

# A HISTOLOGIA COMO UMA FERRAMENTA NO ESTUDO DOS FÓSSEIS: CONSIDERAÇÕES SOBRE A PALEOHISTOLOGIA EM MAMÍFEROS COM CARAPAÇA ÓSSEA

Yumi Asakura<sup>1</sup>  
Edison Vicente Oliveira<sup>1</sup>

10.51359/1980-8208/estudosgeologicos.v29n1p196-210

<sup>1</sup>Laboratório de Paleontologia (PALEOLAB), DGEO-CTG-UFPE,  
[oliveirayumi@gmail.com](mailto:oliveirayumi@gmail.com), [edison.vicente@ufpe.br](mailto:edison.vicente@ufpe.br)

## RESUMO

Mesmo após milhões de anos de soterramento, muitos vertebrados ainda apresentam a estrutura histológica do tecido ósseo preservada. Aspectos ontogenéticos, reconhecimento de feições fossildiagnéticas, aprimoramento de estudos sistemáticos e anatômicos são os principais pontos abordados pelos estudos paleohistológicos. Dentre os vertebrados, os grupos mais estudados por esta ótica foram os dinossauros, pterossauros, ictiossauros, crocodilomorfos, testudines, cinodontes e peixes, sendo ainda discretos os estudos realizados com mamíferos, especialmente os mamíferos com carapaça óssea. Este trabalho pretende reunir o conhecimento disponível acerca da histologia de osteodermos de mamíferos cingulados, de forma a apresentar um panorama dos trabalhos atuais e um ponto de partida para futuros trabalhos.

**Palavras chave:** Microestrutura óssea, osteodermos, Cingulata, Xenarthra, tecido ósseo.

## ABSTRACT

Even after millions of years of burial, many vertebrates still display the histological structure of preserved bone tissue. Ontogenetic aspects, recognition of fossildiagenetic features, improvement of systematic and anatomical studies are the main points addressed by paleohistological studies. Among the vertebrates, the most studied groups were the dinosaurs, pterosaurs, ichthyosaurs, crocodylomorphs, testudines, cynodonts and fish, being also discreet the studies carried out with mammals, especially the cingulates. This study aims to review the work on osteoderms histology of cingulate mammals, presenting a panorama of current works and a starting point for future works.

**Keywords:** Bone microstructure, osteoderms, Cingulata, Xenarthra, bone tissue.

## INTRODUÇÃO

A Ordem Cingulata é caracterizada principalmente pelo corpo coberto por uma armadura dérmica (osteodermos), que são os elementos ósseos mais frequentes e abundantes no registro fóssil desta ordem (Vizcaíno *et al.*, 2008; Carlini & Zurita, 2010). Os osteodermos constituem um osso tegumentar com alto potencial de fossilização

(Ameghino, 1889; Hill, 2006) e apresentam ornamentação que varia muito de um gênero para outro, bem como de uma espécie para outra, razão pela qual essa característica é utilizada com frequência em estudos taxonômicos (Ameghino, 1889; Scillato-Yané, 1976; Paula Couto, 1979; Vickaryous & Hall, 2006; Carlini & Zurita, 2010; Fernicola & Porpino, 2012). Justamente por serem os elementos esqueléticos mais abundan-

tes no registro fóssil do grupo, os osteodermos são o principal foco das pesquisas morfológicas e histológicas de cingulados.

A estrutura do tecido ósseo é composta por um tecido conjuntivo mineralizado produzido por deposição de hidroxiapatita, fosfato de cálcio cristalino e, nas partes interiores, por osteócitos e numerosos canais vasculares (Chinsamy *et al.*, 1995; Hall, 2005). Após a morte, os componentes orgânicos, incluindo as células e vasos sanguíneos, se decompõem, ao passo que a porção inorgânica fossiliza, mantendo, assim, a microestrutura óssea e preservando a forma dos componentes decompostos (Ricqlès *et al.*, 1998).

Os estudos sobre xenartros conduzidos por Hill (2006), Wolf (2007), Krmpotic *et al.* (2009), Wolf *et al.* (2012) e Da Costa Pereira *et al.* (2014), mostram que as características da microestrutura anatômica dos osteodermos são altamente relevantes para os estudos das relações evolutivas, além de fornecerem caracteres diagnósticos em níveis taxonômicos mais baixos (gênero e mais raramente espécie), e informações sobre estruturas de tecido mole que não foram preservados em fósseis.

Atualmente, é notável o significativo aumento da utilização da paleohistologia aplicadas a inúmeros grupos fósseis (Chinsamy *et al.*, 2013; Nakajima *et al.*, 2014; Sayão *et al.*, 2016; Evans *et al.*, 2018). Inferências sobre aspectos ontogenéticos e fisiológicos, reconhecimento de feições fossildiagnósticas, diagnóstico de paleopatologias, aprimoramento de estudos sistemáticos e anatômicos tem sido os principais pontos abordados por esses estudos (Chinsamy *et al.*, 2009; Ricqlès, 2011; Houssaye, 2014).

Este trabalho objetiva sintetizar as informações disponíveis sobre a paleohistologia de cingulados fósseis, apresentando um panorama da atual situação das pesquisas envolvendo essa técnica.

## BREVE HISTÓRICO

O processo de fossilização envolvendo ossos revela muito mais do que a forma externa dos tecidos esqueléticos, preservando também a sua estrutura microscópica, e o seu estudo é chamado de paleohistologia (Padian, 2013). O termo “paleohistologia”, criado por Godrich em 1913, refere-se ao estudo dos diferentes níveis de organização dos tecidos mineralizados, como osso, cartilagem calcificada, dentina, esmalte, tendões ossificados, etc. através da análise de sessões delgadas de fósseis (Lamm, 2007; Houssaye, 2014).

A origem da paleohistologia de vertebrados é incerta, sendo obvio que o domínio da técnica de cortes em materiais duros e o desenvolvimento dos equipamentos de microscopia foram um pré-requisito importante para o início desta área de estudo (Ricqlès *et al.*, 2004).

