



PROPAGAÇÃO SONORA EM *MEGAICHNUS MAJOR* (PALEOTOCAS) COMO EVIDÊNCIA DE COMUNICAÇÃO ACÚSTICA DE MYLODONTOIDEA FOSSORIAIS

MARCELO SCHEREIBER MUNHOZ , CAROLINE AUDI

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP). Praça Infante Dom Henrique, s/no, 11330-900, São Vicente, SP, Brasil. tsuraiberu@gmail.com (Autor correspondente), audi.caroline@yahoo.com.br

FRANCISCO SEKIGUCHI BUCHMANN

Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP), São Vicente, SP, Brasil. paleonchico@yahoo.com.br

ABSTRACT – Sound propagation in *Megaichnus major* (paleoburrows) as evidence of acoustic communication of fossorian *Mylodontoidea*. *Megaichnus major* are natural underground structures attributed to the folivoran Xenarthra (giant sloths), represented by tunnels and halls excavated during the Pliocene and Pleistocene. There is evidence of gregarious behavior in Mylodontidae, making it necessary to estimate sound propagation within the tunnels. Estimates based on the middle ear of *Lestodon* sp. and *Glossotherium robustum* put an auditory frequency range from 44 Hz to 16,490 Hz. This work describes sound propagation experiments within *M. major* at various frequencies and distances from the ground. The experiment took place in the *Megaichnus major* (URU-01-P2) in coordinates -27° 57' 54,7''S, -49° 30' 33,2''W, a set of tunnels, trenches and sinkholes, at an altitude of 1,036m, in the Municipality of Urubici, Santa Catarina, Brazil. A well-preserved tunnel URU-01-P2 was chosen, with an elliptical section, without sediment filling, roof collapse or floor erosion. Pure tones were generated at frequencies of 100 Hz, 600 Hz, 1,700 Hz, 2,300 Hz, 15,300 Hz, and 16,500 Hz; with constant intensity level of 65 dB SPL. With a decibel meter, the intensity level was measured in dB SPL from the sound source at distances of 3 m, 6 m, 9 m and at heights of 0.1 m, 1.2 m and 2 m. It was observed that there was reduced attenuation (2–3 dB SPL) at lower frequencies (100–600Hz) along the tunnel P2. Sound propagation near the ground was better considering the same distances at different heights. It was also noted that the geometry of the tunnels generated the “stethoscope effect”, the magnification of the sound intensity at certain frequencies. These frequencies, therefore, propagate with less attenuation in relation to those of higher ones, which would be more efficient for the communication of Mylodontidae in the fossorial environment.

Keywords: paleoburrows, Mylodontidae, Rio dos Bugres, Urubici.

RESUMO – *Megaichnus major* são estruturas subterrâneas atribuídas à Xenarthra folívoras (preguiças-gigantes), representadas por túneis e salões escavados durante o Plioceno e Pleistoceno. Há evidências de comportamento gregário em Mylodontidae, sendo necessário estimar a propagação sonora dentro dos túneis. Estimativas com base no estudo do ouvido médio de *Lestodon* sp. e *Glossotherium robustum* atribuem uma faixa de frequência auditiva de 44 Hz até 16.490 Hz. Este trabalho descreve experimentos de propagação do som dentro de *M. major* em várias frequências e distâncias do solo. Os experimentos ocorreram na *Megaichnus major* (URU-01-P2) nas coordenadas -27° 57' 54,7''S e -49° 30' 33,2''O, um conjunto de túneis, trincheiras e dolinas, numa altitude de 1036m, no Município de Urubici, Santa Catarina, Brasil. Escolheu-se o túnel URU-01-P2 integralmente preservado, de secção elíptica, sem preenchimento, colapso do teto ou erosão do piso. Foram gerados tons puros nas frequências de 100 Hz, 600 Hz, 1.700 Hz, 2.300 Hz, 15.300 Hz e 16.500 Hz; com constante nível de intensidade 65 dB SPL. Com um decibelímetro mediu-se o nível da intensidade do som em dB SPL a partir da fonte nas distâncias de 3 m, 6 m, 9 m e nas alturas de 0,1 m, 1,2 m e 2 m. Foi observado que ao longo do túnel P2 houve atenuação reduzida (2–3 dB SPL) em frequências menores (100–600Hz). A propagação do som, próximo ao solo, obteve melhor desempenho em relação às mesmas distâncias em alturas diferentes. Notou-se também que a geometria dos túneis gerou o “efeito de estetoscópio”, a magnificação da intensidade do som em certas frequências. Estas frequências, portanto, se propagam com menor atenuação em relação aos de maior frequência, e, portanto, seriam mais eficientes para a comunicação dos Mylodontidae no ambiente fossorial.

Palavras-chave: paleotoca, Mylodontidae, Rio dos Bugres, Urubici.

INTRODUÇÃO

Traços fósseis classificados como *Megaichnus*, também conhecidos como paleotocas, são estruturas biogênicas subterrâneas atribuídas a mamíferos gigantes extintos (megafauna) que viveram durante o Plioceno e Pleistoceno na América do Sul; e ocorrem em rochas sedimentares (Bargo *et al.* 2000; Buchmann *et al.*, 2003, 2009, Dondas *et al.* 2009; Frank *et al.*, 2011, 2015; Lopes *et al.*, 2017), rochas metamórficas (Carmo *et al.*, 2011; Ruchkys *et al.*, 2014; Buchmann *et al.*, 2016) e rochas ígneas (Buchmann *et al.*, 2009; Frank *et al.*, 2011, 2012, 2013). Por serem estruturas de moradia temporária ou permanente podem ser classificadas como *Domichnia* (Seilacher, 1953). *Megaichnus* são feições tipicamente sul-americanas, que foram inicialmente descritas na Argentina por Ameghino (1908), e no Uruguai por Ogando *et al.* (2010). No Brasil, os primeiros relatos são de Padberg-Drenkpol (1933) e o reconhecimento como sendo icnofósseis veio por Bergqvist & Maciel (1994). Buchmann *et al.* (2003, 2009, 2016) e Frank *et al.* (2011, 2012, 2013) estabeleceram as metodologias do estudo, como prospecção, mensuração e direção dos túneis; e nas últimas duas décadas duas mil *Megaichnus* foram descobertas no Brasil com a pesquisa do Projeto Paleotocas (<https://www.ufrgs.br/paleotocas/Portugues.htm>), principalmente nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina.

Devido à ausência de restos fósseis a identidade precisa dos organismos escavadores é incerta (Bargo *et al.* 2000; Buchmann *et al.*, 2009), porém os traços nas paredes internas dos túneis permitem estabelecer os possíveis autores. Quanto ao formato e tamanho dos túneis e salões, se enquadram duas divisões *Megaichnus major* e *Megaichnus minor* (Frank *et al.*, 2015; Buchmann *et al.*, 2016; Lopes *et al.*, 2017) (Figura 1).

Megaichnus minor Lopes *et al.*, 2017 são túneis subcirculares a subelípticos em dois tamanhos: com 0,5 a 0,7 m de altura, 0,6 m a 0,9 m de largura, e com 0,9 m de altura, e 1,2m a 1,5m de largura. São tipicamente horizontais ou inclinados, e formam cavidades solitárias, podendo apresentar ramificações (Figueiredo *et al.*, 2012). Baseado nos traços de escavação, Quintana (1992), Zárate *et al.* (1998) e Dondas *et al.* (2009) concluíram que os túneis foram feitos por cingulados dasipodídeos de grande porte. Buchmann *et al.* (2009), por sua vez, com base na largura dos traços de arrasto da carapaça nas paredes restringiram os dasipodídeos como sendo provavelmente *Propraopus* (traços de carapaça com 1 cm de largura), além de *Pampatherium*, *Holmesina* e *Eutatus* (traços com 3 cm de largura).

Megaichnus major Lopes *et al.*, 2017 são túneis ou salões com diâmetro de 2 m de altura e 4 m de largura ou mais, com formato sub-elípticos e geralmente sub-horizontais (Lopes *et al.*, 2017). Geralmente apresentam morfologia de rosário (Figueiredo *et al.*, 2012). Na superfície das paredes ocorrem traços de garras duplas que deixados na rocha durante a escavação (Buchmann *et al.*, 2016; Lopes *et al.*, 2017), além de superfícies polidas, as quais são atribuídas ao atrito entre a rocha e os pelos dos animais (Frank *et al.*, 2013;

Buchmann *et al.*, 2016). Vizcaino *et al.* (2001) e Zárate *et al.*, (1998) sugerem que as *M. major* encontradas na Argentina foram escavadas por preguiças gigantes da superfamília Mylodontoidea, onde os túneis teriam sido escavados possivelmente por *Glossotherium* e/ou *Scelidotherium*. No Brasil, Buchmann *et al.* (2003, 2009, 2016) e Frank *et al.* (2015) atribuem à *Valgipes* e *Catonyx*. Os túneis apresentam traços de polimento por volta de 2 m do chão (Frank *et al.*, 2013), sugerindo Mylodontoidea de maiores dimensões como *Lestodon* (Figura 1).

Através de estudos biomecânicos, Bargo *et al.* (2000) e Vizcaino *et al.* (2008) sugerem que *Lestodon* não seria um escavador eficiente, devido as proporções do processo olécrano da ulna, porém Lopes *et al.* (2017) sugerem que os animais que escavaram *M. major* talvez removesses blocos de rocha alterada aproveitando falhas estruturais para assim, criar os túneis.

As preguiças provavelmente surgiram no sul da América do Sul perto da transição Eoceno/Oligoceno, e estavam representadas nos trópicos no final do Oligoceno por Mylodontidae e Megalonychidae. Megatheriinae e Nothrotheriidae apareceram durante o Mioceno médio, colonizando os trópicos e depois a América do Norte, onde Mylodontidae e Megalonychidae já estavam presentes desde o início do Mioceno. As preguiças Megalonychidae já estavam nas Grandes Antilhas no início do Mioceno. As preguiças Nothrotheriidae se diversificaram durante o final do Mioceno (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; MacPhee *et al.*, 2000; Pujos *et al.*, 2016).

As espécies atuais de preguiças arborícolas são péssimos exemplos para comparação com as espécies terrícolas extintas. Farinã & Blanco (1996) comentam que as preguiças terrestres fósseis foram erroneamente descritas como um grupo relativamente uniforme e ecologicamente pouco diversificado. Os registros fósseis mostram que havia preguiças (*Thalassocnus natans*) com hábitos marinhos no Plioceno do Peru (Muizon *et al.*, 2004); preguiças (*Myodon darwini*) onívoras, complementando a alimentação com carne (Tejada *et al.*, 2021) e preguiças terrestres Mylodontidae cavando grandes tocas (*Megaichnus*) presentes na região dos Pampas argentinos (Bargo *et al.*, 2000) e no Brasil (Buchmann *et al.*, 2016).

