



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO  
Instituto de Biociências (IBIO)  
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde (CCBS)  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGBIO)  
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

**PALEOECOLOGIA ALIMENTAR DOS GONFOTÉRIOS  
(PROBOSCIDEA: MAMMALIA) PLEISTOCÊNICOS DA AMÉRICA  
DO SUL**

**Lidiane de Asevedo Silva**

Rio de Janeiro  
2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO  
Instituto de Biociências (IBIO)  
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde (CCBS)  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGBIO)  
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

**PALEOECOLOGIA ALIMENTAR DOS GONFOTÉRIOS  
(PROBOSCIDEA: MAMMALIA) PLEISTOCÊNICOS DA AMÉRICA  
DO SUL**

**Lidiane de Asevedo Silva**

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGBIO), Instituto de Biociências (IBIO), da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), como requisito necessário à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Biodiversidade Neotropical

Orientadores:

Prof. Dr. Leonardo dos Santos Avilla

Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas

Rio de Janeiro  
2015

Silva, Lidiane de Asevedo.  
S586 Paleoeecologia alimentar dos gonfotérios (Proboscidea:  
Mammalia) pleistocênicos da América do Sul / Lidiane de  
Asevedo Silva, 2015.  
138f.; 30 cm

Orientador: Leonardo do Santos Avilla.  
Coorientador: Mário André Trindade Dantas.  
Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Neotropical)  
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro,  
2015.

1. Gonfotérios sul-americanos. 2. Pleistoceno.  
3. Paleoeecologia. 4. Microdesgaste. I. Avilla, Leonardo do Santos.  
II. Dantas, Mário André Trindade. III. Universidade Federal do  
Estado do Rio Janeiro. Centro de Ciências Biológicas e de Saúde.  
Curso de Mestrado em Biodiversidade Neotropical. IV. Título.

CDD – 599.67



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO – UNIRIO  
Instituto de Biociências (IBIO)  
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde (CCBS)  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGBIO)  
Mestrado em Biodiversidade Neotropical

“Paleoecologia alimentar dos gonfotérios (Proboscidea: Mammalia) pleistocênicos da América do Sul”


por

**Lidiane de Asevedo Silva**

Dissertação de Mestrado

Banca Examinadora

  
Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas

  
Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Junior

  
Prof. Dr. Camila Maistro Patreze  
(Presidente da Banca)

Conceito:     A    

JUNHO DE 2015

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical (PPGBIO)  
Tel.: (0xx21) 2542-4278  
<http://www.unirio.br>

Aos meus pais, Luciano Gomes da Silva e Maria  
das Graças Asevedo da Silva.

## AGRADECIMENTOS

---

Primeiramente agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Instituto de Biociências, da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (PPGBIO/UNIRIO), pela oportunidade de desenvolver esta pesquisa de Mestrado e me receber como parte do seu corpo discente, bem como pelo auxílio financeiro prestado para apresentação do trabalho em congresso científico.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida e suporte no desenvolvimento do trabalho.

Aos meus orientadores, Dr. Leonardo dos Santos Avilla (Laboratório de Mastozoologia - LAMAS/UNIRIO) e Dr. Mário André Trindade Dantas (Laboratório de Ecologia e Geociências, Universidade Federal da Bahia - UFBA/CAT) por terem aceitado me orientar, por toda a dedicação e tempo concedidos durante essa etapa de meu amadurecimento científico, contribuindo com sugestões e críticas essenciais presentes neste trabalho.

Ao curador do Museo Provincial de Ciencias Naturales “Presidente Doctor Arturo Illia” (MPCN), Córdoba, Argentina; ao Dr. Marcelo Reguero do Museo de La Plata (MLP), Argentina; ao Dr. Alejandro Kramarz do Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Buenos Aires; à Dra. Deise Dias Rêgo Henriques e à Bióloga Lilian Alves da Cruz do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), Brasil; à Dra. Nèide Guidon e Dr. Rafael Casati da Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM), Piauí, Brasil; ao Dr. Jorge Luiz Lopes da Silva do Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Alagoas (UFAL), Brasil e ao Dr. Mário André Trindade Dantas (LEG/UFBA) membro colaborador do Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Sergipe (LPUFS) e Memorial de Sergipe da Universidade Tiradentes (MUT), Brasil. Todos os pesquisadores mencionados puderam colaborar ao acesso à coleção de mamíferos fósseis sob suas responsabilidades, permitindo o desenvolvimento do estudo.