A análise óssea em nível celular data da invenção do microscópio, pois foram iniciados pelos próprios inventores do equipamento, Leeuwenhoek & Havers (Ricqlès *et al.*, 2004; Hoole, 2010; Sanchez *et al.*, 2012). Em 1673, Van Leeuwenhoek foi um dos primeiros cientistas a analisar cortes de material de animais e plantas usando um microscópio óptico (Sanchez *et al.*, 2012). Na mesma época, Robert Hook observou uma grande diversidade de organismos, sendo inclusive o primeiro pesquisador a analisar fósseis ao microscópio, estudando madeiras fossilizadas e conchas de moluscos (Davidson, 2010).

O considerado pai da petrografia microscópica, Henry Clifton Sorby realizou seu primeiro corte petrográfico em 1849 (Lamm, 2013). A pesquisa de Sorby data quase 200 anos depois dos primeiros trabalhos de Leeuwenhoek e de Hooke relacionados à histologia de ossos de animais (Ricqlès *et al.*, 2004; Davidson, 2010; Sanchez *et al.*, 2012).

Ao longo dos anos a técnica usada para confeccionar as lâminas vem sendo

aprimorada constantemente. A partir dos anos 60, começou a ser utilizado componentes básicos empregados até hoje em dia, como resinas e lâminas com borda diamantadas para as máquinas de corte (Chinsamy & Raath, 1992; Wilson, 1994; Ahmed & Voort, 2003). Isso levou ao aprimoramento da técnica, e conseqüentemente à produção de lâminas mais duradouras e informativas (Lamm, 2013). Stein & Sander (2009) desenvolveram um método alternativo de perfuração de núcleo que é menos destrutivo que o método convencional. Porém, o método de Stein & Sander (2009) possui uma limitação importante que é uma visão restrita do córtex, além de depender da boa preservação dos espécimes.

A grande revolução da paleohistologia veio com os trabalhos dos pesquisadores Donald Enlow e Armand Ricqlès, entre as décadas de 1960 e 1970, que demonstraram em seus trabalhos o valor expressivo das análises da microestrutura óssea apresentando um extenso estudo histológico comparativo em vertebrados, tanto fósseis como viventes. Ricqlès nos seus trabalhos “*Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrápodes*” (1975–1978), usou a microanatomia do osso para inferir o estilo de vida de muitos vertebrados basais, como os stegocefalios do Paleozoico (1981) e de amniotas (1974), além de propor a padronização da nomenclatura dos tecidos ósseos. Essa nomenclatura reflete, principalmente, a densidade e a orientação da vascularização, a orientação das fibras colágenas e a densidade de ósteons secundários (Laurin, 2011). Francillon-Vieillot *et al.* (1990) discutiu detalhadamente o desenvolvimento e evolução da estrutura hierárquica do osso. Esses trabalhos são usados até hoje na classificação e interpretação das estruturas ósseas e seus processos.

A paleohistologia começou oferecendo caracteres diagnósticos, usados

para reconhecer e classificar os fósseis em contextos taxonômicos, independentemente de qualquer implicação paleobiológica (Ricqlès, *et al.*, 2004; Ricqlès, 2011). No entanto, durante as últimas três décadas, pesquisas paleohistológicas tem focado principalmente em desvendar as numerosas e complexas causas que explicam os padrões e processos da evolução de vertebrados, demonstrando ser uma poderosa ferramenta para a reconstrução biológica tanto de fósseis como organismos vivos (Ricqlès, 2011).

A taxa relativa de formação do osso é indicada pela textura da matriz fibrilar, enquanto a natureza do osso compacto primário proporciona uma avaliação direta se a sua deposição foi contínua ou interrompida (Chinsamy, 1997). A quantidade de formação óssea secundária descreve o grau de reabsorção óssea primária e subsequente deposição (Chinsamy, 1997; Hall, 2005; Huttenlocker *et al.*, 2013). Além disso, a organização interna do osso indica processos de remodelação e de realocação de crescimento, incluindo adaptações funcionais da morfologia óssea. Assim, a osteohistologia consegue refletir a ontogenia, dinâmica de crescimento, as adaptações biomecânicas, bem como os vários eventos que pontuam a história de vida de um animal (Chinsamy, 1997).

As diferenças histológicas preservadas localmente em um esqueleto, ou entre os ossos homólogos em espécies diferentes, não são apenas as conseqüências - e expressões - de crescimento, modelagem e remodelamento ósseo (Ricqlès, 2011). Ao contrário, eles nos mostram as causas biológicas reais de especificidade do crescimento em ação e da formação da morfologia local durante o desenvolvimento (Enlow, 1963; Ricqlès, 2011).

## A PALEOHISTOLOGIA EM DIFERENTES TETRÁPODES

A histologia está se tornando essencial em várias áreas da paleontologia, como a tafonomia (Jans *et al.*, 2004), determinação de idade (Maat *et al.*, 2006), complementando análises de DNA (Guarino *et al.*, 2006), no estudo de proteínas (Schmidt-Schultz & Schultz, 2004), e em diagnósticos de paleopatologias (De Boer *et al.*, 2013). A paleohistopatologia se tornou uma ferramenta confiável na diferenciação entre tumores, distúrbios metabólicos e doenças infecciosas já que características histo-arquiteturais específicas podem estar ligadas a determinadas doenças (Schultz, 2001; De Boer *et al.*, 2013).

O número de pesquisas que aplicam essa metodologia em diversos grupos fósseis vem aumentando cada vez mais no mundo todo (e.g Chinsamy *et al.*, 2013; Nakajima *et al.*, 2014; Woodward *et al.*, 2014). Dentre os vertebrados, os grupos mais estudados até então foram dinossauros (Horner *et al.*, 1999; Horner *et al.*, 2000; Sander *et al.*, 2006; Stein & Prondvai, 2014; Evans *et al.*, 2018), ictiossauros (Houssaye *et al.*, 2018), pterossauros (Ricqlès *et al.*, 2000; Duque & Barreto, 2018; Cheng *et al.*, 2018), crocodilomorfos (Woodward *et al.*, 2011; Andrade & Sayão, 2014; Buffrénil *et al.*, 2015), testudines (Scheyer *et al.*, 2007), cinodontes (Botha & Chinsamy, 2000) e mais recentemente mamíferos (Kolb *et al.*, 2015).