Foram encontrados indícios que Mylodontoidea de grande porte possuíam hábitos de vida gregários. MacDonald *et al.* (2006) e Varela *et al.* (2021) reconhecem vários graus de dimorfismo sexual em diferentes táxons de preguiças terrestres (Mylodontidae) sugerindo que as formas extintas provavelmente tiveram um repertório social mais diversos; interpretando como comportamento gregário (Naples, 1990; McDonald, 2006; Miño-Boilini & Zurita, 2015; Tomassini *et al.*, 2020; Varela *et al.*, 2021). Grupos de *Megaichnus major* próximas umas das outras foram descritas por Frank *et al.* (2012, 2013). Buchmann *et al.* (2016) descrevem os sucessivos estágios de escavação, apresentando agrupamentos de superfícies polidas ovais, o que sugere que os animais dormiam no mesmo túnel.

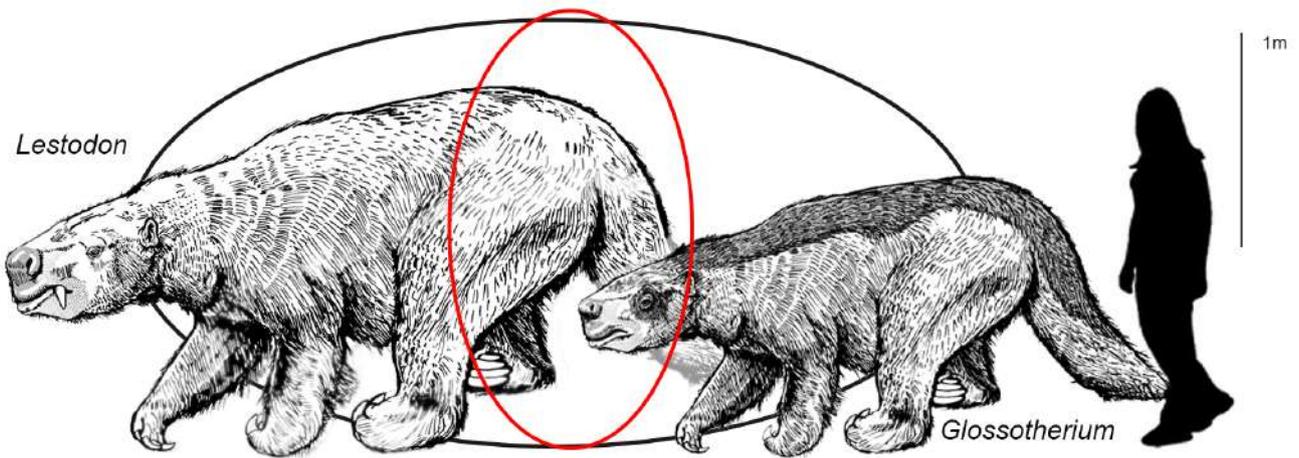


Figura 1. Possíveis organismos escavadores de *Megaichnus major*: *Glossotherium* sp. e *Lestodon* sp. com as dimensões em escala do icnotipo *M. major* de Lopes *et al.* (2017), (elipse preta); dimensões médias do túnel P2 de URU-01 (elipse vermelha) e um humano de 1,7 m. Ilustração por Renato Munhoz.

Figure 1. Possible burrower organisms of *Megaichnus major*: *Glossotherium* sp. and *Lestodon* sp., dimensions in scale with ichnotype *M. major* from Lopes *et al.* (2017), (black ellipse); average dimensions of tunnel P2 of URU-01 (red ellipse), and a 1.7 m human. Illustration by Renato Munhoz.

COMUNICAÇÃO ACÚSTICA EM XENARTHRA ATUAL

A comunicação nos Xenarthra ainda é esparsamente estudada em comparação aos outros mamíferos (Montgomery & Sunquist, 1974; Greene, 1988; Rocha & Mourão, 2006; Bezerra *et al.*, 2007; Schmidt, 2012). Nos trabalhos com Vermilingua, segundo Rocha & Mourão (2006), para a espécie *Myrmecophaga tridactyla* foram descritos grunhidos baixos em situações de estresse, assovios de baixa frequência (Schmidt, 2012) e assovios na comunicação mãe-filhote (Emmons, 1999). Para *Cyclopes didactylus*, foram registrados assovios, grunhidos, cliques, silvos em situações de estresse e comunicação mãe-filhote (Wainwright, 2002; Shabel, 2011).

O principal canal de comunicação para os Cingulata é químico e não sonoro (Loughry & McDonough, 2013). Apesar disso, alguns estudos têm mostrado vocalizações em Dasypodidae: murmúrios, grunhidos, *chucks* de baixa frequência (1,0–1,85 kHz), rosnados e gritos em situações diversas como forrageio, estresse, acasalamento e comunicação mãe-filhote (Talmage & Buchanan, 1954; Christensen & Waring, 1980; Anderson & Jones Jr., 1984; Nowak, 1999; Feldhamer *et al.*, 2003; Superina, 2008; Smith, 2011; Abba & Superina, 2015; Sousa *et al.*, 2016; Costa *et al.*, 2022). Vocalizações foram registradas para o tatu-peludo *Chaetophractus vellerosus*, conhecido pela vocalização de “choro” quando sob estresse (Abba *et al.*, 2011, 2017; Amaya *et al.*, 2019) e para *Zaedyus pichiy* (Superina, 2008).

Em Folivora, as vocalizações se dão mediante assovios provocados pela passagem do ar através do focinho e narinas (Goffart, 1971; Montgomery & Sunquist, 1974). São mais intensas nas comunicações mãe-filhote, situações de estresse e durante a temporada de acasalamento (Greene, 1988; Emmons *et al.*, 1998; Soares & Carneiro, 2002; Bezerra *et al.*, 2007; Gilmore *et al.*, 2001, 2008).

CONSIDERAÇÕES SOBRE A AUDIÇÃO E COMUNICAÇÃO DE MYLODONTIDAE

Blanco & Rinderknecht (2008) estimaram as frequências de audição em *Glossotherium robustum* através de equações de Rosowsky (1992), envolvendo o anel timpânico, determinando os limites das frequências inferiores de 44 Hz, superiores de 15.489 Hz e de melhor sensibilidade de 1.737 Hz. Blanco & Rinderknecht (2012) repetiram as estimativas utilizando-se novamente das equações de Rosowsky (1992), porém, desta vez, utilizando-se da medida da base do estribo das espécies *Lestodon* sp. e *Glossotherium robustum*. Para *G. robustum* chegou-se aos valores de limites inferiores de 44 Hz e superiores de 15.250 Hz, e melhor sensibilidade de 2.187 Hz. Para *Lestodon* sp. os valores inferiores foram de 55 Hz, os superiores de 16.490 Hz e de maior sensibilidade de 2.420 Hz. Blanco & Rinderknecht (2008) avaliaram a massa combinada dos ossículos *malleus* (martelo) e *incus* (bigorna) do ouvido médio de *Lestodon* sp. e *Glossotherium robustum*. Ambos resultaram em um valor próximo de 500 mg. Entretanto, a massa média dos animais difere muito, *G. robustum* tem aproximadamente 1500 kg e *Lestodon* sp. com 4100 kg (Bargo *et al.*, 2000). Blanco & Rinderknecht (2008) especularam que neste grupo de animais, o tamanho dos ossículos não está relacionado ao tamanho do corpo, e destacaram que os ossículos estão entre os maiores encontrados em mamíferos terrestres. Ossículos desta faixa de tamanho (>500 mg) são encontrados somente em elefantes (Proboscidea) e focas (Phocidae), animais que utilizam a condução do som através de ondas sísmicas e da água (Shibley *et al.*, 1992). Segundo Plassmann & Brändle (1992), ossículos massivos implicam na perda de acuidade auditiva em altas frequências e vantagem na detecção de sons de baixa frequência, infrassom (< 20Hz) e ondas sísmicas (10 a 40 Hz).

Blanco & Rinderknecht (2012) argumentaram que, segundo Heffner & Heffner (1992), mamíferos com cabeça pequena precisam ouvir em frequências mais altas, havendo uma correlação entre a distância interaural máxima e o limite superior das frequências. Após a aferimento da distância interaural dos crânios de *Glossotherium robustum* e *Lestodon* sp., utilizando as frequências máximas estimadas e os cálculos de Heffner & Heffner (1992), Blanco & Rinderknecht (2012) sugeriram que os Mylodontidae possuíam baixa capacidade de localização sonora. Segundo Heffner & Heffner (1992), a perda da localização auditiva está relacionada à perda da sensibilidade auditiva a altas frequências, e isto é encontrado principalmente em animais de hábitos fossoriais como ratos-toupeira e marmotas. Blanco & Rinderknecht (2012) concluíram que estas características auditivas em Mylodontidae podem ser explicadas por hábitos fossoriais.

De acordo com a teoria fonte-filtro para a comunicação de mamíferos (Chiba & Kajiyama, 1941; Taylor *et al.*, 2016) existe uma relação inversa entre as frequências e o tamanho do animal, resultado da relação entre o comprimento do trato vocal e o tamanho do animal. Logo, animais com maior massa tendem a ter vocalizações com baixas frequências (Fitch, 1997, 2000). *Lestodon* e *Glossotherium* possuíam narinas muito grandes em relação ao tamanho do corpo. Com base no tamanho e anatomia das narinas de *Glossotherium robustum* foi estimado que o animal poderia ter produzido sons na frequência de 600 Hz. O aumento das narinas pode estar relacionado à geração de sons de baixas frequências (Blanco & Rinderknecht, 2008).

Na comunicação acústica intraespecífica existe a relação mútua entre as características das vocalizações emitidas e a capacidade auditiva de detectá-las. Assim, para que uma vocalização seja percebida, suas frequências devem estar na faixa de frequências audíveis para a espécie (Ehret & Kurt, 2010).

BIOACÚSTICA EM TOCAS DE ANIMAIS FOSSORIAIS

A comunicação acústica (vocalizações) é importante para mamíferos tanto solitários quanto gregários. Tal fato molda o comportamento e morfologia das espécies através da evolução (Bradbury & Vehrencamp, 1998; Owings & Morton, 1998; Begall & Burda, 2006). Sinais acústicos são usados principalmente nas interações sociais como reconhecimento juvenil/adulto, coordenação e alerta contra predadores, atração e seleção sexual e manutenção de território (Taylor *et al.*, 2016).

No ecótopo subterrâneo, onde a ausência de luz e ventilação limita a visão e comunicação olfativa, as opções de comunicação de longo alcance são restritas. A comunicação acústica é um dos poucos canais disponíveis para a transferência da informação intraespecífica se os animais não estão em contato direto. No entanto, mesmo este tipo de comunicação é limitado pelas condições acústicas das tocas (Bednarova *et al.*, 2013; Lange *et al.*, 2007).

As propriedades acústicas do ambiente subterrâneo têm grandes implicações para a transmissão, absorção, reflexão e amplificação de vocalizações de roedores subterrâneos (Heth *et al.*, 1986; Lange *et al.*, 2007; Schleich & Antenucci, 2009) e outros táxons como anuros (Penna & Solís, 1999; Bailey & Roberts, 1981) e Orthoptera (Daws *et al.*, 1996; Bennet-Clark, 1987; Prozesky-Schulze *et al.*, 1975).

