte para o Balneário do Hermenegildo (BUCHMANN *et al.*, 2009). Analisando comparativamente a paleofauna do Arroio Chuí, é possível correlacioná-la com a da porção sul da PCRS, sendo os fósseis originários de depósitos flúvio-lacustres similares (BUCHMANN *et al.*, 2009) (Figura 10). Quanto aos aspectos tafonômicos, nos depósitos do Arroio Chuí os fósseis podem ser encontrados *in situ*, isolados e desarticulados, ou mesmo associados, e até articulados (LOPES *et al.*, 2001).

Em relação aos aspectos cronológicos, estes não são bem resolvidos, entretanto, algumas faunas locais podem ser interpretadas como Lujanense superior, com base em uma comparação com a bioestratigrafia local de mamíferos da Argentina, de 130.000 a aproximadamente 10.000 anos AP (CIONE; TONNI, 1995), permitindo a associação dos depósitos da PCRS à época da formação do sistema deposicional Barreira III. Tal proposição é coerente com as idades absolutas obtidas em algumas localidades do RS, que indicam Pleistoceno final, sendo a paleofauna correlacionada à idade Lujanense. Apesar de algumas inferências, não há seguramente localidades com paleofaunas atribuíveis às idades Boanerense e/ou Ensenadense no RS (RIBEIRO; SCHERER, 2009). Datações com  $^{14}\text{C}$  em rochas de praia da PCRS (BUCHMANN; TOMAZELLI, 2003) e em corais fósseis (BUCHMANN *et al.*, 2001) corroboram tal proposição. Porém, datações através da técnica de Ressonância do Spin do Elétron, em dentes de mamíferos do Arroio Chuí, indicaram idades com variação entre 33.000 – 42.000 anos AP, enquanto que, para a PCRS, foram obtidas idades que variam entre 18.000 e 650.000 anos AP (LOPES *et al.*, 2008, 2010). Segundo Buchmann *et al.* (2009), esta ampla variação de idades indica uma mistura temporal da fauna, devida às sucessivas oscilações do nível do mar ocorridas no Quaternário.



**FIGURA 10** – **A**, Localização do Arroio Chuí, Município de Santa Vitória do Palmar; **B**, vista panorâmica de suas barrancas; **C**, perfil estratigráfico dos depósitos com datações (Modificado de Lopes *et al.*, 2010). Fotos: Vanessa G. Pitana.

### 2.1.3 Inferências paleoambientais e paleoclimáticas

Paula-Couto (1970) sugeriu um ambiente de savana ou cerrado com abundância de água e um clima frio não tão intenso para a PCRS durante o Pleistoceno superior, baseado na presença de fósseis de grandes mamíferos (*e.g.* proboscídeos, equídeos, cervídeos, camelídeos, toxodontídeos, macrauwenídeos, gliptodontídeos, pampaterídeos, dasipodídeos, megaterídeos e milodontídeos). Tal proposição foi confirmada por Oliveira (1992, 1996) para o Pleistoceno superior – Holoceno do RS, com base na predominância de formas herbívoro-pastadoras provavelmente adaptadas a ambientes abertos do tipo estepes ou savanas, e por

formas de hábito folívoro e herbívoro-aquático ligadas a florestas de galerias ou áreas adjacentes a cursos d'água. Segundo Buchmann (1994), a presença de roedores típicos de banhado e de *Toxodon*, ambos de hábito semi-aquático, e que provavelmente viviam em ambientes próximos a corpos d'água, indicam um ambiente lagunar/paludal para a PCRS.

Estudos palinológicos ao longo do Pleistoceno apóiam a presença de extensas áreas de vegetação herbácea dominando a paisagem do RS, tanto em terras altas quanto na PCRS. Esta vegetação, associada a lagos rasos com volume d'água variável, seriam indicativos de um clima sazonal, caracterizado por um longo período de seca (BEHLING, 2001; BEHLING *et al.*, 2005; BAUERMANN *et al.*, 2009). Ribeiro *et al.* (2005) apontam para uma paisagem predominantemente campestre para o Pleistoceno do RS, composta principalmente por Poaceae, Asteraceae e Apiaceae. Segundo Behling *et al.* (2005), os poucos táxons de Myrtaceae registrados deveriam ocorrer de forma arbustiva nos campos, com base em pólen proveniente do município de São Francisco de Assis, região oeste do RS.

Scherer e Da-Rosa (2003), propuseram um paleoambiente composto de planícies abertas e com um clima mais frio, há 14.000 anos AP, ao descreverem a fauna do afloramento Salatiel II, Sanga da Cruz, no Município de Alegrete, especialmente pelos caracteres observados em *Hippidion principale* Lund, 1845. Contudo, na localidade de Salatiel I, é registrado *Macrauchenia patachonica* Owen, 1838, que na Argentina encontra-se associada a elementos faunísticos sugestivos de condições temperadas e úmidas (RIBEIRO *et al.*, 2005).

Rodrigues e Ferigolo (2004) realizaram o primeiro registro de um Caviidae afim a Dolichotinae, e de um Echimyidae do Lujanense, nos municípios de Rio Grande e Santa Vitória do Palmar. Segundo os autores, com base nessas formas de roedores, é possível sugerir um clima semi-árido a árido em ambiente aberto para o Pleistoceno superior. Tal proposição é corroborada por Ubilla *et al.* (2008) que sugerem microambientes áridos a semiáridos para a PCRS (Arroio Chuí), baseados na presença de *Microcavia* Gervais e Ameghino 1880 proveniente da PCRS.

Scherer (2005) e Ribeiro e Scherer (2009) associaram a presença de *Lama guanicoe* Muller, 1776 na PCRS, bem como, em depósitos na região oeste do estado, a um clima mais frio e seco, já que seus representantes atuais vivem em regiões caracterizadas por este tipo de clima, corroborando dados paleopalinológicos de que se dispõe para o Pleistoceno final.

Gasparini *et al.* (2009) indicaram uma composição faunística bastante particular para a Formação Touro Passo, com a presença de *Catagonus stenocephalus* Lund;

Reinhardt, 1880, *Glyptodon clavipes* Owen, 1838, *Equus neogeus* Lund, 1840, *Lama* sp. Cuvier, 1800, *Hemiauchenia paradoxa* Gervais e Ameghino, 1880, *Stegomastodon platensis* Ameghino, 1888, provavelmente adaptadas a ambientes áridos a semiáridos, associadas com *Holmesina paulacoutoi* Cartelle & Bohorquez, 1985, *Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus, 1766, *Toxodon* cf. *platensis* e *Tapirus terrestris* Linnaeus, 1758, espécies adaptadas a temperaturas mais altas e condições climáticas úmidas.

Kerber *et al.* (2011) referem a presença de *Galea* Meyen, 1832 para a Formação Touro Passo, a qual os autores associam um paleoambiente composto por áreas abertas, baseando-se nos hábitos de espécies atuais do gênero. Segundo estes autores, a presença de *Microcavia*, *Lagostomus* Brookes, 1828 e dolichotíneos corrobora tal interpretação.

É possível observar que os dados fornecidos pelos vertebrados parecem discrepantes (RIBEIRO *et al.*, 2005). Bombin (1975) atribui um paleoambiente em mosaico, com áreas abertas e vegetação arbórea próximos a corpos d'água, para explicar a discrepância entre os diferentes vertebrados fósseis existentes. A paleofauna de mamíferos encontrados na PCRS é uma mescla de gêneros da fauna austral e tropical da América do Sul (BOMBIN; KLANT, 1976), sendo encontrados táxons típicos da região pampeana (*e.g.* *Hemiauchenia paradoxa*) como também do Sudeste/Nordeste do Brasil (*e.g.* *Stegomastodon waringi* Holland, 1920, *Holmesina paulacoutoi*; RIBEIRO; SCHERER, 2009) (Quadro 1).

**QUADRO 1.** Lista dos táxons registrados nas localidades onde foram coletados os espécimes de *Toxodon* utilizados neste estudo (baseado em Hsiou e Fortier, 2007, Hsiou, 2009 e Ribeiro e Scherer (2009). **ATP**, Arroio Touro Passo; **LPA**, linha de praia atual; **AC**, Arroio Chuí.

| TÁXON/LOCALIDADE                                | ATP | LPA | AC | TÁXON/LOCALIDADE                     | ATP | LPA | AC |
|---|-----|-----|----|--------------------------------------|-----|-----|----|
| <b>REPTILIA</b>                                 | X   | X   |    | <b>MAMMALIA CARNIVORA</b>            |     |     |    |
| <b>AVES</b>                                     | X   | X   | X  | <b>Felidae</b>                       |     |     |    |
| <b>MAMMALIA TARDIGRADA</b>                      |     |     |    | <i>Smilodon populator</i>            |     | X   | X  |
| <b>Mylodontidae</b>                             |     |     |    | <i>Felis</i> sp.                     |     | X   |    |
| Mylodontidae indet.                             | X   | X   | X  | <b>Canidae</b>                       |     |     |    |
| <i>Scelidotherium leptocephalum</i>             | X   |     |    | Canidae indet.                       | X   |     |    |
| <i>Glossotherium robustum</i>                   | X   | X   | X  | <i>Dusicyon</i> cf. <i>D. avus</i>   |     | X   |    |
| <i>Glossotherium</i> sp.                        | X   | X   |    | cf. <i>Theriodictis</i>              |     | X   |    |
| <i>Lestodon</i> sp.                             |     | X   | X  | <i>Protocyon troglodytes</i>         |     |     | X  |
| <i>Myodon</i> sp.                               |     |     |    | <b>MAMMALIA NOTOUNGULATA</b>         |     |     |    |
| <i>Myodon darwini</i>                           |     |     | X  | <b>Toxodontidae</b>                  |     |     |    |
| <i>Catonyx</i> sp.                              |     |     | X  | Toxodontidae indet.                  |     | X   |    |
| <b>Megatheriidae</b>                            |     |     |    | Toxodontinae indet.                  |     |     | X  |
| <i>Megatherium americanum</i>                   |     | X   | X  | <i>Toxodon platensis</i>             | X   | X   |    |
| cf. <i>Megatherium</i>                          | X   |     |    | <i>Toxodon</i> sp.                   | X   |     | X  |
| <b>MAMMALIA CINGULATA</b>                       |     |     |    | cf. <i>Trigodon</i>                  |     | X   |    |
| <b>Dasypodidae</b>                              |     |     |    | Haplodontheriinae indet.             |     |     | X  |
| <i>Propaopus grandis</i>                        | X   | X   |    | <b>MAMMALIA LITOPTERNA</b>           |     |     |    |
| <i>Propaopus</i> cf. <i>P. grandis</i>          |     |     | X  | <b>Macrauchiidae</b>                 |     |     |    |
| <i>Propaopus</i> sp.                            | X   |     |    | <i>Macrauchenia patachonica</i>      | X   | X   | X  |
| <i>Euphractus sexcintus</i>                     |     | X   |    | <b>Protheroheriidae</b>              |     |     |    |
| <b>Pampatheriidae</b>                           |     |     |    | Protheroheriidae indet.              | X   |     |    |
| <i>Holmesina paulacoutoi</i>                    | X   | X   | X  | <b>MAMMALIA PROBOSCIDEA</b>          |     |     |    |
| <i>Holmesina</i> sp.                            | X   |     |    | <b>Gomphotheriidae</b>               |     |     |    |
| <i>Pampatherium humboldti</i>                   | X   | X   |    | <i>Stegomastodon waringi</i>         | X   | X   | X  |
| <i>Pampatherium</i> sp.                         | X   |     | X  | <b>MAMMALIA PERISSODACTYLA</b>       |     |     |    |
| <i>Pampatherium typum</i>                       | X   |     |    | <b>Equidae</b>                       |     |     |    |
| <i>Pampatherium</i> cf. <i>typum</i>            |     | X   |    | <i>Equus (Amerhippus) neogaeus</i>   | X   | X   | X  |
| <b>Glyptodontidae</b>                           |     |     |    | <i>Hippidion principale</i>          | X   |     | X  |
| Glyptodontidae indet.                           | X   |     |    | <i>Hippidion</i> sp.                 | X   | X   |    |
| <i>Neothoracophorus</i> cf. <i>N. elevatus</i>  | X   | X   |    | <b>Tapiridae</b>                     |     |     |    |
| <i>Neothoracophorus</i> cf. <i>N. depressus</i> |     | X   |    | <i>Tapirus terrestris</i>            | X   | X   | X  |
| <i>Panoctus</i> sp.                             | X   |     | X  | <i>Tapirus</i> sp.                   | X   | X   |    |
| <i>Panoctus tuberculatus</i>                    | X   | X   |    | <b>MAMMALIA ARTIODACTYLA</b>         |     |     |    |
| <i>Glyptodon clavipes</i>                       | X   | X   | X  | <b>Tayassuidae</b>                   |     |     |    |
| <i>Glyptodon reticulatus</i>                    | X   | X   | X  | <i>Tayassu pecari</i>                | X   |     |    |
| <i>Glyptodon</i> sp.                            | X   |     | X  | <i>Tayassu</i> sp.                   | X   | X   | X  |
| <i>Chlamydothorium sellowi</i>                  |     | X   |    | <i>Catagonus stenocephalus</i>       | X   |     |    |
| <i>Doedicurus clavicaudatus</i>                 |     | X   | X  | <i>Brasiliochoerus stenocephalus</i> |     |     | X  |
| <i>Doedicurus</i> sp.                           |     |     | X  | <b>Cervidae</b>                      |     |     |    |
| <i>Hoplophorus</i> sp.                          |     | X   |    | Cervidae indet.                      | X   |     |    |
| <i>Lomaphorus</i> sp.                           |     | X   |    | <i>Blastoceros dichotomus</i>        | X   | X   |    |
| <i>Neuryurus</i> cf. <i>rudis</i>               |     | X   |    | <i>Blastoceros</i> sp.               |     | X   |    |
| <b>MAMMALIA RODENTIA</b>                        |     |     |    | <i>Antifer</i> sp.                   | X   | X   | X  |
| <b>Cricetidae</b>                               |     |     |    | <i>Antifer ultra</i>                 |     | X   |    |
| <i>Reithrodon auritus</i>                       |     | X   |    | <i>Antifer ensenadensis</i>          |     | X   |    |
| ? <i>Reithrodon auritus</i>                     | X   |     |    | <i>Ozotoceros bezoarticus</i>        | X   | X   | X  |
| <b>Echimyidae</b>                               |     |     |    | <i>Ozotoceros</i> sp.                |     | X   |    |
| Eumysopinae indet.                              |     | X   |    | <i>Mazama</i> sp.                    |     | X   |    |
| Dolichotinae indet.                             |     | X   |    | <i>Mazama guazoubira</i>             | X   |     |    |
| <i>Myocastor coypus</i>                         |     | X   |    | <i>Morenelaphus brachyeros</i>       | X   |     |    |
| <b>Caviidae</b>                                 |     |     |    | <i>Morenelaphus</i> sp.              | X   | X   | X  |
| <i>Cavia</i> sp.                                |     | X   |    | <b>Camelidae</b>                     |     |     |    |
| Caviidae indet.                                 | X   |     |    | Camelidae indet.                     | X   |     |    |
| <b>Microcavia</b>                               |     |     |    | <i>Hemiauchenia paradoxa</i>         | X   | X   | X  |
| <i>Microcavia</i> sp.                           |     |     | X  | <i>Lama guanicoe</i>                 | X   | X   | X  |
| <b>Hydrochoeridae</b>                           |     |     |    | <i>Lama gracilis</i>                 | X   | X   |    |
| <i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>                | X   |     | X  | <i>Lama</i> sp.                      | X   |     |    |



### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Material estudado**

##### **3.1.1 Procedência**

O material fóssil deste estudo inclui 502 dentes isolados, superiores e inferiores, de *Toxodon* proveniente da PCRS, desde o Município de Rio Grande até Santa Vitória do Palmar, bem como da região oeste do RS, do Município de Uruguaiana (Tabela 1); sendo 430 espécimes tombados na Coleção de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, e 72 espécimes na Coleção Paleontológica da Universidade Federal de Rio Grande (Tabela 2).

##### **3.1.2 Listagem do material estudado**

A listagem do material estudado encontra-se nas Tabelas 1, 2 e 3.

##### **3.1.3 Material examinado para comparação**

Para fins de comparação foram analisados dentes isolados das dentições superiores e inferiores de *Toxodon* pertencentes à coleção de Paleovertebrados do Museo de La Plata, La Plata, Argentina (Tab. 4 e 5).

### 3.1.4 Abreviaturas

#### 3.1.4.1 Abreviaturas institucionais

MCN-PV - Coleção de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul

MLP – Museu de La Plata, (Departamento de Paleontologia de Vertebrados, La Plata, Argentina)

#### 3.1.4.2 Abreviaturas anatômicas

$I^1, I^2, I_1, I_2, I_3$  - primeiro, segundo e terceiro incisivo superior ( $I^n$ ) e inferior ( $I_n$ ), respectivamente.

$P^2, P^3, P^4, P_2, P_3, P_4$  - segundo, terceiro e quarto pré-molar superior ( $P^n$ ) e inferior ( $P_n$ ), respectivamente.

$DP_{3-4}$  - pré-molares decíduos, 3 e 4.

$M^1, M^2, M^3, M_1, M_2, M_3$  - primeiro, segundo e terceiro molar superior ( $M^n$ ), e inferior ( $M_n$ ), respectivamente.

JED, junção esmalte dentina; ERM, esmalte radial modificado; BHS<sub>s</sub>, bandas de Hunter Schereger; ER, esmalte radial; MIP; matriz interprismática; BW<sub>s</sub>, bandas de Wilson.

#### 3.1.4.3 Outras abreviaturas

HE, hipoplasia de esmalte; MO, microscópio óptico; MEV, microscópio eletrônico de varredura.

### 3.2 Métodos

Neste estudo foram observados 502 dentes superiores e inferiores, entre eles incisivos, pré-molares e molares, tendo sido realizada análise dos espécimes quanto à presença ou ausência de HE, tanto bucalmente quanto lingualmente. A identificação dos tipos de hipoplasia foi realizada através de exame macroscópico direto e, sob estereomicroscópio. Para estudo comparativo com os resultados macroscópicos obtidos, 8 espécimes foram analisados através de microscópio eletrônico de varredura (MEV) e, posteriormente, sob microscópio óptico (MO).

Após ter sido estudado macroscopicamente, quando possível foi realizada a determinação do tipo de dente na série. Em virtude de alguns espécimes serem muito fragmentados e extremamente desgastados, alguns foram de difícil determinação. A determinação das categorias dentárias baseou-se nos trabalhos de Owen (1837), Ameghino (1887, 1889, 1936), Roth (1895, 1898, 1903, 1957), Kraglievich (1940), Paula-Couto (1942, 1944, 1979), Pascual (1957), Pascual *et al.* (1966), Cartelle (1992) e Miño Boilini *et al.* (2006). O material foi fotografado com câmera digital Nikon D50.

Seguiu-se então o estudo macroscópico específico das hipoplasias, sendo descritas as características morfológicas da superfície do esmalte para cada espécime. Interessou aqui, basicamente, a hipoplasia definida como um “[...] quantitative defect of enamel visually and morfologically identified as involving the surface of the enamel (an external defect) and associated with a reduced thickness of enamel.” (AINAMO; CUTRESS, 1982, p. 160). Foi necessário realizar uma diferenciação das lesões atribuídas à HE, de efeitos físicos e químicos pós-deposicionais que podem levar a modificações significativas das características dos fósseis (FERIGOLO, 1987, 1992; LOPES, 2009).

A classificação dos tipos de HE foi realizada a partir de modificações de índices de defeitos do esmalte propostos para humanos (F.D.I. COMMISSION ON ORAL HEALTH RESEARCH AND EPIDEMIOLOGY; AINAMO; CUTRESS, 1982), baseada em critérios morfológicos. A adaptação metodológica é justificada pelo fato de que apenas alguns dos índices propostos são plenamente utilizáveis em Paleopatologia Não-Humana e, conforme Ferigolo (2007), em *Toxodon*, a HE pode apresentar-se macroscopicamente sob várias formas, uma, duas ou mais formas no mesmo dente: **tipo 1**, pequenos/diminutos “orifícios” (pontos, pits) isolados e dispersos; **tipo 2**, séries verticais de orifícios (uma ou mais, sob distâncias muito variáveis), observados tanto bucalmente quanto lingualmente; **tipo 3**, séries méso-

distais de orifícios (uma ou mais); **tipo 4**, sulcos muito largos na face labial, que dão ao dente aspecto ondulado; **tipo 5**, sulcos estreitos, mais ou menos profundos, méso-distais e/ou verticais (sulcos são frequentemente apenas séries de orifícios contíguos, o que não é evidente nos sulcos pouco profundos), tanto bucalmente quanto lingualmente e **tipo 6**, ausência completa ou parcial de esmalte em áreas pequenas ou mais ou menos extensas da dentina.

Procedeu-se então a análise quantitativa da ocorrência dos tipos de hipoplasias nos dentes superiores e inferiores. Apenas 325 espécimes fizeram parte dos cálculos dos percentuais, devido à fragmentação do restante do material.

A preparação das amostras para observação no MEV foi feita segundo Ferigolo (1985), Koenigswald e Clemens (1992), Sander (1999) e Witzel *et al.* (2006, 2008). A terminologia utilizada para descrever a microestrutura do esmalte segue Koenigswald e Sander (1997). Cada espécime foi incluído em um bloco de resina poliéster cristal, o que facilitou o manuseio e garantiu a integridade morfológica de cada dente. Procedeu-se então a fixação da superfície dos blocos a lâminas histológicas. Seguiram-se então os cortes transversais e longitudinais dos blocos em secções de espessura de no máximo 1cm em uma serra de diamante (Buehler Petro-Thin, Thin Sectioning System), do Laboratório de Paleontologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. As secções obtidas neste primeiro corte foram retiradas das lâminas e polidas sobre uma placa de vidro liso com bastante água e pó abrasivo Carborundum (carbeto de silício), de granulação inicial 1000 e, posteriormente com lixa d'água de granulação 2500, a fim de eliminar riscos deixados pela serra e que pudessem influenciar na visualização microscópica. Após o completo polimento, os cortes foram lavados com água corrente por cinco minutos e levados à estufa para secagem.

As amostras foram então submetidas a tratamento ácido, sendo incluídas em solução de ácido clorídrico 1N durante 120s, lavadas em água destilada e deionizada, e, em água corrente por cinco minutos. Para melhor visualização microscópica do esmalte e da dentina, um novo tratamento ácido foi então realizado, sendo as amostras incluídas em solução de ácido fosfórico 34% v/v, novamente lavadas em água destilada e deionizada e, finalmente em água corrente. Após secagem em estufa, as amostras foram revestidas com ouro paládio através do metalizador BAL-TEC SCD-OSO e armazenadas em um dessecador a vácuo até o momento da visualização no MEV marca JEOL JSM 6060 do Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Foram utilizados

aumentos de 12 a 2000 vezes, tensão de 10 Kv, modo de elétrons secundários e, distância de trabalho de 20 mm.

A preparação das lâminas delgadas para observação no MO foi feita segundo FERIGOLO (1985). As secções utilizadas para visualização no MEV foram desgastadas até a espessura adequada para a visualização da microestrutura do esmalte e da dentina com detalhes satisfatórios (inferior a 1 mm) em disco de diamante e, posteriormente com pó abrasivo 1000 até a obtenção de secções translúcidas e sem superposição de estruturas. Após o completo polimento, os cortes foram lavados com água corrente por cinco minutos e expostas à temperatura ambiente 24 horas para secagem. As secções foram novamente lavadas em água corrente por cinco minutos. Sobre as secções foram então fixadas as lamínulas com esmalte de unha incolor. As amostras foram então visualizadas e fotografadas no MO Zeiss Axiovert 40 CFL, com aumento de 200 vezes, nas dependências do MCN-FZBRS.

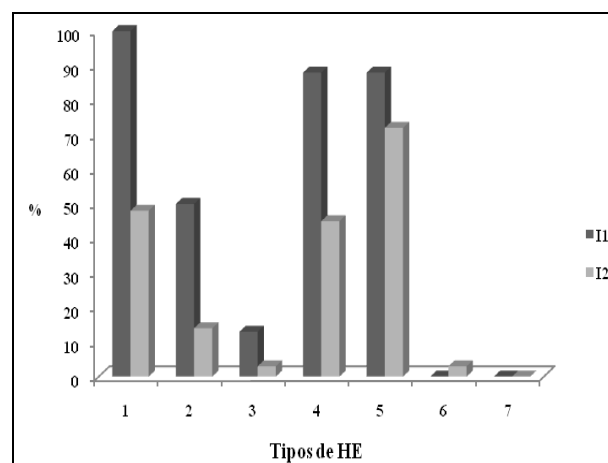
## 4. RESULTADOS

Os resultados das análises macroscópicas estão sintetizados no Anexo I (Tabelas 1, 2 e 3).

### 4.1 Incisivos superiores

#### 4.1.1 Análise macroscópica

A HE mais frequentemente observada nos I<sup>1</sup> (n=8) foi a do tipo 1 (100%), seguida dos tipos 4 e 5 (88%) (Figura 11; Tabela 3). As principais alterações observadas foram ondulações bem marcadas na face vestibular, sendo possível observá-las até mesmo na dentina subjacente em alguns espécimes, bem como orifícios distribuídos aleatoriamente e/ou em séries verticais (Figura 12A). Já nos I<sup>2</sup> (n=29), o tipo mais frequente foi o 5 (72%), seguido dos tipos 1 (48%) e 4 (45%) (Figura 11; Tabela 3), porém com tênues alterações na superfície do esmalte quando comparadas com os I<sup>1</sup> (Figura 12B).



**FIGURA 11** – *Toxodon*. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos incisivos superiores.



**FIGURA 12** - Sinais de HE em incisivos superiores. **A**,  $I^1$  incompleto, vista vestibular; **a**, MCN-PV 7405; **b**, MCN-PV 2390; **c**, MCN-PV 9843; **B**,  $I^2$ , vista vestibular; **a**, MCN-PV 418; **b**, MCN-PV 9788; **c**, MCN-PV 30010. Flechas pretas: ondulações horizontais na superfície do esmalte. Flecha branca: orifícios no esmalte. Asteriscos: periquimácias. Escala: 3 cm.

#### 4.1.2 Análise microscópica

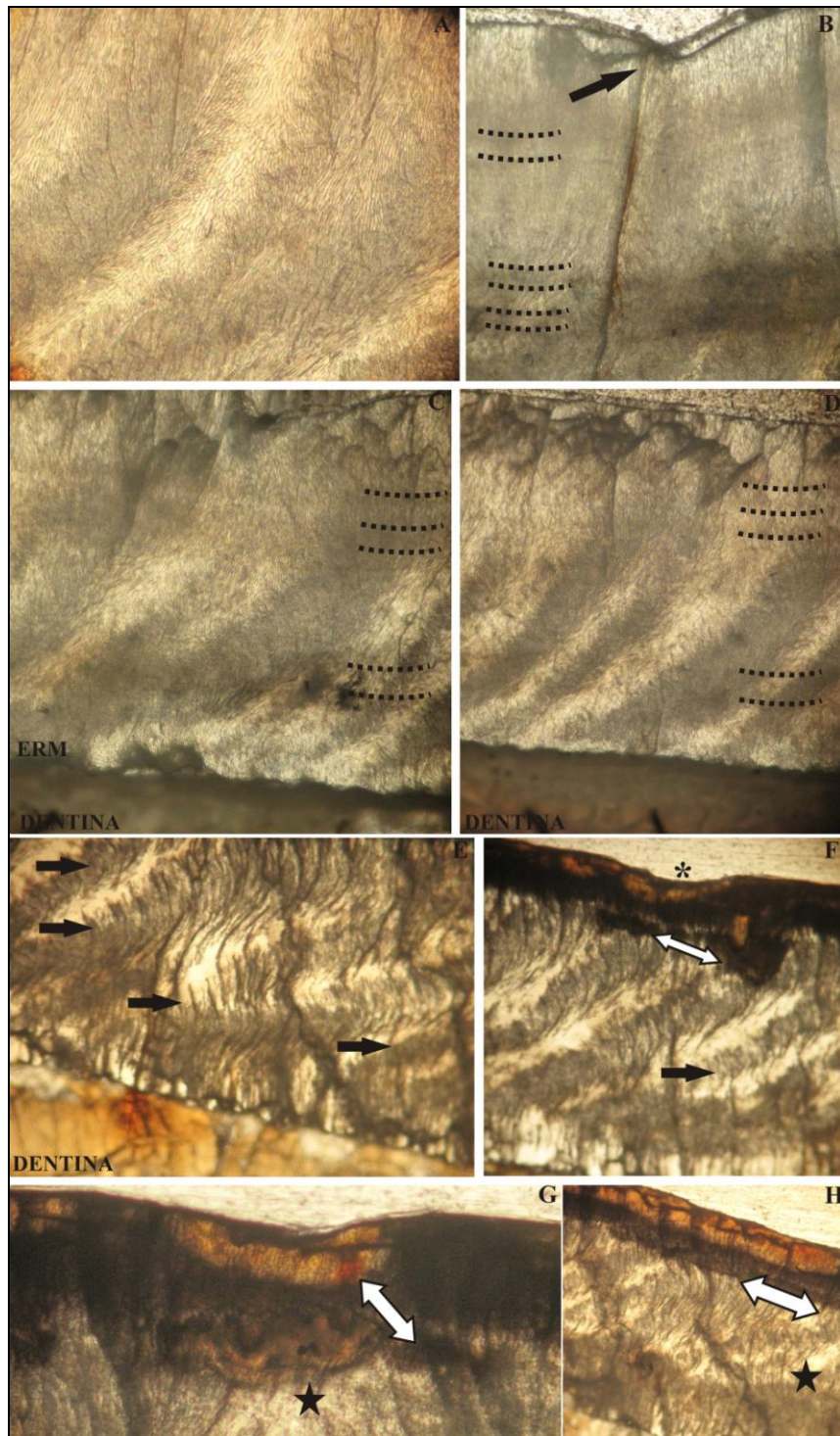
Os resultados da análise microscópica foram obtidos através de secções longitudinais de dois espécimes, um  $I^1$  (MCN-PV 9907), que apresentava macroscopicamente ondulações na face vestibular e poucos orifícios distribuídos aleatoriamente, e um  $I^2$  (MCN-PV 1162), sem alterações evidentes na superfície do esmalte.

#### 4.1.2.1 Microscopia óptica

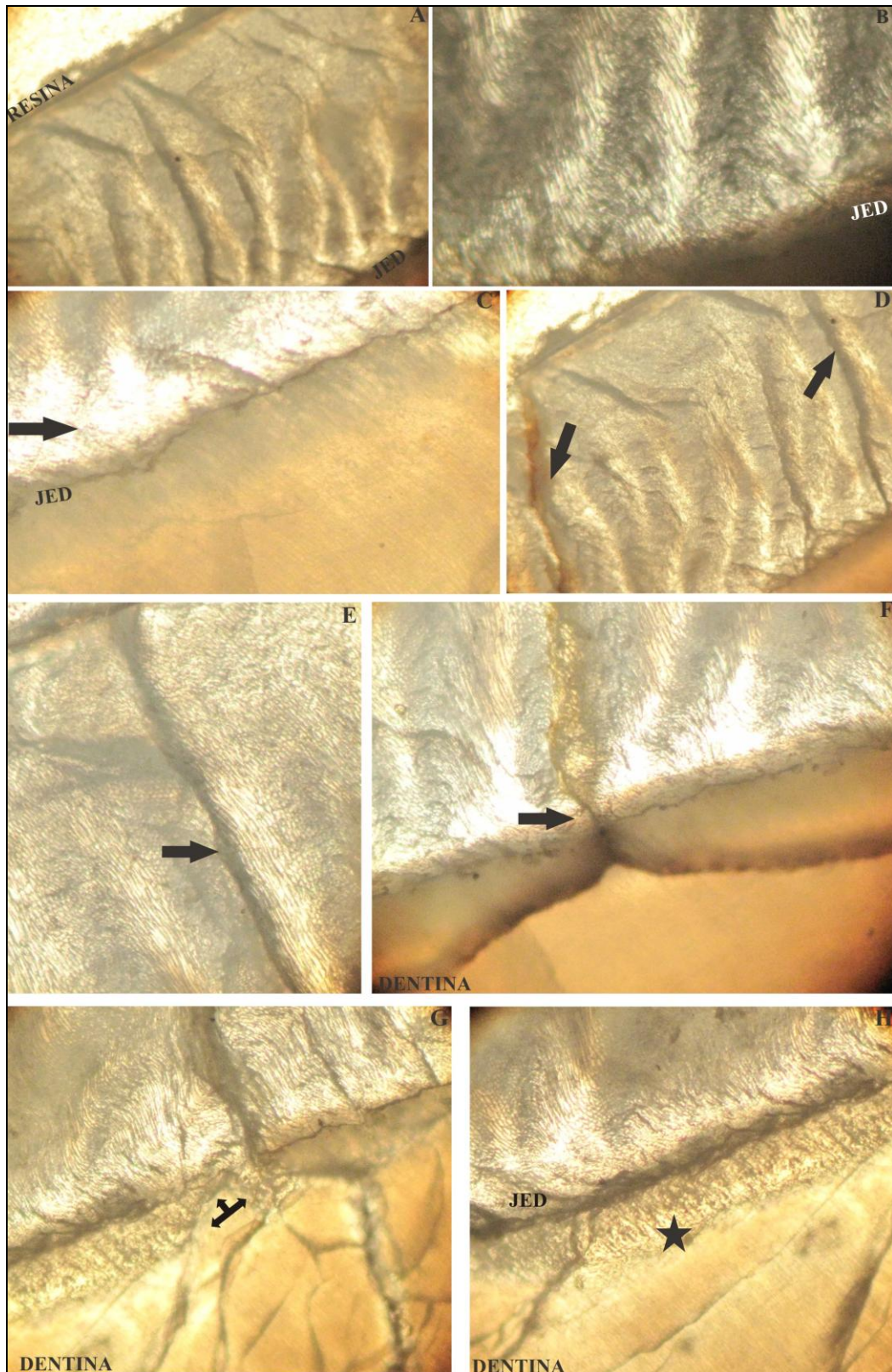
I<sup>1</sup> é composto por três zonas: esmalte radial modificado (ERM), associado à junção esmalte-dentina (JED), formado por largas placas de matriz interprismática (MIP) e de aspecto aprismático em algumas áreas (10%), esmalte intermediário composto pelas bandas de Hunter Schreger (BHS<sub>s</sub>; 75%, com ângulo de inclinação de 30°) e, esmalte radial (ER; 15%) junto à superfície do esmalte (Figura 13A, C; 13A-C). Dentre as alterações microestruturais observadas estão as proeminentes Estrias de Retzius, localizadas principalmente na zona intermediária do esmalte (Figura 13B-D). Áreas com alteração no ângulo de inclinação das BHS<sub>s</sub> foram observadas associadas a fissuras entre os prismas do esmalte (Figura 13E-F). Ainda, encontram associadas bandas de Wilson (BW<sub>s</sub>) a áreas de depressão devidas à HE na superfície do esmalte, bem como pequena regiões com esmalte aprismático (Figura 13F-H).

Em I<sup>2</sup>, as fotomicrografias também evidenciaram os mesmos tipos de esmalte achados em MEV: ERM (20%), BHS<sub>s</sub> (40%, com ângulo de inclinação de 90°) e, ER (40%). As alterações microestruturais observadas foram fissuras entre os prismas do esmalte, geralmente estendendo-se da superfície externa do esmalte até a JED, bem como áreas de dentina interglobular associadas a estas fissuras (Figura 13D-H).





**FIGURA 13** - *Toxodon*. I<sup>1</sup> (MCN-PV 9907). Fotomicrografias de secção longitudinal da fuste. **A**, BHS<sub>s</sub> na porção intermediária do esmalte e ER externo; **B**, Depressão na superfície do esmalte devida a um orifício de HE, do qual parte uma fissura entre os prismas do esmalte que se estende até a JED (flecha). Linhas tracejadas indicam a localização das Estrias de Retzius; **C**, Três zonas do esmalte: interna, com o ERM, intermediária, com as BHS<sub>s</sub>, e uma externa, com ER. Linhas tracejadas indicam a localização das Estrias de Retzius; **D**, Estruturas observadas em **C** em outra porção do esmalte. ERM exhibe grandes placas de MIP junto à JED; **E**, Esmalte associado à JED, com alteração do padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub> (flechas); **F**, Depressão na superfície do esmalte devida à HE (asterisco). Sob o defeito, observa-se uma proeminente BW, com coloração intensa devido a alterações diagenéticas (flecha branca) e, alteração do padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub> (flecha preta); **G**, Detalhe de uma BW (flecha) associada a esmalte aprismático (estrela); **H**, BW (flecha) sob um defeito na superfície externa do esmalte, associada a esmalte aprismático (estrela). Abreviaturas: BHS<sub>s</sub>, bandas de Hunter Schreger; HE, hipoplasia de esmalte; JED, junção esmalte-dentina; ERM, esmalte radial modificado; ER, esmalte radial; MIP, matriz interprismática; BW, banda de Wilson.



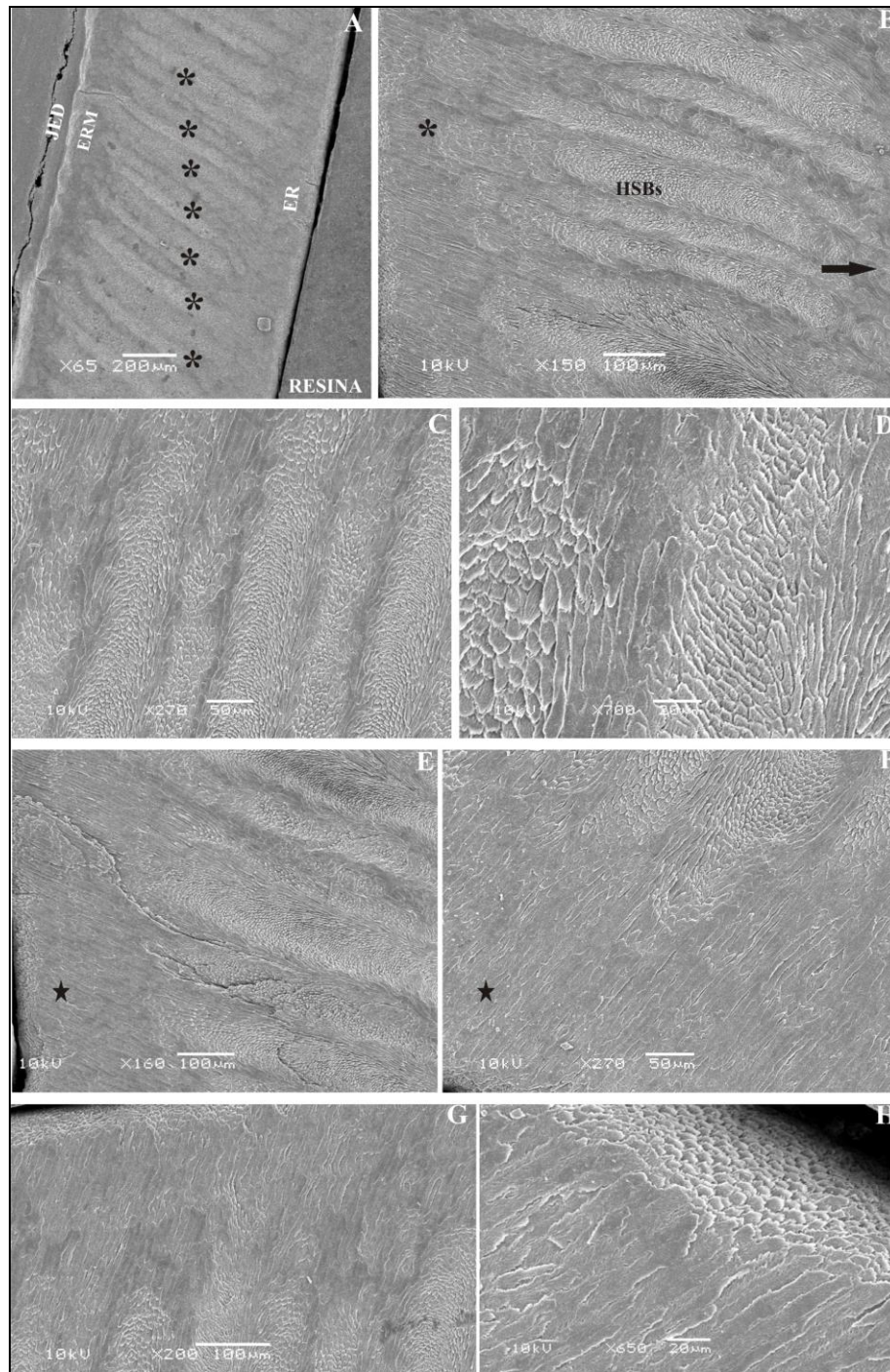
**FIGURA 14** - *Toxodon*. I<sup>2</sup> (MCN-PV 1162). Fotomicrografias de secção longitudinal da porção superior da fuste. **A**, Três zonas do esmalte: interna, formada pelo ERM associado à JED, intermediária, onde observa-se o padrão de inclinação das BHS, e, externa, de ER; **B**, área de transição entre o ERM e as BHS; **C**, área de esmalte translúcido, correspondendo ao ERM (flecha), semelhante a esmalte aprismático; **D**, fissuras entre os prismas do esmalte (flechas); **E**, detalhe de uma fissura entre os prismas do esmalte (flecha); **F**, dentina interglobular (flecha) sob uma fissura entre os prismas do esmalte (flecha); **G**, detalhe da dentina interglobular associada a uma fissura entre os prismas do esmalte (flecha); **H**, dentina interglobular associada à JED. Abreviaturas como na Figura 13.