Implicações evolutivas para os osteodermos da tartaruga de casco mole da Família Trionychidae foram descritas por Scheyer *et al.* (2007), onde o padrão histológico do osteodermo indica uma estrutura “plywood” que seria a chave adaptativa desse grupo, permitindo o achatamento da carapaça e redução da necessidade mineral sem, no entanto,

desestabilizar a biomecânica, aumentando assim a sua agilidade natatória.

Chinsamy *et al.* (2013) demonstraram o poder desta ferramenta ao fazer a primeira identificação de sexo em uma ave do Mesozoico, *Confuciusornis sanctus* Hou *et al.* 1995, através de análises histológicas em ossos longos, concluído que o espécime em questão era uma fêmea que tinha acabado de pôr ovos antes de morrer. Os autores identificaram a presença de osso medular, um tipo de tecido ósseo exclusivo de aves fêmeas em período reprodutivo. Este trabalho fornece informações importantes sobre o início da maturidade sexual e o alcance do tamanho corporal adulto dessa e de outras aves primitivas.

Aureliano *et al.* (2018) realizaram análises histológicas em um espinossau-ro, um grupo pouco conhecido devido ao seu registro fóssil incompleto, tendo seus resultados contribuído para o conhecimento relacionado à paleobiologia desses animais.

Não só ossos longos são utilizados na paleohistologia. Em geral, todos os tecidos biomineralizados dos vertebrados, como os dentes, também são analisados com o uso desta técnica, como demonstrado por Haridy *et al.* (2017) que aplicaram a histologia para entender os modelos de substituição em dentes acrodontes.

Além de ossos longos e dentes, há também vários trabalhos recentes explorando implicações filogenéticas e funcionais da histologia comparativa de osteodermos em répteis (Scheyer & Sander, 2009; Andrade & Sayão, 2014; Pereira, 2014) e mamíferos xenartros (Hill, 2006; Wolf *et al.*, 2012; Da Costa Pereira *et al.*, 2014).

Woodward *et al.* (2018) fizeram um extensivo estudo paleohistológico em dinossauros hipsilophodontídeos da Austrália, sendo estes os primeiros a realizarem uma análise histológica ontogenética em múltiplos espécimes. Este trabalho atenta ainda para as limitações

da técnica, principalmente em relação ao número de amostras utilizado nos estudos, enfatizando ainda a importância de combinar análises histológicas com dados morfológicos, geológicos, entre outras linhas de pesquisas.

Além dos estudos descritivos qualitativos, é possível ainda trabalhar com dados histológicos quantitativos através de softwares como *Bone Profiler* (Girondot & Laurin, 2003) e *BoneJ* (Doube *et al.*, 2010), que oferecem dados como taxa de compactação, parâmetros relacionados à trabécula, comprimento das fibras, entre outros. Diversos trabalhos já utilizaram esses softwares (Straeh *et al.*, 2013; Amson *et al.*, 2014; Asakura *et al.*, 2017), principalmente para relacionar a taxa de compactação do osso com o estilo de vida da espécie (Laurin *et al.*, 2004; Scheyer & Sander, 2009; Amson *et al.*, 2014)

As considerações de Woodward *et al.* (2018) são importantes também ao lembrar que embora os fósseis venham sendo seccionados por séculos, eles nunca foram amostrados sistematicamente, até pelo menos recentemente. Os espécimes estão sendo sistematizadas para ter uma abordagem explícita e padronizada de amostragem, com o objetivo de identificar e controlar o maior número possível de variáveis (Padian, 2013), já que a capacidade de padronizar as amostras é a maior dificuldade das análises paleohistológicas.

## PALEOHISTOLOGIA EM XENATROS CINGULADOS

Os cingulatas alcançaram uma grande diversidade ao longo do Cenozoico, com representantes desde o Eoceno tardio até os dias de hoje, tendo mais de 200 espécies já descritas para os Glyptodontidae (McKenna & Bell, 1997; Carlini & Zurita, 2010; Zurita *et al.*, 2016), constituindo o grupo de maior diversidade taxonômica. Dentre este número de espécies descritas, aproxi-

madamente 30 táxons tiveram o padrão histológico de seus osteodermos analisados (Quadro 1), demonstrando que essas características são de extrema relevância para os estudos das relações evolutivas, além de fornecerem caracteres potencialmente diagnósticos a nível de espécie (Hill, 2006; Wolf, 2007; Krmpotic *et al.*, 2009; Wolf *et al.*, 2012; Da Costa Pereira *et al.*, 2014).

O alto grau de diversidade morfológica e histológica nos osteodermos de Xenarthra foi demonstrado por Hill (2006), Krmpotic *et al.* (2009), Wolf *et al.* (2012), Da Costa Pereira *et al.* (2014), Asakura *et al.* (2017) e Araújo & Porpino (2018). As principais características dos osteodermos dos cingulatas incluem uma estrutura geralmente “diploe-like” (Fig.1), que consiste em uma região do osso trabecular interposta entre camadas superficiais e profundas do osso compacto (Hill, 2006; Wolf, 2007). No entanto, a organização da região central do osteodermo difere entre os grupos. Pampatérios e gliptodontes apresentam geralmente uma região central marcada por um tecido ósseo esponjoso bem desenvolvido, já os dasipodídeos são caracterizados por um tecido ósseo esponjoso fracamente desenvolvido na região central (Wolf, 2007). Dasipodídeos mais derivados, como *Tolypeutes tricinctus* Lineu, 1758, apresentam a região central diferenciada com um tecido esponjoso bem marcado (Wolf, 2007).

Apesar da alta variabilidade interespecífica nos osteodermos, algumas características são comuns a todos gliptodontídeos (Hill, 2006). Estas características (Quadro 2), que incluem um elevado teor de feixes de fibras mineralizadas, linhas de crescimento e camadas superficiais e profundas densas e escassamente vascularizadas (Wolf *et al.*, 2012), também são comuns para os osteodermos de outros vertebrados (Scheyer & Sander, 2004).