Animais fossoriais são animais que apesar de desenvolverem várias atividades na superfície, efetuam uma grande parcela delas no subterrâneo, e efetuam a maior parte de seu comportamento como busca do alimento e reprodução abaixo da terra (Nevo, 1999; Lacey *et al.*, 2000).

Roedores fossoriais com ampla distribuição na maioria dos continentes (Begall *et al.*, 2007), privados da maior parte dos estímulos disponíveis na superfície, apresentam adaptações nos órgãos dos sentidos principalmente para os animais de hábitos mais subterrâneos. A ampla variedade de modos de vida, substratos dos túneis, formas de construção e dinâmicas sociais (Schleich & Francescoli, 2018) sugeriram a hipótese do efeito da complexidade social na complexidade do repertório vocal. Isto levou ao foco de estudos sobre o desenvolvimento e operação na acústica dos roedores fossoriais (Blumstein & Armitage, 1997).

Quando comparado ao número de estudos feitos em laboratório sobre a etologia das vocalizações dos roedores fossoriais, poucos foram efetuados em campo, analisando a propagação das ondas sonoras nas galerias e túneis (Schleich & Francescoli, 2018). Pode-se destacar o trabalho de Heth *et al.* (1986) trabalhando com *Spalax ehrenbergi*, o de Lange *et al.* (2007) com *Fukomys*, e o de Schleich & Antenucci (2009) com *Ctenomys talarum*. Esses autores trabalharam com o *playback* dos sons dos animais ou com tons puros de frequências similares. Analisaram a propagação do som dentro dos túneis, sendo estes naturais ou réplicas de dimensões similares. E observaram que os sons de baixa frequência se propagavam com menor atenuação em relação aos de alta frequência (Heth *et al.*, 1986; Lange *et al.*, 2007; Schleich & Antenucci, 2009), sendo que em algumas frequências o som não era atenuado com a distância, mas amplificado, sugerindo que a geometria dos túneis gerava um “efeito de estetoscópio” (*sensu* Quilliam, 1966).

SINAIS ACÚSTICOS EM PALEOTOCAS

Munhoz & Buchmann (2021) e Munhoz (2023) desenvolveram experimentos iniciais analisando a atenuação das ondas sonoras em paleotocas *Megaichnus major*, onde observaram que as frequências menores (100 e 600 Hz) se propagaram sofrendo menor atenuação, e que sofriam o efeito estetoscópio (magnificação de certas frequências devido a geometria do túnel), resultados similares aos de Heth *et al.* (1986), Lange *et al.* (2007) e Schleich & Antenucci (2009).

O trabalho de Munhoz & Buchmann (2021) e Munhoz (2023) é pioneiro no estudo do comportamento de sinais acústicos dentro de *Megaichnus major*, representado por túneis de grande diâmetro (2 m ou mais). Trabalhos semelhantes

no ambiente subterrâneo (Heth *et al.*, 1986; Lange *et al.*, 2007; Schleich & Antenucci, 2009) tratam de roedores e com túneis pequenos diâmetros (5,7–6,4 cm para *Ctenomys* sp., 4,5–9 cm para *Fukomys* sp.). A comunicação acústica é importante para a maioria dos mamíferos, incluindo animais gregários fossoriais e semifossoriais. Dada as evidências de comportamento gregário de preguiças Mylodontoidea dentro das *M. major* (McDonald, 2006; Miño-Boilini & Zurita, 2015; Buchmann *et al.*, 2016; Tomassini *et al.*, 2020; Varela *et al.*, 2021), é necessário entender a acústica do ambiente, e verificar se os fenômenos semelhantes que ocorrem nos túneis de roedores também ocorrem nas *M. major*, mesmo com a magnificação das dimensões dos túneis.

É importante aclarar que não é possível saber se Mylodontoidea se comunicavam acusticamente ou nestas faixas de frequência (Blanco & Rinderknecht, 2008, 2012), mas dado à ubiquidade desse modo de comunicação em mamíferos (Chen & Wiens, 2020), nos Folivora atuais (Montgomery & Sunquist, 1974; Greene, 1988; Emmons *et al.*, 1998; Soares & Carneiro, 2002; Gilmore *et al.*, 2001, 2008; Bezerra *et al.*, 2007), e com as evidências de maior diversidade de nichos e estilos de vida em Mylodontoidea extintos (McDonald, 2006; Miño-Boilini & Zurita, 2015;

Buchmann *et al.*, 2016; Tomassini *et al.*, 2020; Varela *et al.*, 2021), tal modo de comunicação é muito provável, e sua investigação dentro das *Megaichnus major* é justificável. Portanto, este trabalho tem por objetivo avaliar a possível comunicação acústica em *Megaichnus major* (atribuído à Mylodontoidea fossoriais) através da experimentação com distintas frequências sonoras induzidas no ambiente fossorial.

MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos de propagação do som ocorreram dentro de uma *Megaichnus major* (Figura 2) no Município de Urubici, Estado de Santa Catarina (SC). O local de fácil acesso na propriedade rural da “Pousada Rio dos Bugres”, é um conjunto de túneis interligados, trincheiras e dolinas localizada nas coordenadas $-27^{\circ}57'55,60''S$ e $-49^{\circ}30'33,40''O$, a uma altitude de 1036 m, denominada de paleotoca Caverna do Rio dos Bugres de número URU-01, segundo Frank *et al.* (2022).

Foi escolhido o túnel URU-01-P2 ($-27^{\circ}57'54,7''S$ e $-49^{\circ}30'33,2''O$, Figuras 2 e 3) devido à ausência de ramificações e comprimento de 15 m. O túnel URU-01-P2 está integralmente preservado, de seção elíptica, sem

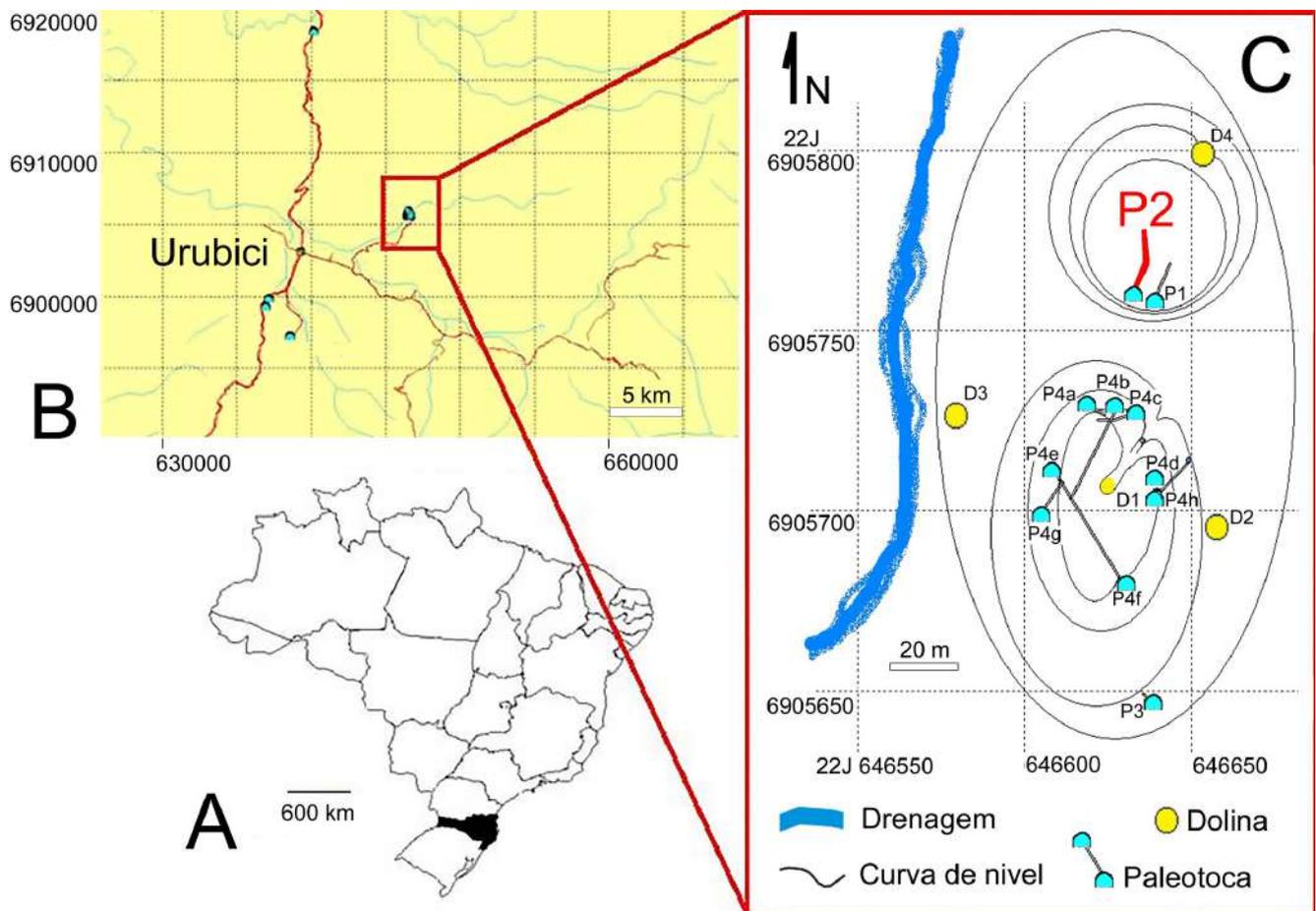


Figura 2. A–B, localização no limite municipal de Urubici (linha vermelha representa estradas de acesso); C, em detalhe o conjunto de túneis (linha preta, interligando as entradas) da paleotoca Caverna do Rio dos Bugres (URU-01), com o túnel (P2) em vermelho. Modificado de Frank *et al.* (2022).

Figure 2. A–B, location on the municipal boundary of Urubici (red line represents access roads); C, in detail the set of tunnels (black line, connecting the entrance) of the Caverna do Rio dos Bugres paleoburrow (URU-01), with the tunnel (P2) in red. Modified from Frank *et al.* (2022).

preenchimento, colapso do teto ou erosão do piso; com 15 m de comprimento e 2,15 m de altura média, atingindo altura máxima de 2,85 m; 1,14 m de largura média, atingindo largura máxima de 1,30 m. Suas medidas podem ser aferidas na Tabela 1.

Foram realizados dois experimentos, sendo que para cada um deles registrou-se a temperatura média e umidade relativa para posterior uso nas fórmulas matemáticas. Foram tomados cuidados para diminuir a influência de ruídos externos. O

túnel URU-01-P2 teve sua abertura fechada com uma série de lonas e um colchão inflável a fim de bloquear o máximo possível os sons externos, e os aferimentos foram realizados durante a madrugada para atenuar ao máximo possível ruídos de tráfego rural, vento e animais.

