Alex Hubbe

CONTEXTUALIZAÇÃO TAXONÔMICA, TAFONÔMICA E MORFOMÉTRICA DOS REMANESCENTES ÓSSEOS DA MEGAMASTOFAUNA DA GRUTA CUVIERI (MG), UM SÍTIO PALEONTOLÓGICO DO PLEISTOCENO TARDIO

EXEMPLAR REVISADO

São Paulo

2008

Alex Hubbe

CONTEXTUALIZAÇÃO TAXONÔMICA, TAFONÔMICA E MORFOMÉTRICA DOS REMANESCENTES ÓSSEOS DA MEGAMASTOFAUNA DA GRUTA CUVIERI (MG), UM SÍTIO PALEONTOLÓGICO DO PLEISTOCENO TARDIO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Genética e Biologia Evolutiva.

Orientador: Walter Alves Neves

EXEMPLAR REVISADO

São Paulo

2008

Hubbe, Alex

Contextualização taxonômica, tafonômica e morfométrica dos remanescentes ósseos da megamastofauna da Gruta Cuvieri (MG), um sítio paleontológico do Pleistoceno Tardio.

141 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

1. Xenarthra
2. Morfometria Geométrica
3. Megafauna
4. Lagoa Santa (MG)
5. Análise Funcional

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

Comissão Julgadora:

_____ _____

Prof. Dr.
Gabriel Marroig Zambonato

Prof. Dr.
Peter Mann de Toledo

_____

Prof. Dr.
Walter Neves

AGRADECIMENTOS

A Walter Neves pela oportunidade e possibilidade quase infinita de aprendizagem devido a seu esforço pessoal e também pela estrutura física colocada a minha disposição.

A meu irmão, Mark Hubbe, pelas ajudas nos momentos difíceis, médios e fáceis e pelos valiosos conselhos e paciência.

A FAPESP, por viabilizar financeiramente a concretização deste trabalho.

A Castor Cartelle, pelo entusiasmo com a paleontologia, por permitir livre acesso à coleção do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG e pela paciência para resolver muitas dúvidas que tive. Estes agradeciments são extensivos à sua equipe, que me ajudou muito durante minha permanência naquela instituição. Em especial, Mauro, Marco Aurélio, André, Luciano e Bruno.

A Paulo Auricchio, Mário de Vivo e Hussan Zaher por também permitirem livre acesso às coleções do Instituto Pau Brasil e Museu de Zoologia-USP.

A Luís Beethowen Piló pelas incontáveis "aulas" no interior da Gruta Cuvieri.

A Gabriel Marroig pelas dicas valiosas e a seus alunos pela ajuda com o NTSYS.

Aos inúmeros amigos e amigas do Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos-USP pelo apoio, ajuda nas escavações e curadoria do material utilizado neste trabalho.

Agradecimentos especiais ao Papito (Paulo Martim), ao Danilo, ao Marcos e ao André Strauss pela ajuda na parte final do trabalho.

A Zé Hein por permitir trabalharmos em sua propriedade (fazendo Cauaia) e ao pessoal de Mocambeiro e Matozinhos pela ajuda durante os trabalhos na Gruta Cuvieri.

A Charles Pereira pela amizade e pelos cálculos de diversas equações algébricas.

Aos amigos Felipe Martins e Ian Beeler por compartilhar idéias.

Agradecimento muito especial aos (as) grandes e queridos (as) amigos (as) do 01N (são muitos para enumerar, mas sintam-se citados!) por compartilharem as aventuras e desventuras do mundo acadêmico e mostrarem que sempre há luz no fim do túnel.

A Ciça, uma pessoa muito especial e singular na minha vida, que com paixão esteve ao meu lado nas horas de lazer e de labuta.

Por último e não menos importante, ao resto da minha família (Verônica, Klaus e Kaká) pelos momentos agradáveis que compartilhamos e pela estrutura, tanto afetiva, quanto física imprescindível para permitir o desenvolvimento deste trabalho.

ÍNDICE

RESUMO **5**

ABSTRACT **7**

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO **9**

CAPÍTULO 2 – A GRUTA CUVIERI **14**

CAPÍTULO 3 – TAXONOMIA **38**

MATERIAIS E MÉTODOS 38

RESULTADOS 39

DISCUSSÃO 51

CAPÍTULO 4 – TAFONOMIA **52**

MATERIAIS E MÉTODOS 55

RESULTADOS E DISCUSSÃO 57

CAPÍTULO 5 – MORFOMETRIA GEOMÉTRICA **74**

MATERIAIS E MÉTODOS 76

RESULTADOS 96

DISCUSSÃO 116

CAPÍTULO 6 – CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS **122**

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **124**

RESUMO

O conhecimento limitado em relação à megafauna brasileira (oriundo de uma tradição acadêmica taxonomista no país) e a falta de escavações estratigraficamente controladas de sítios paleontológicos no Brasil motivou o início das escavações paleontológicas na Gruta Cuvieri, Minas Gerais, através de um método de escavação inédito no país. O presente trabalho analisou o material fóssil exumado de uma das áreas escavadas da gruta (*Locus* 3), enfocando os seguintes tópicos: (1) descrição e classificação taxonômica dos elementos da megafauna recuperados; (2) estudo tafonômico desse material; e (3) análise da função dos membros anteriores dos grandes mamíferos extintos exumados da gruta e de outros animais depositados em coleções de museus nacionais. Desta forma, tentou-se aumentar o conhecimento em relação à megafauna brasileira em temas pouco explorados. A análise taxonômica teve a finalidade de identificar o material encontrado para permitir o desenvolvimento dos demais tópicos do estudo. A análise tafonômica buscou subsídios em algumas assinaturas tafonômicas para auxiliar a compreensão da formação do pacote fossilífero. Já o estudo da função do membro anterior foi realizado através de morfometria geométrica e estatística multivariada na região distal do úmero de Xenarthra atuais e extintos para inferir a função do mebro anterior de algumas espécies extintas, a saber: *Catonyx cuvieri, Eremotherium laurilardii, Glossotherium aff. lettsomi, Nothrotherium maquinense, Ocnotherium giganteum, Holmesina paulacoutoi, Pampatherium humboldti* e *Valgipes bucklandii*. Os resultados da análise taxonômica indicaram a presença de 3 espécimes de *Tapirus terrestris*, 3 de *Catonyx cuvieri* e 1 de *Valgipes bucklandii*, revelando uma elevada

abundância de fósseis para o local. Através da análise tafonômica concluiu-se que a queda/pisoteamente de animais no interior do *Locus* 3 teve papel importante na fragmentação e dispersão dos ossos de megafauna e que, provavelmente, uma sedimentação lenta favoreceu este processo. Por último, os resultados morfo-funcionais sugerem que os tatus extintos (*Pampatherium* e *Holmesina*), assim como a grande maioria das preguiças extintas (*Catonyx*, *Glossotherium*, *Ocnotherium*, *Valgipes*), podiam ser capazes de escavar o substrato ocasionalmente ou apenas remover pequenas quantidades de terra, mas não seriam escavadores especializados, tampouco tinham a habilidade de extensão pronunciada do membro anterior. Já *Eremotherium*, ao contrário das demais espécies, seria capaz justamente de estender seus braços, não tendo a habilidade de raspar o substrato. Os resultados foram inconclusivos quanto à função dos membros para *Nothrotherium*.

Palavras-chave: Xenarthra, Morfometria Geométrica, Megafauna; Lagoa Santa (MG), Análise Funcional.

ABSTRACT

The limited knowledge regarding the Brazilian megafauna (due to a mainly taxonomist tradition of brazilian paleontologists) and the lack of controlled stratigraphic excavations of paleontological sites in Brazil motivated the excavations of Cuvieri Cave, Minas Gerais, using an unprecedented method of excavation in the country, based on detailed exhumation of paleontological remains. This study examined the fossil material exhumed from one fossiliferous areas of the cave (Locus 3), focusing on the following topics: (1) taxonomic classification and description of the megafauna remains recovered, (2) taphonomic study of this material, and (3) functional analysis of large extinct mammals' forelimbs found in the cave and from other specimens deposited in distinct national museums. The main objective of this study was to increase the knowledge regarding the Brazilian megafauna on these marginalized topics. The taxonomic analysis was intended to identify the bones found in the cave to enable the development of the other parts of the study. The taphonomic analysis were performed to assist the understanding of the formation of the fossiliferous package in *Locus* 3. Finally, the functional study of the forelimb was performed through morphometric geometric analysis and multivariate statistics applied to the distal region of the humerus of extant and extinct Xenarthra in order to infer the function of the forelimb of some extinct species, namely: *Catonyx cuvieri*, *Eremotherium laurilardii*, *Glossotherium aff. lettsomi*, *Nothrotherium maquinense*, *Ocnotherium giganteum*, *Holmesina paulacoutoi*, *Pampatherium humboldti* and *Valgipes bucklandii*. The results of the taxonomic analysis indicated the presence of three specimens of *Tapirus terrestris*, three of *Catonyx cuvieri* and one of *Valgipes*

bucklandii, revealing a high density of specimens in the site. Through the taphonomic analysis it was concluded that the fall/trampling of animals within the *Locus* 3 was very important in the fragmentation and dispersion of the megafauna bones, and also that a potential slow sedimentation favored this process. Finally, the morpho-functional results suggest that the extinct armadillos (*Pampatherium* and *Holmesina*) as well as the majority of extinct sloths studied (*Catonyx*, *Glossotherium*, *Ocnotherium*, *Valgipes*) might have been able to dig occasionally the substrate or only remove small quantities of earth, being neither specialized burrowers nor able to pronounced extension of the forelimb. On the other hand, *Eremotherium*, unlike the other sloth species, was able to extend its arms, not having the ability to dig the substrate. The results were inconclusive regarding the function of *Nothrotherium's* forelimb.

Key words: Xenarthra; Morphometric Geometric; Megafauna; Lagoa Santa (MG); Functional Analysis.

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO

A definição de quais espécies pertencem à megafauna é muito relativa e varia de acordo com diferentes autores (Brook e Bowman, 2004). De modo geral, no entanto, são animais de grande porte (>44 kg) que habitaram, das mais diversificadas formas, quase todas as partes do planeta (Barnosky *et al.*, 2004). Porém, atualmente, restringem-se quase que exclusivamente à África (de Vivo e Carmignotto, 2004).

A drástica redução da riqueza e da distribuição geográfica da megafauna, dos tempos pretéritos ao presente, deve-se à extinção da maioria desses grandes animais, no final do Pleistoceno, entre 55.000 e 10.000 anos atrás (Barnosky *et al.*, 2004; Burney e Flannery, 2005), sendo que na América esse processo parece ter sido mais recente [12–8.000 (4.500?) anos atrás; Barnosky *et al.*, 2004; Cartelle, 1999; Cione *et al.*, 2001; Grayson e Meltzer, 2003; Hubbe *et al.*, 2007; Paula Couto, 1975; Politis *et al.*, 2004; Rosello *et al.*, 2001].

O debate sobre a causa desta extinção é polêmico e data do início do século XIX (Grayson, 1984), estendendo-se até os dias de hoje (Araujo *et al.*, 2004; Borrero, *no prelo*; Burney e Flannery, 2005, 2006; de Vivo e Carmignotto, 2004; Ferigolo, 2007; Fiedel e Haynes, 2004; Grayson e Meltzer, 2003, 2004; Guthrie, 2006; Hubbe *et al.,* 2007; Long et *et al.*, 1998; Politis *et al.*, 1995; Steadman *et al.,* 2005; Wroe *et al.*, 2006). Existem duas vertentes principais de hipóteses para explicar a extinção Pleistocênica da megafauna, quais sejam: (1) as hipóteses que defendem o homem como principal vetor da extinção, seja de forma direta ou indireta (“overkill”, “blietzkrieg”, alteração da paisagem, introdução de espécies e doenças; Barnosky *et al.*, 2004; Grayson, 1984;

Grayson e Meltzer, 2003; Steadmann *et al.*, 2005) e (2) as que defendem as variações climáticas como fatores principais no declínio e desaparecimento da megafauna (Barnosky *et al.*, 2004; Boeskorov, 2006; Cartelle, 1999; Ficcarelli *et al.*, 2003). Historicamente, essas vertentes são mutuamente exclusivas, por isso geram grandes conflitos acadêmicos, mas recentemente observa-se uma tendência conciliadora entre elas (Barnosky *et al.*, 2004; Koch e Barnosky, 2007).

No caso específico do Brasil, apesar dos estudos paleontológicos envolvendo a megafauna terem se iniciado na década de 1830 com o naturalista dinamarquês Peter Wilhelm Lund, o conhecimento acumulado no país sobre estes animais é escasso, principalmente quando comparado com o de outros países (Barnosky *et al.*, 2004; Koch e Barnosky, 2006). As pesquisas brasileiras realizadas sobre estes animais estão concentradas basicamente na dispersão/diversidade de espécies e suas relações de parentesco, e contribuíram pouco para a compreensão de sua dispersão cronológica, de sua ecologia, dos processos tafonômicos envolvidos e conseqüentemente das causas de sua extinção.

Este fato se deve porque existe uma tradição acadêmica nacional de desenvolver quase que exclusivamente trabalhos de cunho taxonômico/descritivo e de notificação de ocorrência sobre os fósseis (por exemplo, Cartelle, 1980, 1991, 1994, 1998; Cartelle e Ferreira, 1994; Cartelle e Hartwig, 1996; Cartelle e Iuliis, 1995; Cartelle e Lessa, 1988; Cartelle e Mahecha, 1985; Gadens-Marcon *et al.*, 2006; Góes *et al.*, 2002; Iuliis e Cartelle, 1993; Magalhães *et al.*, 1992; Paula Couto, 1953, 1970, 1975, 1977, 1979, 1980; Rodrigues *et al.*, 2004; Rodrigues e Ferigolo, 2004; Scherer *et al.*, 2006; Souza Cunha, 1978).

A qualidade destes trabalhos e a importância deles para a fundamentação de qualquer outro tipo de investigação é incontestável, porém urge a necessidade de se explorar aspectos inovadores, além da taxonomia, com os registros fósseis da megafauna pleistocênica brasileira.

Os trabalhos de Toledo (1998), Monteiro e Abe (1999) e Kramer (2005), por exemplo, refletem esta preocupação ao tentar compreender um pouco mais sobre a locomoção e questões funcionais de um grupo pertencente à megafauna. Outros especialistas estão efetuando datações sistemáticas nos ossos, ou material associado, dessa fauna peculiar para tentar delimitar um pouco melhor a cronologia desses animais (Auler *et al.*, 2006; Baffa *et al.*, 2000; Neves e Piló, 2003; Neves *et al.*, 2007; Piló e Neves, 2003) e, como no caso de Auler *et al.* (2003), fazer inferências sobre os processos de deposição em cavernas brasileiras. Outro enfoque é aquele recentemente adotado por Rossetti *et al.* (2004), que tenta reconstituir habitats na Amazônia central a partir da megafauna, através de datações radiométricas, análises isotópicas e sedimentológicas. Particularmente para o Rio Grande do Sul, vêm sendo desenvolvidos trabalhos buscando refinar as associações faunísticas da região através de melhor resolução da cronologia disponível e também dos registros de espécies encontradas no local (ver Ribeiro *et al.*, 2007).

Um problema grave, no entanto, é que, ainda que exista atualmente uma grande quantidade de remanescentes fósseis desses animais do Quaternário depositados em coleções de museus, poucos provêm de escavações paleontológicas com controle estratigráfico (Kipnis, 1998). A implicação direta desse fato é que se torna muito difícil

desenvolver projetos de pesquisa que extrapolem o material fóssil abordando, por exemplo, os contextos deposicional, tafonômico, bioestratigráfico e cronológico.

Com o intuito de contribuir para o melhor entendimento desses aspectos pouco explorados, além de questões paleoecológicas e também devido a uma questão pendente desde os tempos de Peter Lund, a coexistência do Homem com a megafauna em Lagoa Santa, o Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos (LEEH-USP), coordenado por Walter Neves e amparado pelo projeto temático de pesquisa "*Origens e micro-evolução do homem na América: uma abordagem paleoantropológica"* (FAPESP Proc. 04/01321-6) decidiu, a partir de 2002, iniciar uma escavação paleontológica sistemática na consagrada região de Lagoa Santa, utilizando um método inédito no Brasil. Para a execução desse projeto piloto e original foi eleita a Gruta Cuvieri.

É justamente neste contexto que o presente trabalho se insere. Este estudo objetivou contribuir para uma melhor compreensão do material fóssil de megafauna retirado do *Locus* 3 da Gruta Cuvieri (ver Capítulo 2) nos âmbitos da descrição taxonômica e de sua tafonomia. Além da análise em escala local, este trabalho contextualizou, de forma exploratória (e não por meio de testes de hipóteses específicas), através da morfometria geométrica, os fósseis da Gruta Cuvieri e de outras jazidas brasileiras, visando avançar o conhecimento quanto à função dos membros anteriores de espécies da megafauna brasileira.

A seguir é apresentado um capítulo com um breve panorama geral do conhecimento acerca da megafauna na região de Lagoa Santa e, em detalhes, a Gruta Cuvieri. Em seguida, as diferentes análises realizadas (taxonomia, tafonomia e morfometria geométrica) também são separadas em capítulos contendo seus respectivos

matériais e métodos, resultados e discussões. Por último são apresentadas as conclusões e considerações finais.

CAPÍTULO 2 – A GRUTA CUVIERI

Antes de abordar propriamente a Gruta Cuvieri é importante inseri-la no contexto de uma área muito especial para a paleomastozoologia nacional: a região de Lagoa Santa, Minas Gerais. Os primeiros registros de mamíferos fósseis da região provêm da mineração de salitre que era utilizado como fertilizante de solo no início do século XIX. Grandes quantidades de sedimento eram retiradas das cavernas pelos mineradores para prover a demanda deste fertilizante e conseqüentemente eram encontradas ossadas de animais extintos (Paula Couto, 1970).

No entanto, foi apenas com os trabalhos paleontológicos pioneiros do dinamarquês Peter Wilhelm Lund, ainda na primeira metade do século XIX, que a região de Lagoa Santa ficou internacionalmente consagrada em termos paleomastozoológicos. Ao longo de sua vida, ele pesquisou e recolheu material de mais de 800 grutas da região cárstica de Lagoa Santa, exumando uma das maiores coleções de fósseis quaternários do Brasil (Marshall *et al.*, 1984; Paula Couto 1953), atualmente depositada no Museu de Zoologia de Copenhague, Dinamarca. Um conterrâneo de Lund, Herluf Winge, publicou posteriormente uma obra monumental, em quatro volumes, sobre os achados de Lund em Lagoa Santa, sendo, junto com os próprios achados e anotações de Lund, um dos registros mais importantes acerca da fauna do Quaternário brasileiro (Kipnis, 1998), englobando 151 espécies, 116 gêneros, 39 famílias e 12 ordens de mamíferos (Marshall *et al.*, 1984). No entanto, os trabalhos de Lund, assim como os dos paleontólogos que o sucederam, embora impressionantes em sua magnitude, careceram de uma escavação sistemática e de controles estratigráficos rígidos, o que torna sua utilização limitada no

que diz respeito a uma melhor compreensão cronológica e paleoecológica da fauna pré-histórica da região de Lagoa Santa.

A cronologia da fauna Pleistocênica do Brasil como um todo pode ser considerada precária. Paula Couto (1975) e Cartelle (1995) tentaram correlacionar cronologicamente a fauna extinta nacional com a achada na Argentina. Desta correlação depreendeu-se que os depósitos fossilíferos brasileiros são considerados comumente como pertencentes ao Pleistoceno Final. Devido à ausência de datações absolutas, Paula Couto (1975) não apresentou nenhum cenário cronológico mais aprofundado. Por outro lado, Cartelle (1999) sugeriu que os achados fósseis em cavernas brasileiras são do final do Pleistoceno/início do Holoceno, tendo a extinção ocorrido em um evento sincrônico e único.

Recentemente, uma série de trabalhos voltados para questões cronológicas permitiram ter uma idéia, ainda que pouco conclusiva, da dispersão temporal da megafauna no Brasil. A região de Lagoa Santa, por exemplo, é atualmente um expoente nacional neste aspecto, apresentando uma das melhores cronologias disponíveis para o país (Auler *et al.*, 2006).

Apenas a partir do final dos anos 1990 surgiram as primeiras datações, por urânio/tório (U/Th), para remanescentes da fauna pleistocênica da região (Piló, 1998). Estas possibilitaram de forma indireta a obtenção de uma idade mínima de 77.700 +6.100/-5.800 anos (DT-07) para ossos de *Hoplophorus euphractus e Pampatherium humboldti* (Tabela 2.1), subjacentes a capas estalagmíticas.

Posteriormente, na gruta da Caianga, novas datações U/Th permitiram a obtenção de uma idade mínima entre 326.000 (CAIC – 01) e 251.600 (CAIAC – 02) anos para

fragmentos ósseos de *Tayassuidae* (Tabela 2.1; Auler *et al.*, 2006). Datações U/Th mais antigas ainda foram registradas em paleolhama (*Paleolama major*), com idades mínimas de aproximadamente 360.000 anos (ZMUC-316B-1; Tabela 2.1). Em um fragmento de calcita, que recobria ossos de *Catonyx cuvieri*, coletado por Lund na Gruta Peripiri, foi obtida uma idade mínima de 123.934 ± 1.635 anos (ZMUC-14; Tabela 2.1). Outro fragmento de calcita, capeando ossos de *Hoplophorus euphractus*, apresentou uma idade mínima de 14.849 ± 711 anos (ZMUC – 2332; Tabela 2.1). Três fragmentos de cervídeos indicaram idades mínimas de 13.687 ± 1.990 anos (ZMUC-130), 13.372 ± 1.212 anos (ZMUC-460) e 10.276 ± 2.001 anos (ZMUC-69).

Além destas, Auler *et al.* (2006) apresentou outras datações por U/Th para fósseis de grutas da Bahia corroborando os dados acima, ou seja, que os animais apresentam uma grande dispersão cronológica no registro fóssil, variando bastante de gruta para gruta.

Datações obtidas por 14C-AMS, diretamente em ossos da fauna extinta de Lagoa Santa também podem ser encontradas e constam da Tabela 2.2. Duas idades 14C-AMS (Tabela 2.2) foram obtidas diretamente em ossos de *Catonyx cuvieri* do acervo do Museu de Zoologia de Copenhague (ZMUC): 14090 ± 50 anos antes do presente (AP; ZMUC-2273) e 13980 ± 50 AP (ZMUC - 3166). Quatro fragmentos ósseos de cavalos extintos (ZMUC-12555, ZMUC-7548, ZMUC-7550 e ZMUC8821), sendo um Equinae não determinado e três *Equus* (*Amerhippus*) *neogaeus*, indicaram idades 14C-AMS muito próximas, em torno de 16.000 anos (Tabela 2.2). Salienta-se que esses fragmentos podem pertencer a um mesmo indivíduo, pois foram coletados, por Lund, na mesma caverna. Foi obtida, ainda, uma idade 14C-AMS para um tigre dente-de-sabre (*Smilodon populator*) de 9130 ± 150 AP (ZMUC-11454; Tabela 2.2).

Tabela 2.1 - Idades mínimas por Urânio/Tório (U/Th) de animais da fauna extinta e vivente encontrados nas cavernas da região de Lagoa Santa, MG.

Remanescentes Faunísticos	Sítio	Referência da Amostra	Idade (Anos)
Tayassu	Gruta da Caianga	CAIAC – 01	>323.300 ± 14.900 [ac]
Tayassu	Gruta da Caianga	CAIAC – 02	>251.600 ± 32.000[ac]
Palaeolama	Cochos	ZMUC – 316B-1	>359.890±23.373[bc]
Catonix cuvieri	?	ZMUC - 14	>123.934±1.635[c]
Pampatherium humboldti	Gruta do Baú	DT – 07	>77.700+3,8 -3,7[d]
Hoploplorus euphractus	Gruta do Baú	DT – 07	>77.700+3,8 -3,7[d]
Catonix cuvieri	Gruta Cuvieri	CUV-01	>27.100±3.400[c]
Hoploplorus euphractus	Gruta do Baú	ZMUC - 2332	>14.849±711[c]
Mazama	Gruta do Baú	ZMUC-130	>13.687±1.990[c]
Mazama	Lapa do Taquaral	ZMUC-460	>13.372±1.212[c]
Mazama	Lapa do Marinho	ZMUC-69	>10.276±2.001[c]

[a] ambas as idades podem representar a idade mínima do animal (Auler *et al.*,2006).
[b]outras duas datas obtidas para a mesma capa apresentaram idades muito similares enquanto que uma terceira apresentou idade discrepante (Auler *et al.*, 2006).
[c]idades obtidas de Auler *et al.* (2006).
[d]idades obtidas de Piló (1998).

Ao contrário do que foi apresentado por Cartelle (1999), estes resultados mostram que os eventos deposicionais de remanescentes fósseis no Brasil Central repetiram-se no tempo.

Ainda pior que o cenário da cronologia da megafauna de Lagoa Santa, encontra-se o conhecimento agregado sobre os estudos tafonômicos e paleoecológicos envolvendo

estes animais. Por outro lado, há um elevado acúmulo de informações acerca da diversidade de espécies de grande porte (>44kg) extintas encontradas na região (Cartelle, 1999; Paula Couto, 1970; 1979), que somam aproximados 25 gêneros, distribuídos nas ordens Xenarthra, Carnivora, Litopterna, Notoungulata, Artiodactyla, Perissodactyla, Rodentia e Proboscidea e que, de acordo com Cartelle (1999), formam um amálgama entre espécies autóctones e alóctones.

Tabela 2.2 – Datações radiocarbônicas (14C-AMS) de amostras de megafauna extinta de Lagoa Santa[a], MG (Piló e Neves, 2003).

Sitio	Referência da amostra	Número do laboratório	Espécies/material	$^{13}C/^{12}C$	Idade ^{14}C convencional	Calibração 2 sigma (AP)
Escrivânia 5	ZMUC-12555	Beta 174711	*Equus neogeus*[b] colágeno do dente	-8,2 $^{0}/_{00}$	16900 ± 70 AP	20610 a 19660
Escrivânia 5	ZMUC-7548	Beta 174718	Equinae (sp.indet.)[b] colágeno do ossos	-9,1 $^{0}/_{00}$	16810 ± 60 AP	20480 a 19580
Escrivânia 5	ZMUC-7550	Beta 174712	*Equus neogeus*[b] colágeno do osso	-8,6 $^{0}/_{00}$	16520 ± 60 AP	20140 a 19250
Escrivânia 5	ZMUC-8821	Beta 174713	*Equus neogeus*[b] colágeno do osso	-8,5 $^{0}/_{00}$	16450 ± 70 AP	20080 a 19150
Tatus	ZMUC-2273	Beta 174688	*Catonyx cuvieri* colágeno do osso	-21,6 $^{0}/_{00}$	14090 ± 50 AP	17240 a 16530
Tatus	ZMUC-3166	Beta 174689	*Catonyx cuvieri* colágeno do osso	-21,6 $^{0}/_{00}$	13980 ± 50 AP	17110 a 16410
Escrivânia 5	ZMUC-11454	Beta 174722	*Smilodon populator* colágeno do osso	-17,0 $^{0}/_{00}$	9260 ± 150 AP	11050 a 10170

[a]as idades de espécimes de megafauna obtidas para a Gruta Cuvieri são apresentadas posteriormente na seção Gruta Cuvieri.
[b] possivelmente o mesmo espécime.

A Gruta Cuvieri

A Gruta Cuvieri localiza-se na APA Carste de Lagoa Santa, no município de Matozinhos, Minas Gerais, a aproximados 60 km de Belo Horizonte. Ela entrou para o interesse paleontológico em 1974, quando uma pequena equipe de pesquisas do Museu de História Natural da Universidade Federal de Minas Gerais, liderada pelo arqueólogo André Prous, recolheu, em um de seus fossos naturais, uma preguiça terrestre (*Catonyx cuvieri*) completamente articulada, faltando apenas seu crânio e parte dos membros anteriores, e semi-exposta à superfície. Este espécime foi posteriormente datado através de 14C-AMS em 9990 ± 40 AP (BETA 165398) e junto com a idade obtida para um tigre-dente-de-sabre, *Smilodon populator* (Tabela 2.2), comprovou a contemporaneidade, pelo menos cronológica, do Homem com a megafauna no Brasil central (Neves e Piló, 2003).

A entrada da gruta fica na vertente nordeste de um pequeno maciço calcáreo, localizado no fundo de uma dolina. Na Figura 2.1 está representada a planta baixa da gruta. Como pode ser observado, ela apresentava originalmente duas entradas, porém hoje a maior delas se encontra colapsada, de forma que a única via de acesso é um pequeno orifício de 1,5 metros de altura por 1 metro de largura. Adiante das entradas, a gruta segue através de um duto quase horizontal, terminando invariavelmente em três fossos, sem conexão aparente entre si, formando verdadeiras armadilhas naturais.

Os fossos, chamados de *Locus* 1, 2 e 3 (Figura 2.1) apresentam quedas verticais de 16, 8 e 4 metros respectivamente. Devido às características de deposição de sedimentos dentro da gruta, ela apresenta um acúmulo de sedimento terrígeno e pouco

consolidado, em cada um dos *Loci*, o que permite, ao contrário do que é encontrado em outras grutas da região, que seja executada uma escavação cuidadosa do pacote sedimentar.

Em virtude do sedimento friável presente nos *Loci* da caverna, um método de escavação totalmente inovador para a paleontologia de mamíferos do Brasil foi aplicado nesta gruta. Ele consiste na adaptação de um dos métodos utilizados em alguns tipos de escavações arqueológicas, a consagrada técnica da decapagem por solos de ocupação. A escavação é feita através de exposições sucessivas do pacote fossilífero, tentando-se reconstituir o plano de deposição original dos ossos. Para tanto, a escavação é feita simultaneamente ao longo de toda a superfície escavada do *Locus*, buscando-se evidenciar todos os elementos ósseos que se encontram depositados no mesmo nível estratigráfico. Na prática, a escavação une as bases das peças que são encontradas. Desta forma, ao término de cada exposição a superfície exposta do *Locus* é uma tentativa de reconstituição do momento original de deposição dos esqueletos. Evidentemente, esta reconstituição nem sempre é precisa, devido à tridimensionalidade dos esqueletos dos animais encontrados.

Em cada um dos *Loci* escavados foi escolhida uma área de escavação que não corresponde às superfícies totais, com o propósito de manter um testemunho do pacote paleontológico original. Todo sedimento removido de cada *Locus* é peneirado e os fragmentos ósseos encontrados são guardados como material recolhido de peneira, associado à sua respectiva exposição.

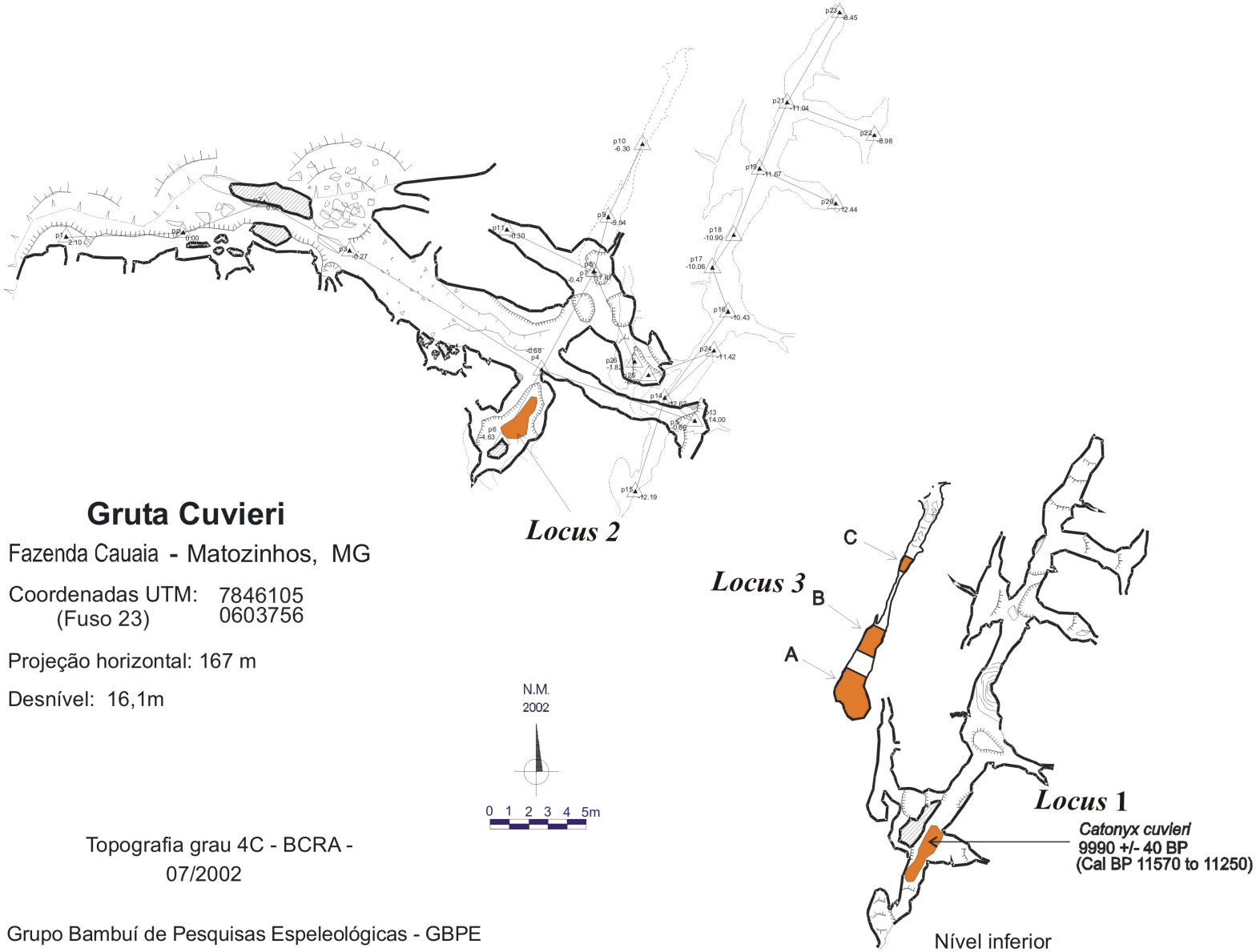


Figura 2.1- Planta baixa da Gruta Cuvieri.

O registro do material encontrado é uma das principais preocupações ao longo do trabalho. Para tanto, cada *Locus* está sendo mapeado sucessivamente, exposição por exposição, através de desenhos e de fotografias. Em cada *Locus* foram estabelecidos dois eixos que possuem posição fixa e bem definida. Eles são demarcados de 10 em 10 centímetros, cruzam os *Loci* formando eixos ortogonais e horizontais e seguem a orientação aproximada dos eixos magnéticos norte-sul e leste-oeste. A partir do plano cartesiano formado pelos transectos é feito todo o registro tridimensional das escavações. Em cada exposição são tomadas as profundidades dos quatro extremos do *Locus* (sul, norte, leste e oeste) e do centro em relação aos eixos. Em seguida, os ossos encontrados em cada exposição são desenhados em relação ao plano, em uma escala de 1 para 5.