Quadro 1 - Listagem dos táxons fósseis com padrões histológicos do osteodermo já descritos.

	<b>Táxon</b>	<b>Referência</b>
Dasypodidae	<i>Astegotherium dichotomus</i>	Ciancio <i>et al.</i> (2017)
	<i>Dasypus bellus</i>	Hill (2006); Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Eutatus</i> sp.	Krmpotic <i>et al.</i> (2009)
	<i>Meteutatus lageniformis</i>	Ciancio <i>et al.</i> (2017)
	<i>Parutaetus chicoensis</i>	Ciancio <i>et al.</i> (2017)
	<i>Prozaedyus</i> sp.	Wolf (2007)
	<i>Riostegotherium yanei</i>	Victor (2011)
	<i>Sadypus</i> sp.	Ciancio <i>et al.</i> (2017)
	<i>Stegosimpsonia</i> sp.	Ciancio <i>et al.</i> (2017)
	<i>Stegotherium variegatum</i>	Ciancio <i>et al.</i> (2017)
	<i>Pachyarmatherium brasiliense</i>	Da Costa Pereira <i>et al.</i> (2014), Oliveira <i>et al.</i> (2013)
	<i>Utaetus buccatus</i>	Ciancio <i>et al.</i> (2017)
Pampatheriidae	<i>Holmesina floridanus</i>	Hill (2006); Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Holmesina</i> sp.	Chávez-Aponte <i>et al.</i> (2008); Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Kraglievichia</i> sp.	Wolf (2007); Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Pampatheriidae</i> indet.	Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Pampatherium humboldtii</i>	Wolf (2007); Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Pampatherium typum</i>	Wolf <i>et al.</i> (2012)
Glyptodontidae	<i>Cochlops</i> sp.	Wolf (2007)
	<i>Doedicurus giganteus</i>	Hill (2006)
	<i>Glyptodon</i> sp.	Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Glyptodon clavipes</i>	Wolf (2007); Chávez-Aponte <i>et al.</i> (2008); Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Glyptodon reticulatus</i>	Hill (2006)
	<i>Glyptotherium</i> cf. <i>arizonae</i>	Hill (2006)
	<i>Glyptotherium floridanum</i>	Hill (2006)
	<i>Glyptotherium</i> sp.	Wolf <i>et al.</i> (2012); Da Costa Pereira <i>et al.</i> (2014); Araújo & Porpino (2018); Luna <i>et al.</i> (2018)
	<i>Neuryurus</i> sp.	Asakura <i>et al.</i> (2017)
	<i>Panochthus frezelianus</i>	Hill (2006)
	<i>Panochthus jaguaribensis</i>	Da Costa Pereira <i>et al.</i> (2014)
	<i>Panochthus</i> sp.	Hill (2006); Da Costa Pereira <i>et al.</i> (2014); Asakura <i>et al.</i> (2017); Araújo & Porpino (2018)
	<i>Panochthus tuberculatus</i>	Wolf <i>et al.</i> (2012)
	<i>Propalaehoplophorus</i> sp.	Wolf (2007); Wolf <i>et al.</i> (2012)
<i>Incertae sedis</i>	<i>Eocoleophorus glyptodontoides</i>	Victor (2011)

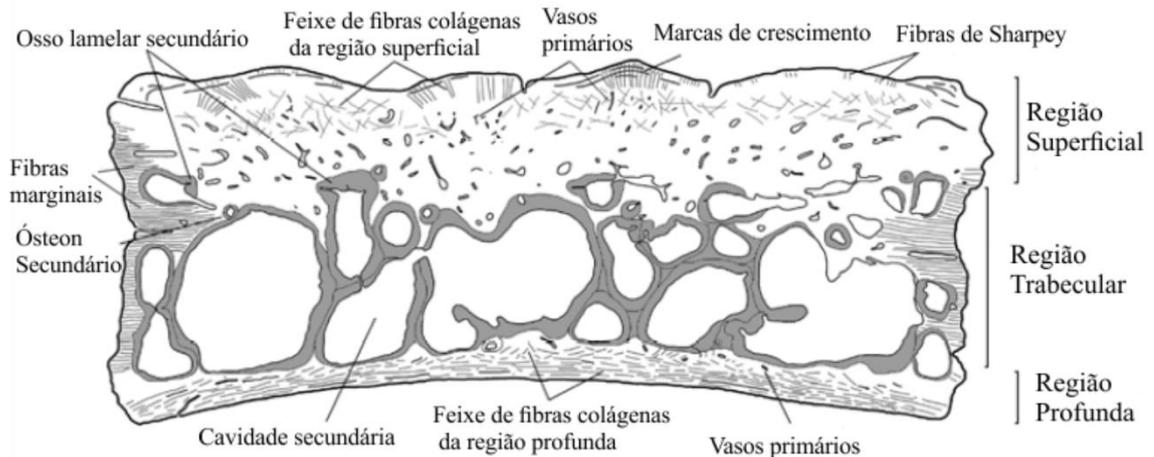


Figura 1 – Representação de um osteodermo padrão de Cingulata (baseado em *Tolypeutes tricinctus*), mostrando a divisão das regiões e as estruturas encontradas em cada região (Adaptado de Wolf, 2007).

No geral, os pampatérios apresentam uma conformação histológica básica similar aos dasipodídeos e gliptodontídeos, porém exibem, diferentemente dos outros grupos, fibras marginais marcadamente organizadas em feixes que se cruzam em vários ângulos (Wolf, 2007). Apesar de aparentemente serem semelhantes aos dasipodídeos, os pampatérios exibem indícios de uma relação mais próxima com os gliptodontes. Por exemplo, o arranjo dos feixes de fibras dentro das regiões superficiais e profundas é similar em gliptodontes e pampatérios (Hill, 2006; Wolf, 2007; Wolf *et al.*, 2012). Embora não proponha uma resposta definitiva ao problema sistemático, Wolf *et al.* (2012) definem como sinapomorfia dos pampatérios esse arranjo incomum das fibras encontrados nas margens dos osteodermos.