#### 4.1.2.2 Microscopia eletrônica de varredura

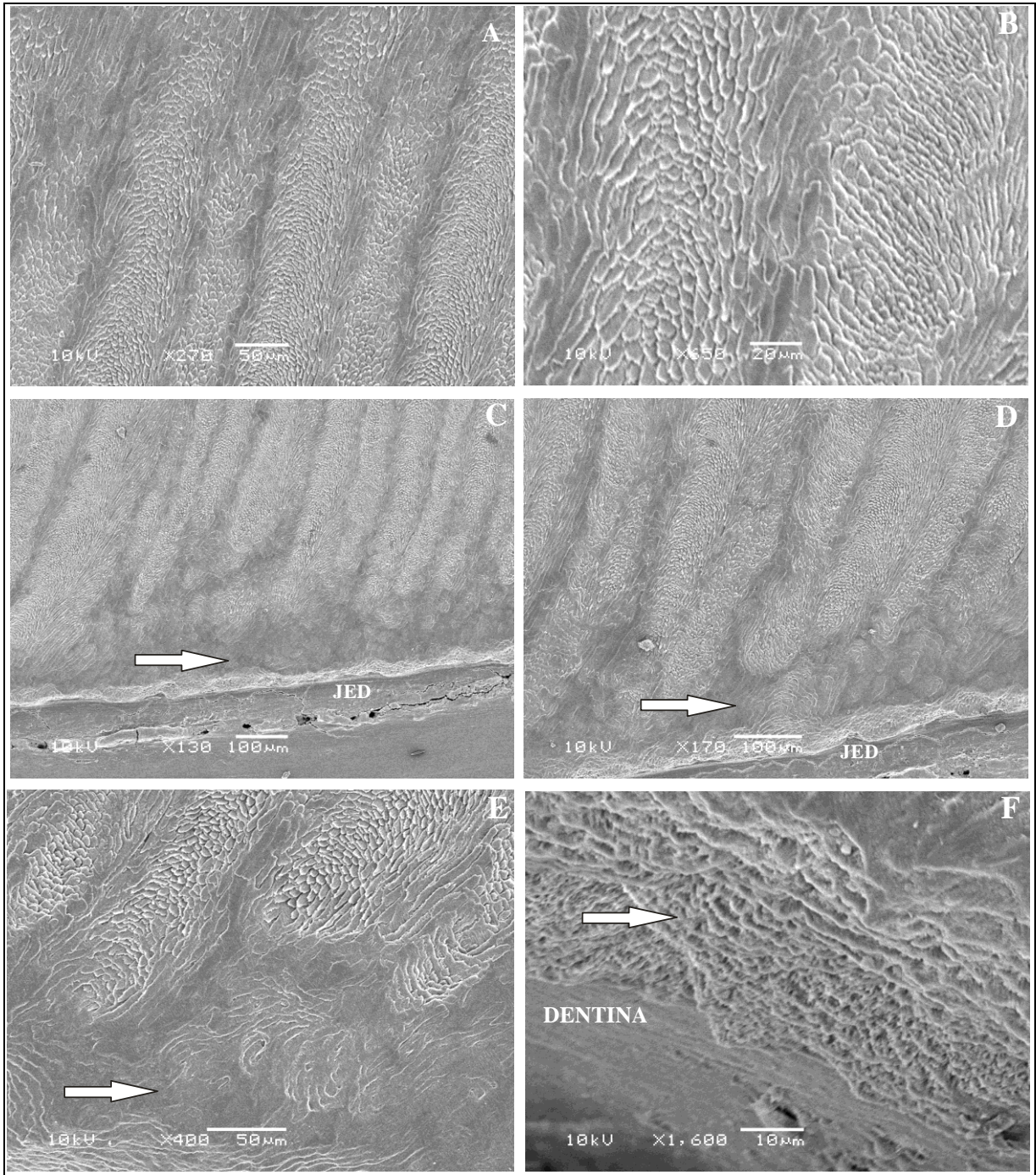
Assim como observado nas fotomicrografias, no I<sup>1</sup> o esmalte é constituído por três zonas: uma interna (10%), associada à JED e composta pelo ERM, uma intermediária (75%), formada pelas BHS<sub>s</sub> e uma externa (15%), de ER (Figura 15A-B). A zona interna é composta por uma camada contínua de esmalte com aspecto aprismático devido às grossas camadas de MIP (Figura 15A; 16C-F). A inclinação das BHS<sub>s</sub> em relação à JED é de aproximadamente 30°, e sua espessura varia de 6 a 8 prismas (Figura 15A-E; 16A-E). Os prismas da zona externa do esmalte seguem a mesma inclinação observada nas BHS<sub>s</sub> (Figura 15A-B, E-H). Não foram observados defeitos microestruturais no esmalte das secções deste espécime.

No I<sup>2</sup>, o esmalte é constituído por três zonas: uma interna (20%), associada à JED, uma intermediária (40%), formada pelas BHS<sub>s</sub> e, uma externa (40%), formada por ER (Figura 17A; 18B; 19D, E, G). Na porção interna do esmalte, o ERM caracteriza-se por largas placas de MIP em algumas áreas (Figura 17E; 18E-G), aspecto aprismático (Figura 19D) ou, prismas em disposição ondulatória em outras (Figura 18H). Na zona intermediária, a inclinação das BHS<sub>s</sub> em relação à JED é de aproximadamente 90°, e sua espessura é de 12 prismas (Figura 17E; 18A-B; 19E). Já na zona externa, os prismas do ER formam circunvoluções na porção apical da coroa, em contraste com a distribuição radial observada na porção mais basal (Figura 17B-D, F-G; 18B, C).

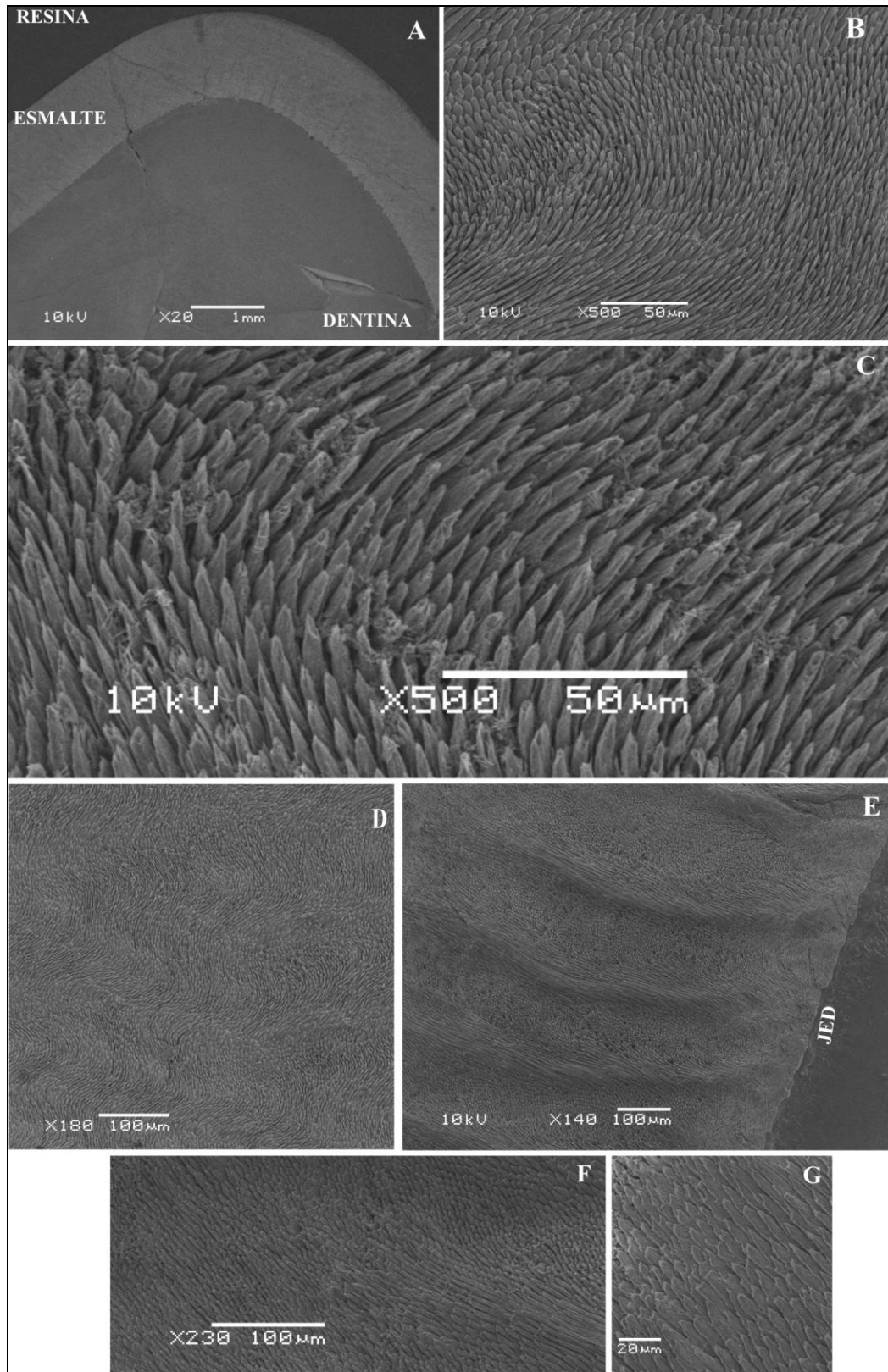
Foram observadas Estrias de Retzius na porção interna do esmalte deste espécime (Figura 18C, D, E, G; 19G). Há dentina atubular associada à JED (Figura 18F; 19E), havendo abundância de túbulos dentinários na porção mais interna deste tecido (Figura 19F). Em várias áreas observa-se fissuras entre os prismas do esmalte com desorganização dos prismas circunvizinhos, algumas partindo da JED (Figura 18D-E) outras estendendo-se da superfície externa do esmalte até a dentina (Figura 19A-E, G-H).



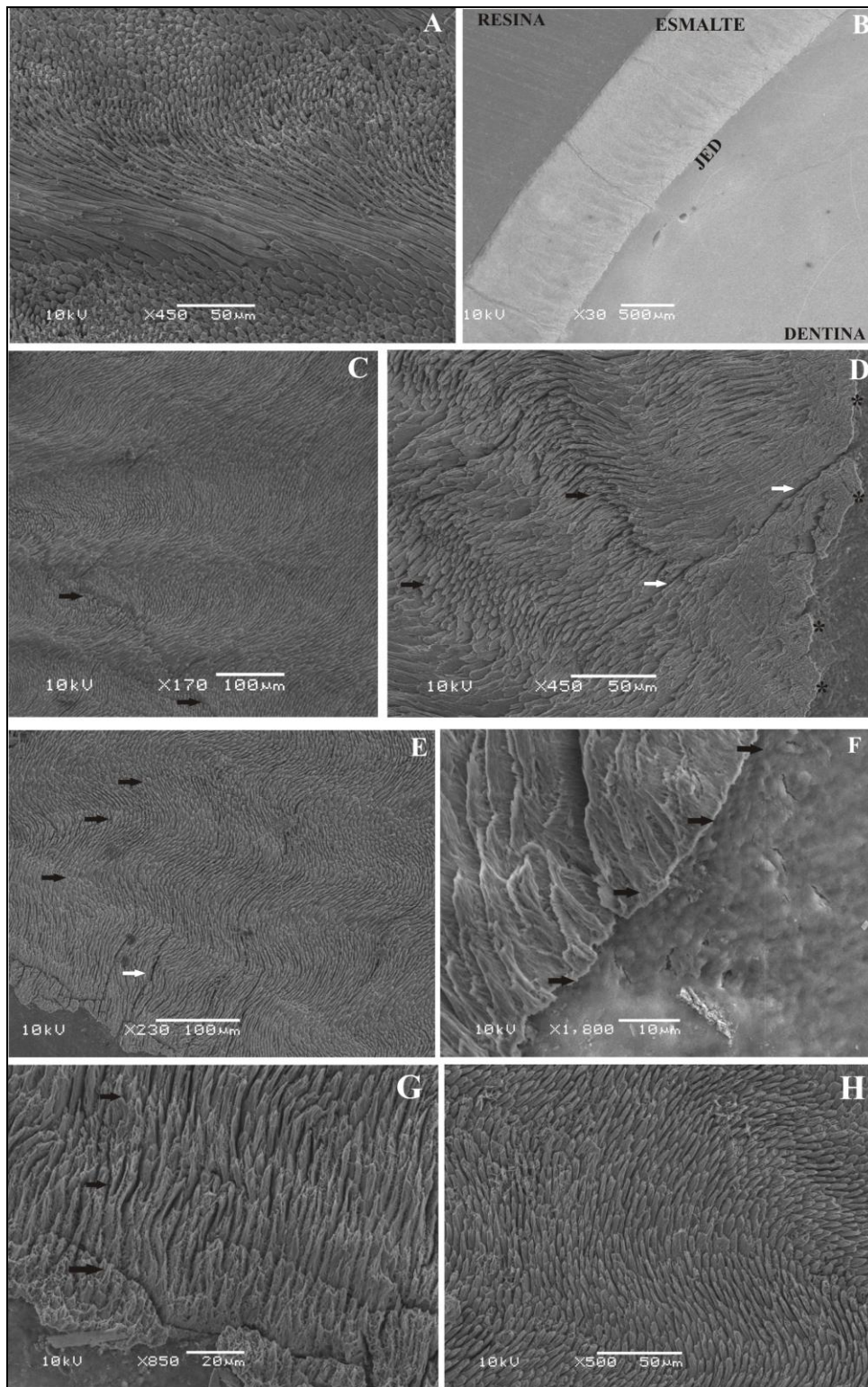
**FIGURA 15 - *Toxodon*. I<sup>1</sup> (MCN-PV 9907).** Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da fuste. **A**, três zonas do esmalte: interna, com o ERM associado à JED, BHS<sub>s</sub> (asteriscos) distribuídas regularmente na porção intermediária do esmalte e, externamente, o ER; **B**, detalhe em maior aumento das três zonas do esmalte observadas em **A**. ERM associado à JED (flecha). É possível observar a intersecção dos prismas na porção intermediária do esmalte, formando as BHS<sub>s</sub>. ER (asterisco); **C**, detalhe a intersecção dos prismas que formam as BHS<sub>s</sub>; **D**, prismas e a matriz interprismática (MIP) na porção mais externa do esmalte; **E**, porção mais externa do esmalte, na zona de transição entre as BHS<sub>s</sub> (direita) e o ER (estrela); **F**, detalhe em maior aumento das estruturas observadas em **E**; **G**, ER na porção externa do esmalte com os prismas direccionados radialmente em relação à JED; **H**, porção terminal dos prismas na superfície externa do esmalte. Abreviaturas como na Figura 13.



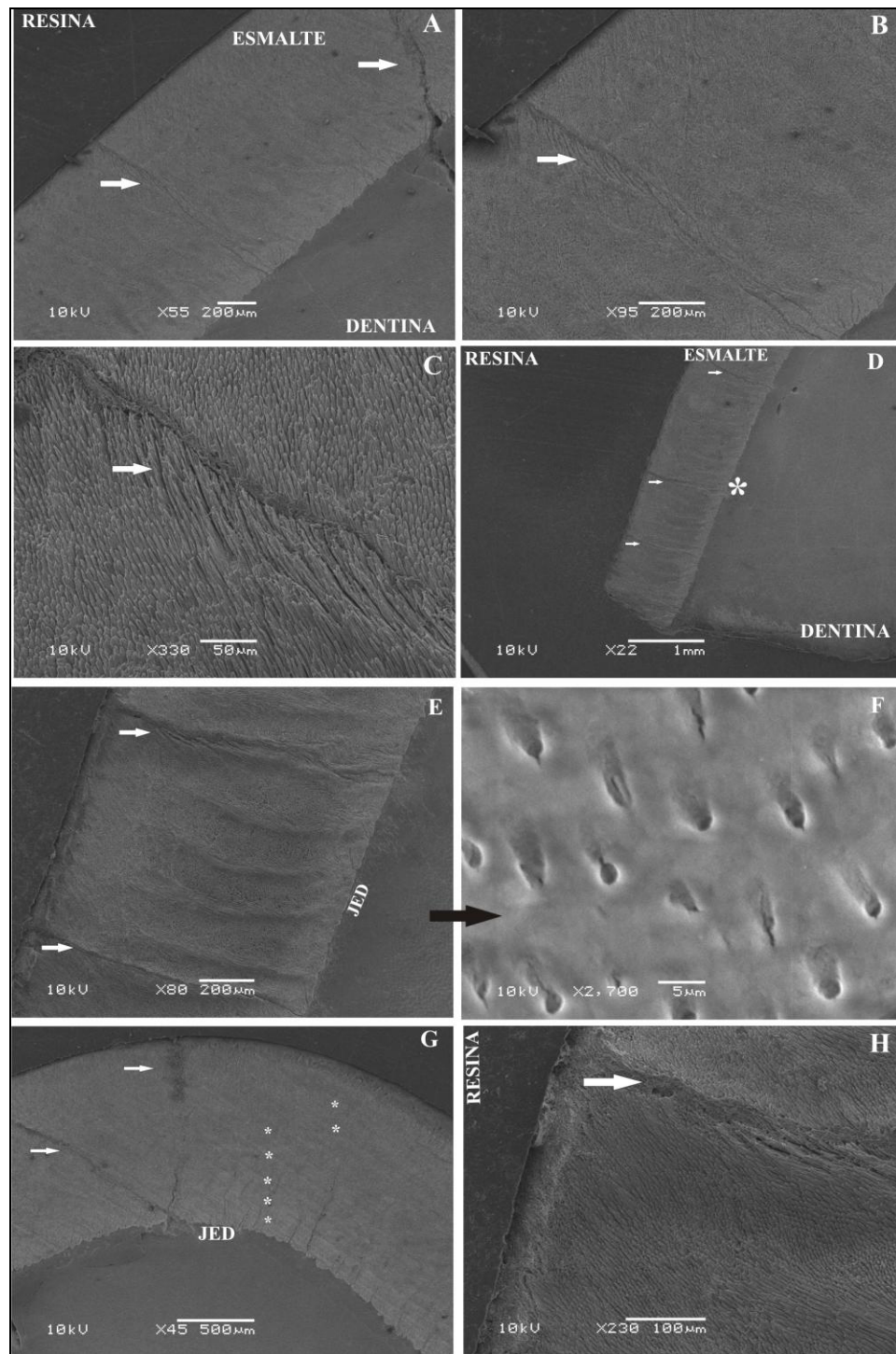
**FIGURA 16 - *Toxodon*. I<sup>1</sup> (MCN-PV 9907).** Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da fuste. **A**, BHS<sub>s</sub> na porção intermediária do esmalte; **B**, BHS<sub>s</sub>. Detalhe dos prismas e MIP na porção externa do esmalte; **C**, JED, associada ao esmalte interno aprismático. Na porção intermediária do esmalte observam-se BHS<sub>s</sub>. **D**, porção mais externa do esmalte, no limite do ER (estrela) com as BHS<sub>s</sub>. **D**, detalhe em maior aumento das estruturas observadas em **C**. Esmalte associado à JED formado por largas placas de MIP (flecha); **E**, área de transição entre o ERM e as BHS<sub>s</sub>; **F**, prismas entre largas placas de MIP (flecha). Abreviaturas como na Figura 13.



**FIGURA 17.** *Toxodon*. I<sup>2</sup> (MCN-PV 1162). Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da porção apical da fuste. **A**, Parte do esmalte e dentina; **B**, prismas da área mais externa do esmalte; **C**, detalhe dos prismas observados em **B**; **D**, esmalte central, na área de transição entre as BHS<sub>s</sub> e o esmalte externo, onde observa-se a orientação dos prismas formando circunvoluções; **E**, visão geral da zona intermediária do esmalte com as BHS<sub>s</sub> e do esmalte interno associado à JED; **F**, prismas do esmalte externo, distribuídos mais radialmente do que observado nos prismas da porção apical da coroa; **G**, detalhe em maior aumento dos prismas observados em **F**; **H**, disposição ondulatória dos prismas em uma área próxima à JED. Abreviaturas como na Figura 13.



**FIGURA 18 - *Toxodon*. I<sup>2</sup> (MCN-PV 1162).** Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da porção basal da fuste. **A**, Prismas do esmalte externo, onde observa-se uma BHS com prismas distribuídos longitudinalmente e obliquamente; **B**, porção lateral superior da coroa mostrando esmalte e dentina, onde observam-se as BHS<sub>s</sub>, que aparecem como zonas claras e escuras alternadas na zona intermediária do esmalte; **C**, esmalte e dentina, na zona de transição entre as BHS<sub>s</sub> (esmalte intermediário) e o ER externo. Estrias de Retzius (flechas); **D**, JED (asteriscos), onde observa-se ERM aprismático. Estrias de Retzius (flechas pretas). Fissuras entre os prismas do esmalte (flechas brancas); **E**, JED. No esmalte observam-se estrias de Retzius (flechas pretas). Fissura entre os prismas do esmalte (flecha branca); **F**, JED, com dentina atubular associada; **G**, JED onde observam-se estrias de Retzius (flechas). Abreviaturas como na Figura 13.



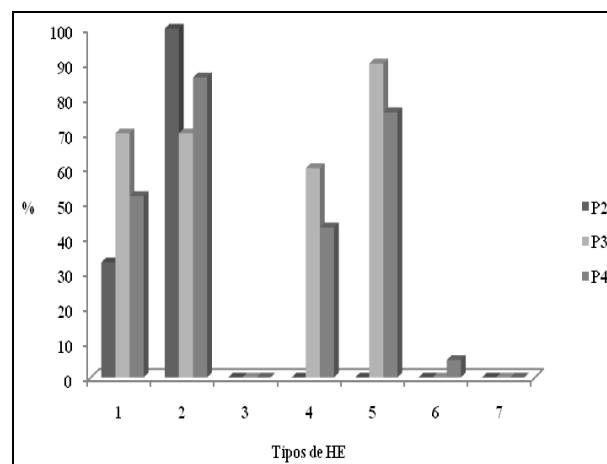
**FIGURA 19 - *Toxodon. I*<sup>2</sup> (MCN-PV 1162).** Eletromicrografias de varredura de secção longitudinal da porção superior da fuste. **A**, Visão geral do esmalte e dentina com dois defeitos no esmalte (flechas), que se estendem da JED até a superfície externa do esmalte; **B**, detalhe do defeito no esmalte observado em **A** (flecha); **C**, Disposição dos prismas na área do defeito no esmalte (Figuras A e B). Linha de defeito sofreu preenchimento com resina. Prismas próximos ao defeito apresentam áreas de fissura entre si (flecha); **D**, Porção basal do esmalte e dentina, onde observam-se três fissuras no esmalte, desde a dentina (asterisco) até a superfície externa do esmalte; **E**, Detalhe dos defeitos do esmalte observados em **D** (flechas). Observa-se que a dentina associada à junção esmalte dentina é atubular, havendo inúmeros túbulos dentinários na porção mais interna deste tecido; **F**, detalhe dos túbulos dentinários observados em **E**; **G**, visão geral do esmalte e dentina com defeitos no esmalte (flechas) e inúmeras estrias de Retzius justapostas (asteriscos); **H**, prismas do esmalte externo, próximo à linha que atravessa o esmalte lateral basal. Abreviaturas como na Figura 13.



## 4.2 Pré-molares superiores

### 4.2.1 Análise macroscópica

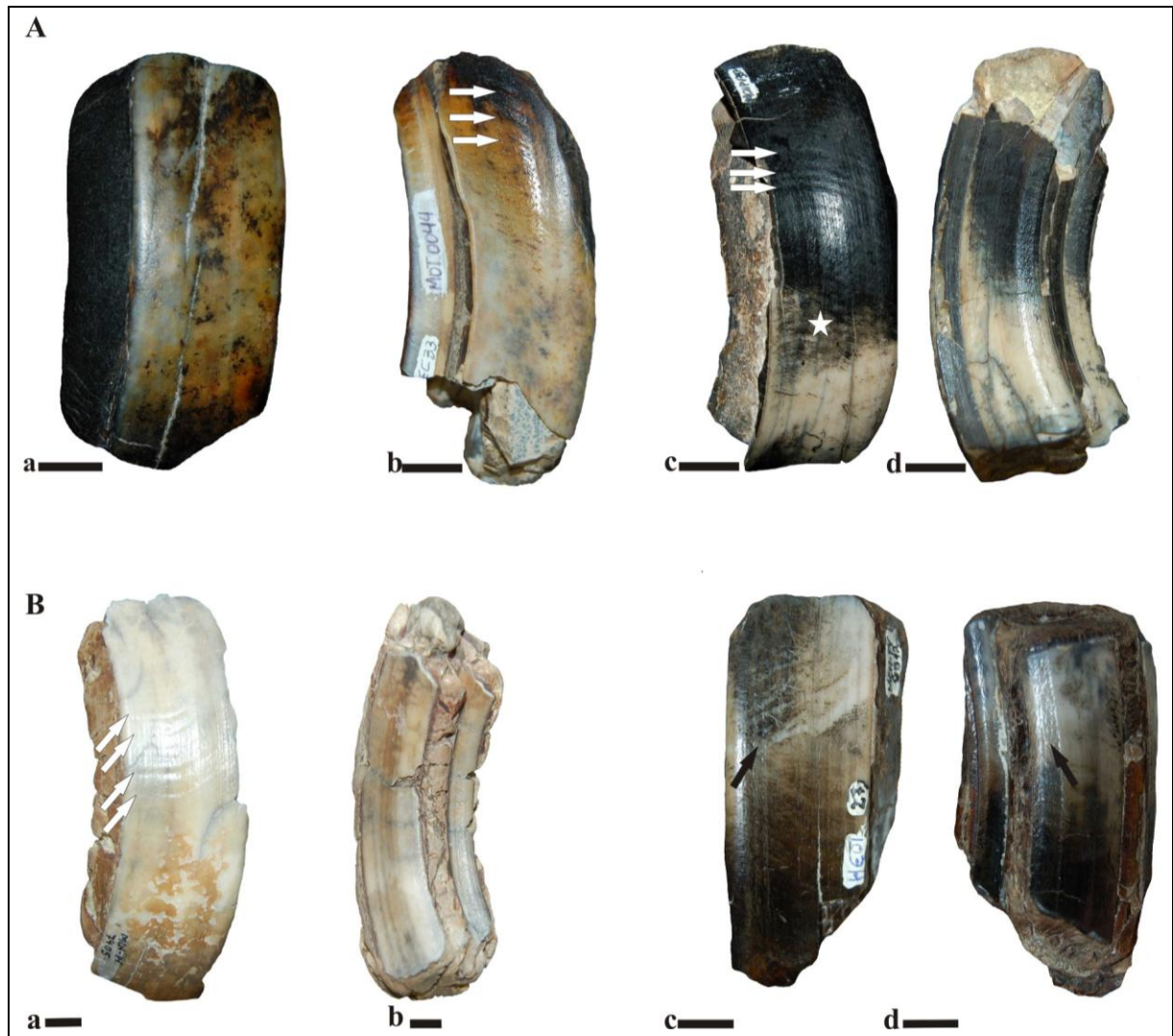
A HE observada nos P<sup>2</sup> (n=3) foram do tipo 2 (100%) e tipo 1 (33%). Nos P<sup>3</sup> (n=10), predominaram os tipos 5 (90%), 1 (70%) e 2 (70%). Já nos P<sup>4</sup> (n=21), os tipos 2 (86%), 5 (76%) e 1 (52%) foram os mais frequentes (Figura 20; Tabela 3). As principais alterações observadas foram tênues ondulações na face vestibular da coroa, orifícios distribuídos aleatoriamente, além de séries verticais de orifícios (Figura 21).



**FIGURA 20** – *Toxodon*. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos pré-molares superiores.

### 4.2.2 Análise microscópica

Devido ao reduzido número amostral, não foram realizadas secções para análise microscópica em pré-molares superiores.



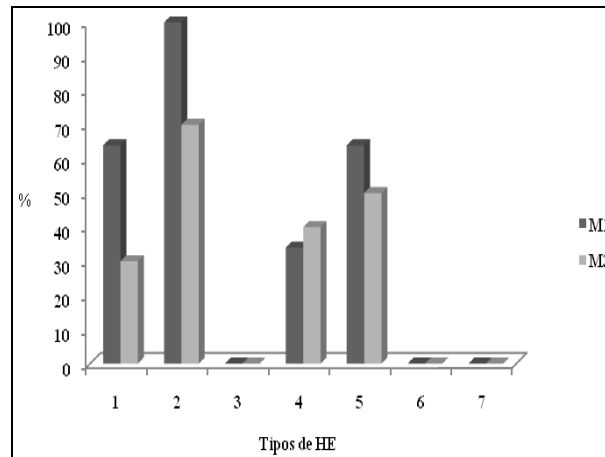
**FIGURA 21** – *Toxodon*. Sinais de HE em pré-molares superiores. **A-B**, P<sup>4</sup>; **A**, **a**, E0047, vista vestibular; **b**, MOT 0044, vista vestibular; **c-d**, MCN-PV 3571; **c**, vista vestibular; **d**, vista lingual; **B**, **a-b**, MCN-PV 7405; **a**, vista vestibular; **b**, vista lingual; **c**, vista mesial; Flechas brancas: ondulações horizontais na superfície do esmalte. Flechas pretas: linhas longitudinais de orifícios. Estrela: periquimácias. Escala: 1 cm.

### 4.3 Molares superiores

#### 4.3.1 Análise macroscópica

M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> foram analisados como pertencentes a uma mesma categoria dentária por serem morfologicamente semelhantes. A HE mais frequentemente observada nos M<sup>1-2?</sup> (n=11) foi a do tipo 2 (100%) e dos tipos 1 e 5 (64%) (Figura 22; Tabela 3). Já nos M<sup>3</sup> (n=10) foram mais frequentes os tipos 2 (70%), 5 (50%) e 4 (40%). As lesões mais comumente

observadas foram séries verticais de orifícios, tênues ondulações horizontais e orifícios distribuídos aleatórios (Figura 23).



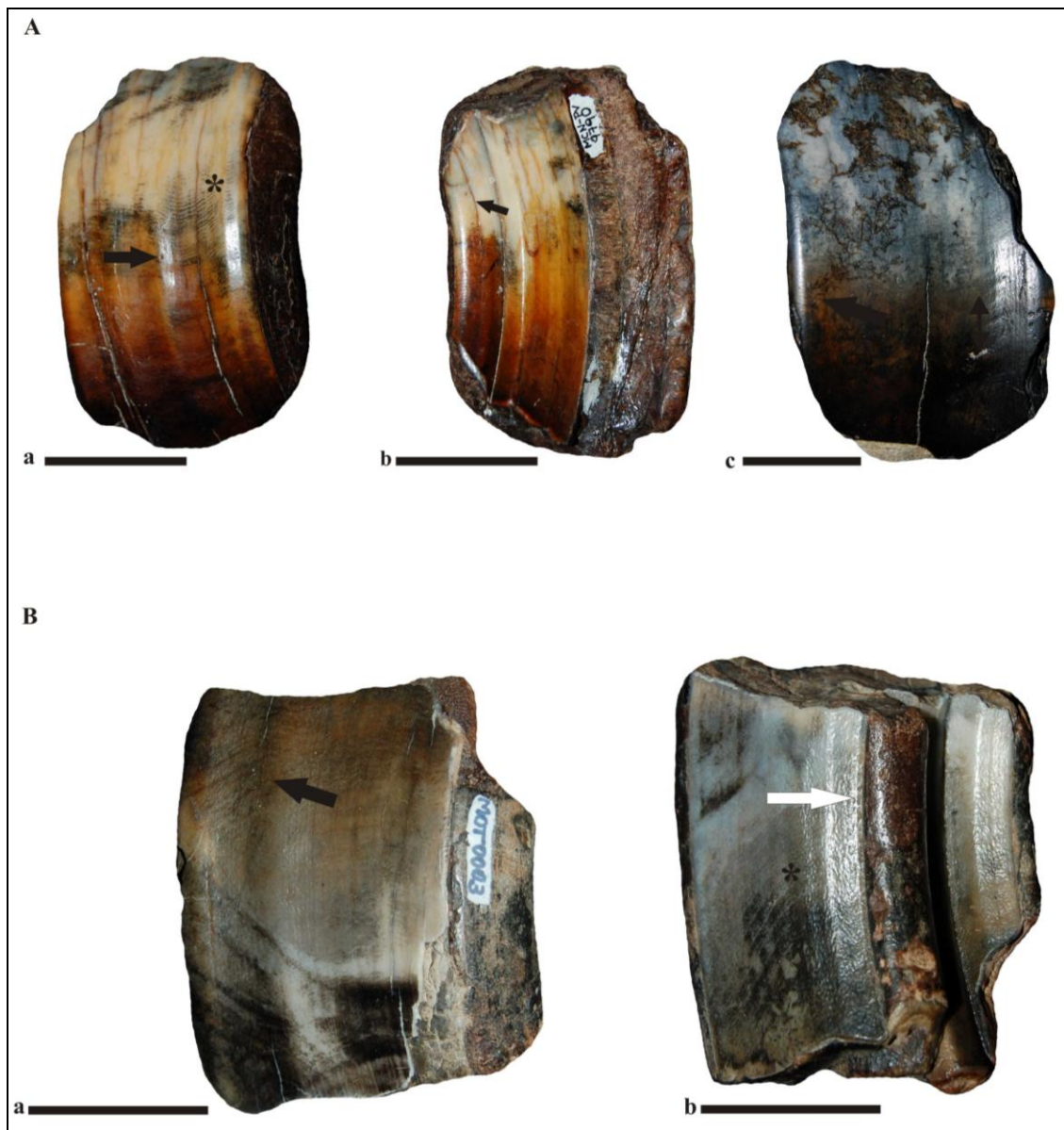
**FIGURA 22** – *Toxodon*. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos molares superiores.

### 4.3.2 Análise microscópica

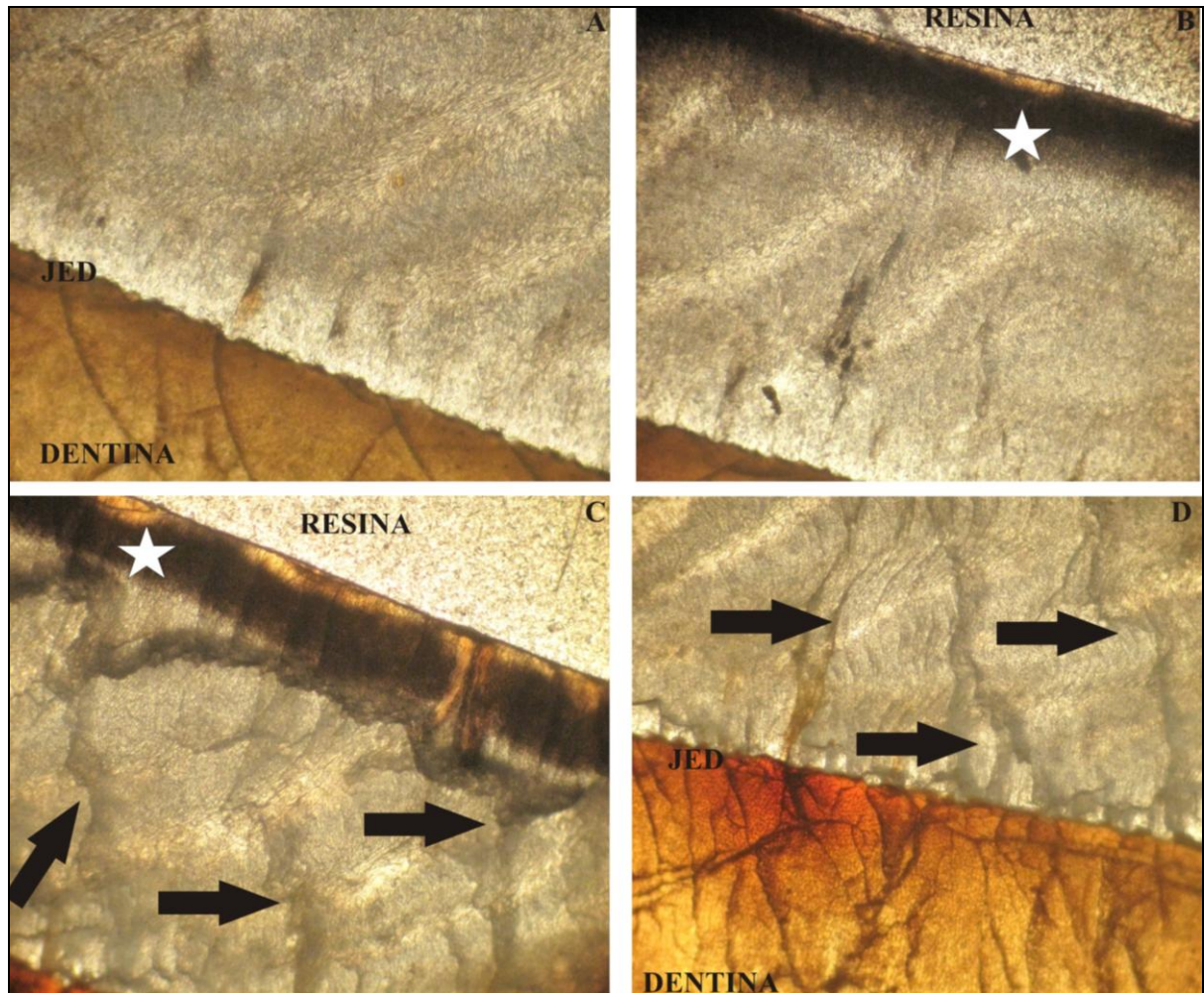
Os resultados da análise microscópica foram obtidos através de secções transversais e longitudinais de um fragmento de  $M^3$  (MCN-PV 30077), sem alterações evidentes na superfície do esmalte, tanto bucalmente quanto lingualmente.

#### 4.3.2.1 Microscopia óptica

O esmalte do  $M^3$  é formado por três zonas evidentes no esmalte: interna, com o ERM (10%), intermediária, com as  $BHS_s$  (75%, com ângulo de inclinação de  $30^\circ$ ), e uma externa, com esmalte radial (15%) (Figura 24A-B). Dentre as alterações microestruturais, observam-se inúmeras depressões pouco profundas na superfície do esmalte. No esmalte radial externo há uma linha contínua de pigmentação escura paralela à superfície externa do esmalte, possivelmente de origem diagenética, delimitada por uma BW (Figura 24B-C). Também é possível observar inúmeras fissuras entre os prismas do esmalte (Figura 24C), bem como áreas com redução do ângulo de inclinação das  $BHS_s$  (Figura 24D).



**FIGURA 23** – *Toxodon*. Sinais de HE em molares superiores. **A-B**,  $M^3$ ; **A**, **a-b**, MCN-PV 9790; **a**, vista vestibular; **b**, vista lingual; **c**, MCN-PV 9957, vista vestibular; **B**, **a-b**, MOT 0003, **a**, vista vestibular; **b**, vista lingual. Flechas pretas: orifícios no esmalte. Flecha branca: série vertical de orifícios. Asteriscos: periquimácias. Escala: 1cm.