Ao Dr. Leonardo dos Santos Avilla (LAMAS/UNIRIO) e ao Geólogo Edvaldo José de Oliveira do Laboratório de Paleontologia e Palinologia da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), por concederem espécimes sob suas responsabilidades que foram essenciais ao estudo.

À Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (E-26/110.591/2011, Auxílio à Pesquisa - APQ1 / Edição 2010.2), pelo fomento

concedido para estudos de mamíferos pleistocênicos, que permitiram a compra dos materiais odontológicos.

À doutoranda Dimila Mothé (Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Nacional/UFRJ) pelo auxílio na coleta de algumas amostras, fornecimento de bibliografias e sugestões pertinentes. Ainda, ao Dr. Mário André Trindade Dantas (LEG/UFBA) e ao Biólogo Giulliano Delgado pelo auxílio nas visitas às coleções.

Ao Dr. Edwin Gonzalo Azero Rojas (UNIRIO) por permitir acesso ao Laboratório de Química sob sua responsabilidade, e suporte no fornecimento de produtos químicos utilizados no estudo.

À Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), pelo acesso ao Laboratório de Microscopia (LIMAI), como também ao fornecimento de transportes a congressos.

Ao Laboratório de Palinologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) coordenado pela Dra. Monika Ortrud Barth. Aos demais membros que o constitui, Dra. Marcia Aguiar de Barros, a doutoranda Shana Yuri Misumi (Programa de Pós-Graduação em Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro) e ao Dr. Robson Lucas Bartholomeu, pela parceria estabelecida com o Laboratório de Mastozoologia (LAMAS/UNIRIO) e vínculo para futuras contribuições no estudo da paleodieta de megamamíferos do Quaternário. Também, agradeço a grande receptividade, acolhimento durante parte do desenvolvimento do curso de Mestrado, as discussões pertinentes ao trabalho e aos valiosos conhecimentos adquiridos no campo das reconstituições paleambientais através da Palinologia.

Ao Dr. Leonardo dos Santos Avilla (LAMAS/UNIRIO) e Dr. Mário André Trindade Dantas (LEG/UFBA), pelas excelentes oportunidades de ministrar aulas voltadas aos estudos da paleoecologia de mamíferos herbívoros pleistocênicos para os Programas de Pós-Graduação em Geologia do Quaternário do Museu Nacional (MN/UFRJ), e em Genética, Biodiversidade e Conservação da Universidade Federal do Sudoeste da Bahia (PPGGBC/UESB). Essas aulas me proporcionaram experiências incríveis para o meu crescimento acadêmico.

Aos membros da banca do meu seminário de qualificação de Mestrado, Dr. Leonardo dos Santos Avilla, Dra. Camila Maistro Patreze (UNIRIO) e Dra. Marcia Aguiar de Barros (UFRJ) pelas críticas e sugestões que auxiliaram no direcionamento desse trabalho. À Dra. Camila Maistro Patreze (UNIRIO), Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior

(UERJ), Dr. Mário André Trindade Dantas (UFBA/CAT) e Dr. Elidiomar Ribeiro da Silva (UNIRIO) por aceitarem participar como membros da banca examinadora desse trabalho.

Ao Dr. Joel Campos de Paula (UNIRIO) e à ex-secretária da Pós-graduação Giselle Barbosa Godinho por todo o auxílio burocrático prestado a mim enquanto aluna do PPGBIO/UNIRIO.

Ao Laboratório de Mastozoologia (UNIRIO), e a todos aqueles que o compuseram e puderam contribuir de alguma forma para minha ascensão profissional e pessoal, bem como, a todos os amigos e familiares que sempre me deram o suporte necessário para que eu prosseguisse minha jornada acadêmica.



“Eu gosto de catar o mínimo e escondido. Onde ninguém mete o nariz, aí entra o meu com curiosidade estreita e aguda que descobre o encoberto.”