Os trabalhos de Hill (2006) e Wolf *et al.* (2012) talvez sejam os mais detalhados, aplicando os dados histológicos em inferências sobre crescimento, sistemática e adaptações biomecânicas. Hill (2006) apresenta dados tanto de osteodermos de cingulatas (gliptodontes, dasipodídeos e pampatérios) como de pilosas, estabelecendo a extensão da variabilidade histológica e morfológica desse elemento ósseo dentro do clado Xenartra. Wolf *et al.* (2012) estudaram osteodermos de pampatérios, discutindo a posição sistemática do grupo e avaliando mecanismos ontogenéticos e biomecânicos. Os autores sugerem que a ossificação metaplástica do tecido conjuntivo dérmico é um dos principais processos de crescimento do osteodermo durante a vida pós-embriônica.

Quadro 2 - Principais características da organização histológica dos osteodermos de gliptodontes (Adaptado de Wolf *et al.*, 2012).

Região	Tipo de Osso	Vascularização	Aparência dos feixes de fibras de colágeno	Arranjo dos feixes de fibras de colágeno
Superficial	Esponjoso para compacto; principalmente (em espécimes maduros): secundário; lamelar. Também: primário, lamelar	Ósteons/Cavidades secundário abundantes	Fino	Principalmente: osso lamelar. Também: perpendicular à superfície; fibras de Sharpey do periósteo
Central	Trabecular; secundário; lamelar	Esponjoso totalmente desenvolvido	Típico de osso lamelar	Típico de osso lamelar
Profunda	Compacto; primário; principalmente metaplástico	Moderado a justo	Grosso; frouxamente empacotado, ramificado	Irregular a radial
Margens	Compacto: primário; metaplástico		Fino; paralelo	Perpendicular às superfícies marginais

Um exemplo importante que demonstra a necessidade de usar espécimes bem identificados é o caso do gliptodonte *Panochthus* Burmeister, 1886. A ornamentação dos osteodermos das diferentes espécies desse gênero é bastante semelhante, além de ser comumente confundido com o gliptodonte *Neuryurus* Ameghino, 1889, dificultando a sua identificação com precisão. Da Costa Pereira *et al.* (2014) utilizam um osteodermo que possivelmente é de *Panochthus greslebini* Castellanos, 1942 e um osteodermo de *Panochthus jaguari-bensis* Moreira, 1965 que pode ser um fragmento do escudo cefálico. Já Wolf *et al.* (2012) utilizam *Panochthus tuberculatus* Owen, 1845, porém não descreve isoladamente e sim em conjunto com outros gliptodontídeos, apresentando apenas uma tabela de características gerais, não sendo possível definir as características exclusivas dessa espécie. A única espécie bem descrita é *Panochthus frenzelianus* Lydekker, 1895 cuja identificação do exemplar não é ambí-

gua (Hill, 2006). Asakura *et al.* (2017) descrevem as diferenças entre os gêneros *Panochthus* e *Neuryurus*, acrescentando às diferenças histológicas uma análise quantitativa do grau de compactação óssea, o que confirmou a diferença do padrão histológico dos dois táxons. Nesse caso, a definição de um padrão histológico poderia ser utilizada em comparações e análises sistemáticas.

Além desses importantes trabalhos, outras pesquisas inovadoras têm sido conduzidas em cingulatas, como por exemplo Ciancio *et al.* (2017) que utilizaram pela primeira vez microtomografia em osteodermos de dasipodídeos extintos. O resultado permitiu a reconstrução 3D das cavidades internas, possibilitando relacionar a variação do volume e extensão dessas cavidades com as mudanças das condições climáticas e ambientais nas diferentes regiões (Ciancio *et al.*, 2017). Luna *et al.* (2018) descreve pela primeira vez o padrão histológico de osteodermos de indivíduos adultos e juvenis do glipto-

donte *Glyptodon* sp. fomentando futuras discussões sobre a ontogenia desse grupo.

Ao mesmo tempo em que os osteodermos dos cingulados têm recebido grande atenção por parte da histologia, as pesquisas com ossos longos de xenarthras são escassas (Straehl *et al.*; 2013; Amson *et al.*, 2014). Straehl *et al.* (2013) é o primeiro trabalho que utiliza ossos longos dos dois grandes grupos de Xenarthra (Cingulata e Pilosa). Os autores analisaram o padrão histológico e o grau de compactação dos ossos longos (úmero, fêmur, rádio, ulna e tibia) de 22 táxons. Os resultados apresentados mostram o grande potencial dessa linha de pesquisa, onde os parâmetros de compactação óssea indicaram um padrão no fêmur que separa os dois grupos, com os cingulados tendo um menor grau de compactação que as pilosas e ainda uma relação alométrica entre o grau de compactação do fêmur e úmero.

## PERSPECTIVAS PARA O FUTURO

A paleohistologia constitui uma ferramenta de domínio interdisciplinar, onde a colaboração envolvendo biólogos e paleobiólogos contribuirá para o aporte significativo de conhecimento na biologia evolutiva como um todo. Apesar do aprimoramento da metodologia, a prática usual da histologia óssea ainda envolve técnicas de seccionamento destrutivas de ossos completos, dentes, osteodermos ou quaisquer outros tecidos duros preservados.

Por ser um método destrutivo, os estudos paleohistológicos tem sido limitado apenas a espécimes isolados ou fragmentados, impedindo análises comparativas substanciais. O maior desafio dos pesquisadores focados na paleohistologia tem sido convencer os curadores das coleções a doar material para seccionar. Atualmente, todo material escolhido para ser cortado deve ser, antes de tudo, fotografado, moldado e replicado.

Assim, todas as feições morfológicas são preservadas para futuros trabalhos.