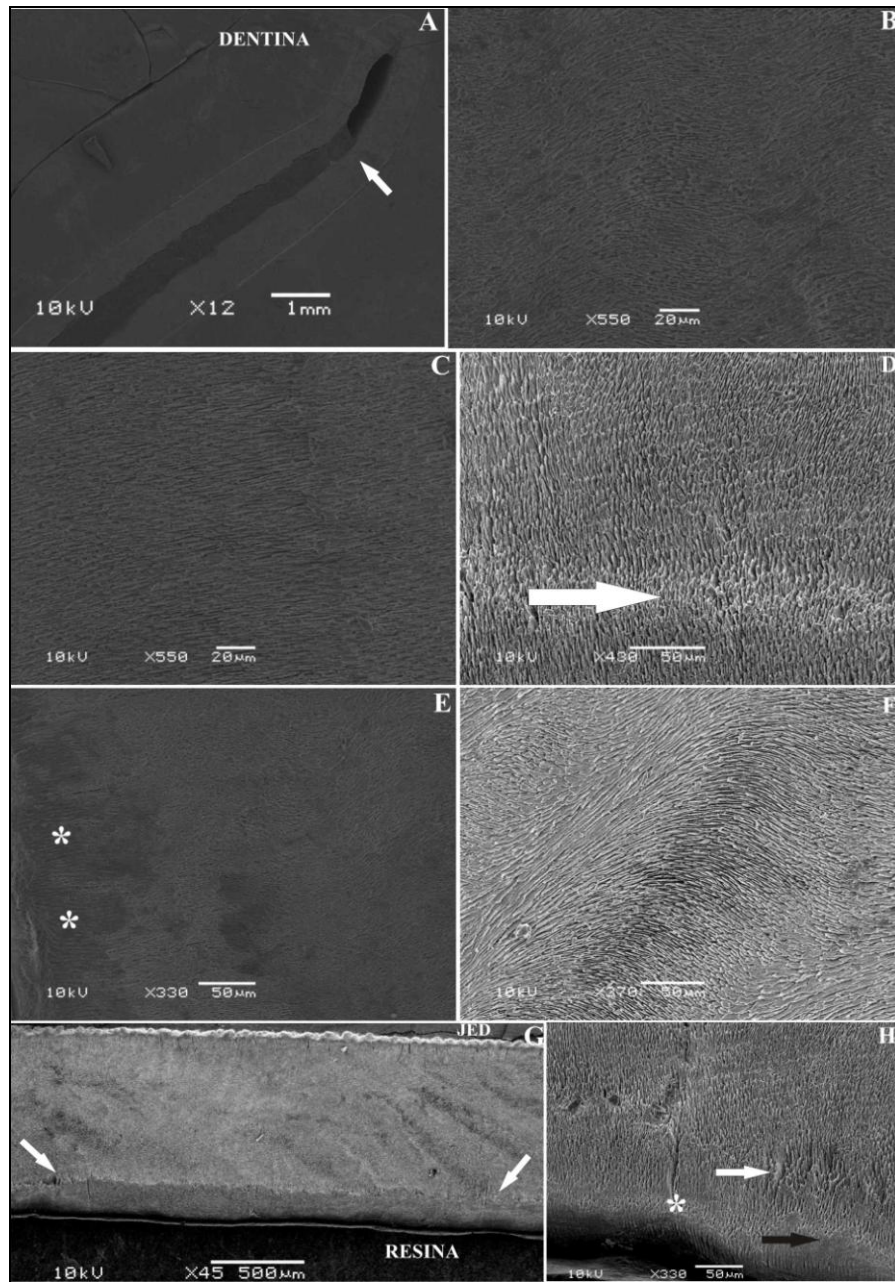
**FIGURA 24** - *Toxodon*. M<sup>3</sup> (MCN-PV 30077). Fotomicrografias de secção transversal do ectolofo. **A.** Três zonas no esmalte: interna, com o ERM, intermediária, com as BHS<sub>s</sub>, e uma externa, com esmalte radial; **B.** BW (estrela) paralela à superfície externa do esmalte, delimitadas por uma linha contínua de pigmentação escura provavelmente de origem diagenética. **C.** Áreas de fissuras entre os prismas do esmalte (flechas). BW (estrela); **D.** Parte da dentina, do ERM e da zona intermediária, onde observa-se alteração no ângulo de inclinação das BHS<sub>s</sub> (flechas). Abreviaturas como na Figura 13.

#### 4.3.2.2 Microscopia eletrônica de varredura

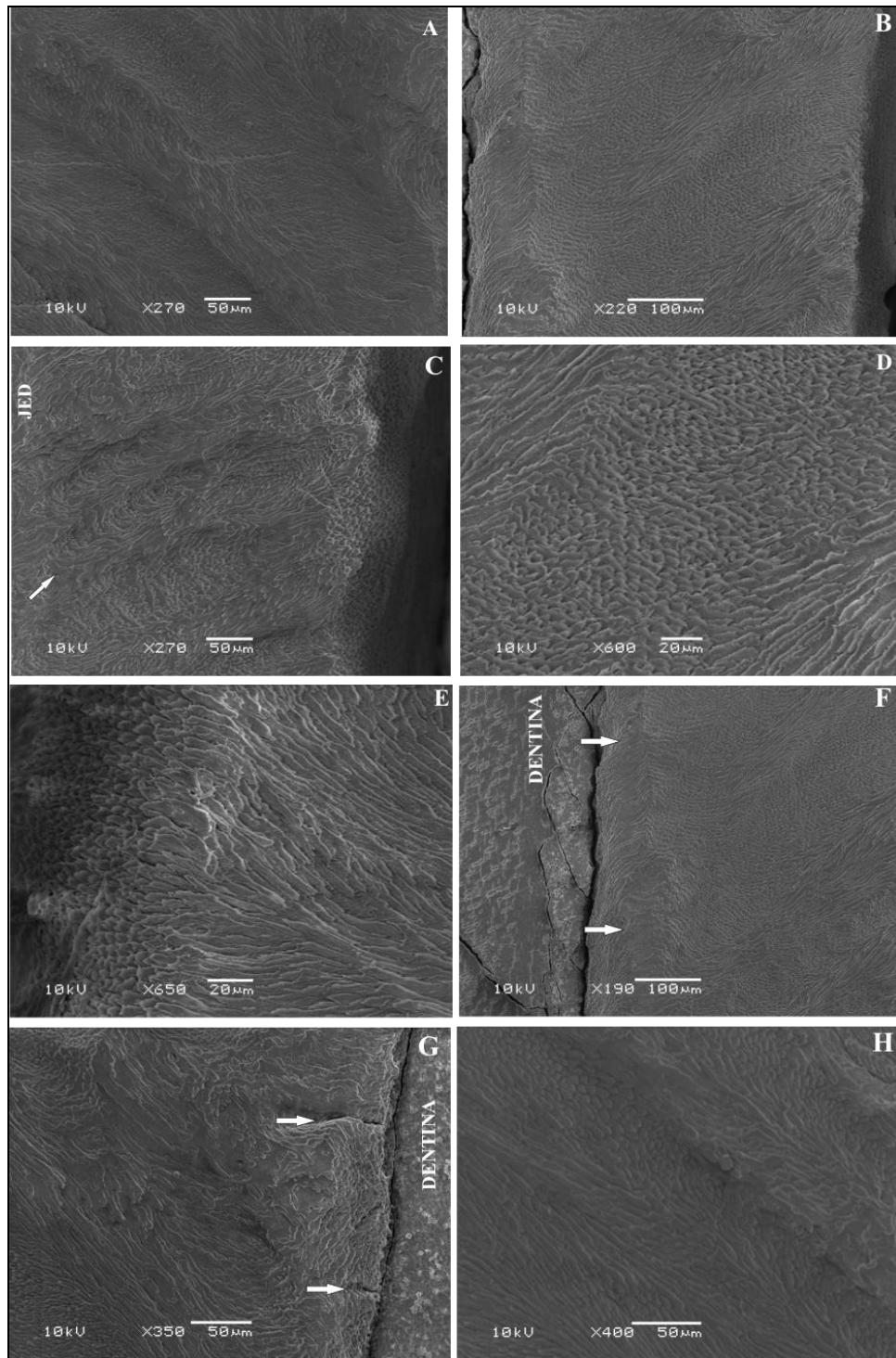
Assim como observado nas fotomicrografias, o esmalte do M<sup>3</sup> é constituído por três zonas (Figura 25G): uma interna (10%), associada à JED, composta pelo ERM, uma intermediária (75%), formada pelas BHS<sub>s</sub> e uma externa (15%), de ER. A zona interna é composta por uma camada contínua de grossas placas de MIP, com algumas áreas de esmalte com aspecto aprismático (Figura 25E; 26F-G; 27A-C). A zona intermediária do esmalte tem distribuição irregular, sendo que em algumas áreas a inclinação das BHS<sub>s</sub> em relação à JED é de aproximadamente 30°, e sua espessura varia entre 6 e 8 prismas (Figura 25F; 26A-D, H;

27B-C, E), enquanto em outras os prismas têm uma disposição ondulatória em relação à JED (Figura 25B), e até mesmo radial na área de transição com a porção externa do esmalte (Figura 25C). No esmalte do sulco anterior (Figura 25A), os prismas seguem a mesma inclinação observada nas BHS<sub>s</sub> (Figura 26B-C, E; 27D).

Entre as alterações microestruturais observadas encontram-se as BW<sub>s</sub> (Figura 25D, G e H), áreas de esmalte aprismático associadas a orifícios devidos a HE na superfície externa (Figura 25G-H; 27H-I) e fissuras entre os prismas em vários locais, principalmente sob as áreas de depressão devidas à HE (Figura 25G-H; 26G; 27A-B, D, H-I). Não foram observadas alterações nos túbulos dentinários (Figura 27F-G).

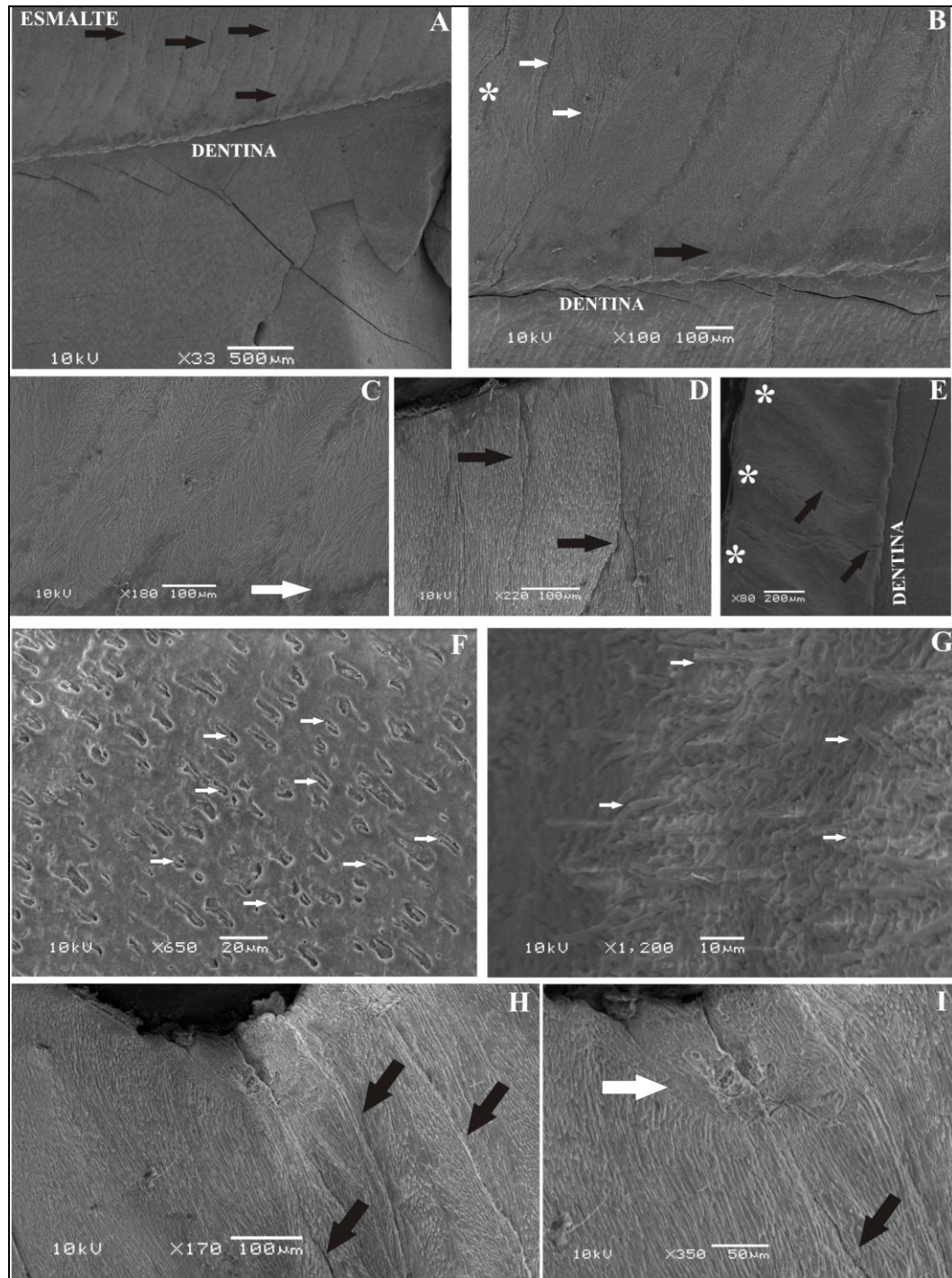


**FIGURA 25** - *Toxodon*. M<sup>3</sup> (MCN-PV 30077). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do ectolofio e paracone. **A**, Visão geral do esmalte do sulco anterior (flecha) e dentina. A porção interna do sulco anterior foi preenchida por resina; **B**, disposição ondulatória dos prismas do esmalte central do sulco anterior em relação à JED; **C**, disposição radial dos prismas do esmalte central em relação à JED; **D**, ER externo, com uma linha de defeito (BW) na porção inferior (flecha); **E**, visão geral do esmalte interno e central, a partir da JED (esquerda). ERM (asteriscos); **F**, prismas do esmalte central, onde observam-se BHS<sub>s</sub> formadas pelas mudanças de zonas de interseção dos prismas e da MIP; **G**, visão geral do esmalte do ectolofio a partir da JED até o esmalte externo. Uma BW (flechas) se estende paralelamente à superfície externa do dente. Observam algumas BHS<sub>s</sub> no esmalte central de distribuição irregular, tendo seu limite claramente demarcado pela BW; **H**, detalhe do esmalte do ectolofio onde há uma ondulação no esmalte externo (asterisco), de onde parte uma fissura que se estende longitudinalmente até a BW. Áreas com esmalte aprismático na BW (flecha branca) e no esmalte externo (flecha preta). Abreviaturas como na Figura 13.



**FIGURA 26** - *Toxodon*. M<sup>3</sup> (MCN-PV 30077). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do ectolofo e paracone. **A**, BHSs no esmalte interno do sulco anterior e as mudanças de direção de interseção dos prismas e MIP; **B**, esmalte no sulco anterior: ERM associado à JED (esquerda) e BHSs no esmalte interno estendendo-se até a superfície externa; **C**, esmalte externo da porção superior do sulco anterior, onde observam-se as BHSs estendendo-se até a superfície externa. No esmalte externo, pequenas depressões formam ondulações na superfície externa do sulco anterior; **D**, BHSs no esmalte externo do sulco anterior e as mudanças de direção de interseção dos prismas e MIP; **E**, disposição dos prismas e MIP do esmalte externo do sulco anterior; **F**, dentina e esmalte do sulco anterior. Observa-se ERM (flechas) e dentina na JED com poucos túbulos dentinários em comparação com a área à esquerda da figura; **G**, esmalte do sulco anterior associado à JED com fissuras (flechas); **H**, BHSs no esmalte do sulco anterior. Abreviaturas como na Figura 13.



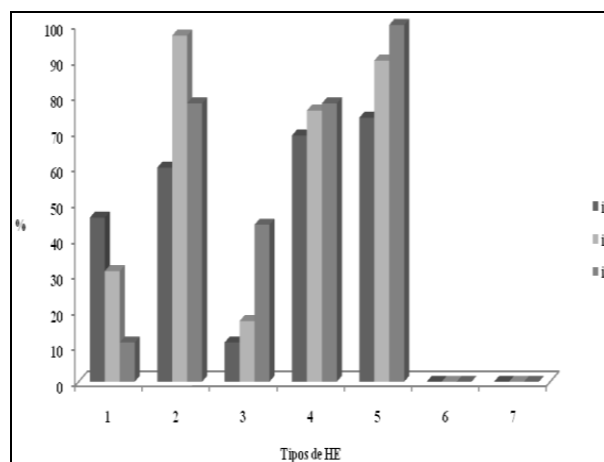


**FIGURA 27** - *Toxodon*.  $M^3$  (MCN-PV 30077). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do ectolof e paracone. **A**, Dentina e parte do esmalte que cobre o ectolof. Fissuras entre os prismas do esmalte (flechas); **B**, detalhe em maior aumento das estruturas observadas em **A**. Estreita faixa de ERM associado à dentina (flecha preta). Fissuras no esmalte, uma delas se estendo da JED até superfície do esmalte (flechas brancas). Entre as fissuras, pequena área com esmalte aprismático (asterisco); **C**, porção central do esmalte que cobre o ectolof e parte do ER interno associado (flecha); **D**, esmalte externo que cobre o ectolof com distribuição radial dos prismas em relação à JED, ao contrário do que é observado no esmalte externo do sulco anterior, em **E**). Fissuras entre os prismas do esmalte (flechas); **E**, esmalte externo do sulco anterior, onde as BHS<sub>s</sub> se estendem até o esmalte externo (asteriscos). Fissuras entre os prismas do esmalte (flechas); **F**, dentina com alguns moldes dos túbulos dentinários (flechas); **G**, detalhe dos moldes dos túbulos dentinários (flechas); **H**, HE que cobre o ectolof. Fissuras entre os prismas do esmalte (flechas); **I**, ectolof observado em **H**. Na base do defeito observa-se esmalte aprismático (flecha branca). Fissura entre os prismas do esmalte (flecha preta). Abreviaturas como na Figura 13.

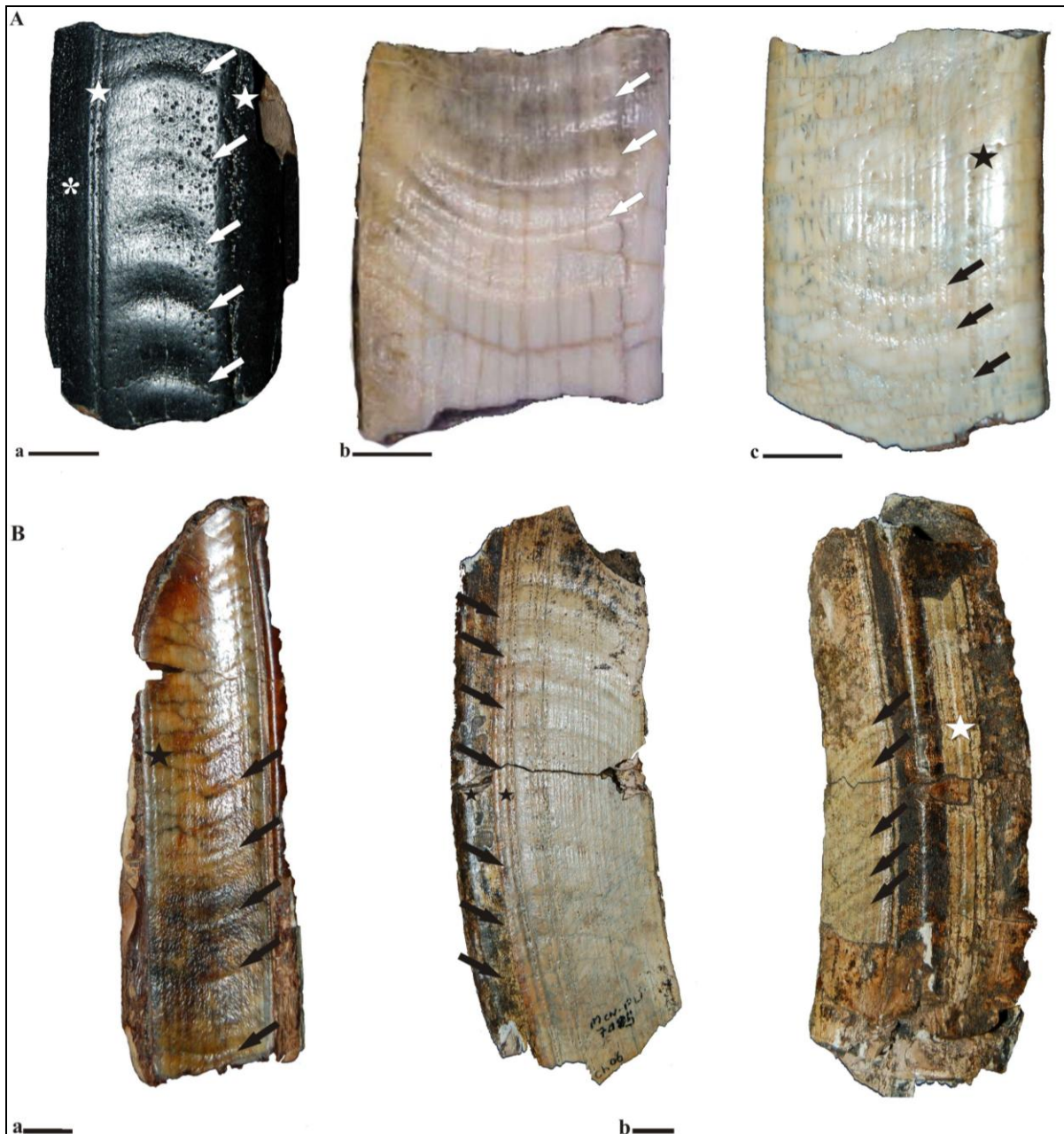
## 4.4 Incisivos inferiores

### 4.4.1 Análise macroscópica

A HE mais frequentemente observada nos I<sub>1</sub> (n=35) foram os tipos 5 (74%), 4 (69%) e 2 (60%). Nos I<sub>2</sub> (n=29) foram os tipos 2 (97%), 5 (90%) e 4 (76%). Nos I<sub>3</sub> (n=11), predominaram os tipos 5 (100%), 2 e 4 (78%) (Figura 28; Tabela 3). Lesão comum a vários espécimes de I<sub>1</sub> observados é um profundo sulco formado pela aglomeração de orifícios longitudinalmente dispostos na face vestibular da coroa, próximo à face mesial, além de séries verticais de orifícios nas margens terminais do esmalte (Figura 29A). A alteração observada na maioria dos incisivos inferiores foram marcadas ondulações devidas a séries méso-distais de orifícios, bem como orifícios distribuídos aleatoriamente (Figura 29A-B).



**FIGURA 28** – *Toxodon*. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos incisivos inferiores.



**FIGURA 29** – Sinais de HE (flechas) em incisivos inferiores. **A**, I<sub>1</sub>, vista vestibular; **a**, MCN-PV 9796; **b**, MCN-PV 9899; **c**, MCN-PV 9897; **B**, I<sub>3</sub>; **a**, MCN-PV 9914, vista lingual; **b**, MCN-PV 7085, vista mesial e lingual respectivamente; Flechas: ondulações horizontais na superfície do esmalte. Estrelas: linhas longitudinais de orifícios. Escala: 3 cm.

#### 4.4.2 Análise microscópica

Os resultados obtidos da análise microscópica foram obtidos através de secções transversais de um fragmento de I<sub>3</sub> (MCN-PV 9879), correspondente ao terço oclusal. Na face vestibular observa-se uma série méso-distal de orifícios na margem terminal, enquanto que na face lingual há marcadas séries méso-distais de orifícios e sulcos longitudinais.

#### 4.4.2.1 Microscopia óptica

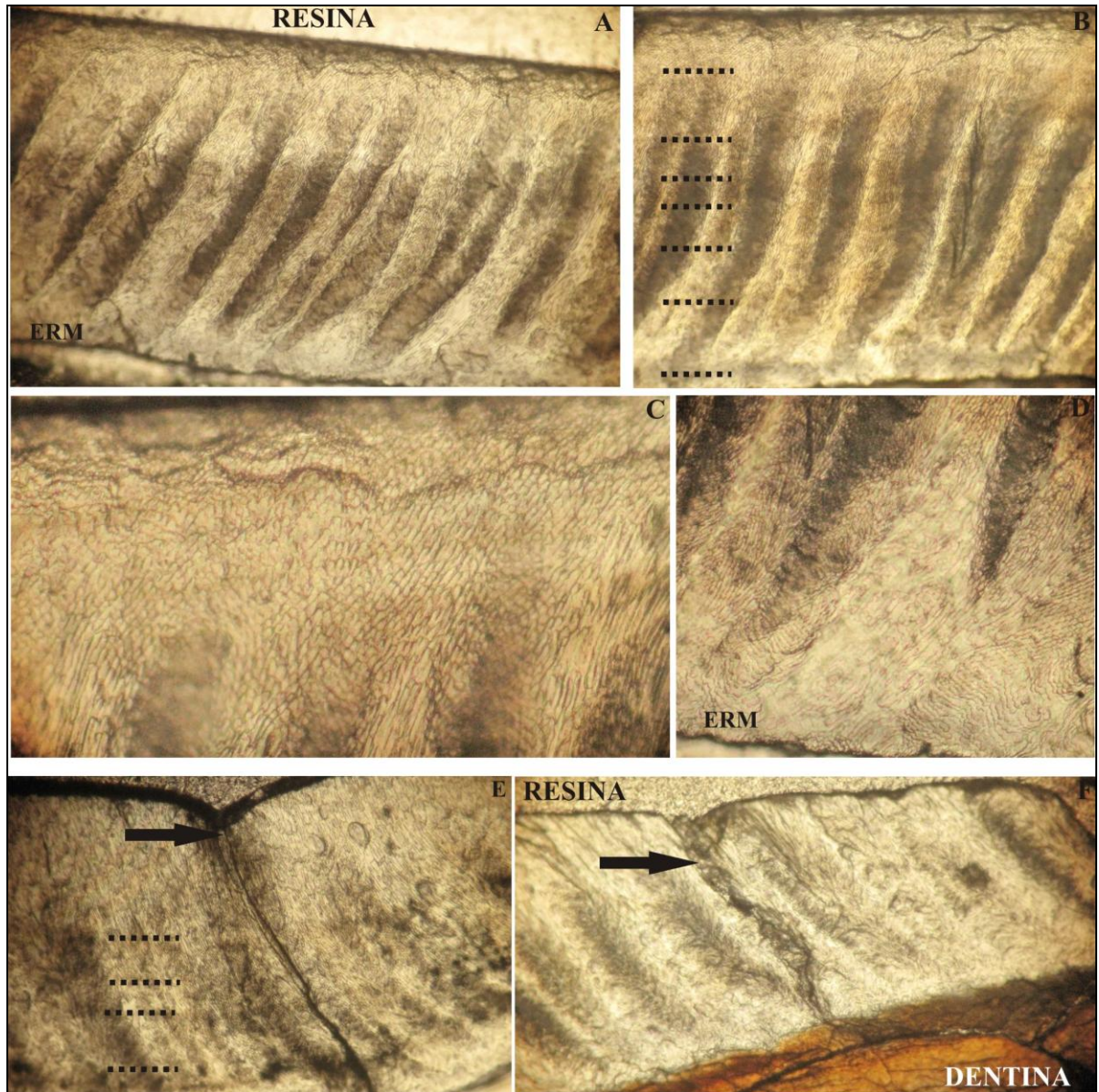
Foram observados três tipos de esmalte no  $I_3$ : ERM, associado à JED (10%),  $BHS_s$  na zona intermediária (75%, com ângulo de inclinação de aproximadamente  $30^\circ$ ) e, ER externo (15%) (Figura 30A-B, D). O ER caracteriza-se por apresentar ângulo de inclinação semelhante ao das  $BHS_s$  (Figura 30C). As alterações microestruturais observadas foram proeminentes Estrias de Retzius, de cor marrom, com padrão irregular de espaçamento, ora regulares, ora irregulares principalmente na zona intermediária do esmalte (Figura 30B, E), bem como inúmeras fissuras entre os prismas, associadas aos orifícios de HE.

#### 4.4.2.2 Microscopia eletrônica de varredura

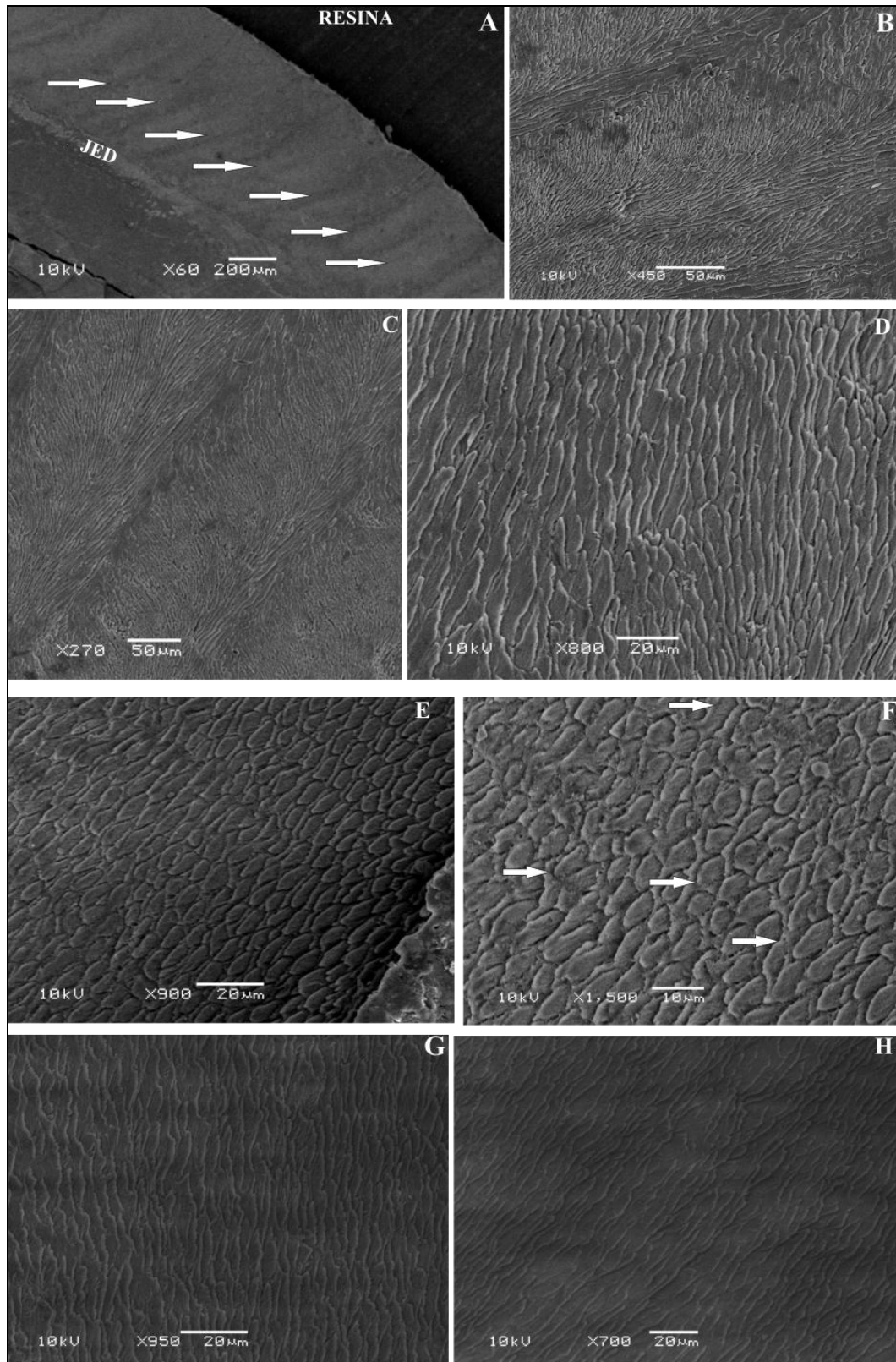
No  $I_3$  o esmalte é constituído por três zonas (Figura 31A): uma interna (10%), associada à JED, composta pelo ERM, uma intermediária (75%), formada pelas  $BHS_s$  e uma externa (15%), de ER. Em secção transversal, os prismas são redondos ou ovais (Figura 31E-F; 33A). Na zona interna, o ERM forma uma camada contínua, na qual a MIP forma grossas placas sobre os prismas (Figura 32E-F), que são vistos com dificuldade em algumas áreas, e, até mesmo, exibindo aspecto aprismático em outras (Figura 32G-H; 33E). As  $BHS_s$  na zona intermediária do esmalte têm um inclinação de  $25^\circ$  a  $30^\circ$  em relação à JED, com espessura de 10 prismas (Figura 31A-C; 33B-D). Os prismas da zona externa do esmalte seguem a mesma inclinação observada nas  $BHS_s$ , sem áreas de intersecção, com aspecto radial (Figura 31D, G-H).

As alterações microestruturais observadas foram inúmeras depressões pouco profundas, regularmente espaçadas, relacionadas aos sulcos formados por séries méso-distais de orifícios da superfície externa, esmalte aprismático associado a estes orifícios (Figura 32A-D), bem como  $BW_s$  (Figura 33A).

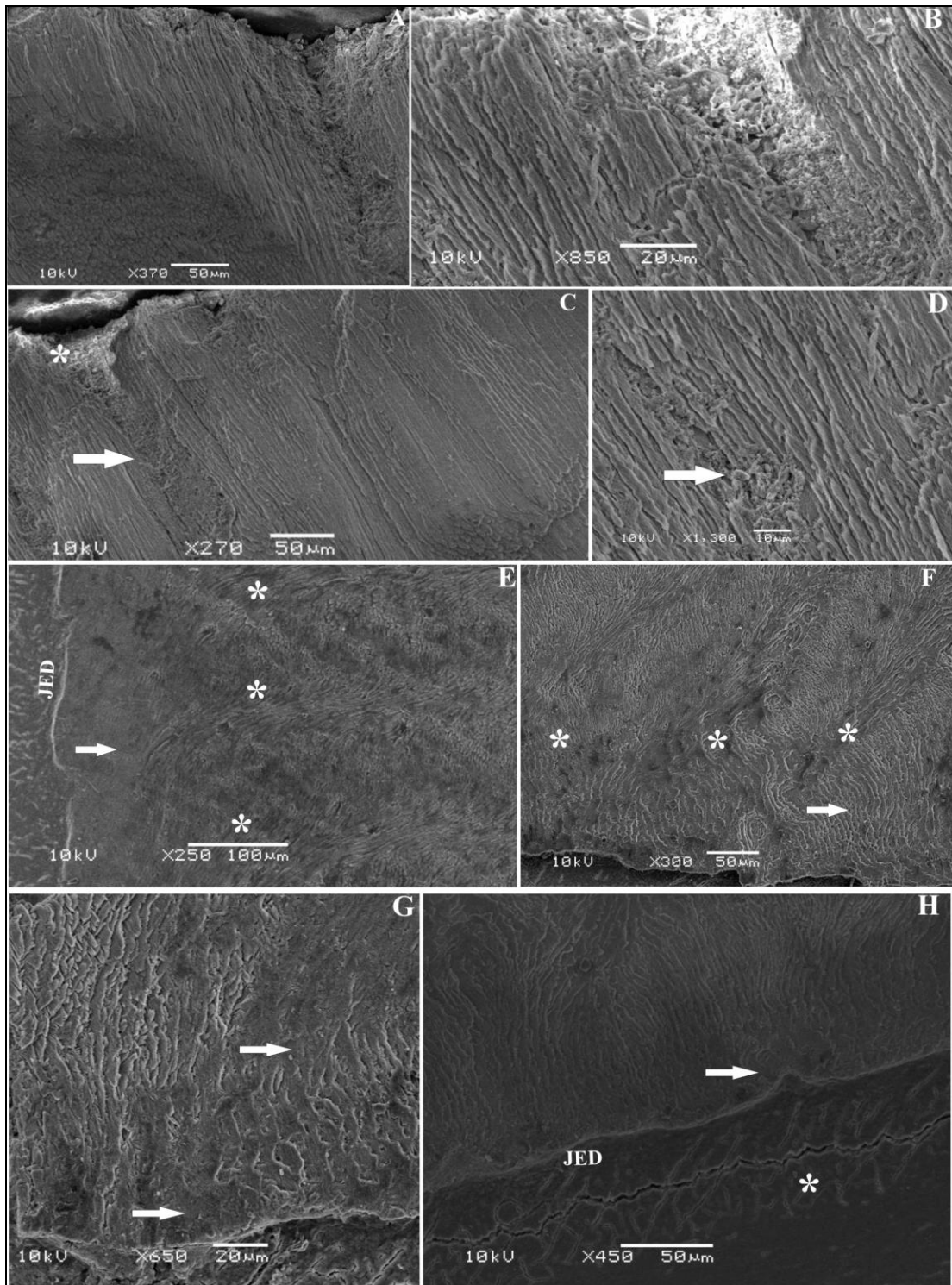
Há ainda, na porção central da dentina uma peculiar especialização deste tecido, sem túbulos dentinários, e aparentemente atravessada por canais vasculares (Figura 33F), associada ao restante da dentina com túbulos dentinários normais (Figura 33G-H), sendo que ambos tecidos são separados por um canal longitudinal.



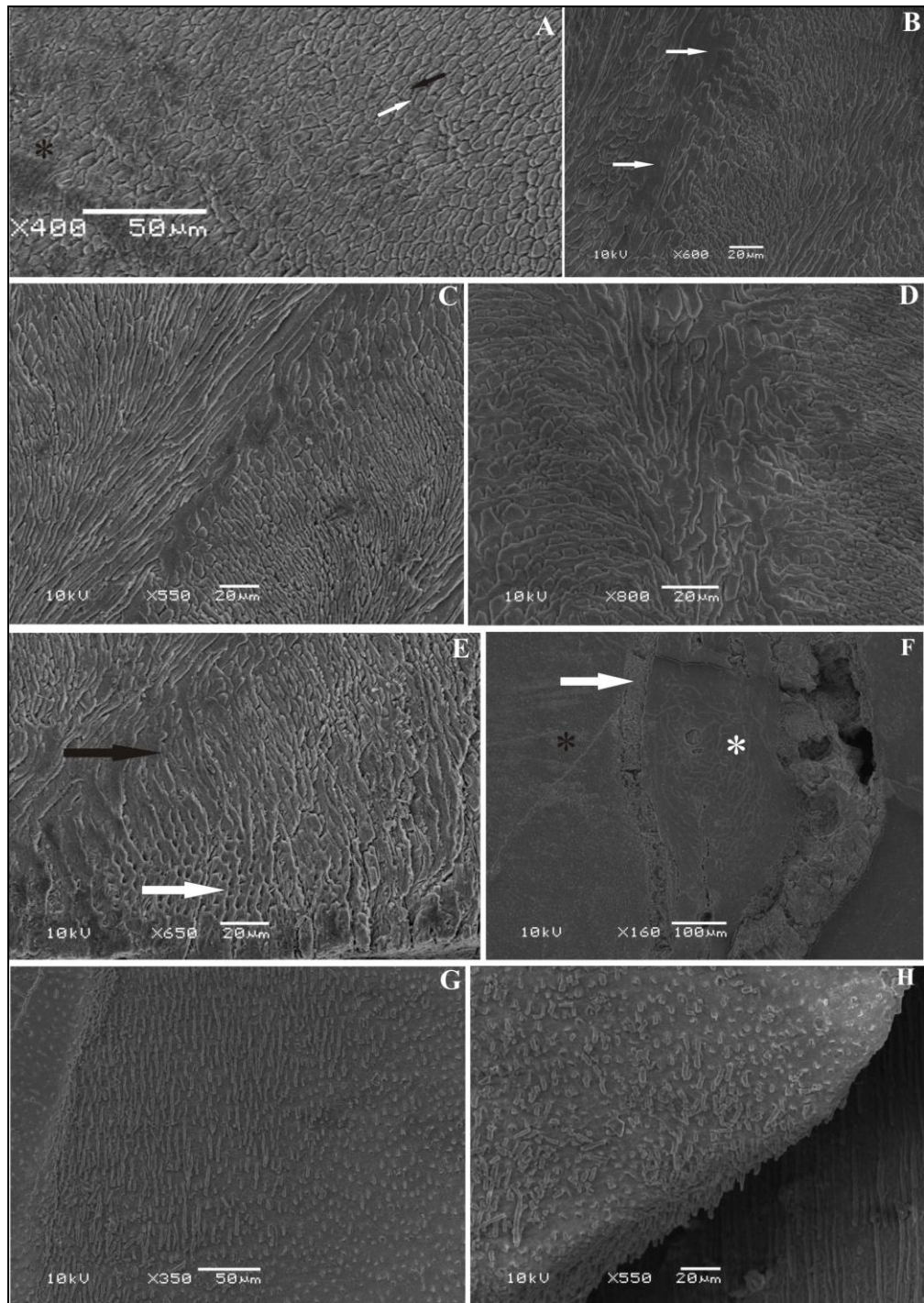
**FIGURA 30** – *Toxodon*. I<sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Fotomicrografias de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Três zonas do esmalte: interna, formada pelo ERM, intermediária, com as BHS<sub>s</sub> e a externa, de ER; **B**, proeminentes Estrias de Retzius por toda extensão do esmalte, distribuídas em intervalos regulares (linhas tracejadas); **C**, zona externa do esmalte, formada pelo ER; **D**, área de transição entre o ERM, formado por largas placas de MIP, e a zona intermediária com as BHS<sub>s</sub>; **E**, área de depressão na superfície externa do esmalte devida a um orifício de HE, da qual parte uma fissura entre os prismas que se estende até a dentina subjacente. Estrias de Retzius (linhas tracejadas); **F**, Fissura entre os prismas do esmalte, sob um orifício de HE, estendendo-se até a JED (flecha). Abreviaturas como na Figura 13.