Utilizou-se uma caixa de som JBL, modelo Flip 3 como fonte sonora (FS), com frequência de resposta de 85 Hz a 20.000 Hz, próxima a abertura do túnel URU-01-P2, colocada a 1,2 m de altura do chão (meio do túnel) e depois a 0,1 m

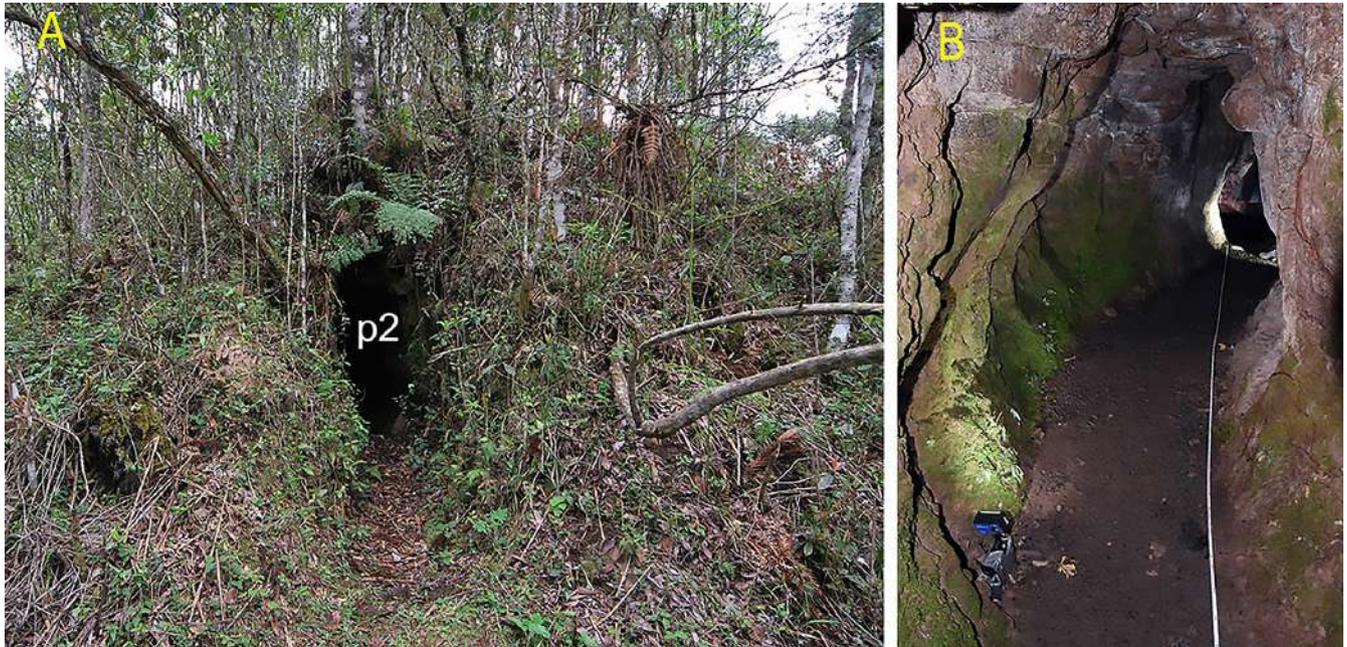


Figura 3. A, entrada do túnel URU-01-P2; B, segmento de túnel de suave curvatura. Fotos por Francisco Buchmann.

Figure 3. A, entrance of URU-01-P2 tunnel; B, tunnel segment with gentle curvature. Photos by Francisco Buchmann.

Tabela 1. Medidas do túnel URU-01-P2 (Caverna do Rio dos Bugres, URU-01 da tab. 1 de Frank *et al.*, 2022).

Table 1. URU-01-P2 tunnel measurements (Caverna do Rio dos Bugres, URU-01 from the tab. 1 by Frank *et al.*, 2022).

Distância (m)	Largura (cm)	Altura (cm)	Rumo (o)	Observações
0	130	–	NE30	sem teto
1	115	–	NE30	sem teto
2	130	–	NE30	sem teto
3	95	–	NE30	entrada com teto
4	112	223	NE30	–
5	102	250	NE30	–
6	119	241	NE30	–
7	102	233	NE40	–
8	121	182	NE50	–
9	127	177	NE50	–
10	126	197	NE50	–
11	116	216	NE50	–
12	89	166	NE60	–
13	114	190	NE60	–
14	127	285	NE60	–
15	104	85	NE60	–
Média	114	215		

(chão do túnel). Com um *notebook* e o programa Audacity, gerou-se as frequências de 100 Hz, 600 Hz, 1.700 Hz, 2.300 Hz, 15.300 Hz e 16.500 Hz. Foram gerados tons puros e contínuos em cada uma das frequências. Para garantir o constante nível de intensidade 65 dB SPL (decibéis *sound pressure level*), a amplitude do sinal foi calibrada com um decibelímetro marca Minipa modelo 2MSL-1301 a 10 cm da FS. Utilizando-se o decibelímetro e uma trena métrica foi medido para cada frequência, o nível de intensidade em dB SPL nas distâncias a partir da fonte de 3 m, 6 m, 9 m, e nas alturas de 0,1m, 1,2 m e 2 m. As distâncias de aferimento foram escolhidas com base em múltiplos de três (3, 6, 9 m) a partir da fonte sonora (FS), devido ao tamanho do túnel, esforço amostral e tempo de bateria dos aparelhos. As alturas de 0,1; 1,2; 1,7 e 2 m foram escolhidas, respectivamente, devido à altura do suporte do decibelímetro, posição de maior conforto no momento do aferimento e o limite de altura no túnel (Figura 4). Os dados foram inseridos no programa *Excel*.

SIMULAÇÃO CONTROLE

A fim de simular a atenuação em um ambiente teórico utilizou-se a página de engenharia acústica *noisetools.net*. Os parâmetros de distância da FS, altura do solo, temperatura e umidade relativa do ar, assim como as frequências foram inseridos igualmente aos valores do campo. A página através

da metodologia do ISO9613-2:1996, ISO9613-1:1993 e a equação da atenuação por espalhamento geométrico, calculou para cada ponto e frequência o valor do nível da intensidade sonora em dB SPL esperado em um ambiente aberto.

INTEGRAÇÃO DOS DADOS

Utilizou-se uma metodologia semelhante à usada em Lange *et al.* (2007). Para cada frequência, os valores do nível da intensidade sonora do túnel e controle em cada ponto de distância da fonte e altura do chão foram subtraídos do valor de 65dB SPL (0,1m da fonte sonora) obtendo-se a atenuação acústica. Em seguida estes valores foram divididos pela distância da fonte sonora em (m) para obter os valores da atenuação em dB/m nos pontos. Para obter a diferença entre os valores do túnel e do controle, foi subtraído o primeiro do segundo e construiu-se a tabela de compilação dos dados. A partir desta tabela foram gerados os gráficos das Figuras 5–8.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Adicionalmente aos experimentos prévios dos estudos anteriores de Munhoz & Buchmann (2021) e Munhoz (2023) também foi analisado a altura da fonte sonora (FS) em relação ao chão, com o intuito de testar se a distância da FS do chão geraria algum impacto na atenuação.

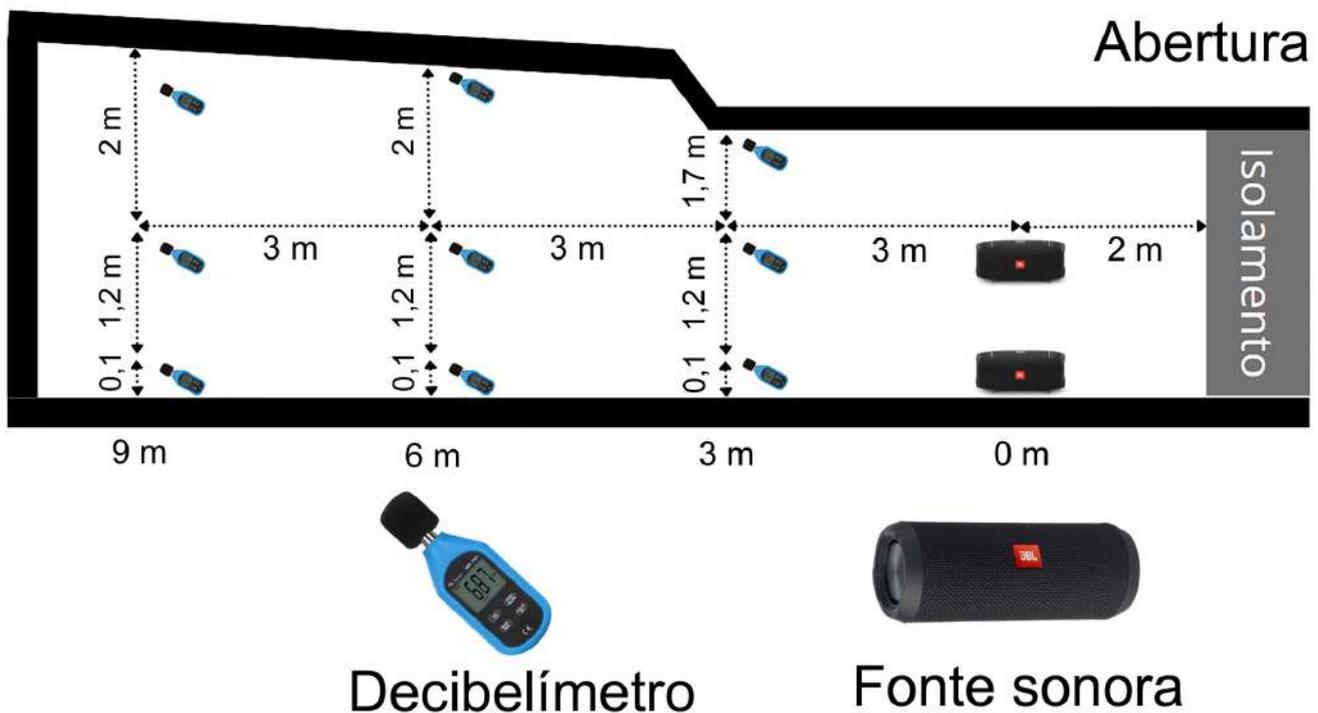


Figura 4. Pontos de aferimento do nível da intensidade sonora ao longo túnel URU-01-P2. Diagrama fora de escala.

Figure 4. Sound intensity level measurement points along URU-01-P2 tunnel. Diagram out of scale.