No entanto, o século XXI trouxe grandes avanços tecnológicos para a ciência, entre eles o uso das tomografias computadorizadas (CT scan) na paleontologia (Tafforeau *et al.*, 2006). Essa técnica não destrutiva permite acessar a estrutura interna dos fósseis e, muito mais que as técnicas histológicas convencionais, permite a reconstrução da arquitetura óssea em três dimensões, porém não alcança uma resolução histológica (Cunningham *et al.*, 2014). Para obter um resultado ainda mais refinado é necessário usar uma fonte de luz síncroton (Tafforeau *et al.*, 2006; Sanchez *et al.*, 2012). A histologia virtual por síncroton é o novo passo para acessar os caracteres histológicos em imagens 3D de alta resolução de uma maneira não-destrutiva (Murdock *et al.*, 2013; Mondéjar-Fernández *et al.*, 2014; Kolb *et al.*, 2015; Ciancio *et al.*, 2017).

Além da inclusão de novas tecnologias, o futuro da paleohistologia de cingulados deverá focar na utilização de espécimes com taxonomia bem definida, buscando-se aplicar as informações histológicas em diversos aspectos biológicos e paleoambientais, incluindo as análises sistemáticas (Scheyer & Sander, 2004; Scheyer *et al.*, 2007). Hill (2005) ressalta o valor sistemático das características histológicas dos osteodermos para reconstruções filogenéticas, mas grande parte dos trabalhos não abordam esse tópico com muitos detalhes (Wolf *et al.*, 2012). Portanto, o conhecimento das características histológicas de osteodermos de cingulados é até agora limitado a espécimes individuais de um número muito pequeno de táxons superiores (Wolf *et al.*, 2012). O avanço das pesquisas paleohistológicas poderia finalmente ajudar a definir as relações filogenéticas de espécies problemáticas que apresentam relações filogenéticas controversas.

## REFERÊNCIAS

- Ahmed, W., Voort, G. V., 2003. Specimen preparation of bones, tissues and other similar materials. *Buehler Ltd Tech-Notes* 3(8).
- Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6: 1-1027.
- Amson, E., Muizon, C., Laurin, M., Argot, C., Buffrénil, V., 2014. Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society B*. 281:1–6. DOI 10.1098/rspb.2014.0192.
- Andrade, R. L. P., Sayão, J. M., 2014. Paleohistology and lifestyle inferences of a dyosaurid (Archosauria: Crocodylomorpha) from Paraíba Basin (Northeastern Brazil). *PLoS ONE*, 9(7): e102189.
- Araújo, S. E., Porpino, K. O., 2018. Histological variation in osteoderms *Panochthus* sp. and *Glyptotherium* sp. (Xenarthra: Mammalia) from the Brazilian Intertropical Region. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 21(2):141–157.
- Asakura, Y., Da Costa Pereira, P. V. L. G., Oliveira, E. V., and Lopes Da Silva, J. L., 2017. Comparative paleohistology in osteoderms of Pleistocene *Panochthus* sp. Burmeister, 1886 and *Neuryurus* sp. Ameghino, 1889 (Xenarthra, Glyptodontidae). *Comptes Rendus Palevol*, 16 (7): 795–803. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.05.006>
- Aureliano, T., Ghilardi, A. M., Buck, P. V., Fabbri, M., Samathi, A., Delcourt, R., Fernandes, M. A., Sander, M., 2018. Semi-aquatic adaptations in a spinosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 90: 283-295.
- Botha, J., Chinsamy, A., 2000. Growth patterns deduced from the bone histology of the cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(4):705–711.
- Buffrénil, V., Clarac, F., Fau, M., Martin, S., Martin, B., Pellé, E., Laurin, M., 2015. Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: a comparative histological study among the Crocodylomorpha. *Journal of Morphology*, 276: pp. 1-21, 10.1002/jmor.20351
- Carlini, A. A., Zurita, A., 2010. An Introduction to Cingulate Evolution and their Evolutionary History during the Great American Biotic Interchange: Biogeographical clues from Venezuela. In: Sánchez-Villagra, M. R., Aguilera, O. A., Carlini, A. A. (Eds.) *Uruguay and Venezuelan Paleontology*. Indiana University Press, p. 233-255.
- Chávez-Aponte, E. O., Alfonzo-Hernández, I., Finol, H. J., Barrios, C. E., Boada-Sucre, A., Carrillo-Briceño, J. D., 2008. Histología y ultraestructura de los osteoderms fósiles de *Glyptodon clavipes* y *Holmesina* sp. (Xenarthra: Cingulata). *Interciencia*, 33: 616–619.
- Cheng, X., Bantim, R. A. M., Sayão, J. M., Kellner, A. W. A., Wang, X., Saraiva, A. A. F., 2018. The largest flying reptile from the Crato Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2018.1491567
- Chinsamy, A., 1997. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. *Palaeontologia Africana* 33: 29–35.
- Chinsamy, A., Chiappe, L. M., Dodson, P., 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological impli-