**FIGURA 31** – *Toxodon*. I<sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Parte da dentina e esmalte vestibular, onde observa-se a disposição das BHS<sub>s</sub> (flechas); **B**, BHS<sub>s</sub> da porção mais central do esmalte, onde observa-se a mudança de intersecção entre os prismas e a MIP; **C**, BHS<sub>s</sub> da porção mais interna do esmalte, próximo à JED; **D**, disposição dos prismas na porção mais central do esmalte, em área de transição com o esmalte externo; **E**, porção externa do esmalte vestibular, onde observa-se os prismas ovais; **F**, detalhe dos prismas ovais e da MIP (flechas) do esmalte externo; **G**, prismas do esmalte central, em área de transição com o esmalte externo; **H**, prismas do esmalte externo. Abreviaturas como na Figura 13.



**FIGURA 32** – *Toxodon*. I<sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Depressão na superfície do esmalte devida à hipoplasia. Na base do defeito observa-se áreas de esmalte aprismático, bem como destruição dos prismas; **B**, detalhe em maior aumento da HE observada em **A**, com destruição dos prismas do esmalte externo; **C**, HE (asterisco), sob a qual observa-se destruição dos prismas e área de esmalte aprismático (flecha); **D**, detalhe em maior aumento da destruição dos prismas sob uma HE; **E**, parte do esmalte e dentina. Esmalte aprismático associado à JED (flecha), de onde partem as BHS<sub>s</sub> (asteriscos); **F**, parte do esmalte e dentina. ERM associado à JED (flecha) formado por largas placas de MIP, dando-lhe um aspecto irregular, de onde partem as BHS<sub>s</sub> (asteriscos); **G**, esmalte associado à JED formado por largas placas de MIP, dando-lhe um aspecto aprismático (flechas); **H**, visão geral da JED. Observa-se uma elevação da dentina, invadindo a linha formada pelo limite do esmalte (flecha). Fratura na dentina paralela à JED (asterisco). Abreviaturas como na Fig. 13.



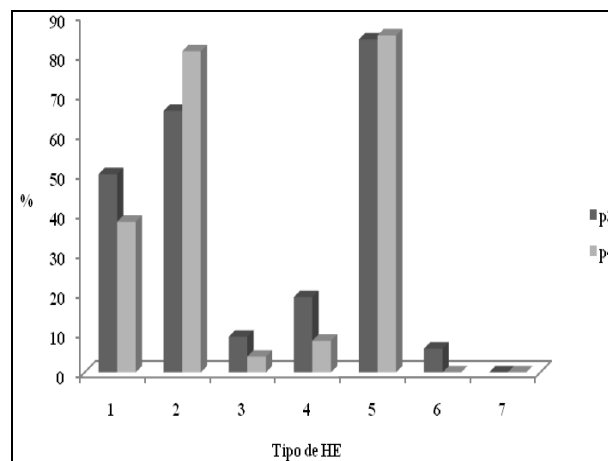
**FIGURA 33** - *Toxodon*. I<sub>3</sub> (MCN-PV 9879). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Detalhe dos prismas ovais (flecha preta) e da MIP (flecha branca) do esmalte externo. É possível observar uma linha de defeitos no esmalte (BW), com alteração da forma dos prismas (asterisco); **B**, Disposição dos prismas e MIP do esmalte intermediário (BHS<sub>2</sub>). Pequena região de esmalte aprismático (flechas); **C**, BHS no esmalte intermediário, onde observa-se a disposição dos prismas e da MIP; **D**, Detalhe em maior aumento das estruturas observadas em **C**; **E**, distribuição irregular da MIP associada à área da JED, dando aspecto poroso ao esmalte interno (flecha branca). Esmalte aprismático na base de uma BHS (flecha preta); **F**, área central da dentina, exibindo uma especialização deste tecido. Na área central há um tipo especial de dentina, atubular, onde observa-se um canal vascular (asterisco branco). Associada a este tecido encontra-se uma dentina com túbulos dentinários normais (asterisco preto), sendo ambos os tecidos separados por um canal (flecha); **G**, dentina, onde observa-se os moldes dos túbulos dentinários; **H**, dentina em maior aumento, onde observa-se os moldes dos túbulos dentinários. Abreviaturas como na Figura 13.



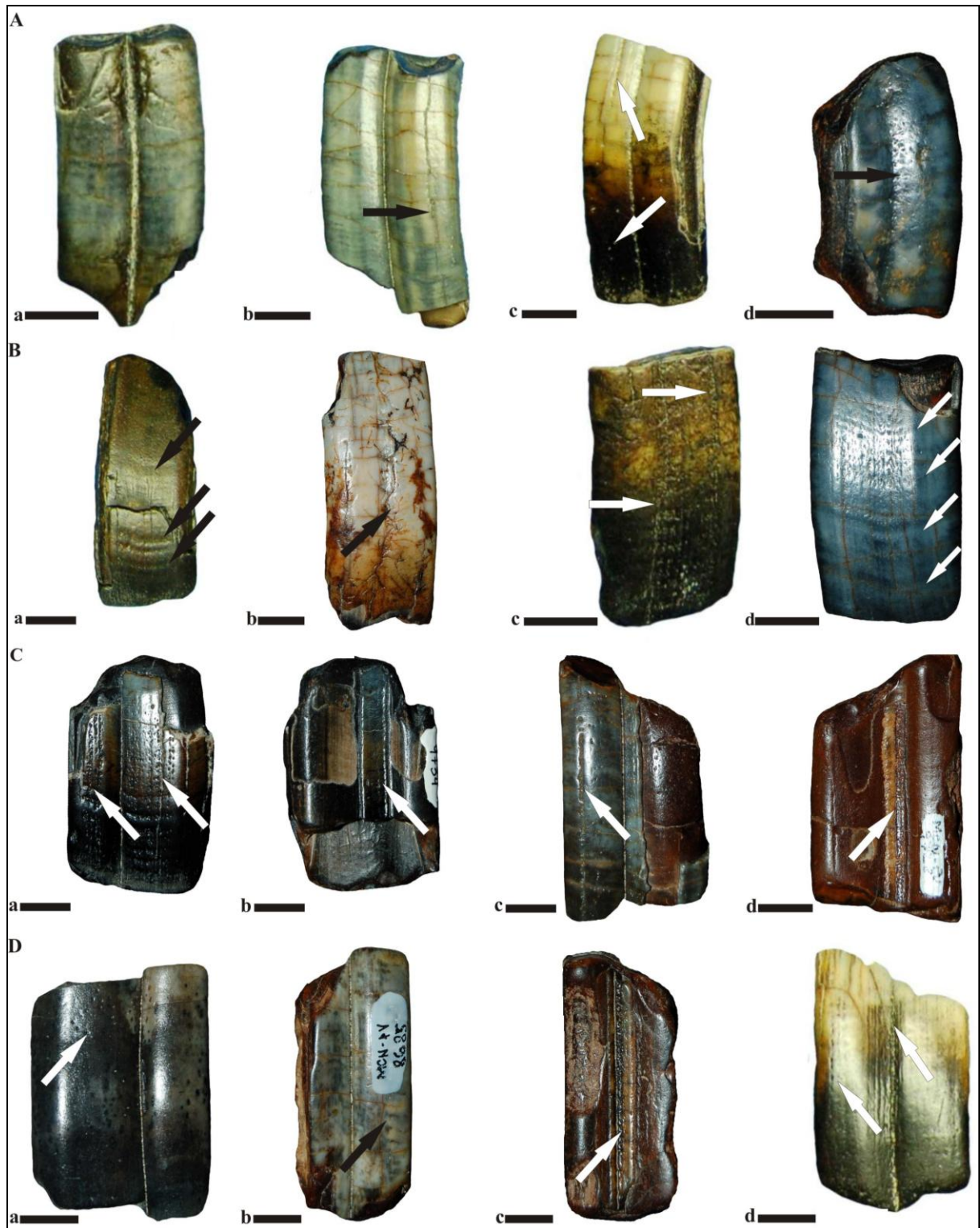
## 4.5 Pré-molares inferiores

### 4.5.1 Análise macroscópica

A HE mais frequentemente observada nos P<sub>3</sub> (n=32) foram os tipos 5 (84%), 2 (66%), e 1 (50%), o mesmo observado nos P<sub>4</sub> (n=21), com frequências de 85%, 81% e 38% respectivamente (Figura 34; Tabela 3). As lesões mais comuns foram as séries verticais de orifícios e irregularidades mais profundas na face vestibular, junto à dobra bucal P<sub>3</sub> = 22%; P<sub>4</sub> = 54%) (Figura 35A, d; B, c; C, a-d; D, c-d), orifícios distribuídos aleatoriamente (Figura 35A, c; D, a), séries méso-distais de orifícios separadas por intervalos semelhantes (Figura 35A, a, d; C, a), bem como falhas e orifícios contíguos nas margens terminais de esmalte, tanto na face mesial quanto distal da fuste. Peculiar nestes espécimes é a série vertical de orifícios no lóbulo anterior (Figura 35A, b-c; C, a, c; D, b). O espécime MCN-PV 9979 apresenta ainda pseudopaleopatologias, alterações na superfície do esmalte provavelmente devidas ao retrabalhamento do material (Figura 35B, b).



**FIGURA 34** – *Toxodon*. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos pré-molares inferiores.



**FIGURA 35** – *Toxodon*. Sinais de HE (flechas) em pré-molares inferiores. **A-B**, P<sub>3</sub>, vista vestibular; **A**, **a**, MCN-PV 9986; **b**, MCN-PV 9983; **c**, MCN-PV 9981; **d**, MCN-PV 30010; **B**, **a**, MCN-PV 9988; **b**, MCN-PV 9979, **c**, MCN-PV 9942; **d**, MCN-PV 9980; **C-D**, P<sub>4</sub>; **C**, **a-b**, MCN-PV 9734, vista vestibular e lingual, **c-d**, MCN-PV 9728, vista vestibular e lingual; **D**, **a**, MCN-PV 9735, **b-c**, MCN-PV 8685, vista vestibular e lingual; **d**, MCN-PV 9750, vista vestibular. Escala: 1cm.

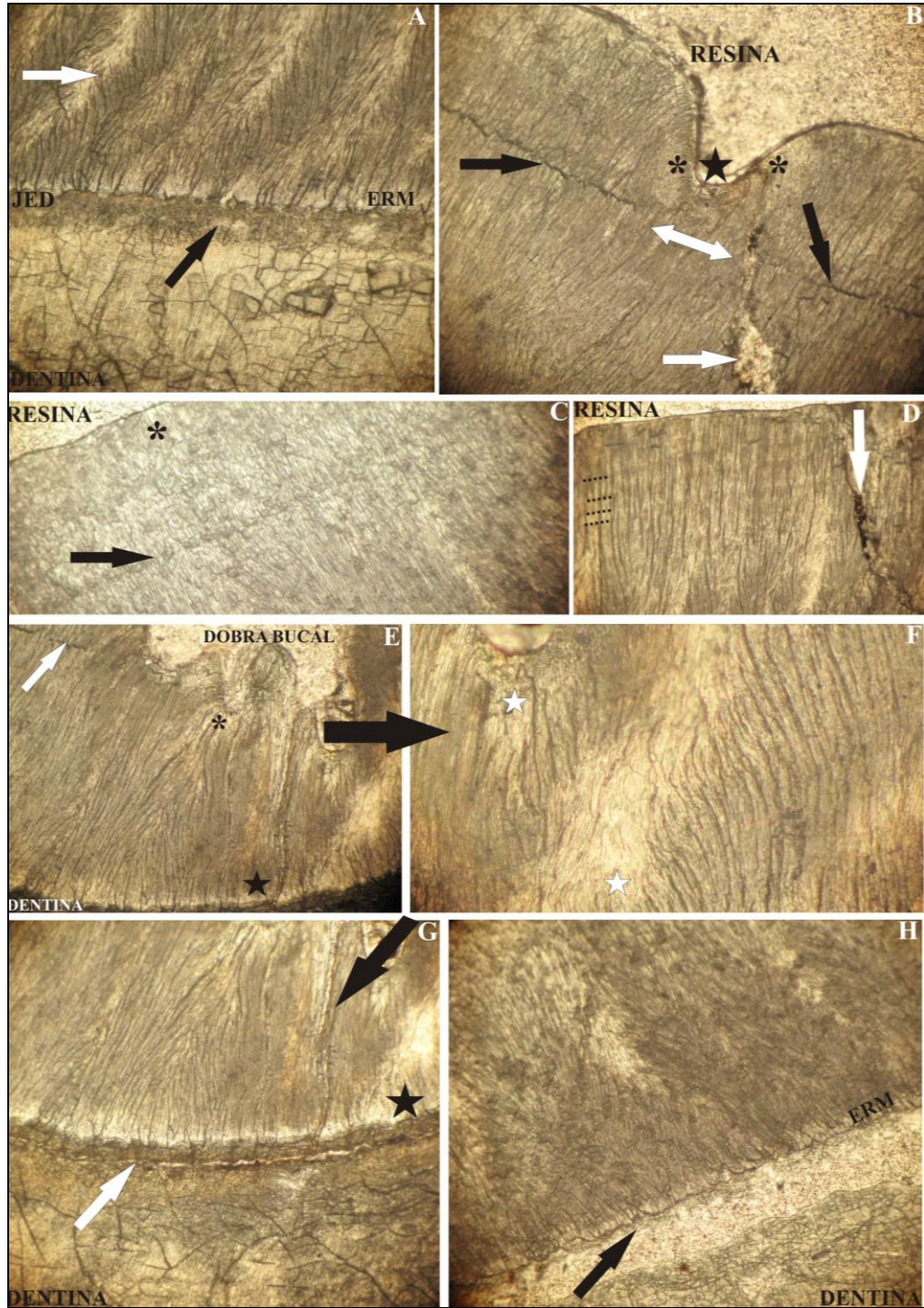
#### 4.5.2 Análise microscópica

A análise microscópica foi feita através de secções transversais de dois fragmentos de quarto pré-molar inferior (MCN-PV 9731 e MCN-PV 9738). No espécime MCN-PV 9731 há profundos orifícios e falhas no esmalte na dobra bucal, periquimácias na área intra-alveolar e séries verticais de orifícios mais bem marcados na área intra-alveolar. A porção do esmalte junto à face oclusal é lisa, havendo apenas poucos orifícios distribuídos aleatoriamente, não havendo faixa de esmalte na face lingual. Já no espécime MCN-PV 9738, o esmalte da face vestibular está ausente, restando apenas uma estreita faixa na face mesial, onde observa-se sulcos longitudinais e orifícios na margem terminal, enquanto na face lingual há uma larga faixa longitudinal de esmalte, nela havendo orifícios e sulcos longitudinais.

##### 4.5.2.1 Microscopia óptica

Foram observadas três zonas do esmalte no P<sub>4</sub>: ERM (10%), com largas placas de MIP, de aspecto mais translúcido por toda sua extensão (Figura 36B), BHS<sub>s</sub> (65%, com ângulo de inclinação de aproximadamente 30°) e ER externo (25%) (Figura 36A, D).

Dentre as alterações microestruturais mais evidentes estão os orifícios na superfície externa do esmalte, mais proeminentes junto à dobra bucal (Figura 36E), sendo que os prismas modificam sua direção, delimitando as bordas dos defeitos. Observa-se uma BW associada aos orifícios junto à dobra bucal (Figura 36B, E), interrompida exatamente sob a porção mais profunda do defeito. Fissura e destruição dos prismas adjacentes associadas aos orifícios da superfície externa, estendendo-se até a dentina subjacente. Sob os orifícios, o esmalte é translúcido, correspondendo a áreas de esmalte aprismático, mais marcadas nos orifícios mais profundos. Sob a dobra bucal, há uma desorganização no padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub>. Por toda extensão da dentina é possível observar os moldes dos túbulos dentinários, porém, sob a JED há uma camada contínua e espessa formada pela dentina interglobular. Sob áreas com maiores alterações na superfície do esmalte, observa-se a dentina interglobular (Figura 36H).

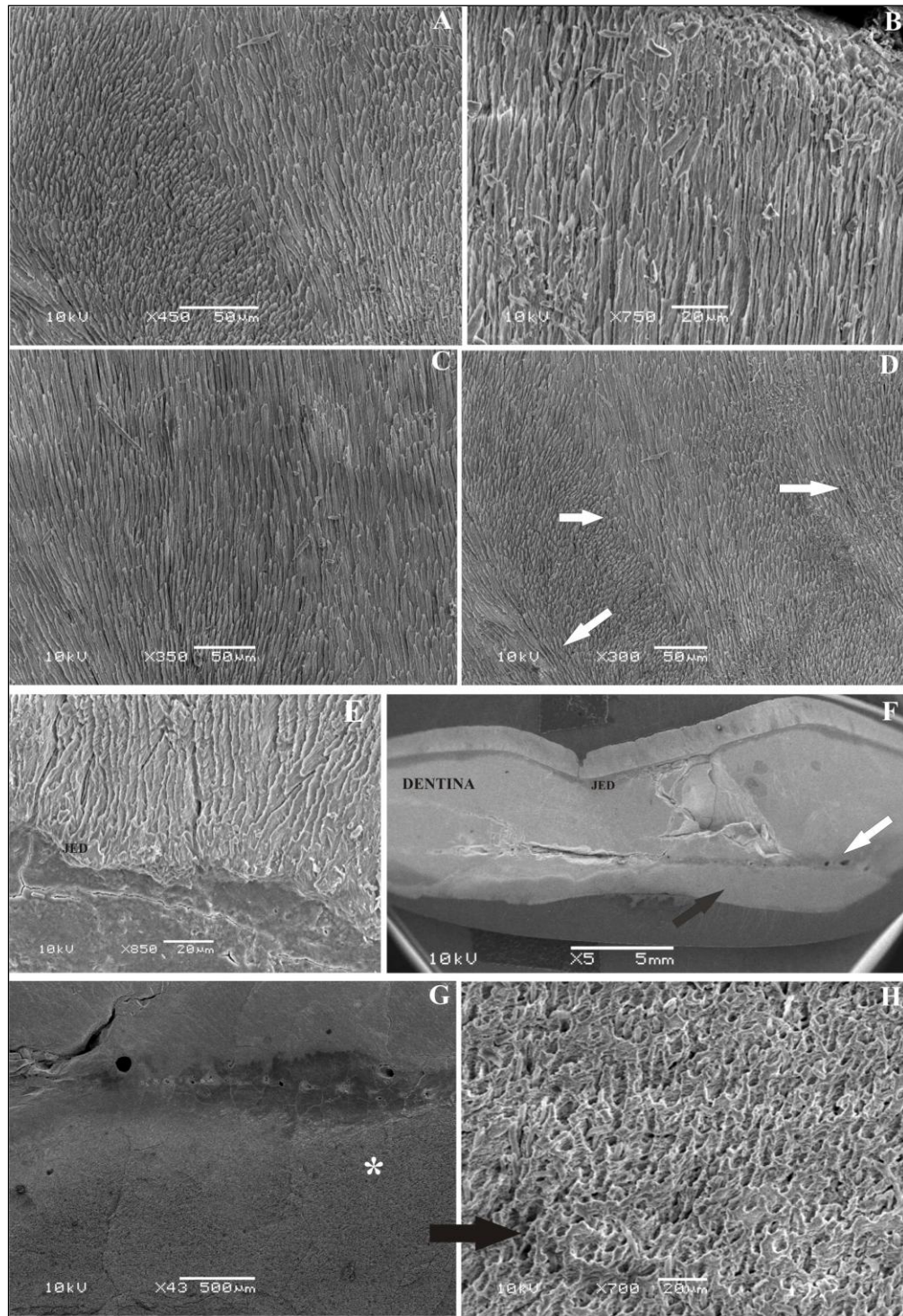


**FIGURA 36** – *Toxodon*. P<sub>4</sub> (MCN-PV 9731). Fotomicrografias de secção transversal do terço inferior da fuste. **A**, Esmalte vestibular, onde observa-se o ERM e as BHS<sub>s</sub> (flecha branca). Dentina interglobular paralela à JED (flecha preta); **B**, BW (flechas) associada a um profundo orifício de HE (estrela). Observa-se interrupção da BW exatamente sob a porção mais profunda do orifício (flecha dupla), bem como fissura e destruição dos prismas. A inclinação dos prismas acompanha o trajeto do defeito, havendo áreas de esmalte aprismático associadas (asteriscos); **C**, BW paralela à superfície externa (flecha), onde observa-se uma tênue depressão no esmalte (asterisco); **D**, inúmeras Estrias de Retzius no ER externo regularmente espaçadas (linhas tracejadas), associadas a fissura entre os prismas (flecha); **E**, profundos orifícios de HE na dobra bucal. BW associada aos defeitos é interrompida na base destes (flecha branca). Fissura entre os prismas se estende desde o orifício de HE até a JED (estrela). Esmalte aprismático associado aos orifícios (asterisco). É possível observar que não há intersecção das BHS<sub>s</sub> sob os defeitos; **F**, esmalte aprismático associado a um orifício (estrelas). **G**, fissura entre os prismas (flecha preta) associada a HE. Dentina interglobular (flecha branca); Esmalte aprismático (estrela); **H**, dentina interglobular (flecha). Abreviaturas como na Figura 13.

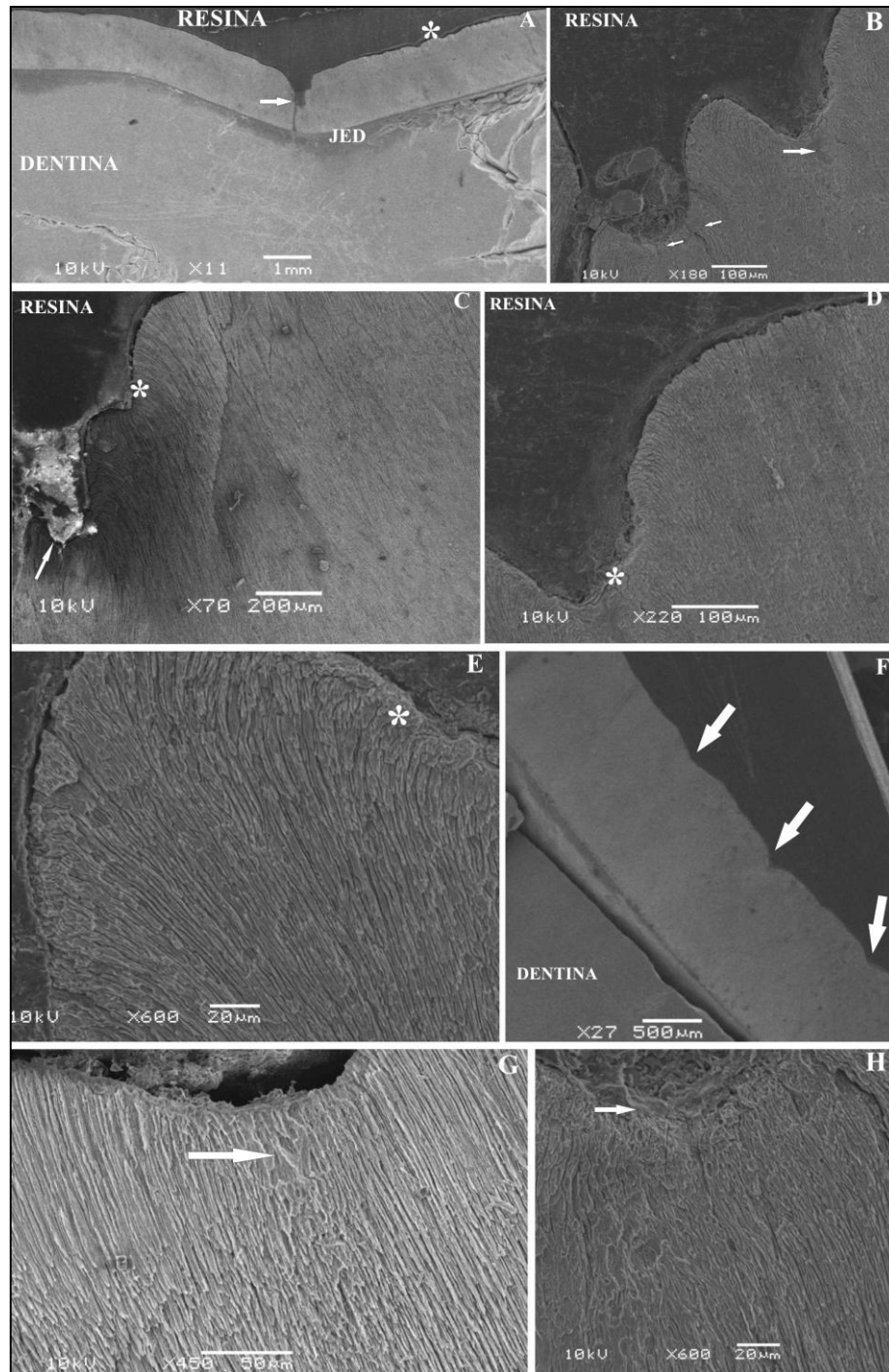
#### 4.5.2.2 Microscopia eletrônica de varredura

O esmalte do P<sub>4</sub> é constituído por três zonas: uma interna (10%), associada à JED, composta pelo ERM, uma intermediária (65%), formada pelas BHS<sub>s</sub> inclinadas em ângulo de aproximadamente 20° a 30° (Figura 36A, D) e uma externa (25%), de ER (Figura 37B-C). Na zona interna, o ERM forma uma camada contínua e estreita (Figura 37E), na qual a MIP forma grossas placas sobre os prismas. As BHS<sub>s</sub> na zona intermediária do esmalte têm um inclinação de 25° a 30° em relação à JED, com espessura de 15 a 20 prismas aproximadamente (Figura 37, D, F). Os prismas da zona externa do esmalte formam um ângulo de 90° em relação à JED, com aspecto ondulatório na área de transição com as BHS<sub>s</sub> e radial na porção externa do esmalte (Figura 37B-C; 38C-D).

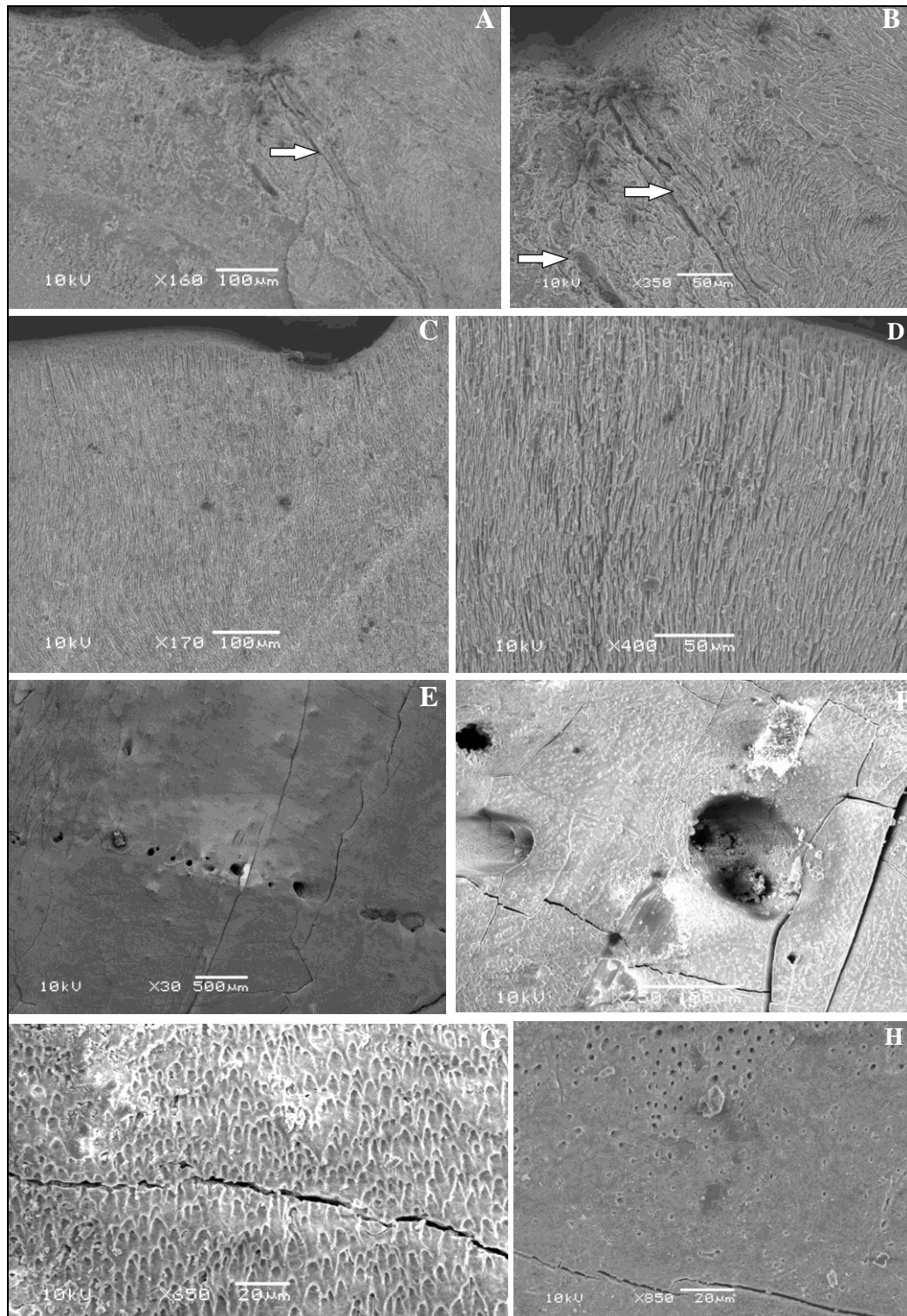
As principais alterações microestruturais observadas foram a presença de esmalte aprismático sob os orifícios devidos à HE (Figura 38A-H; Figura 39A-C), fissuras entre os prismas (Figura 39A-B), além de desorganização dos prismas na dobra bucal, desde a superfície externa do esmalte até a dentina (Figura 38A). Peculiar na porção central deste espécime é a presença de uma dentina especializada, atubular, aparentemente com canais vasculares, associada ao restante da dentina com túbulos dentinários normais (Figura 39E-H). Na porção bucal da região intra-alveolar do dente observa-se que o mesmo é ainda muito poroso, ainda não bem calcificado, por estar em formação (Figura 37F-H).



**FIGURA 37 - *Toxodon*. P<sub>4</sub> (MCN-PV 9731).** Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço inferior da fuste. **A**, Esmalte vestibular, onde observa-se a intersecção dos prismas e da MIP na porção central do esmalte; **B**, disposição radial (em relação à junção esmalte dentina) dos prismas do esmalte externo. É possível observar a extremidade final dos prismas atingindo a superfície externa do esmalte; **C**, disposição radial dos prismas do esmalte externo; **D**, intersecção dos prismas na porção central do esmalte, formando as BHS, (flechas); **E**, parte do esmalte e dentina, com o ERM (largas placas de MIP) associado à JED. Dentina atubular sob a JED; **F**, visão geral do dente, onde observa-se esmalte e dentina, e na porção basal desta, uma especialização deste tecido com pequenos canais vasculares (flecha branca). Na porção inferior, tecido em formação (flecha preta); **G**, área de transição entre a dentina e o tecido diferenciado, observando-se uma linha transversal de canais vasculares separando os tecidos. Na porção mais inferior, tecido altamente poroso (asterisco); **H**, detalhe em maior aumento do tecido poroso em diferenciação. Abreviaturas como na Figura 13.



**FIGURA 38** - *Toxodon*. P<sub>4</sub> (MCN-PV 9731). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço inferior da fuste. **A**, Visão geral do esmalte vestibular e da dentina, onde observam-se profundos orifícios no esmalte da dobra bucal (flecha). Na superfície externa do esmalte observam-se várias ondulações no esmalte, devidas aos sulcos longitudinais com orifícios presentes no esmalte do terço inferior deste espécime (asterisco); **B**, orifícios na dobra bucal observados em **A**. Esmalte aprismático sob a base dos orifícios (flechas); **C**, disposição dos prismas na área dos orifícios descritos nas figuras anteriores. Os prismas acompanham a depressão do esmalte, partindo de um aspecto radial para uma pequena circunvolução na área da HE; **D**, disposição dos prismas sob um orifício devido à HE e na área de esmalte sem defeitos associada. É possível observar a mudança na direção dos prismas sob o orifício e, sua distribuição radial na área próxima, com esmalte externo normal; **E**, detalhe em maior aumento da disposição dos prismas na área do esmalte externo próxima ao orifício devido à HE; **F**, parte do esmalte vestibular e dentina onde é possível observar inúmeras depressões devidas a orifícios no esmalte (flechas); **G**, defeitos nos prismas do esmalte (flecha) sob uma depressão no esmalte externo devido a uma HE; **H**, defeitos nos prismas do esmalte (flecha) sob uma depressão no esmalte externo devido a uma HE na dobra bucal. Abreviaturas como na Figura 13.



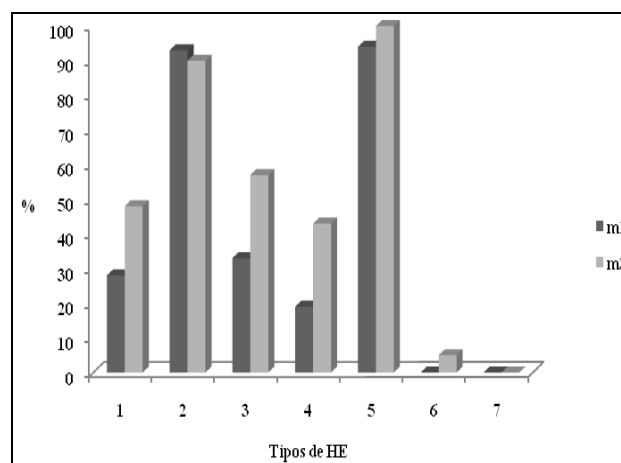
**FIGURA 39** – *Toxodon*. P<sub>4</sub> (MCN-PV 9738). Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, HE sobre a estreita faixa de esmalte vestibular, onde é observada desorganização e fissura entre os prismas (flechas); **B**, detalhe em maior aumento dos defeitos no esmalte (flechas) evidenciados em **A**; **C**, depressão no esmalte devido à HE; **D**, distribuição radial dos prismas (em relação à JED) na porção superior do esmalte vestibular; **E**, porção central da dentina, onde são evidenciados canais vasculares; **F**, canais vasculares na porção central da dentina, onde observa-se uma série de túbulos dentinários menores associados a este tecido especializado; **G**, dentina com inúmeros túbulos dentinários; **H**, área de transição entre a dentina especializada (atubular, com grandes canais vasculares) e os túbulos dentinários presentes no restante da dentina (no topo). Abreviaturas como na Figura 13.



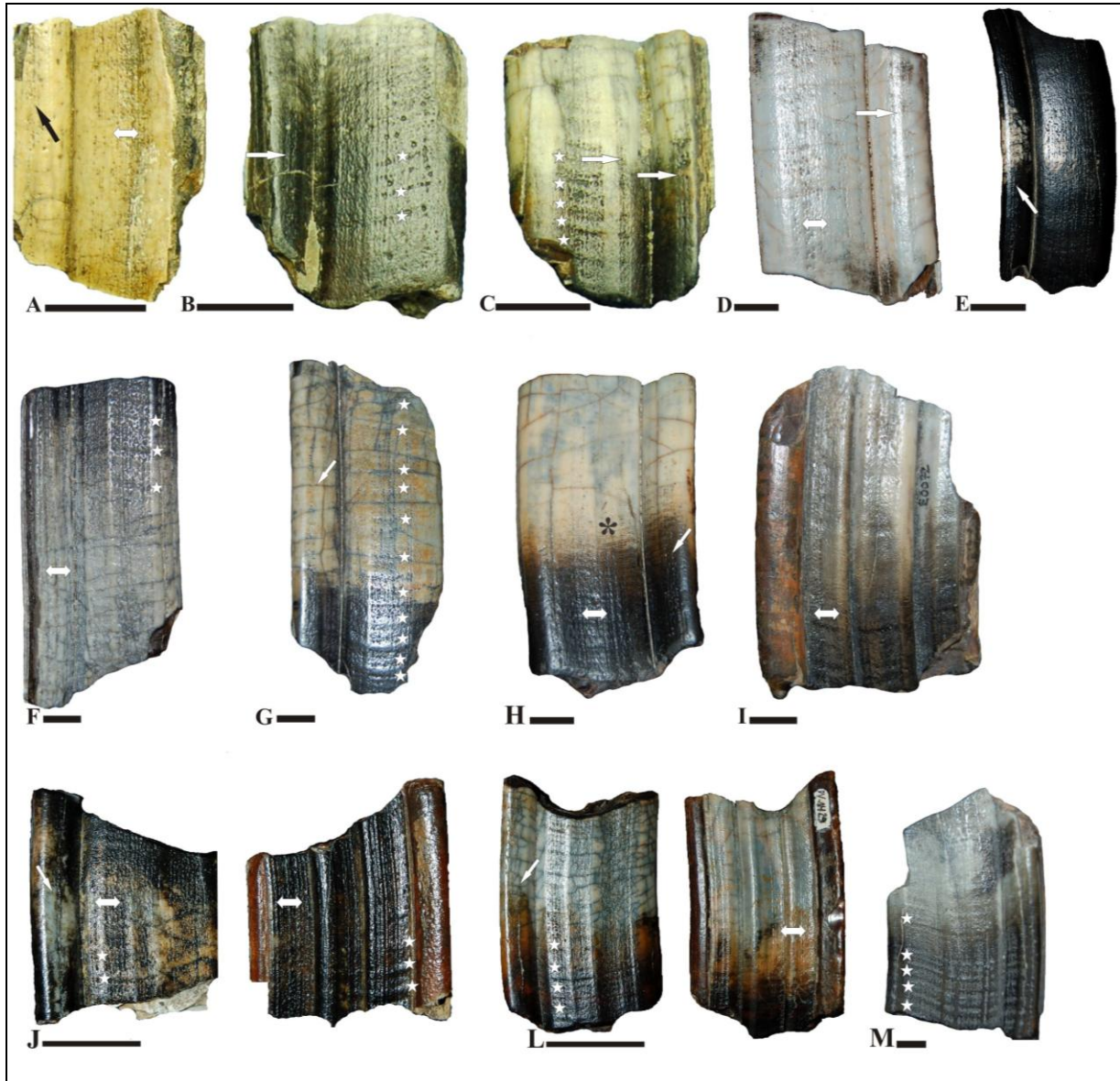
## 4.6 Molares inferiores

### 4.6.1 Análise macroscópica

$M_1$  e  $M_2$  foram considerados como pertencentes a uma mesma categoria dentária por serem morfológicamente semelhantes. A HE mais frequentemente observada tanto nos  $M_{1-2?}$  (n=81) quanto nos  $M_3$  foi dos tipos 5 (94% e 100%), 2 (93% e 90%) e 3 (33% e 57%) (Figura 40; Tabela 3). Dentre as lesões na face vestibular peculiares aos molares inferiores estão o sulco longitudinal bem marcado na porção central do protocônilo (mesial) (Figura 41A-E, G-H), ou uma série vertical de orifícios na volta do esmalte em direção à face mesial do trigonido, ou ainda, uma série vertical de orifícios bem marcada na dobra para-metacônilo ( $M_{1/2?} = 41\%$ ;  $M_3 = 64\%$ ). Série vertical de orifícios e irregularidades mais profundas na face vestibular, junto à dobra bucal, ora no talonido, ora no trigonido ( $M_{1/2?} = 54\%$ ;  $M_3 = 50\%$ ) (Figura 41A-H). Já na face lingual, observaram-se séries verticais de orifícios e irregularidades mais profundas nas dobras para-metacônilo, meta-entocônilo e ento-hipoconúlido ( $M_{1/2?} = 44\%$ ;  $M_3 = 41\%$ ) (Figura 41I). Séries cíclicas méso-distais de orifícios (Figura 41B, C, F, G, J, L, M). Falhas e séries verticais na margem terminal do esmalte que cobre o paracônilo. Séries verticais de orifícios, bem como vários e profundos sulcos verticais formados por fileiras de orifícios, ora isolados, ora contíguos, tanto vestibularmente quanto lingualmente (Figura 41A-M).