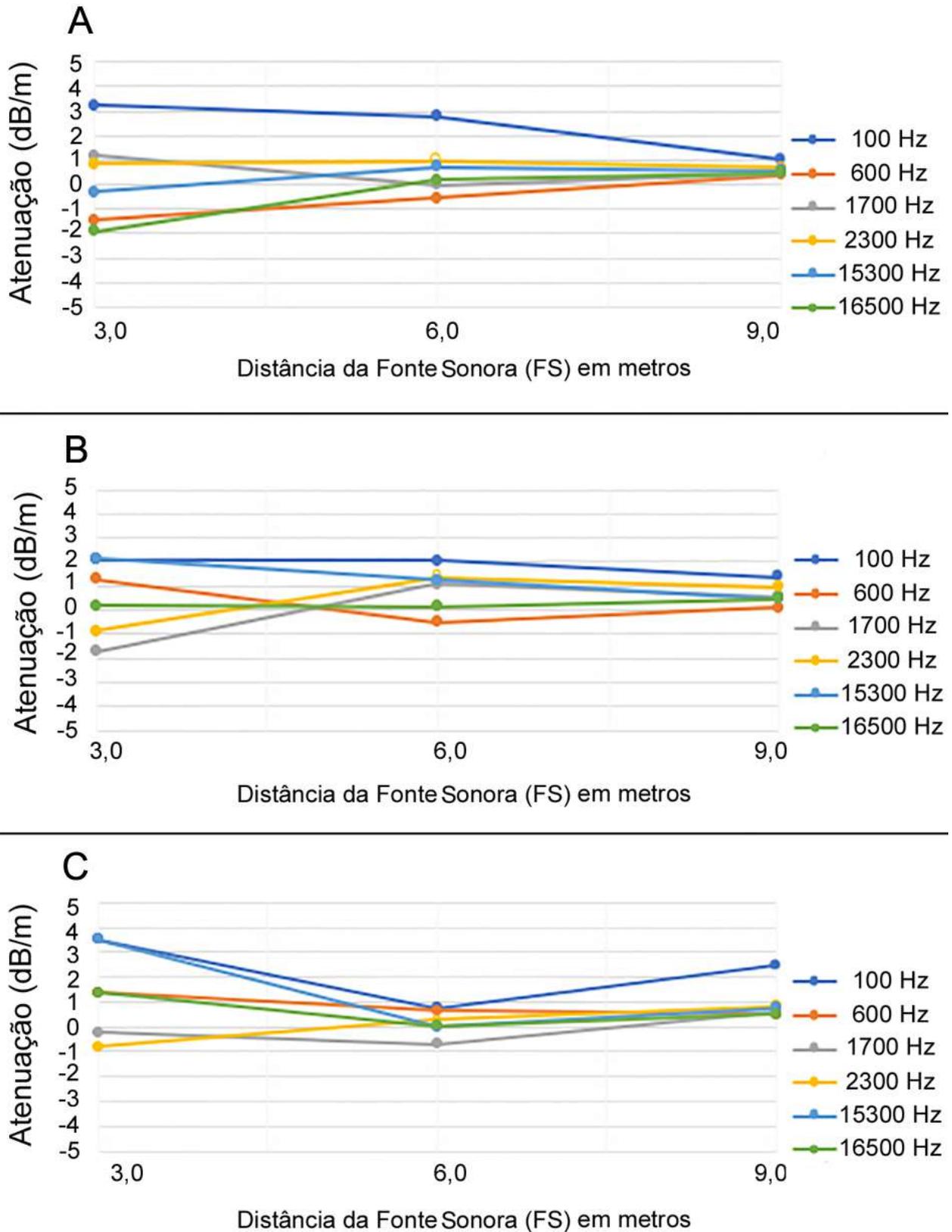


Figura 5. Experimento 1. Fonte sonora (FS) na altura “Meio” (1,2 m de altura); **A**, aferimentos realizados no “Teto” (1,7 m); **B**, no “Meio” (1,2 m); **C**, no “Chão” (0,1 m). Valores positivos indicam ganho, negativos indicam atenuação.

Figure 5. Experiment 1. Sound source (FS) at “Middle” height (1.2 m height); **A**, measurements performed on the “Ceiling” (1.7 m); **B**, in the “Middle” (1.2 m); **C**, on the “Floor” (0.1 m). Positive values indicate gain, negative values indicate attenuation.

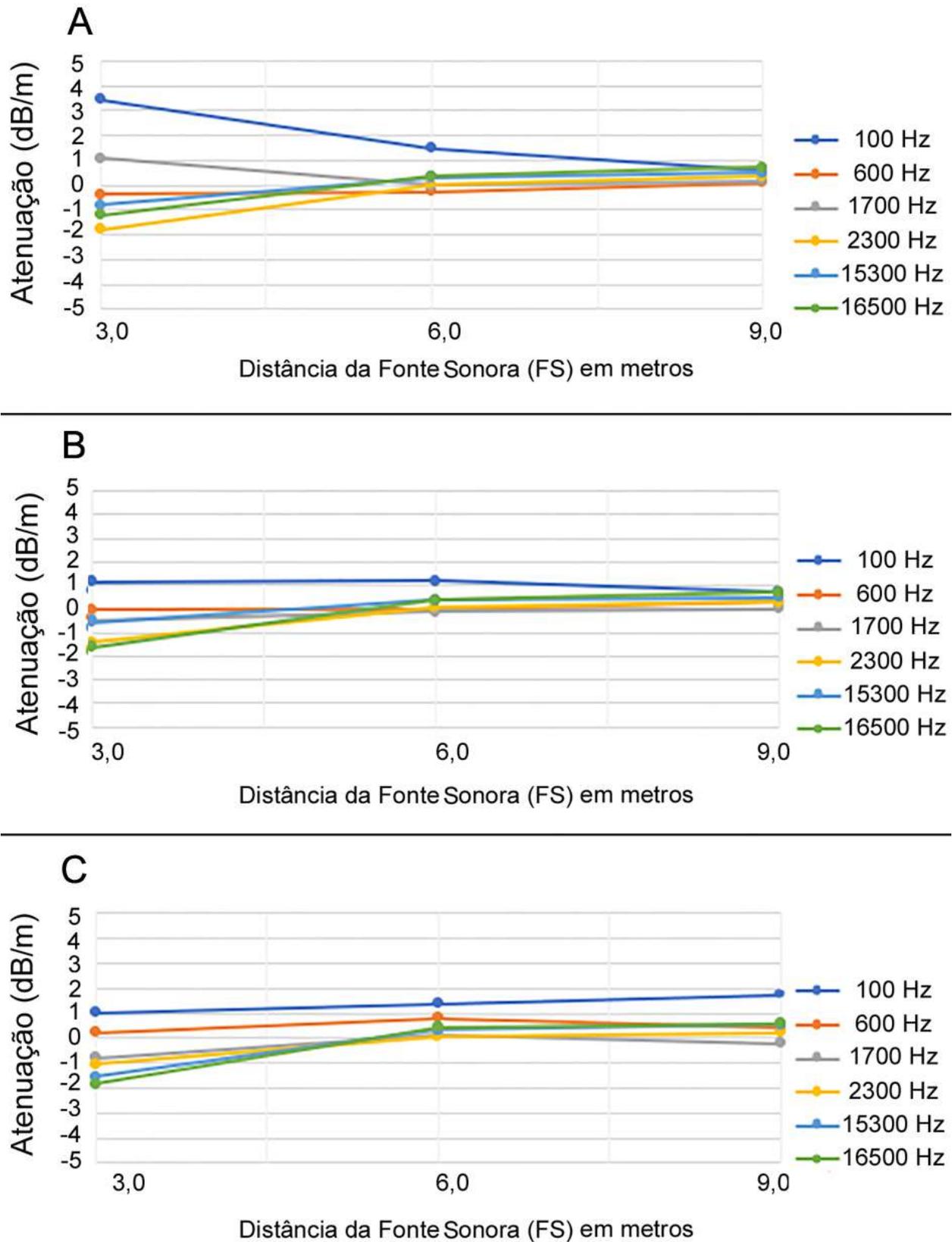


Figura 6. Experimento 1. Fonte sonora (FS) na altura “Chão” (0,1 m); **A**, aferimentos realizados no “Teto” (1,7 m); **B**, no “Meio” (1,2 m); **C**, no “Chão” (0,1m). Valores positivos indicam ganho, negativos indicam atenuação.

Figure 6. Experiment 1. Sound source (FS) at “Floor” height (0,1 m); **A**, measurements performed on the “Ceiling” (1.7 m); **B**, in the “Middle” (1.2 m); **C**, on the “Floor” (0.1 m). Positive values indicate gain, negative values indicate attenuation.

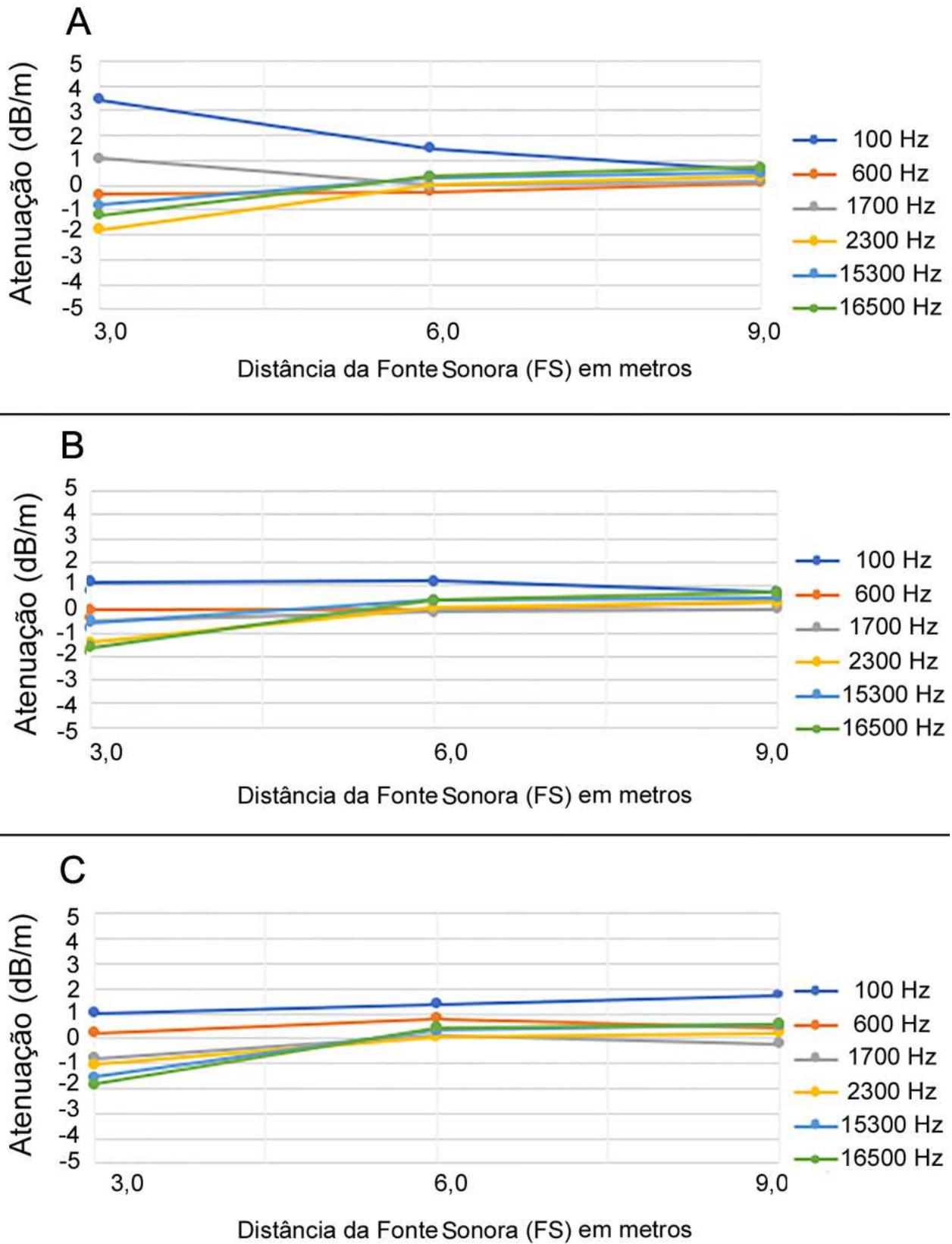


Figura 7. Experimento 2. Fonte sonora (FS) na altura “Meio” (1,2 m); A, aferimentos realizados no “Teto” (1,7 m); B, no “Meio” (1,2 m); C, no “Chão” (0,1 m). Valores positivos indicam ganho, negativos indicam atenuação.