- cations. *Paleobiology*, 21(4): 561-574.
- Chinsamy, A., Chiappe, L. M., Marugán-Lobón, J., Chunling, G., Fengjiao, Z., 2013. Gender identification of the mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. *Nature Communication*, 4:138.
- Chinsamy, A., Codorniú, L., Chiappe, L., 2009. Palaeobiological Implications of the Bone Histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record* 292:1462–1477.
- Chinsamy, A., Raath, M.A., 1992. Preparation of bone for histological study. *Palaeontologia Africana* 29:39-44.
- Ciancio, M. R, Krmptotic, C. M, Scarno A. C, Epele, M. B., 2017. Internal morphology of osteoderms of extinct armadillos and its relationship with environmental conditions. *Journal of Mammalian Evolution*, DOI: 10.1007/s10914-017-9404-y
- Cunningham, J. A., Rahman, I. A., Lautenschlager, S., Rayfield, E. J., Donoghue, P. C. J., 2014. A virtual world of paleontology. *Trends in Ecology & Evolution*, 29: 6.
- Da Costa Pereira, P. V. L. G., Victor, G. D., Porpino, K. O., Bergqvist, L. P., 2014. Osteoderm histology of Late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica* 59(3): 543–552.
- Davidson, M., 2010. Robert Hooke—Physics, architecture, astronomy, paleontology, Biology. *Lab Medicine*, 41(3): 180–182.
- De Boer, H. H., Van Der Merwe, A. E., Maat, G. J. R., 2013. The diagnostic value of microscopy in dry bone palaeopathology: A review. *International Journal of Paleopathology*, 3:113-121.
- Doube, M., Kłosowski, M. M., Arganda-Carreras I., Cordelières. F. P.; Dougherty, R. P., Jackson, J. S., Schmid, B., Hutchinson, J. R., Shefelbine, S. J., 2010. BoneJ: Free and extensible bone image analysis in ImageJ. *Bone*, 47: 1076–1079.
- Duque, R. R. C., Barreto, A. M. F., 2018. New exceptionally well-preserved Pterosauria from the Lower Cretaceous Araripe Basin, Northeast Brazil. *Cretaceous Research* 91: 299-311.
- Enlow, D. H., 1963. Principles of bone remodeling. Thomas, Springfield, Illinois.
- Evans, D. C., Hayashi, S., Chiba, K., Watabe, M., Ryane, M. J., Leeg, Y-N., Currieh, P. J., Tsogtbaatari, K., Barsboldi. R., 2018. Morphology and histology of new cranial specimens of Pachycephalosauridae (Dinosauria: Ornithischia) from the Nemegt Formation, Mongolia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 494: 121–134.
- Fernicola, J. C., Porpino, K. O., 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal of Mammalian Evolution* 19(1): 1-13.
- Francillon-Vieillot, H., De Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberberg, L., Ricqlès, A., 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter, J.G. (Ed). *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. New York: Van Nostrand Reinhold, p 471–530.
- Girondot, M., Laurin, M., 2003. Bone Profiler: a tool to quantify, model, and statistically compare bone-section compactness profiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 458–461.
- Guarino, F. M., Angelini, F., Vollono, C., Orefice, C., 2006. Bone

- preservation in human remains from the Terme del Sarno at Pompeii using light microscopy and scanning electron microscopy. *Journal of Archaeological Science*, 33: 513–520.
- Hall, B. K., 2005. *Bones and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. Elsevier: Academic Press, Amsterdam.
- Haridy Y., LeBlanc A. R. H, Reisz R. R., 2017. The Permian reptile *Opisthodontosaurus carrolli*: a model for acrodont tooth replacement and dental ontogeny. *Journal of Anatomy*, doi: 10.1111/joa.12754
- Hill, R. V., 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: The importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology*, 54:1–18.
- Hill, R. V., 2006. Comparative Anatomy and Histology of Xenarthran Osteoderms. *Journal of Morphology*, 267:1441–1460.
- Hoole, S., 2010. *The Selected Works of Antoni Van Leeuwenhoek* (2 vols). Gale ECCO, Farmington Hills, Michigan.
- Horner, J.R., de Ricqlès, A.J., Padian, K., 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology* 25: 295–304
- Horner, J.R., de Ricqlès, A.J., Padian, K., 2000. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 109–123.
- Houssaye, A., Nakajima, Y., Sander, P. M., 2018. Structural, functional, and physiological signals in ichthyosaur vertebral centrum micro-anatomy and histology. *Geodiversitas*, 40(7): 161-170. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2018v40a7>
- Houssaye, 2014. Advances in vertebrate palaeohistology: recent progress, discoveries, and new approaches. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112: 645–648.
- Huttenlocker, A. K., Woodward, H., Hall, B. K., 2013. The Biology of bone. In: Padian, K., Lamm, E. T. (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*. University of California Press, 13-34.
- Jans, M. M. E., Nielsen-Marsh, C. M., Smith, C. I., Collins, M. J., Kars, H., 2004. Characterization of microbial attack on archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, 31: 87–95.
- Kolb, C., Scheyer, T. M., Veitschegger, K., Forasiepi, A. M., Amson, E., Van der Geer, A. A., Van den Hoek Ostende, L.W., Hayashi, S., Sánchez-Villagra, M. R., 2015. Mammalian bone palaeohistology: a survey and new data with emphasis on island forms. *PeerJ* 3: e1358; DOI 10.7717/peerj.1358
- Krmpotic, C. M., Ciancio, M. R., Barbeito, C., Mario, R. C., Carlini, A. A., 2009. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica (Stockholm)* 90: 339–351.
- Lamm, E. T., 2013. Preparation and Sectioning of Specimens. In: Padian, K., Lamm, E. T. (Eds.): *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*. University of California Press, p. 55-160.
- Lamm, E. T., 2007. Paleohistology widens the field of view in Paleontology. *Microscopy and Microanalysis*, 13(Suppl 2).
- Laurin, M., 2011. A preliminary biography of Armand de Ricqlès

- (1938–), the great synthesizer of bone histology. *Comptes Rendus Palevol*, 10 (5–6): 293–301.
- Laurin, M., Girondot, M., Loth, M-M., 2004. The evolution of long bone microstructure and lifestyle in lissamphibians. *Paleobiology* 30(4): 589-613.
- Luna, C. A., Cerda, I. A., Zurita, A. E., Gonzalez, R., Prieto, M. C., Mothé, D., Avilla, L. S., 2018. Distinguishing quaternary glyptodontine cingulates in South America: How informative are juvenile specimens? *Acta Palaeontologica Polonica* 63 (1): 159–170.
- Maat, G. J. R., Maes, A., Aarents, M. J., Nagelkerke, N. J. D., 2006. Histological age prediction from the femur in a contemporary Dutch sample. *Journal of Forensic Sciences*, 51: 230–237.
- McKenna, M. C., Bell, S.K., 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York, pp. 631.
- Mondéjar-Fernández, J., Clément, G., Sanchez, S., 2014. New insights into the scales of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev, 1984. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34:6, 1454-1459, DOI:10.1080/02724634.2014.877474
- Murdock, D. J. E., Dong X. P., Repetski, J. E., Marone, F., Stambanoni, M., Donoghue P. C. J., 2013. The origin of conodonts and of vertebrate mineralized skeletons. *Nature*, 502: 546–549.
- Nakajima, Y., Hirayama, R., Endo, H., 2014. Turtle humeral microanatomy and its relationship to lifestyle. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112: 719–734.
- Oliveira, E. V., Porpino, K. O., Silva, F. M., 2013. New material of *Pachyarmatherium* from the late Pleistocene of northeastern Brazil: insights into its morphology and systematics. *Paläontologische Zeitschrift*, 87:505–513. <https://doi.org/10.1007/s12542-013-0166-4>
- Padian, K., 2013. Why Study the Bone Microstructure of Fossil Tetrapods? In Padian, K., Lamm, E.T. (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods: Advancing Methods, Analysis, and Interpretation*. University of California Press, 1-12.
- Paula Couto, C., 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 590 pp.
- Pereira, P. V. L. G. C., 2014. *Paleohistologia dos osteodermos de crocodyliformes da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Ricqlès, A., 2011. Vertebrate palaeohistology: Past and future. *Comptes Rendus Palevol* 10(5–6): 509-515. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2011.03.013>.
- Ricqlès, A., Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., 2004. The “message” of bone tissue in Palaeoherpetology. *Italian Journal of Zoology* (suppl.1): 3–12.
- Ricqlès, A., Padian, K., Horner, J.R., 1998. Growth dynamics of the Hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 72A.
- Ricqlès, A., Padian, K., Horner, J.R., Francillon-Vieillot, H., 2000. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129: 349-385.
- Sanchez, S., Ahlberg, P. E., Trinajstić, K. M., Mirone, A., Tafforeau, P., 2012. Three-Dimensional Syn-