**FIGURA 40** – *Toxodon*. Gráfico representativo da porcentagem dos tipos de HE observadas nos molares inferiores.



**FIGURA 41** – *Toxodon*. Sinais de HE (flechas) em molares inferiores. **A-H**,  $M_{1-29}$ , vista vestibular; **A**, MCN-PV 3567; **B**, MCN-PV 9895; **C**, MCN-PV 9900; **D**, MCN-PV 9898; **E**, MCN-PV 1428; **F**, MOT; **G**, MOT; **H**, E0072; **I**, E0072, vista lingual; **J-M**,  $M_3$ ; **J**, MCN-PV 2486; **L**, MCN-PV 1429, vista vestibular e lingual respectivamente; **M**, MOT, vista vestibular. Flechas: linhas longitudinais de orifícios. Estrelas: séries cíclicas méso-distais de orifícios. Asterisco: periquimácias. Escala: 1cm.

#### 4.6.2 Análise microscópica

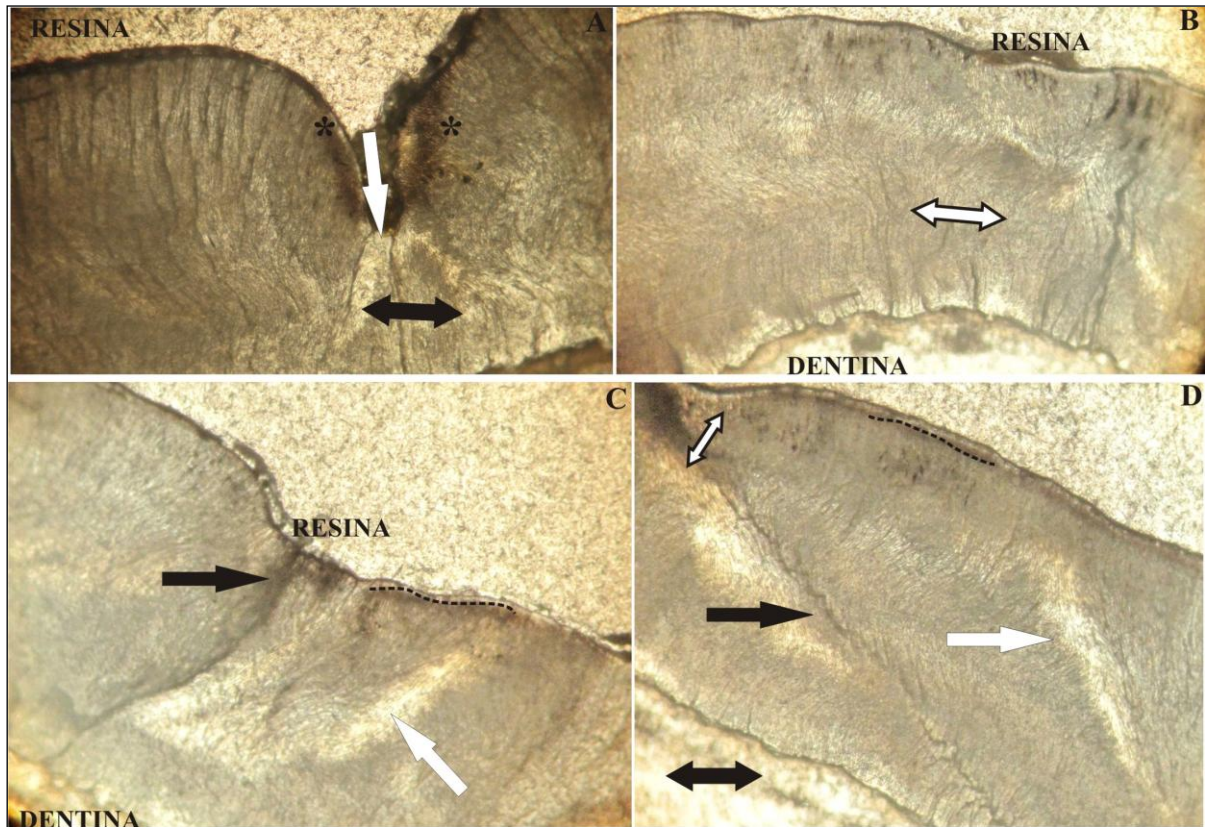
Os resultados para a análise microscópica foram obtidos através de secções transversais de um primeiro (ou segundo) molar inferior (MCN-PV 9902). Na face vestibular há inúmeras séries verticais de orifícios e depressões no esmalte por toda extensão do talonido, além de tênues ondulações devidas a sulcos méso-distais de orifícios. O trigonido exibe padrão

bem mais moderado de alterações do esmalte, com poucos orifícios e algumas irregularidades. Há uma série vertical de orifícios e de defeitos bem marcados junto à dobra bucal.

#### **4.6.2.1 Microscopia óptica**

A análise em MO evidenciou a presença das três zonas do esmalte: ERM (10%), BHS<sub>s</sub> (70%, com ângulo de inclinação de aproximadamente 30°), e uma externa, com ER. Porém, é possível observar uma desorganização no padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub>, havendo feixes de prismas em alguns pontos, e prismas formando circunvoluções em outros, principalmente em áreas associadas aos orifícios de HE.

Dentre as alterações microestruturais observadas estão as Estrias de Retzius, as Bandas de Wilson, áreas de esmalte aprismático, fissuras entre os prismas do esmalte e dentina inglobular sob o ERM, todas associadas aos defeitos de HE na superfície externa (Figura 42A-D).

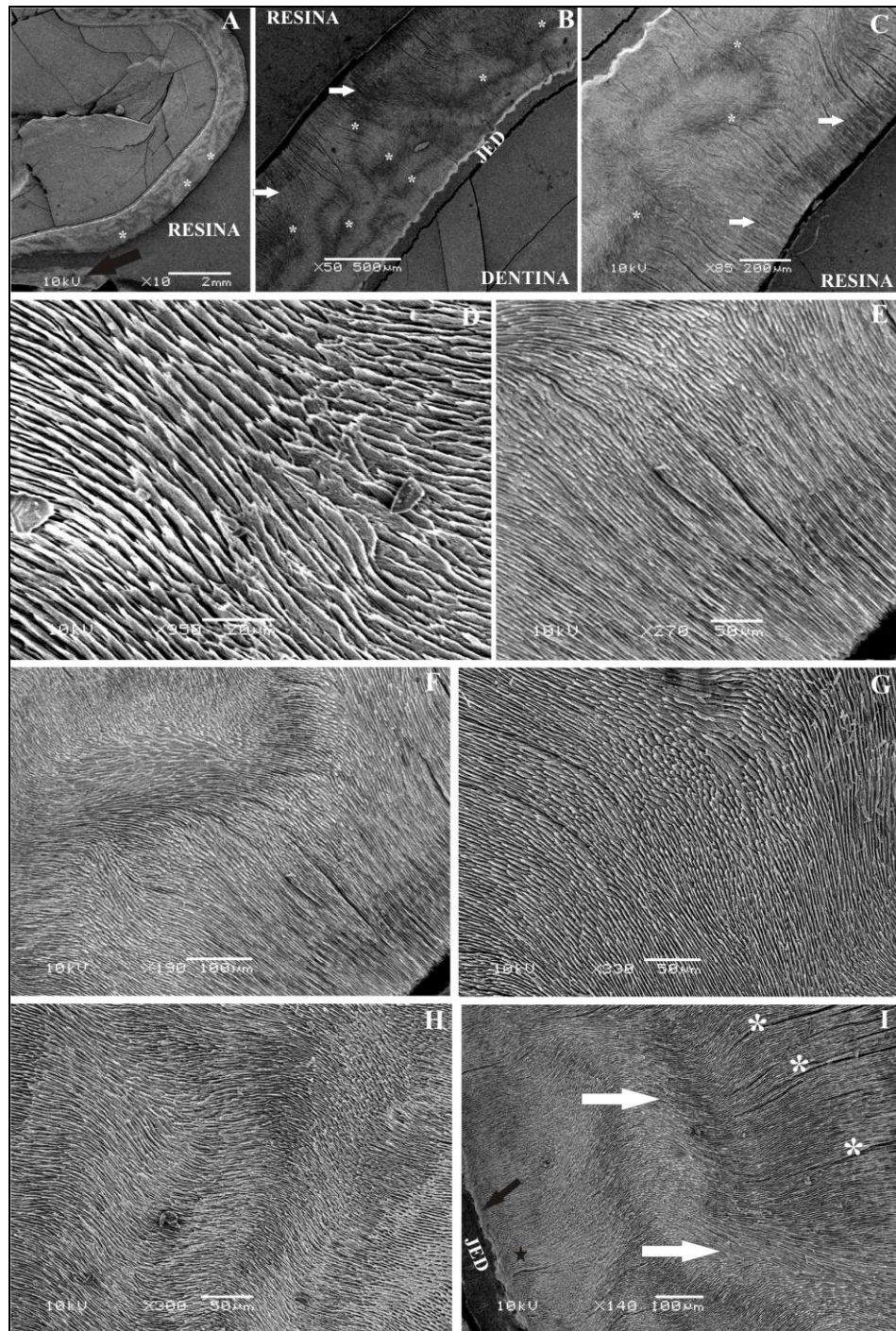


**FIGURA 42** - *Toxodon*. M<sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902), Fotomicrografias de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Área de depressão em “forma de funil” devida a um orifício de HE na superfície do esmalte (flecha branca), circundada por uma Estria de Retzius (asteriscos) que se estende paralelamente à superfície externa do esmalte. Sob o defeito, área de esmalte aprismático (flecha dupla); **B**, desorganização no padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub> (flecha dupla); **C**, depressão na superfície do esmalte (flecha preta). Estria de Retzius se estende paralelamente à superfície externa do esmalte (linha tracejada). Desorganização no padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub> (flecha branca); **D**, depressão na superfície do esmalte (flecha dupla branca) da qual parte uma BW (flecha preta), que se estende até a dentina subjacente. Estria de Retzius (linha tracejada) que se estende paralelamente à superfície externa do esmalte. Dentina interglobular (flecha dupla preta). Abreviaturas como na Figura 13.

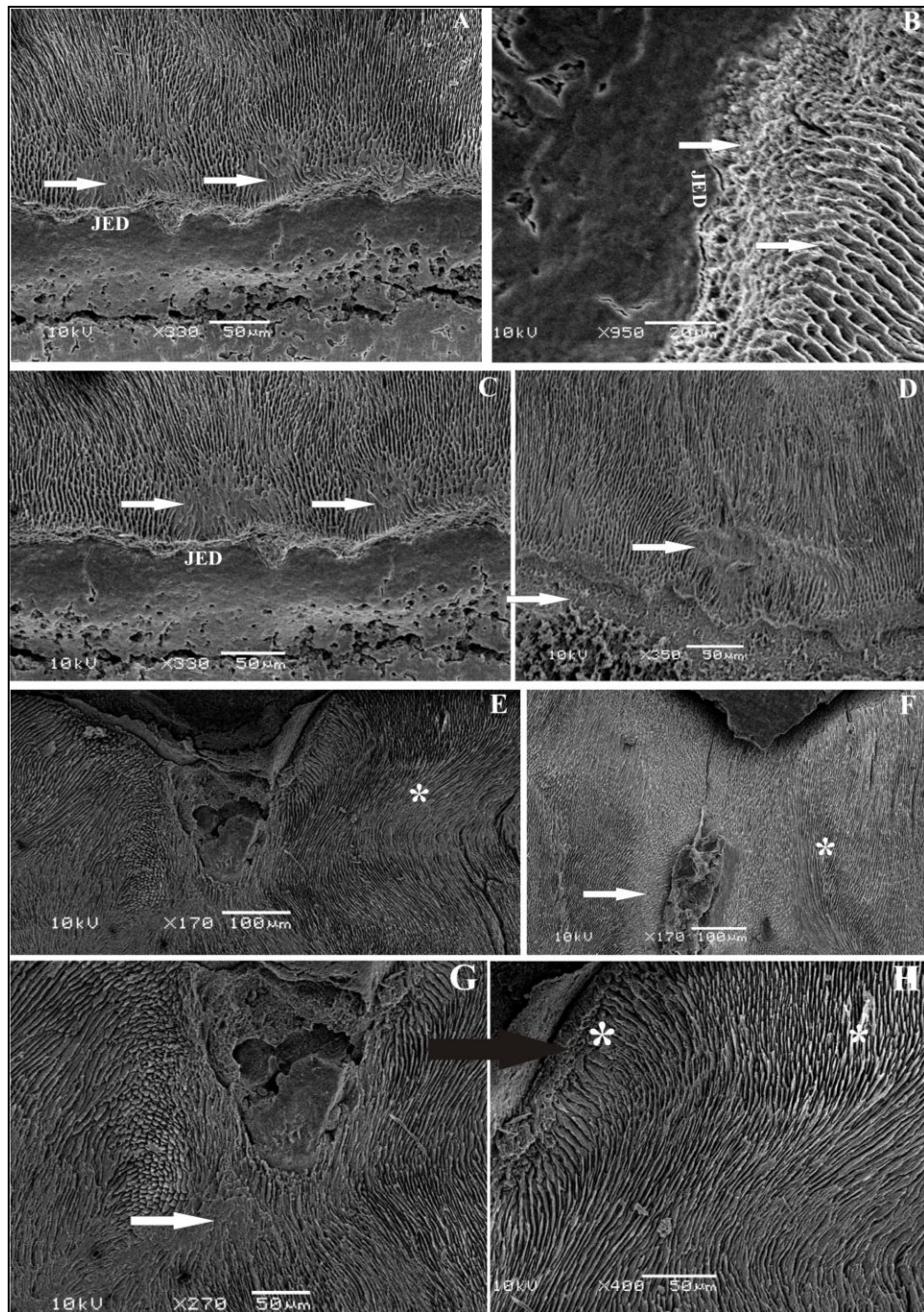
#### 4.6.2.2 Microscopia eletrônica de varredura

O esmalte do M<sub>1-2?</sub> é constituído por três zonas: uma interna (10%), associada à JED, composta pelo ERM, uma intermediária (70%), formada pelas BHS<sub>s</sub> e uma externa (20%), de ER (Figura 43C, I). Na zona interna há algumas áreas em que predominam largas placas de MIP, enquanto em outras observa-se esmalte aprismático (Figura 43I; Figura 44A-D; Figura 46F). Na zona intermediária as BHS<sub>s</sub> exibem uma distribuição irregular, com espessura de aproximadamente 10 prismas, sendo que em algumas áreas o ângulo de inclinação chega a 30° (Figura 45B-C; 46A, C-D), enquanto em outras são paralelas à JED (Figura 43A-C; 46B, E, G). Os prismas da zona externa do esmalte mostram distribuição radial, formando um ângulo de 90° em relação à JED (Figura 43C-F), com um aspecto ondulatório nas áreas de transição com as BHS<sub>s</sub> (Figura 43F-H).

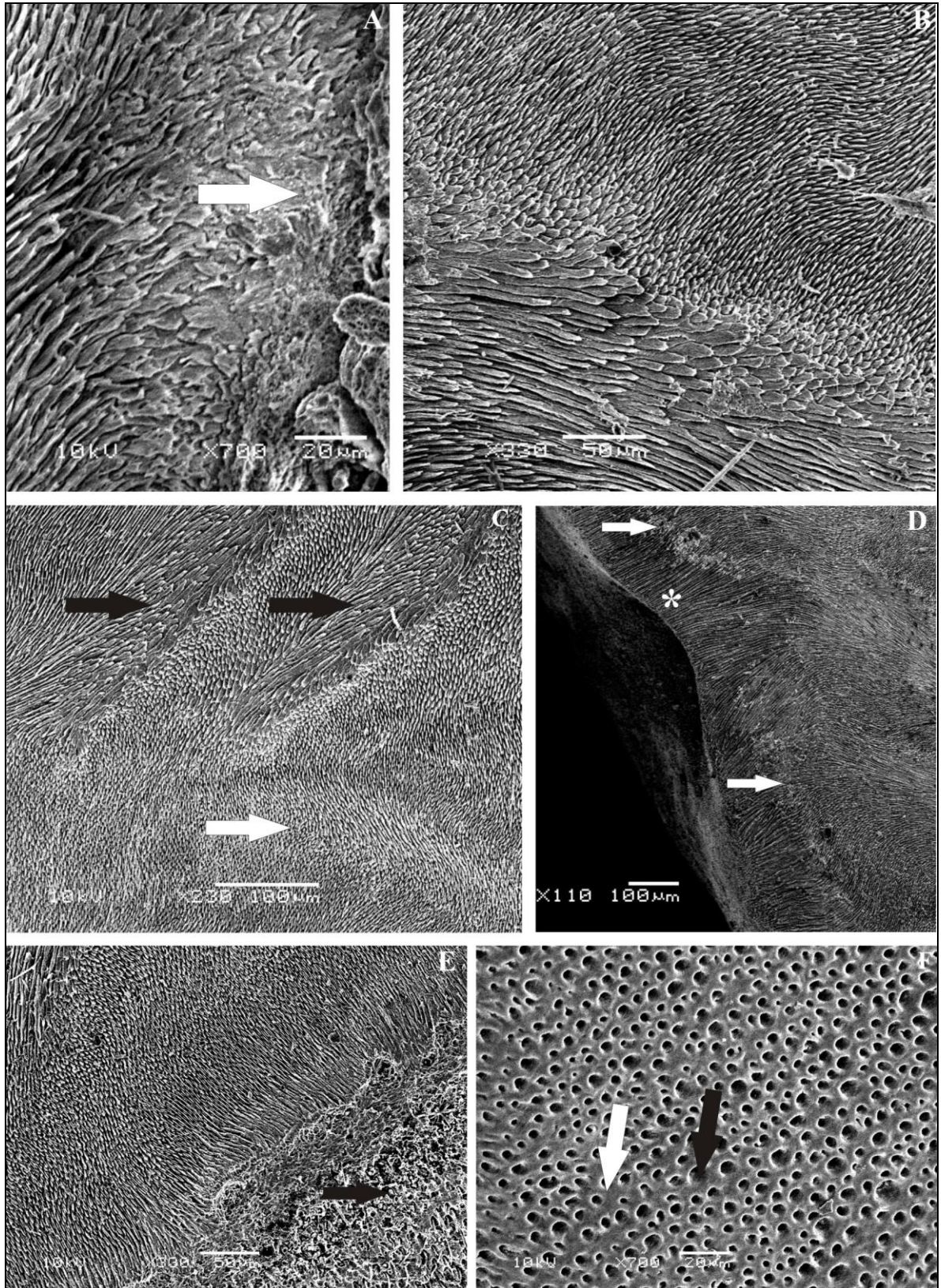
As principais alterações microestruturais observadas foram a presença de esmalte aprismático e fissuras entre os prismas sob os orifícios devidos à HE, que alcançaram diferentes profundidades, atingindo apenas a zona externa em alguns, bem como a dentina em outros (Figura 44E-H; 45A, D; 46A, B, H-J). As BW também foram frequentemente observadas sempre associadas aos defeitos de HE e atravessadas por fissuras entre os prismas por toda sua extensão (Figura 43B-C, 45D; 46B, E, H). Também observou-se dentina interglobular, conferindo aspecto irregular a este tecido em comparação com áreas nas quais os túbulos dentinários são normais (Figura 45E-F).



**FIGURA 43** - *Toxodon*. M<sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902), Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Visão geral do esmalte e dentina do entocôncido (flecha branca) e parte do esmalte do sulco meta-entocôncido (flecha preta). É possível observar inúmeras ondulações na superfície externa do esmalte do entocôncido (asteriscos), além da distribuição irregular das BHS<sub>s</sub> desde a JED até o esmalte externo; **B**, parte do esmalte e dentina do hipocôncido. É possível observar além de inúmeras fissuras entre os prismas do esmalte externo, distribuição irregular das BHS<sub>s</sub> (asteriscos). Paralela à superfície do esmalte há uma BW (flechas); **C**, defeitos do esmalte observados em **B**; **D**, prismas dos esmalte que cobre o entocôncido; **E**, prismas dos esmalte externo sobre o entocôncido; **F**, área de transição entre o esmalte intermediário (circunvolução dos prismas) e o esmalte externo (prismas radiais em relação à JED) no entocôncido; **G**, disposição dos prismas no esmalte interno do entocôncido, próximo à JED; **H**, disposição dos prismas no esmalte intermediário do entocôncido; **I**, área de transição entre o esmalte interno e o intermediário do entocôncido. É possível observar uma desorganização no padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub> (flechas brancas), várias fissuras entre os prismas do esmalte intermediário (asteriscos), esmalte aprismático associado à JED (flecha preta) e, ERM sobre esta faixa, com aspecto poroso, devido às largas placas de MIP (estrela). Abreviaturas como na Figura 13.

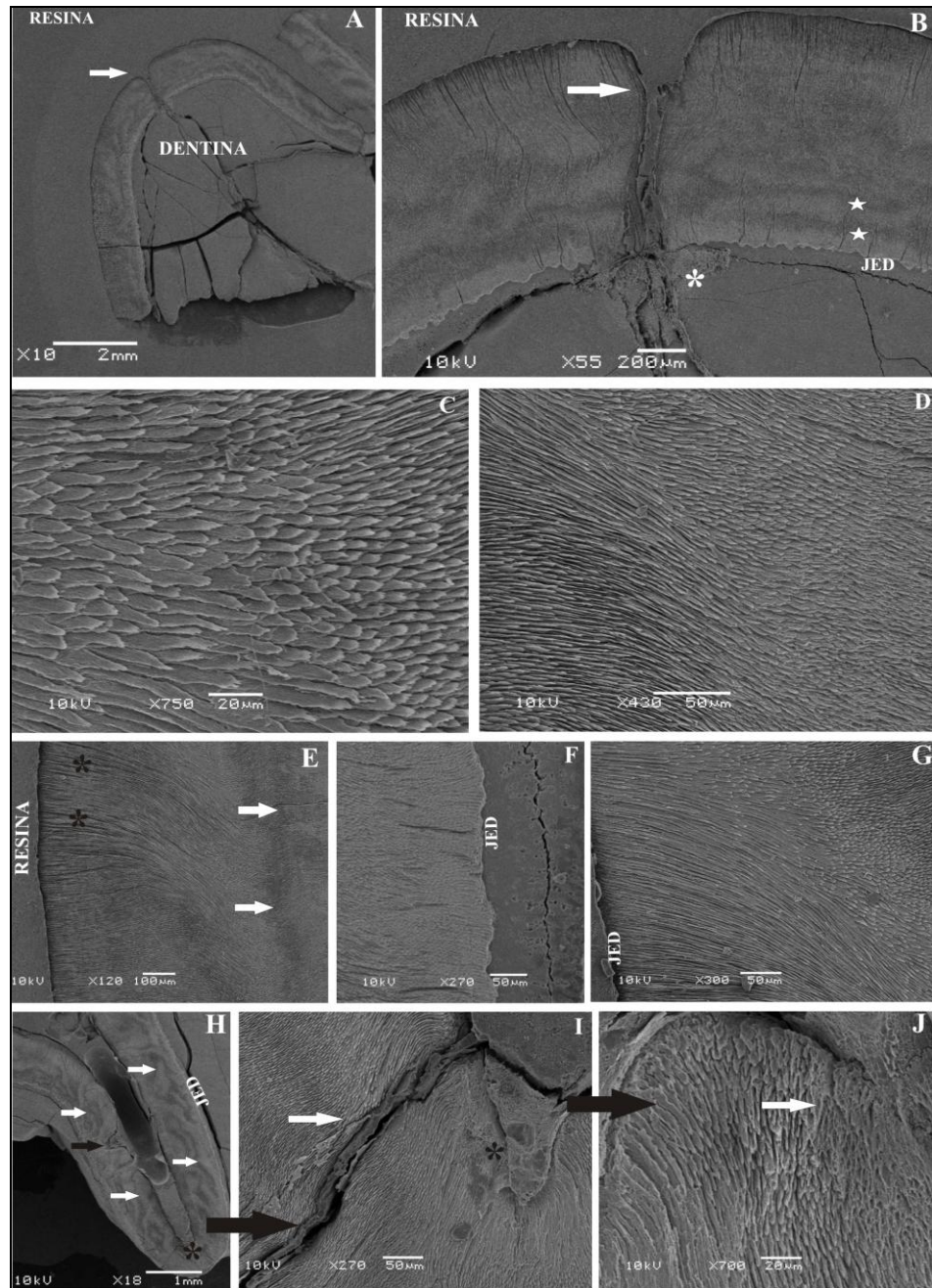


**FIGURA 44** - *Toxodon*. M<sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902), Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Parte do esmalte e dentina no entocôncido. Pequenas áreas de esmalte aprismático no esmalte interno (flechas brancas). É possível observar que a dentina sob a JED é atubular. Restante do ERM com aspecto poroso, devido à largas placas de MIP; **B**, detalhe em maior aumento das estruturas observadas em **A**; **C**, áreas de esmalte aprismático associadas à JED (flechas). Ausência de túbulos dentinários sob a JED; **D**, prismas do esmalte e dentina próximo à JED no entocôncido em uma área imediatamente abaixo de uma hipoplasia na superfície externa do esmalte. É possível observar destruição da dentina (flecha branca) e área de esmalte aprismático (flecha preta); **E**, orifício devido à HE na superfície do esmalte que cobre o hipoconúlido, no interior da dobra ento-hipoconúlido; **F**, detalhe em maior aumento das estruturas observadas em **E**; **G**, orifício devido à HE na superfície do esmalte que cobre o hipoconúlido, no interior da dobra ento-hipoconúlido. Alteração da distribuição dos prismas na base do orifício, observando-se área de esmalte aprismático (flecha). O orifício da hipoplasia foi preenchido pela resina; **H**, disposição dos prismas do esmalte ao redor da HE observada em **G**. Observa-se que os prismas acompanham a área da base do orifício, onde há esmalte aprismático (asterisco). Abreviaturas como na Figura 13.



**FIGURA 45** - *Toxodon*. M<sub>1-27</sub> (MCN-PV 9902), Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, HE na superfície que cobre o hipoconúlido, no interior da dobra ento-hipoconúlido. Observa-se esmalte aprismático na base do orifício (asterisco); **B**, disposição dos prismas e da MIP da porção intermediária do esmalte; **C**, área de transição entre o ERM (flecha branca), associado à JED e as BHS<sub>s</sub> (flechas pretas); **D**, orifício devido à hipoplasia na superfície externa do esmalte (asterisco). Paralela ao orifício observa-se uma BW (flechas); **E**, JED com defeitos na dentina (flecha); **F**, túbulos dentinários (flecha preta) e a dentina peritubular (flecha branca). Abreviaturas como na Figura 13.



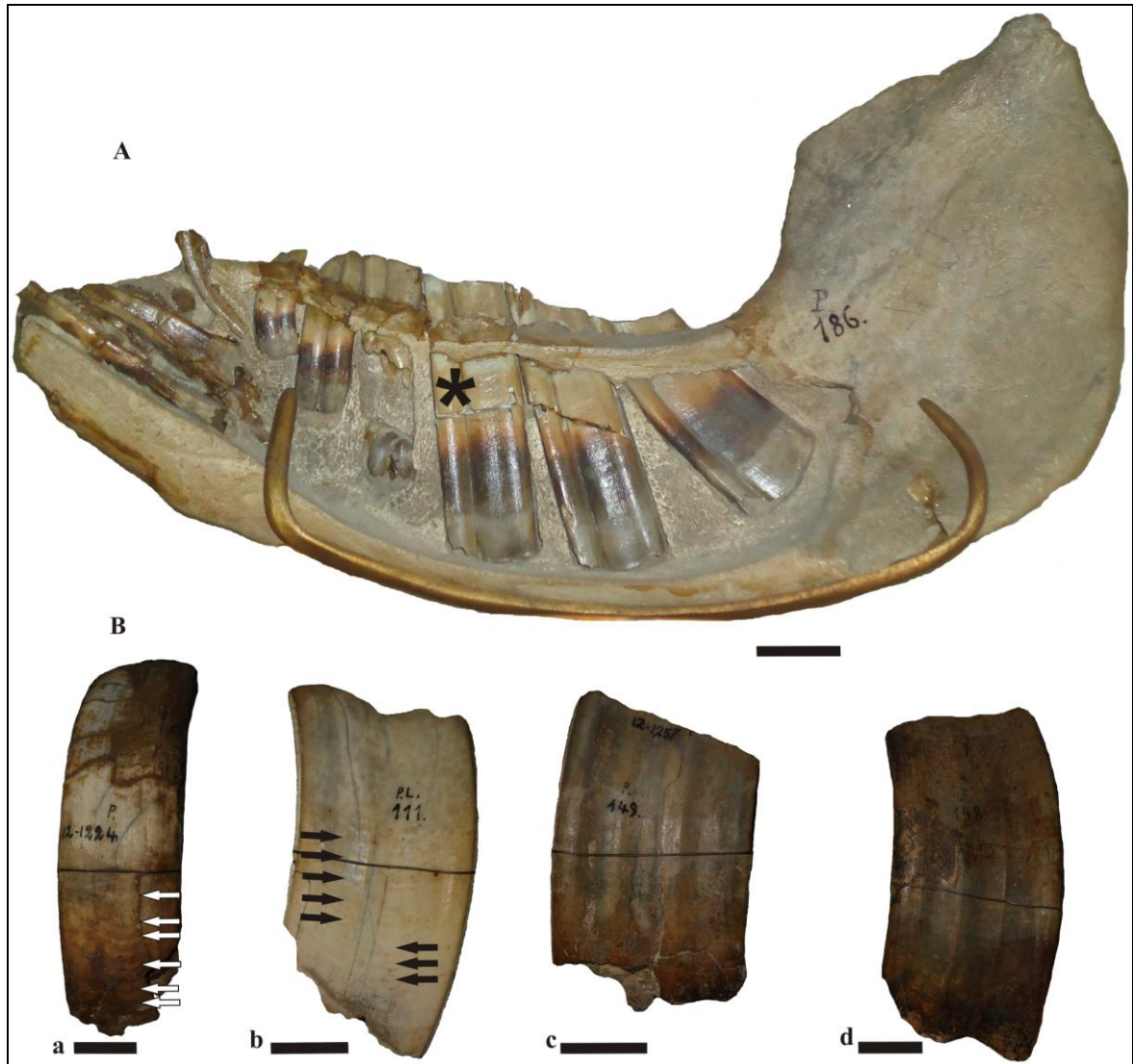


**FIGURA 46 - *Toxodon*. M<sub>1-2?</sub> (MCN-PV 9902), Eletromicrografias de varredura de secção transversal do terço superior da fuste. **A**, Parte do entocôncido e a dobra meta-entocôncido, onde observa-se um profundo orifício devido à HE, que vai desce a superfície do esmalte até a dentina (flecha); **B**, detalhe em maior aumento da hipoplasia observada em **A** (flecha). Na base do defeito, há destruição da JED, havendo alteração da dentina (asterisco). Há inúmeras fissuras no esmalte, além de duas BW no esmalte interno (estrelas); **C**, disposição dos prismas da porção central do esmalte que cobre o entocôncido; **D**, disposição dos prismas da porção intermediária do esmalte que cobre o entocôncido; **E**, parte do esmalte que cobre o entocôncido, onde observa-se várias fissuras (asteriscos) entre os prismas junto à superfície, além de alteração na direção e largura das placas de MIP, dando aspecto de bandas no esmalte (flechas); **F**, JED no entocôncido, onde observa-se o ERM, com algumas fissuras entre os prismas; **G**, disposição dos prismas da porção externa do esmalte que cobre o entocôncido; **H**, dobra ento-hipoconúlido, mostrando desorganização da distribuição das BHS<sub>s</sub> (flechas brancas) por toda extensão do esmalte, além de fissuras entre os prismas na porção mais profunda da dobra (asterisco). Um orifício devido à HE foi preenchido por resina (flecha preta); **I**, porção mais profunda da dobra ento-hipoconúlido, onde observa-se uma grande fissura entre os prismas (flecha) e um orifício devido à hipoplasia com esmalte aprismático na base do defeito (asterisco); **J**, detalhe em maior aumento do defeito observado em **I**, com esmalte aprismático sob um orifício de HE (flecha branca). Abreviaturas como na Figura 13.**

#### 4.7 Análise comparativa

Para fins comparativos foram estudados macroscopicamente dentes superiores e inferiores de *Toxodon* provenientes do Pleistoceno da região pampeana da Província de Buenos Aires, da Coleção de Paleovertebrados do Museu de La Plata, Argentina, cujos resultados estão mostrados no Anexo I (Tabelas 4 e 5).

O material consta de 127 dentes isolados, além de 4 indivíduos com dentição parcialmente preservada (Tabela 4). Devido à dificuldade de determinar a categoria dentária deste material, fizeram parte dos cálculos percentuais apenas 47 espécimes, sendo que incisivos, pré-molares e molares foram classificados apenas como inferiores e superiores. As formas de HE mais frequentemente observadas nos incisivos superiores (n=14) foram os tipos 1 (86%) e 4 (14%), sendo que em 2 espécimes (15%) não foram observadas alterações. Dentre as lesões mais comuns estão as ondulações na face vestibular da coroa, além de orifícios distribuídos aleatoriamente (Figura 47A, a). Nos pré-molares superiores (n=3), apenas dois espécimes apresentavam HE do tipo 5 (67%), enquanto que nos molares superiores (n=10), foram observados os tipos 5 (70%), 1 (50%) e 2 (20%), com séries verticais e méso-distais de orifícios, além de orifícios distribuídos aleatoriamente, porém, alterações estas mais tênues do que as observadas na dentição inferior (Figura 47A, b-d). Nos incisivos inferiores (n=9), os tipos de HE mais frequentemente observados foram 1 e 4 (56%) e 5 (71%), sendo as lesões mais comuns as séries méso-distais e verticais de orifícios, além de marcadas ondulações na face labial da coroa, bem como orifícios distribuídos aleatoriamente. No único pré-molar inferior observado não haviam alterações no esmalte, enquanto que nos molares inferiores (n=6), predominaram os tipos 1 (83%), 5 (67%) e 2 (33%), sendo as principais alterações séries méso-distais e verticais de orifícios (Figura 47B; Tabela 5).



**FIGURA 47** - Espécimes de *Toxodon* pertencentes à Coleção do Museu de Ciências Naturales de La Plata. **A**, MLP 12186, mandíbula direita, vista lateral interna; **B, a**, MLP 121224, I<sup>1</sup> esquerdo; **b-d**, MLP 12111, MLP 12149, MLP 12148, M<sup>3</sup>. Asterisco: orifícios devidos à HE. Flechas: linhas de crescimento. Escala: 3cm. Fotos: Ana Maria Ribeiro.

## 5. DISCUSSÃO

Alterações macroscópicas devidas à HE foram observadas na maioria dos espécimes, apresentando-se sob mais de um tipo no mesmo dente. Nos I<sup>1</sup> os tipos mais frequentes foram o 1 (100%), o 4 e o 5 (88%), predominando as marcadas ondulações na face vestibular e as séries verticais de orifícios, bem como os orifícios aleatoriamente distribuídos. Já nos I<sup>2</sup>, predominaram os tipos 5 (72%), 1 (48%) e 4 (45%), sendo porém as lesões mais tênues do que aquelas dos I<sup>1</sup>. Nos P<sup>2</sup>, mais frequentes foram os tipos 2 (72%) e 1 (33%), nos P<sup>3</sup> os tipos 5 (90%), 1 e 2 (70%) e, nos P<sup>4</sup>, os tipos 2 (86%), 5 (76%) e 1 (52%). Nos M<sup>1-2?</sup> predominaram os tipos 2 (100%), 1 e 5 (64%), e nos M<sup>3</sup>, os tipos 2 (70%), 5 (50%) e 4 (40%). Tanto nos pré-molares quanto nos molares superiores, as alterações caracterizaram-se por tênues ondulações na superfície do esmalte, bem como discretas séries de orifícios e poucos orifícios distribuídos aleatoriamente.

Nos I<sub>1</sub>, observaram-se mais frequentemente os tipos 5 (74%), 4 (69%) e 2 (60%), nos I<sub>2</sub> os tipos 2 (97%), 5 (90%) e 4 (76%) e, nos I<sub>3</sub>, os tipos 5 (100%), 2 e 4 (78%). Tanto nos P<sub>3</sub> quanto nos P<sub>4</sub> predominaram os tipos 5 (84% e 85%), 2 (66% e 81%) e 1 (50% e 38%). Também os M<sub>1-2?</sub> e os M<sub>3</sub> apresentaram resultados similares, com predomínio dos tipos 5 (94% e 100%), 2 (93% e 90%) e 3 (33% e 57%). Alterações comumente observadas em toda dentição inferior foram as mais frequentes e bem marcadas séries verticais e horizontais de orifícios, formando sulcos na superfície do esmalte, bem como as ondulações na face vestibular características principalmente dos incisivos.

Os resultados indicam respostas similares aos episódios de estresse entre os dentes de uma mesma categoria, além de diferenças bastante significativas entre os tipos de HE na dentição superior e inferior. Os dados obtidos sugerem uma maior suscetibilidade aos eventos de estresse na dentição inferior, sobretudo nos molares inferiores, já que as alterações macroscópicas permitem sugerir interrupções da secreção do esmalte mais severas e/ou de maior duração. Geralmente toda a fuste é afetada, tanto bucalmente quanto lingualmente, sendo evidenciada a periodicidade dos distúrbios através das séries méso-distais de orifícios e pelos sulcos horizontais separados por intervalos semelhantes em muitos espécimes (Figura 21A,c, B, a; 29; 35B, d, C, a; 41). Os orifícios distribuídos aleatoriamente poderiam ser devidos a episódios menos severos do que os que levaram à formação de sulcos no esmalte, já que não envolvem a interrupção da atividade de muitos ameloblastos (GOODMAN; ROSE, 1990). Por esta razão, naqueles espécimes em que há maior incidência de sulcos formados por

séries de orifícios, os episódios de estresse provavelmente foram mais intensos do que aqueles que causaram defeitos em outros dentes.

Pouco é conhecido sobre as diferenças observadas na frequência das hipoplasias nas dentições superior e inferior e entre os lados direito e esquerdo (FRANZ-ODENDAAL, 2004). Hall-Martin (1976) relaciona alterações assimétricas devidas à HE em dentes de *Giraffa camelopardalis* Linnaeus, 1758 a distintos padrões de erupção entre os dentes, ou, a suscetibilidades específicas de cada dente ao estresse sistêmico, como já foi referido para humanos por Goodman e Rose (1990). No homem, os dentes mais afetados são os incisivos e caninos, por sofrerem erupção primeiramente, estando então suscetíveis aos distúrbios da infância durante a secreção do esmalte (EL-NAJAR *et al.*, 1978; GOODMAN; ARMELAGOS, 1985), principalmente as infecções.

A aparência macroscópica da HE depende de fatores como a reação ameloblástica à intensidade e duração do evento que interrompeu a amelogênese, o número de ameloblastos envolvidos, a posição das células afetadas ao longo da fuste e os padrões de desenvolvimento dentário próprios para cada tipo de dente e para cada espécie (HILLSON; BOND, 1997). Outro fator que também precisa ser considerado é o tamanho da fuste. Dentes com maiores dimensões teriam um maior período de atividade secretória, o que os tornaria mais suscetíveis, com maior oportunidade de registrar os inúmeros episódios de estresse (GOODMAN; ROSE, 1990; MOGGI-SECCHI; CROVELLA, 1991).

A grande incidência de defeitos em *Toxodon*, de dentição eu-hipsodonte, poderia então ser explicada pelo fato de a amelogênese ocorrer ao longo de toda a vida dos animais, estando os dentes expostos a períodos repetidos de estresse durante a formação do esmalte. Contudo, segundo Guatelli-Steinberg (2003), um maior tamanho da coroa não necessariamente implica em um maior tempo de atividade ameloblástica, encontrando-se entre as variáveis relevantes relacionadas à expectativa de vida de um ameloblasto as taxas de secreção e espessura do esmalte que a célula é capaz de realizar. Segundo esta autora, a duração dos estágios ontogenéticos das espécies também pode influenciar os padrões de distribuição de HE, sendo que, um prolongado período de imaturidade associado a uma maior duração da amelogênese proporciona maiores possibilidades de formação de um defeito. Em primatas não-humanos, constatou-se que quanto maior o período de imaturidade ontogenética dos indivíduos, mais vulneráveis estes animais são ao estresse nutricional (GUATELLI-STEINBERG, 2001).

Os estudos de HE em paleopatologia geralmente ocupam-se com a determinação da idade em que ocorreram os eventos desencadeadores dos defeitos. Contudo,

não é possível realizar este tipo de abordagem com os dentes eu-hipsodontes de *Toxodon*, de crescimento contínuo, por não existirem informações sobre a cronologia da erupção dentária e da amelogênese para esta espécie. O que pôde ser constatado foi a periodicidade dos eventos de estresse, através dos sulcos e séries méso-distais claramente cíclicos, vários sob intervalos bastante distintos, alguns com intervalos semelhantes (FERIGOLO, 2007), muitas vezes associados a lesões múltiplas, observados tanto bucalmente quanto lingualmente em alguns espécimes (Figuras 12A, 21A, 29, 35B-C, 41).