(Fonte: Machado de Assis)

## RESUMO

---

Os integrantes da família Gomphotheriidae correspondem à única fauna de proboscídeos pleistocênicos da América do Sul. Apenas duas espécies são propostas: *Cuvieronius hyodon* Fischer, 1814 e *Notiomastodon platensis* Ameghino, 1888. Grande parte das inferências paleoecológicas realizadas para ambas as espécies se concentram em estudos isotópicos. Assim, este estudo objetiva reconstruir a paleodieta das duas espécies de gonfotérios sul-americanos por meio de um método diferenciado, que avalia as cicatrizes de microdesgaste no esmalte dentário. Ao todo, foram analisados 87 dentes decíduos e permanentes, atribuídos a específicas classes etárias. Os espécimes de *N. platensis* são provenientes de 18 localidades brasileiras, 18 argentinas, e uma colombiana, enquanto que, *C. hyodon* é proveniente de uma boliviana. Etapas de limpeza, moldagem e replicagem das superfícies dos esmaltes seguiram trabalhos prévios. Os padrões de microdesgaste foram analisados em réplicas de 0,16 mm<sup>2</sup> utilizando um microscópio estereoscópico (35x). As variáveis compiladas foram impostas às análises estatísticas de dispersão, discriminante, hierárquicos de *clusters* e ANOVA (um fator), a fim de discernir e demonstrar similaridade da dieta com os ungulados de dieta conhecida e proboscídeos, bem como inferir a paleodieta a nível inter/intraespecífico entre as diferentes classes etárias e geograficamente. Os resultados sugerem que os gonfotérios sul-americanos tinham uma dieta mista sazonal ou regional similar, com significativo consumo de gramíneas. A dieta somada à ausência de simpatria entre as espécies criaram argumentos a respeito de uma possível exclusão competitiva. As localidades avaliadas foram associadas à ecorregiões e, desta forma, foi possível notar estratégias alimentares unicamente oportunistas com base na fitofisionomia padrão de seus habitats. Os indivíduos imaturos consumiam alimentos menos abrasivos, assim poderiam selecionar itens mais nutritivos e de fácil acesso, como as folhagens e plantas herbáceas, devido à maior necessidade nutricional para o desenvolvimento. Um gradiente latitudinal entre o consumo de gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> dos gonfotérios de planície também foi aqui sugerido, e corroborou estudos prévios. Gonfotérios e mamutes eram grupos generalistas que forrageavam predominantemente regiões de ambientes abertos. A eficiência ao pastejo de ambos os grupos indica possíveis interações competitivas por recursos alimentares durante o Pleistoceno na América do Norte, no entanto as características euríticas da linhagem dos gonfotérios garantiram a dispersão para a América do Sul durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano no Pleistoceno Inicial.

**Palavras chaves:** Gonfotérios sul-americanos, Pleistoceno, paleoecologia, microdesgaste do esmalte dentário, reconstrução paleoambiental.

## ABSTRACT

---

The Gomphotheriidae family members correspond to the unique fauna of Pleistocene proboscideans from South America. Only two species are proposed: *Cuvieronius hyodon* Fischer, 1814 and *Notiomastodon platensis* Ameghino, 1888. Many paleoecological inferences made for both species are concentrated in isotopic studies. Thus, this study aims to reconstruct the paleodiet of the two South American gomphotheres species through a different method that evaluates the microwear scars on tooth enamel. Altogether, it was analyzed 87 deciduous and permanent teeth, assigned to specific age classes. The *N. platensis* specimens are from 18 Brazilian localities, 18 Argentinian and one Colombian, whereas *C. hyodon* is from one Bolivian. Steps of cleaning, molding and casting on the enamel surfaces followed previous studies. Microwear features were analyzed at 0.16 mm<sup>2</sup> casts using a stereoscopic microscope (35x). The variables compiled were imposed to statistical analyses of dispersion, discriminant, hierarchical *clustering* and ANOVA (one factor), in order to discern and demonstrate similarity with the ungulates of known diet and proboscideans, as well as to infer the paleodiets at inter/intraspecific level among the different age classes and geographically. Results suggest that the South American gomphotheres had a similar seasonal or regional mixed diet, with significant consumption of grasses. The paleodiet combined with the absence of sympatry between gomphotheres species created arguments about a possible competitive exclusion. The evaluated localities were associated in ecoregions, and thus it was noted only opportunistic feeding strategies based on the pattern phytophysiognomy of their habitats. Immature individuals consumed less abrasive food; therefore they could select more nutritious and easily accessible items, such as foliages and herbaceous plants, due to the greater nutritional need for development. An ancient latitudinal gradient between the consumption of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses from the lowland gomphotheres was also suggested here, and corroborated previous studies. Gomphotheres and mammoths were generalists groups that could predominantly forage regions with open environments. The efficiency of grazing from both groups indicates possible competitive interactions by food resources during the Pleistocene in North America; however the eurytopic features of the gomphotheres lineages assured the dispersion to the South America during the Great American Biotic Interchange in early Pleistocene.