Figure 7. Experiment 2. Sound source (FS) at “Middle” height (1.2 m); A, measurements performed on the “Ceiling” (1.7 m); B, in the “Middle” (1.2 m); C, on the “Floor” (0.1 m). Positive values indicate gain, negative values indicate attenuation.

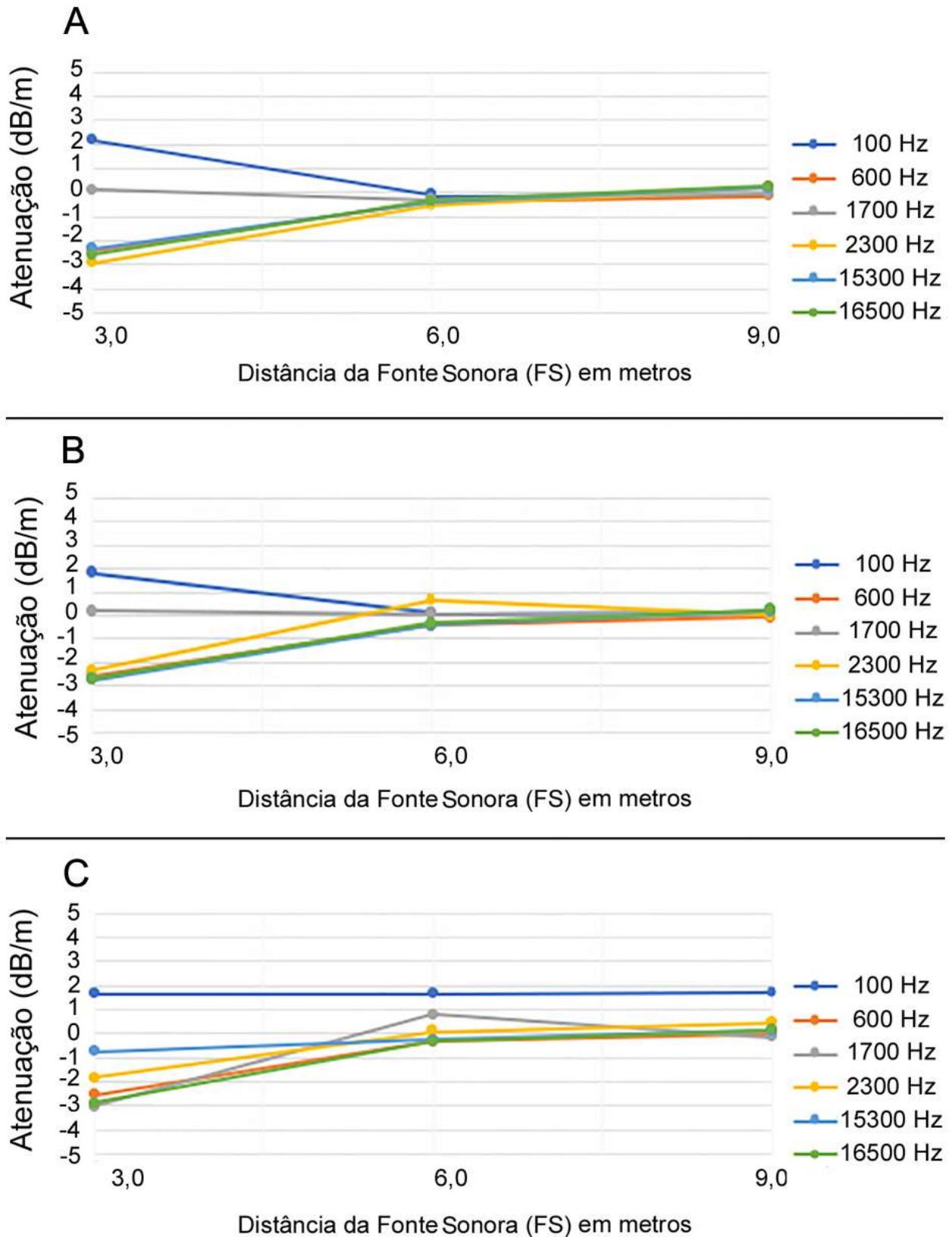


Figura 8. Experimento 2. Fonte sonora (FS) na altura “Chão” (0,1 m). A, aferimentos realizados no “Teto” (1,7 m); B, no “Meio” (1,2 m); C, no “Chão” (0,1 m). Valores positivos indicam ganho, negativos indicam atenuação.

Figure 8. Experiment 2. Sound source (FS) at “Floor” height (1.2m). A, measurements performed on the “Ceiling” (1.7 m); B, in the “Middle” (1.2 m); C, on the “Floor” (0.1 m). Positive values indicate gain, negative values indicate attenuation.

De acordo com os resultados apresentados nos gráficos das Figuras 5–9 constatou-se que as frequências menores (100 Hz) sofrem menor atenuação e, portanto, se propagam melhor em *Megaichnus major* (túnel URU-01-P2). As outras frequências obtiveram resultados erráticos, esperava-se que as frequências maiores (15300–16500 Hz) seriam mais atenuadas sempre, porém as frequências “médias” (1700–2300 Hz) e menores (600 Hz) por muitas vezes se tornaram as mais atenuadas, possivelmente influência da geometria do túnel.

Nem sempre se manteve a ordenação esperada do aumento da frequência com o aumento da atenuação. Este padrão errático foi encontrado também nos estudos de Lange *et al.* (2007), apesar da metodologia diferente. Isso pode ser explicado por falhas no experimento, como perturbações atmosféricas e ruídos externos no momento do aferimento, além da arquitetura do túnel servindo como filtro, como proposto por Lange *et al.* (2007). Assim, sugere-se que a frequência de 100 Hz obtida no túnel URU-01-P2 seja distante o bastante das outras frequências para ficar além das variações, e assim, apresentar melhor consistência. Isso parece indicar a necessidade de novas metodologias para reduzir tais variações e/ou encontrar quais frequências estão sendo realmente filtradas.

Em geral, as frequências obtiveram menor atenuação quando a FS estava no meio (1,2 m de altura, Figuras 5B–8B), ao contrário do esperado, pois o som sofreria menor efeito de reflexão do solo.

Apesar das diferentes metodologias e dimensões, obtivemos resultados semelhantes com os outros trabalhos com túneis de roedores. No trabalho de Lange *et al.* (2007) com *Fukomys* sp. obteve-se ganho nas frequências de 200, 400

e 800 Hz, enquanto Heth *et al.* (1986) com *Spalax ehrenbergi* obtiveram resultados semelhantes com as frequências entre 220 e 440 Hz, sofrendo menor atenuação. Schleich & Antenucci (2009) com *Ctenomys talarum* observaram também um filtro atenuando as frequências acima de 400 Hz. Neste trabalho, como nos anteriores, foi obtido menor atenuação com frequências de 100 Hz e ganho na intensidade pelo “efeito estetoscópio” assim como observado em Lange *et al.* (2007).

Os resultados encontrados com o experimento no túnel URU-01-P2 parecem indicar que as adaptações no ouvido médio de Mylodontidae podem ser fruto de pressões evolutivas para comunicação subterrânea, como sugerido por Blanco & Rinderknecht (2012). Sons de baixa frequência possuem comprimento de ondas mais longos, e logo sofrem menos colisões e absorção ao longo da *Megaichnus*, como estipulado por Heth *et al.* (1986). Outro mecanismo que pode explicar esse filtro seria o proposto por Lange *et al.* (2007), onde pode estar havendo diminuição da amplitude em alguma parte do túnel para o aumento da amplitude numa “região estetoscópio”, a certa distância da fonte sonora. Desta forma, assim como nos roedores pode haver uma relação entre os hábitos de vida fossoriais e recepção de baixas frequências.

Não podemos descartar que é possível que essas características auditivas tenham origem na necessidade da comunicação de longa distância, em matas fechadas como proposto por Blanco & Rinderknecht (2008, 2012) e Blanco & Jones (2014). Também é possível que essas características sejam plesiomórficas a todo o grupo Folivora e talvez Pilosa como proposto por Blanco & Jones (2014), talvez originado em um ancestral fossorial dos Xenarthra, como proposto por Gaudin & Croft (2015).

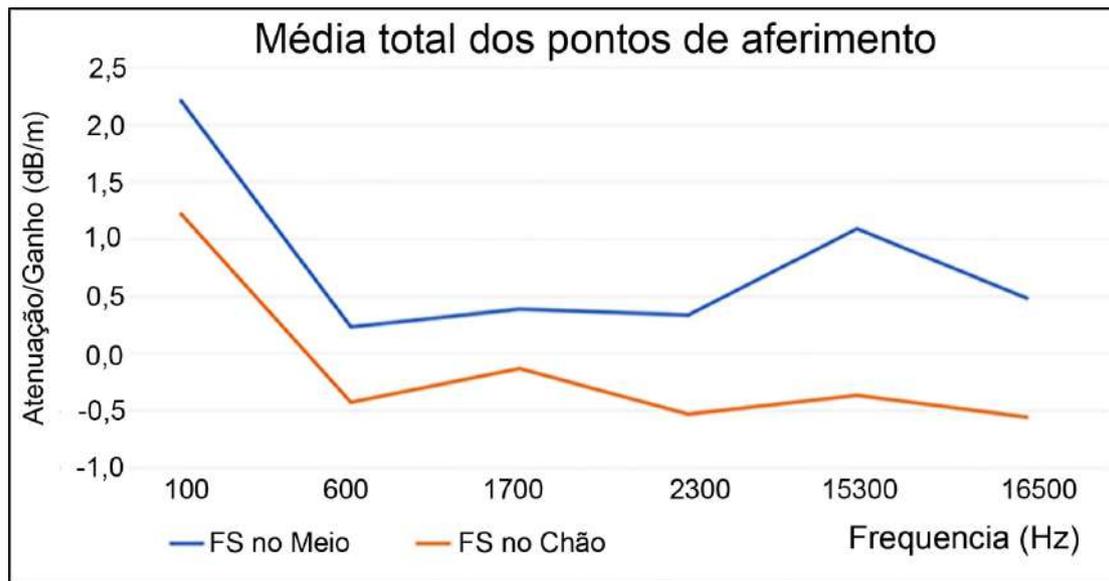


Figura 9. Ganho/ atenuação médio total nos pontos, em todas as frequências, nos dois experimentos. Valores positivos indicam ganho, negativos indicam atenuação.