Nos incisivos há um característico padrão de distribuição dos sulcos horizontais, muito largos, que dão um aspecto ondulado ao esmalte, que corresponderia a uma nova forma de HE em *Toxodon* (FERIGOLO, 2007). Em defeitos hipoplásicos planos deste tipo, os ameloblastos, estando em uma fase posterior de sua atividade secretória, pararam permanentemente a produção de matriz, enquanto as células localizadas mais cervicalmente, estando em fases mais precoces de produção da matriz, retomaram sua atividade após o estresse sofrido ou não foram afetadas (WITZEL *et al.*, 2006). Hillson e Bond (1997) mostraram que sulcos devidos à HE são formados quando a margem de uma Estria de Retzius mais ampla do que o normal é exposta na superfície da coroa. Lesões como esta são definidas como hipoplasias de esmalte lineares, que são remanescentes de um distúrbio que afetou uma ou usualmente muitas Estrias de Retzius, levando a um sulco na superfície do esmalte maior que as periquimácias. Este tipo de defeito parece estar relacionado com o crescimento acelerado dos incisivos em *Toxodon*, alterando o ritmo de aposição das Estrias de Retzius normais.

A hipoplasia de origem sistêmica é denominada “hipoplasia cronológica”, uma vez que a lesão é encontrada em áreas dos dentes onde o esmalte estava se formando quando ocorreu a perturbação metabólica. Uma vez que a formação do esmalte se processa por longo período, e a perturbação sistêmica é, na maioria dos casos, de curta duração, o defeito se circunscreve a áreas limitadas nos dentes afetados. Uma única e estreita zona de hipoplasia (lisa ou irregular) pode indicar uma perturbação na formação do esmalte durante um curto período, no qual foram afetados apenas os ameloblastos que, naquela época, estavam em atividade. Ocorre a hipoplasia múltipla se a formação de esmalte for interrompida mais de uma única vez (BHASKAR, 1989).

Achado peculiar nos pré-molares e molares inferiores são as séries verticais de orifícios junto à dobra bucal, ora no trigonido, ora no talonido ( $M_{1/2} = 54\%$ ;  $M_3 = 50\%$ ;  $P_3 = 22\%$ ;  $P_4 = 54\%$ ) e, as séries verticais de orifícios e irregularidades mais profundas nas dobras

para-metacônido, meta-entocônido e ento-hipoconúlido ( $M_{1/2?} = 44\%$ ;  $M_3 = 41\%$ ). Tais defeitos parecem estar relacionados com a formação das dobras do esmalte, à medida que é necessário considerar a eu-hipsodontia de *Toxodon*, estando as faixas de esmalte em contínuo crescimento durante a vida do animal. Outro tipo de HE também observado confirma padrões de defeitos em alguns espécimes: na face vestibular, o trigonido exhibe sulco longitudinal bem marcado na porção central do protocônido (face mesial) ou uma série vertical de orifícios na volta do esmalte em direção à face mesial do trigonido ou ainda, uma fileira longitudinal de orifícios bem marcada na dobra para-metacônido ( $M_{1/2?} = 41\%$ ;  $M_3 = 64\%$ ). Nestes casos, o defeito parece estar relacionado com a formação normal das dobras do esmalte, apenas variando sua posição em animais de idades mais avançadas, indicando expansão da faixa de esmalte ao longo do crescimento. Em espécimes juvenis, em que a câmara pulpar encontra-se totalmente aberta, este defeito é observado no centro da porção mesial do protocônido.

Outro tipo de alteração, observado nos  $M_3$ , que pode ser devido ao desenvolvimento dentário do animal, são os sulcos longitudinais justapostos por toda extensão da área intra-alveolar, formados por colunas de esmalte alternadas com estreitas áreas sem este tecido, em indivíduos juvenis (MCN-PV 1172, 7397, 8348). São bastante características as inúmeras séries verticais de orifícios tanto bucalmente quanto lingualmente observada em molares inferiores, que poderiam ser resultado da calcificação do esmalte ao redor destas lacunas observadas na base do dente, que corresponderiam a um tecido ainda irregular secretado nas primeiras fases da amelogênese.

Os espécimes de *Toxodon* utilizados na análise comparativa provenientes das regiões pampeana da Argentina, exibiram padrões de HE bastante similares ao material da Planície Costeira e da Formação Touro Passo, indicando que, além da forte influência ambiental na formação dos defeitos no esmalte, os padrões de desenvolvimento dentário também têm importante papel na elevada incidência de alterações nestes animais.

Algumas características da microestrutura do esmalte de *Toxodontidae*, já foram investigadas por Fortelius (1985), Koenigswald (1988), Pfretzschner (1994) e Maas (1997a). Fortelius (1985) mencionou a presença de BHS<sub>s</sub> para *Nesodon imbricatus* e *Toxodon platensis*. Pfretzschner (1994) descreve a microestrutura de *Nesodon imbricatus*, tendo observado a existência de três tipos de esmalte: uma camada interna do ERM, sucedida por uma camada de BHS<sub>s</sub>, as quais são orientadas transversalmente nos incisivos, ao contrário dos pré-molares e molares (KOENIGSWALD, 1988), e, ER na porção mais externa do esmalte. Lindenau (2008) descreve a microestrutura do esmalte em inúmeros gêneros de Notoungulata, entre eles, *Toxodon*, no qual também observou a presença de três tipos de esmalte. No

presente estudo, também foram evidenciados três tipos de esmalte em *Toxodon*: o ERM, as BHS<sub>s</sub> e, o ER. O ERM caracteriza-se por fileiras radiais de prismas ascendentes separadas por largas placas de MIP, nas quais os cristais são perpendiculares aos prismas (Figuras 14E-F; 16D-F; 31E-H). Este tipo de esmalte evoluiu em inúmeras ordens de mamíferos herbívoros hipsodontes por convergência, como uma adaptação estrutural devido às forças radiais de tensão mastigatória, que concentram-se no esmalte interno, adjacente à JED (PFRETZCHNER, 1992; 1994). Desta maneira, no ERM, a orientação dos prismas e da MIP parecem se contrapor aos impactos.

A zona do esmalte composta pelas BHS<sub>s</sub> representa um tipo de esmalte mais derivado, caracterizado pela intersecção entre os prismas, sendo estes orientados paralelamente uns aos outros, formando um ângulo com os prismas das zonas adjacentes (MAAS; THEWISSEN, 1995), normalmente distribuídos transversalmente ao eixo de crescimento do dente (KOENIGSWALD; SANDER, 1997) Mudanças nos prismas de uma banda a outra formam zonas de transição nas quais há mudança de direção dos mesmos (Figura 16A). Esta zona, em *Toxodon*, forma a maior porção do esmalte, com ângulos de inclinação variando em torno de 30°, exceto pelo I<sup>2</sup>, que apresenta ângulo de inclinação de 90° (Figuras 15E, 17E). Tal condição pode estar relacionada à sobrecarga durante a mastigação neste incisivo, que exibiu intenso desgaste da sua superfície lateral interna nos espécimes observados. As BHS<sub>s</sub> parecem ter evoluído independentemente em muitas ordens de mamíferos (MAAS; THEWISSEN, 1995), e sua ocorrência em animais de grande tamanho corporal tem sido sistematicamente interpretada como uma adaptação ao aumento das forças de tensão geradas na mastigação (KOENIGSWALD *et al.*, 1987). A inclinação das bandas é característica de taxa mais derivados, estando a certo ângulo para cima ou para baixo em relação ao esmalte externo. Em vista tangencial, estas bandas, em estados mais derivados, podem apresentar distribuição ondulatória (KOENIGSWALD; SANDER, 1997).

O ER é o mais primitivo, encontrado na maioria dos mamíferos mesozoicos, no qual os prismas distribuem-se na zona mais externa, radialmente em relação à JED (KOENIGSWALD; CLEMENS, 1992), e está relacionado à resistência a forças abrasivas, parecendo reduzir seus efeitos, especialmente quando superfícies oclusais opostas deslizam umas sobre as outras (RENSBERGER; KOENIGSWALD, 1980; BOYDE; FORTELIUS, 1986). Embora primitivo o ER é efetivo na manutenção de superfícies cortantes pontiagudas.

Quanto às alterações microestruturais, o I<sup>1</sup> apresentou proeminentes Estrias de Retzius e BW<sub>s</sub>, enquanto que no I<sup>2</sup> observaram-se as BW, áreas de esmalte aprismático, fissuras entre os prismas do esmalte e, alteração no padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub>. Estes



resultados corroboram os achados macroscópicos, que evidenciaram uma incidência de HE mais atenuada na dentição superior. Já na dentição inferior, observaram-se inúmeros defeitos microestruturais associados às alterações macroscópicas devidas à HE, mais evidentes em P<sub>4</sub> e M<sub>1-2?</sub>, entre eles, proeminentes Estrias de Retzius, BW<sub>s</sub>, zonas de esmalte aprismático, fissuras entre os prismas do esmalte, desorganização entre os prismas e alteração no padrão de inclinação das BHS<sub>s</sub>, além de dentina interglobular. Em toda dentição inferior, houve predomínio da HE tipo 5, que parece estar relacionada a eventos mais severos de estresse, devido ao fato de exibir maiores ocorrências de defeitos microestruturais do esmalte.

O progresso do desenvolvimento do dente é registrado por linhas incrementárias circadianas, as Estrias de Retzius, as quais podem ser vistas em cortes histológicos do esmalte desde a JED e, sendo expostas na superfície deste tecido em séries de linhas escuras conhecidas como periquimácias (Figura 12, 21, 23). As periquimácias são desta maneira, manifestações de estrias subjacentes. A cor marrom das estrias sob MO se deve à reflexão da luz, talvez relacionada à mudança no tamanho ou orientação dos cristais, ou, à porosidade do esmalte (HILLSON, 2005). Alterações no padrão de distribuição destas linhas, conhecidas como proeminentes Estrias de Retzius (=BW<sub>s</sub>) resultam de distúrbios durante a formação do dente, sendo associadas em humanos com defeitos de desenvolvimento observados na superfície da coroa (GOODMAN; ROSE, 1990). As BW<sub>s</sub> podem ser diferenciadas das Estrias de Retzius normais por sua alteração estrutural, formando bandas anômalas, amplas e hipomineralizadas (Figuras 18F-H, 24D, G-H, 27B-C, 39B-C, E, 42B, 45B, 46), resultando em uma marcada interrupção no padrão incrementário do esmalte associada à HE na superfície, sendo indicativas de distúrbio no estágio secretório da amelogênese (KIERDORF; KIERDORF, 1997; KIERDORF *et al.* 2000, 2004).

Assim como as hipoplasias, as BW<sub>s</sub> são defeitos no esmalte que indicam distúrbios na fisiologia dos ameloblastos, refletindo uma parada temporal ou redução na secreção protéica. Porém, as BW<sub>s</sub> são causadas por estresse agudo severo, indicativas de morbidades de curto período, ao contrário das HE, que são devidas geralmente a estresse crônico (WRIGHT, 1990). As BW<sub>s</sub> são observadas sob orifícios de HE da superfície externa e, associadas a áreas de esmalte aprismático. O curso de uma BW marca a posição da frente formadora de esmalte no tempo de um insulto sobre os ameloblastos secretores, o qual leva à interrupção permanente ou transitória da secreção da matriz (KIERDORF *et al.*, 2009). A ocorrência de uma zona normal de esmalte externa a esta banda indica que os ameloblastos em algum momento retomaram sua atividade secretória e a morfologia do processo de Tomes (WITZEL *et al.*, 2006) (Figura 39B). Se a banda incrementária patológica é contínua com a

superfície do esmalte, é porque não houve a retomada da atividade secretória em porções mais tardias do esmalte (WITZEL *et al.*, 2006) (Figura 46).

Nos dentes de *Toxodon* estudados zonas anormais de esmalte aprismático, bem como regiões onde observou-se desorganização da disposição dos prismas estavam sempre associadas aos orifícios devidos à HE da superfície externa (Figuras 31A-C, 43E-H, 45I-J). Tais alterações microestruturais representam uma alteração mais severa da função secretória do ameloblasto, acarretando uma redução temporária ou permanente da porção distal do processo de Tomes nas células afetadas. Porém, a secreção continua em taxas mais baixas na superfície secretória achatada do processo de Tomes (WITZEL *et al.*, 2006). A formação de esmalte aprismático contendo lâminas de cristais paralelamente organizados é indicativa de uma interrupção temporária ou permanente do processo de Tomes morfológicamente normal em ameloblastos com atividade secretória reduzida (KIERDORF *et al.*, 1993; WÖLTGENS *et al.*, 1995; KIERDORF; KIERDORF, 1997). A presença de zonas de esmalte aprismático sob os orifícios de HE indica que houve a retomada da atividade secretória após um período de reduzida, porém rítmica atividade secretória pelos ameloblastos, que perderam a região de crescimento prismático do processo de Tomes antes de uma interrupção prematura da secreção da matriz (KIERDORF *et al.*, 2000). Quando o esmalte no fundo de uma HE é prismático, pode se deduzir que houve uma parada brusca e definitiva da secreção do esmalte (BOYDE, 1970; KIERDORF; KIERDORF, 1997; WITZEL *et al.*, 2006) (Figura 44D).

Esmalte aprismático indica secreção realizada por ameloblastos com uma bem marcada constrição do processo de Tomes, causando redução do diâmetro dos prismas, (RISNES, 1998; KIERDORF *et al.*, 2009). Inúmeros estudos em animais silvestres e de laboratório indicam que a exposição aguda ao flúor causa uma interrupção da atividade secretória dos ameloblastos (WALTON; EISENMANN, 1974; MONSOUR *et al.*, 1989; WÖLTGENS *et al.*, 1995; MATSUO *et al.*, 1996; KIERDORF, 2000), levando à perda temporária ou permanente da porção distal do processo de Tomes (WALTON; EISENMANN, 1974; MONSOUR *et al.*, 1989; WÖLTGENS *et al.*, 1995), resultando na formação de uma única e achatada superfície secretória no pólo apical celular. Conseqüentemente, todos os cristais são secretados com seus eixos mais ou menos paralelos (KIERDORF *et al.*, 1993; WÖLTGENS *et al.*, 1995; KIERDORF; KIERDORF, 1997), dando assim origem ao aspecto aprismático do esmalte.

Foram observadas áreas de dentina interglobular associadas a orifícios na superfície externa do esmalte, com evidente desorganização microestrutural deste tecido (Figura 44E), quando comparadas com o aspecto normal dos túbulos dentinários circundados

pela dentina peritubular (Figura 44F). Estresse fisiológico sistêmico pode afetar tanto a formação do esmalte quanto da dentina. A dentina defeituosa, chamada de interglobular, caracteriza-se por fusão incompleta entre as calcosferitas globulares, formando uma área de matriz dentinária hipomineralizada relacionada aos defeitos da HE (HILLSON, 2005), não estando presente necessariamente em todos os tipos de HE; porém, frequentemente associada às proeminentes Estrias de Retzius (SOGGNAES, 1956). Segundo Hillson (2005), mamíferos aquáticos (Odontoceti e Pinnipedia) exibem frequentemente grandes áreas de dentina interglobular, provavelmente relacionadas a carências nutricionais sazonais, à reprodução e à migração.

Em relação aos orifícios causados pela HE, um grupo de ameloblastos parou sua produção de matriz, enquanto que os vizinhos continuaram aptos a produzi-la. As causas para este tipo de atividade são desconhecidas. A retomada da função secretória geralmente aumenta à medida que se distancia do defeito, o que se evidencia com a ligação de uma Estria de Retzius com o esmalte sob o defeito (WITZEL *et al.*, 2006) (Figura 46). Esta ligação permite uma diferenciação dos defeitos hipoplásicos daqueles causados pela perda pós-eruptiva do esmalte (KIERDORF *et al.*, 1993, 1996, 2000). Orifícios que alcançam certa profundidade no esmalte, geralmente têm forma de funil (Figuras 37D, 39B), o que pode ser tentativamente relacionado à gradual recuperação da atividade dos ameloblastos formadores das áreas laterais ao orifício. Isto é evidenciado pela ligação das Estrias de Retzius com o defeito externo (Figuras 39B, E, 46D).

A HE ocorre como resultado de lesão dos ameloblastos durante o desenvolvimento dentário. Esta lesão pode ser causada por uma série de enfermidades sistêmicas, incluindo doenças infecciosas graves, prolongadas e debilitantes, e certas perturbações metabólicas endócrinas e ou crônicas. Existem numerosos estudos em animais de laboratório, na tentativa de determinar a causa e natureza da HE devido a condições ambientais. Sabe-se que vários fatores diferentes, cada qual capaz de causar dano aos ameloblastos, podem dar origem a esta condição, sendo que nenhuma causa específica foi estabelecida até agora (BHASKAR, 1989), tendo em vista que estas alterações dentárias, comumente atribuídas a estresse por problemas nutricionais e metabólicos, podem ser devidas até mesmo a simples infecções (FERIGOLO, 2007). A HE deve então ser utilizada como um indicador não-específico de estresse, já que causas precisas de um defeito não podem ser determinadas pelo exame dos atributos físicos do mesmo (SKINNER; GOODMAN, 1992).

Defeitos no esmalte têm sido amplamente registrados em fósseis, como por exemplo, rinocerontes (MEAD, 1999; FRANZ-ODENDAAL *et al.*, 2003), hipopótamos e

bovídeos (FRANZ-ODENDAAL *et al.*, 2003), suínos (DOBNEY; ERVYNCK, 2000) e girafas (FRANZ-ODENDAAL, 2004a, b). Segundo Niven *et al.* (2004), uma variedade de doenças podem afetar populações atuais de grandes ungulados, como por exemplo antraz (DRAGON *et al.*, 1999) e a tuberculose (ROTHSCHILD *et al.*, 2001), podendo influenciar na formação defeituosa do esmalte. A ocorrência de tuberculose não é incomum em animais silvestres, já tendo sido registrada em um bisão pleistocênico, identificada por lesões erosivas no esqueleto (ROTHSCHILD *et al.*, 2001) e, também, presente em um espécime recente de *Otaria byronia* Blainville, 1820, que além de exibir osteopatologias sugestivas de tuberculose no crânio, apresenta HE (BRAUNN; FERIGOLO, 1998a; BRAUNN; FERIGOLO, 2004). Parasitas também afetam bisões (NIVEN *et al.*, 2004) e outros grande ungulados e, sua presença já foi relacionada à formação de HE em gado (SUCKLING *et al.*, 1983). Tal relação acontece pelo fato de os ungulados infectados não absorverem efetivamente proteínas e nutrientes, como já referido para mamíferos recentes, em um caso de anemia devido a parasitose em uma foca (BRAUNN; FERIGOLO, 1998b).

Perturbações fisiológicas ocorridas durante períodos tais como nascimento, desmame e separação dos filhotes de suas mães são causas de HE em girafas fósseis propostas por Franz-Odendaal *et al.* (2004). Períodos como nascimento e desmame são críticos, podendo levar ao estresse fisiológico e nutricional do filhote (RODNEY, 1983). Estresse relacionado ao nascimento foi evidenciado em rinocerontes miocênicos (MEAD, 1999), assim como estresse do desmame em primatas, incluindo humanos (CORRUCCINI *et al.*, 1985; GOODMAN; ROSE, 1990; MOGGI-CECCHI *et al.*, 1994), e, em porcos associados a material arqueológico (DOBNEY; ERVYNCK, 2000). Lesões observadas em dentes decíduos de girafas pliocênicas indicam carência nutricional das fêmeas durante o período de amamentação (FRANZ-ODEENDAL, 2004). Esta mesma autora relaciona as lesões periódicas de HE em girafas às alterações climáticas sazonais, com base nos índices de mortalidade em girafas silvestres atuais, que morrem de inanição nos períodos de seca, quando a vegetação da qual se alimentam perde suas folhas.

Outro fator que é referido como negativo sobre a capacidade de nutrição em bisões é o da predação humana, já que os animais tendem a fugir dos predadores, interrompendo sua alimentação (NIVEN *et al.*, 2004). Segundo os autores, em períodos de escassez alimentar, este fator negativo pode contribuir com o estresse nutricional, sendo a combinação da condição fisiológica e um ou mais estressores suficiente para interromper o desenvolvimento dentário, manifestando-se em defeitos dentários em alguns indivíduos.

Conforme Ferigolo (1999), as extinções que aconteceram após o Grande Intercâmbio Biótico Americano, nas quais grande parte da megafauna sul-americana desapareceu, entre outros *Toxodon*, foram devidas aos parasitas introduzidos pelos imigrantes norte-americanos. Segundo o autor, pelo fato dos animais carregarem patógenos, a grande extinção dos megamamíferos estaria relacionada com a chegada dos invasores da América do Norte, que trouxeram consigo microorganismos aos quais a fauna sul-americana não possuía imunidade, por ter vivido isolada por todo o Terciário, ao contrário dos mamíferos norte-americanos. A baixa diversidade genotípica dos grandes animais também influenciou sua extinção, já que os mamíferos de pequeno porte foram os menos afetados.

A diversidade dos ungulados nativos declinou drasticamente durante o Plioceno, o que, geralmente é relacionado à competição com os herbívoros superiores do norte ou ataque dos predadores invasores. Contudo, conforme Patterson e Pascual (1972), a maioria dos ungulados sul-americanos foi extinta antes do intercâmbio começar. Segundo Cifelli (1985), os registros disponíveis não corroboram a hipótese de que os ungulados sul-americanos foram extintos por interrupções faunísticas resultantes do intercâmbio. A HE de esmalte é, segundo Ferigolo (1999), apenas um sinal de estresse entre tantos outros observados em grupos extintos, sendo que *Toxodon* encontrava-se em processo de declínio, podendo estar enfrentando uma série de fatores que contribuíram para as extinções na América do Sul como, por exemplo, as alterações climáticas, entre elas as sucessivas glaciações pleistocênicas e, até mesmo a interferência humana. Estudos futuros devem incluir espécimes de *Toxodon* de outras regiões austrais e de neotropicais, bem como de idades mais antigas, além de outros gêneros de toxodontídeos, comparando os dados macroscópicos e microscópicos com análises isotópicas, a fim de tecer inferências acerca da provável influência ambiental sobre a formação de alterações dentárias nestes animais.

## 6. CONCLUSÕES

1. A microestrutura dentária de *Toxodon* exibe três tipos de esmalte: esmalte radial modificado (ERM), bandas de Hunter Schreger (BHS<sub>s</sub>) e esmalte radial (ER);
2. Os espécimes *Toxodon* provenientes de depósitos pleistocênicos da Formação Touro Passo e da Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul apresentaram defeitos macroscópicos na superfície do esmalte, característicos de HE;
3. A alta frequência de HE sugere que os indivíduos enfrentaram eventos episódicos de estresse, bem marcados em dentes eu-hipsodontes;
4. A dentição inferior de *Toxodon* exibe maior incidência de defeitos tanto macroscópicos quanto microscópicos, principalmente os pré-molares e molares, indicando sua maior suscetibilidade destes dentes aos eventos desencadeadores da HE;
5. O padrão ondulatorio de HE, observado nos incisivos superiores e inferiores parece estar relacionado ao crescimento contínuo e rápido destes dentes devido ao desgaste acelerado em função da dieta;
6. A HE do tipo 5, caracterizada por bem marcadas séries méso-distais de orifícios parece estar relacionada a eventos mais severos de estresse, devido ao fato de exibir maiores ocorrências de defeitos microestruturais do esmalte relacionados;
7. As séries verticais de orifícios devem relacionar-se a alterações em uns poucos ameloblastos;
8. As alterações dentárias microestruturais observadas foram as Bandas de Wilson (BW), proeminentes Estrias de Retzius, áreas de esmalte aprimático, fissuras entre os prismas do esmalte, desorganização do padrão de inclinação das bandas de Hunter Schreger (BHS<sub>s</sub>), e dentina interglobular, todas relacionadas aos defeitos macroscópicos devidos à HE;

9. As alterações microestruturais observadas neste estudo são similares às observadas em associação à HE em diversos fatores etiológicos em trabalhos de paleopatologia, corroborando sua importância para estimativa de estresses fisiológicos sistêmicos;
10. A condição patológica de sinais de HE em todos os tipos de dentes, com relativamente altas frequências em alguns, indica que provavelmente *Toxodon* foi exposto a condições severas de estresse durante o Pleistoceno;
11. As HE observadas em *Toxodon* devem relacionar-se a uma soma de fatores: **a)** crescimento rápido, relacionado à atrição dentária; **b)** fatores estressantes, alimentares e/ou climáticos;
12. Espécimes de *Toxodon* da Argentina exibiram defeitos macroscópicos similares aos do Rio Grande do Sul na superfície do esmalte.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AINAMO, J.; CUTRESS, T. W. An epidemiological index of developmental defects of dental enamel (DDE Index). **International Dental Journal**, v. 32, p. 159-167, 1982.

AMEGHINO, F. Observaciones generales sobre el Orden de los mamíferos extinguidos llamados Toxodontes (Toxodontia) y sinopsis de los géneros y especies hasta ahora conocidos. **Anales del Museo de La Plata**, v. 1, p. 1-66, 1887.

\_\_\_\_\_. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. **Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, v. 6, p. 1-1027, 1889.

\_\_\_\_\_. Observaciones generales sobre el orden de mamíferos extinguidos sud-americanos llamados Toxodontes (Toxodontia). **Anales del Museo de La Plata**, p. 1-48, 1936.

ARCHUBY, C. Alometría de los huesos de *Toxodon platensis* (Notoungulata) y *Macrauchenia patachonica* (Liptopterna). Implicancias en su locomoción. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 7., 1998. Bahía Blanca, **Anales...** Bahía Blanca: APA, p. 101, 1998.

ÁVILLA, L. S.; DOMINATO, V. H.; PAIXÃO, M. M.; ALVES-LEITE, M.; SOUZA-CRUZ, F.; GIL, B. B.; PESSÔA, J. B.; LIMA, D. T.; MONTEIRO, M. R.; FERREIRA, M. A.; MOTHÉ, D.; JERONYMO, C. L.; ROSA, D. T.; COSTA, D. G.; VASCONCELLOS, K. L.; DELOQUE, L.; WINCK, G. R. Primeiros mamíferos quaternários encontrados em cavidades subterrâneas naturais no Estado do Rio de Janeiro. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS. 6., 2008. Ribeirão Preto, SP, **Anais...** Ribeirão Preto: SBP, 2008. p. 33.

BAFFA, O.; BRUNETTI, A.; KARMAN, L.; NETO, C. M. D. ESR dating of a *Toxodon* tooth from a Brazilian carstic cave. **Applied Radiation and Isotopes**, v. 52, p. 1345-1349, 2000.

BARRETO, A. M. F.; ALMEIDA, J. A. C.; SILVA, F. M.; KINOSHITA, A.; BAFFA, O.; MACÁRIO, J. Datação por EPR em dentes de *Haplomastodon* e *Xenorhinotherium* de Lagoa de Dentro, Puxinanã, Paraíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA. 18., 2003. Brasília, DF, **Anais...** Brasília: SBP, 2003. p. 60.

BAUERMAN, S. G.; BEHLING, H.; MACEDO, R. B. Biomas regionais e evolução da paisagem no Rio Grande do Sul com base em paleopalinologia. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMAN, S. G.; SCHERER, C. S. (Org.) **Quaternário do Rio Grande do Sul:**



**Integrando Conhecimentos.** Porto Alegre: Gráfica Palloti, 2009, p.81-93. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

BEHLING, H.; PILLAR, V.; ORLÓCI, L.; BAUERMANN, S. G. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambara do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, p. 277-297, 2004.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). **Review of Paleobotany and Palynology**, v. 133, p. 235-248, 2005.

BERGQVIST, L. P.; DREHMER, C. J.; RIBEIRO, A. M.; OLIVEIRA, E. V. Aquatic mammal fossils from Brazil: a review. **Revista Universidade Guarulhos, Geociências**, v. 4 n. 6, p. 28-32, 1999.

BHASKAR, S.N. **Histologia e Embriologia Oral de Orban.** Porto Alegre: Artes Médicas. 1989.

BILLET, G. New observations on the skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and new phylogenetic hypotheses on South American ungulates. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, p. 21–59, 2010.

BILLET, G. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. **Journal of Systematic Paleontology**, p. 1-17, 2011.

BYERLY, R. M. Paleopathology in late Pleistocene and early Holocene Central Plains bison: dental enamel hypoplasia, fluoride toxicosis and the archaeological record. **Journal of Archaeological Science**, v. 34, p. 1847-1858, 2007.

BOMBIN, M. Afinidade paleoecológica, cronológica e estratigráfica do componente de megamamíferos na biota do Quaternário terminal da Província de Buenos Aires (Argentina), Uruguai e Rio Grande do Sul (Brasil). **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, n. 9, p. 1-28, 1975.

\_\_\_\_\_. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós deposicional. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, n. 15, p. 1-90, 1976.

BOMBIN, M. Transverse enamel hypoplasia on teeth of south african plio-pleistocene hominids. **Naturwissenschaften**, v. 77, p. 128-129, 1990.

\_\_\_\_\_.; KLAMT, E. Evidências paleoclimáticas em solos do Rio Grande do Sul. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRGS**, n.13, p. 1-12, 1976.

BOND, M. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFIA, 4., 1986. Mendoza, **Anales...** Mendoza: APA, v. 2, p. 173-185, 1986.

\_\_\_\_\_. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. In: RABASSA, J.; SALEMME, M. (Eds.) **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. Ushuaia, Tierra del Fuego: Centro Austral de Investigaciones Científicas and Universidad Nacional de la Patagonia, v. 12, p. 177-205, 1999.

\_\_\_\_\_.; CERDEÑO, E.; LÓPEZ, G. Los ungulados nativos de America del Sur. In: ALBERDI, M. T.; LEONE, G.; TONNI, E. P. (Ed.) **Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental**. Madrid: Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC), v. 12, p. 259-275, 1995.

\_\_\_\_\_.; MADDEN, R.H.; CARLINI, A.A. A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco formation (Upper Miocene) of Venezuela. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 4, n. 3, p. 285-291, 2006.

BOYDE, A. The surface of the enamel in human hypoplastic teeth. **Archives of Oral Biology**, v. 15, p. 897-898, 1970.

\_\_\_\_\_.; FORTELIUS, M. Development, structure and function of rhinoceros enamel. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 87, p. 181-214, 1986.

BRAUNN, P. R.; FERIGOLO, J. Provável tuberculose em crânio de um espécime de *Otaria flavescens* (Pinnipedia, Otariidae) encontrado na costa do Rio Grande do Sul Brasil. In: REUNIÃO DE TRABALHO DE ESPECIALISTAS EM MAMÍFEROS AQUÁTICOS E CONGRESSO DA SOCIEDADE LATINO-AMERICANA DE ESPECIALISTAS EM MAMÍFEROS AQUÁTICOS, 8/2, 1998. Boletim de Resumos... Olinda, 1998a. p. 39.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Anemia devida a parasitose em um espécime de *Hydrurga leptonyx* (Pinnipedia, Phocidae) atacado por tubarão, no litoral do Rio Grande do Sul, Brasil. JORNADAS ARGENTINAS DE MASTOZOLOGIA, 13, 1998. Resúmenes... Misiones, 1998b. p. 32.

BRAUNN, P. R.; FERIGOLO, J. Osteopatologias e alterações dentárias em *Otaria byronia* (Pinnipedia, Otariidae) da costa do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Sér. Zool.**, Porto Alegre, v. 94, n. 2, p. 117-122, 2004.

BUCHMANN, F. S. C. Distribuição de fósseis pleistocênicos na zona costeira e plataforma continental interna no Rio Grande do Sul. **Acta Geologica Leopoldensia**, São Leopoldo, v. 17, n. 39/1, p. 355-364, 1994.

\_\_\_\_\_. **Bioclastos de organismos terrestres e marinhos na praia e plataforma interna do Rio Grande do Sul: natureza, distribuição, origem e significado geológico.** 2002. 108f. Tese (Doutorado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

\_\_\_\_\_.; CARON, F.; LOPES, R. P.; UGRI, A.; LIMA, L. G. Panorama geológico da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Org.) **Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos.** Porto Alegre: Gráfica Palloti, 2009, p.35-56. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

\_\_\_\_\_.; TOMAZELLI, L. J. Relict nearshore shoals of Rio Grande do Sul, Southern Brazil: origin and effects on nearby modern beaches. **Journal of Coastal Research**, v. 35, p. 318-322.

BUIKSTRA, J. E.; COOK, D. C. Paleopathology: an american account. **Annual Review of Anthropology**, v. 9, p. 433-470, 1980.

CARLINI, A. A.; TONNÍ, E. P. **Mamíferos Fósiles del Paraguay.** Cooperación Técnica Paraguay-Alemana. Proyecto Sistema Ambiental del Chaco. Proyecto Sistema La Plata, Argentina, 108 p., 2000.

CARLSON, S. J. Vertebrate dental structures. In: CARTE, J. G. (Ed.) **Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes, and Evolutionary Trends**, New York: Van Nostrand Reinhold, v. 1, p. 531-556, 1990.

CARTELLE, C. **Edentata e Megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, BA, Brasil).** 1992. 301 f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 1992. (não publicada).

CARTELLE, C. Anomalias e desenvolvimento dentário em algumas espécies extintas de mamíferos do Brasil intertropical. **Acta Geologica Leopoldensia**, São Leopoldo, v. 17, n. 39/2, p. 573-584, 1994.

CERDEÑO, E.; BOND, M. Taxonomic revision and phylogeny of *Paedotherium* and *Tremacyllus* (Pachyrhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the late Miocene to Pleistocene of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, p. 799-811, 1998.

CIFELLI R. L. South American Ungulate Evolution and Extinction. In: WEBB, S. D. (Ed.) **The Great American Biotic Interchange**. New York: Plenum Press. p. 249-266, 1985.

\_\_\_\_\_. The phylogeny of the South American ungulates. In: SZALAY, F. S.; NOVACECK, M. J.; McKENNA, M. C. (Eds.). **Mammals Phylogeny: Placentals**. New York: Verlag. p. 195-216, 1993.

\_\_\_\_\_.; TONNI, E. P. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. In: ALBERDI, M. T.; LEONE, G.; TONNI, E.P. (Ed.). **Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental**. Madrid: Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC), p. 49-74, 1995.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Bioestratigrafía basada en mamíferos del cenozoico superior de La Provincia de Buenos Aires, Argentina. In: BARRIO, R. E.; ETCHEVERRY, R. O.; CABALLÉ, M. F.; LLAMBIAS, E. (Ed.): **Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino**. La Plata. p. 183-200, 2005.

COPE, E. D. A contribution to vertebrate paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 23, n. 121, p. 1-21, 1886.

CORRUCCINI, R. S.; HANDLER, J. S.; JACOB, K. P. Chronological distribution of enamel hypoplasias and weaning in a Caribbean slave population. **Human Biology**, v. 57, n. 4, p. 699-711, 1985.

CROFT, D. A. The middle Miocene (Laventan) Quebrada Honda Fauna, Southern Bolivia and a description of its notoungulates. **Palaeontology**, v. 50, Part 1, p. 277-303, 2007.

\_\_\_\_\_.; ANAYA, F. A new middle Miocene Hegetotheriidae (Notoungulata: Typotheria) and a phylogeny of the Hegetotheriidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 26, n. 2, p. 387-399, 2006.

\_\_\_\_\_.; BOND, M.; FLYNN, J. J.; REGUERO, M. A.; WYSS, A. R. Large archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from central Chile and Patagonia including a revision of *Archaeotypotherium*. **Fieldiana: Geology (New Series)**, v. 49, p. 1-38, 2003.

CROFT, D. A.; FLYNN, J. J.; WYSS, A.R. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. **Fieldiana: Geology (New Series)**, v. 50, p. 1-52, 2004.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. The Tinguiririca Fauna of Chile and the early stages of “modernization” of south american mammal faunas. **Arquivos do Museu Nacional**, n.1, p. 191-211, 2008.

DAMASCENO, J. M. Ocorrência de *Toxodon platensis* Owen, 1840 em Olho d’água da Escada, Município de Mossoró, Rio Grande do Norte. **Arquivos do Instituto de Antropologia**, n. 1, p. 1-18, 1973.

DANTAS, M. A. T.; ZUCON, M. H. Sobre a ocorrência de dois taxa pleistocênicos na Fazenda Tytoya, Poço Redondo, Sergipe. **Scientia Plena**, v. 1, n. 4, p. 92-97, 2005.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; RIBEIRO, A. M. Megafauna pleistocênica da Fazenda Elefante, Gararu, Sergipe, Brasil. **Geociências**, v. 24, n. 3, p. 277-287, 2005.

DA-ROSA, Á. A. S. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. In: LATINAMERICAN CONGRESS OF SEDIMENTOLOGY, 3, Belém. 2003. **Abstracts...**, Belém, 2003, p. 243-245.

\_\_\_\_\_. Geologia do Quaternário continental do RS: estado da arte e perspectivas de trabalho. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Org.) **Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Gráfica Palloti, 2009, p.17-33. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

\_\_\_\_\_.; MILDER, S. E. S. Aloformação Guterres: Uma nova unidade estratigráfica para o extremo oeste do Estado do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDOS DO QUATERNÁRIO (ABEQUA), 8, 2001, Imbé. **Resumos...** Imbé, 2001. p. 253-254.

DIRKS, W.; REID, D. J.; JOLLY, C. J.; PHILLIPS-CONROY, J. E.; BRETT, F. L. Out of the mouth of baboons: stress, life history and dental development in the Awash National Park hybrid zone, Ethiopia. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 118, n. 3, p. 239-252, 2002.

DOBNEY, K.; ERVYNCK, A. Interpreting developmental stress in Archaeological pigs: the chronology of linear enamel hypoplasia. **Journal of Archaeological Science**, v. 27, p. 597-607, 2000.

DOBNEY, K.; ERVYNCK, A.; ALBARELLA, U.; ROWLEY-CONWY, P. The cronology and frequency of a stress marker (linear enamel hypoplasia) in recent and archaeological populations of *Sus scrofa* in north-west Europe, and the effects of early domestication. **Journal of Zoology**, London, v. 264, p. 197-208, 2004.

DRAGON, D. C.; ELKIN, B. T.; NISHI, J. S.; ELLSWORTH, T. R. A review of anthrax in Canada and implications for research on the disease in northern bison. **Journal of Applied Microbiology**, v. 87, p. 208–213, 1999.

DREHMER, C. J.; RIBEIRO, A. M. A temporal bone of an Otariidae (Mammalia, Pinnipedia), from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. **Revista Universidade Guarulhos, Geociências**, v. 3, n. 6, p. 39-44, 1998.

EL-NAJJAR, M.Y.; DESANTI, M.V.; OZEBEK, L. Prevalence and possible etiology of dental enamel hypoplasia. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 48, p. 185-192, 1978.

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

F.D.I. COMMISSION ON ORAL HEALTH RESEARCH AND EPIDEMIOLOGY. An epidemiological index of developmental defects of dental enamel. **International Dental Journal**, n. 15, v. 32, p. 159-167, 1982.

FERIGOLO, J. O uso da microscopia eletrônica de varredura na Sistemática de Mamíferos. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8., 1983. Rio de Janeiro, **Anais...** Brasília: D.N.P.M. Série Geologia, 27, Paleontologia/Estratigrafia, p. 43-49, 1985.

\_\_\_\_\_. **Paleopatologia Comparada de Vertebrados, Homem de Lagoa Santa, Homem de Sambaqui de Cabeçuda e Mamíferos Pleistocênicos**. 1987a. XXIII + 490p. Tese (Doutorado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

\_\_\_\_\_. Anatomia comparada, Paleontologia e Paleopatologia de vertebrados. **Paula-Coutiana**, Porto Alegre, v.1, p. 105-127. 1987b.

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

FERIGOLO, J. Mammalian Pleistocene extinctions. The infection hypothesis retried: a solution from immunology. **Ameghiniana**, v. 30, n.3, p. 33, 1993a.

\_\_\_\_\_. Extinções de mamíferos pleistocênicos sul-americanos – a hipótese das infecções: uma solução pela imunologia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13., 1993b. São Leopoldo, **Anais...** São Leopoldo: SBP, p. 192.

\_\_\_\_\_. Mammalian Pleistocene extinctions. Man introducing infections – the human hypothesis retried. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13., 1993c. São Leopoldo, **Anais...** São Leopoldo: SBP, p. 193.

\_\_\_\_\_. Late Pleistocene South-American land-mammal extinctions: The infection hypothesis. In: RABASSA, J.; SALEMME, M. (Ed.) **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. Rotterdam: A. A. Balkema, v. 12, p. 279-310, 1999.

\_\_\_\_\_. Paleopatologia em mamíferos. In: CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. (Eds.) **Iconologia**. São Paulo: SBG. Série Textos, n 3, p. 88-107, 2007.