- chrotron Virtual Paleohistology: A new insight into the world of fossil bone microstructures. *Microscopy and Microanalysis*, Microscopy Society of America, 18:1095–1105.
- Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T., Knötschke, N., 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* 441: 739–741.
- Sayao, J. M., Bantim, R. A. M., Andrade, R. C. L. P., Lima, F. J., Saraiwa, A. A. F., Figueiredo, R. G., Kellner, A. W. A., 2016. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): Comments on Growth Strategies and Lifestyle. *Plos One*, 11: e0155297.
- Scheyer, T. M., Sander, P. M., Joyce, W. G., Böhmec, W., Witzeld, U., 2007. A plywood structure in the shell of fossil and living soft-shelled turtles (Trionychidae) and its evolutionary implications. *Organisms, Diversity & Evolution*, 7:136–144.
- Scheyer, T. M., Sander, P. M., 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 874–893.
- Scheyer, T. M., Sander, P. M., 2009. Bone microstructures and mode of skeletogenesis in osteoderms of three pareiasaur taxa from the Permian of South Africa. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1153–1162. Doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01732.x
- Schmidt-Schultz, T. H., Schultz, M., 2004. Bone protects proteins over thousands of years: extraction, analysis, and interpretation of extracellular matrix proteins in archeological skeletal remains. *American Journal of Physical Anthropology*, 123: 30–39.
- Schultz, M., 2001. Paleohistopathology of Bone: A new approach to the study of ancient diseases. *Yearbook of Physical Anthropology*, 44:106–147.
- Scillato-Yané, G. J., 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí (Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 48(3): 527-530.
- Stein, K., Prondvai, E., 2014. Rethinking the nature of fibrolamellar bone: an integrative biological revision of sauropod plexiform bone formation. *Biological Reviews* 89(1):24–47 DOI 10.1111/brv.12041.
- Stein, K., Sander, P.M., 2009. Histological core drilling: a less destructive method for studying bone histology. In: Brown, M. A., Kane, J. F., And Parker, W. G. (Eds.), *Methods in Fossil Preparation: Proceedings of the First Annual Fossil Preparation and Collections Symposium*, pp. 69-80.
- Straehl, F. R., Scheyer, T. M., Forasiepi, A. M., Macphee, R. D., Sanchez-Villagra, M. R., 2013. Evolutionary patterns of bone histology and bone compactness in xenarthran mammal long bones. *PLoS ONE* 8(7): e69275.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hosszowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Neil, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P., Zabler, S. 2006. Applications of X-ray synchrotron microtomography for nondestructive 3D studies of paleontological specimens. *Appl Phys A-Mater*, 83, 195–202.
- Vickaryous, M. K., Hall, B. K., 2006. Osteoderm Morphology and Development in the Nine-Banded

- Armadillo, *Dasybus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Journal of Morphology*, 267:1273–1283.
- Victer, G. D., 2011. Análise paleohistológica dos osteodermos dos Cingulados (Xenarthra, Mammalia) do Paleogeno Brasileiro. Monografia, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Farina, R. A., 2008. Form, function, and paleobiology in xenarthrans. In: Vizcaíno, S. F., Loughry, W. J., (Eds), *The biology of the Xenarthra*. Gainesville: University Press of Florida, 86–99.
- Wilson, J. W., 1994. Histological techniques. In: Leiggi, P., May, P. (Eds.), *Vertebrate Paleontological Techniques*, Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 205- 234.
- Wolf, D., 2007. Osteoderm histology of extinct and recent Cingulata and Phyllophaga (Xenarthra, Mammalia): Implications for biomechanical adaptation and systematic. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften*, 23:000-000.
- Wolf, D., Kalthoff, D. C., Sanders, P. M., 2012. Osteoderm histology of the Pamphathiidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): Implications for Systematics, Osteoderm Growth and Biomechanical Adaptation. *Journal of Morphology*, 273: 388–404.
- Woodward, H.N., Horner, J.R., Farlow, J.O., 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American Alligator. *Journal of Herpetology*, 45(3): 339–342.
- Woodward, H. N., Horner, J. R., Farlow, J. O., 2014. Quantification of intraskeletal histovariability in Alligator mississippiensis and implications for vertebrate osteohistology. *PeerJ* 2: e422. DOI 10.7717/peerj.422
- Woodward, H. N., Rich, T. H., Vickers-Rich, P., 2018. The bone microstructure of polar “hypsilophodontid” dinosaurs from Victoria, Australia. *Scientific Reports*, 8:1162. 10.1038/s41598-018-19362-6
- Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J., Ciancio, M. R., Zamorano, M., Gonzalez-Ruiz, L., 2016. Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): Historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, p. 249 – 262.