Depois de desenhados, cada osso recebe um número próprio e é embalado separadamente, de modo que, após a curadoria [realizada de acordo a proposta de Neves (1988), salvo pequenas modificações], torna-se possível localizar exatamente a posição original do mesmo e reconstituir a própria dinâmica tafonômica que atuou sobre os animais que morreram. Cada um dos *Loci* recebeu uma numeração própria, de modo que as peças são identificadas de acordo com seu número de registro de campo e seu *Locus* de origem. Os fragmentos recuperados na peneira são também numerados, porém com uma numeração independente daquela atribuída às peças encontradas *en place*.

Em paralelo às escavações, observações acerca das características do solo, assim como coletas de amostras, foram realizadas para a descrição da matriz que envolve os remanescentes ósseos em cada uma das exposições. O acompanhamento geomorfológico dos *Loci* à medida em que são escavados permite uma melhor contextualização dos fragmentos ósseos encontrados e uma melhor compreensão das atividades geológicas que

atuaram na formação do registro paleontológico. Portanto, os registros realizados ao longo das escavações concentram-se, em sua maior parte, nos desenhos e nas informações anexadas a cada exposição.

O método apresentado, apesar de envolver uma escavação extremamente lenta em cada *Locus*, especialmente quando comparada a outras escavações paleontológicas nacionais, traz consigo um grande refinamento nas informações obtidas sobre o sítio, permitindo, em última análise, uma melhor interpretação das coleções paleontológicas já institucionalizadas.

Em relação aos fossos naturais da gruta, o *Locus* 1 (Figura 2.1), mais distante da entrada, é o *Locus* onde foi encontrada a preguiça terrestre na década de 1970, e é o *Locus* com menor aporte de sedimento ou atividade hídrica durante o Holoceno, uma vez que a preguiça se encontrava na superfície desde aproximadamente 10 mil anos atrás. Devido à sua profundidade e às dificuldades técnicas em se iniciar uma escavação nesse *Locus*, a intervenção realizada até o momento pelo projeto temático "Origens e microvolução do homem na América: uma abordagem paleoantropológica" tem se limitado aos outros dois *Loci*.

Dos três *Loci*, aquele que tem o acesso mais facilitado é o *Locus* 2, como pode ser observado na Figura 2.1, e também é o único cuja beira do abismo não se encontra na região afótica da caverna. Embora iluminado apenas por uma tênue penumbra, o limite do fosso pode ser enxergado sem auxílio de iluminação artificial em alguns períodos do dia.

As escavações no local ocorrem de forma lenta em virtude de uma elevada concentração óssea. Uma série de datações em ossos por 14C-AMS foi efetuada para o

local (Tabela 2.3; Figura 2.2) e mostrou uma taxa de sedimentação muito baixa uma vez que, em 50 cm escavados, há datas de 220 ± 40 AP (BETA 205335) até 10790 ± 60 AP BETA 234519). Afora isto, os dados cronológicos também apontam um elevado grau de incongruência. Como pode ser observado na Figura 2.2, duas datações de uma mesma exposição (Exposição 17) apresentam idades muito discrepantes [5200 ± 50 AP (BETA 218173) e 9500 ± 50 AP (BETA 218174)] e ainda uma das últimas exposições datadas [Exposição 38, 6930 +/- 40 AP (BETA 230973)] apresenta uma idade significativamente menor do que a última exposição datada anteriormente a ela [Exposição 28, 9740 ± 40 AP (BETA 220396); Tabela 2.3]. Até o momento, no entanto, não se sabe o motivo desta incongruência. Pode ser devida a movimentação vertical de elementos ósseos, misturando ossos mais antigos e mais recentes em uma mesma exposição, ou simplesmente função da baixa sedimentação no local tornando possível encontrar em um mesmo nível, ou níveis próximos, ossos de idades muito distintas.

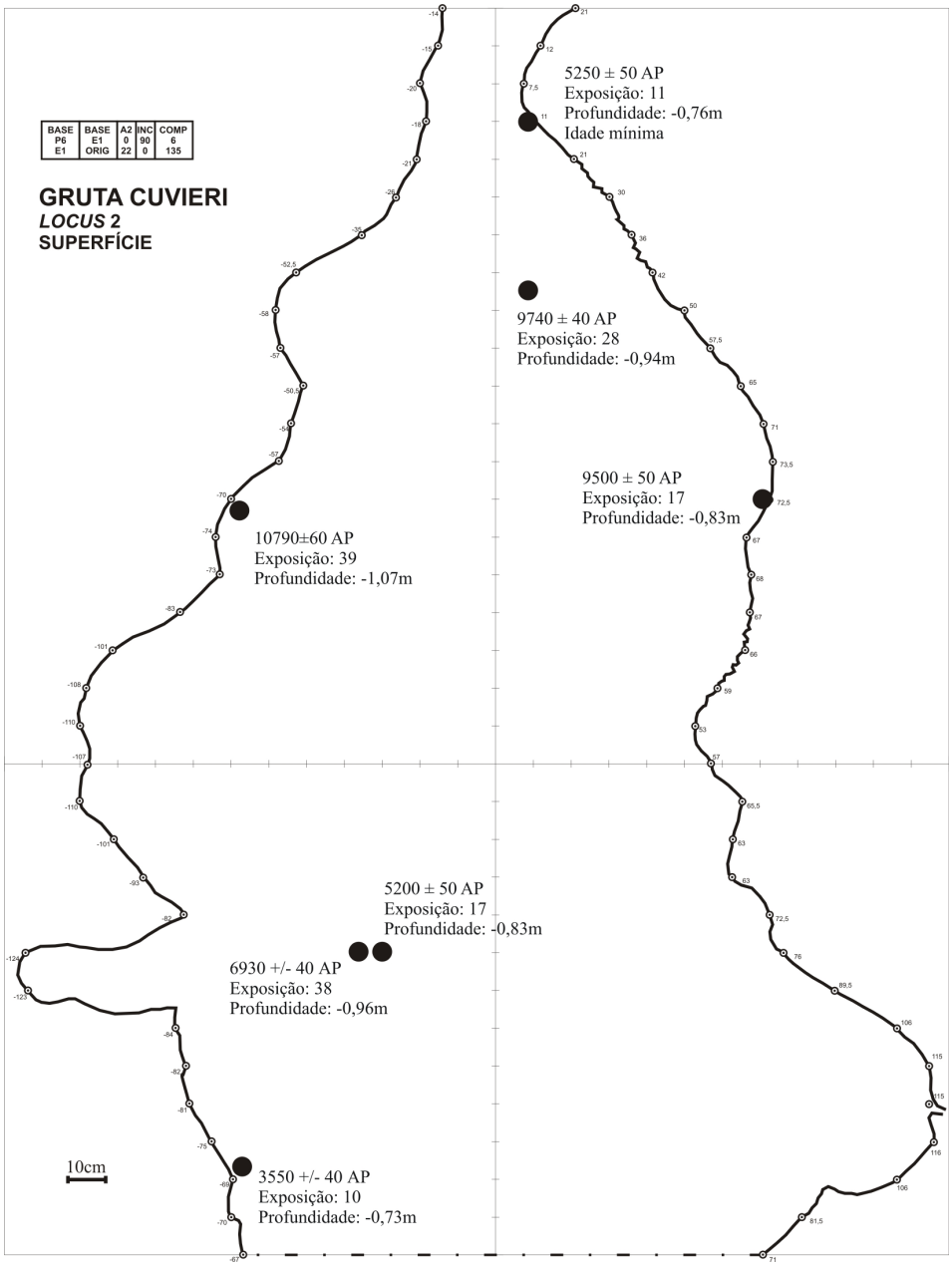


Figura 2.2 - Planta baixa da área escavada no *Locus* 2 com as respectivas datações 14C-AMS plotadas. Três idades não puderam ser plotadas pois pertencem a ossos encontrados em peneira [CVL2P163/196, 2050±40 AP (Exposição 1; BETA 205334; idade mínima); CVL2P258/234, 220± 40 AP (Exposição 1; BETA 205335); CVL2P260, 1960±40 AP (Exposição 1; BETA 202779; idade mínima)] e portanto não possuem localização exata.

Tabela 2.3 - Datações 14C-AMS em ossos disponíveis para o *Locus* 2 da Gruta Cuvieri.

Amostra	Taxon	Exposição	Profundidade (m)	Número laboratório (BETA)	C^{12}/C^{13}	Idade convencional (não calibrada)	Calibração 2 sigma (AP)
CVL2P163/196	*Tapirus terrestris*	01	-0,62	205334	-22,9‰	2050±40 AP[a]	2120 a 1900
CVL2P258/234	*Agouti paca*	01	-0,62	205335	-21,7‰	220± 40 AP	310 a 0
CVL2P260	Cervidae	01	-0,62	202779	-23,8‰	1960±40 AP[a]	1990 a 1830
CVL2 4630	*Tayassu tajacu*	11	-0,76	202780	-23,3‰	5250±50 AP[a]	6180 a 5920
CVL2 7108	*Mazama* sp.	17	-0,83	218173	-23,5‰	5200±50 AP	6010 a 5900
CVL2-10365	*Mazama* sp.	38	-0,96	230973	-21,7‰	6930±40 AP	7850 a 7680
CVL2 7402	Cervidae	17	-0,83	218174	-21,5‰	9500±50 AP	11070 a 10660
CVL2-4041	Anfíbio	10	-0,73	235460	-20,7 ‰	3550±40 AP	3960 a 3710
CVL2-13122	*Smilodon populator*	39	-1,07	234519	-15,0 ‰	10790±60 AP	12880 a 12720
CVL2-9648	Cervidae	28	-0,94	220396	-21,5‰	9740±40 AP	11210 a 11130

[a]idades mínimas.

A fauna encontrada neste *Locus* é diversificada, representada em sua maioria por animais da família Cervidae, mas também ocorrem espécimes dos grupos Tayassuidae, Tapiridae, Dasypodidae, Carnivora, Marsupialia, Lagomorpha, Rodentia, Xenarthra, Squamatas, Lissamphibia e Aves. Especial atenção deve ser dada ao corpo de vértebra de um animal jovem que pertence ao grupo das preguiças extintas (Pilosa, Megatherioidea) e a três ossos do pé de um *Smilodon populator*, que representam os primeiros achados de megafauna para o local e foram encontrados nas últimas exposições realizadas até o momento.

O *Locus* 3, em contrapartida, apresenta um cenário muito distinto do apresentado pelo *Locus* 2. Atualmente, ele é o *Locus* de acesso mais difícil por duas razões. A primeira é que, enquanto os outros dois *Loci* são alcançados seguindo-se a orientação principal do duto de entrada, para se chegar ao *Locus* 3 é necessário que o duto principal seja abandonado, virando-se à esquerda (Figura 2.1). A segunda é que a galeria que termina no *Locus* 3 é precedida por um pequeno buraco de mais ou menos 1 metro de profundidade e 1 metro de diâmetro. Embora não apresente nenhum tipo de obstáculo para o ser humano, é possível que, em um ambiente afótico, este buraco fosse suficiente para impedir que qualquer animal, em especial os de pequeno porte, chegasse à beira do fosso e caísse no *Locus* 3. No entanto, como este buraco se formou através do colapso de uma placa estalagmítica no local, não é possível saber há quanto tempo ele se encontra aberto.

Outra diferença fundamental é que neste *Locus* são escavadas, na verdade, três áreas distintas (Figura 2.1), denominadas, de sul para norte, de *Locus* 3A, 3B e 3C. Os *Loci* 3A e 3B são acessados pela entrada atual da gruta, enquanto que o *Locus* 3C não é

acessível por este caminho, devido a um estreitamento das paredes entre os *Loci* 3B e 3C. A entrada para este local é feita por uma terceira entrada descoberta posteriormente que foi desobstruída para permitir a passagem do ser humano até o local.

O aporte de sedimento no *Locus* 3 é diferente em relação ao *Locus* 2. Enquanto que no *Locus* 2 escavou-se até o momento um sedimento muito homogêneo, no *Locus* 3 há uma variedade relativamente grande de fácies sedimentares. As Figuras 2.3, 2.4 e 2.5 mostram a dispersão dos diferentes tipos de sedimento ao longo dos *Loci* 3A, 3B e 3C, respectivamente.

Como pode ser observado nestas figuras, há uma congruência clara entre os tipos sedimentares encontrados nos *Loci* 3A e 3B (Figuras 2.3 e 2.4) e, em menor proporção, no *Locus* 3C (Figura 2.5). Nos três *Loci* há uma fina camada (Sedimento 1, Figuras 2.3, 2.4 e 2.5) de sedimento acinzentado e pulverulento contendo poucos ossos de animais de pequeno porte. Logo abaixo desta camada, ocorre uma capa estalagmítica muito suja e heterogênea (Figuras 2.3, 2.4 e 2.5). Subjacente a esta, existe um sedimento com poucos ossos, de espessura variável, de cor bruno, que está ora consolidado e ora inconsolidado (Sedimento 2, Figuras 2.3, 2.4 e 2.5). Este sedimento recobre toda a extensão dos *Loci* 3A, 3B e 3C (Figuras 2.3, 2.4 e 2.5).

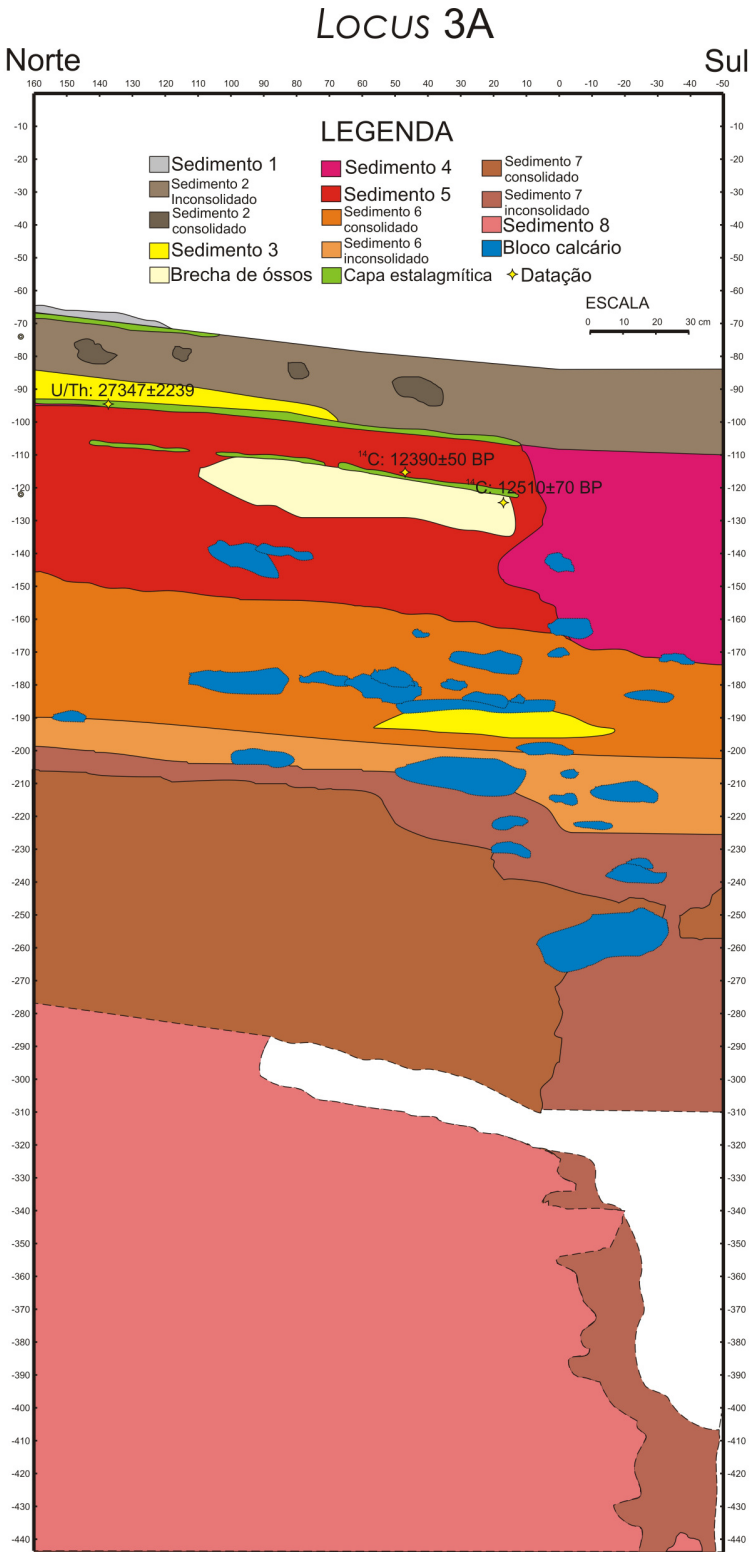


Figura 2.3 – Perfil esquemático norte-sul do *Locus* 3A. Modificado de Martim (2007).

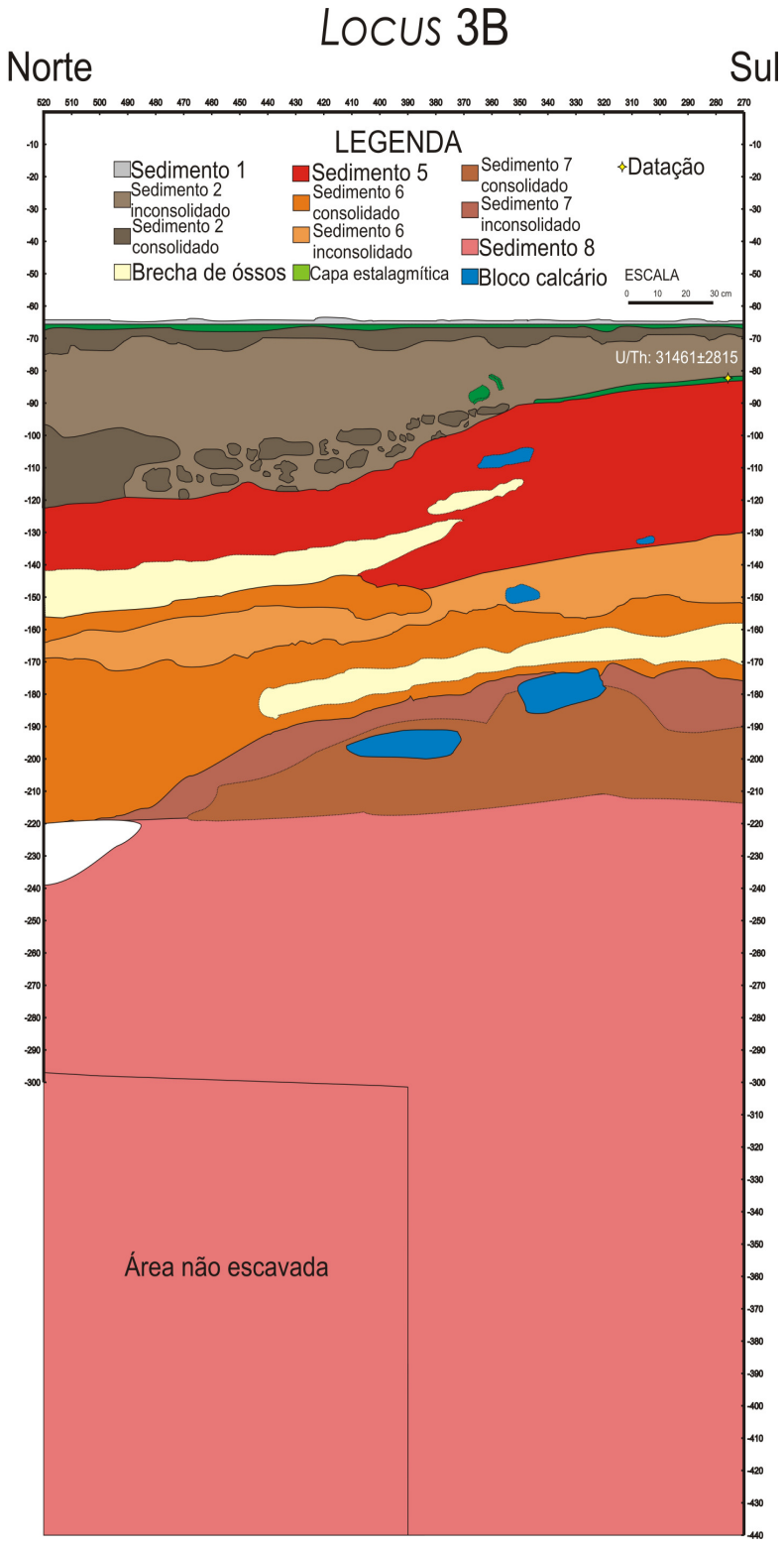


Figura 2.4 – Perfil esquemático norte-sul do *Locus* 3B. Modificado de Martim (2007).

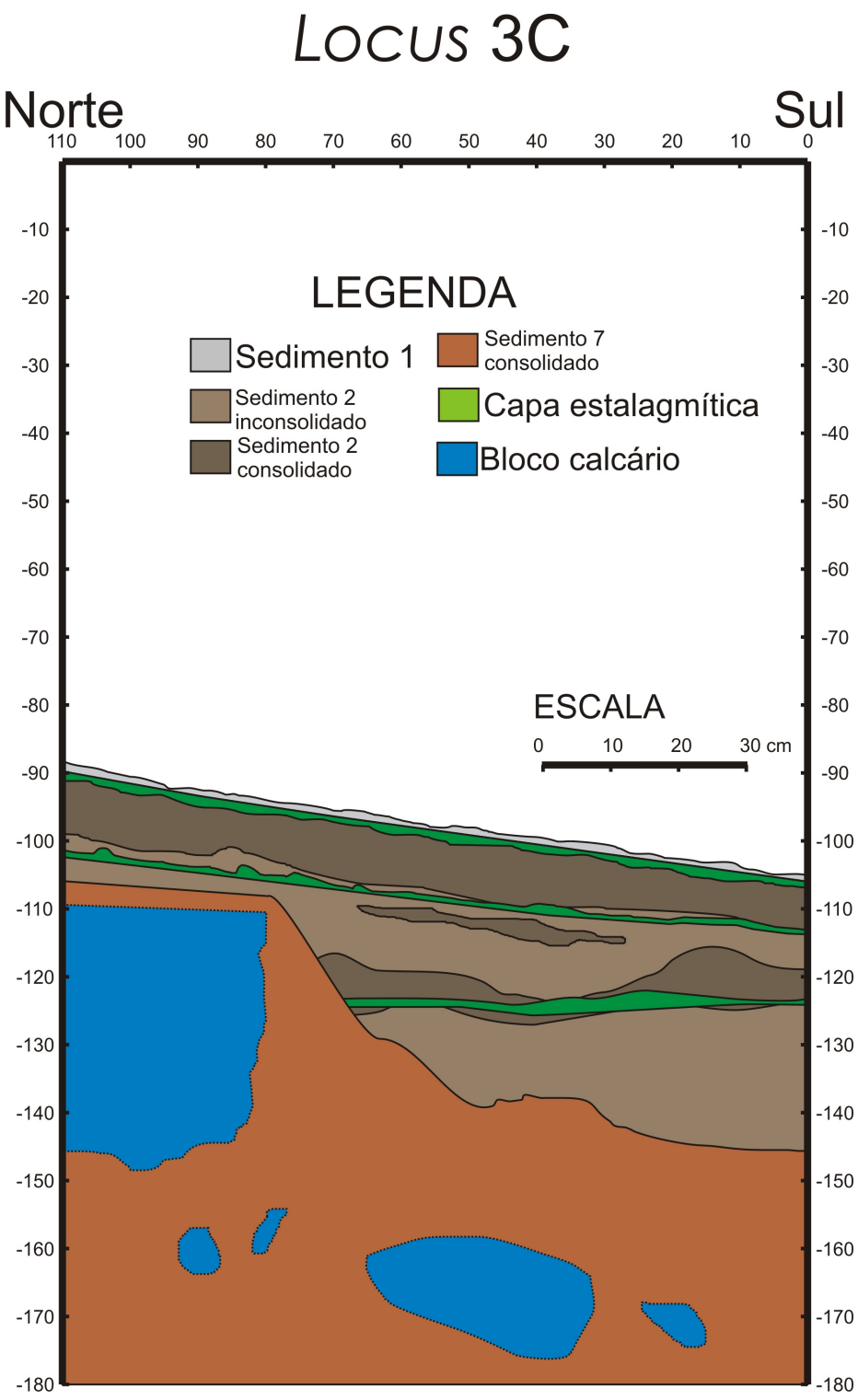


Figura 2.5 – Perfil esquemático norte-sul do *Locus* 3C. Modificado de Martim (2007).

No caso dos *Loci* 3A e 3B ocorrem imersos no sedimento inconsolidado (Sedimento 2 inconsolidado) pedaços do material consolidado. Já no *Locus* 3C, há uma intercalação entre níveis consolidados e inconsolidados.

Em seguida, há, apenas no *Locus* 3A, um sedimento amarelado e fossilífero (Sedimento 3), constituído basicamente por espeleotemas decompostos, contendo ossos inteiros e fragmentados, que se localiza na parte norte do *Locus*.

Ainda ocorrendo exclusivamente no *Locus* 3A, há um sedimento bruno-avermelhado (Sedimento 4; ver Figura 2.3), bastante fossilífero, apresentando ossos inteiros e fragmentados. Este sedimento localiza-se na região sudoeste do *Locus*, que era marcada por uma leve depressão na superfície originalmente encontrada no local (Figura 2.6) e foi denominada de bacia sul.

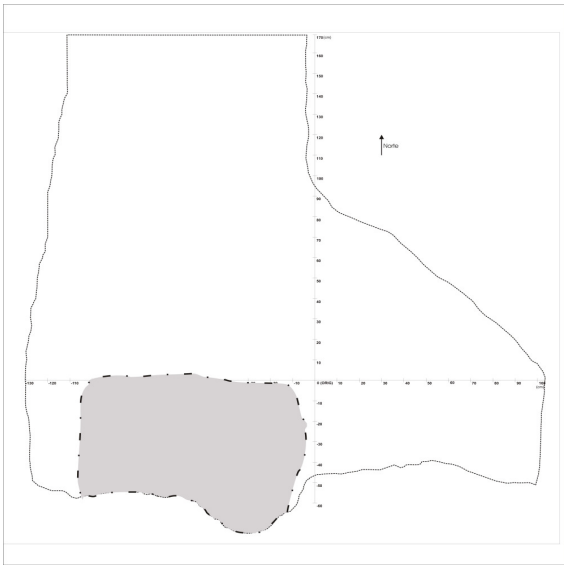


Figura 2.6 - Planta baixa do *Locus* 3A. A linha pontilhada representa o contorno aproximado do local. A área cinza delimitada pela linha pontilhada/tracejada representa a posição aproximada da bacia sul.

Desconsiderando as fácies sedimentares que ocorrem exclusivamente no *Locus* 3A, após o sedimento 2 existe, nos *Loci* 3A e 3B uma capa estalagmítica descontínua, em alguns trechos bem cristalina e em outros muito suja por sedimentos, presente na área norte do *Locus* 3A e sul do *Locus* 3B. Esta capa foi datada em ambos os *Loci* em aproximados 29 mil anos (Figuras 2.3 e 2.4; Tabela 2.4), conferindo, portanto, para todo o sedimento encontrado abaixo dela, uma idade mínima de aproximadamente 29 mil anos. Abaixo desta capa há um nível espesso de um sedimento avermelhado, alternando regiões mais ou menos consolidadas (Sedimento 5, Figuras 2.3 e 2.4), fossilífero, com ossos inteiros e fragmentados, que se estende em toda a área do *Locus* 3B e na parte norte, central e sudeste do *Locus* 3A, não ocorrendo na região da bacia sul (Figura 2.6), preenchida pelo sedimento 4 (Figura 2.3). Dentro deste sedimento avermelhado (Sedimento 5), existe, em ambos os *Loci*, mais ou menos à mesma altura, brechas de ossos que consistem basicamente em uma matriz formada por farelo de ossos e sedimento carbonatados com ossos pouco fragmentados a íntegros em seu interior.

Após o sedimento avermelhado, ocorre, novamente, nos dois *Loci* um sedimento alaranjado (Sedimento 6; Figuras 2.3 e 2.4), em algumas partes mais consolidado e em outras menos, apresentando ossos inteiros a fragmentados. Um número elevado de blocos calcários foi encontrado neste sedimento, principalmente no *Locus* 3A (Figuras 2.3 e 2.4). Neste *Locus*, abaixo do sedimento 6, surge uma nova camada, muito similar ao sedimento 2, mas que é na verdade a fração inconsolidada do sedimento 7 que somada à parcela consolidada distribui-se amplamente pelo *Locus* (Figura 2.3). Este sedimento se apresenta muito menos expressivo no *Locus* 3B (Figura 2.4) e é também correlato ao sedimento encontrado por baixo no *Locus* 3C (Figura 2.5), sendo extremamente carbonatado,

acinzentado, duro e fossilífero. Por último ocorre nos *Loci* 3 A e B o sedimento 8, de cor alaranjada, homogêneo e afossilífero que provavelmente se estende até o piso original da caverna (Figuras 2.3 e 2.4).

Além da diversidade sedimentar encontrada no *Locus* 3, observa-se na Figura 2.3 que no *Locus* 3A boa parte dos estratos sedimentares apresentam uma inclinação descendente de norte para sul enquanto que no *Locus* 3B (Figura 2.4), a inclinação é oposta, ou seja, o declive ocorre de sul para norte. Outro fato marcante é a discrepância encontrada na região sudoeste do *Locus* 3A (Figura 2.3), onde muito provavelmente devido à maior ação de água no local (ação concentrada de pingueiras e subseqüente empoçamento) ocorre a maior dinâmica do *Locus* 3 como um todo.

Outra diferença fundamental do *Locus* 3 em relação ao *Locus* 2 é a presença de vários elementos ósseos de megafauna, mais precisamente de preguiças extintas da família Mylodontidae. Além da megafauna extinta, há ossos de diversos animais da fauna atual, representantes dos grupos taxonômicos Felidae, Tapiridae, Tayassuidae, Cervidae, Dasypodidae, Canidae, Rodentia, Lagomorpha, Marsupialia, Chiroptera, Squamatas, Lissamphibia e Aves.

A cronologia do local é complexa e problemática, assim como a do *Locus* 2. As idades 14C-AMS disponíveis para o *Locus* 3 constam da Tabela 2.5, e estão localizadas exclusivamente no *Locus* 3A. A anta (*Tapirus terrestris;* Tabela 2.5; Figura 2.3) ocorre em um nível estratigráfico superior ao da *Catonyx cuvieri* (preguiça extinta) datada (Tabela 2.5; Figura 2.3) e, como pode ser observado na Tabela 2.5, as datas se sobrepõem quando levados em consideração seus desvios padrão. Considera-se, desta forma, não haver diferença cronológica entre os animais, sendo um cenário aceitável dada a

proximidade entre eles. Porém, uma capa estalagmítica que recobria ambos os animais foi datada através do urânio/tório (U/Th) em aproximadamente 29 mil anos (Tabela 2.4). Apesar da aparente diferença entre as três idades obtidas para a capa estalagmítica há uma sobreposição delas quando levado em conta a margem de erro envolvida. Desta forma, conclui-se que as três idades obtidas são estatisticamente iguais. Ou seja, de acordo com as datas sobre calcita, a idade mínima da preguiça é de aproximadamente 29.000 anos, enquanto que a idade obtida por 14C-AMS sugere uma idade absoluta de aproximados 12.500 anos para o animal. Até o momento ainda não se sabe qual cronologia é a mais acurada, se a obtida por 14C-AMS dos ossos ou a obtida por U/Th da capa estalagmítica. Estudos posteriores devem ser conduzidos para esclarecer esta questão.

Tabela 2.4 - Datações U/Th disponíveis para o *Locus* 3 da Gruta Cuvieri.

Amostra	Exposição	Profundidade (cm)	*Locus*	Idade (anos)
CUV-01	4	-100	3A	27.100±3.400
CUV-03A[a]	5	-93	3B	27.347±2.239
CUV-03B[a]	5	-93	3B	31.461±2815

[a] sub-amostras de uma mesma amostra.

Tabela 2.5 - Datações 14C-AMS disponíveis para o *Locus* 3A da Gruta Cuvieri.

Amostras	Taxon	Exposição	Profundidade (cm)	Número laboratório (BETA)	C^{12}/C^{13}	Idade convencional (não calibrada)	Calibração 2 sigma (AP)
CVL3-95	*T. terrestris*	2	-0,96	202778	NA	12390±50 AP	NA
CVL3CATONYX1	*C. cuvieri*	5	-136	202782	-20,3‰	12510±70 AP	15510 a 14170

CAPÍTULO 3 - TAXONOMIA

O ponto de partida em qualquer estudo paleontológico é a correta identificação anatômica e taxonômica do material abordado e também, quando possível, a determinação de espécimes. Sem este estudo preliminar não é possível desenvolver outros tipos de análises. Neste capítulo são apresentadas as considerações referentes às análises taxonômicas realizadas neste trabalho para os remanescentes ósseos de megafauna encontrados no *Locus* 3 da Gruta Cuvieri.

Materiais e Métodos

O material analisado compreende os fragmentos ósseos e ossos íntegros diagnosticáveis entre os grupos de megafauna atual e extinta (animais com mais de 44 kg; definição de megafauna segundo Barnosky *et al.*, 2004) dos *Loci* 3A e 3B da Gruta Cuvieri, escavados até o ano de 2005. Na análise também foram incluídos os ossos de peneira do *Locus* 3A. O material do *Locus* 3C não foi considerado, pois está muito fragmentado e envolto por uma matriz sedimentar excessivamente carbonatada e de difícil tratamento para permitir uma análise detalhada do material. Além disso, uma rápida triagem do material não indicou ossos de megafauna. O material da peneira do *Locus* 3B não foi analisado pois a curadoria do mesmo não está finalizada. O material de 2006 e 2007, a exemplo da peneira do *Locus* 3B, não foi incluído porque ele não está completamente curado. Ao todo, foram triadas em torno de 7000 peças, sendo 3470 peças plotadas do *Locus* 3A, 842 do *Locus* 3B e aproximadamente 2500 da peneira do *Locus* 3A. Cabe ressaltar que o material analisado do *Locus* 3A abrange os sedimentos de 1 a 7 das Figuras 2.3 e 2.4 e o do *Locus* 3B, apenas

de 1 a 5 uma vez que o material proveniente dos sedimentos 6 e 7 foi escavado em 2006 e 2007.

Os trabalhos de identificação taxonômica e descrição foram baseados nos moldes clássicos da literatura da área (Cartelle, 1980, 1991, 1994, 1998; Cartelle e Ferreira, 1994; Cartelle e Hartwig, 1996; Cartelle e Iuliis, 1995; Cartelle e Lessa, 1988; Cartelle e Mahecha, 1985; Góes *et al.*, 2002; Iuliis e Cartelle, 1993; Magalhães *et al.*, 1992; Paula Couto, 1953, 1970, 1975, 1977, 1979), sendo que a diagnose específica foi realizada através da consulta em bibliografia de referência, mais especificamente os trabalhos de Paula Couto (1953, 1970, 1979). Posteriormente, em casos duvidosos, recorreu-se a comparações com materiais previamente diagnosticados e tombados na coleção do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN-PUCMINAS) e também na coleção do LEEH-USP. A nomenclatura anatômica utilizada neste trabalho está de acordo com a proposta por Paula Couto (1979) e Iuliis e Cartelle (1993).