\_\_\_\_\_.; LEÃES, C. B. M. Hipoplasia de esmalte em dentes de toxodontídeos pleistocênicos do Brasil. **Ameghiniana**, v. 26, n. 3/4, p. 244, 1989.

FLYNN, J. J.; WYSS, A. R. Recent advances in South American mammalian paleontology. **Trends Ecology and Evolution**, v. 13, n. 11, p. 449-454, 1998.

FORTELIUS, M. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. **Acta Zoologica Fennica**, v. 180, p. 1-76, 1985.

FRANZ-ODENDAAL, T. Enamel hypoplasia provides insights into early systemic stress in wild and captive giraffes (*Giraffa camelopardalis*). **Journal of Zoology**, v. 263, p. 197–206, 2004a.

\_\_\_\_\_. High prevalence of enamel hypoplasia in an early Pliocene giraffid (*Sivatherium hendeyi*) from South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 1, p. 235-244, 2004b.

\_\_\_\_\_.; CHINSAMY A.; LEE-THORP J. Dental Pathologies at an Early Pliocene Site in South Africa. (Abstract). **Journal of Morphology**, v. 248, n. 3, p. 231, 2001.

\_\_\_\_\_.; LEE-THORP, J.; CHINSAMY, A. Insights from stable isotopes of enamel defects and weaning in Pliocene herbivores. **Journal of Bioscience**, v. 28, p. 101-109, 2003.

GABBERT, S. L. The basicranial and posterior cranial anatomy of the families of the Toxodontia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 285, p. 177-190, 2004.

GADENS-MARCON, G. T. **Contribuição ao Estudo dos Proboscidea (Mammalia, Gomphotheriidae) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 2007. 103 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, Brasil, 2007.

GARCIA, M. I. P. **Ontogenia en toxodóntidos avanzados, com base en el género *Toxodon* Owen, 1837**. 2004. 319 f. Tesis (Maestría em Ciências Biológicas, Zoología) – UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguai, 2004.

GASPARINI, G. M.; KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. *Catagonus stenocephalus* (LUND IN REINHARDT, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, v.254, n.3, p.261-273, 2009.

GELFO, J. N.; SIGÉ, B. A new didolodontid mammal from the late Paleocene–earliest Eocene of Laguna Umayo, Peru. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, p. 1-33, 2011.

GOODMAN, A.H.; ARMELAGOS, G.J. The chronological distribution of enamel hypoplasia in human permanent incisor and canine teeth. **Archives of Oral Biology**, v. 6, p. 503-507, 1985.

\_\_\_\_\_.; ROSE, J. C. Assessment of systemic physiological perturbations from dental enamel hypoplasias and associated histological structures. **Yearbook Physiological Anthropology**, v. 33, p. 59-110, 1990.

\_\_\_\_\_.; ARMELAGOS, G.J.; ROSE, J.C. Enamel hypoplasias as indicators of stress in three prehistoric populations from Illinois. **Human Biology**, v. 52, n. 3, p. 515-528, 1980.

GUATELLI-STEINBERG, D. Linear enamel hypoplasia in gibbons (*Hylobates lar carpenteri*). **Journal of Physical Anthropology**, v. 112, p. 395-410, 2000.

\_\_\_\_\_. What can developmental defects of enamel reveal about physiological stress in non-human primates? **Evolutionary Anthropology**, v. 10, p. 138-151, 2001.



GUATELLI-STEINBERG, D. Macroscopic and microscopic analyses of linear enamel hypoplasia in plio-pleistocene south African hominins with respect to aspects of enamel developmental and morphology. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 120, p. 309-322, 2003.

\_\_\_\_\_. Analysis and significance of linear enamel hypoplasia in plio-pleistocene hominins. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 123, p. 199-215, 2004.

\_\_\_\_\_.; LARSEN, C. S.; HUTCHINSON, D. L. Prevalence and duration of linear enamel hypoplasia: a comparative study of Neandertals and Inuit foragers. **Journal of Human Evolution**, v. 47, p. 65-84, 2004.

\_\_\_\_\_.; LUKACS, J. Interpreting sex differences in enamel hypoplasia on non-human primates: developmental, environmental, and cultural considerations. **Yearbook of Physical Anthropology**, v. 42, p. 73-126, 1999.

GUÉRIN, C.; SOUZA, M. F. B.; VOGEL, M. A. C. A fauna pleistocênica da região de São Raimundo Nonato (Piauí, Brasil). Implicações paleoecológicas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36., 1990. Natal, **Anais...** Natal: SBG. p. 490-502.

GUIDÓN, N.; PARENTI, F.; DA LUZ, M. F.; GUÉRIN, C.; FAURE, M. Le plus ancien peuplement de L'Amérique: le Paléolithique du nordeste brésilien. **Bulletin de la Société PréHistorique Française**, Tomo 91, n. 4/5. 1994.

GHILARDI, A. M.; FERNANDES, M. A.; BICHUETTE, M. E. Megafauna from the Late Pleistocene-Holocene deposits of the Upper Ribeira karst area, southeast Brazil. **Quaternary International**, p. 1-10, 2011.

HILLSON, S. **Teeth**. Cambridge: Cambridge University Press. 376 p. 1986.

\_\_\_\_\_. Dental enamel growth, perikymata and hypoplasia in ancient tooth crowns. **Journal of the Royal Society of Medicine**, v. 85, p. 460-466, 1992.

\_\_\_\_\_. **Dental Anthropology**. Cambridge: Cambridge University Press. 1996.

\_\_\_\_\_. **Teeth**. Cambridge: Cambridge University Press. 2005.

\_\_\_\_\_.; BOND, S. The relationship of enamel hypoplasia to the pattern of tooth crown growth: a discussion. **American Journal Phys. Antropology**, v. 104, p. 89-103, 1997.

HOLANDA, E. C.; RIBEIRO, A. M.; FERIGOLO, J.; COZZUOL, M. A. Novos registros de *Tapirus* Brünnich, 1771 (Mammalia, Perissodactyla) para o Quaternário do Brasil. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro, MN/UFRJ, p. 136.

HOFFSTETTER, R. Une faune de Mammifères pleistocènes au Paraguay. **Comptes Rendus Sommaires des Sciences dela Societé Géologique de France**, p. 32-33, 1978.

HUTCHINSON, D. L.; LARSEN, C. S. Determination of stress episode duration from linear enamel hypoplasias: a case study from St. Catherines Island, Georgia. **Human Biology**, v. 60, n. 1, p. 93-110, 1988.

HSIOU, A. S. O registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno final do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMAN, S. G.; SCHERER, C. S. (Org.) **Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Gráfica Palloti, 2009, p.143-154. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

\_\_\_\_\_.; FORTIER, D. C. Primeiro registro de *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Gaea**, v. 3, n. 1, p. 37-44, 2007.

JANIS, C. M. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. **Memoirs du Museum d’Histoire Naturelle, Paris** v. 53, p. 367–387, 1988.

\_\_\_\_\_.; FORTELIUS, M. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. **Biological Reviews**, n. 63, p. 197– 230, 1988.

\_\_\_\_\_.; EHRHARDT, D. Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates. **Zoological Journal of Linnean Society**, v. 92, p. 267–284, 1988.

KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. **Gaea**, v.4, n.2, p.49-64, 2008.

\_\_\_\_\_.; RIBEIRO, A. M.; OLIVEIRA, E. V. The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its palaeobiogeographic implications. **Alcheringa**, v. 35, n. 3, p. 445-457, 2011.

KIERDORF, U.; KIERDORF H.; FEJERSKOV, O. Fluoride induced developmental changes in enamel and dentine of European roe deer (*Capreolus capreolus* L.) as a result of environmental pollution. **Archives of Oral Biology**, v. 38, p. 1071–1081, 1993.

KIERDORF, H.; KIERDORF, U. Disturbances of the secretory stage of amelogenesis in fluorosed deer teeth: A scanning electron-microscopic study. **Cell Tissue Res**, v. 289, p. 125–135, 1997.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; BOYDE, A. A quantitative backscattered electron imaging study of hypomineralization and hypoplasia in fluorosed enamel of deer. **Annals of Anatomy**, v. 179, p. 405–412, 1997.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; RICHARDS, A.; JOSEPHSEN, K. Fluoride-induced alterations of enamel structure: an experimental study in the miniature pig. **Anatomy and Embryology**, v. 207, p. 463-474, 2004.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; SEDLACEK, F. Disturbed enamel formation in wild boars (*Sus scrofa* L.) from fluoride polluted areas in Central Europe. **The Anatomical Record**, v. 259, p. 12-24, 2000.

KIERDORF, U.; KIERDORF H.; SEDLACEK F.; FEJERKOV O. Structural changes in fluorosed dental enamel of red deer (*Cervus elaphus* L.) from a region with severe environmental pollution by flourides. **Journal of Anatomy**, v. 188, p. 183-195, 1996.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; WITZEL, C.; INTOH, M.; DOBNEY, K. Developmental defects and postmortem changes in archaeological pig teeth from Fais Island, Micronesia. **Journal of Archaeological Science**, n. 36, p.1637–1646, 2009.

KIERDORF, H.; ZEILER, J.; KIERDORF, U. Problems and pitfalls in the diagnosis of linear enamel hypoplasia in cheek teeth of cattle. **Journal of Archaeological Science**, v. 33, p. 1690-1695, 2006.

KING, T.; HILLSON, S.; HUMPHREY, L. T. A detailed study of enamel hypoplasia in a post-medieval adolescent of known age and sex. **Archives of Oral Byology**, v. 47, p. 29-39, 2002.

KNICK III, S. G. Linear enamel hypoplasia and tuberculosis in the pre-columbian North America. **Ossa**, v. 8, p. 131-139, 1982.

KOENIGSWALD, W.v. Enamel modification in enlarged front teeth among mammals and the various possible reinforcement of the enamel. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON

DENTAL MORPHOLOGY, 7. 1986. **Proceedings...** (Ed. D. SIGOGNEAU-RUSSEL), pp. 147-167. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (série C), Paris 1988.

KOENIGSWALD, W.v.; CLEMENS, W. A. Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. **Scanning Microscopy**, v. 6, n. 1, p. 195-218, 1992.

\_\_\_\_\_.; RENSBERGER, J. M; PFRETZSCHNER, H. U. Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. **Nature**, v. 328, p. 150-152, 1987.

\_\_\_\_\_.; SANDER, P.M. Glossary of terms used for enamel microstructures. In: KOENIGSWALD, W.v.; SANDER, P.M. (Eds.). **Tooth enamel microstructure**. Rotterdam: Balkema, p. 267-280, 1997.

KOTZIAN, C. B. e SIMÕES, M. G. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v.9, n.2, p.243-260, 2006.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; DA ROSA, Á. A. S.; MILDER, S. AMS radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA 6, CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 19. 2005. Aracajú, SE. **Resumos...**, Aracaju, 2005, 1 CD-ROM.

KRAGLIEVICH, L. In: TORCELLI, A. J. (Ed.) **Obras de Geología y Paleontología**, La Plata: Taller de Impresiones Oficiales. 1940.

KRESHOVER, S. J. The histopathology of the incisor teeth of mice with experimentally produced tuberculosis. **Journal of Dental Research**, v. 21, n. 1, p. 27-34, 1942.

\_\_\_\_\_. The pathogenesis of enamel hypoplasia: an experimental study. **Journal of Dental Research**, v. 23, n.4, p. 231-238, 1944.

\_\_\_\_\_. Metabolic disturbances in tooth formation. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 85, n.1, p. 161-167, 1960.

\_\_\_\_\_.; HANCOCK Jr., J. A. The pathogenesis of abnormal enamel formation in rabbits inoculated with vaccinia. **Journal of Dental Research**, v. 35, n.5, p. 685-692, 1956.

LIMA, L. G.; LOPES, R. P.; CARON, F. & BUCHMANN, F. S. C. Um Novo afloramento contendo fósseis de vertebrados pleistocênicos na Planície Costeira do Rio Grande do Sul. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS. 5., 2006. Santa Maria, **Revista Ciência e Natura**. Santa Maria: UFSM, 2006, p.78.

LOPES, R. P.; BUCHMANN, F. S. C., CARON, F., ITUSARRY, M. E. G. S. Tafonomia dos fósseis de vertebrados (megafauna extinta) encontrados ao longo das barrancas do Arroio Chuí e linha de costa, RS, Brasil. **Pesquisas**, v. 28, n.2, p. 67–73, 2001.

\_\_\_\_\_.; BUCHMANN, F. S. C.; CARON, F. Primeiro registro de fósseis de aves marinhas na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 36, n. 4, p. 699-704, 2006.

\_\_\_\_\_.; BUCHMANN, F. S. C.; CARON, F.; ITUSARRY, M. E. G. S. Barrancas Fossilíferas do Arroio Chuí, RS - Importante megafauna pleistocênica no extremo sul do Brasil. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; BERBERT-BORN, M.; QUEIROZ, E.T.; CAMPOS, D.A.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A.C.S. (Ed.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil, SIGEP 119**, p. 1-9, 2005.

\_\_\_\_\_.; BUCHMANN, F. S. C.; CARON, F. Taphonomic analysis on fossils of Pleistocene mammals from deposits submerged along Southern Rio Grande do Sul Coastal Plain, Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 66, n. 1, p. 213-229, 2008.

\_\_\_\_\_.; OLIVEIRA, L. C.; FIGUEIREDO, A. M. G.; KINOSHITA, A.; BAFFA, O.; BUCHMANN, F. S. ESR dating of Pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geological evolution of the coastal plain, Rio Grande do Sul, southern Brazil. **Quaternary International**, v. 212, p.213–222, 2010.

LINDENAU, C. **Zahnschmelzmikrostrukturen südamerikanischer Huftiere**. 2005. 245f. Tese (Doutorado) – UNIVERSITÄT BONN, Bonn, Germany, 2005.

LUKACS, J. R. Dental paleopathology and agricultural intensification in South Asia: new evidence from Bronze Age Harappa. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 87, p. 133-150, 1992.

\_\_\_\_\_. Enamel hypoplasia in deciduous teeth of great apes: do differences in defect prevalence imply differential levels of physiological stress? **American Journal of Physical Anthropology**, v. 110, p. 351-363, 1999a.

LUKACS, J. R. Interproximal contact hypoplasia in primary teeth: a new enamel defect with anthropological and clinical relevance. **American Journal of Human Biology**, v. 11, p. 718-734, 1999b.

\_\_\_\_\_. Enamel hypoplasia in the deciduous teeth of early Miocene catarrhines: evidence of perinatal physiological stress. **Journal of Human Evolution**, v. 40, p. 319-329, 2001a.

\_\_\_\_\_. Enamel hypoplasia in the deciduous teeth of great apes: variation in prevalence and timing of defects. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 116, p. 199-208., 2001b.

\_\_\_\_\_.; NELSON, G. C. Enamel hypoplasia and childhood stress in Prehistory: new data from India and Southwest Asia. **Journal of Archaeological Science**, v. 28, p. 1159-1169, 2001a.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Epidemiology of enamel hypoplasia in deciduous teeth: explaining variation in prevalence in western India. **American Journal of Human Biology**, v. 13, p. 788-807, 2001b.

\_\_\_\_\_.; WALIMBE, S. R. Physiological stress in Prehistoric India: new data localized hypoplasia of primary canines linked to climate and subsistence change. **Journal of Archaeological Science**, v. 25, p. 571-585, 1998.

LYDDECKER, R. Contributions to a knowledge of the fósil vertebrates of Argentina. 3. A study of extinct argentine ungulates. **Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina**, v. 2, p. 1-91, 1894.

MAAS, M. C. Enamel microstructure in notoungulates. In: KAY, R.F. et al. (Ed.) **Vertebrate Paleontology in the Neotropics, The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Institution Press, p. 319-334, 1997a.

\_\_\_\_\_.; THEWISSEN, J. G. M. Enamel microstructure of *Pakicetus* (Mammalia: Archaeoceti). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 69, n. 6, p. 1154-1163, 1995.

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

\_\_\_\_\_.; SHOCKEY, B. J. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopical evidence. **Paleobiology**, v. 23, n.1, p. 77-100, 1997.

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

\_\_\_\_\_.; WOLFF, R. G. Geological investigations of late Cenozoic vertebrate-bearing deposits in southern Bolivia. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2. 1981. Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre, 1981, p. 765-778.

MADDEN, R. H. **Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile**. 1990. 410 f. Tese (Doutorado) - UMI Dissertation Services, Michigan, 1990.

\_\_\_\_\_. A new toxodontid notoungulate. In: KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.I. (Eds.) **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia**. Washington: Smithsonian Books. p. 335-354, 1997.

MARTINEZ, G.A. Fish-tail projectile points and megamammals: new evidence from Paso Otero 5 (Argentina). **Antiquity**, n. 75, p. 523–528, 2001.

MARSHALL, L.G.; BERTA, A.; HOFFSTETTER, R.; PASCUAL, R.; REIG, O.; BOMBIN, M. & MONES, A. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. **Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire**, p. 1–76, 1984.

MATSUO, S.; INAI, T.; KURISU, K.; KIYOMIYA, K.; KUREBE, M. Influence of fluoride on secretory pathway of the secretory ameloblast in rat incisor tooth germs exposed to sodium fluoride. **Archives of Toxicology**, v. 70, p. 420–429, 1996.

MEAD, A. J. Enamel hypoplasia in Miocene rhinoceroses (*Teleoceras*) from Nebraska: evidence of severe physiological stress. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, n. 2, p. 391-397, 1999.

MELO, D. J.; HENRIQUES, D. D. R. ; RODRIGUES-CARVALHO, C. Ocorrência de defeitos de esmalte em materiais de *Toxodon* na coleção do Museu Nacional/UFRJ, uma perspectiva paleoepidemiológica. In: CARVALHO, I. S. (Org.). **Paleontologia: Cenários de Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, v. 1, p. 745-756, 2007.

MILDER, S. E. S. **Arqueologia do sudeste do Rio Grande do Sul: uma perspectiva geoarqueológica**. 2000. 172f. Tese (Doutorado) – USP, São Paulo, 2000.

MIÑO BOILINI, A. R.; BOND, M. Contribución al conocimiento del género *Toxodon* (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de la provincia de Corrientes, Argentina. **Comunicaciones Científicas y Tecnológicas**. Universidad Nacional del Nordeste, 2004.

\_\_\_\_\_.; CERDEÑO, E. & BOND, M. Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fe, Argentina. **Revista Española de Paleontología**, v. 21, n. 2, p. 93-103, 2006.

\_\_\_\_\_.; CROVELLA, S. Occurrence of enamel hypoplasia in the dentitions of simian primates. **Folia primatologica**, v. 57, p. 106-110, 1991.

\_\_\_\_\_.; PACCIANI, E.; PINTO-CISTERNAS, J. Enamel hypoplasia and age at weaning in 19th-century Florence, Italy. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 93, p. 957-978, 1994.

MOLNAR, S.; WARD, S. C. Mineral metabolism and microstructural defects in primate teeth. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 43, p. 3-18, 1975.

MONES, A. 1982. An equivocal nomenclature: What means hypsodonty? **Paleontologicheskii Zhurnal**, v. 56, n. 1/2, p. 107-111.

MONSOUR, P. A.; HARBROW, D. J.; WARSHAWSKY, H. Effects of acute doses of sodium fluoride on the morphology and the detectable calcium associated with secretory ameloblasts in rat incisors. **Journal of Histochemistry and Cytochemistry**, v. 37, p. 463-471, 1989.

MUIZON, C.; MARSHALL, L. G.; SIGÉ, B. The mammal fauna from the El Molino Formation (Late Cretaceous, Maastrichtian) at Tiupampa, southcentral Bolivia. **Bulletin Muséum National d'Histoire Naturelle**, v. 6, n. 4, p. 327-351, 1984.

NANCI, A. Enamel: composition, formation, and structure. **In:** Nanci A, editor. Ten Cate's oral histology: development, structure, and function, 6th ed. St. Louis: Mosby. p 145-191, 2003.

NASCIMENTO, E. R. do; PORTO, A. S.; HOLANDA, E. C.; LIMA, F. G.; COZZUOL, M. A. A fauna local de mamíferos pleistocênicos das localidades de Araras/Periquitos e Taquara, Rondônia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18., 2003. Brasília, **Anais...**Brasília. p. 206-207.



NASIF, N.L.; MUSALEM, S.; CERDEÑO, E. A new toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 3, p. 591-600, 2000.

NEIBURGER, E. J. Enamel hypoplasia: poor indicators of dietary stress. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 82, p. 231-232, 1990.

NIVEN, L. B.; WOJTAL, P. Cement furrows in the dentition of *Mammuthus primigenius* and the question of their etiology. **Acta Zoologica Cracoviensia**, v. 45, n. 2, p. 307-319, 2002.

\_\_\_\_\_.; EGELAND, C. P.; TODD, L. C. An inter-site comparison of enamel hypoplasia in bison: implications for paleoecology and modeling Late Plains Archaic subsistence. **Journal of Archaeological Science**, v. 31, p. 1783-1794, 2004.

OLIVEIRA, L. D. D.; DAMASCENO, J. N.; LINS, F. A. P. L.; MEDEIROS, W. E.; MOREIRA, J. A. Estudo microfossilífero dos tanques da Fazenda Capim Grosso, São Rafael – RN, auxiliado por métodos geofísicos. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, 1989. **Boletim de Resumos...** Curitiba: SBP, p. 551-562.

OLIVEIRA, É., V. **Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 1992. 103f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1992.

\_\_\_\_\_. Mamíferos Xenarthra (Edentata) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Ameghiniana**, v. 33, n.1, p.65-75, 1996.

\_\_\_\_\_.; LAVINA, E. L. Mamíferos – protagonistas dos tempos modernos. In: HOLZ, M.; DE ROS, L. F. (Ed.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, p. 377-397, 2000.

\_\_\_\_\_.; PEREIRA, J. C. Mamíferos xenartros do Sistema Lagunar III, Arroio Chuí, Santa Vitória do Palmar, RS, Brasil. **Revista Ciência e Natura**, p. 71, 2006.

\_\_\_\_\_.; PREVOSTI, F. J.; PEREIRA, J. C. *Procyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the late Pleistocene of Rio Grande do Sul and their paleoecological significance. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8, n. 3, p. 215-220, 2005.

OWEN, R. A description of the cranium of the *Toxodon platensis* a gigantic extinct mammiferous species referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the

Pachydermata and the herbivorous Cetacea. **Proceedings of Geological Society of London**, v. 2, p. 541-542, 1837.

PASCUAL, R. Sobre la presencia del genero *Toxodon* Owen en la Formación de Chapadmalal. **Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y tradicional de Mar del Plata**, v. 1, p. 1-10, 1957.

\_\_\_\_\_. Los Toxodontidae (Toxodonta, Notoungulata) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno Inferior) de la Provincia de Buenos Aires. Características Geológicas. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 4, n. 4, p. 101-132, 1965.

\_\_\_\_\_.; ORTEGA-HINOJOSA, E. J.; GONDAR, D.; TONNI, E. P. IV Sistemática. In: BORELLO, A. V. (Ed.). **Paleontografía Bonaerense, IV Vertebrata**, La Plata: Comisión de Investigación Científica, p. 28-202, 1966.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Las edades del Cenozoico mamífero de La Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. **Anales Comisión Investigaciones Científicas Buenos Aires**, v. 6, p.165-193, 1965.

PATTERSON, B. The auditory region of the Toxodontia. **Field Museum Natural History**, Geological Series, v. 6, p. 1-27, 1932.

\_\_\_\_\_. The internal structure of the ear in some notoungulates with notes on taxonomy. **Field Museum Natural History**, Geological Series, v. 6, n. 15, p. 199-227, 1936.

PATTERSON, B.; PASCUAL, R. The fossil mammal fauna of South America. In: KEAST, A.; ERK, F. C.; GLASS, B. (Eds.) **Evolution, Mammals and Southern Continents**. Albany: State University of New York Press, 1972. p. 247-309.

PAULA-COUTO, C. Um *Toxodon* do Pampeano do Rio Grande do Sul. **Anais da Academia brasileira de Ciências**, v. 2, p. 137-141, 1942.

\_\_\_\_\_. Sobre a presença dos gêneros *Hippidion* e *Toxodon*, no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. **Boletim do Museu Nacional, Geologia**, Rio de Janeiro, n. 2, p. 1-12, 1944.

\_\_\_\_\_. Um *Toxodon* no Pleistoceno de Pernambuco. **Boletim do Museu Nacional**, n. 30, p. 1-17, 1959.

\_\_\_\_\_. Evolução de comunidades, modificações faunísticas e integrações biocenóticas dos vertebrados cenozóicos do Brasil. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE ZOOLOGIA, 4. Caracas. **Actas...** Caracas, 1970. v. 2, p. 907-930, 1970.

PAULA-COUTO, C. Mamíferos fósseis do Quaternário do sudeste brasileiro. Boletim Paranaense de Geociências, n. 33, p. 89-132, 1975.

\_\_\_\_\_. Presença de *Toxodon platensis* Owen no Pleistoceno do Paraná. **Iheringia, Série Geologia**, n. 5, p. 55-59, 1978.

\_\_\_\_\_. **Tratado de Paleomastozoologia**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, cap. 21, p. 389-417, 1979.

\_\_\_\_\_. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. Pt. 5, Notoungulata, Nesodontinae (Pt. 2), Toxodontinae, and Haplodontheriinae, Liptopterna, Pyrotheria, and Astrapotheria (Pt. 2). **Iheringia, Série Geologia**, n. 7, p. 5-43, 1982.

PFRETZSCHNER, H. U. Enamel microstructure and hypsodonty in large mammals. In: SMITH, P.; TCHERNOV, E. (Eds.). **Structure, function and evolution of teeth**. London/Telaviv: Freund Publishing House, p. 147-162, 1992.

\_\_\_\_\_. Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Grossägern. **Palaeontographica**, A234, p. 1-88, 1994.

PINDBORG, J. J. Aetiology of developmental enamel defects not related to fluorosis. **International Dental Journal**, v. 32, p. 123-134, 1982.

PITANA, V. G. **Estudo do gênero *Glossotherium* Owen, 1840 (Xenarthra, Tardigrada, Mylodontidae), Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 2011. f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, Brasil, 2011.

\_\_\_\_\_.; RIBEIRO, A. M. Cingulata (Mammalia/Xenarthra) da Coleção Científica de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da FZB/RS. **Paleontologia em Destaque**, v. 44, p. 5, 2003.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Estudo dos Xenarthra Cope, 1889 (Mammalia) do Neopleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. In: SALÃO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIOGRANDE DO SUL, 2004. Porto Alegre. **Resumos...** Porto Alegre, 2004, p.205-206.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Novos materiais de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. **Gaea**, v.3, n.2, p.60-67, 2007.

PITANA, V. G.; SCHERER, C. S.; RIBEIRO, A. M. Um Protheriidae (Mammalia, Litopterna) no Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2. 2005. Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro, 2005, p.205-206.

POLITIS, G. G.; GUTIÉRREZ, M. A. Gliptodontes y Cazadores-Recolectores de la Region Pampeana (Argentina). **Latin American Antiquity**, vol. 9, n. 2, pp. 111-134, 1998.

RANCY, A. Fossil mammals of the Amazon as a portrait of a Pleistocene environment. In: EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. (Eds.) **Mammals of the Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**. Chicago: University of Chicago Press, 2000. v. 3, p. 20-26.

RANGGARD, L.; NORÉN, J. G. Effect of hypocalcemic state on enamel formation in rat maxillary incisors. **Scandinavian Journal of Dental Research**, v. 102, p. 246-253, 1994.

REGUERO, M. A.; CERDEÑO, E. New Late Oligocene Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) from Salla, Bolivia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 3, p. 674-684, 2005.

\_\_\_\_\_.; CROFT, D.A.; LÓPEZ, G.J. & ALONSO, R.N. Eocene archaeohyracids (Mammalia: Notoungulata: Hegetotheria) from the Puna, northwest Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 23, p. 1-16, 2007.

\_\_\_\_\_.; PREVOSTI, F. J. Rodent-like notoungulates (Tyotheria) from Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: phylogeny and systematics. In: MADDEN, R. H.; CARLINI, A. A.; VUCETICH, M. G.; KAY, R. F. (Ed.) **The Paleontology of Grand Barranca: evolution and environmental change through the middle Cenozoic of Patagonia**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. p. 152-169.

RENSBERGER, J. M; KOENIGSWALD, W. Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. **Paleobiology**, v. 6, p. 477-495, 1980.

RIBEIRO, A. M. **Leontídeos e notohipídeos (Toxodontia, Notoungulata) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil**. 1994. 152f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

\_\_\_\_\_. **Contribuição ao conhecimento da família Leontiniidae (Mammalia, Notoungulata, Toxodontia): aspectos anatômicos e filogenéticos**. 2003. 213f. Tese (Doutorado em Ciências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.

RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; RODRIGUES, P. H.; SCHERER, C. S.; HSIU, A. Implicações paleoclimáticas e paleoambientais preliminares da paleozoologia e da palinologia do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 19. 2005. Aracaju. **Resumos...** Aracaju, 2005. CD-ROM

\_\_\_\_\_.; DREHMER, C.J.; BUCHMANN, F.S.C.; SIMÕES-LOPES, P.C. Pleistocene skull remains of *Pontoporia blainvillei* (Cetacea, Pontoporiidae) from the Coast Plain of Rio Grande do Sul State, Brazil, and the relationship of Pontoporids. **Revista Universidade Guarulhos, Geociências**, v. 3, n. 6, p. 71-77, 1998.

\_\_\_\_\_.; PITANA, V. G. Mamíferos ungulados nativos sul-americanos (Liptopterna, Notoungulata) do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. In: DA-ROSA, A. A. S. (Coord.). **Vertebrados fósseis de Santa Maria e região**. Santa Maria: Pallotti. p. 367- 382, 2009.

\_\_\_\_\_.; SCHERER, C.S.; PITANA, V.G. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: estado atual de conhecimento. In: QUATERNÁRIO DO RIO GRANDE DO SUL: INTEGRANDO CONHECIMENTOS, 2007. Canoas, **Resumos...** Canoas: ULBRA, 2007, p. 25-27.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do sul, Brasil. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Org.) **Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Gráfica Editora Pallotti, 2009, p.171-192. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia.

RISNES S. Growth tracks in dental enamel. **Journal of Human Evolution**, v. 35, p. 331–350, 1998.

RODNEY, J. D. The age related distribution of dental indicators of growth disturbance in ancient lower Nubia: an ethological model from the ethnographic record. **Journal of Human Evolution**, v. 12, p. 535–543, 1983.

RODRIGUES, P. H.; FERIGOLO, J. Roedores pleistocênicos da Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 2, p. 231-238, 2004.

\_\_\_\_\_.; PREVOSTI, F. J.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. 2004. Novos materiais de Carnívora para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 1, p. 77-86.

ROSE, J. Defective enamel histology of prehistoric teeth from Illinois. **American Journal Physical Anthropology**, v. 46, p. 439–446, 1977.

ROSE, J. Morphological variations of enamel prisms within abnormal Striae of Retzius. **Human Biology**, v. 51, n. 2, p. 139-151, 1979.

\_\_\_\_\_.; ARMELAGOS, G. J.; LALLO, J. W. Histological enamel indicator of childhood stress in prehistoric skeletal samples. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 49, n. 4 p. 511-516, 1978.

ROTH, S. Rectificaciones sobre la dentición del *Toxodon*. **Revista del Museo de La Plata**, v. 4, p. 333-354, 1895.

\_\_\_\_\_. Catálogo de los mamíferos fósiles conservados en el Museo de La Plata. Grupo Ungulata. Orden Toxodontia. **Revista del Museo de La Plata**, v. 8, p. 33-160, 1898.

\_\_\_\_\_. Los ungulados sudamericanos. **Anales del Museo de La Plata (Sección Paleontología)**, v.5, p. 1-36, 1903.

\_\_\_\_\_. La diferenciación del sistema dentario de los ungulados, Notoungulados y Primates. **Revista del Museo de La Plata**, v. 30, p. 33-160, 1927.

ROTSCHILD, B. M; TANKE, D. Paleopathology of vertebrates: insights to lifestyle and health in the geological record. **Geoscience Record**, v. 19, n. 2, p. 73-82, 1991.

\_\_\_\_\_.; MARTIN, L. D.; LEV, G.; BERCOVIER, H.; BAR-GAL, G. H; GREENBLATT, C.; DONOHUE, H.; SPIGELMAN, M.; BRITAIN, D. *Mycobacterium tuberculosis* complex DNA from an extinct bison dated 17,000 years before the present. **Clinical Infectious Diseases**, v. 33, p. 305–311, 2001.

SAINT-ANDRÉ, P. A. *Hoffstetterius imperator* n. g., n. supérieur de l'Altiplano bolivien et le statut des Dinotoxotontinés (Mammalia, Notoungulata). **Comptes Rendus du Académie des Sciences Paris**, t. 316, série II, p. 539-545, 1993.

SALLES, L. O.; CARVALHO, G. S.; WEKSLER, M.; SICURO, F. L.; ABREU, F.; CARMADILLA, A. R.; GUEDES, P. G.; AVILLA, L. S.; ABRANTES, E. A. P.; SAHATE, V.; COSTA, I. S. A. Fauna de mamíferos do Quaternário de Serra da Mesa (Goiás, Brasil). **Publicações Avulsas do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, n. 78, p. 1-15, 1999.

\_\_\_\_\_.; CARTELLE, C.; GUEDES, P. G.; BOGGIANI, P. C.; JANOO, A.; RUSSO, C. A. M. Quaternary mammals from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Boletim do Museu Nacional – Zoologia**, n. 521, p. 1-12, 2006.

SANDER, P. M. The microstructure of reptilian tooth enamel: terminology, function, and phylogeny. **Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen**, v. 38, p. 1-102, 1999.

SATO, K.; HATTORI, M. Disturbed enamel mineralization in a rat incisor model. **Advances in Dental Research**, v. 10, n. 2, p. 216-224, 1996.

SCHERER, C. S. **Estudo dos Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 177 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, Brasil, 2005.

\_\_\_\_\_.; DA-ROSA, Á. A. S. Um Equídeo Fóssil do Pleistoceno de Alegrete, RS, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, v.30, n.2, p.33-38, 2003.

\_\_\_\_\_.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. Estudo dos Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) do Pleistoceno Superior do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Ameghiniana**, v.43, n.4, p.55, 2006.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v.10, n.1, p.35-52, 2007.

SEADOR, F. A.; SILVA, D. D. Presença de *Glossotherium* e *Toxodon* para o Pleistoceno do Estado do Paraná, Brasil, e suas implicações paleoclimáticas. **Paleontologia em Destaque**, n. 62, p. 30-31, 2008.

SHEARER, T. R.; KOLSTAD, D. L.; SUTTIE, J. W. Electron probe microanalysis of fluorotic bovine teeth. **American Journal of Veterinary Research**, v. 39, p. 1393-1398, 1978.

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

SIEGEL, J. Animal Palaeopathology: Possibilities and Problems. **Journal of Archaeological Science**, v. 3, p. 349-384, 1976.

SILVA, F. M.; FILGUEIRAS, C. F. C.; BARRETO, A. M. F.; OLIVEIRA, É. V. Mamíferos do Pleistoceno Superior de Afrânio, Pernambuco, nordeste do Brasil. **Quaternary and Environmental Geosciences**, v. 2, n. 2, p. 1-11, 2010.

SILVA, J. L. L. Tafonomia em mamíferos pleistocênicos: caso da planície fluvial de Maravilha, AL. **Paleontologia em Destaque**, n. 49, p. 29, 2004.

SIMPSON, G. G. Descriptions of the oldest known south American mammals, from the Río Chico Formation. **American Museum Novitates**, n. 793, p. 1-25, 1935.

\_\_\_\_\_. The principles of classification and a new classification of mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, York, v. 85, n. 1116, p. 1-350, 1945.

\_\_\_\_\_. History of the fauna of Latin America. **American Scientist**, v. 38, n. 3, p. 361-389, 1950.

\_\_\_\_\_. **Splendid Isolation. A curious history of South American mammals**. New Haven: Yale. 266p. 1980.

SKINNER, M.; GOODMAN, A. H. Anthropological uses of developmental defects of enamel. In: SAUNDRES, S. R.; KATZENBERG, M. A. (Ed.) **Skeletal biology of past people: research methods**. New York: Wiley-Lissz. p. 153-175, 1992.

\_\_\_\_\_.; HOPWOOD, D. Hypothesis for the causes and periodicity of repetitive linear enamel hypoplasia in large, wild African (*Pan troglodytes* and *Gorilla gorilla*) and Asian (*Pongo pygmaeus*) apes. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 123, p. 216-235, 2004.

SOGGNAES, R. F. Histological evidence of developmental lesions in teeth originating from paleolithic, prehistoric, and ancient man. **American Journal of Pathology**, v. 32, p. 547-77, 1956.

SOLOUNIAS, N.; MOELLEKEN, M. C. Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape. **Journal of Mammalogy**, v. 74, n. 4, p. 1059-1071, 1993.

SOUZA-CUNHA, F. L. Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. 1- Ungulados. Rio de Janeiro, Departamento Nacional da Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia, 47 p. (Boletim 202), 1959.

\_\_\_\_\_.; MAGALHÃES, R. M. M. Cervídeos pleistocênicos de Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, 1981. **Anais**, Porto Alegre, UFRGS, p.795-803.



SOUZA-CUNHA, F. L.; BERGQVIST, L. P.; CAPILLA, R. Cetáceos fósseis e sub-recentes da Coleção de Paleovertebrados do Museu Nacional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 64, n. 3, p. 277-288, 1992.

\_\_\_\_\_.; NUNAN, G.W.A. Pleistocenic marine vertebrates (Sciaenidae and Ballaenopteridae) from the littoral of Santa Vitória do Palmar, RS, Brazil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980. **Anais**, Balneário Camboriú, SBG, 5: 3049-3054.

SUCKLING, G. W. Developmental defects of enamel – historical and present-day perspectives of their pathogenesis. **Advance of Dental Research**, v.3 , n. 2, p. 87-94, 1989.

\_\_\_\_\_.; ELLIOT, D. C.; THURLEY, D. C. The production of developmental defects of enamel in the incisor teeth of penned sheep resulting from induced parasitism. **Archives of Oral Biology**, v. 28, p. 393–399, 1983.

SUGA, S. Enamel hypomineralization viewed from the pattern of progressive mineralization of human and monkey developing enamel. **Advance of Dental Research**, v. 3, n. 2, p. 188-198, 1989.

TONNI, E. P.; ALBERDI, M. T.; PRADO, J. L.; BARGO, M. S.; CIONE, A. L. Changes on mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 95, p. 179-194, 1992.

\_\_\_\_\_.; OLIVEIRA, É. V.; RINDERKNECHT, A.; PEREIRA, J. The hystricognath rodent *Microcavia* in the Late Pleistocene of Brazil (Rio Grande do Sul, South America) (Mammalia: Caviidae). Biogeographic and paleoenvironmental implications. **Neues Jahrbuch für Geologie un Paläontologie – Abhandlungen**, v. 247, n. 1, p. 15-21, 2008.

VILLWOCK, J. A., TOMAZELLI, L. J. Geologia Costeira do RS. **Notas Técnicas**, Publicação CECO-UFRGS, Porto Alegre, n.8, p.1-45, 1995.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; LOSS, E. L.; DEHNHARDT, B. A. Geology of the Rio Grande do Sul Coastal Province. *In*: RABASSA, J. (Ed.) **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. Rotterdam: A. A. Balkema Publishers, v. 4, p. 79-97, 1986.

WALTON, R. E.; EISENMANN, D. E. Ultrastructural examination of various stages of amelogenesis in the rat following parenteral fluoride administration. **Archives of Oral Biology**, v. 19, p. 71–182, 1974.

WEBB, S. D.; PERRIGO, S. C. Late Cenozoic Vertebrates from Honduras and El Salvador **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, n. 2, pp. 237-254, 1984.

WESOLOWSKI, V.; SANTOS, Z. dos. Hipoplasia linear de esmalte na amostra dentária Tupi-Guarani do Sítio de Iriiri. In: ARAÚJO, A. J. G. de; FERREIRA, L. F. (Ed.) **Paleopatologia e Paleoepidemiologia. Estudos Multidisciplinares**. Rio de Janeiro: ENSP/Fiocruz. p. 159-168, 1992.

WHITE, T. D. Early hominid enamel hypoplasia. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 49, n.1, p. 79-84, 1978.

WILSON, M. C. Bison dentitions from the Henry Smith site, Montana: evidence for seasonality and paleoenvironments at an Avonlea bison kill. In: DAVIS, L. B. (Ed.). **Avonlea Yesterday and Today: Archaeology and Prehistory**. Lincoln: Plains Anthropological Society, 1988, p. 203-225.