**Key-words:** South American gomphotheres, Pleistocene, paleoecology, tooth enamel microwear, environmental reconstruction.

## LISTA DE FIGURAS

---

- Figura 1.** Mapa demonstrativo da diversidade e distribuição geográfica dos Gomphotheriidae.....16
- Figura 2.** Diferenças morfológicas cranianas entre o gonfotério miocênico, *Platybelodon*, e o pleistocênico, *Notiomastodon*, evidenciando a morfologia dentária e mandibular do gonfotério mais derivado.....18
- Figura 3.** Aspecto geral do crânio, presas superiores e mandíbula das espécies de gonfotérios sul-americanos *Cuvieronius hyodon* e *Notiomastodon platensis*.....20
- Figura 4.** Mapa da América do Sul com pontos de ocorrência dos gonfotérios durante o Pleistoceno.....22
- Figura 5.** Fotomicrografias em microscopia eletrônica de varredura (150-200x) de Solounias & Semprebon (2002), evidenciando os padrões de microdesgaste nas superfícies de esmalte dentário de espécies de ungulados.....27
- Figura 6.** Mapa da América do Sul com a localização geográfica das localidades dos espécimes de gonfotérios amostrados no estudo.....31
- Figura 7.** Desenho esquemático de um segundo molar inferior esquerdo de um indivíduo de *N. platensis*.....33
- Figura 8.** Fotomicrografias em microscópio estereoscópico (35x) das superfícies do esmalte dentário de *C. hyodon* e *N. platensis*.....38
- Figura 9.** Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de *C. hyodon* e *N. platensis*, comparados com as espécies de ungulados e elefantes atuais.....42
- Figura 10.** Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões dos indivíduos de *C. hyodon* e *N. platensis*.....44
- Figura 11.** Diagrama de dispersão dos escores canônicos de *C. hyodon* e *N. platensis*, comparados com as espécies de elefantes e ungulados atuais resultantes da análise discriminante.....46

<b>Figura 12.</b> Análise hierárquica de <i>clusters</i> das espécies de gonfotérios sul-americanos, e de elefantes e ungulados atuais.....	48
<b>Figura 13.</b> Mapa da América do Sul com a estimada distribuição fitogeográfica do Pleistoceno Final durante o Último Máximo Glacial, com a sobreposição dos pontos de ocorrência dos espécimes de <i>N. platensis</i> amostrados no estudo, e de localidades com informações paleoambientais providos da literatura.....	51
<b>Figura 14.</b> Diagrama de dispersão dos valores médios de arranhões entre indivíduos com distintas classes etárias de <i>C. hyodon</i> de Valle de Tarija (Bolívia).....	57
<b>Figura 15.</b> Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de <i>N. platensis</i> da ecorregião do Planalto de Bogotá.....	60
<b>Figura 16.</b> Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de <i>N. platensis</i> da ecorregião da Bacia Amazônica, e dos valores médios de arranhões de seus indivíduos.....	62
<b>Figura 17.</b> Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de <i>N. platensis</i> da ecorregião do Nordeste brasileiro, e dos valores médios de arranhões de seus indivíduos.....	66
<b>Figura 18.</b> Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de <i>N. platensis</i> da ecorregião do Sudeste brasileiro, e dos valores médios de arranhões de seus indivíduos.....	71
<b>Figura 19.</b> Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de <i>N. platensis</i> da ecorregião do Sul do Brasil e Argentina, e dos valores médios de arranhões de seus indivíduos.....	77
<b>Figura 20.</b> Mapa da América do Sul com a distribuição das localidades de <i>N. platensis</i> com dados paleoecológicos acessíveis, e possível gradiente latitudinal de gramíneas C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> com base em suas dietas.....	92
<b>Figura 21.</b> Análise hierárquica de <i>clusters</i> das espécies de gonfotérios sul-americanos em comparação com proboscídeos vivos e pleistocênicos da América do Norte.....	97