A tentativa de individualização dos espécimes foi realizada valendo-se de indicadores anatômicos (por exemplo, grau de fusionamento das epífises, tamanho relativo dos ossos) e também de consultas aos desenhos de cada exposição que permitem visualizar a disposição espacial de cada osso em relação aos demais.

Resultados

Foram encontrados remanescentes ósseos de *Tapirus terrestris* (Linnaeus), como único representante da megafauna atualmente vivente no Brasil e de *Catonyx cuvieri* (Lund) e *Valgipes bucklandii* (espécie recentemente descrita em manuscrito submetido para

publicação; Castor Cartelle, comunicação pessoal) da megafauna extinta. Devido a fragmentação excessiva, 55 ossos não puderam ser diagnosticados quanto a espécie. Por outro lado, devido a robustez do material foram atribuídos genericamente como pertencentes a megafauna.

Tapirus terrestris

A origem da família Tapiridae, na qual se inclui a anta (maior mamífero silvestre vivente da fauna brasileira), ocorreu provavelmente no velho mundo (Simpson, 1980), mas representantes desta família já foram encontrados nos Estados Unidos datados do Oligoceno médio ou do Mioceno inferior (Paula Couto, 1980). Junto com outras três famílias (Isectolophidae, Helaletidae, Lophiodontidae), Tapiridae forma a superfamília Tapiroidea, havendo registro dessa superfamília para o Terciário e para o Pleistoceno tanto da Eurásia quanto da América do Norte e para o Pleistoceno sul-americano (Paula Couto, 1980). A família Tapiridae passou a ocorrer na América do Sul após o Grande Intercâmbio Faunístico das Américas (Benton, 2000; Simpson, 1980) e o gênero atualmente vivente no Brasil é encontrado desde o Pleistoceno (Paula Couto, 1980).

A relação taxonômica e filogenética entre espécies de Tapiridae é controversa, devido à pequena diferenciação osteológica e dentária entre as espécies atuais e as extintas (Ferrero e Noriega, 2007). No Brasil, além da espécie atualmente vivente, há autores que defendem a existência de uma espécie extinta, denominada de *Tapirus cristatellus* (Winge segundo Paula Couto, 1970; Cartelle, 1999), mas que para Paula Couto (1970, 1980) seria duvidosa.

A diferença entre a espécie atual e a extinta é sutil e de difícil diagnose. Segundo Cartelle (1999), a diferença reside no fato de *T. cristatellus* ser um pouco maior que *T.*

terrestris e a orientação do nasal assim como a morfologia do crânio serem diferentes entre as duas supostas espécies.

Concordo com a visão de Paulo Couto (1970, 1980) e proponho a existência de apenas uma espécie, *T. terrestris*. A discordância entre a existência de uma ou mais espécies está diretamente vinculada à definição do conceito de espécie. Os trabalhos de O'Hara (1993) e de De Queiroz (1998) foram revolucionários e superaram, complementarmente, o conflito histórico do conceito de espécie. O'Hara (1993) propôs que na verdade não existe conceito certo ou errado de espécie, mas sim que, em diferentes níveis de detalhamento, ou seja, em escalas distintas, alguns conceitos são mais eficientes para se chegar à alguma conclusão do que outros e vice-versa. Já o trabalho de De Queiroz (1998) vai além. Segundo ele, o conceito de espécie contido em todas as propostas de conceitos de espécie disponíveis é universal, sendo definido como: cada espécie é uma linhagem evolutiva distinta. O fator que varia entre os diferentes conceitos propostos é o critério de determinação das espécies. Em outras palavras, O'Hara (1993) propõe que a definição de um conceito de espécie universal é impossível porque nós, ao definirmos o que é uma espécie estamos simplificando a realidade e toda simplificação acarreta imprecisão. Já De Queiroz (1998) diz que não há nenhum problema com o conceito de espécie que é muito claro (linhagem evolutiva distinta), mas que o problema se encontra nos critérios que são adotados para tentar delimitar tais linhagens.

À luz destes paradigmas, justifico a assertiva referente à não consideração da existência, por hora, de *T. cristatellus*. Existe uma dificuldade em se avaliar se as duas supostas espécies são de fato duas linhagens evolutivas distintas (e portanto duas espécies) ou simplesmente variações de uma mesma linhagem que advém de: 1) não se saber em detalhes a distribuição cronológica de ambas as supostas espécies; e 2) elas poderem ter

sido simpátricas. Desta forma, acredito que na ausência de dados mais robustos acerca da distribuição cronológica e espacial das duas supostas espécies, devemos considerá-las como pertencentes a *T. terrestris*.

Sistemática

Ordem: Perissodactyla

Subordem: Ceratomorpha

Superfamília: Tapiroidea

Família: Tapiridae

Gênero: *Tapirus*

Espécie: *Tapirus terrestris* Linneaus

Distribuição Geográfica:

Segundo Cartelle (1999), foram encontrados registros fósseis em Minas Gerais, Bahia, Goiás, região sudeste (São Paulo não incluído no estudo), e região nordeste (Maranhão não incluído no estudo). Também há registros fósseis em São Paulo e no Rio Grande do Sul (Paula Couto 1979, 1980). Atualmente, encontra-se espécimes de *T. terrestris* em todo o Brasil (Eisenberg e Redford, 1999).

Cronologia:

Espécie encontrada desde o Pleistoceno até o presente (Tonni, 1992).

Descrição do material:

Ao todo foram atribuídos 440 elementos ósseos a *T. terrestris*, sendo de pelo menos três espécimes. Infelizmente, apenas um espécime é facilmente distinguível dos demais, pois trata-se de um animal jovem e, portanto, com epífises não fusionadas às diáfises. Os outros espécimes, por outro lado, são adultos, o que torna difícil distinguir os ossos desses animais. Os indivíduos adultos estão mal representados, sendo encontrados restos de ossos longos (úmero, fêmur, rádio, tíbia e ossos não determinados), metapódios, costelas e vértebras e bem preservados estão os astrágalos, algumas falanges, alguns dentes molares, pré-molares e caninos. Também foram encontrados um pisiforme, um escafóide, um unciforme, dois cubóides e um cuneiforme 3, todos esquerdos.

Já o animal jovem, denominado T1, está relativamente bem preservado. Atribui-se a este animal 127 ossos, sendo bem preservadas as diáfises das tíbias, dos fêmures, das fíbulas, dos úmeros, dos rádios, das ulnas, dos calcâneos, dos astrágalos, da mandíbula, do atlas, do axis, de algumas vértebras cervicais, torácicas e lombares, de falanges e de partes do crânio, além da bacia e da escápula esquerda. As epífises íntegras são as distais dos fêmures, da tíbia, do úmero e do rádio direitos, da fíbula esquerda e proximal de fêmur. Ainda são atribuídos a este animal fragmentos de ossos longos, de escápula, de costela e de bacia.

Catonyx cuvieri

Os Xenarthra correspondem a um grupo taxonômico muito diversificado. Considerando toda a sua história evolutiva, apresentaram um pico de diversidade específica entre o final do Terciário e o Quaternário (Toledo, 1998). A origem dessa ordem é incerta, mas aproxima-se dos 65 milhões de anos (Simpson, 1980) ou, de acordo com um trabalho imunológico, esta data pode chegar aos 80 milhões de anos (Sarich, 1985). Recentemente,

Bininda-Emonds *et al.* (2007) recuou ainda mais a origem do grupo, que teria ocorrido em torno dos 100 milhões de anos. Segundo Simpson (1980), quase a totalidade da diversificação desse grupo ocorreu na América do Sul, quando esta era uma ilha isolada do continente Norte-americano e da Antártica.

Por volta de 3 milhões de anos atrás (Benton, 2000; Simpson, 1980), desenvolveu-se uma conexão contínua de terra entre a América do Sul e a do Norte, através do soerguimento da América Central e, em conseqüência disso, ocorreu um grande intercâmbio entre as faunas autóctones dos dois sub-continentes. Nessa nova configuração geológica, os Xenarthra adquiriram ampla distribuição geográfica, ocorrendo ao longo de todo o continente Americano, desde o Alasca (Stock, 1942) até a Patagônia (Borrero *et al.*, 1998).

Com a última extinção do Quaternário, durante o Pleistoceno Tardio, a diversidade de espécies desta ordem foi drasticamente reduzida, tendo sido afetados, em sua maioria, animais de porte avantajado. Ao menos 20 espécies entre preguiças, tatus e gliptodontes deixaram de existir no Brasil após este período (Cartelle, 1999; Castor Cartelle, comunicação pessoal), restando atualmente em território nacional aproximadamente 16 espécies de porte muito menor ao dos grupos extintos (Eisenberg e Redford, 1999). Se compararmos o total de 30 espécies atuais (Delsuc *et al.*, 2001) com o número de 218 gêneros fósseis considerados para a ordem por McKenna e Bell (1997) observa-se que a diversidade do grupo atualmente é muito pequena.

Apesar da relação de parentesco dos Xenarthra com outros grupos não estar bem resolvida (Arnason *et al.*, 1997; Engelman, 1985; Delsuc *et al.*, 2001; Murphy *et al.*, 2001), o monofiletismo da ordem é sustentado tanto por dados morfológicos (Engelman, 1985;

Gaudin, 2004), quanto por moleculares (Bininda-Emonds *et al.*, 2007; Delsuc *et al.*, 2003; Van Dijk *et al.*, 1999).

Os Xenarthra podem ser subdivididos em três grupos bastante distintos (Gaudin, 2004; Simpson, 1980): (1) os Pilosa, correspondendo às preguiças atuais e às extintas; (2) os Cingulata, grupo composto pelos tatus atuais e extintos e pelos também extintos gliptodontes; e (3) os Vermilingua, sendo representados pelos Tamanduás atuais e extintos.

O grupo dos Pilosa foi muito diversificado no passado, existindo muitas espécies de preguiças terrestres, mas que hoje estão extintas. Deste grupo, resta atualmente apenas dois gêneros arborícolas de pequeno porte (Eisenberg e Readford, 1999; Gilmore *et al.*, 2000). Dentre as preguiças extintas, encontra-se a família Mylodontidae. A maior parcela da diversificação desta família se deu, assim como para os demais Xenarthra, na América do Sul e considera-se que ela migrou duas vezes para a América do Norte, tendo sido a primeira no Mioceno final e a segunda no Plioceno Médio (McDonald e Perea, 2002). Animais desta família ocorreram em abundância no nosso continente a partir do Mioceno (Cartelle, 1991).

Os primeiros membros da família Mylodontidae eram pequenos, mas o tamanho corpóreo aumentou ao longo do tempo, chegando ao tamanho máximo no Pleistoceno (Mcdonald e Perea, 2002). Os maiores Mylodontidae chegaram inclusive a ter tamanho próximo ao dos maiores megatherídeos (família de preguiças que atingiu o maior tamanho corpóreo dentre as preguiças terrestres; Paula Couto, 1953).

Segundo Simpson (1980) muitas espécies de Mylodontidae freqüentavam cavernas, haja vista a grande quantidade de coprólitos encontrados nelas. Como as demais preguiças terrestres, esta família é considerada filófaga (Paula Couto, 1970) e, em virtude das garras

avantajadas dos membros apendiculares anteriores, poderiam alimentar-se inclusive das raízes de certas plantas (Paula Couto, 1953).

A família Mylodontidae é subdividida em duas subfamílias, Mylodontinae e Scelidotheriinae (McDonald e Perea, 2002). No Brasil, a primeira ocorrência de Scelidotheriinae provém dos trabalhos pioneiros realizados por Lund na região de Lagoa Santa (Sedor *et al.*, 2004). Dentro desta subfamília encontra-se o gênero *Catonyx* (Scelidodon), que é conhecido através de três espécies pleistocênicas: *C. chiliensis* encontrada no Chile, no Peru, na Bolívia e no Equador; *C. tarijiensis* descrita para o Uruguay, a Bolívia e a Argentina; e *C. cuvieri* encontrada em boa parte do território brasileiro (McDonald e Perea, 2002). *C. cuvieri* é extremamente abundante no registro fóssil de Minas Gerais (Paula Couto. 1980), sendo considerada uma espécie de porte médio dentre as preguiças (Toledo, 1998) e de hábitos alimentares pastadores de campos abertos, podendo consumir também alimentos mais suculentos e folhas (Cartelle, 1991, 1999).

Sistemática

Ordem: Xenarthra

Subordem: Pilosa

Superfamília: Megatherioidea

Família: Mylodontidae

Gênero: *Catonyx* (=Scelidodon)

Espécie: *Catonyx cuvieri* Lund

Distribuição Geográfica:

Evidências de *C. cuvieri* foram encontradas na Bahia, Minas Gerais, Ceará, Piauí, Paraíba (Cartelle, 1991, 1999), São Paulo (Paula Couto, 1970) e Paraná (Sedor *et al.*, 2004), sendo considerada uma espécie intertropical (Cartelle, 1999).

Cronologia:

Tradicionalmente, os achados são relacionados ao final do Pleistoceno (Cartelle, 1999), mas datas obtidas em calcita para um espécime em Lagoa Santa (ZMUC – 14; ver Tabela 2.1) indicaram uma idade mínima de aproximadamente 128.000 anos, sugerindo uma amplitude maior para a distribuição cronológica desta espécie, abrangendo todo o Pleistoceno Tardio.

Descrição do material:

A escavação no *Locus* 3, até o ano de 2005, exumou um total de 553 ossos/fragmentos ósseos pertencentes a 3 espécimes de *C. cuvieri* denominados por C1, C2 e C3, cujas descrições seguem abaixo:

C1: Animal representado por 463 ossos, próximo da idade adulta, apresentando em estado final de fusionamento as epífises com as diáfises nas partes proximais dos úmeros, fêmures, fíbulas, vértebras, escápula, os *tuber calcis* com os calcâneos e ambos os extremos dos ossos do esterno (esternébra). O esqueleto apendicular inferior está muito bem preservado, tendo sido encontrado ambos os fêmures, as tíbias, as fíbulas, os astrágalos, os calcâneos, os naviculares, os cubóides, os cuneiformes 2, os metatarsos 2, 3, 4, e 5, as falanges proximal + intermediária dos dedos 3, 4 e 5, as falanges distais dos dedos 3 e 5 e os sesamóides plantares, além de outros. Do pé direito, ainda foram encontrados os cuneiformes 1 e 3 e a falange distal do dedo 4. A região da bacia também está bem

representada havendo os ílios quase inteiros e fusionados ao sacro bem preservado, acetábulos íntegros, partes significativas dos ísquios e fragmentos de púbis.

Os membros apendiculares superiores também estão conservados. As mãos direita e esquerda encontram-se bem completas, havendo os seguintes ossos: cuneiforme, lunato, escafóide, unciforme, magno, trapezóide, metacarpos 1, 2, 3, 4 e 5, falange proximal, intermediária e distal dos dedos 2, 3, 4 e 5, falanges proximal e distal do dedo 1 e sesamóide palmar. Estavam associados às mãos uma série de sesamóides de difícil localização anatômica. O braço esquerdo está representado pelo úmero, rádio e ulna íntegros, enquanto que o braço direito apresenta apenas a parte proximal do úmero e as distais de ulna e rádio. Ainda em relação ao esqueleto apendicular superior, foram encontrados restos de escápula e das clavículas.

O crânio e a mandíbula encontram-se bastante deformados e comprimidos lateralmente. Do crânio não se encontra a porção neural e da mandíbula só o corpo está presente. Fragmentos do hióide também foram encontrados. O esqueleto axial está muito fragmentado, com exceção do sacro, das vértebras caudais, dos chevrons, das esternébras e do manúbrio, que encontram-se em excelente estado de conservação.

C2: Este espécime também não é adulto. Foram encontradas as epífises proximais dos úmeros soltas, sugerindo que esse animal fosse mais jovem do que C1 no momento de sua morte. O animal apresenta também muito menos elementos ósseos que o descrito anteriormente, totalizando apenas 60. Bem representadas estão apenas as mãos (mão direita: metacarpos 3, 4 e 5, falange proximal, intermediária e distal dos dedos 2 e 3, falange proximal e intermediária do dedo 4 e falange proximal do dedo 5; mão esquerda: escafóide, lunato, cuneiforme, trapezóide, magno, unciforme, metacarpos 2, 3, 4 e 5 e falange proximal do dedo 3). Curiosamente, tanto o crânio quanto a mandíbula encontram-

se em condição muito semelhante à de C1, com a diferença que neste caso preservou-se apenas a metade direita da região facial do crânio e do corpo mandibular. Além destas peças, as epífises proximais dos úmeros também estão bem preservadas assim como um metatarso 3 e um sesamóide do pé. Fragmentos de falange, de calcâneo, de sesamóides, de vértebras, de ossos longos, de dentes e de costelas são relacionados a este animal.

C3: Os restos do terceiro espécime de *C. cuvieri* pertencem a um animal muito jovem. Contudo, não pertence a um feto, pois os dentes evidenciam um princípio de desgaste que só seria possível com a mastigação ativa de alimentos pelo animal. Ele está representado por aproximadamente 30 ossos, mas em virtude da pouca idade, eles são de difícil diagnose. Há, no entanto, muitas epífises, vértebras e fragmentos de ossos longos. Algumas peças são identificáveis, quais sejam: calcâneo, falange ungueal do dedo 3 do pé, dentes, falange ungueal da mão e fragmentos de crânio e mandíbula.

Ainda foram atribuídos a esta espécie 293 ossos que, devido ao elevado grau de fragmentação e/ou má conservação, não puderam ser atribuídos a um espécime específico, tendo destaque os fragmentos de costela e vértebra.

Valgipes bucklandii

Ossos de uma espécie de preguiça terrícola que foi recentemente descrita por Castor Cartelle e Gerardo de Iuliis (Castor Cartelle, comunicação pessoal) foram encontrados no *Locus* 3. Esta espécie é, assim como *Catonyx cuvieri*, representante dos Scelidotheriinae (Mylodontidae), diferindo da espécie previamente apresentada por exibir ossículos dérmicos e forame entepicondilar. Diferenças mais sutis também podem ser notadas nas proporções das diferentes estruturas ósseas. Apenas um espécime, denominado V1, foi diagnosticado no material analisado.

Sistemática

Ordem: Xenarthra

Subordem: Pilosa

Superfamília: Megatherioidea

Família: Mylodontidae

Gênero: *Valgipes*

Espécie: *Valgipes bucklandii* Cartelle e Iuliis

Distribuição Geográfica:

Por se tratar de uma espécie recém descrita, sua distribuição certamente tenderá a se expandir, mas já foram diagnosticados espécimes referentes a esta espécie pelo menos na Bahia, no Piauí, em Minas Gerais e em São Paulo.

Cronologia:

Ainda incerta, mas provavelmente se assemelha à das demais espécies de preguiças terrestres. Embora a cronologia para estas espécies ainda seja precária, é bem plausível supor que, assim como *Catonyx*, *Valgipes* seja do Pleistoceno Tardio.

Descrição do material:

V1: O material encontrado até agora totaliza 64 peças pertencentes a um indivíduo muito provavelmente adulto (não há regiões com epífise para assegurar que o animal já era adulto. No entanto, o porte do animal sugere a plenitude do crescimento). Foram encontrados vários dentes, tanto superiores quanto inferiores, um osso palmar, ossículos dérmicos, ossos das mãos (lado indeterminado: falange distal dos dedos 1, 3 e 4 ou 5; mão

direita: magno, unciforme, trapezóide, escafóide, metacarpos 1, 2 e 3, falange proximal dos dedos 2, 3 e 4; mão esquerda: lunato, unciforme, escafóide) e fragmentos de crânio, mandíbula, escápula, rádio, ulna, úmero, fêmur e outros ossos longos.

Discussão

Considerando apenas o número de gêneros extintos identificados em Minas Gerais (aproximadamente 25; Cartelle, 1999), observa-se que a diversidade de espécies de megafauna no *Locus* 3 não é elevada. Contudo, chama a atenção o número alto de espécimes identificados. O *Locus* 3 é um pequeno abismo em uma caverna discreta que apresenta ainda outros dois abismos nos quais também caíram animais. A presença de pelo menos 7 espécimes de megafauna em uma área escavada de aproximadamente 5,5 m^2 é muito expressiva. Infelizmente, devido a dificuldades em se obter novas datações para o pacote fossilífero e à complexidade em se interpretar as idades já obtidas, não é possível concluir se a abundância desses animais no *Locus* reflete grandes quantidades deles na paisagem, ou se foram encontrados muitos espécimes em função de uma amplitude temporal muito grande no local.

CAPÍTULO 4 – TAFONOMIA

A análise tafonômica é de suma importância para a compreensão plena do material fóssil (Holz e Barberena, 1989) encontrado no *Locus* 3 da Gruta Cuvieri. Para tanto, foram analisados diversos fatores que são indicativos gerais de alguns processos tafonômicos que podem ocorrer durante a formação de um pacote fossilífero.

Entretanto, antes de realizar qualquer análise tafonômica é importante determinar os processos de incorporação do material fossilífero ao pacote sedimentar da Gruta Cuvieri. Segundo Simms (1994), os ossos podem ser incorporados em depósitos fossilíferos em cavernas através de diversos processos, divididos em três classes, como mostrado na Tabela 4.1. O primeiro tipo de incorporação (autóctones bióticos) está relacionado à morte de animais que habitam integralmente ou parcialmente o ambiente cavernícola. Dos diversos *taxa* já identificados na Gruta (listados no Capítulo 2 - Gruta Cuvieri), apenas os Chiroptera e alguns Rodentia frequentam ativamente as cavernas. Simpson (1980) ainda sugere que alguns Carnivora e os Mylodontidae poderiam habitar esporadicamente o interior de cavernas. Contudo, a diversidade taxonômica encontrada na gruta não permite considerar este tipo de incorporação de material como único ou sequer como mais relevante no contexto geral da caverna.

O segundo tipo de incorporação (alóctone biótico) pode ocorrer através de dois processos: 1) deposição de restos alimentares de predadores; e 2) queda em poços/sumidouros ou extravio na caverna. No primeiro caso seria esperado que os carnívoros depositassem as presas ao longo do conduto principal e que esse material fosse, posteriormente, parcialmente transportado para o interior dos buracos, de maneira que marcas de predadores devessem ser freqüentes nos ossos. Já para o segundo caso, devido à

simplicidade da caverna, provavelmente não houve extravio de animais em seu interior e os ossos encontrados nos *Loci* proveriam de animais que caíram nos abismos e não conseguiram sair.

Tabela 4.1 – Possíveis processos de inserção de ossos em cavernas, segundo Simms (1994).

Tipo	Processo
Autóctone biótico	- Morte de animais cavernícolas que vivem total ou parcialmente em cavernas.
Alóctone biótico	- Deposição de restos alimentares de predadores. - Queda em poços ou sumidouros; extravio na caverna.
Alóctone abiótico	- Enchentes, escorregamentos e colapsos. - Retrabalhamento de fósseis contidos na rocha do maciço carstificado ou das rochas circundantes.

De acordo com estas hipóteses, espera-se encontrar, no primeiro caso, muitos ossos com marcas de predadores no conduto principal e nos *Loci* e, no segundo, ausência ou pouca abundância de ossos no conduto (eventualmente um animal pode morrer também no conduto principal) e ausência de marcas de carnívoros nos ossos. Para testar tais hipóteses, foram realizadas duas sondagens no conduto principal (ver Figura 1.1) e uma inspeção preliminar dos ossos à procura de marcas de carnívoros, tanto dos *Loci*, quanto do conduto principal. Em relação às sondagens, a primeira foi realizada a aproximados 8m da entrada da Gruta, sendo de 2m de comprimento, 0,5m de largura e 2,3m de profundidade e a segunda, distante 12,5m da entrada, apresenta 1,7m de comprimento, 0,50m de largura e 1,70m de profundidade. Mesmo com a retirada de elevado volume de terra, foram encontrados poucos ossos nas sondagens, sendo a grande maioria de animais de pequeno porte. Além disto, a análise preliminar dos ossos escavados nos *Loci* e encontrados nas sondagens indicaram pouquíssimas (em torno de 10 ossos) marcas de predadores. Desta

forma, concluiu-se que, dentre os processos alóctones bióticos, os ossos encontrados nos *Loci* são majoritariamente devido à queda de animais no abismo.

Outra alternativa seria a ação contundente dos processos do tipo alóctone abiótico na formação do pacote fossilífero da caverna. Dentre os processos propostos por Simms (1994; Tabela 4.1) não se pode considerar o retrabalhamento da rocha da caverna como forma de injeção de material fossilífero, pois a rocha é afossilífera, restando, portanto, como alternativa viável, os processos de enchentes, escorregamentos e colapsos.

No entanto, não credito os achados fósseis aos processos de enchentes, escorregamentos e colapsos basicamente por duas linhas de evidências: 1) não há indícios nos sedimentos escavados, tanto nos *Loci* quanto nas sondagens, de enchentes; e 2) uma parcela considerável do material exposto nas escavações dos *Loci* 2 e 3 apresenta muitos animais articulados, em posição considerada natural para um animal no momento de sua morte, e não em uma distribuição caótica como seria esperado se um animal tivesse entrado através dos processos alóctones abióticos (eventos de alta energia). Além disto, se o material tivesse entrado de forma alóctone abiótica, deveríamos ter encontrado restos fósseis em abundância também no conduto principal, o que não foi observado. Em suma, o material escavado nos *Loci* da gruta é quase que exclusivamente de animais que entraram na gruta, caíram nos abismos e foram retrabalhados *in situ*.

Portanto, assume-se aqui que praticamente todo o material encontrado no interior do *Locus* 3 é do tipo alóctone biótico incorporado pelo processo de queda em poços (abismos). Sendo o processo de entrada de material fossilífero diagnosticado, para a caracterização do pacote fossilífero dos *Loci* 3A e 3B foram realizados diversos tipos de análises no material de megafauna encontrado. As análises realizadas neste trabalho tiveram por objetivo uma caracterização ampla do pacote fossilífero e, portanto, são relativamente pouco específicas.

Materiais e Métodos

O material utilizado nesta etapa do trabalho foi os ossos de megafauna do *Locus* 3 identificados taxonomicamente. Consistem em 1405 ossos e fragmentos ósseos de *Catonyx cuvieri*, *Valgipes bucklandii*, *Tapirus terrestris* e ossos de megafauna sem determinação específica.

A seguir, serão descritas as diferentes análises conduzidas neste trabalho:

1) Uma questão básica da tafonomia é a determinação do número de animais de cada *taxon* presente no pacote fossilífero escavado. Existem vários índices para quantificar este valor e uma discussão intensa de qual seria o mais acurado (Badgley, 1986a, b; Lyman, 1994a; Gilinsky e Benningtn, 1994; Munro e Bar-Oz, 2004). Neste trabalho foram utilizados os índices de número mínimo de indivíduos ("minimum number of indivuduals", MNI) e número de espécimes[1] identificados por taxon ("number of identified specimens per taxon", NISP) que são amplamente utilizados (Badgley, 1986a) e considerados complementares um ao outro (Klein e Cruz-Uribe, 1984).

2) Behrensmeyer (1978) realizou um extenso estudo sobre os efeitos das intempéries climáticas nos ossos expostos à superfície. As alterações nos ossos decorrentes da exposição são evidenciadas inicialmente por trincas, principalmente nos ossos longos, no sentido do maior comprimento. De acordo com o tempo de exposição, as transformações se tornam mais acentuadas e outras feições tornam-se evidentes. Ao contrário de Behrensmeyer (1978), neste estudo foi observado apenas presença ou ausência de mudanças na superfície óssea.

[1] a definição de espécime em tafonomia é: tanto um fragmento de osso/dente quanto um osso ou um dente completo (Lyman, 1994a).

A formação das feições vinculadas às intempéries climáticas está relacionada a mudanças diárias nas condições microclimáticas ao redor dos ossos expostos (Behrensmeyer, 1978). As características de cada osso influem na velocidade e no tipo de feições neles formadas (Behrensmeyer, 1978), mas independentemente do osso analisado, a constatação de feições vinculadas a este processo tafonômico indica se um osso ficou ou não exposto à superfície por um determinado tempo. No trabalho experimental de Behrensmeyer (1978), a autora constatou que ossos expostos às variações climáticas diárias apresentavam as primeiras feições vinculadas a este processo em apenas alguns dias. Em ambientes cavernícolas, no entanto, o processo deve ocorrer de forma bem mais lenta, porque a variação climática diária dentro de uma caverna chega a ser algumas ordens de grandeza menor do que a do exterior.

3) O polimento e arredondamento generalizado da superfície óssea é um indício de fluxo de água contínuo e corrente (Kos, 2003) e arredondamento localizado indica abrasão física pós-deposicional (Andrews, 1990). Desta forma, foi avaliada a existência generalizada/localizada ou ausência de polimento/arredondamento dos ossos para avaliar estas questões.

4) A fragmentação dos ossos é um indicador que auxilia a compreensão da formação do pacote sedimentar e pode ocorrer em contextos paleontológicos (i.e. sem a presença de *Homo sapiens*) pela ação de carnívoros, pela queda/pisoteamento por outros animais, pela queda de blocos sobre os ossos e pela pressão exercida durante a sedimentação (Andrews, 1990). Para o estudo da fragmentação, o material fóssil foi classificado como ossos íntegros ou ossos fragmentados. O material fragmentado no processo de escavação e curadoria que não foi remontado foi excluido da análise.

5) Por último, foram elaborados mapas de dispersão vertical dos ossos para as diferentes categorias analisadas e também para as espécies e espécimes identificados. As peças foram plotadas nas representações verticais valendo-se do sistema de localização utilizado durante o trabalho de coleta do material fóssil.

Resultados e Discussão

Número de indivíduos

A Tabela 4.2 apresenta os valores de MNI e NISP para as três espécies de megafauna. Como pode ser observado, nos três casos os valores para os índices são muito distintos. Esta discrepância pode ser explicada porque, dependendo da característica de formação do pacote fossilífero, uma estimativa é mais acurada que outra (Badgley, 1986a).

Tabela 4.2 – MNI e NISP para as espécies de megafauna dos *Loci* 3A e 3B.

Espécie	MNI	NISP
Catonyx cuvieri	3	763
Valgipes bucklandii	1	57
Tapirus terrestris	3	377

No caso específico do *Locus* 3, o MNI parece ser o índice, entre os dois adotados, mais acurado. O primeiro ponto a favor do MNI é que os animais caíram inteiros no *Locus*, e por se tratar de uma área pequena, onde não há muito transporte, existe uma probabilidade elevada de associação entre os ossos (Badgley, 1986a e b), inclusive sendo encontrados ossos articulados e com proximidade anatômica. Outro aspecto favorável ao MNI é que ele é pouco suscetível ao efeito da fragmentação, enquanto que o NISP é extremamente sensível a este efeito (Klein e Cruz-Uribe, 1984). Dado que o grau de fragmentação no *Locus* é grande (ver item fragmentação abaixo), boa parte da diferença

observada na Tabela 4.3 pode ser explicada por este fator. Um último ponto favorável ao MNI é a questão amostral. Gilinsky e Bennington (1994) argumentam que quando a amostra se aproxima do domínio amostral o MNI é um bom índice para estimar o número de indivíduos. A área total escavada nos *Loci* 3A e 3B se aproxima bastante do domínio amostral, sendo, portanto, o MNI uma boa escolha para a quantificação dos indivíduos nesse *Locus.*

Uma vez que o MNI foi adotado para a representatividade de indivíduos por espécie, durante a análise taxonômica buscou-se cruzar as informações obtidas pelo MNI com as obtidas por critérios taxonômicos, como, por exemplo, idade dos animais. Como apresentado nos resultados do Capítulo 3 - Taxonomia, distinguiram-se três indivíduos de *C. cuvieri* (C1, C2 e C3), um de *V. bucklandii* (V1) e pelo menos três de *T. terrestris*, mas apenas ossos de um puderam ser individualizados (T1), condizente com os resultados obtidos pelo MNI.

Como pode ser observado nas Figuras 4.1 e 4.2 os ossos de T1 (pontos verdes) são encontrados, predominantemente, no *Locus* 3A e no topo do Sedimento 5. Os ossos de *T. terrestris* que não puderam ser vinculados a um espécime específico (pontos amarelos) também foram plotados. Esses estão concentrados quase que em sua totalidade nos sedimentos 4 e 5.

A dispersão dos espécimes de *C. cuvieri* também está concentrada nos sedimentos 4 e 5 (Figuras 4.1 e 4.2). C1 (pontos pretos), como já mencionado anteriormente, encontra-se em bom estado de conservação, tendo sido encontrados vários ossos articulados, principalmente do esqueleto apendicular e ocorre apenas no *Locus* 3A. Chama a atenção o fato que mesmo o animal tendo sido encontrado com partes articuladas, sugerindo baixa

dispersão dos ossos, ele, em virtude de seu tamanho corpóreo, apresenta elevada amplitude vertical.

Já C2 (pontos rosas; Figuras 4.1 e 4.2) está representado em ambos os *Loci*. Justamente por este motivo tornou-se difícil atribuir todos os ossos de *C. cuvieri* a um indivíduo específico, já que há mistura de fragmentos de ambos os animais e vários ossos foram identificados apenas como pertencentes a *C. cuvieri*. Por outro lado, apesar de também ocorrer tanto no *Locus* 3A quanto no 3B (Figuras 4.1 e 4.2), C3 (pontos roxos) é facilmente distinguível dos demais indivíduos por se tratar de um animal juvenil.

C2 e C3 ocorrem predominantemente no *Locus* 3B, concentrados no sedimento 5 e dispersos ao longo de toda sua amplitude, com a exceção de um dente de C3 que está evidentemente no sedimento 6. Um fato notável é que mesmo C3 tendo um volume corpóreo muito inferior a C1 e C2, ele apresenta uma amplitude de distribuição tão grande ou maior do que ambos os subadultos. Isto sugere que a amplitude de distribuição observada nos ossos para diferentes espécimes está relacionada com o tamanho corpóreo, mas também com processos de dispersão do material.

Os ossos de *C. cuvieri* não relacionáveis a um espécime específico (pontos cinzas), também foram plotados. Eles apresentam ampla distribuição vertical e concentram-se, assim como C1, C2 e C3, nos sedimentos 4 e 5.

O espécime de *V. bucklandii*, V1 (pontos azuis; Figura 4.1), está localizado na metade superior do sedimento 6. Cabe ressaltar que não foi analisado material do sedimento 6 do *Locus* 3B e por isso não há a representação dos ossos neste *Locus* para este sedimento.

Por último, há ossos que se encontram no sedimento 6 e na parte inferior do extremo sul dos sedimentos 4 e 5 que certamente pertencem a preguiças extintas, mas que devido às condições de preservação, não foram diagnosticados quanto a espécie, sendo

considerados apenas como ossos de Mylodontidae (pontos vermelhos). Contudo, é possível que o material de Mylodontidae pertença a *Valgipes* e muito provavelmente a V1. Além da distribuição desses ossos se assemelhar à de V1, a dispersão dos ossos de *C. cuvieri* sugerem que esta espécie se encontra nos sedimentos 4 e 5, enquanto que *V. bucklandii,* no sedimento 6. Baseio esta afirmação no fato de haver um espaço de aproximadamente 10cm sem a presença de ossos de preguiça em boa parte do *Locus* 3A, nas proximidades do contato com o sedimento 6.