WITZEL, C.; KIERDORF, U.; DOBNEY, K.; ERVYNCK, A.; VANPOUCKE, S.; KIERDORF, H. Reconstructing impairment of secretory ameloblast function in porcine teeth by analysis of morphological alterations in dental enamel. **Journal of Anatomy**, v. 209, p. 93-110, 2006.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; SCHULTZ, M.; KIERDORF, H. Insights from the inside: histological analysis of abnormal enamel microstructure associated with hypoplastic enamel defects in human teeth. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 136, p. 400-414, 2008.

WÖLTGENS, J. H. M.; LYARUU, D. M.; BRONCKERS, A. L. J. J.; BERVOETS, T. J. M.; VAN DUIN, M. Biomineralization during early stages of the developing tooth in vitro with special reference to secretory stage of amelogenesis. **International Journal of Development Biology**, v. 39, p. 203-212, 1995.

WRIGHT, L. E. Stresses of conquest: a study of Wilson bands and enamel hypoplasias in the Maya of Lamanai. Belize. **American Journal of Human Biology**, v. 2, p. 25-35, 1990.

## ANEXO 1

**TABELA 1.** Dados sobre os 430 espécimes de *Toxodon* pertencentes à Coleção do MCN/FZBRS. **1**, HE tipo 1; **2**, HE tipo 2; **3**, HE tipo 3; **4**, HE tipo 4; **5**, HE tipo 5; **6**, HE tipo 6; **7**, sem sinais evidentes de HE; -, tipo de dente não determinado; \*, espécime não utilizado nos cálculos percentuais.

| Espécime MCN-PV | Tipo de dente     | Tipo de hipoplasia | Espécime MCN-PV | Tipo de dente     | Tipo de hipoplasia | Espécime MCN-PV | Tipo de dente     | Tipo de hipoplasia |
|-----------------|-------------------|--------------------|-----------------|-------------------|--------------------|-----------------|-------------------|--------------------|
| 2               | I <sup>2</sup>    | 5                  | 3027            | M <sub>1/2?</sub> | 2                  | 8685            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 305             | I <sub>3</sub>    | *                  | 3028            | I <sub>3</sub>    | 2, 4, 5            | 8686            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 4, 5         |
| 416             | I <sup>2</sup>    | 5                  | 3050            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               | 8687            | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5            |
| 418             | I <sup>2</sup>    | 7                  | 3052            | I <sup>2</sup>    | *                  | 8689            | P <sup>4</sup>    | *                  |
| 459             | -                 | *                  | 3273            | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5            | 8690            | P <sup>4</sup>    | *                  |
| 466             | P <sup>4</sup>    | 2,5                | 3366            | I <sub>1</sub>    | 4, 5               | 8691            | DP <sub>2</sub>   | *                  |
| 467             | I <sup>2</sup>    | 1, 4, 5            | 3369            | I <sup>2</sup>    | 1, 5               | 8692            | M <sub>1-2?</sub> | *                  |
| 468             | I <sub>1</sub>    | *                  | 3370            | I <sub>1</sub>    | *                  | 8693            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               |
| 470             | I <sup>2</sup>    | *                  | 3371            | -                 | *                  | 8695            | I <sub>1</sub>    | 2, 4, 5            |
| 471             | -                 | *                  | 3372            | I <sup>2</sup>    | 2, 3, 5            | 8697            | I <sup>2</sup>    | 1, 6               |
| 472             | I <sup>2</sup>    | 4, 5               | 3564            | P <sup>4</sup>    | 1, 4, 5            | 8698            | P <sub>3</sub>    | 1, 2, 5            |
| 473             | I <sub>2</sub>    | 1, 4               | 3565            | M <sub>3</sub>    | 2, 5               | 9724            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 477             | M <sub>1-2?</sub> | *                  | 3566            | M <sub>1-2?</sub> | 1, 5               | 9725            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 480             | M <sub>1/2?</sub> | 2, 5               | 3567            | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5            | 9726            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 494             | -                 | *                  | 3568            | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 3, 4, 5      | 9727            | P <sub>3</sub>    | *                  |
| 782             | I <sup>2</sup>    | 2, 4, 5            | 3569            | M <sup>1-2?</sup> | *                  | 9728            | P <sub>4</sub>    | 1, 2, 5            |
| 821             | -                 | *                  | 3570            | P <sup>3</sup>    | *                  | 9729            | P <sub>4</sub>    | 1, 2, 5            |
| 823             | -                 | *                  | 3571            | P <sup>4</sup>    | 1, 2, 4, 5         | 9730            | P <sub>4</sub>    | 1, 5               |
| 1171            | M <sup>1-2?</sup> | 2, 5               | 3595            | P <sup>3</sup>    | 1, 4               | 9731            | P <sub>4</sub>    | 1, 2, 5            |
| 1172            | M <sub>3</sub>    | 2, 3, 5            | 3596            | I <sup>1</sup>    | *                  | 9732            | P <sub>3</sub>    | 1, 2, 5            |
| 1173            | M <sub>1/2?</sub> | 2, 3, 4, 5         | 3597            | I <sub>2</sub>    | 2, 4               | 9733            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 1174            | DP <sub>4</sub>   | 1, 4               | 3598            | P <sub>3</sub>    | 1, 2               | 9734            | P <sub>4</sub>    | 2, 3, 4, 5         |
| 1175            | P <sup>4</sup>    | 7                  | 3612            | I <sup>2</sup>    | *                  | 9735            | P <sub>4</sub>    | 1, 2               |
| 1177            | P <sub>3</sub>    | *                  | 3697            | I <sub>3</sub>    | *                  | 9736            | P <sub>3</sub>    | 5                  |
| 1178            | -                 | *                  | 4834            | I <sub>2</sub>    | *                  | 9735            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 5            |
| 1179            | -                 | *                  | 7085            | I <sub>3</sub>    | 1, 2, 4, 5         | 9737            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 1180            | -                 | *                  | 7086            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 5            | 9738            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 1187            | M <sup>3</sup>    | 1, 2               | 7093            | DP <sub>2</sub>   | *                  | 9739            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 1428            | M <sub>1/2?</sub> | 2, 5               | 7356            | I <sup>2</sup>    | *                  | 9740            | P <sub>4</sub>    | 2, 4, 5            |
| 1429            | M <sub>3</sub>    | 2, 5               | 7397            | M <sub>3</sub>    | 3, 4, 5            | 9741            | P <sub>3</sub>    | *                  |
| 1434            | I <sup>2</sup>    | 5                  | 7404            | M <sub>3</sub>    | 2, 3, 5            | 9742            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 1528            | M <sup>1-2?</sup> | 2                  | 7405            | P <sup>4</sup>    | 1, 2, 4, 5         | 9743            | P <sub>3</sub>    | 1, 5               |
| 1529            | I <sup>1</sup>    | *                  | 8125            | P <sub>3</sub>    | 1, 2, 5            | 9744            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 1530            | I <sub>1</sub>    | *                  | 8275            | I <sub>1</sub>    | *                  | 9745            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 1970            | M <sup>3</sup>    | 7                  | 8344            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               | 9746            | P <sub>3</sub>    | *                  |
| 2076            | P <sup>3</sup>    | *                  | 8345            | M <sub>2?</sub>   | 2, 5               | 9747            | P <sub>4</sub>    | 1, 2, 5            |
| 2191            | P <sup>4</sup>    | 1, 2, 4, 5         | 8346            | M <sub>1-2?</sub> | *                  | 9748            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 2192            | I <sub>3</sub>    | *                  | 8347            | M <sub>1-2?</sub> | 1, 5               | 9749            | P <sub>4</sub>    | 1                  |
| 2206            | M <sub>3</sub>    | 1, 2, 5            | 8348            | M <sub>3</sub>    | 1, 2, 5            | 9750            | P <sub>4</sub>    | 2, 5               |
| 2390            | I <sup>1</sup>    | 2, 3, 4, 5         | 8384            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 4, 5            | 9751            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 2396            | P <sub>3</sub>    | *                  | 8385            | M <sub>1-2?</sub> | 4, 5               | 9752            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 2397            | M <sub>1-2?</sub> | *                  | 8386            | -                 | *                  | 9753            | P <sub>3</sub>    | *                  |
| 2445            | I <sup>2</sup>    | 7                  | 8511            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 5            | 9754            | P <sub>4</sub>    | *                  |
| 2455            | M <sup>1</sup>    | *                  | 8512            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 4, 5         | 9755            | P <sub>3</sub>    | 2, 5               |
| 2468            | -                 | *                  | 8513            | P <sub>3</sub>    | 2                  | 9756            | P <sub>3</sub>    | *                  |
| 2475            | -                 | *                  | 8514            | M <sub>1-2?</sub> | *                  | 9758            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               |
| 2483            | -                 | *                  | 8648            | P <sub>3</sub>    | *                  | 9759            | M <sub>3</sub>    | 2, 3, 4, 5, 6      |
| 2486            | -                 | *                  | 8675            | M <sub>3</sub>    | *                  | 9760            | M <sub>1-2?</sub> | *                  |
| 2505            | -                 | *                  | 8676            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               | 9761            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 4, 5         |
| 2520            | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5            | 8678            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               | 9762            | I <sup>2</sup>    | *                  |
| 2541            | -                 | *                  | 8679            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 5            | 9763            | M <sub>3</sub>    | 1, 2, 3, 4, 5      |
| 2576            | -                 | *                  | 8680            | M <sup>1-2?</sup> | 1, 2, 5            | 9764            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               |
| 2588            | P <sup>3</sup>    | 1, 2, 4, 5         | 8681            | M <sub>1-2</sub>  | 2, 3, 5            | 9765            | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5               |
| 2873            | M <sup>1-2?</sup> | 2, 5               | 8682            | M <sub>1-2</sub>  | 2, 5               | 9766            | I <sup>2</sup>    | *                  |
| 2930            | -                 | *                  | 8683            | M <sub>1-2</sub>  | *                  | 9767            | M <sup>1-2?</sup> | 1, 2, 4, 5         |

|      |                |               |      |                   |            |      |                   |            |
|------|----------------|---------------|------|-------------------|------------|------|-------------------|------------|
| 9768 | P <sup>4</sup> | 1, 2, 5       | 9841 | I <sub>1</sub>    | *          | 9907 | I <sup>1</sup>    | 1, 4       |
| 9770 | P <sup>4</sup> | 1, 2, 5       | 9842 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    | 9908 | I <sup>2</sup>    | 7          |
| 9771 | P <sup>3</sup> | 1, 2, 4, 5    | 9843 | I <sup>1</sup>    | 1, 2, 4, 5 | 9909 | I <sub>1</sub>    | 2, 4, 5    |
| 9772 | M <sup>1</sup> | 1, 2, 4       | 9844 | I <sub>1</sub>    | *          | 9910 | I <sup>1</sup>    | *          |
| 9773 | P <sup>4</sup> | 1, 2, 4, 5, 6 | 9845 | I <sub>1</sub>    | 2, 3, 4, 5 | 9911 | I <sub>3</sub>    | *          |
| 9774 | P <sup>4</sup> | 2             | 9846 | I <sub>1</sub>    | 1, 2, 5    | 9912 | P <sup>4</sup>    | 1, 2, 4    |
| 9775 | P <sup>3</sup> | 2, 4, 5       | 9847 | I <sub>1</sub>    | 1, 4, 5    | 9913 | I <sub>3</sub>    | 2, 3, 4, 5 |
| 9777 | M <sup>3</sup> | 2, 5          | 9848 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    | 9914 | I <sub>3</sub>    | 2, 3, 4, 5 |
| 9778 | M <sub>3</sub> | 1, 2, 3, 4, 5 | 9849 | I <sub>1</sub>    | *          | 9915 | I <sub>3</sub>    | *          |
| 9779 | M <sub>3</sub> | 2, 5          | 9850 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    | 9916 | P <sup>3</sup>    | 2, 5       |
| 9780 | M <sub>3</sub> | *             | 9851 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 5    | 9917 | I <sub>1</sub>    | *          |
| 9781 | M <sub>3</sub> | *             | 9852 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 9919 | P <sup>3</sup>    | 1, 5       |
| 9782 | M <sub>3</sub> | 2, 3, 5       | 9853 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 9922 | M <sub>1-2?</sub> | *          |
| 9783 | I <sup>2</sup> | *             | 9854 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5    | 9923 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 4, 5 |
| 9784 | I <sup>2</sup> | 1, 4, 5       | 9855 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 4, 5 | 9924 | I <sup>2</sup>    | *          |
| 9785 | P <sup>4</sup> | 2             | 9856 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5    | 9925 | M <sub>1-2?</sub> | *          |
| 9786 | I <sub>1</sub> | 2, 5          | 9857 | M <sub>1-2?</sub> | *          | 9926 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5    |
| 9787 | I <sub>1</sub> | 1, 2, 5       | 9859 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 4, 5 | 9927 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 5       |
| 9788 | I <sup>2</sup> | 1, 4, 5       | 9860 | P <sub>4</sub>    | *          | 9928 | M <sub>1-2?</sub> | *          |
| 9790 | M <sup>1</sup> | 1, 2, 4       | 9861 | M <sub>1-2?</sub> | *          | 9929 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 5       |
| 9792 | P <sup>3</sup> | 1, 2, 4, 5    | 9862 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 9930 | M <sub>1-2?</sub> | *          |
| 9794 | P <sup>3</sup> | *             | 9863 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 9931 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2       |
| 9795 | P <sup>3</sup> | *             | 9864 | M <sub>1-2?</sub> | *          | 9933 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       |
| 9796 | I <sub>1</sub> | 2, 3, 4, 5    | 9865 | I <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 4, 5 | 9934 | P <sup>4</sup>    | *          |
| 9797 | I <sup>1</sup> | *             | 9866 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 9935 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       |
| 9798 | I <sup>2</sup> | 5             | 9867 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 4, 5 | 9936 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       |
| 9799 | I <sup>1</sup> | 1, 4, 5       | 9868 | I <sup>1</sup>    | *          | 9938 | P <sub>3</sub>    | 5          |
| 9800 | I <sup>1</sup> | *             | 9869 | I <sup>1</sup>    | 1, 2, 4, 5 | 9939 | P <sub>3</sub>    | 1, 2, 5, 6 |
| 9801 | I <sup>1</sup> | *             | 9870 | I <sub>3</sub>    | 2, 4, 5    | 9940 | P <sub>3</sub>    | 2, 5       |
| 9802 | I <sup>1</sup> | *             | 9871 | I <sup>2</sup>    | 4          | 9941 | P <sub>3</sub>    | *          |
| 9803 | I <sup>2</sup> | *             | 9872 | I <sup>2</sup>    | *          | 9942 | P <sub>3</sub>    | 2, 3, 4, 5 |
| 9804 | I <sup>2</sup> | *             | 9873 | I <sup>2</sup>    | 2, 4, 5    | 9943 | P <sub>3</sub>    | 2, 5       |
| 9805 | I <sub>2</sub> | 2, 5          | 9874 | I <sup>2</sup>    | 1, 2, 5    | 9944 | P <sub>3</sub>    | *          |
| 9806 | I <sub>2</sub> | 1, 2, 4, 5    | 9875 | I <sup>2</sup>    | 1, 4, 5    | 9945 | P <sub>3</sub>    | 1          |
| 9807 | I <sub>2</sub> | 1, 2, 4, 5    | 9876 | I <sup>2</sup>    | *          | 9946 | P <sub>3</sub>    | *          |
| 9808 | I <sub>2</sub> | 2, 4, 5       | 9877 | I <sub>3</sub>    | *          | 9947 | P <sub>3</sub>    | *          |
| 9809 | I <sub>2</sub> | *             | 9878 | I <sub>3</sub>    | 2, 3, 4, 5 | 9948 | M <sub>3</sub>    | 1, 2, 5    |
| 9810 | I <sub>2</sub> | *             | 9879 | I <sub>3</sub>    | 3, 5       | 9949 | P <sup>4</sup>    | 1, 2, 4, 5 |
| 9811 | I <sub>1</sub> | 2, 5          | 9880 | I <sub>1</sub>    | *          | 9950 | M <sup>1</sup>    | 2, 5       |
| 9814 | -              | *             | 9881 | I <sub>3</sub>    | *          | 9951 | DP <sub>2</sub>   | *          |
| 9815 | -              | *             | 9882 | I <sub>3</sub>    | *          | 9952 | DP <sub>2</sub>   | 1, 2, 5    |
| 9816 | I <sub>1</sub> | *             | 9883 | I <sub>1</sub>    | 2, 4, 5    | 9953 | M <sup>3</sup>    | 1          |
| 9817 | I <sup>1</sup> | *             | 9884 | I <sub>1</sub>    | *          | 9954 | P <sup>3</sup>    | 1, 2, 5    |
| 9818 | I <sub>1</sub> | *             | 9885 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    | 9955 | P <sup>4</sup>    | *          |
| 9819 | I <sub>1</sub> | *             | 9886 | I <sub>1</sub>    | 1, 2, 4, 5 | 9956 | M <sup>3</sup>    | 2, 4, 5    |
| 9820 | I <sub>2</sub> | *             | 9887 | I <sub>1</sub>    | *          | 9957 | M <sup>3</sup>    | 2, 4       |
| 9821 | I <sup>1</sup> | *             | 9888 | I <sub>1</sub>    | 2, 4       | 9958 | P <sup>3</sup>    | 1, 5       |
| 9822 | -              | *             | 9889 | I <sub>1</sub>    | 2, 3, 4, 5 | 9959 | P <sub>4</sub>    | 1          |
| 9823 | I <sup>2</sup> | 4, 5          | 9890 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    | 9961 | M <sub>1-2?</sub> | 2          |
| 9824 | I <sup>2</sup> | *             | 9891 | I <sub>1</sub>    | *          | 9962 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       |
| 9825 | I <sup>2</sup> | 4, 5          | 9892 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    | 9963 | M <sub>1-2?</sub> | *          |
| 9826 | I <sup>1</sup> | 1, 4, 5       | 9893 | I <sub>1</sub>    | 2, 4, 5    | 9964 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 3, 5 |
| 9827 | I <sup>2</sup> | *             | 9894 | I <sub>3</sub>    | 2, 3, 5    | 9965 | M <sub>1-2?</sub> | *          |
| 9828 | I <sub>1</sub> | 1, 4          | 9895 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 3, 5 | 9966 | DP <sub>4</sub>   | 2, 5       |
| 9829 | I <sub>1</sub> | 1             | 9896 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5    | 9967 | DP <sub>4</sub>   | 1          |
| 9830 | I <sub>1</sub> | 2, 4          | 9897 | I <sub>1</sub>    | 1, 2, 4, 5 | 9968 | DP <sub>4</sub>   | *          |
| 9831 | I <sub>2</sub> | *             | 9898 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 9969 | DP <sub>4</sub>   | 1          |
| 9833 | I <sub>1</sub> | *             | 9899 | I <sub>1</sub>    | 1, 2, 4, 5 | 9970 | DP <sub>4</sub>   | 2, 5       |
| 9834 | I <sub>1</sub> | *             | 9900 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 5, 6 | 9971 | I <sub>1</sub>    | *          |
| 9835 | I <sub>2</sub> | 1, 2, 5       | 9901 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 9972 | I <sub>3</sub>    | *          |
| 9837 | I <sub>1</sub> | 2, 4, 5       | 9902 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 5    | 9973 | I <sub>3</sub>    | 4, 5       |
| 9838 | I <sub>2</sub> | 2, 4, 5       | 9904 | I <sup>2</sup>    | *          | 9974 | I <sup>2</sup>    | 1, 5       |
| 9839 | I <sub>1</sub> | 1, 4, 5       | 9905 | I <sup>2</sup>    | *          | 9975 | I <sup>2</sup>    | *          |
| 9840 | I <sub>1</sub> | *             | 9906 | I <sub>3</sub>    | *          | 9976 | I <sub>3</sub>    | *          |

|       |                   |            |       |                   |               |       |                   |            |
|-------|-------------------|------------|-------|-------------------|---------------|-------|-------------------|------------|
| 9977  | I <sup>2</sup>    | *          | 30007 | I <sup>2</sup>    | *             | 30056 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       |
| 9978  | I <sup>2</sup>    | *          | 30008 | P <sup>4</sup>    | 2, 5          | 30057 | I <sup>2</sup>    | *          |
| 9979  | P <sub>3</sub>    | *          | 30009 | P <sup>2</sup>    | *             | 30058 | I <sub>1</sub>    | 1, 4, 5    |
| 9980  | P <sub>3</sub>    | 2, 4, 5    | 30010 | I <sup>2</sup>    | 1, 4, 5       | 30059 | I <sub>1</sub>    | 4, 5       |
| 9981  | P <sub>3</sub>    | 1, 2       | 30011 | I <sup>2</sup>    | 1, 4, 5       | 30060 | I <sub>1</sub>    | 5          |
| 9982  | P <sub>3</sub>    | *          | 30012 | P <sup>4</sup>    | 7             | 30061 | I <sub>1</sub>    | 2, 5       |
| 9983  | P <sub>3</sub>    | 1, 5       | 30013 | P <sup>1</sup>    | *             | 30062 | I <sub>2</sub>    | 1, 2, 4, 5 |
| 9984  | P <sub>3</sub>    | *          | 30014 | P <sup>2</sup>    | 2             | 30063 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    |
| 9985  | DP <sub>3</sub>   | *          | 30015 | P <sup>2</sup>    | 1, 2          | 30064 | I <sub>2</sub>    | 2, 4, 5    |
| 9986  | P <sub>3</sub>    | 1, 5       | 30016 | P <sup>2</sup>    | 2             | 30065 | I <sub>1</sub>    | 1, 3, 4    |
| 9987  | P <sub>3</sub>    | 1, 2, 4, 5 | 30017 | P <sub>3</sub>    | 2, 5          | 30066 | I <sub>2</sub>    | 2, 5       |
| 9988  | P <sub>3</sub>    | 1, 3, 4, 5 | 30018 | DP <sub>3</sub>   | 1, 2          | 30067 | P <sub>3</sub>    | *          |
| 9989  | P <sub>3</sub>    | *          | 30019 | DP <sub>3</sub>   | 5             | 30068 | P <sub>3</sub>    | 1, 5       |
| 9990  | P <sub>3</sub>    | 2          | 30020 | DP <sub>3</sub>   | *             | 30076 | M <sub>1-2?</sub> | 1, 2, 5    |
| 9991  | P <sub>3</sub>    | *          | 30021 | DP <sub>3</sub>   | *             | 30077 | M <sup>3</sup>    | 7          |
| 9992  | P <sub>3</sub>    | *          | 30022 | DP <sub>3</sub>   | 5             | 30078 | I <sup>2</sup>    | *          |
| 9994  | P <sub>3</sub>    | 5          | 30023 | DP <sub>3</sub>   | 1, 2, 5       | 30079 | P <sub>3</sub>    | 2, 3, 4, 5 |
| 9995  | P <sub>3</sub>    | 1, 2, 5    | 30026 | P <sup>4</sup>    | 1, 2          | 30080 | I <sup>1</sup>    | 1, 4, 5    |
| 9996  | P <sub>3</sub>    | 1, 5       | 30027 | M <sub>3</sub>    | 1, 2, 3, 4, 5 | 30081 | I <sub>2</sub>    | 2, 3, 4, 5 |
| 9997  | P <sub>3</sub>    | *          | 30028 | M <sub>3</sub>    | 2, 5          | 30082 | P <sub>3</sub>    | *          |
| 9998  | P <sub>3</sub>    | *          | 30029 | M <sub>3</sub>    | 1, 5          | 30104 | M <sub>1-2?</sub> | *          |
| 9999  | P <sub>3</sub>    | *          | 30030 | DP <sub>2</sub>   | *             | 30106 | M <sub>3</sub>    | 2, 3, 4, 5 |
| 30003 | P <sub>2</sub>    | *          | 30031 | DP <sub>2</sub>   | *             |       |                   |            |
| 30004 | M <sub>1-2?</sub> | *          | 30034 | DP <sub>2</sub>   | *             |       |                   |            |
| 30005 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 3, 4, 5 | 30035 | -                 | *             |       |                   |            |
| 30006 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5       | 30055 | M <sub>1-2?</sub> | 2, 5          |       |                   |            |

**TABELA 2.** Dados sobre os 72 espécimes de *Toxodon* pertencentes à Coleção da Universidade Federal de Rio Grande. 1, HE tipo 1; 2, HE tipo 2; 3, HE tipo 3; 4, HE tipo 4; 5, HE tipo 5; 6, HE tipo 6; 7, sem sinais evidentes de HE.

| Espécime | Tipo de dente    | Tipo de hipoplasia | Espécime | Tipo de dente    | Tipo de hipoplasia | Espécime | Tipo de dente  | Tipo de hipoplasia |
|----------|------------------|--------------------|----------|------------------|--------------------|----------|----------------|--------------------|
| E0011    | M <sub>1/2</sub> | 1, 2, 3, 5         | E0075    | M <sub>1/2</sub> | 1, 2, 5            | MOT0014  | I <sub>1</sub> | 2, 4, 5            |
| E0013    | M <sub>1/2</sub> | 2, 5               | E0076    | DP <sub>3</sub>  | 2, 4, 5, 6         | MOT0016  | I <sub>2</sub> | 1, 2, 4, 5         |
| E0014    | M <sub>1/2</sub> | 2, 3, 4, 5         | E0101    | M <sub>3</sub>   | 1, 2, 3, 5         | MOT0019  | P <sup>3</sup> | 2, 4, 5            |
| E0015    | I <sub>2</sub>   | 2, 4, 5            | E0102    | M <sub>1/2</sub> | 1, 2, 3, 5         | MOT0020  | I <sup>1</sup> | 1, 2, 5            |
| E0016    | P <sup>4</sup>   | 1, 2, 4, 5         | E0103    | M <sub>1/2</sub> | 1, 2, 5            | MOT0029  | I <sub>1</sub> | 1, 4, 5            |
| E0017    | I <sub>3</sub>   | 2, 4, 5            | E0104    | I <sup>2</sup>   | 1, 5               | MOT0033  | P <sub>4</sub> | 2, 5               |
| E0019    | M <sub>1/2</sub> | 2, 5               | E0105    | I <sup>2</sup>   | 1, 4, 5            | MOT0037  | P <sub>4</sub> | 2, 5               |
| E0027    | P <sup>4</sup>   | 2, 5               | E0106    | I <sup>2</sup>   | 1, 4, 5            | MOT0043  | P <sub>4</sub> | 1, 2, 5            |
| E0028    | I <sub>1</sub>   | 1, 5               | E0107    | I <sub>2</sub>   | 1, 2, 3, 4, 5      | MOT0044  | M <sup>1</sup> | 1, 2               |
| E0029    | I <sup>2</sup>   | 1                  | E0108    | I <sub>2</sub>   | 2, 5               | MOT0046  | P <sub>3</sub> | 2, 4, 5            |
| E0030    | I <sub>1</sub>   | 1, 2, 4, 5         | E0109    | I <sub>2</sub>   | 1, 2, 5            |          |                |                    |
| E0032    | I <sup>2</sup>   | 7                  | E0110    | I <sub>2</sub>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0034    | M <sub>1/2</sub> | 1, 5               | E0111    | I <sub>1</sub>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0036    | M <sub>1/2</sub> | 2                  | E0112    | P <sup>4</sup>   | 1, 2, 4, 5         |          |                |                    |
| E0041    | P <sup>4</sup>   | 2, 5               | E0113    | M <sup>3</sup>   | 1, 2, 4, 5         |          |                |                    |
| E0044    | M <sub>1/2</sub> | 2, 3, 5            | E0114    | P <sub>4</sub>   | 1, 5               |          |                |                    |
| E0045    | M <sup>3</sup>   | 2, 4, 5            | E0115    | P <sub>4</sub>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0047    |                  | 7                  | E0116    | P <sub>3</sub>   | 1, 5               |          |                |                    |
| E0053    | I <sub>2</sub>   | 2, 3, 4, 5         | E0117    | P <sub>4</sub>   | 5                  |          |                |                    |
| E0054    | M <sub>1/2</sub> | 2, 3, 4, 5         | E0118    | P <sub>4</sub>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0057    | M <sub>1/2</sub> | 2, 3, 4, 5         | E0119    | P <sub>3</sub>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0059    | M <sub>3</sub>   | 2, 4, 5            | E0120    | P <sub>3</sub>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0061    | M <sub>1/2</sub> | 2, 5               | E0121    | P <sub>4</sub>   | 2                  |          |                |                    |
| E0062    | M <sub>1/2</sub> | 2, 5               | E0122    | P <sub>3</sub>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0063    | M <sub>3</sub>   | 1, 2, 3, 4, 5      | E0123    | P <sup>4</sup>   | 2, 5               |          |                |                    |
| E0065    | M <sub>1/2</sub> | 2, 3, 5            | MOT0003  | M <sup>2</sup>   | 1, 2, 4, 5         |          |                |                    |
| E0070    | I <sub>2</sub>   | 2, 3, 4, 5         | MOT0004  | I <sub>1</sub>   | 1, 2, 4, 5         |          |                |                    |
| E0071    | M <sub>1/2</sub> | 2, 3               | MOT0006  | M <sup>2</sup>   | 1, 2, 5            |          |                |                    |
| E0072    | M <sub>3</sub>   | 1, 2, 3, 4, 5      | MOT0009  | P <sup>4</sup>   | 2, 4, 5            |          |                |                    |
| E0074    | M <sub>1/2</sub> | 2, 5               | MOT0013  | M <sup>3</sup>   | 2, 5               |          |                |                    |

**TABELA 3.** Distribuição das hipoplasias de esmalte nos diferentes tipos de dente. N, número de espécimes observados.

| Tipo de dente     | N  | TIPO<br>1 (%) | N  | TIPO<br>2 (%) | N  | TIPO<br>3 (%) | N  | TIPO<br>4 (%) | N  | TIPO<br>5 (%) | N  | TIPO<br>6 (%) | N  | AUSENTE<br>(%) | N |
|-------------------|----|---------------|----|---------------|----|---------------|----|---------------|----|---------------|----|---------------|----|----------------|---|
| <b>INFERIORES</b> |    |               |    |               |    |               |    |               |    |               |    |               |    |                |   |
| I <sub>1</sub>    | 35 | 46            | 16 | 60            | 21 | 11            | 4  | 69            | 4  | 74            | 26 | -             | 0  | -              | 0 |
| I <sub>2</sub>    | 29 | 31            | 9  | 97            | 28 | 17            | 5  | 76            | 22 | 90            | 26 | -             | 0  | -              | 0 |
| I <sub>3</sub>    | 9  | 11            | 1  | 78            | 7  | 44            | 4  | 78            | 7  | 100           | 9  | -             | 0  | -              | 0 |
| P <sub>3</sub>    | 32 | 50            | 16 | 66            | 21 | 9             | 3  | 19            | 6  | 84            | 27 | 6             | 2  | -              | 0 |
| P <sub>4</sub>    | 26 | 38            | 10 | 81            | 21 | 4             | 1  | 8             | 2  | 85            | 22 | -             | 0  | -              | 0 |
| M <sub>1-2?</sub> | 81 | 28            | 23 | 93            | 75 | 33            | 27 | 19            | 15 | 94            | 76 | -             | 0  | -              | 0 |
| M <sub>3</sub>    | 21 | 48            | 10 | 90            | 19 | 57            | 12 | 43            | 9  | 100           | 21 | 5             | 1  | -              | 0 |
| <b>SUPERIORES</b> |    |               |    |               |    |               |    |               |    |               |    |               |    |                |   |
| I <sup>1</sup>    | 8  | 100           | 8  | 50            | 4  | 13            | 1  | 88            | 7  | 88            | 7  | -             | 0  | -              | 0 |
| I <sup>2</sup>    | 29 | 48            | 14 | 14            | 4  | 3             | 1  | 45            | 13 | 72            | 21 | 3             | 1  | -              | 0 |
| P <sup>2</sup>    | 3  | 33            | 1  | 100           | 3  | -             | 0  | -             | 0  | -             | 0  | -             | 0  | -              | 0 |
| P <sup>3</sup>    | 10 | 70            | 7  | 70            | 7  | -             | 0  | 60            | 6  | 90            | 9  | -             | 0  | -              | 0 |
| P <sup>4</sup>    | 21 | 52            | 11 | 86            | 18 | -             | 0  | 43            | 9  | 76            | 16 | 5             | 11 | 10             | 2 |
| M <sup>1-2?</sup> | 11 | 64            | 7  | 100           | 11 | -             | 0  | 34            | 4  | 64            | 7  | -             | 0  | -              | 0 |
| M <sup>3</sup>    | 10 | 30            | 3  | 70            | 7  | -             | 0  | 40            | 4  | 50            | 5  | -             | 0  | -              | 0 |

**TABELA 4.** Dados sobre os 127 espécimes de *Toxodon* pertencentes à Coleção do Museu de Ciências Naturales de La Plata. **1**, HE tipo 1; **2**, HE tipo 2; **3**, HE tipo 3; **4**, HE tipo 4; **5**, HE tipo 5; **7**, sem sinais evidentes de HE; -, tipo de dente não determinado; \*, espécime não utilizado nos cálculos percentuais.

| Nº Coleção MLP | Tipo de dente  | Tipo de hipoplasia | Nº Coleção MLP | Tipo de dente   | Tipo de hipoplasia |
|----------------|----------------|--------------------|----------------|-----------------|--------------------|
| PL 13          | -              | 1                  | 121351         | I <sup>1</sup>  | 1                  |
| PL 26 1322     | -              | 1, 5               | 121353         | -               | 1                  |
| PL 1298        | M <sub>2</sub> | 1, 2, 5            | 121355         | M <sup>2</sup>  | 5                  |
| PL 121246      | M <sup>2</sup> | 1, 5               | 121356         | Molar           | 5                  |
| P 121250       | M <sub>3</sub> | 1, 5               | 121358         | Molar           | 1                  |
| 12111          | M <sup>3</sup> | 7                  | 121359         | Molar           | 5                  |
| 12123          | I <sub>2</sub> | 1                  | 121363         | DP <sup>4</sup> | 1, 2               |
| 12128          | I <sub>2</sub> | *                  | 121364         | Molar           | 1                  |
| 12131          | I <sub>2</sub> | *                  | 121405         | P <sub>2</sub>  | 7                  |
| 12148          | M <sup>3</sup> | 7                  | 121487         | M <sup>3</sup>  | 7                  |
| 12149          | M <sup>3</sup> | 7                  | 121798         | I <sub>3</sub>  | 3, 4               |
| 12 226         | -              | 1, 5               | 121854         | Molar           | 1                  |
| 12343          | -              | *                  | 121917         | M <sup>2</sup>  | *                  |
| 12349          | -              | *                  | 122537         | I <sup>2</sup>  | 1                  |
| 12566          | Molar          | 1, 5               | 122562         | -               | 1                  |
| 12581          | -              | 5                  | 122573         | I <sup>2</sup>  | 1                  |
| 13185          | Molar          | 5                  | 122579         | I <sup>2</sup>  | 1                  |
| 121154a        | I <sub>1</sub> | 4                  | 122580         | I <sup>2</sup>  | 1                  |
| 121154b        | I <sub>2</sub> | 4                  | 122582         | I <sup>2</sup>  | 1                  |
| 121210         | I <sub>2</sub> | *                  | 122583         | I <sup>2</sup>  | 1                  |
| 121213         | I <sub>2</sub> | 5                  | 122588         | I <sup>2</sup>  | 1                  |
| 121216         | I <sub>2</sub> | *                  | 122624         | -               | *                  |
| 121224         | I <sup>1</sup> | 1, 4               | 122625         | -               | 1, 2               |
| 121230         | I <sub>2</sub> | *                  | 122631         | I <sub>2</sub>  | *                  |
| 121231         | I <sup>2</sup> | *                  | 122635         | -               | *                  |
| 121232         | I <sub>2</sub> | 1, 5               | 122885         | -               | 1, 5               |
| 121235         | -              | 1                  | 122887         | P <sup>2</sup>  | 5                  |
| 121236         | I <sub>2</sub> | 1, 4               | 122891         | -               | 1                  |
| 121238         | I <sup>2</sup> | 1, 4               | 122895         | Molar           | 7                  |
| 121241         | I <sub>2</sub> | 1, 4, 5            | 122896         | -               | 5                  |
| 121250         | Molar          | 5                  | 122898         | -               | 1                  |
| 121252         | -              | *                  | 122903         | -               | 5                  |
| 121253         | Molar          | 1                  | 122905         | -               | 5                  |
| 121254         | P <sup>2</sup> | 5                  | 122906         | -               | 5                  |
| 121259         | -              | 3, 5               | 122907         | -               | 1                  |
| 121260         | -              | 5                  | 122908         | -               | 2                  |
| 121263         | -              | 1, 5               | 122917         | -               | 1, 5               |
| 121264         | M <sub>2</sub> | 1, 5               | 122923         | -               | 1                  |
| 121266         | -              | 1                  | 122925         | M <sup>2</sup>  | 1, 5               |
| 121272         | -              | 1                  | 13185          | Molar           | 5                  |
| 121275         | Decíduo        | 7                  | 122931         | -               | *                  |
| 121279         | -              | 2, 5               | 123159         | Incisivo        | 4                  |
| 121280         | -              | 2                  | 26 III 29 4    | M <sup>2</sup>  | *                  |
| 121288         | M <sup>2</sup> | 2, 5               | 29 VI 30 1a    | I <sup>1</sup>  | 7                  |
| 121295         | -              | 1                  | 29 VI 30 1b    | I <sup>2</sup>  | 7                  |
| 121299         | -              | 5                  | 31 VII 16 10   | I <sub>2</sub>  | 1                  |
| 121302         | Molar          | 3                  | 35 III 1 9     | -               | *                  |
| 121304         | I <sub>2</sub> | *                  | 35 III 1 11    | Incisivo        | 4                  |
| 121306         | Incisivo       | 4                  | 35 III 1 13    | -               | 5                  |
| 121307         | I <sub>2</sub> | *                  | 35 III 1 14    | Incisivo        | 4                  |
| 121315         | -              | *                  | 35 III 1 16    | Molar           | 1                  |
| 121323         | -              | 1, 5               | 35 III 40      | Molar           | 5                  |
| 121324         | -              | 1                  | 36 8 12 2      | -               | 1, 5               |
| 121325         | M <sup>2</sup> | *                  | 36 8 13 II     | -               | 1, 5               |
| 121328         | -              | *                  | 38 X 3 7       | Incisivo        | 5                  |
| 121340         | M <sup>2</sup> | 1, 5               | 40 VI 17 6     | I <sup>3</sup>  | 1                  |
| 121342         | -              | 1                  | 40 IV 26 6     | -               | 1                  |
| 121350         | -              | 4                  | 41 V 16 5      | -               | 2                  |

|              |                |         |                |                |   |
|--------------|----------------|---------|----------------|----------------|---|
| 44 XII 28    | -              | 1, 5    | 52 IX 30 10    | P <sup>2</sup> | 7 |
| 50 X 5 7     | M <sub>3</sub> | 2, 5    | 58 XII 16 1    | Pré-molar      | 1 |
| 52 X 3 74    | M <sup>3</sup> | 1, 2, 5 | 62 VIII 27 150 | M <sub>7</sub> | 1 |
| 52 IX 29 80  | M <sup>3</sup> | 1, 5    | 99 II 1 19     | -              | 1 |
| 52 IX 29 81a | I <sup>1</sup> | 1       | Pi2 12 1295    | -              | 1 |
| 52 IX 29 81b | M <sub>3</sub> | 1       | Pi2 12 2928    | -              | 1 |

**TABELA 5.** Distribuição das hipoplasias de esmalte nos diferentes tipos de dente da amostra de *Toxodon* pertencentes à Coleção do Museu de Ciências Naturales de La Plata. N, número de espécimes observados.

| Tipo de dente     | N  | TIPO 1 (%) | N  | TIPO 2 (%) | N | TIPO 3 (%) | N | TIPO 4 (%) | N | TIPO 5 (%) | N | AUSENTE (%) | N |
|-------------------|----|------------|----|------------|---|------------|---|------------|---|------------|---|-------------|---|
| <b>SUPERIORES</b> |    |            |    |            |   |            |   |            |   |            |   |             |   |
| Incisivos         | 14 | 86         | 12 | -          | 0 | -          | 0 | 14         | 2 | -          | 0 | 14          | 2 |
| Pré-molares       | 3  | -          | 0  | -          | 0 | -          | 0 | -          | 0 | 67         | 2 | 33          | 1 |
| Molares           | 10 | 50         | 5  | 20         | 2 | -          | 0 | -          | 0 | 70         | 7 | 30          | 3 |
| <b>INFERIORES</b> |    |            |    |            |   |            |   |            |   |            |   |             |   |
| Incisivos         | 9  | 56         | 5  | -          | 0 | 11         | 1 | 56         | 5 | 33         | 3 | 0           | - |
| Pré-molares       | 1  | -          | 0  | -          | 0 | -          | 0 | -          | 0 | -          | 0 | 100         | 1 |
| Molares           | 6  | 83         | 5  | 33         | 2 | -          | 0 | -          | 0 | 67         | 4 | -           | 0 |