## LISTA DE TABELAS

---

<b>Tabela 1.</b> Sumário com os resultados típicos de microdesgaste de mamíferos ungulados atuais com dieta conhecida.....	25
<b>Tabela 2.</b> Sumário estatístico das variáveis de microdesgaste dos espécimes de <i>C. hyodon</i> e <i>N. platensis</i> atribuídos a classe etária adulta.....	45
<b>Tabela 3.</b> Matriz de classificação <i>Jackknifed</i> obtida através da análise discriminante de gonfotérios, elefantes e ungulados atuais.....	46
<b>Tabela 4.</b> Sumário com informações das localidades, datações e métodos dos trabalhos sobre reconstrução paleoambiental do Pleistoceno Final/Holoceno na América do Sul.....	52-54
<b>Tabela 5.</b> Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste de espécimes de <i>C. hyodon</i> atribuídos a diferentes classes etárias da ecorregião de Valle de Tarija (Bolívia), e suas estimadas paleodietas.....	58
<b>Tabela 6.</b> Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste de espécimes de <i>N. platensis</i> atribuídos a diferentes classes etárias da ecorregião da Bacia Amazônica, e suas estimadas paleodietas.....	63
<b>Tabela 7.</b> Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste de espécimes de <i>N. platensis</i> atribuídos a diferentes classes etárias da ecorregião do Nordeste brasileiro, e suas estimadas paleodietas.....	68
<b>Tabela 8.</b> Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste de espécimes de <i>N. platensis</i> atribuídos a diferentes classes etárias da ecorregião do Sudeste brasileiro, e suas estimadas paleodietas.....	73
<b>Tabela 9.</b> Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste de espécimes de <i>N. platensis</i> atribuídos a diferentes classes etárias da ecorregião do Sul do Brasil e Argentina, e suas estimadas paleodietas.....	79-80
<b>Tabela 10.</b> Resultados do teste multivariado MANOVA aplicados nos valores médios de todos os padrões de microdesgaste observados nos indivíduos de cada ecorregião pleistocênica.....	84

<b>Tabela 11.</b> Dados sobre a paleodieta do gonfotério sul-americano <i>N. platensis</i> do Pleistoceno Final da América do Sul.....	90-91
<b>Tabela 12.</b> Sumário estatístico das variáveis de microdesgaste dos gonfotérios sul-americanos e dos proboscídeos viventes e pleistocênicos da América do Norte.....	96

## SUMÁRIO

---

1. INTRODUÇÃO	
1.1. Gomphotheriidae e seus integrantes sul-americanos.....	16
1.2. Paleoecologia alimentar de mamíferos herbívoros.....	23
1.3. Microdesgaste do esmalte dentário.....	24
1.4. Importância do estudo.....	28
2. OBJETIVOS	
2.1. Objetivo geral.....	28
2.2. Objetivos específicos.....	29
3. MATERIAIS E MÉTODOS	
3.1. Amostragem.....	29
3.2. Avaliação dos espécimes.....	32
3.3. Análise estatística.....	35
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	
4.1. Avaliação dos padrões de microdesgaste nos gonfotérios sul-americanos: evidências ontogenéticas confirmadas.....	37
4.2. Inferências à paleodieta dos gonfotérios sul-americanos.....	41
4.3. Diversidade das estratégias alimentares dos gonfotérios pleistocênicos da América do Sul.....	50
4.3.1. Pleistoceno Médio: Ecorregião 1 - Valle de Tarija.....	51
4.3.2. Pleistoceno Final: Ecorregião 2 - Planalto de Bogotá.....	59
4.3.3. Pleistoceno Final: Ecorregião 3 - Bacia Amazônica.....	60
4.3.4. Pleistoceno Final: Ecorregião 4 - Nordeste brasileiro.....	64
4.3.5. Pleistoceno Final: Ecorregião 5 - Sudeste brasileiro.....	70
4.3.6. Pleistoceno Final: Ecorregião 6 - Sul do Brasil e Argentina.....	74
4.4. Variabilidade dos padrões alimentares dos gonfotérios pleistocênicos na América do Sul.....	82
4.5. Gradiente latitudinal de gramíneas C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> no Pleistoceno Final da América do Sul via inferências da dieta dos gonfotérios.....	86
4.6. Estudo comparativo da paleodieta de proboscídeos americanos pleistocênicos.....	94
5. CONCLUSÕES.....	101