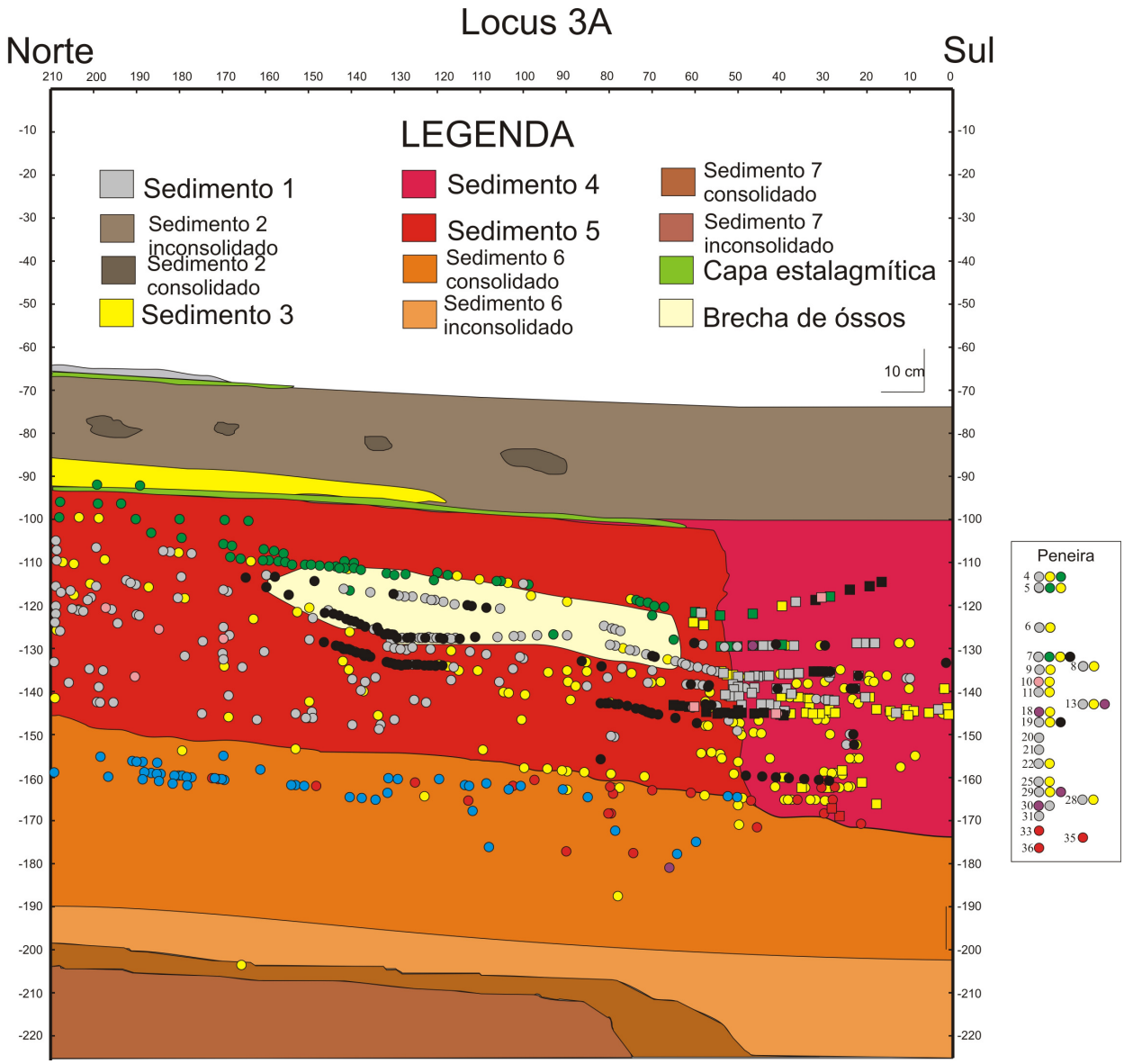


Figura 4.1 – Dispersão dos ossos de megafauna atual e extinta no plano vertical do *Locus* 3A. Os quadrados representam ossos que se encontram na bacia sul. As circunferências representam ossos nas demais localidades do *Locus*. Cada ponto na figura (quadrado ou circunferência) representa um osso. Os pontos verdes se referem ao indivíduo T1 da descrição taxonômica; os amarelos aos demais ossos identificados como sendo de *T. terrestris*; os pretos ao indivíduo C1; os rosas ao indivíduo C2; os roxos ao indivíduo C3; os azuis ao indivíduo V1; os cinzas a ossos de *C. cuvieri*; e os vermelhos a ossos de Mylodontidae. No quadro à direita estão representados os ossos encontrados em peneira. Os números indicam as exposições, dispostas de acordo com suas respectivas profundidades. Os pontos indicam de maneira qualitativa a ocorrência de determinado *taxon* em cada exposição.

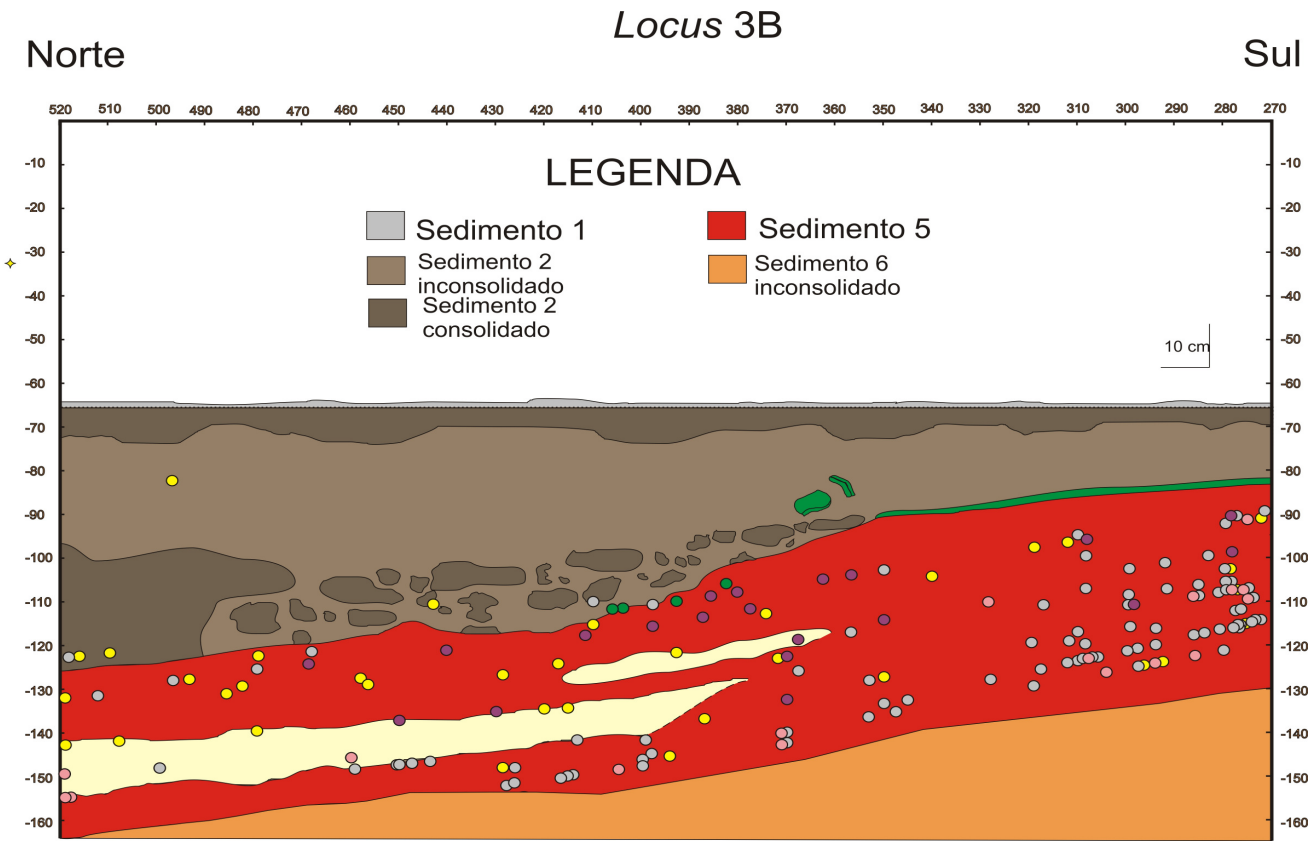


Figura 4.2 – Dispersão dos ossos de megafauna atual e extinta no plano vertical do *Locus* 3B. Cada ponto na figura representa um osso. Os pontos verdes se referem ao indivíduo T1 da descrição taxonômica; os amarelos aos demais ossos identificados como sendo de *T. terrestris*; os rosas ao indivíduo C2; os roxos ao indivíduo C3; e os cinzas a ossos de *C. cuvieri*.

Exposição às Intempéries Climáticas

Nos *Loci* 3A e 3B foram constatados 25,8% dos ossos apresentando algum tipo de feição decorrente da exposição à superfície. A Figura 4.3 mostra a dispersão espacial das peças que apresentaram este tipo de feições. Como pode ser observado, os ossos não se encontram concentrados em nenhum horizonte do plano vertical, sugerindo ausência de um paleopiso. Estes resultados permitem duas interpretações distintas: 1) a sedimentação no local foi lenta permitindo que ossos de diferentes profundidades pudessem ficar expostos;

ou 2) há um processo de retrabalhamento do material fossilífero, fazendo com que ossos de um possível paleopiso sejam espalhados ao longo de uma amplitude vertical considerável.

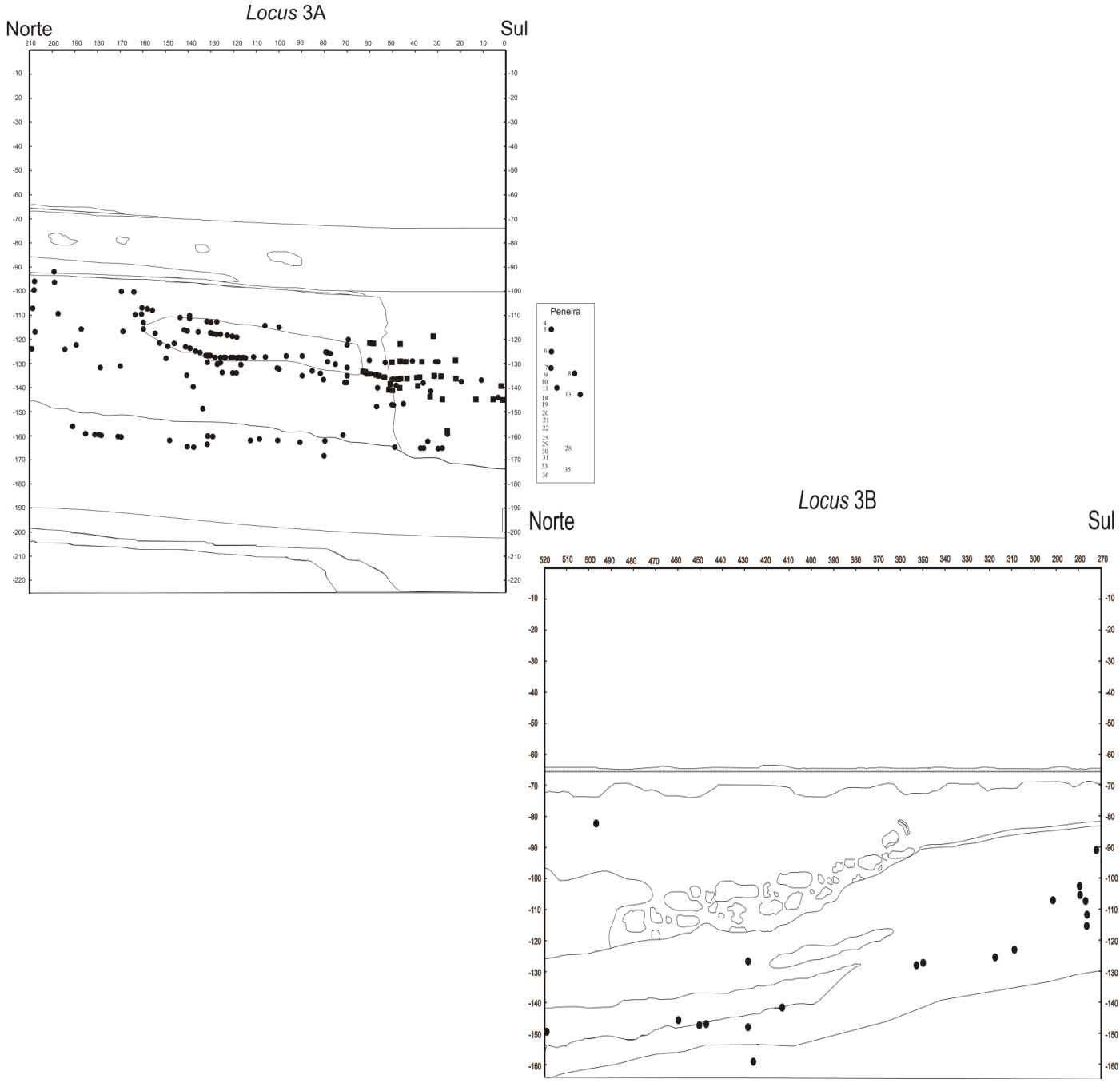


Figura 4.3 – Dispersão dos ossos com alterações decorrentes da exposição às intempéries climáticas no plano vertical dos *Loci* 3A e 3B. Os quadrados representam ossos que se encontram na bacia sul. As circunferências representam ossos nas demais localidades dos *Loci*. As linhas representam os limites de contato entre as diferentes fácies sedimentares das Figuras 4.1 e 4.2. No quadro à direita estão representados os ossos encontrados em peneira. Os números indicam as exposições, dispostas de acordo com suas respectivas profundidades. Os pontos indicam de maneira qualitativa a ocorrência de determinado *taxon* em cada exposição.

Fragmentação

Do total de ossos analisados, 14,8 e 84,2% correspondem, respectivamente, a ossos íntegros e fragmentados. No caso específico da Gruta Cuvieri podemos descartar a ação de carnívoros/necrófagos como responsáveis pela fragmentação porque não há evidência da ação deles nem na deposição dos ossos na caverna, nem nos ossos em si. Para o material contido até o sedimento 5, também não se deve considerar queda de blocos como agentes importantes de fragmentação. Já no sedimento 6, por outro lado, uma vez que a concentração de blocos é maior, este fator pode ter agido mais ativamente na fragmentação. Devido a grande abundância de animais de pequeno e médio porte encontrados no *Locus* 3 (só para o *Locus* 3A foram diagnosticados um número mínimo de 53 indivíduos, sendo 12 animais entre 20 e 40 kg e os demais <20 kg com destaque para roedores) além dos animais de grande porte, é provável que a maior parcela da fragmentação tenha sido pela queda e pelo pisoteamento por outros animais.

A Figura 4.4 mostra a dispersão espacial no plano vertical dos ossos íntegros (pontos pretos) e fragmentados (pontos não preenchidos). Os ossos íntegros concentram-se no *Locus* 3A. Neste *Locus*, há aparentemente dois níveis de ossos íntegros. Um, no sedimento 5, abaixo da brecha de ossos e outro no sedimento 6. Os ossos abaixo da brecha de ossos devem ter se preservado íntegros, muito provavelmente pela existência da própria brecha de ossos que serviu como uma capa protetora. Situação semelhante foi encontrada por Kos (2003). Analisando o material de um abismo em caverna, ele constatou que o material íntegro encontrado estava protegido por uma película de calcita. Já para os ossos íntegros do sedimento 6, não há nenhuma evidência direta do porquê de sua preservação integral.

Em relação ao material fragmentado, ele está distribuído ao longo de todo o pacote fossilífero. Um fato relevante é a presença próxima de ossos íntegros e fragmentados, sugerindo que agentes tafonômicos agiram localmente para propiciar fragmentação em partes do material e em outras não, ou que agentes dispersivos aproximaram ossos inteiros de fragmentados.

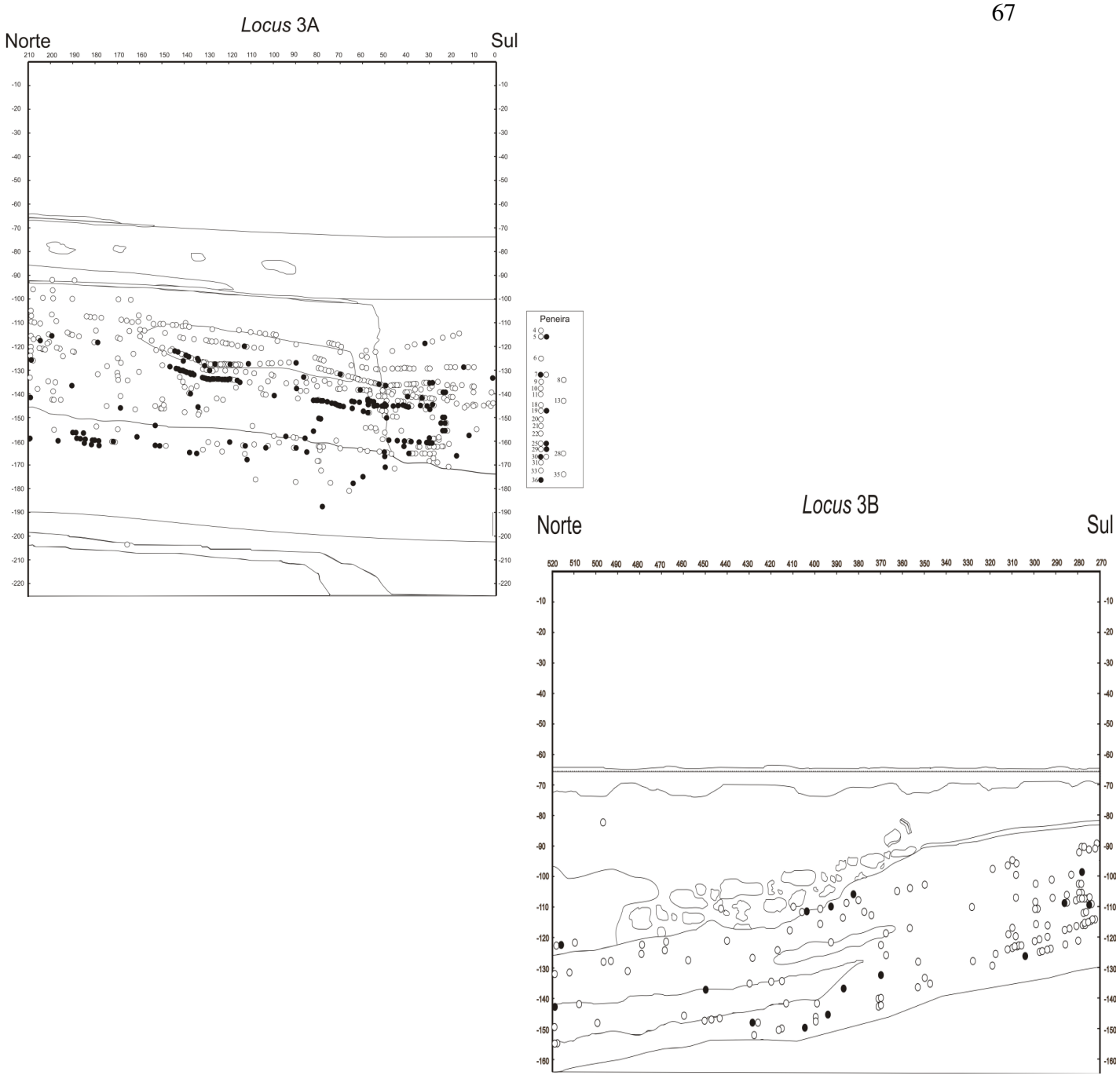


Figura 4.4 – Dispersão dos ossos com diferentes graus de fragmentação no plano vertical dos *Loci* 3A e 3B. Os quadrados representam ossos que se encontram na bacia sul. As circunferências representam ossos nas demais localidades dos *Loci*. As linhas representam os limites de contato entre as diferentes fácies sedimentares das Figuras 4.1 e 4.2. Os pontos pretos representam os ossos íntegros e os pontos não preenchidos os ossos fragmentados No quadro à direita estão representados os ossos encontrados em peneira. Os números indicam as exposições, dispostas de acordo com suas respectivas profundidades. Os pontos indicam de maneira qualitativa a ocorrência de determinado *taxon* em cada exposição.

Polimento

A última análise tafonômica realizada foi quanto ao polimento dos ossos. A análise conduzida mostrou ausência de ossos polidos de forma ampla e generalizada, sendo descartada, portanto, a possibilidade de fluxo de água corrente e contínuo nos *Loci* 3A e 3B (Kos, 2003) que é um potencial dispersor de ossos (Andrews, 1990). Por outro lado, 8,6% dos ossos apresentaram algum grau de polimento que pode ser explicado por abrasão física pós deposicional (Andrews, 1990), como por exemplo, pisoteamento, gotejamento, movimentação de sedimento ou mesmo por ação química (Kos, 2003). O ambiente de caverna, no entanto, não favorece a ação química como fator de polimento, sendo, portanto, a abrasão física a mais provável fonte de polimento no local. A Figura 4.5 apresenta a dispersão dos ossos polidos. Como pode ser observado, esses ossos se distribuem ao longo de uma amplitude considerável.

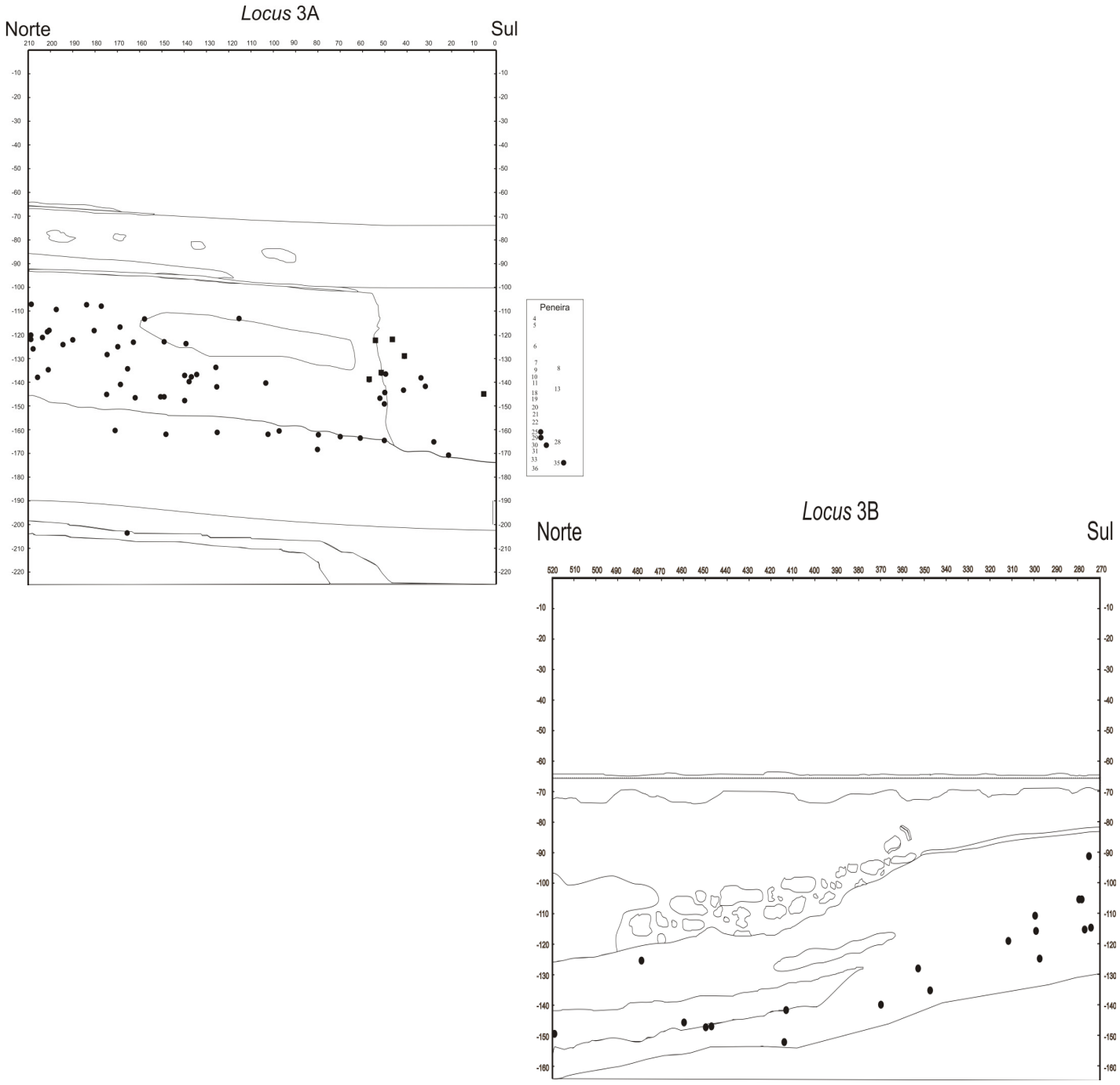


Figura 4.5 – Dispersão dos ossos com polimento local no plano vertical dos *Loci* 3A e 3B. Os quadrados representam ossos que se encontram na bacia sul. As circunferências representam ossos nas demais localidades dos *Loci*. As linhas representam os limites de contato entre as diferentes fácies sedimentares das Figuras 4.1 e 4.2. No quadro à direita estão representados os ossos encontrados em peneira. Os números indicam as exposições, dispostas de acordo com suas respectivas profundidades. Os pontos indicam de maneira qualitativa a ocorrência de determinado *taxon* em cada exposição.

***Locus* 3 – Integrando às análises**

A forma de incorporação de material fóssil aos *Loci* da caverna parece ser bem clara. A maior contribuição é de animais que entraram na gruta por motivos ainda desconhecidos, acabaram caindo nos abismos e, conseqüentemente, ali morreram. Especificamente em relação ao *Locus* 3, a Tabela 4.3 resume os resultados mais contundentes obtidos com as análises realizadas.

Tabela 4.3- Principais resultados obtidos com as análises efetuadas.

Tipo de Análise	Resultados
•número de indivíduos	• Existência de 3 espécimes de *C. cuvieri*, 1 de *V. bucklandii* e 3 de *T. terrestris*. • Ossos concentrados nos sedimentos 4, 5 e 6. • Um espécime de *C. cuvieri* ocorre apenas em um dos *Loci* (C1; *Locus* 3A), enquanto os outros ocorrem em ambos os *Loci*. •Tanto animais muito volumosos quanto menores estão distribuídos ao longo da estratigrafia. •Ossos de *T. terrestris* e *C. cuvieri* estão concentrados nos sedimentos 4 e 5, enquanto que ossos de *V. bucklandii* estão concentrados no sedimento 6.
•exposição às intempéries climáticas	• 25,8% da amostra apresenta feições de exposição à superfície. •Dispersão dos ossos sugere sedimentação lenta ou retrabalhamento.
▪grau de fragmentação	▪Elevado grau de fragmentação gerado possivelmente por queda/pisoteamento de outros animais, sedimentação e mais localmente (apenas no sedimento 6), queda de blocos. ▪Dois níveis de ossos inteiros. Um protegido por brecha de ossos e outro não. ▪Presença próxima de ossos inteiros e fragmentados sugere ação local de fragmentação ou retrabalhamento.
▪polimento	▪Ausência de fluxo de água contínuo e corrente. ▪Polimento localizado gerado provavelmente por abrasão física pós-deposicional.

O material fóssil retirado do *Locus* 3 claramente concentra-se nos sedimentos 4, 5 e 6. Os indivíduos encontrados neste *Locus* distribuem-se de forma irregular ao longo das facies sedimentares e dos *Loci*. Em relação à cronologia relativa pode-se afirmar que o indivíduo T1 certamente é o animal mais recente da megafauna presente e o único indivíduo de *V. bucklandii* encontrado pode ser considerado o mais antigo. Devido à elevada dispersão dos ossos de *C. cuvieri*, torna-se difícil atribuir qual dos espécimes foi depositado antes ou depois que os demais, mas certamente eles possuem idades intermediárias entre T1 e V1.

Já em relação aos processos tafonômicos atuantes durante a formação do pacote fossilífero, os resultados obtidos são pouco conclusivos. Eles permitem delimitar alguns aspectos envolvidos na formação do pacote, mas não aprofundar o papel de cada um deles no processo.

O primeiro ponto a ser levado em consideração é a questão da equifinalidade (diferentes processos geram resultados semelhantes, Munro e Bar-Oz, 2004) nos resultados obtidos. Em muitos casos, não foi possível precisar um processo tafonômico específico como responsável por determinado padrão observado, justamente por causa da equifinalidade. Contudo, dificilmente os resultados observados foram gerados por processos tafonômicos atuando independentemente uns dos outros. O cenário mais plausível é a contribuição integrada de diversos processos na formação do pacote fossilífero.

Uma conclusão simples a partir dos resultados obtidos é que a intensidade dos distintos processos tafonômicos envolvidos na formação do pacote fossilífero é diferente entre os *Loci*. Por exemplo, a preservação de ossos íntegros apresenta-se muito maior no *Locus* 3A do que no L*ocus* 3B, devido provavelmente à brecha de ossos que no primeiro

protegeu os ossos imediatamente subjacentes a ela da queda/pisoteamento de outros animais assim como da pressão exercida pelo sedimento.

A complexidade dos processos tafonômicos atuantes nos *Loci* 3A e 3B é evidenciada pelos resultados obtidos. Analisando a dispersão dos animais, por exemplo, conclui-se que há processos envolvidos na dispersão de ossos que atuam intensamente em alguns casos (C3), mas em outros são pouco ou menos evidentes (C1). Esta argumentação ainda se sustenta pelo fato dos animais distribuírem-se em ambos os *Loci* em alguns casos e em outros não. A distribuição ampla dos ossos de espécimes de distintos portes é muito provavelmente um caso de equifinalidade, comentado anteriormente, porque a ampla distribuição vertical dos animais tem mais que um fator causal, sendo tanto o porte dos animais quanto algum agente dispersor. Este fato dificulta avaliar se a dispersão dos ossos se deve ao tamanho corporal ou a agentes dispersores, sendo provável uma mescla de ambos.

O material fossilífero encontra-se bastante fragmentando, sendo considerados como fatores desta fragmentação a queda/pisoteamento de outros animais, a sedimentação e mais localmente (somente no sedimento 6) a queda de blocos. A ação da queda e do pisoteamento de outros animais é provavelmente o fator mais preponderante na fragmentação dos ossos, uma vez que, além dos sete indivíduos de megafauna encontrados, muitos outros animais, de pequeno a médio porte, também estão presentes no *Locus* 3. Já a ação da sedimentação e queda de blocos é menos evidente, porém não podem ser peremptoriamente excluídas.

Uma vez que a queda/pisoteamento de animais é considerada um fator importante no fraturamento dos ossos, este processo também deve ter atuado na dispersão do material. Segundo Lyman (1994b), um trabalho experimental mostrou que roedores são agentes

dispersores consideráveis principalmente para ossos de pequeno porte, como os ossos fragmentados do *Locus* 3. A presença de ossos de roedores em grande quantidade, assim como de outros animais, no local sugere que estes possam ter tido papel importante na dispersão do material. A ação de um fluxo de água constante e corrente, em contrapartida, certamente não teve relevância neste processo devido à ausência de polimento generalizado nos ossos.

As feições vinculadas às intempéries climáticas sugerem a permanência de ossos expostos à superfície por determinado tempo antes de serem enterrados. No entanto, não é possível precisar se houve poucos eventos de exposição de ossos à superfície, sendo eles posteriormente dispersados ao longo da estratigrafia dos *Loci* ou se a taxa de sedimentação era baixa o suficiente para permitir que ossos ficassem expostos à superfície por longos períodos. Devido ao importante papel da queda/pisoteamento de animais sugerido para a fragmentação e a dispersão dos ossos do *Locus*, é mais razoável assumir que a sedimentação no *Locus* 3 foi lenta. A sedimentação lenta com a conseqüente exposição dos ossos à superfície favoreceria a ação da queda/pisoteamento de outros animais como importantes agentes de fragmentação e dispersão.

Por último, deve-se salientar que a tentativa de reconstruir a história do pacote fossilífero da Gruta Cuvieri é complexa. Os processos tafonômicos são tão extraordinariamente superpostos que não foi possível isolar e identificar a ação específica de cada processo. Entretanto, deve ser destacado que o estudo realizado aqui permitiu indentificar a queda/pisoteamento de animais como um fator fundamental na formação do pacote fossilífero do *Locus* 3, além de sugerir que a baixa taxa de sedimentação poderia ser importante nos processos de fragmentação e dispersão do material escavado.

CAPÍTULO 5 - MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

A diversidade observada dentro e entre os grupos atuais de Xenarthra reflete uma ampla gama de hábitos de vida entre as espécies que conseqüentemente denuncia diferenças nas funções dos membros anteriores. Os pilosa atuais, ao contrário das muitas espécies extintas, são arborícolas, assim como *Cyclopes didactylus* (Tamanduaí) do grupo Vermilingua. Uma diferença entre as preguiças e o Tamanduaí é que as primeiras ficam penduradas para baixo nos galhos (suspensívoras) enquanto o outro animal se desloca por cima deles (escalador) e possui uma cauda preênsil (Eisenberg e Redford, 1999; White, 1993). Os demais Vermilingua, *Tamandua* (Tamanduá mirim) e *Myrmecophaga* (Tamanduá bandeira), possuem fortes garras para escavar cupinzeiros e formigueiros, tendo o tamanduá mirim a capacidade de escalar as árvores e, sendo o bandeira estritamente terrestre (Eisenberg e Redford, 1999; White, 1993). Por último, Vizcaíno *et al.* (1999) distinguem três grupos entre os Cingulata (cuja distinção é concordante com Eisenberg e Redford, 1999): 1) espécies que basicamente não escavam (*Tolypeutes*); 2) espécies que escavam ocasionalmente e para as quais a escavação não tem papel importante na alimentação (Dasipodinae e Euphractinae); e 3) espécies que são excelentes escavadores (*Priodontes e Cabassous*). A Tabela 5.1 apresenta um quadro resumo dos hábitos de vida dos gêneros de Xenarthra viventes discutidos anteriormente.

Tabela 5.1 – Hábitos de vida de alguns gêneros de Xenarthra atuais (baseado em Eisenberg e Redford, 1999; Vizcaíno *et al.*, 1999; White, 1993).

Hábito de vida	Gênero	Nome popular
Arborícolas		
suspensívoro	*Bradypus*	Preguiça de três dedos
	Choloepus	Preguiça real
escalador	*Cyclopes*	Tamanduaí
Semi-arborícolas		
escavador de cupinzeiro e formigueiro	*Tamandua*	Tamanduá mirim
Terrestres		
escavador de cupinzeiro e formigueiro	*Myrmecophaga*	Tamanduá bandeira
não escavador	*Tolypeutes*	Tatu bola
escavador ocasional de solo	*Dasypus*	Tatu galinha
	Euphractus	Tatu peba
escavador de solo	*Priodontes*	Tatu canastra
	Cabassous	Tatu de rabo mole

Por outro lado, o conhecimento sobre os hábitos de vida dos diversos gêneros extintos é menos aprofundado devido à maior dificuldade na obtenção de informações a este respeito. Ao contrário dos animais viventes, a caracterização dos hábitos de vida das espécies fósseis é realizada através de inferências e comparações. Na América do Sul como um todo já foram empregadas diversas técnicas quantitativas com o objetivo de inferir hábitos de vida, ecologia e questões associadas aos Xenarthra extintos (Bargo, 2001, 2003; Bargo *et al.*, 2000, 2006; Fariña e Blanco, 1996; Fariña *et al.*, 1998; Vizcaíno *et al.*, 2006; White, 1993). Em âmbito nacional, no entanto, há poucos trabalhos quantitativos (Monteiro e Abe, 1999; Toledo, 1998; Kramer, 2005) preocupados em compreender os hábitos de vida dos animais que existiram no país. A grande maioria dos trabalhos que abordam estas questões é realizada sem um tratamento quantitativo adequado (por exemplo, Cartelle, 1991; Paula Couto, 1953, 1979).