Figure 9. Total average gain/attenuation at all points, at all frequencies, for all experiments. Positive values indicate gain, negative values indicate attenuation.

CONCLUSÕES

No ambiente subterrâneo (afótico) a comunicação acústica (vocalizações) é a mais eficiente em baixas frequências (100 Hz). Foi observado que ao longo da *Megaichnus major* houve em média atenuação reduzida e “efeito estetoscópio” em frequências menores (100 Hz), tanto com a fonte sonora a 1,2m (2,2 dB SPL/m) quanto 0,10m de altura do solo (1,2dB SPL/m). Nas altas frequências também ocorreu este efeito, porém em menor grau, em média 0,5 dB SPL/m com a fonte sonora no meio (1,2m de altura) no túnel e -0,4 dB SPL com a fonte sonora no chão (0,1m de altura). Conclui-se que dentro do *M. major* os sons de baixa frequência (100 Hz) se propagam com menor atenuação em relação aos sons de alta frequência, sugerindo ser mais eficientes para a comunicação dos Mylodontoidea, ou mesmo outro grupo de Folivora.

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros (UNESP); a equipe do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia pela logística e ao Sepkoski Grants (Paleontological Society International Research Program) pelo financiamento parcial. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Agradecemos também aos revisores e aos editores pela avaliação deste trabalho.

REFERÊNCIAS

- Abba, A.M.; Benitez, V.V. & Doyle, S.R. 2017. Population ecology of *Chaetophractus vellerosus*: the first report for an armadillo in South America. *Zoologia*, **34**:e20785. doi:10.3897/zoologia.34.e20785
- Abba, A.M.; Cassini, G.H.; Cassini, M.H. & Vizcaíno, S.F. 2011. Natural history of the screaming hairy armadillo *Chaetophractus vellerosus* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, **84**:51–64.
- Abba, A.M. & Superina, M. 2015. *Dasypus hybridus* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian Species*, **48**:10–20.
- Amaya, J.; Zufiaurre, E.; Areta, J. & Abba, A. 2019. The weeping vocalization of the screaming hairy armadillo (*Chaetophractus vellerosus*), a distress call. *Journal of Mammalogy*, **100**:1427–1435. doi:10.1093/jmammal/gyz108
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Museo de Historia Natural de Buenos Aires*, **7**:343–428.
- Anderson, S. & Jones-Jr., J. 1984. *Orders and families of recent Mammals of the New World*. New York, John Wiley and Son, 686 p.
- Bailey, W.J. & Roberts, J.D. 1981. The bioacoustics of the burrowing frog *Heleioporus* (Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, **15**:693–702. doi:10.1080/00222938100770491
- Bargo, M.S.; Vizcaíno, S.V.; Archuby, F.M. & Blanco, R.E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene–Early Holocene) Mylodontidae ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**:601–610. doi:10.1671/0272-4634(2000)020[0601:LBPSA DJ]2.0.CO;2
- Bednářová, R.; Hrouzková-Knotková, E.; Burda, H.; Sedláček, F. & Sumner, R. 2013. Vocalizations of the giant mole rat (*Fukomys mechowii*), a subterranean rodent with the richest vocal repertoire. *Bioacoustics*, **22**:87–107.
- Begall, S. & Burda, H. 2006. Acoustic communication and burrow acoustics are reflected in the ear morphology of the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae), a social fossorial rodent. *Journal of Morphology*, **267**:382–390. doi:10.1002/jmor.10411
- Begall, S.; Burda, H. & Schleich, C. 2007. *Subterranean rodents: News from underground*. Berlin, Springer, 398 p.
- Bennet-Clark, H.C. 1987. The tuned singing burrow of Mole Crickets. *Journal of Experimental Biology*, **128**:383–409. doi:10.1242/jeb.128.1.383
- Bergqvist, L.P. & Maciel, L. 1994. Icnofósseis de mamíferos (crotovinas) na planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **52**:359–377.
- Bezerra, B.; Souto, A.; Halsey, L. & Schiel, N. 2007. Observation of brown-throated three-toed sloths: mating behavior and the simultaneous nurturing of two young. *Journal of Ethology*, **26**:175–178.
- Blanco, R.E. & Jones, W.W. 2014. Estimation of hearing capabilities of Early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora) and palaeobiological implications. *Historical Biology*, **28**:390–397. doi:10.1080/08912963.2014.946415
- Blanco, R.E. & Rinderknecht, A. 2008. Estimation of hearing capabilities of Pleistocene ground sloths (Mammalia, Xenarthra) from middle-ear anatomy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**:274–276. doi:10.1671/0272-4634(2008)28[274:EOHCOP J]2.0.CO;2
- Blanco, R.E. & Rinderknecht, A. 2012. Fossil evidence of frequency range of hearing independent of body size in South American Pleistocene ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Comptes Rendus Palevol*, **11**:549–554. doi:10.1016/j.crpv.2012.07.003
- Blumstein, D.T. & Armitage, K.B. 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *American Naturalist*, **150**:179–200.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. 1998. *Principles of animal communication*. Sunderland: Sinauer Associates, 697 p.
- Buchmann, F.S.C.; Caron, F.; Lopes, R.P. & Tomazelli, L.J. 2003. Traços fósseis (paleotocas e crotovinas) da megafauna extinta no Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDOS DO QUATERNÁRIO, 9, 2003. Anais, Recife, CD-ROM.
- Buchmann, F.S.; Frank, H.T.; Ferreira, V.M.S. & Cruz, E.A. 2016. Evidência de vida gregária em paleotocas atribuídas a Mylodontidae (preguiças-gigantes). *Revista Brasileira de Paleontologia*, **19**:259–270. doi:10.4072/rbp.2016.2.09
- Buchmann, F.S.; Lopes, R.P. & Caron, F. 2009. Icnofósseis (paleotocas e crotovinas) atribuídos a mamíferos extintos no Sudeste e Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**:247–256. doi:10.4072/rbp.2009.3.07
- Carmo, F.F.; Carmo, F.F.; Buchmann, F.S.; Frank, H.T. & Jacobi, C.M. 2011. Primeiros registros de paleotocas desenvolvidas em formações ferríferas, Minas Gerais, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 31, 2011. Resumos, Ponta Grossa, SBE, p. 531–540.

- Chen, Z. & Wiens, J.J. 2020. The origins of acoustic communication in vertebrates. *Nature Communications*, **11**:369. doi:10.1038/s41467-020-14356-3
- Chiba, T. & Kajiyama, M. 1941. *The vowel: Its nature and structure*. Tokyo. Phonetic Society of Japan, 236 p.
- Christensen, C.G. & Waring, G.H. 1980. The “chuck” sound of the nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*). *Journal of Mammalogy*, **61**:737–738.
- Costa, F.R., Moura, P.H.A.G., Alves-Júnior, S.D.R., Rosa, P.S. & Nunes, I. 2022. Acoustic analysis of vocalization and the behavioral response associated to sound production of the nine banded armadillo *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Cingulata, Dasypodidae) in an agonistic context. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **62**:e202262018. doi:10.11606/1807-0205/2022.62.018
- Daws, A.G.; Bennet-Clark, H.C. & Fletcher, N.M. 1996. The mechanism of tuning of the Mole Cricket singing burrow. *Bioacoustics*, **7**:81–117. doi:10.1080/09524622.1996.9753321
- Dondas, A.; Isla, F. & Carballido, J. 2009. Paleocaves exhumed from the Miramar Formation (Ensenadan Stage-age, Pleistocene), Mar del Plata, Argentina. *Quaternary International*, **210**:44–50. doi:10.1016/j.quaint.2009.07.001
- Ehret, G. & Kurt S. 2010. Selective perception and recognition of vocal signals. In: S.M. Brudzynski (ed.) *Handbook of mammalian vocalization*, Amsterdam Academic Press, p. 125–134.
- Emmons, L.H. 1999. *Mamíferos de los Bosques Húmedos de América Tropical*. Santa Cruz de la Sierra, Editorial F.A.N., 298 p.
- Emmons, L.H.; Whitney, B.M. & Ross-Jr., D.L. 1998. *Sounds of neotropical rainforest Mammals: An audio field guide*. Chicago, Illinois, The University of Chicago Press.
- Farinã, R.A. & Blanco, R.E. 1996. *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of the Royal Society B*, **263**:1725–1729. doi:10.1098/rspb.1996.0252
- Feldhamer, G.; Thompson, B. & Chapman, J. 2003. *Wild animals of North America: Biology, management and Conservation*. Baltimore, Maryland, Johns Hopkins Press, 1216 p.
- Figueiredo, A.E.Q.; Frank, H.T.; Lima, L.G.; Buchmann, F.S.; Fornari, M.; Caron, F. & Lopes, R.P. 2012. La morfología de los túneles de paleovertebrados en el Sur de Brasil. In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 8, 2012. *Resúmenes*, Buenos Aires, CD-ROM.
- Fitch, W.T. 1997. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in *Rhesus macaques*. *Journal of the Acoustical Society of America*, **102**:1213–1222.
- Fitch, W.T. 2000. Skull dimensions in relation to body size in non-human primates: The causal bases for acoustic allometry. *Zoology*, **103**:40–58.
- Frank, H.T.; Althaus, C.E.; Dario, E.M.; Tramontina, F.R.; Adriano, R.M. & Almeida, M.L. 2015. Underground chamber systems excavated by Cenozoic ground sloths in the Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **18**:273–284.
- Frank, H.T.; Buchmann, F.S.; Lima, L.G.; Caron, F.; Lopes, R.P. & Fornari, M. 2011. Karstic features generated from large palaeovertebrate tunnels in southern Brazil. *Espeleo-Tema*, **22**:139–143.
- Frank, H.T.; Caron, F.; Lima, L.G.; Buchmann, F.S. & Fornari, M. 2022. Paleotocas da megafauna Cenozoica no município de Urubici (Santa Catarina, Brasil). *Revista Espeleologia Digital*, **3**:39–45.
- Frank, H.T.; Lima, L.G.; Gerhard, N.P.; Caron, F.; Buchmann, F.S.; Fornari, M. & Lopes, R.P. 2013. Description and interpretation of Cenozoic vertebrate ichnofossils in Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **16**:83–96. doi:10.4072/rbp.2013.1.07
- Frank, H.T.; Oliveira, L.D.; Vicroski, F.N.; Breier, R.; Pasqualon, N.G.; Araújo, T.; Buchmann, F.S.; Fornari, M.; Lima, L.G.; Lopes, R.P. & Caron, F. 2012. The complex history of a sandstone-hosted cave in the state of Santa Catarina, Brazil. *Espeleo-Tema*, **23**:87–101.
- Gaudin, T.J. & Croft, D.A. 2015. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *Journal of Mammalogy*, **96**:622–634.
- Gilmore, D.; Da Costa, C. & Duarte, D. 2001. Sloth biology: an update on their physiological ecology, behavior, and role as vectors of arthropods and arboviruses. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, **34**:9–25.
- Gilmore, D.; Duarte, D.F. & Peres da Costa, C. 2008. The physiology of two- and three-toed sloths. In: S.F. Vizcaino & W.J. Loughry (eds.) *The biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, p. 130–142.
- Goffart, M. 1971. *Function and form in the sloth*. New York, Pergamon Press, 225 p.
- Greene, H.W. 1988. Agonistic behavior by three-toed sloths, *Bradypus variegatus*. *Biotropica*, **21**:369–372.
- Heffner, R.S. & Heffner, H.S. 1992. Evolution of sound localization in mammals. In: D.B. Webster; R.R. Fay & A.N. Popper (eds.) *The Evolutionary Biology of Hearing*, Springer-Verlag, p. 691–715.
- Heth, G.; Frankenberg, E. & Nevo, E. 1986. Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia*, **42**:1287–1289. doi:10.1007/BF01946426
- Iturralde-Vinent, M.A. & MacPhee, R.D.E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **238**:1–95.
- Lacey, E.A. 2000. Spatial and social systems of subterranean rodents. In: E.A. Lacey; J.L. Patton & G.N. Cameron (eds.) *Life underground: The biology of subterranean rodents*, The University of Chicago Press, p. 257–296.
- Lange, S.; Burda, H.; Wegner, R.; Dammann, P.; Begall, S. & Kawalika, M. 2007. Living “in a “stethoscope”: Burrow-acoustics promote auditory specializations in subterranean rodents. *Die Naturwissenschaften*, **94**:134–138. doi:10.1007/s00114-006-0168-0
- Lopes, R.P.; Frank, H.T.; Buchmann, F.S. & Caron, F. 2017. *Megaichnus* igen. nov.: Giant paleoburrows attributed to extinct Cenozoic mammals from South America. *Ichnos - International Journal for Plant and Animal Traces*. **24**:133–145. doi:10.1080/10420940.2016.1223654
- Loughry, W.J. & McDonough, C.M. 2013. *The Nine-Banded armadillo: A natural history*. Oklahoma, University of Oklahoma Press, 344 p.
- MacPhee, R.D.E.; White, J.W. & Woods, C.A. 2000 New Megalonychid sloths (Phyllophaga, Xenarthra) from the Quaternary of Hispaniola. *The American Museum of Natural History*, **3303**:1–32.
- McDonald, H.G. 2006. Sexual dimorphism in the skull of Harlan’s ground sloth. *Contributions in Science*, **510**:1–9.