Desta forma, o objetivo desta etapa do trabalho foi aprofundar o conhecimento sobre as funções dos membros anteriores e conseqüentemente dos hábitos de vida de alguns Xenarthra extintos brasileiros, tendo como ponto de partida o material encontrado na Gruta Cuvieri. O estudo foi realizado através de uma análise em três dimensões da forma da região distal do úmero por técnicas de morfometria geométrica que além de terem revolucionado o campo da morfometria (Rohlf e Marcus, 1993), são capazes tanto de assimilar as formas dos objetos, quanto de apresentar de maneira gráfica e clara as diferenças entre elas (Monteiro e Reis, 1999).

Materiais e Métodos

Infelizmente, apenas um osso encontrado na Gruta Cuvieri (CVL3330a; espécime C1, ver Capítulo 3) foi passível de mensuração. Portanto, a grande maioria do material quantificado advém de outras localidades. A manutenção, no entanto, desta parte do trabalho se justifica pelo objetivo maior do estudo de serem gerados dados em áreas deficientes do conhecimento sobre a megafauna do Brasil. A amostra utilizada é composta por 84 espécimes divididos em 17 gêneros e 21 espécies de Xenarthra atuais e extintos que foram agrupados em 16 categorias para as análises referentes à inferência de função dos membros anteriores. Estas categorias estão de acordo com a proximidade filogenética. Em geral, os agrupamentos contemplam animais de um mesmo gênero, com exceção ao grupo PAM que apresenta dois gêneros (*Pampatherium* e *Holmesina*). Uma melhor visualização da amostra contemplada no trabalho pode ser observada na Tabela 5.2.

Dentre as espécies estudadas, 8 (*Catonyx cuvieri, Eremotherium laurilardii, Glossotherium aff. lettsomi, Nothrotherium maquinense, Ocnotherium giganteum,*

Holmesina paulacoutoi, Pampatherium humboldti e *Valgipes bucklandii*) são extintas, totalizando 7 grupos para os quais objetivou-se inferir a função dos membros anteriores através do conhecimento existente para a fauna atual (Tabela 5.1). A grande maioria destas espécies pertence aos Pilosa, sendo exceção *Pampatherium* e *Holmesina* que são classificados como Cingulata.

Tabela 5.2- Espécimes analisados no trabalho com suas respectivas espécies, grupo para análise, sigla durante as análises, número de tombo, localidade onde foi encontrado e Instituição onde está tombado.

Espécie	Grupo análise	Sigla análise	Número de tombo	Localidade	Instituição[a]
Bradypus sp	BRA	MZUSP13515	13515	Fordlândia, PA	MZUSPM
Bradypus sp	BRA	MZUSP13514	13514	?	MZUSPM
Bradypus torquatus	BRA	MZUSP10074	74	São João da Barra, RJ	MZUSPM
Bradypus tridactylus	BRA	MCNM4182	4182	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNM
Bradypus variegatus	BRA	PB381E	381	Natividade da Serra, SP	IPB
Bradypus variegatus	BRA	MCNM4262	4262	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNM
Bradypus variegatus	BRA	MZUSP8247	8247	Praia da Boracéia, SP	MZUSPM
Cabassous tatouay	CAB	MZUSP7665	7665	Paranapiacaba, SP	MZUSPM
Cabassous unicinctus	CAB	MZUSPAPC1203	APC1203	Serra Geral do Tocantins, TO	MZUSPM
Cabassous unicinctus	CAB	MCNM13661	13661	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNM
Choloepus didactylus	CHO	PB578E	578	Lago Tajaquara, Itaituba, PA	IPB
Choloepus didactylus	CHO	PB160E	160	?, AM	IPB
Choloepus didactylus	CHO	MZUSP19930	19930	Itaituba, PA	MZUSPM
Choloepus didactylus	CHO	MZUSP9716	9716	Baixo Rio Araguaia, AP	MZUSPM
Choloepus didactylus	CHO	MZUSP32340	32340	Porto Velho, RO	MZUSPM
Cyclopes didactylus	CYC	PB108D	108	Teté, AM	IPB
Cyclopes didactylus	CYC	MZUSP19943	19943	Itaituba, PA	MZUSPM
Cyclopes didactylus	CYC	MZUSP8680	8680	Belém, PA	MZUSPM
Cyclopes didactylus	CYC	MZUSP8681	8681	Belém, PA	MZUSPM
Cyclopes didactylus	CYC	MZUSP13612	13612	Zoológico, MA	MZUSPM
Dasypus hybridus	DAS	PB720D	720	Guaíba, RS	IPB
Dasypus novencinctus	DAS	PB944D	944	Arujá,SP	IPB
Dasypus novencinctus	DAS	PB155D	155	São Paulo, SP	IPB
Dasypus novencinctus	DAS	MZUSP20189	20189	?	MZUSPM
Dasypus novencinctus	DAS	MZUSP19985	19985	Franco da Rocha, SP	MZUSPM
Dasypus novencinctus	DAS	CRZ328	CRZ328	?	LEEH
Dasypus novencinctus	DAS	GUAJAN3E201	GUAJAN3E201	Santa Inês, MA	LEEH
Dasypus novencinctus	DAS	GUAJAFEAT2158	GUAJAFEAT2158	Santa Inês, MA	LEEH
Dasypus novencinctus	DAS	MZSPR498	MZSPR498	Abismo Juvenal, Iporanga, SP	MZUSPP
Dasypus novencinctus	DAS	MZSPRSN	sem número	Abismo Juvenal, Iporanga, SP	MZUSPP

Dasypus novencinctus	DAS	IBUSPSN	sem número	?	IBUSP
Dasypus novencinctus	DAS	GUAJA FEAT2/89	GUAJA FEAT2/89	Santa Inês, MA	LEEH
Euphractus sexcintus	EUP	PB1149E	1149	?	IPB
Euphractus sexcintus	EUP	MCNM139D	139	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNM
Euphractus sexcintus	EUP	MCLe90002	MCL900/02	?	MCNP
Euphractus sexcintus	EUP	MZUSP13735	13735	Conchas, SP	MZUSPM
Euphractus sexcintus	EUP	MZUSP7990	7990	Barra da Corda, MA	MZUSPM
Euphractus sexcintus	EUP	MZUSP20190	20190	?	MZUSPM
Euphractus sexcintus	EUP	LEEH753	LEEH.7-53	?	LEEH
Myrmecophaga tridactyla	MYR	MCNSN1E	sem número	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNP
Myrmecophaga tridactyla	MYR	MCNSN2D	sem número	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNP
Myrmecophaga tridactyla	MYR	MCNM223D	223	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNM
Myrmecophaga tridactyla	MYR	MCL160206	MCL1602/06	Gruta dos Brejões, BA	MCNP
Myrmecophaga tridactyla	MYR	IGCSN1	sem número	?	IGC
Myrmecophaga tridactyla	MYR	MZUSP7480	7480	Mirandópolis, SP	MZUSPM
Myrmecophaga tridactyla	MYR	MCNSN3E	sem número	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNP
Priodontes maximus	PRI	MCNM13373	13373	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNM
Tamandua tetradactila	TAM	PB1123D	1123	?	IPB
Tamandua tetradactila	TAM	MCNM08297	8297	Pedra Azul, MG	MCNM
Tamandua tetradactila	TAM	MCNM7690	7690	Fundação Zoo-Botânico, MG	MCNM
Tamandua tetradactila	TAM	MCL2098207	MCL-20.982/07	Gruta dos Brejões, BA	MCNP
Tamandua tetradactila	TAM	MZUSP32329	32329	Zoológico, SP	MZUSPM
Tamandua tetradactila	TAM	MZUSP31990	31990	Estação Ecológica, Jataí, SP	MZUSPM
Tamandua tetradactila	TAM	MZUSP19987	19987	?	MZUSPM
Tamandua tetradactila	TAM	LEEH877	LEEH.8-77	?	LEEH
Tamandua tetradactila	TAM	GUAJA04	GUAJA04	Santa Inês, MA	LEEH
Tamandua tetradactila	TAM	Mauro	sem número	juquitiba, SP	MAURO
Catonyx cuvieri	CAT	GP2E705A	GP/2E-705A	?, SP	IGC
Catonyx cuvieri	CAT	MCL2275502	MCL22755/02	Poço Azul, BA	MCNP
Catonyx cuvieri	CAT	MCL22751	MCL22751	Poço Azul, BA	MCNP
Catonyx cuvieri	CAT	MCL22752	MCL22752	Poço Azul, BA	MCNP
Catonyx cuvieri	CAT	MCL429201	MCL4292/01	Gruta de Itacarambi, BA	MCNP
Catonyx cuvieri	CAT	CVL3330a	CV-L3-330a	Gruta Cuvieri, MG	LEEH
Eremotherium laurilardii	ERE	MCL849802	MCL8498/02	Toca das Onças, BA	MCNP
Eremotherium laurilardii	ERE	MCL8603	MCL8603	Toca das Onças, BA	MCNP
Eremotherium laurilardii	ERE	MCL8604	MCL8604	Toca das Onças, BA	MCNP
Eremotherium laurilardii	ERE	MCL8606	MCL8606	Toca das Onças, BA	MCNP
Eremotherium laurilardii	ERE	MCL8607	MCL8607	Toca das Onças, BA	MCNP
Eremotherium laurilardii	ERE	MCL8608	MCL8608	Toca das Onças, BA	MCNP
Eremotherium laurilardii	ERE	MCL8610	MCL8610	Toca das Onças, BA	MCNP
Eremotherium laurilardii	ERE	MCLSN1	sem número	Toca das Onças, BA	MCNP
Glossotherium aff. lettsomi	GLO	MCL4088	MCL4088	Toca dos Ossos, BA	MCNP
Glossotherium aff. lettsomi	GLO	MCL430310	MCL4303/10	Gruta dos Ossos, BA	MCNP
Nothrotherium maquinense	NOT	MCL102041	MCL1020/41	Gruta dos Brejões, BA	MCNP
Nothrotherium maquinense	NOT	MCL22079	MCL22079	Poço Azul, BA	MCNP
Nothrotherium maquinense	NOT	MCL22220	MCL22220	Poço Azul, BA	MCNP
Ocnotherium giganteum	OCN	MCL4080	MCL4080	Toca dos Ossos, BA	MCNP
Ocnotherium giganteum	OCN	MCL4082	MCL4082	Toca dos Ossos, BA	MCNP
Ocnotherium giganteum	OCN	MCL422803	MCL4228/03	Toca das Onças, BA	MCNP

Ocnotherium giganteum	OCN	MCL422840	MCL4228/40	Toca das Onças, BA	MCNP
Holmesina paulacoutoi	PAM	MCL50102	MCL501/02	Gruta das Onças, BA	MCNP
Holmesina paulacoutoi	PAM	MCL90001	MCL900/01	Gruta dos Brejões, BA	MCNP
Pampatherium humboldti	PAM	MCL90002	MCL900/02	Gruta dos Brejões, BA	MCNP
Valgipes bucklandii	VAL	MCL22453	MCL22453	Poço Azul, BA	MCNP

[a]MZUSPM- Museu de Zoologia, Mastozoologia (USP), SP.
MZUSPP- Museu de Zoologia, Paleontologia (USP), SP.
LEEH- Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos (IB-USP), SP.
IPB- Instituto Pau Brasil, Arujá, SP.
MCNM- Museu de Ciências Naturais, Mastozoologia, BH.
MCNP- Museu de Ciências Naturais, Palentologia, BH.
IGC- Instituto de Geociências (USP), SP.
MAURO- Coleção Particular de Mauro Teixeira Junior.
IBUSP- Coleção Didática (IB-USP), SP.

Marcos Anatômicos

Os membros anteriores são compostos por escápula, úmero, rádio, ulna, ossos do carpo, metacarpos e falanges (Araujo, 2003), sendo que cada um destes ossos reflete em algum grau adaptações às funções exercidas pelos membros anteriores (Paula Couto, 1979). Neste trabalho foi escolhido o úmero como fonte de dados primários. A escolha deste osso se deu em vista da sua utilização anterior em estudos morfofuncionais (Anderson, 2004; Lague e Jungers, 1996).

Devido à dificuldade de se distribuir os marcos anatômicos de forma igualitária ao longo de todo o osso, o que levaria à super-representação de uma região em relação a outras e consequentemente o enviesamento da análise (Zeldich *et al.*, 2004), optou-se por analisar somente a articulação distal que se articula com o rádio e a ulna uma vez que variações na forma e proporção das estruturas presentes nesta extremidade apresentam relação com adaptações funcionais das espécies (Anderson, 2004; Boyd, 2001; Lague e Jungers, 1996; Paula Couto, 1979). Esta articulação nos Xenarthra é composta pela "polé articular (tróclea) semicilindrica, que se encaixa nas facetas articulares côncavas, correspondentes de ambos os ossos do antebraço, e que se divide por uma depressão média (...) numa porção externa ou radial e numa porção interna ou ulnar. A faceta articular para o rádio, quando este osso

se move sobre a ulna, expande-se num verdadeiro côndilo [capítulo], o que permite à mão, movimentos de pronação e supinação" (Paula Couto, 1979 p. 28). Além disso, há uma projeção lateral (epicôndilo) e uma medial (entepicôndilo) onde se prendem inserções musculares (Boyd, 2001). Por último, há uma fossa posterior, denominada fossa olecraniana na qual se acomoda o olécrano quando o antebraço está estendido e uma fossa anterior exatamente à frente da outra fossa, denominada coronóide, na qual se aloja a apófise coronóide quando o braço esta flexionado (Paula Couto, 1979).

A obtenção dos marcos anatômicos foi realizada com o auxílio de um braço digitalizador Microscribe MX (Immersion Corporation, San José, Califórnia, EUA) conectado a um computador portátil (HP pavilion zv 5000, Palo Alto, Califórnia, EUA). Os dados obtidos com o aparelho foram transferidos para uma planilha do programa Excel (Microsoft Office 2003, Redmund, Washington, EUA). Os marcos anatômicos utilizados neste trabalho foram definidos de acordo com marcos utilizados em outros trabalhos (Anderson, 2004; Bacon, 2000) e a partir de observações pessoais. Os 15 marcos anatômicos empregados neste trabalho estão representados na Figura 5.1 e são descritos a seguir[2]: 1) ponto mais extremo do epicôndilo, 2) ponto de curvatura máxima da face radial da tróclea em vista cranial, 3) término da face radial que culmina na depressão média entre as faces radial e ulnar em vista cranial, 4) projeção relativamente acuminada da face ulnar após a depressão média, 5) ponto de curvatura máxima da face ulnar em orientação crânio-medial, 6) ponto de curvatura máxima da face ulnar em orientação medial, 7) ponto marcado por uma depressão da face ulnar em vista caudal, 8) extremidade medial da depressão média entre as faces radial e ulnar em vista caudal, 9) ponto mais profundo da depressão média em vista caudal, 10) extremidade lateral da depressão média em vista

[2] Os marcos anatômicos de 2 a 13 estão localizados no limite entre a epífise e a diáfise da tróclea.

caudal, 11) ponto marcado por uma depressão da face radial em vista distal, com orientação latero-caudal, 12) ponto marcado por uma depressão da face radial em vista distal, com orientação lateral, 13) ponto de curvatura máxima da face radial em vista cranial com orientação lateral, 14) ponto médio entre os marcos anatômicos 3 e 9, 15) ponto mais extremo do entepicôndilo.

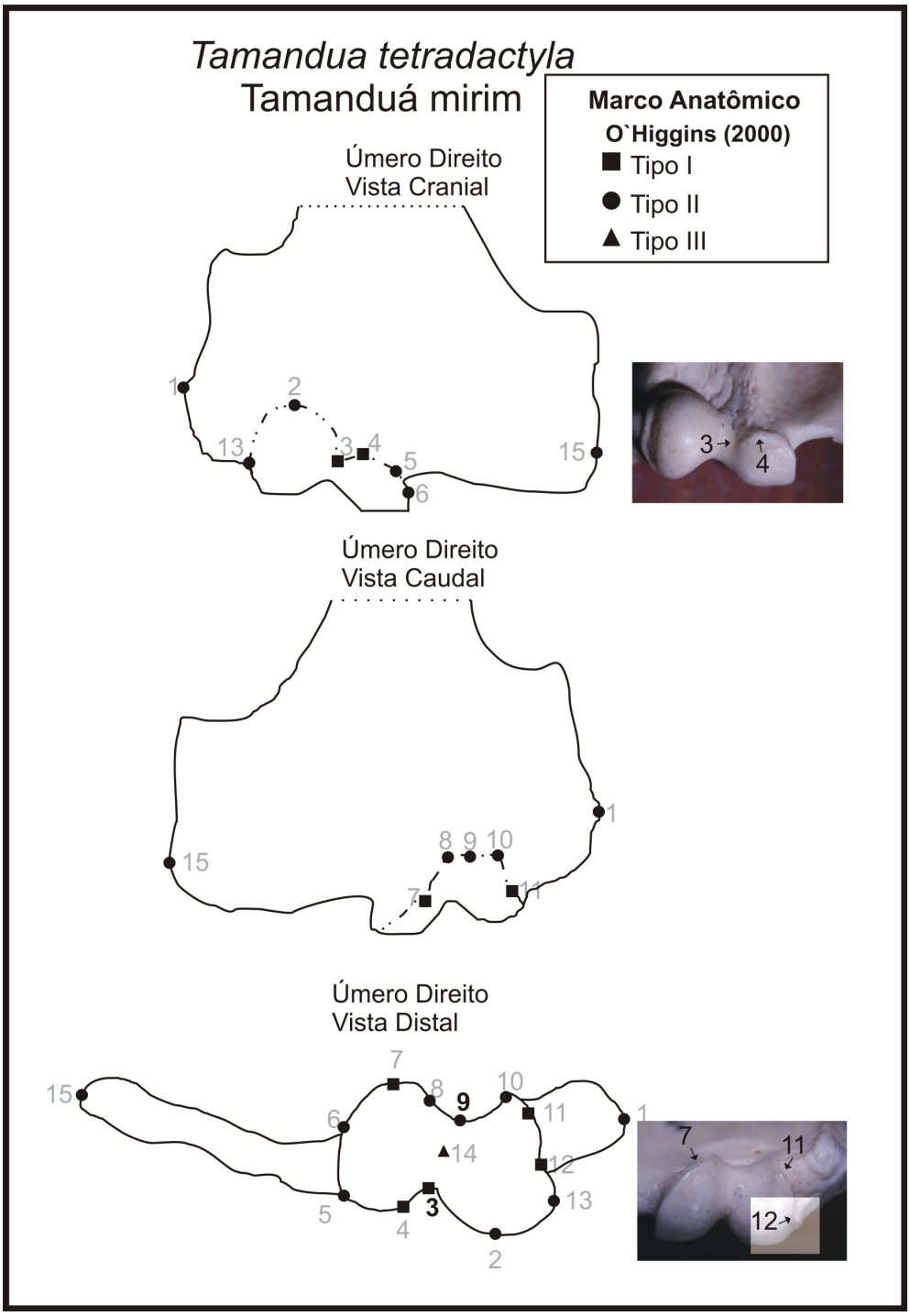


Figura 5.1 – Representação dos marcos anatômicos em um úmero de Tamanduá mirim. Os pontos representam a localização dos marcos, com seus respectivos números de identificação. Nas fotografias ao lado direito encontram-se em maiores detalhes e salientados por setas os marcos anatômicos do tipo I, condicionados pela presença de alguma estrutura no osso. Os números em destaque, na vista distal, estão envolvidos na obtenção do marco anatômico 14 (ver texto abaixo).

O marco anatômico 14 merece especial detalhamento porque foi construído matematicamente e seu modelo de funcionamento está representado na Figura 5.2.

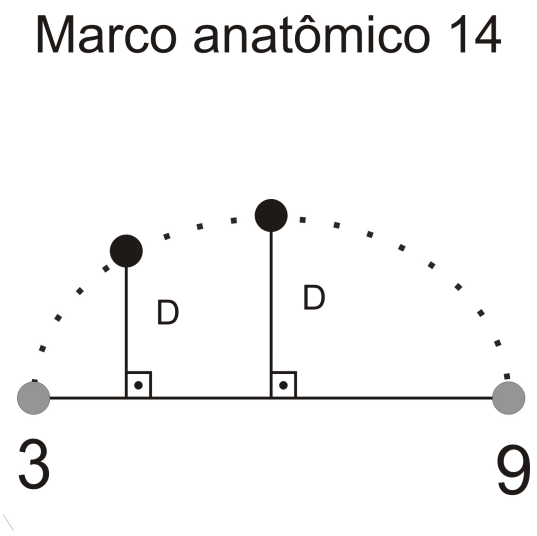


Figura 5.2 – Modelo da obtenção do marco anatômico 14.

O marco anatômico 14 foi definido como sendo a maior distância do ponto à reta formada pelos marcos 3 e 9, tendo como eixo de orientação a parte mais profunda da depressão média entre as faces radial e ulnar da tróclea (representada pela semi-circunferência pontilhada da Figura 5.2). Para tanto, calculou-se a equação geral de um ponto à reta, e através de programação no Visual Basic do Excel, fez-se com que fosse calculada a distância (D, na Figura 5.2) do ponto à reta para cada novo ponto coletado pelo Microscribe (utilizando a função "autoscan" que neste trabalho coletou dados a cada 0,1mm de deslocamento da ponta do aparelho na superfície dos ossos). Enquanto os valores das distâncias aumentavam o Excel substituia os valores das coordenadas X, Y e Z até o momento em que a distância não se elevava mais e o programa automaticamente cessava as substituições.

Inércia Filogenética

Avaliar o efeito da história evolutiva, comumente chamada de inércia filogenética, na morfologia em análises funcionais é fundamental (Lauder, 1981). A partir da década de 1980 foram desenvolvidos uma série de métodos preocupados com esta questão (Cheverud *et al.*, 1985; Diniz-Filho *et al.*, 1998; Felsenstein, 1985; Gittleman e Kot, 1990; Maddison e Slatkin, 1990; Martins, 1996; Martins e Hansen, 1997) que são, evidentemente, fundamentados em uma hipótese filogenética.

Felizmente para os Xenarthra há dados na literatura que permitem a construção de uma história filogenética consistente. A Figura 5.3 apresenta a filogenia adotada neste trabalho que está embasada em trabalhos moleculares (Delsuc *et al.*, 2001, 2002, 2003) para as espécies atuais e morfológicos tanto para espécies extintas quanto atuais (Engelman, 1985; Gaudin, 1995, 2004; Castor Cartelle, comunicação pessoal).

Devido à inconsistência dos tempos de divergência entre dados morfológicos e moleculares e também em decorrência da inexistência de cronologia para a dicotomia entre alguns grupos, optou-se por uma filogenia na qual os comprimentos dos braços são padronizados (ver Figura 5.3).

Uma vez que a filogenia para os Xenarthra está bem fundamentada em relação a dados morfológicos e moleculares, decidiu-se neste estudo utilizar o método de quantificação da inércia filogenética proposto em Diniz-Filho *et al.* (1998) denominado Regressão do Autovetor Filogenético (**RAF**).

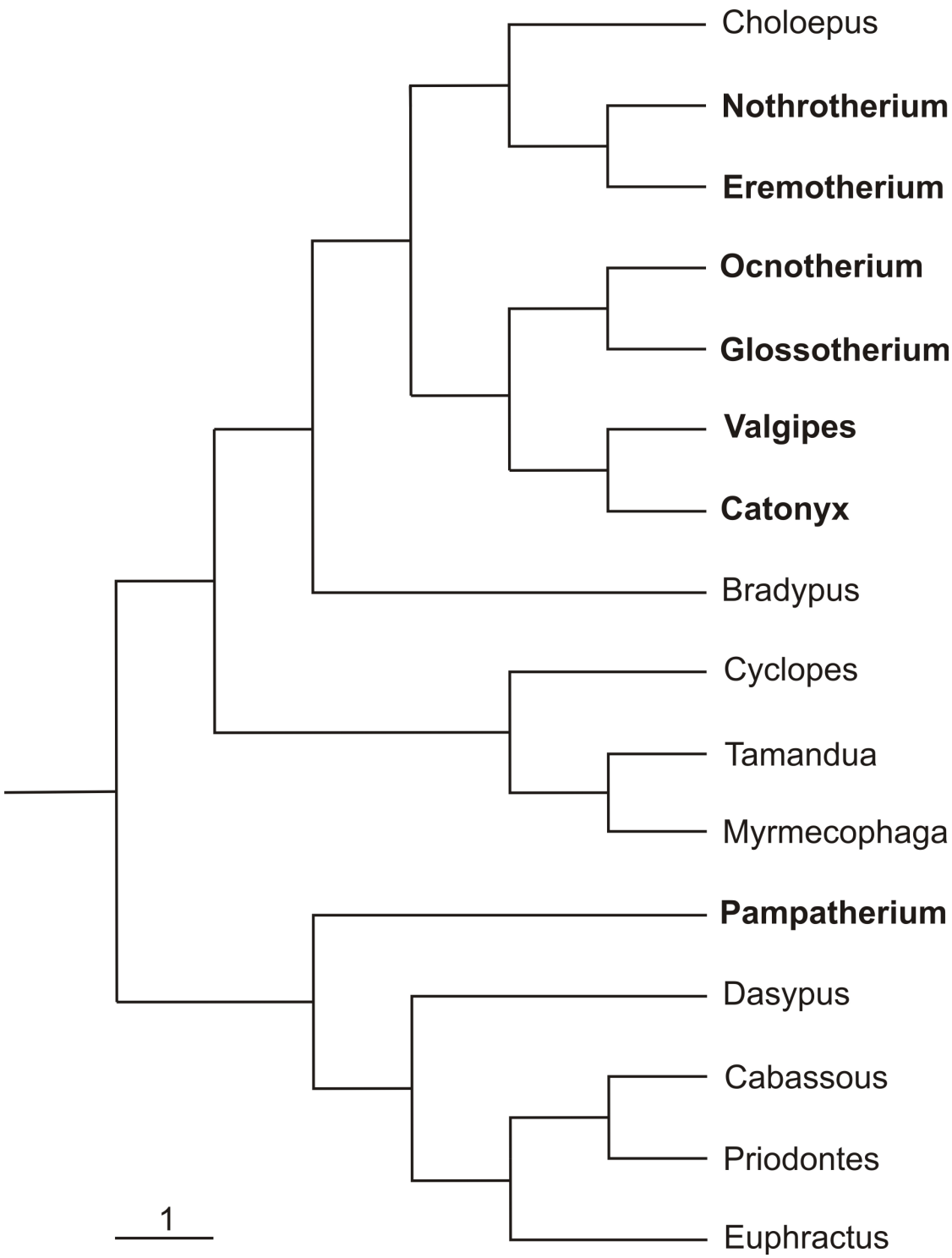


Figura 5.3 – Filogenia para a ordem Xenarthra para gêneros atuais e extintos (em destaque) baseada em dados moleculares e morfológicos (Delsuc *et al.*, 2001, 2002, 2003; Engelman, 1985; Gaudin, 1995, 2004; Castor Cartelle, comunicação pessoal). Os comprimentos dos ramos foram definidos de acordo com a escala no canto inferior esquerdo. Nesta filogenia *Holmesina* foi considerada como pertencente a *Pampatherium*.

A justificativa da adoção deste método é devido a: 1) dentre os métodos que calculam a inércia filogenética de maneira semelhante ao **RAF** (Morales, 2000; Cheverud *et al.*, 1985), este é o mais preciso quando a amostra é pequena em termos de *taxa* na filogenia (<25; Diniz-Filho et. al., 1998); 2) é menos suscetível a variações na intensidade da inércia filogenética (Diniz-Filho et. al., 1998); 3) é computacionalmente e estatisticamente simples (Diniz-Filho et. al., 1998); e 4) foi aplicado com sucesso no contexto da morfometria geométrica e inferência de função em Xenarthra extintos (Monteiro e Abe, 1999).

O primeiro passo na **RAF** é a obtenção de uma matriz de distância filogenética que pode ser gerada através de dados paleontológicos ou moleculares (Cheverud *et al.*, 1985; Diniz-Filho *et al.*, 1998; Monteiro e Abe, 1999), ou mesmo através de distâncias arbitrárias desde que grupos próximos compartilhem valores menores na matriz do que grupos mais distantes (Cheverud *et al.*, 1985; Monteiro e Abe, 1999; Morales, 2000). Cabe ressaltar que Monteiro e Abe (1999) realizaram as análises da **RAF** utilizando as duas formas de matrizes de distância filogenética e obtiveram resultados praticamente idênticos. Devido a problemas na determinação das datas de divergência entre os grupos estudados foi utilizada uma matriz de distância filogenética definida através de distâncias arbitrárias, sendo possível visualizar, Figura 5.3, a distância que equivale a um.

Após a obtenção da matriz de distância filogenética realizou-se nela uma transformação ("double-center transformation"; Rohlf, 1989) com o intuito de padronizá-la para permitir a execução da análise de coordenadas principais (Gower, 1966). A análise de coordenadas principais é em princípio muito semelhante à análise de componentes principais (Gower, 1966; Reis, 2001). A idéia por trás da análise é condensar a informação contida em um número grande de variáveis em poucos autovetores e autovalores.

Uma vez tendo sido extraídos os autovetores e autovalores da matriz de distância filogenética, um passo importante é a determinação do número adequado de autovetores que representem as relações da matriz. Segundo Diniz-Filho *et al.* (1998), o critério do "broken-stick" apresenta o melhor custo benefício na determinação do número de autovetores, sendo, portanto, utilizado neste trabalho. Segundo este método, utiliza-se os autovetores que apresentem autovalores maiores que os autovalores estimados pelo "broken-stick".

Por último foi realizada uma regressão múltipla (Hair *et al.*, 2005). A análise de regressão múltipla permite avaliar a relação entre uma variável dependente e várias independentes. O objetivo da análise é ponderar quão bem as variáveis independentes predizem a variável dependente. A qualidade desta previsão é expressa, em última instância, pelo valor do coeficiente de determinação (R^2), no qual valores elevados (próximos de um) indicam um alto poder de previsão e valores baixos (próximos de zero), o oposto.

Os autovetores da análise de componentes principais da matriz de dados da forma da articulação distal do úmero pós superposição de Procrustes (ver adiante), caracterizados pelos escores médias de cada grupo de análise (Tabela 5.2), são regredidos um a um (variável dependente) em relação ao conjunto de autovetores da análise de coordenadas principais (variáveis independentes), sendo o coeficiente de determinação (R^2) resultante o valor da inércia filogenética (caso seja constatada significância estatística da regressão múltipla).

A transformação da matriz e a análise de coordenadas principais foram realizadas com o programa NTSYSpc versão 2.10t, enquanto que a regressão múltipla foi realizada com o programa Statistica versão 7.0.

Morfometria Geométrica

O primeiro passo na análise de morfometria geométrica após a obtenção dos dados (configurações no espaço da figura; Dryden e Mardia, 1998) é efetuar a superposição dos mesmos com o objetivo de remover os efeitos de rotação, translação e proporção de acordo com um critério de otimização (Monteiro e Reis, 1999; Rohlf e Marcus, 1993; Zelditch *et al.*, 2004). O método adotado neste trabalho para realizar tal função é conhecido como superposição de Procrustes (Rohlf e Slice, 1990; Zelditch *et al.*, 2004) e a utilização dele se justifica por 1) o método ser fundado na teoria matemática da forma (Zelditch *et al.*, 2004) e 2) não existir um (ou poucos) marco anatômico na amostra que concentre grandes mudanças ("efeito pinóquio"; Rohlf e Slice, 1990; Zelditch *et al.*, 2004).

Este método se desenvolve em três etapas (Monteiro e Abe, 1999; Monteiro e Reis, 1999; Zelditch *et al.*, 2004), sendo que as configurações originais são primeiramente proporcionalizadas, ficando com os tamanhos dos centróides (a soma das raízes quadradas das distâncias de todos os marcos anatômicos até o centróide da forma; Hingst-Zaher *et al.*, 2000) iguais a um, em seguida, transladadas, de forma que todos os centróides sejam alocados na origem e por último rotacionadas, de acordo com o intuito de minimizar a soma dos quadrados das distâncias entre todos os marcos anatômicos homólogos das diferentes configurações.

Um problema nas análises paleontológicas é a imperfeição da amostra devido a diversos fatores tafonômicos que agem nos ossos e pacotes fossilíferos (Holz e Simões, 2002). A implicação direta deste fato no presente trabalho é que alguns ossos potencialmente mensuráveis estavam danificados, impossibilitando a tomada precisa de todos os marcos anatômicos. Conseqüentemente, alguns espécimes não apresentaram todos os dados.

Este problema foi abordado de duas maneiras distintas. Quando o osso estava muito danificado (com quatro ou mais marcos anatômicos faltantes) simplesmente não ocorreu a coleta de dados. Por outro lado, quando o número de marcos faltantes era pequeno (menor ou igual a três) os ossos foram mensurados e o tratamento dos dados faltantes seguiu o procedimento proposto em Taylor e Slice (2005), que consiste em substituir estes dados (coordenadas dos marcos anatômicos) pelos valores constantes na forma consenso do respectivo grupo de análise ao qual o espécime pertence. A Tabela 5.3 apresenta os espécimes com dados faltantes.

Tabela 5.3 – Espécimes considerados no trabalho que apresentam pelo menos um marco anatômico faltante.

Sigla análise	Espécie	Marcos anatômicos faltantes
MCL22752	*Catonys cuvieri*	6
MCL8604	*Eremotherium laurilardii*	11
MCL8606	*Eremotherium laurilardii*	11, 12
MCL8607	*Eremotherium laurilardii*	14
MCL8608	*Eremotherium laurilardii*	10, 11
MCL22079	*Nothrotherium maquinense*	10, 11, 12
MCL4080	*Ocnotherium giganteum*	1, 15
MCL4228/03	*Ocnotherium giganteum*	4, 5
MCL4228/40	*Ocnotherium giganteum*	14
MCL900/01	*Holmesina paulacoutoi*	14
IGCSN1	*Myrmecophaga tridactyla*	15

Para cada gênero com dados faltantes foi realizada a superposição de Procrustes através do programa Morpheus *et al.* (Slice, 1998). Em seguida foi readicionado o efeito do tamanho de maneira que as configurações permanecessem no espaço da forma ("form" = forma + tamanho; Dryden e Mardia, 1998). Após esta etapa realizou-se a substituição das coordenadas faltantes pelas coordenadas da configuração consenso (ou seja, o valor médio da coordenada para o grupo em questão), completando as lacunas dos dados faltantes.

Após a substituição das coordenadas faltantes pelos valores das coordenadas homólogas da configuração consenso de cada grupo, efetuou-se novamente uma superposição de Procrustes (Morpheus *et al.*; Slice, 1998), grupo a grupo, para avaliar intraespecificamente e visualmente a existência de configurações aberrantes e a presença de algum marco anatômico com variação mais conspícua. Este procedimento foi feito através do Morpheus *et al.* (Slice, 1998). A técnica reside em se plotar um indivíduo contra o outro (alvo e referência) de forma a se observar a posição dos marcos anatômicos homólogos. Entre os pares de pontos que representam marcos homólogos projeta-se um vetor que mostra o quão distante eles estão. Caso um indivíduo tenha sido muito discrepante em relação aos demais do grupo, ele foi considerado como potencial observação atípica e nas análises subseqüentes o seu comportamento foi observado. O mesmo procedimento é válido para a determinação de marcos anatômicos que apresentam muita variação intraespecífica, só que neste caso ao invés de se eliminar um espécime, eliminou-se o marco anatômico de toda a amostra. A Figura 5.4 exibe um exemplo desse tipo de análise. A imagem da esquerda apresenta dois indivíduos de um mesmo grupo que são muito discrepantes, sugerindo que um deles é atípico (reparar no comprimento dos vetores). Já na imagem da direita, quase não se observa os vetores, mostrando a consistência entre os marcos homólogos.

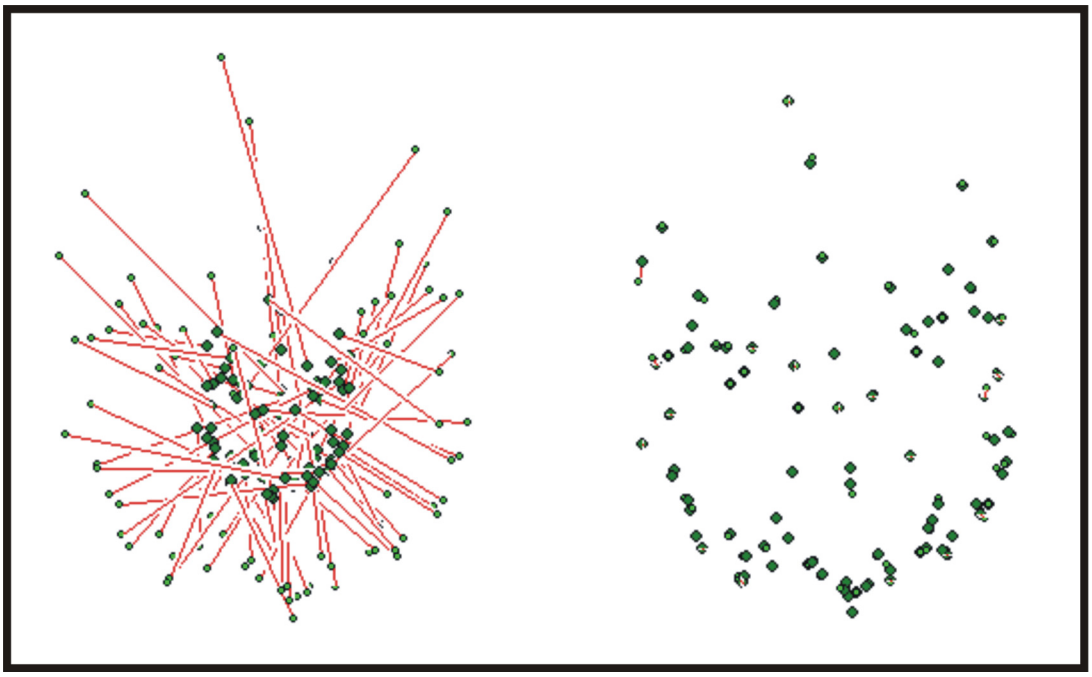


Figura 5.4. Exemplo de representação gráfica de dois indivíduos de um mesmo grupo. Os pontos menores correspondem a marcos anatômicos de um espécime enquanto os pontos maiores, aos marcos do outro espécime. As linhas representam os vetores entre dois marcos anatômicos homólogos. À esquerda, um caso em que um dos espécimes é aberrante e à direita, onde não há espécime aberrante.

O próximo passo no trabalho foi realizar a superposição de Procrustes com o programa Morphologika (O'Higgins e Jones, 2006) para toda a amostra (84 espécimes de 21 espécies). Logo após a superposição, observou-se a distribuição dos marcos anatômicos homólogos ao redor dos marcos da configuração consenso. O esperado é que eles se distribuam de forma circular, indicando não haver viés na obtenção dos dados (Zelditch *et al.*, 2004).

Após esta superposição foram armazenados, para análises posteriores, os dados referentes a coordenadas das configurações dos diferentes espécimes pós superposição de Procrustes, tamanhos dos centróides e distâncias tanto de Procrustes (espaço geodésico) quanto do espaço tangente (euclidiano).

O Morphologika (O'Higgins e Jones, 2006) ainda permite a visualização das configurações através de linhas que ligam os diferentes marcos anatômicos. Após uma análise de componentes principais (Gower, 1966) é possível ver o comportamento da forma, através destas linhas, ao longo dos diferentes escores dos componentes, o que facilita o entendimento das mudanças na forma do osso entre as espécies. Esta função foi utilizada ao longo do trabalho para visualizar melhor as mudanças na forma ("shape" = forma sem o tamanho).

Uma questão importante a ser avaliada é o fato de que o espaço no qual as configurações dos diferentes espécimes se encontram é geodésico e, em função das técnicas estatísticas multivariadas estarem limitadas ao espaço euclidiano, as configurações do espaço geodésico devem ser projetadas em um espaço tangente euclidiano. Este espaço tangente pode se apresentar deformado em relação ao espaço geodésico (Rohlf, 1998) caso as configurações estejam muito distantes umas das outras no espaço original (Zelditch *et al.*, 2004). Apesar de as diferenças no mundo biológico não serem geralmente grandes o suficiente para gerar tal deformação (Monteiro e Reis, 1999), realiza-se uma regressão pelos quadrados mínimos das distâncias de Procrustes nas distâncias do espaço tangente e também a correlação entre elas para avaliar se há deformação no espaço projetado (McNulty, 2005; Monteiro e Reis, 1999). Quanto maior o valor dos coeficientes de correlação (r) e de regressão (b), menor a distorção entre o espaço original e o derivado. Um fato importante de ser salientado é que não há teste de significância nesta análise, pois ambas as matrizes são oriundas dos mesmos dados e, portanto, não são independentes. Para cumprir tal tarefa, utilizou-se o programa tpsSmall (Rohlf, 2003).

Outro parâmetro que também precisou ser avaliado é a dimensão do erro intraobservador na obtenção dos marcos anatômicos. Seguindo o procedimento de

Manfreda *et al.* (2006), foram realizadas oito mensurações de um úmero de Tamanduá mirim (T*amanduá tetradactyla*; LEEH 8.77) em dias distintos e as distâncias de Procrustes entre as diferentes medições foram comparadas com as distâncias de Procrustes entre os diferentes grupos de análise.

Já em relação à inferência da função através da morfologia da parte distal do úmero foram realizadas três análises distintas. A primeira é a análise de componentes principais (Gower, 1966) realizada, com o programa Statistica versão 7.0, sobre a matriz de covariância das configurações dos espécimes pós superposição de Procrustes. Neste trabalho o critério de escolha do número apropriado de autovetores está de acordo com o método do "scree plot" (Reis, 2001), o qual preconiza que o ponto apropriado de corte é quando a curva da porcentagem cumulativa de variância dos componentes principais em um gráfico [porcentagem cumulativa de variância (eixo Y) versus diferentes componentes principais (eixo X)] tende a se estabilizar, ficando relativamente paralela ao eixo X.

Como através dos componentes principais só é possível visualizar no máximo três dimensões simultaneamente e estas representam apenas uma parcela da variação contida nos dados originais, foram realizadas também análises de agrupamentos hierárquicos aglomerativos (Reis, 2001; calculados com o programa NTSYSpc versão 2.10t) com o intuito de avaliar a questão em estudo através das distâncias entre os espécimes no espaço tangente euclidiano da forma ("shape"). A análise de agrupamentos tem o objetivo de agrupar, como o próprio nome já diz, elementos que apresentem semelhanças e distanciar elementos que possuam diferenças em relação às variáveis utilizadas (Reis, 2001). Neste trabalho foram utilizados quatro tipos distintos de critérios de agregação, quais sejam: 1) ligação simples, na qual "a distância entre dois grupos quaisquer é a menor distância de qualquer ponto de um agregado até qualquer outro ponto do outro" (Hair *et al.*, 2005 p

400); 2) ligação completa que se assemelha à ligação simples, mas utiliza a distância máxima; 3) ligação pela média não ponderada (UPGMA), na qual as distâncias entre dois grupos é calculada pela média das distâncias par a par de elementos dentro de cada grupo e 4) ligação pela média ponderada (WPGMA), que é muito semelhante ao UPGMA, mas confere pesos distintos para cada grupo em função dos tamanhos dos agrupamentos. Após a obtenção dos dendrogramas pelos diversos métodos apresentados acima, calculou-se ainda a correlação cofenética para cada dendrograma obtido através do programa NTSYSpc versão 2.10t. A correlação cofenética representa a relação entre o dendrograma e a matriz original de dados, sendo valores para a correlação <0,7 considerados muito pobres; <0,8 pobres; <0,9 bons; e >0,9 muito bons (suporte do NTSYSpc versão 2.01t). Neste caso, assim como na correlação entre os dados do espaço geodésico e do euclidiano, não há teste de significância para a correlação porque tais dados são oriundos de uma mesma matriz original de dados e, conseqüentemente, não são independentes.

Por último, a exemplo de Chen *et al.* (2005), foi realizada uma correlação entre os diferentes componentes principais, obtidos a partir da matriz de dados das configurações pós superposição de Procrustes, e o tamanho do centróide (Statistica versão 7.0) para avaliar o efeito alométrico. Contudo, o objetivo desta análise não é remover a influência do tamanho na morfologia (forma sem a presença de tamanho), que seria realizado através de uma regressão múltipla (Chen *et al.*, 2005; Manfreda *et al.*, 2006), mas sim avaliar até que ponto o tamanho também contribui para a morfologia (“shape”) final.

Premissas

Neste trabalho há duas questões que merecem destaque. A primeira é a que os grupos para análise (ver Tabela 5.2) são estatisticamente iguais. O teste estatístico adotado para testar esta assunção foi a análise multivariada de variância (MANOVA; Hair *et al.*, 2005; Reis, 2001; Statistica versão 7.0) que foi utilizado previamente para este fim por Monteiro e Abe (1999). O objetivo desta análise é simples e consiste em avaliar se há diferenças significativas entre os grupos. Neste trabalho utilizaram-se os componentes principais extraídos da matriz de dados pós superposição de Procrustes como as variáveis dependentes e o grupo para análise (ver Tabela 5.2) como variável independente tendo sido excluídos da MANOVA os grupos representados por apenas um espécime (PRI e VAL, ver Tabela 5.2).

A segunda é a premissa de que a morfologia óssea da região distal do úmero reflete em algum grau a função que o membro anterior exerce ou exercia, no caso das espécies extintas. Apesar de, neste trabalho, não ser quantificado este efeito, há indícios contundentes de que esta premissa pode ser adotada com segurança uma vez que, para diversas regiões anatômicas, a morfologia óssea reflete a função que a região desempenha (Bargo, 2003; Bargo *et al.*, 2000; Hermanson e MacFadden, 1992; Monteiro e Abe, 1999; Moraes *et al.*, 2000; O'Higgins, 2000; Singleton, 2005; Toledo, 1998; Vizcaíno *et al.*, 2006; Vizcaíno *et al.*, 1999; White, 1993) e mais ainda, a própria região distal do úmero apresenta esta característica (Anderson, 2004; Lague e Jungers, 1996).

Resultados

Os resultados apresentados a seguir foram divididos em três subitens. No primeiro, denominado análises pré inferência de função, são apresentados e discutidos os resultados referentes aos procedimentos de morfometria geométrica que foram empregados antes de serem realizadas as análises propriamente envolvidas na inferência de função dos membros anteriores das espécies extintas. No segundo (inércia filogenética), constam os resultados e discussão relacionados à inércia filogenética. Por último, no subitem inferência de função, são apresentados os resultados referentes à inferência de função que foram discutidos no tópico Discussão deste capítulo.

Análises pré inferência de função

Dada a natureza do marco anatômico 14, foi realizado um teste preliminar para avaliar a qualidade de obtenção deste marco nas diferentes espécies. Este teste consistiu na observação do comportamento desse marco nas diversas espécies em função dos marcos que condicionam sua existência (ver Figura 5.1) utilizando apenas os espécimes sem dados faltantes. Empregando a função do programa Morphologika (O'Higgins e Jones, 2006) de observar a variação na forma (“shape”) ao longo dos diferentes escores dos componentes principais, observou-se que as variações na reta que condiciona o marco 14 foram pouco acentuadas, assim como a própria variação observada no marco.

Pelo fato do marco 14 ser determinado em função não só da reta (que apresentou pouca variação) entre outros dois marcos, mas também da depressão média da tróclea,

assumi que ocorre homologia para este marco entre as diversas espécies, condição altamente favorável à análise (O'Higgins, 2000; Rohlf e Marcus, 1993).

Após a substituição dos marcos anatômicos faltantes pelo valor do respectivo marco na configuração consenso, os grupos foram submetidos à análise visual pelo Morpheus *et al.* (Slice, 1998) à procura de espécimes aberrantes e marcos anatômicos com variação relativa inflacionada.

Dentre os 84 espécimes da amostra, o GUAJA FEAT2/89 (DAS; ver Tabela 5.2) apresentou comportamento atípico, sendo os vetores que mostram o deslocamento entre os marcos homólogos muito acentuados na comparação deste espécime com os demais do grupo. O comportamento dele, portanto, foi observado nas análises de agrupamento e componente principal. Em ambas as análises este espécime comportou-se de forma aberrante, estando, na análise de componentes principais, sempre distante do próprio grupo e, em alguns casos, isolado de todos os grupos. Já na análise de agrupamentos ele foi sempre o grupo externo de todos os demais espécimes, enquanto que o seu grupo, DAS, apresentou elevada coesão (ver adiante). Dadas as peculiaridades do GUAJA FEAT2/89, ele foi removido da amostra, que contou com 83 espécimes para o restante do trabalho.

Durante a avaliação visual da distribuição dos espécimes no morfo-espaço, uma suspeita ocorrida durante a obtenção dos dados se confirmou. Houve uma dificuldade muito grande na determinação precisa dos marcos anatômicos 1 e 15 devido às características morfológicas das regiões nas quais eles se encontram. A conseqüência direta disto é que, ao avaliar visualmente estes marcos, foi observado que havia grande variação deles dentre os espécimes de cada grupo. Esta variação não reflete uma variação real nos grupos, mas sim um problema metodológico e, conseqüentemente, os marcos 1 e 15 foram excluídos da análise. Em resumo, o trabalho aqui apresentado foi desenvolvido com uma amostra de 83

espécimes representados por 13 marcos anatômicos (2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 e 14; Figura 5.1).

Com o novo número de espécimes e marcos anatômicos foi realizada a superposição de Procrustes com toda a amostra (após nova substituição de dados faltantes levando em conta o novo número de marcos anatômicos). A distribuição dos marcos ao redor do marco da configuração consenso foi satisfatória (formato de circunferência). A Figura 5.5 apresenta a regressão que passa pela origem entre as distâncias nos espaços geodésicos e euclidiano. Tanto o coeficiente de correlação (r=0,999993) quanto o de regressão (b=0,994150) são elevados, bem próximos do valor máximo (um), o que permite concluir que a distorção da projeção do espaço original no derivado é irrisória.

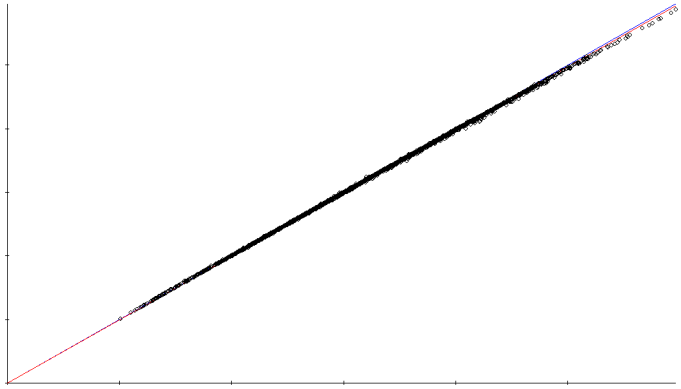


Figura 5.5 – Regressão entre as distâncias no espaço geodésico (eixo Y) e no tangente euclidiano (eixo X). A linha representa o coeficiente de regressão obtido (b=0,994150). Os pontos representam os espécimes.

A premissa da igualdade estatística entre os grupos foi refutada, sendo a hipótese alternativa (diferença entre os grupos) amplamente suportada pelo teste MANOVA. Para o teste realizado em relação aos sete primeiros componentes principais considerados representativos da matriz original de dados (ver adiante) obteve-se um valor para o lambda de Wilks de 0.00000000018 ($p<<0,001$).

Por último, o erro intraobservador foi considerado pequeno e, portanto, irrelevante no que tange os resultados obtidos com as análises voltadas para a inferência de função. A maior distância obtida na reamostragem do espécime LEEH 8.72 no espaço geodésico foi de aproximadamente 0,07 enquanto que a menor distância entre os grupos de análise da amostra geral foi de 0,13.

Inércia Filogenética

A partir da Figura 5.3 derivou-se a matriz de distância filogenética apresentada na Tabela 5.4.

Tabela 5.4 - Acima da diagonal (realçada em cinza) dispõe-se a matriz de distâncias obtida a partir da filogenia apresentada na Figura 5.3. A parte inferior, incluindo a diagonal, apresenta os valores obtidos após a transformação da matriz original ("double center transformation"). As siglas se referem aos grupos da Tabela 5.2 que correspondem a diferentes espécies.

	EUP	PRI	CAB	DAS	PAM	MYR	TAM	CYC	BRA	CAT	VAL	GLO	OCN	ERE	NOT	CHO
EUP	15,34	2	2	3	4	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
PRI	13,25	15,15	1	3	4	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
CAB	13,25	14,65	15,15	3	4	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
DAS	11,156	11,06	11,06	15,96	4	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
PAM	8,31	8,21	8,21	8,62	17,28	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
MYR	-4,031	-4,12	-4,12	-3,71	-3,06	12,59	1	2	5	5	5	5	5	5	5	5
TAM	-4,031	-4,12	-4,12	-3,71	-3,06	12,09	12,59	2	5	5	5	5	5	5	5	5
CYC	-3,93	-4,03	-4,03	-3,62	-2,96	10,68	10,68	12,78	5	5	5	5	5	5	5	5
BRA	-459	-4,68	-4,68	-4,28	-3,62	-0,46	-0,46	-0,37	11,46	4	4	4	4	4	4	4
CAT	-646	-6,56	-6,56	-6,15	-5,5	-2,34	-2,34	-2,25	1,59	7,71	1	2	2	3	3	3
VAL	-6,46	-6,56	-6,56	-6,15	-5,5	-2,34	-2,34	-2,25	1,59	7,21	7,71	2	2	3	3	3
GLO	-6,46	-6,56	-6,56	-6,15	-5,5	-2,34	-2,34	-2,25	1,59	5,71	5,71	7,71	1	3	3	3
OCN	-6,46	-6,56	-6,56	-6,15	-5,5	-2,34	-2,34	-2,25	1,59	5,71	5,71	7,21	7,71	3	3	3
ERE	-6,31	-6,4	-6,4	-6	-5,34	-2,18	-2,18	-2,09	1,75	3,37	3,37	3,37	3,37	8,03	1	2
NOT	-6,31	-6,4	-6,4	-6	-5,34	-2,18	-2,18	-2,09	1,75	3,37	3,37	3,37	3,37	7,53	8,03	2
CHO	-6,21	-6,31	-6,31	-5,9	-5,25	-2,09	-2,09	-2	1,84	3,46	3,46	3,46	3,46	6,12	6,12	8,21

A análise de coordenadas principais na matriz transformada (Tabela 5.4) resultou na extração de um total de 16 autovetores, como consta da Tabela 5.5. Nesta tabela pode-se observar também os autovalores obtidos e os esperados segundo o método do "broken-stick".

Tabela 5.5 – Autovetores, autovalores e porcentagens da variância original explicada por cada componente e os autovalores estimados de acordo com o critério do "broken-stick".

Coordenada Principal	Autovalor	% Total	% Cumulativa	Esperado "broken-stick"
1	88,14	48,0343	48,0343	21,1296
2	42,79	23,3209	71,3552	14,8796
3	11,93	6,5	77,8552	11,7546
4	10,99	5,9872	83,8424	9,6712
5	10,48	5,7087	89,5511	8,1087
6	5,76	3,1382	92,6894	6,8587
7	3,50	1,9074	94,5967	5,8171
8	2,49	1,3567	95,9535	4,9242
9	2,46	1,3429	97,2964	4,1429
10	2,46	1,3412	98,6376	3,4485
11	0,50	0,2725	98,9101	2,8235
12	0,50	0,2725	99,1826	2,2553
13	0,50	0,2725	99,455	1,7345
14	0,50	0,2725	99,7275	1,2537
15	0,50	0,2725	100	0,8073
16	0,00	0	100	0,3906

A Figura 5.6 representa graficamente a relação entre os autovalores obtidos com a análise de coordenadas principais e os esperados de acordo com o "broken-stick". Como pode ser observado, apenas os cinco primeiros autovetores apresentam autovalores maiores que o esperado. Desta forma, os cinco primeiros autovetores, que explicam conjuntamente aproximadamente 89,6% da variância total (Tabela 5.5), foram utilizados como variáveis independentes nas regressões múltiplas.

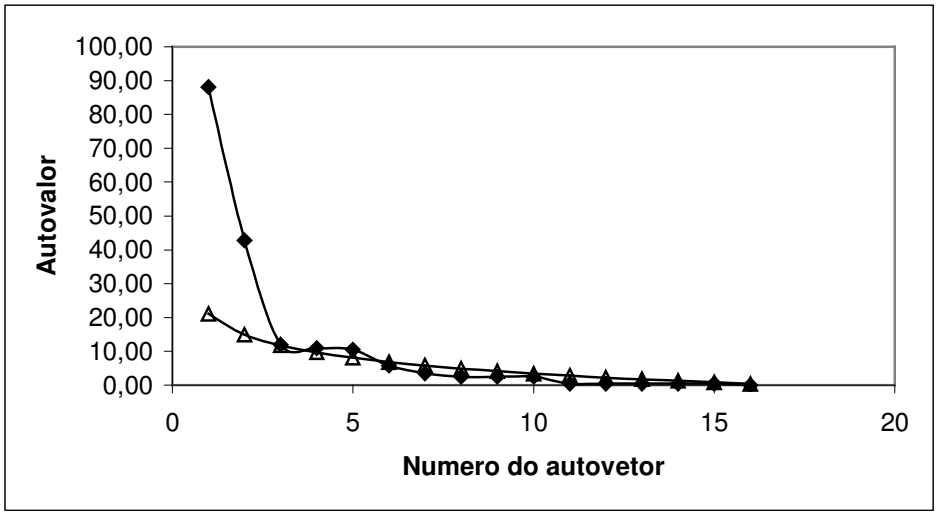


Figura 5.6 – Autovalores obtidos (losangos preenchidos) e esperados de acordo com o "broken-stick" (triângulos abertos) para os diferentes autovetores da análise de coordenadas principais.

As regressões foram realizadas tendo os cinco autovetores que descrevem a matriz de distância filogenética como variáveis independentes e como variável dependente foram utilizados os escores médios de cada grupo dos sete primeiros fatores da análise de componentes principais (ver adiante), um a um. Os resultados obtidos para cada regressão podem ser observados na Tabela 5.6. Apenas para o primeiro componente principal (fator 1) o resultado obtido foi considerado significativo (p=0,000002), tendo um valor para a inércia filogenética estimado em aproximados 95%. Em outras palavras, quase a totalidade da forma expressa pelo primeiro componente pode ser explicada em virtude da inércia filogenética. Para os demais fatores a análise não atingiu o nível de significância crítico de p=0,05, sendo considerados, portanto, fatores não influenciados pelo efeito da inércia filogenética.

Tabela 5.6 – Coeficiente de determinação (R^2) e probabilidade (p) para as regressões múltiplas dos diferentes fatores (componentes principais) da análise de componentes principais. O valor destacado foi considerado significativo para p=0,001.

	Fator 1	Fator 2	Fator 3	Fator 4	Fator 5	Fator 6	Fator 7
R^2	0,95400	0,500680	0,456487	0,519312	0.2498	0.3199	0.0824
p	**0,000002**	0,163315	0,226744	0,140369	0.75683	0.60157	0.98478

Inferência de função

Serão apresentados a seguir os resultados obtidos para as três análises realizadas sob a matriz das configurações dos espécimes pós superposição de Procrustes e as distâncias dos mesmos no espaço tangente, quais sejam: 1) análise de compontentes principais; 2) análise de agrupamento; e 3) correlação entre os compontentes principais e os tamanhos dos centróides.

Análise de componentes principais

De acordo com a análise do "scree plot" (Figura 5.7), nota-se que após o sétimo componente principal ocorre a manutenção de um platô. Depreendeu-se desta análise que os sete primeiros componentes principais são considerados representativos da matriz original de dados e foram utilizados tanto nos estudos referentes a função como também na MANOVA para testar diferenças entre os grupos e na regressão múltipla da análise de inércia filogenética.

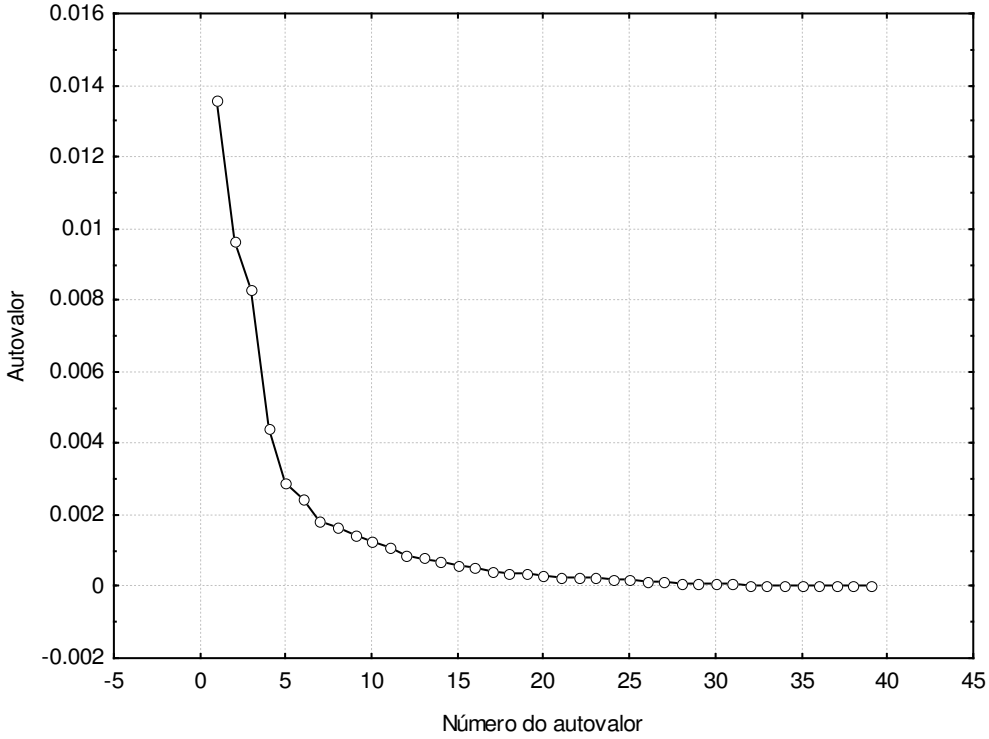


Figura 5.7 – Decaimento da porcentagem de variância explicada por cada componente principal ("scree plot").

Através da análise da inércia filogenética observou-se uma relação elevada e significativa (R^2=0,954%; p<<0,001) entre o primeiro componente principal e a história evolutiva do grupo, sendo este componente determinado quase que exclusivamente em função da inércia filogenética. Dado que o objetivo deste trabalho é inferir função, o primeiro componente principal, que explica aproximadamente 24,5% da variância original (Tabela 5.7), foi desconsiderado.

Tabela 5.7 - Autovalores e porcentagens da variância original explicada por cada componente.

Componente Principal	Autovalor	% Total	Autovalor Cumulativo	% Cumulativa
1	0,013597	24,48828	0,013597	24,4883
2	0,009652	17,38459	0,023249	41,8729
3	0,008277	14,90777	0,031526	56,7806
4	0,004409	7,94046	0,035935	64,7211
5	0,002922	5,26221	0,038857	69,9833
6	0,002422	4,36280	0,041279	74,3461
7	0,001852	3,33497	0,043131	77,6811

Para os resultados a seguir, é conveniente apresentar a Figura 5.8, na qual há a representação da forma do osso através de linhas que ligam os marcos anatômicos. Esta representação foi utilizada para avaliar as mudanças nas formas para valores distintos das cargas fatoriais dos diferentes componentes principais.

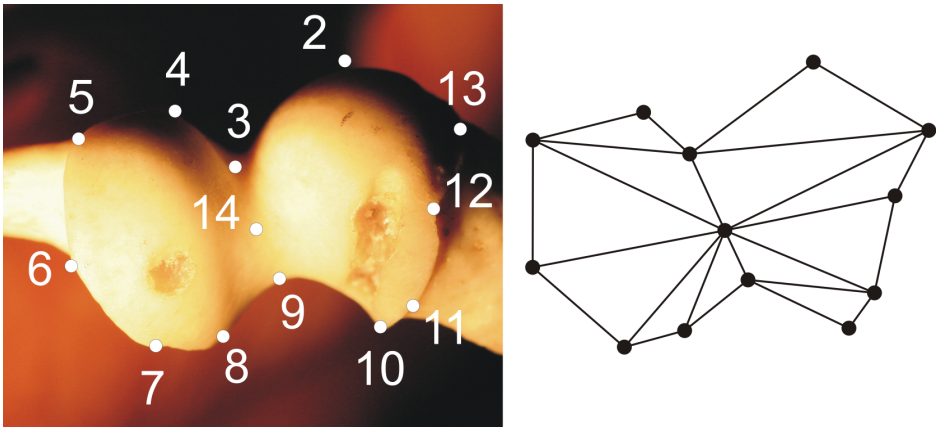


Figura 5.8 – À esquerda, tróclea com os respectivos marcos anatômicos assinalados. À direita, representação da tróclea através das linhas que conectam os marcos anatômicos.

O gráfico da Figura 5.9 mostra a relação morfológica entre os diferentes espécimes em relação aos segundo e terceiro componentes principais, que explicam conjuntamente 32,3% da variância original (Tabela 5.7). A partir deste gráfico observa-se que apenas *Cyclopes* (quadrado cinza aberto) encontra-se claramente isolado de todos os demais grupos, estando no quadrante inferior esquerdo do gráfico, com valores relativamente

baixos para o terceiro componente principal. As espécies de tatus escavadores, *Cabassous* (triângulo rosa aberto) e *Priodontes* (triângulo vermelho aberto), estão à esquerda das demais espécies, relativamente distantes, tendo proximidade apenas com *Bradypus* (losango verde aberto). Chama a atenção também a localização de *Eremotherium* (losango verde preenchido), que se localiza na região superior e central do gráfico. O restante das espécies forma um conglomerado composto pela preguiça arborícola *Choloepus* (losango preto aberto) e pelos tatus (triângulos), preguiças fósseis (losangos preenchidos) e tamanduás (quadrados abertos) restantes. Deste conglomerado, nota-se ainda um distanciamento um pouco maior de *Euphractus* (triângulo verde musgo aberto) e *Nothrotherium* (losango preto preenchido) das demais espécies deste conjunto.

Em relação à forma da tróclea nos diferentes componentes, é notável que cargas positivas do segundo componente estejam associadas a um estreitamento das faces da tróclea, ocorrendo o oposto para cargas negativas. Já para o terceiro componente, a mudança está localizada na face radial, que fica mais estreita para cargas positivas com a projeção acentuada do marco 13 lateralmente e um maior distanciamento do marco 10 em relação aos marcos 9 e 11. Para o extremo negativo, a face radial apresenta-se mais larga, principalmente em função da projeção do marco 2. Na face ulnar, há intensa variação do marco 4 nos extremos da carga.

Para a relação morfológica entre o segundo e o quarto componentes principais (Figura 5.10; explicam 25,3% da variância original; Tabela 5.7) não há grandes distinções morfológicas. Contudo, algumas tendências podem ser observadas: 1) as espécies de tatus escavadores (triângulos rosa e vermelho abertos) continuam relativamente separadas das demais espécies; 2) o quadrante superior esquerdo concentra as espécies arborícolas (*Cyclopes*, *Bradypus* e *Choloepus*; quadrado cinza aberto, losangos verde e preto abertos,

respectivamente) e *Eremotherium* (losango verde preenchido); 3) as demais espécies de preguiças extintas (losangos preenchidos) apresentam valores negativos para o quarto componente principal; 4) *Euphractus* (triângulo verde musgo aberto) encontra-se relativamente isolado dos demais grupos e em posição central; e 5) os outros tamanduás (quadrados roxo e vermelho abertos) e demais tatus (triângulos) formam um aglomerado.

A forma da tróclea, expressa pelos extremos das cargas do quarto componente principal revela que, para o extremo positivo, a face ulnar se torna mais larga enquanto que a face radial fica mais alongada e para o negativo o padrão inverso é observado.

O último gráfico apresentado (Figura 5.11) expressa a relação morfológica entre os componentes principais três e quatro. A variância total explicada é de 22,85% (Tabela 5.7) e merece destaque quanto a alguns aspectos. O primeiro é o isolamento de *Cyclopes* (quadrado cinza aberto) das demais espécies, como observado na relação entre os segundo e terceiro componentes (Figura 5.9). O segundo é que *Eremotherium* (losango verde preenchido) apresenta-se deslocada à direita e mais próxima das espécies atuais de preguiça (losangos abertos) do que das espécies extintas (losangos preenchidos), o que também é visto nos outros gráficos (Figuras 5.9 e 5.10) . Em terceiro lugar, novamente as espécies extintas de preguiça concentram-se na parte inferior do gráfico, próximas aos tatus (triângulos) e aos tamanduás não estritamente arborícolas (quadrados roxo e vermelho abertos).

Por último, ressalto o fato das duas espécies de tamanduás não arborícolas (*Myrmecophaga*, quadrado roxo aberto e *Tamandua*, quadrado vermelho aberto) estarem praticamente sobrepostos em todos os gráficos analisados.