- Miño-Boilini, Á.R. & Zurita, A.E. 2015. Dimorphism in Quaternary Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra, Phyllophaga). *Palaeontologia Electronica*, **18**:1–16. doi:10.26879/434
- Montgomery, G.G. & Sunquist, M.E. 1974. Contact distress calls of young sloths. *Journal of Mammalogy*, **55**:211–213.
- Muizon, C.; MacDonald, H.G.; Salas, R. & Urbina, M. 2004. The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationship of the Nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**:387–397. doi:10.1671/2429a
- Munhoz, M.S. 2023. *Bioacústica em paleotocas atribuídas às preguiças gigantes (Megaichnus major)*. Universidade Estadual Paulista, Trabalho de Conclusão de Curso, 29 p.
- Munhoz, M.S. & Buchmann, F.S. 2021. Atenuação acústica em paleotocas. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNESP, 30, 2021. *Resumos*, UNESP, p.1.
- Naples, V.L. 1990. Morphological changes in the facial region and a model of dental growth and wear pattern development in *Nothrotheriops shastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **10**:372–389.
- Nevo, E. 1999. *Mosaic evolution of subterranean mammals: Regression, progression and global convergence*. New York, Oxford Science Publications, 448 p.
- Nowak, R. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Baltimore, Maryland, The John Hopkins University Press. 1936 p.
- Ogando, R.; Frank, H.T.; Lima, L.G.; Caron, F.; Buchmann, F.S.; Fornari, M. & Lopes, R.P. 2010. Paleocuevas en la región de la Formación Tacuarembó (Cuenca del Paraná), Uruguay. In: ENCUESTRO URUGUAYO DE ESPELEOLOGÍA, 2, 2010. *Anais*, Montevideo.
- Owings, D.H. & Morton, E.S. 1998. *Animal vocal communication: A new approach*. Cambridge, New York, Cambridge University Press, 284 p.
- Padberg-Drenkpol, J.H.A. 1933. Misteriosas galerias subterrâneas em Santa Catharina. *Boletim do Museu Nacional*, **9**:83–91.
- Penna, M. & Solís, R. 1999. Extent and variation of sound enhancement inside burrows of the frog *Eupsophus emiliopugini* (Leptodactylidae). *Behavioral, Ecology and Sociobiology*, **47**:94–103. doi:10.1007/s002650050654
- Plassmann, W. & Brändle, K. 1992. A functional model of the auditory system in mammals and its evolutionary implications. In: D.B. Webster, R.R. Fay & A.N. Popper (eds.) *The Evolutionary Biology of Hearing*, Springer-Verlag, p. 637–653.
- Prozesky-Schulze, L.; Prozesky, O.; Anderson, F. & Van der Merwe, G.J.J. 1975. Use of a self-made sound baffle by a tree cricket. *Nature*, **255**:142–143. doi:10.1038/255142a0
- Pujos, F.; De Iuliis, G. & Cartelle, C. 2016. A Paleogeographic overview of tropical fossil sloths: Towards an understanding of the origin of extant suspensory sloths. *Journal of Mammal Evolution*, **24**:19–38.
- Quilliam, T.A. 1966. The mole's sensory apparatus. *Journal of Zoology*, **149**:76–88. doi:10.1111/j.1469-7998.1966.tb02986.x
- Quintana, C.A. 1992. Estructura interna de una paleocueva, posiblemente de un Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Pleistoceno de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana*, **29**:87–91.
- Rocha, F.L. & Mourão, G. 2006. An agonistic encounter between two giant anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *Edentata*, **7**:50–51.
- Rosowski, J.J. 1992. Hearing in transitional mammals: Predictions from the middle-ear anatomy and hearing capabilities of extant mammals. In: D.B. Webster, R.R. Fay & A.N. Popper (eds.) *The Evolutionary Biology of Hearing*, Springer-Verlag, p. 615–631.
- Ruchkys, U.A.; Bittencourt, J.B. & Buchmann, F.S. 2014. A paleotoca da Serra do Gandarela e seu potencial como geossítio do Geoparque Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Caderno de Geografia*, **24**:249–263.
- Schleich, C.E. & Antenucci, D.C. 2009. Sound transmission and burrow characteristics of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Acta Theriologica*, **54**:165–170.
- Schleich, C. & Francescoli, G. 2018. Three decades of subterranean acoustic communication studies. In: M. Dent; R. Fay & A. Popper (eds.) *Rodent bioacoustics*, Springer, p. 43–69 (Springer Handbook of Auditory Research 67). doi:10.1007/978-3-319-92495-3_3
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie: 1. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **96**:421–452.
- Schmidt, T.L. 2012. Ethogram of the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) in captivity: an experience in the TEMAIKÈN Foundation. *Edentata*, **13**:38–49, doi:10.5537/020.013.0105
- Shabel, A. 2011. *Mammals of the Southern Hemisphere*. New York, Marshall Cavendish Corporation, 206 p.
- Shiple, C.; Stewart, B.S. & Bass, J. 1992. Seismic communication in northern elephant seals. In: J.A. Thomas; R.A. Kastelein & A.Y. Supin (eds.) *Marine Mammal Sensory Systems*, Marshall Cavendish Reference, p. 553–562.
- Smith, P. 2011. Handbook of the Mammals of Paraguay, *Cabassous unicinctus*. *Fauna Paraguay*, **40**:1–10.
- Soares, C.A. & Carneiro, R.S. 2002. Social behavior between mothers and young of sloths *Bradypus variegatus* Schinz, 1825 (Xenarthra: Bradypodidae). *Brazilian Journal of Biology*, **62**:249–252.
- Sousa, P.C.; Amorim, R.N.L.; Lima, G.L.; Paiva, A.L.C.; Paula, V.V.; Freitas, C.I.A. & Silva, A.R. 2016. Establishment of an anaesthetic protocol for semen collection by electroejaculation in six-banded armadillos (*Euphractus sexcinctus* Linnaeus, 1758). *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, **68**:1595–1601.
- Superina, M. 2008. The ecology of the pichi *Zaedyus pichiy* in western Argentina. In: S.F. Vizcaino & W.J. Loughry (eds.) *The biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, p. 313–318.
- Talmage, R. & Buchanan, G. 1954. The armadillo: A review of its natural history, ecology, anatomy and reproductive physiology. *The Rice Institute Pamphlet*, **41**:1–12.
- Taylor, A.M.; Charlton, B.D. & Reby, D. 2016. Vocal production by terrestrial mammals: Source, filter, and function. In: R. Suthers; W. Fitch; R. Fay & A. Popper (eds.) *Vertebrate sound production and acoustic communication*, Springer, p. 229–259 (Springer Handbook of Auditory Research 53). doi:10.1007/978-3-319-27721-9_8
- Tejada, J.V.; Flynn, J.J.; MacPhee, R.; O'Connell, T.C.; Cerling, T.E.; Bermudez, L.; Capuñay, C.; Wallsgrove, N. & Popp, B.N. 2021. Isotope data from amino acids indicate Darwin's ground sloth was not an herbivore. *Scientific Reports*, **11**:18944. doi:10.1038/s41598-021-97996-9
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Garrone, M.C.; Domingo, L.; Ferigolo, J.; Cruz, E.L.; Sanz-Pérez, D.; Fernández-Jalvo, Y. & Cerda, I.A. 2020. Gregariousness in the giant sloth *Lestodon* (Xenarthra): multi-proxy approach of a bonebed from the Last Maximum Glacial of Argentine Pampas. *Scientific Reports*, **10**:10955. doi:10.1038/s41598-020-67863-0

- Varela, L.; McDonald, H.G. & Fariña, R. 2021. Sexual dimorphism in the fossil ground sloth *Lestodon armatus* (Xenarthra, Folivora), *Historical Biology*, **34**:525–537.
- Vizcaíno, S. F.; Bargo, M. S. & Fariña, R. 2008. Form, function and paleobiology in Xenarthrans. In: Vizcaíno, S. F. & Loughry, W. J. (eds.) *The Biology of the Xenarthra*, Florida University Press, p. 86–99.
- Vizcaíno, S.F.; Zárate, M.; Bargo, M.S. & Dondas, A. 2001. Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Palaeontologica Polonica*, **46**:157–169.
- Wainwright, M. 2002. *The natural history of Costa Rican mammals*. Ithaca, New York, Cornell University Press, 388 p.
- Zárate, M.A.; Bargo, M.S.; Vizcaíno, S.F.; Dondas, A. & Scaglia, O. 1998. Estructuras biogénicas en el Cenozoico tardío de Mar del Plata (Argentina) atribuibles a grandes mamíferos. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, **5**:95–103.

Received: 12 August 2023. Accepted: 21 December 2024.

Associated editor: Ana Maria Ribeiro
Editor-in-chief: Matias do Nascimento Ritter