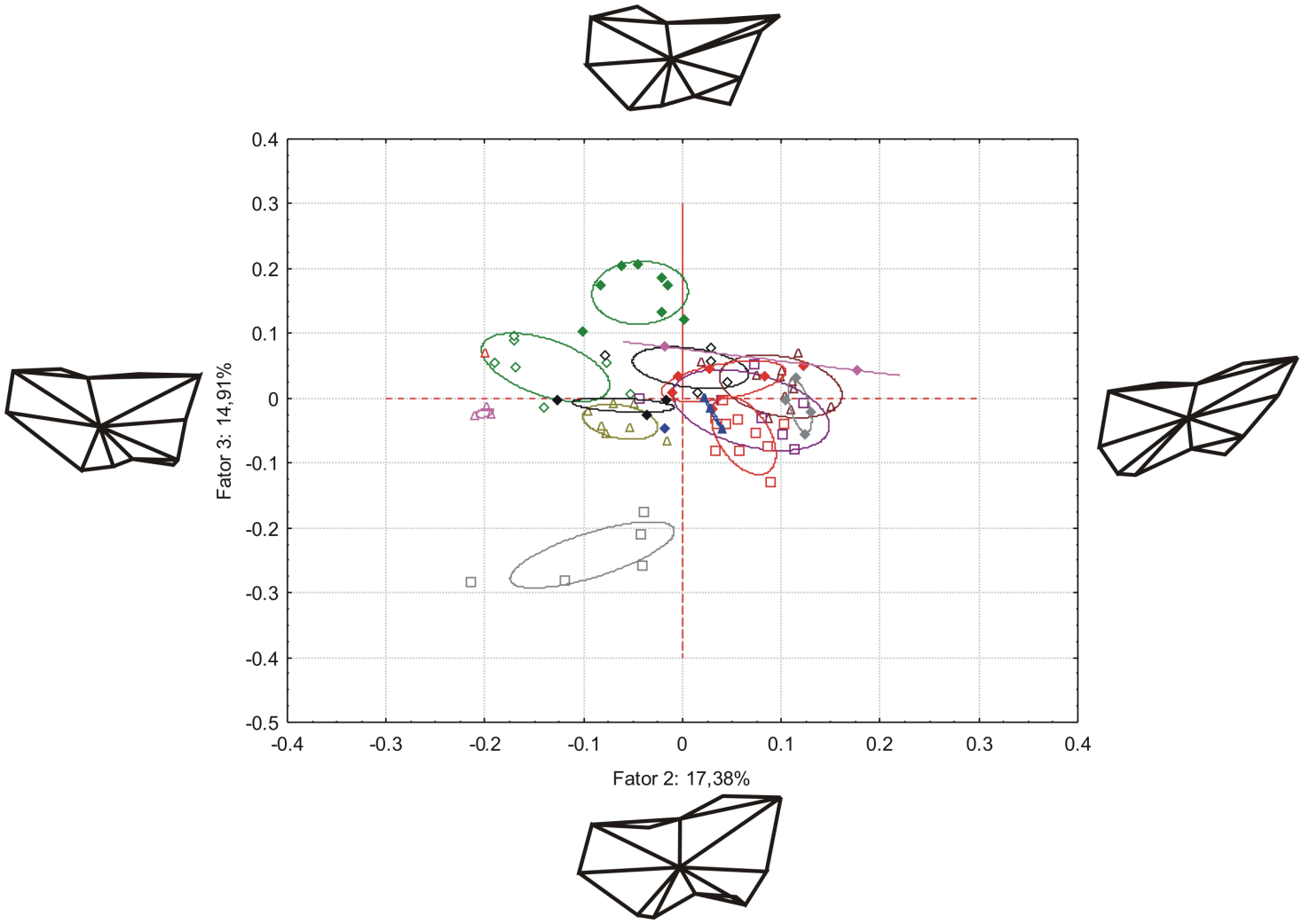


Figura 5.9 - Afinidade morfológica entre os espécimes a partir do segundo e do terceiro componentes principais. Ao lado da denominação de cada fator consta a porcentagem da variação original explicada. As elipses de dispersão foram calculadas com 95% de confiabilidade para cada grupo. As figuras no eixo horizontal representam a forma, à direita no extremo positivo e à esquerda no extremo negativo, do segundo componente. Já na vertical, constam, na parte superior e inferior, a forma nos extremos positivo e negativo, respectivamente, do terceiro componente. Os símbolos representam: losango verde aberto: BRA; losango preto aberto: CHO; losango vermelho preenchido: CAT; losango verde preenchido: ERE; losango rosa preenchido: GLO; losango preto preenchido: NOT; losango cinza preenchido: OCN; losango azul preenchido: VAL; quadrado cinza aberto: CYC; quadrado roxo aberto: MYR; quadrado vermelho aberto: TAM; triângulo marrom aberto: DAS; triângulo verde musgo aberto: EUP; triângulo vermelho aberto: PRI; triângulo rosa aberto: CAB; triângulo azul preenchido: PAM.

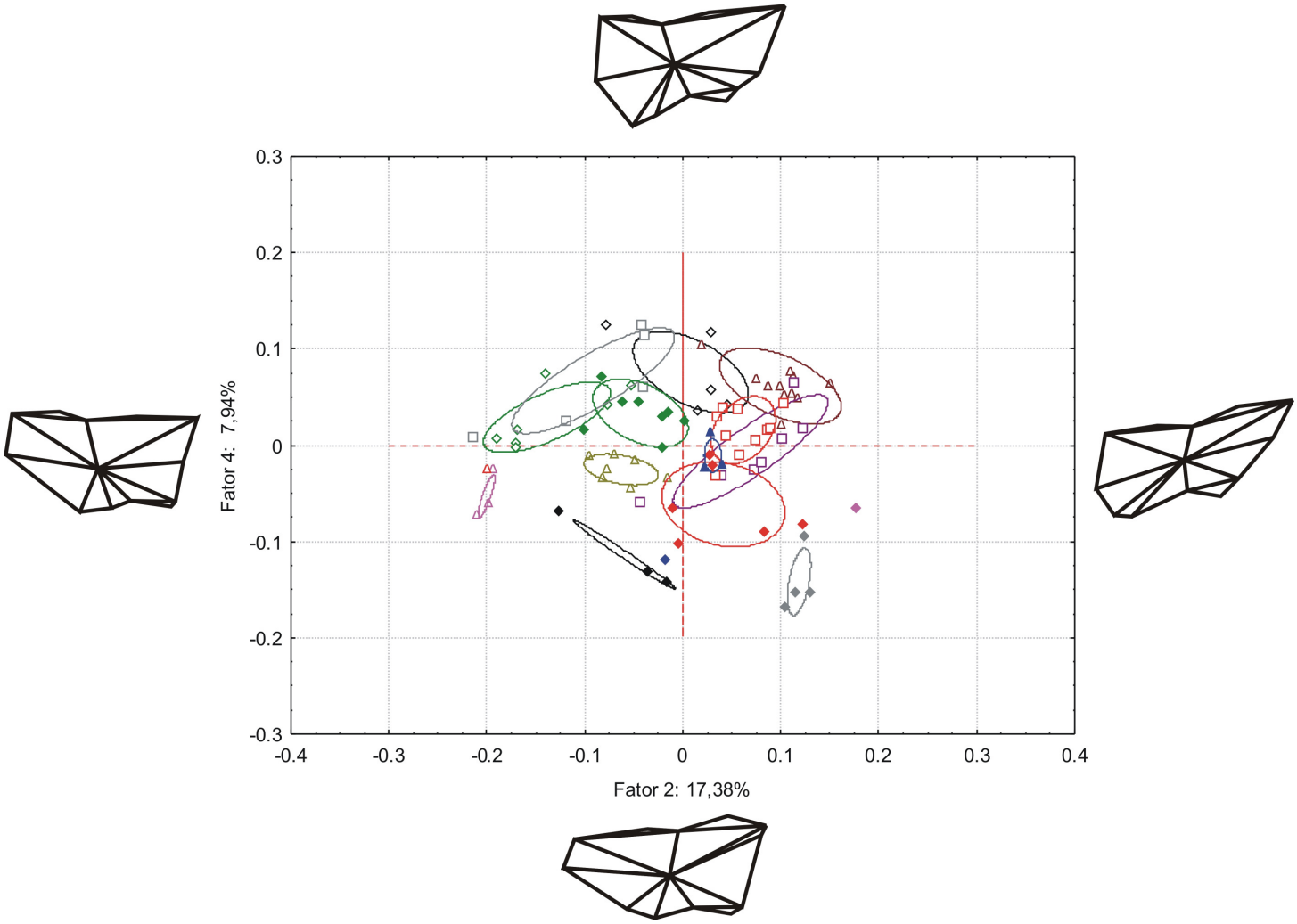


Figura 5.10 - Afinidade morfológica entre os espécimes a partir do segundo e do quarto componentes principais. Ao lado da denominação de cada fator consta a porcentagem da variação original explicada. As elipses de dispersão foram calculadas com 95% de confiabilidade para cada grupo. As figuras no eixo horizontal representam a forma, à direita no extremo positivo e à esquerda no extremo negativo, do segundo componente. Já na vertical, constam, na parte superior e inferior, a forma nos extremos positivo e negativo, respectivamente, do quarto componente. Os símbolos representam: losango verde aberto: BRA; losango preto aberto: CHO; losango vermelho preenchido: CAT; losango verde preenchido: ERE; losango rosa preenchido: GLO; losango preto preenchido: NOT; losango cinza preenchido: OCN; losango azul preenchido: VAL; quadrado cinza aberto: CYC; quadrado roxo aberto: MYR; quadrado vermelho aberto: TAM; triângulo marrom aberto: DAS; triângulo verde musgo aberto: EUP; triângulo vermelho aberto: PRI; triângulo rosa aberto: CAB; triângulo azul preenchido: PAM.

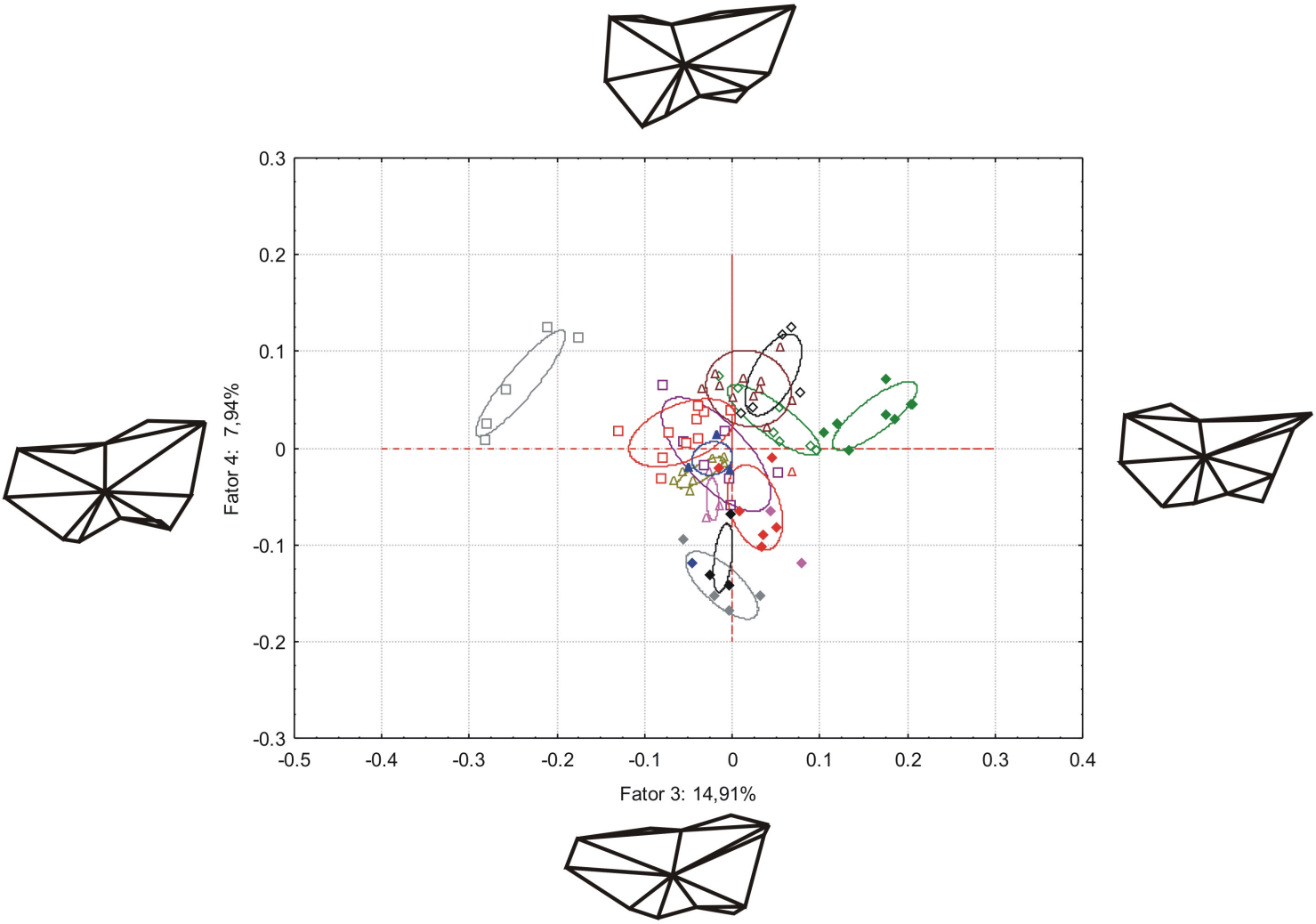


Figura 5.11 - Afinidade morfológica entre os espécimes a partir do terceiro e do quarto componentes principais. Ao lado da denominação de cada fator consta a porcentagem da variação original explicada. As elipses de dispersão foram calculadas com 95% de confiabilidade para cada grupo. As figuras no eixo horizontal representam a forma, à direita no extremo positivo e à esquerda no extremo negativo, do terceiro componente. Já na vertical, constam, na parte superior e inferior, a forma nos extremos positivo e negativo, respectivamente, do quarto componente. Os símbolos representam: losango verde aberto: BRA; losango preto aberto: CHO; losango vermelho preenchido: CAT; losango verde preenchido: ERE; losango rosa preenchido: GLO; losango preto preenchido: NOT; losango cinza preenchido: OCN; losango azul preenchido: VAL; quadrado cinza aberto: CYC; quadrado roxo aberto: MYR; quadrado vermelho aberto: TAM; triângulo marrom aberto: DAS; triângulo verde musgo aberto: EUP; triângulo vermelho aberto: PRI; triângulo rosa aberto: CAB; triângulo azul preenchido: PAM.

Análise de Agrupamentos

Em três das quatro análises realizadas (ligação completa, UPGMA, WPGMA; Figuras 5.12, 5.13 e 5.14) observa-se consistência na formação de grandes agrupamentos. Um deles é formado pela associação clara entre as preguiças arborícolas (*Bradypus* e *Choloepus*; BRA e CHO) e a espécie extinta de grande porte *Eremotherium laurilardii* (ERE), formando um grupo muito coeso na análise por UPGMA e um pouco menos bem definido nas outras duas análises. Na análise por ligação completa agregam-se a este grupo três espécimes de *Tamandua* (TAM) e na análise por WPGMA observa-se a ausência de dois espécimes de *Choloepus* (CHO). Além disso, dentro deste grande grupo, as posições relativas entre BRA, CHO e ERE variam nas diferentes análises, não sendo possível determinar uma relação mais precisa entre eles. Cabe ressaltar ainda que nas três análises encontra-se neste grupo um espécime de Nothrotherium (NOT), embora os outros dois estejam contidos em outro dos agrupamentos maiores.

Um segundo grupo, também bem consistente nas três análises, é formado pelas espécies de Tamanduás de maior porte, *Tamandua* (TAM) e *Myrmecophaga* (MYR) com as espécies de preguiça extinta [*Catonyx* (CAT), *Glossotherium* (GLO), *Nothrotherium* (NOT), *Ocnotherium* (OCN) e *Valgipes* (VAL)], à exceção de *Eremotherium*. No entanto, as relações dentro deste grupo nas diferentes análises variam muito, sendo inviável qualquer tipo de consideração mais aprofundada quanto à relação entre estas espécies. Na análise por WPGMA observa-se ainda a inclusão, neste agrupamento, dos dois espécimes de *Choloepus* e na análise por ligação completa a ausência de três espécimes de *Tamandua*.

Em seguida nota-se um agrupamento formado pelos tatus [Cabassous (CAB), Priodontes (PRI), Euphractus (EUP), Pampatherium (PAM), Holmesina (PAM) e Dasypus (DAS)] sendo as relações bem estabelecidas nas três análises. As espécies *Cabassous*

(CAB) e *Priodontes* (PRI) estão sempre agrupadas, sendo o grupo externo aos demais nas análises por ligação completa e WPGMA e, na análise por UPGMA, o grupo irmão de outro grupo coeso, formado pela espécie atual *Euphractus* (EUP) e as extintas *Pampatherium* (PAM) e *Holmesina* (PAM). O último grupo, dentro do agrupamento dos tatus, é formado por *Dasypus* (DAS) que se comporta ora como grupo irmão do grupo EUP+PAM (ligação completa e WPGMA) e ora como grupo externo aos demais grupos de tatus (UPGMA). Por último, encontram-se em um mesmo grupo os espécimes de *Cyclopes* (CYC), que é externo a todos os demais nas três análises.

Apesar das correlações cofenéticas serem pobres (<0,8) nestas análises, elas são minimamente aceitáveis (Gabriel Marroig, comunicação pessoal) e as correlações dos agrupamentos por UPGMA e WPGMA apresentam-se próximas ao limite de 0,8 (r=0,77), ao contrário da análise por ligação completa (r=0,74). Apesar das variações nos valores das correlações cofenéticas, chama a atenção a consistência dos agrupamentos nas diferentes análises.

A quarta análise de agrupamento (Figura 5.15), por ligação simples, foi a que obteve o menor valor para a correlação cofenética (r=0,71), estando bem próximo de um valor indesejável para esta correlação (r=<0,7). Além disso, ela apresentou resultados discordantes em muitos aspectos das demais análises, com exceção do grupo formado por *Cyclopes,* que se manteve externo aos demais, pelos tatus, que se mantiveram agrupados, e por *Eremotherium*, que também manteve-se coeso.

Dado o baixo valor da correlação cofenética (r=0,71) e as discrepâncias observadas entre esta análise e as demais, coesas entre elas, o agrupamento pelo critério de ligação simples não foi considerado representativo da matriz original dos dados e portanto não foi levado em conta neste trabalho para futuras discussões.

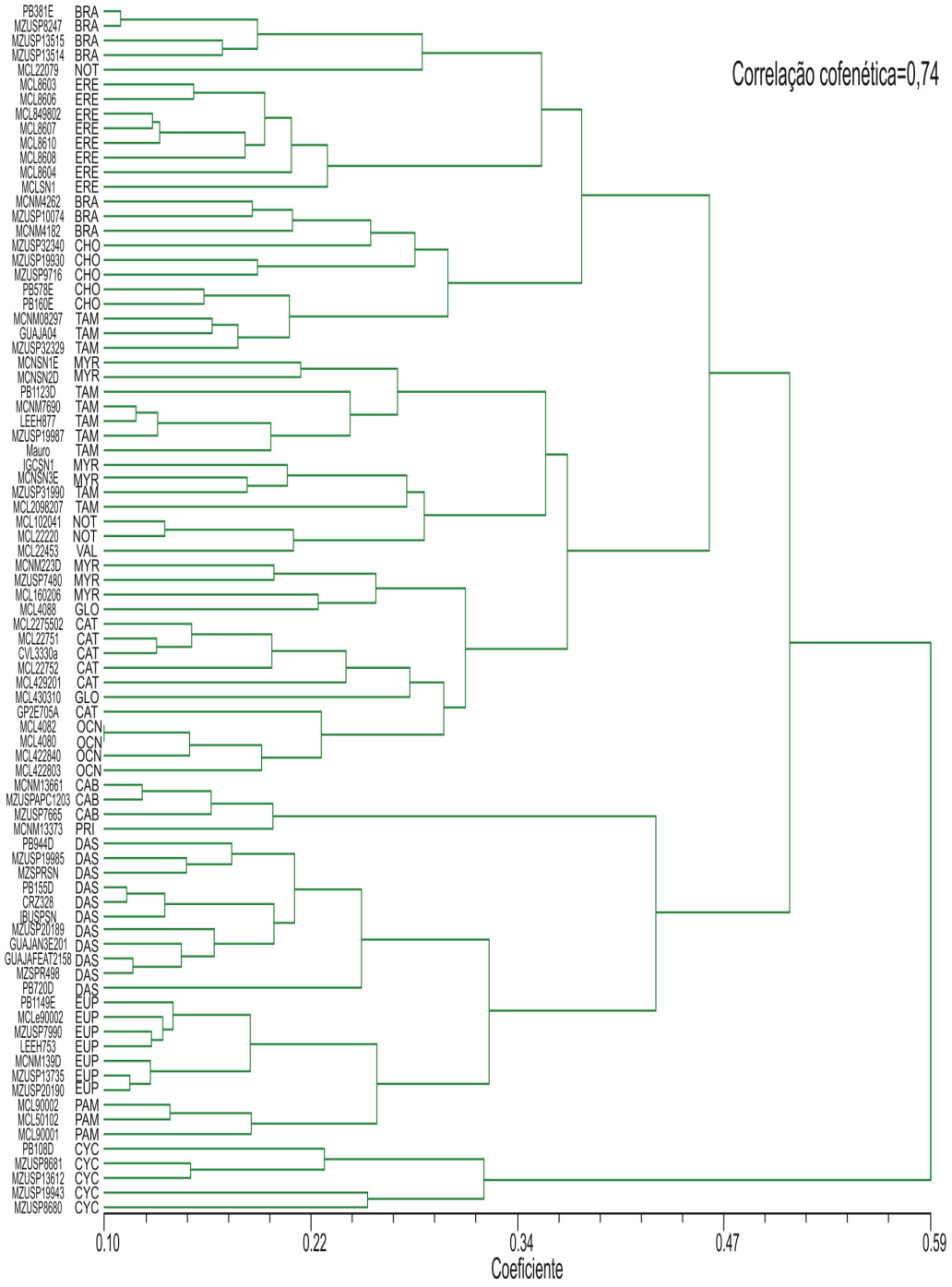


Figura 5.12 – Dendrograma gerado a partir das distâncias no espaço tangente euclidiano entre os espécimes estudados. Critério de agregação: ligação completa.

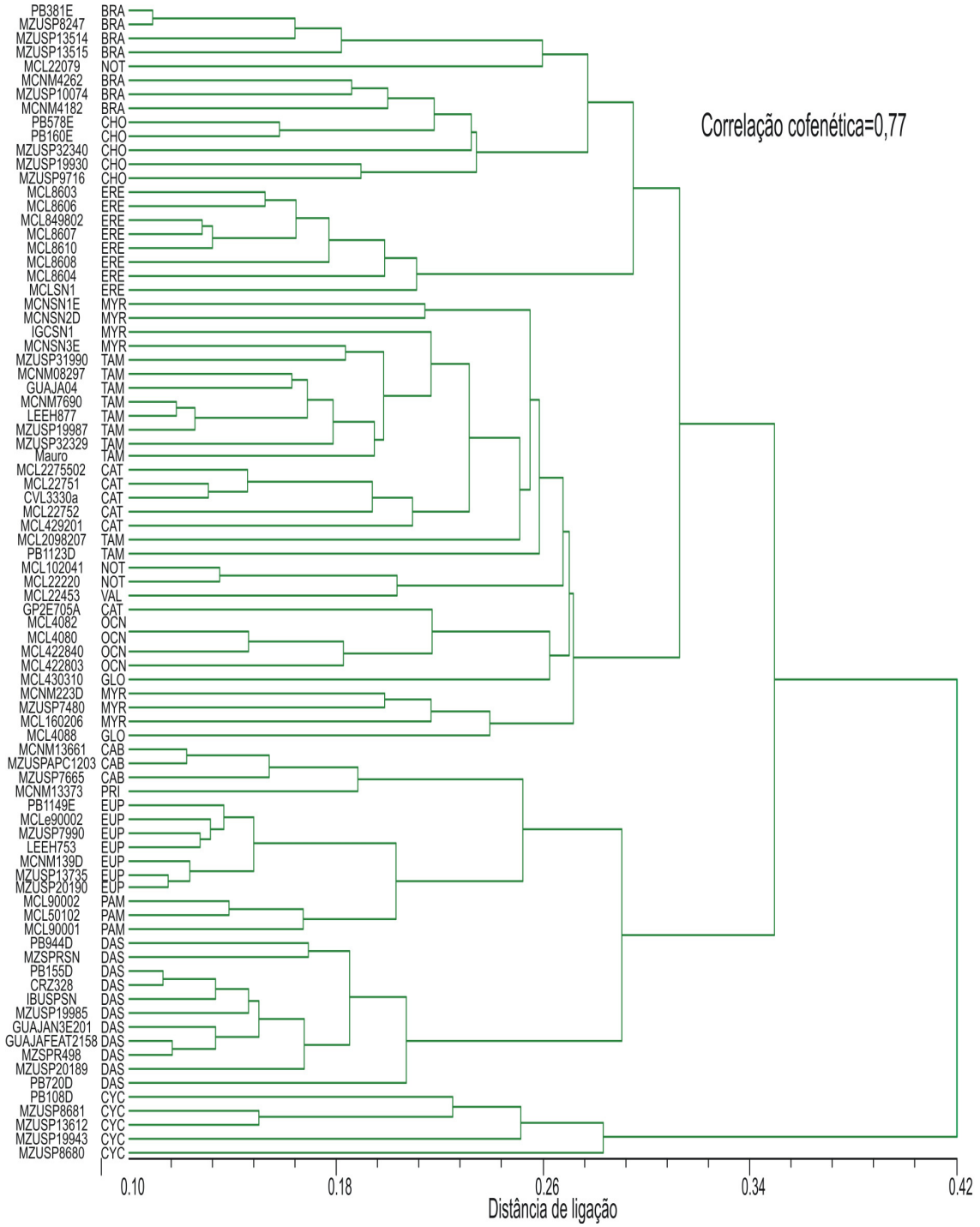
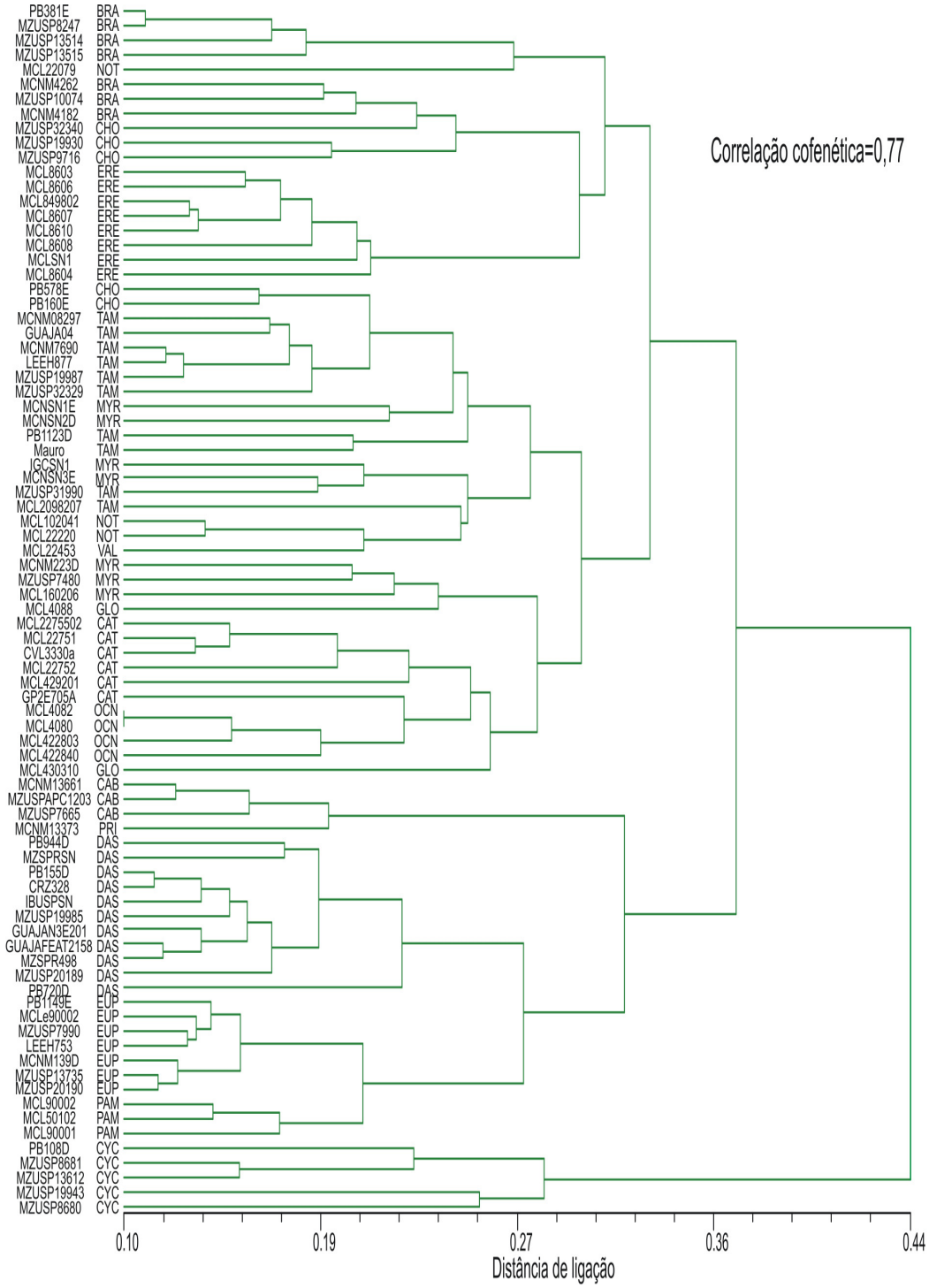


Figura 5.13 – Dendrograma gerado a partir das distâncias no espaço tangente euclidiano entre os espécimes estudados. Critério de agregação: UPGMA.



2Figura 5.14 – Dendrograma gerado a partir das distâncias no espaço tangente euclidiano entre os espécimes estudados. Critério de agregação: WPGMA.

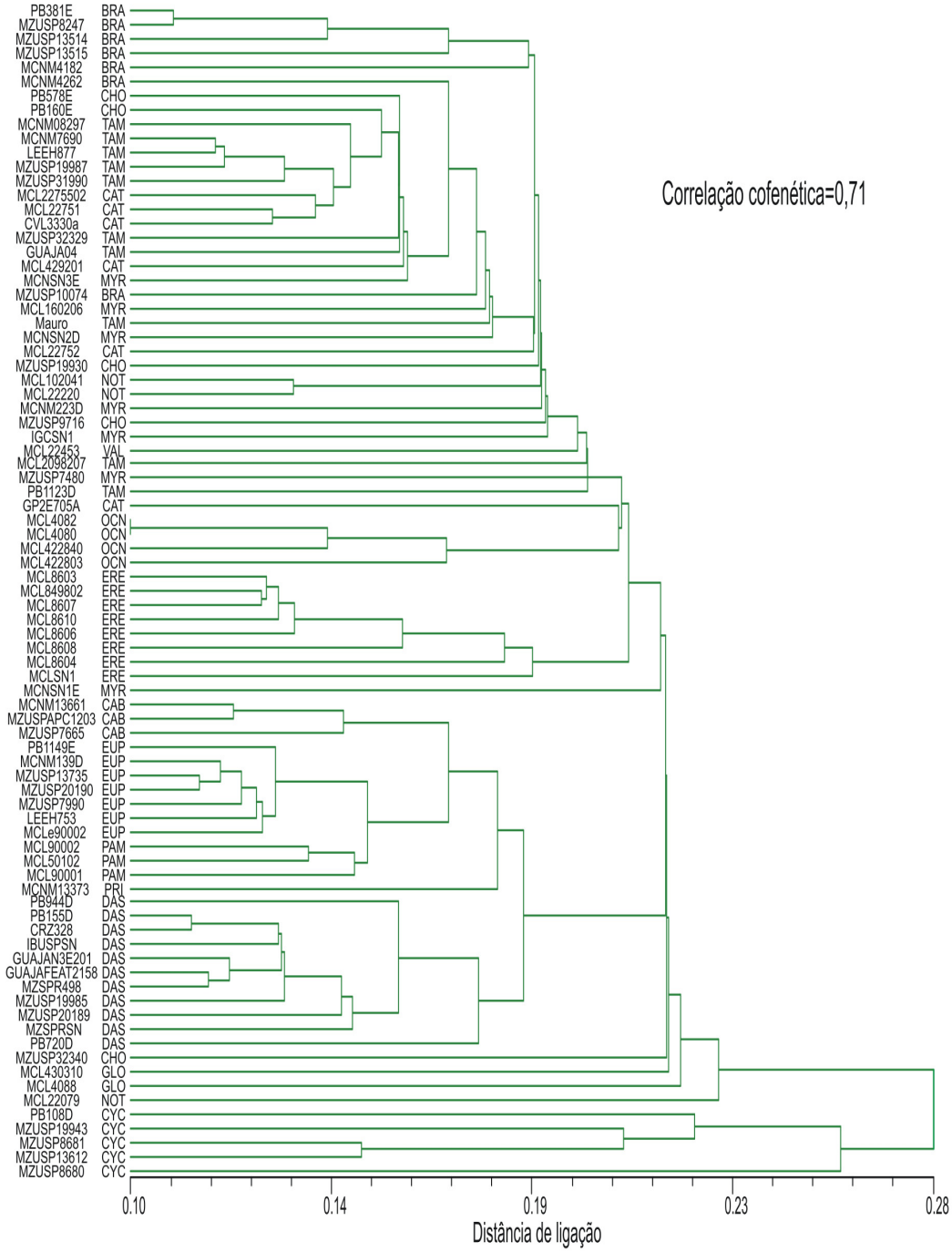


Figura 5.15 – Dendrograma gerado a partir das distâncias no espaço tangente euclidiano entre os espécimes estudados. Critério de agregação: ligação simples.

Correlação

O efeito alométrico foi avaliado através da correlação entre os diferentes fatores da análise de componentes principais obtidos da matriz de dados pós superposição de Procrustes em relação ao tamanho do centróide. Os fatores analisados foram os previamente apresentados em "análise de componentes principais". Os resultados das correlações constam da Tabela 5.8. Como pode ser observado nesta tabela, para o fator 3, há uma correlação significativa (p<<0,001), positiva e relativamente acentuada (r=0,5707). Por outro lado, a correlação, também significativa, observada para o fator 4 (p=0,004) é negativa e menos intensa (r=-0;3128). Já para o fator 2, não há correlação significativa (p=0,588).

Tabela 5.8 – Correlação entre os fatores da análise de componentes principais e o tamanho do centróide (CS) e a respectiva probabilidade (p). Valores em destaque são considerados significativos para p<0,05.

	Fator 2	Fator 3	Fator 4
CS	0,0604	0,5707	-0,3128
p	p=0,588	**p<<0,001**	**p=0,004**

Discussão

A influência do tamanho sobre forma (alometria) nos componentes analisados se expressa de forma mais contundente no terceiro componente (r=0,57; Tabela 5.8), em menor grau no componente quatro (r=-0,31; Tabela 5.8) e não é considerada significativa para o componente dois (Tabela 5.8). No terceiro componente (Figuras 5.9 e 5.11), a menor espécie (*Cyclopes*) apresenta as cargas fatoriais mais negativas, enquanto que *Eremotherium* (maior espécie) apresenta cargas positivas, sendo ambas as espécies diferenciadas das demais que, mesmo apresentando variação de tamanho considerável,

permanecem com valores pouco expressivos para este componente. Já para o componente quatro (Figura 5.10), não há uma relação direta entre as associações observadas e alometria. Chama a atenção a proximidade entre *Cyclopes* (quadrado cinza aberto) e *Eremotherium* (losango verde preenchido). Destas observações depreende-se que o efeito alométrico é expresso de forma clara para as espécies de portes extremos no terceiro componente, mas que para as demais espécies neste componente e para todas no quarto componente a influência da alometria não é prontamente perceptível.

A questão certamente mais definida em toda a análise de componentes principais é a morfologia particular de *Cyclopes*. Esta espécie, muito provavelmente devido ao seu tamanho bastante reduzido e ao seu hábito de vida arborícola escalador, apresenta particularidades únicas em sua morfologia, o que é esperado uma vez que as outras espécies atuais não compartilham sua ecologia e as espécies fósseis apresentam porte muito avantajado, o que torna o arborismo impraticável. A análise de agrupamento que, ao contrário da análise de componente principal, considera todos os fatores envolvidos na manutenção da forma (inércia filogenética, alometria, questões funcionais entre outros não abordados), conjuntamente também apresenta resultado que suporta o observado nas análises de componentes. Em todas as análises de agrupamento consideradas representativas da matriz de distâncias (UPGMA, WPGMA e ligação completa; Figuras 5.12, 5.13 e 5.14) *Cyclopes* comporta-se como grupo externo a todos os demais.

Nos diferentes gráficos das relações morfológicas entre as espécies (Figuras 5.9, 5.10 e 5.11) não há, com exceção de *Cyclopes*, a formação de conjuntos morfológicos claramente diferenciados entre as espécies. Isto se deve, provavelmente, à existência de restrições funcionais, históricas e biomecânicas (ver Bargo, 2003 e referências contidas nele) aceitas para o grupo. De qualquer forma, algumas tendências foram observadas.

A primeira é a manutenção das espécies de tatus escavadores (*Cabassous* e *Priodontes*) como uma unidade morfológica diferenciada das demais espécies nos gráficos entre o segundo e o terceiro (Figura 5.9) e o segundo e o quarto (Figura 5.10) componentes, sugerindo que espécies altamente escavadoras apresentam particularidades morfológicas diferenciadas das demais espécies, sendo este cenário corroborado pelas análises de agrupamento. Através da forma representada pelas linhas que ligam diferentes marcos anatômicos, conclui-se que as faces da tróclea nestas espécies são mais largas do que compridas, sendo para o restante dos tatus a morfologia mais alongada e estreitada.

Ainda em relação aos tatus, observa-se que as espécies extintas (*Pampatherium* e *Holmesina*) estão, via de regra, entre as espécies de tatus escavadores ocasionais (*Euphractus* e *Dasypus*).

No entanto os tatus, à exceção dos escavadores, não apresentam distinções morfológicas evidentes quando comparados principalmente com os tamanduás não arborícolas e a maioria das preguiças extintas nas análises de componentes principais. Já as análises de agrupamento (Figuras 5.12, 5.13 e 5.14) agregam as espécies extintas (PAM) com *Euphractus* (EUP) em um grande grupo formado só por tatus, embora a posição do grupo PAM+EUP não seja bem definida em relação aos demais grupos (DAS e CAB+PRI). Dada a inconsistência entre as duas análises não é possível avaliar precisamente a função do membro anterior e o hábito de vida dos tatus extintos. Infelizmente, faltam informações na literatura para comparar os resultados obtidos, ficando a sugestão de que *Pampatherium* e *Holmesina* não eram espécies que recorriam freqüentemente ao hábito de escavar o substrato, fazendo-o mais de forma ocasional para, por exemplo, construção de abrigos, como sugerido em alguns trabalhos (ver Bergkvist e Maciel, 1994), ou, a exemplo dos

tamanduás, apenas serem capazes de remover relativamente pequenas quantidades de sedimento.

A segunda tendência observada é a surpreendente proximidade apresentada por *Eremotherium* com as espécies arborícolas de preguiça que compartilham uma articulação distal do úmero mais larga, principalmente na face radial, que as demais espécies extintas (melhor visualizado nas Figuras 5.10 e 5.11). Além desta afinidade morfológica nota-se o distanciamento de Eremotherium em relação às demais espécies de preguiças extintas que apresentam posições variáveis ao longo dos gráficos, mas tendem a ficar próximas dos tamanduás não arborícolas e tatus escavadores ocasionais, com a ressalva que *Nothrotherium* comporta-se de maneiras distintas nesses gráficos. Na Figura 5.9, por exemplo, esta espécie encontra-se ao lado de *Bradypus* e *Euphractus*, enquanto que no gráfico da Figura 5.11, ela está disposta entre as outras espécies de preguiças extintas.

As análises de agrupamento corroboram a afinidade entre *Eremotherium* e as preguiças atuais (*Bradypus* e *Choloepus*; Figuras 5.12, 5.13 e 5.14), sugerindo que aquela espécie, evidentemente não arborícola, possuía elevada capacidade de extensão do braço e também força de retração do membro anterior, como as preguiças arborícolas (Monteiro e Abe, 1998), mas não teria a força necessária para realizar movimentos extenuantes como escavar o substrato. Este cenário é concordante com as propostas de uma dieta de poda de galhos, folhas e ramos elevados, que exigiriam da espécie capacidade de ampla extensão e força de retração do membro anterior para a coleta do alimento (McDonald 2005; Toledo, 1998).

As morfologias dentária e craniana, bastante características e diferenciadas desta espécie em relação às demais preguiças analisadas (Toledo, 1998; Paula Couto, 1979),

suportam os resultados obtidos nesta análise de que *Eremotherium* apresentava adaptações únicas ao seu hábito de vida.

Por outro lado, os resultados apresentados aqui contrariam a proposta de Paula Couto (1953, 1979) de que os Megatheriinae seriam capazes de escavar o substrato à procura de raízes de algumas plantas porque, pelo menos de acordo com a morfologia da região distal do úmero, o membro anterior seria melhor adaptado a exercer movimentos que não exigissem a força necessária para escavar o substrato. Estes resultados são ainda concordantes com a proposta de Bargo *et al.* (2000) para *Megatherium*, que se assemelha em termos de pós-crânio a *Eremotherium* quando comparadas aos demais Pilosa (Toledo, 1998), de que, de acordo com uma análise do olécrano, a espécie apresentaria apenas a força mínima necessária para sustentar o próprio peso durante o quadrupedalismo.

Nas análises de agrupamento as demais espécies de preguiças extintas agrupam-se, ao contrário do observado na análise de componentes principais, só aos tamanduás não arborícolas, formando um grupo isolado dos tatus. *Nothrotherium*, não apresenta um padrão claro de agrupamento, pois um espécime se une ao grupo das espécies de preguiça arborícolas e *Eremotherium*, enquanto os demais permanecem agrupados com os tamanduás, tornando qualquer tipo de conclusão impraticável.

Alguns trabalhos sugerem que as espécies da família Mylodontidae seriam capazes de escavar, em algum, grau o substrato (Bargo *et al.*, 2000; Paula Couto, 1953, 1979). Apesar da discordância entre as análises empregadas, ambas apresentam uma proximidade dos Mylodontidae estudados com animais atuais que são capazes de escavar o substrato, apesar de o fazerem em grau e forma distintos. A análise de componentes principais permite supor dois cenários. No primeiro *Catonyx*, *Valgipes*, *Glossotherium* e *Ocnotherium* teriam a capacidade de escavar o substrato de forma bastante eficiente, mas ocasional,

assim como os tatus escavadores ocasionais (*Euphractus* e *Dasypus*), podendo até fazer grandes buracos no solo, como proposto por Bargo *et al.* (2000) para espécies próximas às analisadas neste trabalho. No segundo, devido à proximidade morfológica observada com os tamanduás, elas teriam a capacidade de remover uma quantidade menor de terra (por exemplo, remover parcialmente um cupinzeiro como os tamanduás) sem apresentarem a habilidade de cavarem de forma mais ativa o solo. Já a análise de agrupamentos sugere justamente o segundo cenário, apesar de relações mais detalhadas serem inviáveis devido às inconsistências observadas entre os diferentes métodos de agrupamento. Infelizmente, na atual conjectura não é viável avaliar qual das duas visões seria a mais coerente. De qualquer forma, uma capacidade de extensão acentuada do membro anterior e uma habilidade descomunal de escavar o substrato podem ser descartadas para o grupo.

CAPÍTULO 6 – CONCLUSÕES

Através da análise taxonômica realizada sobre o material fossilífero retirado do *Locus* 3 da Gruta Cuvieri, foi possível identificar 3 espécies da megafauna brasileira, sendo uma ainda vivente (*Tapirus terrestris*) e as outras duas extintas (*Catonyx cuvieri* e *Valgipes bucklandii*). Esta análise ainda revelou a presença de um número relativamente grande de espécimes para o local que pode ser explicado por uma abundância natural destes animais na paisagem ou por uma elevada amplitude temporal do material fossilífero estudado. Dada a insuficiência de dados cronológicos, não foi possível, no presente estudo, discernir entre estas duas hipóteses.

A análise tafonômica empregada neste estudo só foi possível graças aos trabalhos minuciosos de campo que permitiram caracterizar o material encontrado quanto ao seu sedimento de origem e produzir as figuras de dispersão dos ossos no plano vertical. As análises tafonômicas propiciaram de forma ampla um melhor entendimento dos fatores e processos envolvidos na formação do pacote fossilífero do *Locus* 3. Concluiu-se que um fator muito importante na fragmentação e dispersão dos ossos foi a queda/pisoteamento de outros animais no interior do *Locus.* Foi sugerido ainda que houve baixa taxa de sedimentação no local, o que favoreceu a ação do processo anteriormente citado na fragmentação e distribuição do material de megafauna encontrado.

As conclusões obtidas com a inferência de função da parte distal do úmero de espécies atuais e extintas de Xenarthra através da análise de morfometria geométrica e estatística multivariada foram: 1) *Cyclopes* apresenta uma morfologia singular, diferenciada das demais espécies estudadas; 2) *Eremotherium* exibe curiosa afinidade morfológica com as preguiças arborícolas, utilizando seus braços provavelmente no sentido de atingir

máxima extensão (por exemplo, para alcançar ramos nas partes elevadas de plantas) e dificilmente apresentariam capacidade de escavar o substrato; e 3) tanto *Pampatherium* e *Holmesina* quanto *Catonyx*, *Valgipes*, *Glossotherium* e *Ocnotherium* não apresentam características funcionais de um tatu especializado em escavar o substrato, nem tão pouco de um animal capaz de empregar o membro anterior para exercer movimentos de ampla extensão, tendo sido provavelmente animais capazes de escavar o sunstrato, mas não de forma acentuada.

Por fim, saliento a importância que o tipo de escavação realizado na Gruta Cuvieri teve na realização deste trabalho. As vantagens em se realizar escavações detalhadas e com rígido controle estratigráfico vão muito além do que foi aqui explorado.

Referências Bibliográficas

Anderson, K. 2004. Elbow-joint morphology as a guide to forearm function and foraging behaviour in mammalian carnivores. Zoological of the Linnean Society, 142: 91-104.

Andrews, P. 1990. Owls, caves and fossils. Ed. The University of Chicago Press, Chicago.

Araujo, A.G.M., Neves, W.A. e Piló, L.B. 2004. Vegetation changes and megafaunal extinction in South America: comments on de Vivo and Carmignotto. (2004). Journal of Biogeography, 31: 2039-2040.

Araujo, J.C. 2003. Anatomia dos animais domésticos: aparelho locomotor. Manole, Brasil.

Arnason, U., Gullberg, A. e Janke, A. 1997. Phylogenetic analysis of mitochondrial DNA suggest a sister group relationship between Xenarthra (Edentata) and Ferungulates. Molecular Biology and Evolution, 14: 762-768.

Auler, A.S., Piló, L.B., Smart, P., Wang, X., Neves, W.A., Cheng, H. e Edwards, L.E. 2003. Cronologia e processos de deposição da megafauna quaternária em cavernas brasileiras. Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário - ABEQUA, 9. 2003. Resumos, Recife, 1 CD (212 PDF), 3.

Auler, A.S.; Piló, L.B.; Smart, P.L.; Wang, X.; Hoffmann, D; Richards, D.A.; Edwards, R.L.; Neves, W. A.; Cheng, H. 2006. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 240: 508–522.

Bacon, A. 2000. Principal components analysis of distal humeral shape in Pliocene to Recent African hominids: the contribution of geometric morphometrics. American Journal of Physical Anthropology, 111: 479-487.

Badgley, C. 1986a. Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. Palaios, 1: 328-338.

Badgley, C. 1986b. Taphonomy of mammalian fossil remains from Siwalik Rocks of Packistan. Paleobiology, 12: 119-142.

Baffa, O., Brunetti, A., Karmann, I. e Dias Neto, C.M. 2000. ESR dating of a toxodon tooth from a Brazilian karstic cave. Applied Radiation and Isotopes, 52, 1345-1349.

Bargo, M.S. 2001. The ground sloth Megatherium americanum: skull shape, bite force, and diet. Acta Palaeontologica Polonica, 46: 173-192.

Bargo, M.S. 2003. Biomechanics and paleobiology of the Xenarthra: the state of the art. Senckenbergiana Biologica, 83: 41-50.

Bargo, M.S., Iuliis, G. e Vizcaíno, S.F. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. Acta Palaeontologica Polonica, 51: 53-61.

Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M. e Blanco, R.E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) Mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). Journal of Vertebrate Paleontology, 20: 601-610.

Barnosky, A.D., Koch, P.L., Feranec, R.S., Wing, S.L. & Shabel, A.B. 2004. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. Science, 306: 70-75.

Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and Ecologic Information from Bone Weathering. Paleobiology, 4: 150-162.

Benton, M.J., 2000. Vertebrate palaeontology. 2 ed. Blackwell Science.

Bergkvist, L.P. e Maciel, L. 1994. Icnofósseis de mamíferos (crotovinas) na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 66: 189-197.

Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Jones, K.E., MacPhee, R.D.E., Beck, R.M.D., Grenyer, R., Price, S.A., Vos, R., Gittleman, J.L. e Purvis, A. 2007. The delayed rise of present-day mammals. Nature, 446: 507-511.

Boeskorov, G.G. 2006. Artic Siberia: refuge of the Mammoth fauna in the Holocene. Quaternary International, 142/143: 119-123.

Borrero, L.A. no prelo. Extinction of the Pleistocene megamammals in South America: the lost evidence. Quaternary International.

Borrero, L.A., Zárate, M., Miotti, L. e Massone, M. 1998. The Pleistocene–Holocene transition and human occupations in the southern cone of South America. Quaternary International, 49⁄50: 191–199.

Boyd, J.S. 2001. Atlas colorido de anatomia clínica do cão e gato. 2ª edição. Manole, Brasil.

Brook, B.W. e Bowman, D.M.J.S. 2004. The uncertain blitzkrieg of Pleistocene megafauna. Journal of Biogeography, 31: 517-523.

Burney, D.A. e Flannery, T.F. 2005. Fifty millennia of catastrophic extinction after human contact. Trends in Ecology and Evolution, 20: 395-401.

Burney, D.A. e Flannery, T.F. 2006. Response to Wroe *et al.*: Island extinctions versus continental extinctions. Trends in Ecology and Evolution, 21: 63-64.

Cartelle, C. 1980. Estudos comparativos do radio e esqueleto da mão de *Glossotherium* (*Ocnotherium*) *giganteum* Lund, 1842. Anais da Academia Brasileira de Ciência, 52: 359-377.

Cartelle, C. 1991. Um novo Mylodontinae (Edentata, Xenarthra) do Pleistoceno final da região intertropical brasileira. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 63: 161-170.

Cartelle, C. 1994. Presença de Lhama (Artiodactyla, Camelidade) no Pleistoceno final-Holoceno da Bahia. Acta Geológica Leopoldensia, XVII: 399-410.

Cartelle, C. 1995. A fauna local de mamíferos Pleistocênicos da toca da Boa Vista (Laje dos Negros, BA). Tese de Professor Titular, Universidade Federal de Minas Gerais.

Cartelle, C. 1998. Um pequeno urso do pleistoceno final da Bahia. Acta Geológica Leopoldensia, XXI: 171-189.

Cartelle, C. 1999. Pleistocene mamals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. Em Eisenberg, F.E e Redford, K.H. (eds.). Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics: volume 3: Ecuador, Peru, Bolívia, Brazil. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Cartelle, C. e Ferreira, M.A.C., 1994. Nota prévia sobre primatas pleistocênicos brasileiros. Acta Geológica Leopoldensia, XVII: 411-414.

Cartelle, C. e Hartwig, W.C. 1996. A new primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. PNAS, 93: 6405-6409.

Cartelle, C. e Iuliis, G. 1995. *Eremotherium laurillardi*: The panamerican late Pleistocene Megatheriid sloth. Journal of Vertebrate Paleontology, 15: 830-841.

Cartelle, C. e Lessa, G. 1988. Descrição de um gênero e espécie de Macraucheniidae (Mammalia, Litopterna) do Pleistoceno final do Brasil. Paula-Coutiana, 3: 3-26.

Cartelle, C. e Mahecha, G.A.B. 1985. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasipodidae). Revista Brasileira de Zoologia, 2: 229-254.

Chen, X., Milne, N. e O'Higgins, P. 2005. Morphological variation of the thoracolumbar vertebrae in Macropodidae and its functional relevance. Journal of Morphology, 266: 167-181.

Cheverud, J.M., Dow, M.M. e Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. Evolution, 39: 1335-1351.

Cione, A.L., Figini, A.J. e Tonni, E.P. 2001. Did the megafauna range to 4300 bp in South America? Radiocarbon, 43: 69–75.

De Queiroz, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. Em Howard, D.J e Berlocher, S.H. (ed.) Endless forms: Species and Speciation. Oxford, London.

De Vivo, M. e Carmignotto, A.P. 2004. Holocene vegetation changes and the faunas of South América and África. Journal of Biogeography, 31: 943-957.

Delsuc, F., Catzeflis, F.M., Stanhope, M.J. e Douzery, E.J.P. 2001. The evolution of Armadillos, Anteaters and Sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies:

implications for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua. Proceedings of the Royal Society of London B, 268: 1605-1615.

Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. e Douzery, E.J.P. 2002. Molecular phylogeny of living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. Molecular Biology and Evolution, 19: 1656-1671.

Delsuc, F., Stanhope, M.J. e Douzery, E.J.P. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 28: 261-275.

Diniz-Filho, J.A.F., Sant`Ana, C.E.R. e Bini, L.M. 1998. An Eigenvector Method for Estimating Phylogenetic Inertia. Evolution, 52: 1247-1262.

Dryden, I.L. e Mardia, K.V. 1998. Statistical shape analysis. Chichester, John Wiley & Sons.

Eisenberg, J.F. e Redford, K.H. 1999. Mammals in the neotropics, the central neotropics, Ecuador, Peru, Bolivia Brazil. Chicago and London, The University of Chicago Press.

Engelman, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. Em Montgomery, G.G. (ed.). The evolution and ecology of armadillos sloths and vermilinguas. Washington, DC, Smithsonian Institution.

Fariña, R.A. e Blanco, R.E. 1996. *Megatherium*, the stabber. Proceedings of the Royal Society of London, 263: 1725–1729.

Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. e Bargo, M.S. 1998. Body size estimations in Lujanian (Late Pleistocene–Early Holocene of South America) mammal megafauna. Mastozoología Neotropical, 5: 87–108.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. American Naturalist, 125: l-15.

Ferigolo, J. 2007. As extinções dos mamíferos terrestres sul-americanos no final do pleistoceno: a hipótese das infecções. Em Mauermann, S., Ribeiro, A.M., Rodrigues, P., Scherer, C., Evaldt, A. e Corrêa, M. (eds.). Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhecimentos, Ulbra-Canoas, RS.

Ferrero, B.S. e Noriega, J.I. 2007. A new upper pleistocene tapir from argentina: remarks on the phylogenetics and diversification of neotropical tapiridae. Journal of Vertebrate Paleontology, 27:504–511.

Ficcarelli, G., Coltorti, M., Moreno-Espinosa, M., Pieruccini, P.L., Rook, L. e Torre, D. 2003. A model for the Holocene extinction of the mammal megafauna in Ecuador. Journal of South America Earth Science, 15: 835-845.

Fiedel, S. e Haynes, G. 2004. A premature burial: comments on Grayson and Meltzer's "Requiem for overkill". Journal of Archaeological Science, 31: 121-131.

Gadens-Marcon, G.T., Ferigolo, J. e Ribeiro, J.M. 2006. O registro dos Proboscidea para o Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul. Em SEMANA ACADÊMICA DOS ALUNOS DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS. Resumos. Porto Alegre: UFRGS.

Gaudin, T.J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). Journal of Vertebrate Paleontology, 15: 672-705.

Gaudin, T.J. 2004. Phlylogenetic relationships among sloths (Mammalia, xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. Zoological Journal of the Linnean Society, 140: 2558-305.

Gilinsky, N.L. e Bennington, J.B. 1994. Estimating numbers of whole individuals from collections of body parts: a taphonomic limitation of the paleontological record. Paleobiology, 20: 245-258.

Gilmore, D.P., Da-Costa, C.P. e Duarte, D.P.F. 2000. An update on the physiology of two- and three-toed sloths. Brazilian Journal of Medical and Biological Research, 33: 129-146.

Gittleman, J.L. e Kot, M. 1990. Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. Systematic Zoology, 39: 227-241.

Góes, F.A.S., Vieira, F.S., Zucon, M.H., Cartelle, C. e Teodósio, C. 2002. Ocorrência de mamíferos pleistocênicos em Sergipe, Brasil. Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 60: 199-206.

Gower, J. C. 1966. Some distance properties of latent roots and vector methods used in multivariate analysis. Biometrika, 53: 325-338.

Grayson D.K. 1984. Nineteenth-century explanations of Pleistocene extinctions: A review and analysis. Em: Martin, P.S. e Klein, R.G. (eds.) Quaternary Extinction. The University of Arizona Press, Tucson.

Grayson, D.K. e Meltzer, D.J. 2003 A requiem for North American overkill. Journal of Archaeological Science, 30: 585-593.

Grayson, D.K. e Meltzer, D.J. 2004. North American overkill continued? Journal of Archaeological Science, 31: 133-136.

Guthrie, D.R. 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions. Nature, 441: 207–209.

Hair, J.F.Jr., Anderson, R.E., Tatham, R.L. e Black, W.C. 2005. Análise multivariada de dados. 5ª edição. São Paulo, Bookman.

Hermanson, J.W. e MacFadden, B.J. 1992. Evolutionary and functional morphology of the shoulder region and stay-apparatus in fossil and extant horses (Equidae). Journal of Vertebrate Paleontology, 12: 377-386.

Hingst-Zaher, E., Marcus, L.F. e Cerqueira, R. 2000. Application of geometric morphometrics to the study of postnatal size and shape changes in the skull of *Calomys expulsus*. Hystrix, 11: 99-113.

Holz, M. e Barberena, M.C. 1989. A importância da tafonomia para o estudo de vertebrados fósseis. Acta Geológica leopoldensia, 29: 77-92.

Holz, M. e Simões, M.G. 2002. Elementos fundamentais de Tafonomia. Porto Alegre, Editora da Universidade – UFRS.

Hubbe, A. Hubbe, M. e Neves, W.A. 2007. Early Holocene survival of megafauna in South America: comments on Steadman *et al.* 2005. Journal of Biogeography, 34: 1642-1646.

Iuliis, G. e Cartelle, C. 1993. The medial carpal and metacarpal elements of *Eremotherium* and *Megatherium* (Xenarthra: Mammalia). Journal of Vertebrate Paleontology, 13: 525-533.

Kipnis, R., 1998. Early hunters-gatherers in the Americas: Perspectives from central Brazil. Antiquity 72: 581-592.

Klein, R.G. e Cruz-Uribe, K. 1984. The Analysis of Animal Bones from Archeological Sites – Prehistoric Archeology and Ecology. Chicago, University of Chicago Press.

Koch, P.L e Barnosky, A.D. 2006. Late quaternary extinctions: state of the debate. Annu. rev. Ecol. Evol. Syst., 37: 215-250.

Kos, A.M. 2003. Characterisation of post-depositional taphonomic processes in the accumulation of mammals in a pitfall cave deposit from southeastern Australia. Journal of Archaeological Science, 30: 781–796.

Kramer, B.M. 2005. Aspectos ecomorfológicos indicadores de modalidades locomotoras e estratégias forrageadoras de xenartros Phyllophaga Owen, 1842 e Vermilingua Illiger, 1811 atuais e fósseis intertropicais brasileiros (Xenarthra, Pilosa). Dissertação (mestrado). Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Programa de Pós-Graduação em Zoologia de Vertebrados.

Lague, M.R. e Jungers, W.L. 1996. Morphometric variation in Plio-Pleistocene Hominid distal humeri. American Journal of Physical Anthropology, 101: 401-427.

Lauder, G.V. 1981. Form and function: structural analysis in evolutionary morphology. Palaeobiology, 7: 430-442.

Long, A., Martin, P.S. e Lagiglia, H.A. 1998. Ground sloth extinction and human occupation at Gruta del Indio, Argentina. Radiocarbon, 40: 693–700.

Lyman, R.L. 1994a. Relative abundances of skeletal specimens and taphonomic analysis of vertebrate remains. Palaios, 9: 288-298.

Lyman, R.L. 1994b. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press.

Maddison, W. e Slatkin, M. 1990. Parsimony reconstruction of ancestral states do not depend on the relative distances between linearly-ordered character states. Systematic Zoology, 39: 175–178.

Magalhães, R.M.M., Mello, M.G.S. e Bergqvist, L.P. 1992. Os cérvidas pleistocênicos da região nordeste brasileira. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 64: 149-154.

Manfreda, E., Metteroecker, P. Bookstein, F.L. e Schaefer, K. 2006. Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates. The Anatomical Record (Part B: New Anatomist), 289B: 184-194.

Marshall, L.G., Berta, A., Hoffstter, R., Pascual, R., Bombin, M. e Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammalbearing Quaternary of South America. Paleovertebrata, Mémoire Extraordinaire.

Martim, P.M.H. 2007. Caracterização dos depósitos clásticos fossilíferos da gruta Cuvieri, Matozinhos – MG. Monografia de Trabalho de Formatura. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.

Martins, E.P. 1996. Phylogenies, spatial autoregression and the comparative method: a computer simulation test. Evolution, 50: 1750-1765.

Martins, E.P. e Hansen, T.F. 1997. Phylogenies and the comparative method: ,a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. American Naturalist, 149:646-667.

McDonald, H.G. 2005. Paleoecology of extinct Xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. Bulletin of the Florida Museum of Natural History, 45: 319-340.

McDonald, H.G. e Perea, D. 2002. The large scelidothere catonyx tarijensis (xenarthra, mylodontidae) from the pleistocene of uruguay. Journal of Vertebrate Paleontology, 22:677–683.

McKenna, M.C. e Bell, S.K. 1997. Classification of mammals above the species level. New york, Columbia University Press.

McNulty, K.P. 2005. A geometric morphometric assessment of the hominoid supraorbital region: affinities of the Eurasian Miocene Hominoids *Dryopithecus*, *Graecopithecus*, and *Sivapithecus*. Em Slice, D. (ed.). Modern Morphometrics in Physical Anthropology. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow.

Monteiro, L.R. e Abe A.S. 1999. Functional and historical determinants of shape in the scapula of Xenarthran mammals: evolution of a complex morphological structure. Journal of Morphology, 241: 251-263.

Monteiro, L.R. e Reis, S.F. 1999. Princípios de Morfometria Geométrica. Holos Editora, Ribeirão Preto.

Moraes, D., Hingst-Zaher, E., Marcus, L.F. e Cerqueira, R. 2000. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials. Hystrix, 10: 115-130.

Morales, E. 2000. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Ateraceae): a comparative approach. Evolution, 54: 475-484.

Munro, D. e Bar-Oz, G. 2004. Debating issues of equifinality in ungulate skeletal part studies. Journal of Taphonomy, 2: 1-13.

Murphy, W.J., Elzirik, E., Jonhson, W.E., Zhang, Y.P., Ryder, O.A. e O`Brien, S.J. 2001. Molecular phylogenetics and the origin of placental mammals. Nature, 409: 614-618.

Neves, W.A. 1988. Uma proposta pragmática para a cura e recuperação de coleções de esqueletos humanos de origem arqueológica. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Serie Antropológica. 4: 3-27.

Neves, W.A. e Piló, L.B. 2003. Solving Lund's dilemma: New AMS dates confirm that humans and megafauna coexisted at Lagoa Santa. Current Research in the Pleistocene, 20: 57-60.

Neves, W.A., Hubbe, A. & Karmann, I. 2007. New Accelerator Mass Spectrometry (AMS) ages suggest a revision of the Electron Spin Resonance (ESR) middle-Holocene dates obtained for a Toxodon platensis (Toxodontidae, Mammalian) from Southeast Brazil. Radiocarbon, 49: 1411-1412.

O'Hara, R.J. 1993. Systematic generalization, historical fate, and the species problem. Systematic Biology, 42: 231-246.

O'Higgins, P. 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. Journal of Anatomy, 197: 103-120.

O'Higgins, P. e Jones, P. 2006. Morphologika, University College London, London.

Paula Couto, C. 1953. Paleontologia Brasileira: Mamíferos. Ministério da Educação e Saúde, Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro.

Paula Couto, C. 1970. Paleontologia da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Boletim do Museu de História Natural da U.F.M.G., Minas Gerais, Belo Horizonte, Geologia número 1: 1-21.

Paula Couto, C. 1975. Mamíferos fosseis do Quaternário do sudeste brasileiro. Boletim Paraense de Geociências, 33: 89-132.

Paula Couto, C. 1977. On a large Megalonychidae ground sloth from the Pleistocene of Rio Grande do Sul. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 49: 297-299.

Paula Couto, C. 1979. Tratado de paleomastozoologia. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Paula Couto, C. 1980. Mamíferos fósseis do Pleistoceno de Jacupiranga, Estado de São Paulo. Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 52: 135-141.

Piló, L. B. 1998. Morfologia cárstica e materiais constituintes: dinâmica e evolução da depressão poligonal Macacos-Baú - Carste de Lagoa Santa, MG. Tese (Doutorado). Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo.

Piló, L.B. e Neves, W.A. 2003. Novas datações ^{14}C(AMS) confirmam a tese da coexistencia do homem com a megamastofauna pleistocênica na região de Lagoa Santa, MG. Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário - ABEQUA, 9. 2003. Resumos, Recife, 1 CD (212 PDF), 4.

Politis, G., Prado, J.L. e Beukens, R.P. 1995. The human impact in Pleistocene-Holocene extinctions in South America. Em Johson, E. (ed.). Ancient peoples and landscapes. Museum of Texas Tech University, Lubbock.

Politis, G.G, Messineo, P.G. e Kaufmann, C.A. 2004. El poblamiento temprano de lãs llanuras pampeanas de Argentina y Uruguay. Complutum, 15: 207-224.

Reis, E. 2001. Estatística multivariada aplicada. Edições Sílabo, Lisboa.

Ribeiro, A.M., Scherer, C.S. e Pitana, V.G. 2007. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: estado atual do conhecimento. Em Mauermann, S., Ribeiro, A.M., Rodrigues, P., Scherer, C., Evaldt, A. e Corrêa, M. Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhecimentos, Ulbra-Canoas, RS.

Rodrigues. P.H. e Ferigolo, J. 2004. Roedores Pleistocênicos da planície costeira do estado do rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia, 7: 231-238.

Rodrigues. P.H., Prevosti, F.J., Ferigolo, J. e Ribeiro, A.M. 2004. Novos materiais de carnivora para o pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia, 7: 77-86.

Rohlf, F.J. 1989. NTSYS: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Exeter, New York.

Rohlf, F.J. 2003. tpsSmall. Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, New York.

Rohlf, F.J. e Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. Trends in Ecology and Evolution 8: 129-132.

Rohlf, F.J. e Slice, D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Systematic Zoology, 39: 40-59.

Rohlf, F.L. 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. Systematic Biology, 47: 147-158.

Rossello, E.A., Jahn, B., Liu, T. e Petrocelli, J.L. 2001. The 4300-yr 14c age of glyptodonts at luján river (Mercedes, Buenos Aires, Argentina) and comments on 'did the megafauna range to 4300 bp in south america' by Cione *et al.* Radiocarbon, 43: 77-81.

Rossetti, D.F., Toledo, P.M., Moraes-Santos, H. e Santos Jr., A.E.A. 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotope analyses. Quaternary Research, 61: 289-300.

Sarich, V.M. 1985. Xenarthran systematic: albumin immunological evidence. Em Montgomery, G.G. (ed.). The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas. Smithsonian Institution, Washington, DC.

Scherer C.S., Ribeiro, A.M. e Ferigolo, J. 2006. Novas considerações sobre os Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Em SEMANA ACADÊMICA DOS ALUNOS DE PÓSGRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS. Resumos. Porto Alegre: UFRGS

Sedor, F.A., Born, P.A. e dos Santos, F.M.S. 2004. Pleistocenic fossil of Scelidodon (Mylodontidae) and Tapirus (Tapiridae) at caves of Paraná State (southern Brazil). Acta Biologica Paranaense, 33: 121-128.

Simms, M. J. 1994. Emplacement and preservation of vertebrates in caves and fissures. Vertebrate Palaeobiology, 112: 261-283.

Simpson, G.G. 1980. Splendid Isolation: The curious history of South America Mammals. Yale University Press, New Haven and London.

Singleton, M. 2005. Functional shape variation in the Cercopithecine masticatory complex. Em Slice, D. (ed.). Modern Morphometrics in Physical Anthropology. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow.

Slice, D. 1998. Morpheus *et al.*: Software for morphometric research. Recent beta revison. Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, New York.

Souza Cunha, F.L. 1978. Explorações paleontológicas no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. Coleção Mossoronense, C- Volume LXX. Escola Superior de Agricultura de Mossoró, Coordenadoria de Estado de Problemas Brasileiros.

Steadman, D.W., Martin, P.S., MacPhee, R.D.E., Jull, A.J.T., McDonald, H.G., Woods, C.A., Iturralde-Vinent, M. e Hodgins, G.W.L. 2005. Asynchronous extinction of late Quaternary sloths on continents and islands. PNAS, 102: 11763-11768.

Stock, C. 1942. A ground sloth in Alaska. Science, 95: 552-553.

Taylor, A.B. e Slice, D. 2005. A geometric morphometric assessment of the relationship between scapular variation and locomotion in African Apes. Em Slice, D. (ed.). Modern Morphometrics in Physical Anthropology. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow.

Toledo, P.M. 1998. Locomotory patterns within the Pleistocene sloths. Coleção Friedrich Katzer, Museu Goeldi, Belém, Pará.

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

Van Dijk, M.A.M., Paradis, E., Catzeflis, F., De Jong, W.W. 1999. The virtues of gaps: Xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in α a-crystallin. Systematic Biology, 48: 94-106.

Vizcaíno S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F. e Milne, N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarhtra, Dasypodidae) of the Santa Cruz Formation (early-middle Miocene): an approach to their paleobiology. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 237: 255-269.

Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. e Mazzetta, G. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. Acta Theriologica, 44: 309–320.

White, J.L. 1993. Indicators of locomotor habits in Xenarthrans: evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. Journal of Vertebrate Paleontology, 13: 230-242.

Wroe, S.; Field, J e Grayson, K.D. 2006. Megafaunal extinction: climate, humans and assumptions. Trends in Ecology and Evolution, 21: 61-62.

Zeldich, M.L., Donald, L.S., Sheets, H.D. e Fink, W.L. 2004. Geometric morphometric for biologists: a primer. Elsevier academic press, New York, USA.