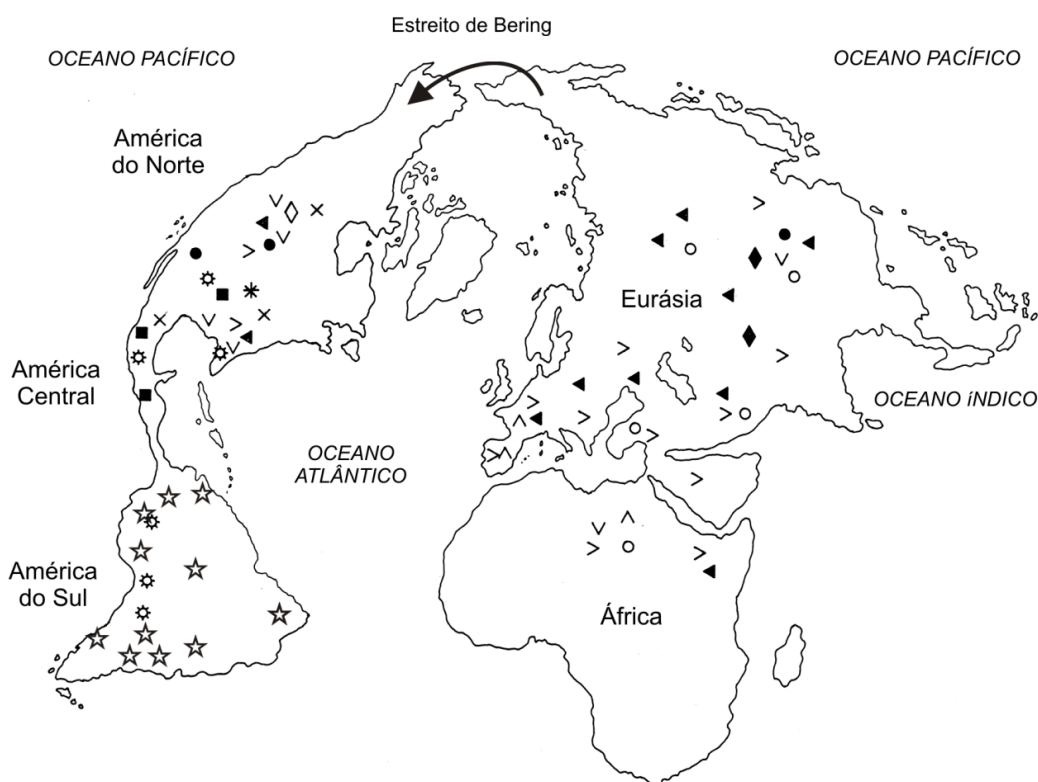


6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	103
APÊNDICE A. Resultados brutos dos padrões de microdesgaste dos gonfotérios sul-americanos pleistocênicos.....	122
APÊNDICE B. Resultados do teste ANOVA (um fator) da avaliação dos padrões de microdesgaste no gonfotério sul-americano.....	129
APÊNDICE C. Resultados do teste ANOVA (um fator) de todos os padrões de microdesgaste dos gonfotérios sul-americanos em comparação com as diferentes classes etárias nas diferentes ecorregiões pleistocênicas.....	132
ANEXO A. Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste de ungulados e elefantes atuais providos da literatura.....	137

# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1. Gomphotheriidae e seus integrantes sul-americanos

A família Gomphotheriidae Hay, 1922 forma o grupo mais diversificado dos Proboscidea, cujos registros confirmam uma ampla distribuição geográfica e cronológica. Excetuando-se Austrália e Antártica, todos os continentes foram habitados por membros da família desde o Mioceno ao Holoceno Inicial (24,0 - 0,006 Ma A.P.; Paula-Couto, 1979; Lambert, 1996; Tassy, 1996a; Shoshani, 1998; Mothé & Avilla, 2015). O grupo possivelmente alcançou a América do Norte através do estreito de Bering no Mioceno Médio, e foram os únicos a habitarem a América do Sul (Figura 1; Lambert, 1996; Shoshani, 1998; Alberdi *et al.*, 2011; Mothé & Avilla, 2015).



**Figura 1.** Mapa demonstrativo da diversidade e distribuição geográfica dos Gomphotheriidae. Símbolos indicam os gêneros: ○: *Protanancus*, Norte da África e Ásia (China, Mongólia, Turquia e Paquistão); △: *Archaeobelodon*, Norte da África e Europa (França e Espanha); ●: *Serbelodon*, China e América do Norte (Califórnia e Nebraska); ▽: *Amebelodon*, Norte da África, China, e América do Norte; ▲: *Platybelodon*, Leste Africano, Sul da Ásia, China, Mongólia, Europa, e América do Norte; >: *Gomphotherium*, Norte e leste da África, Sul da Ásia, China, Europa, e

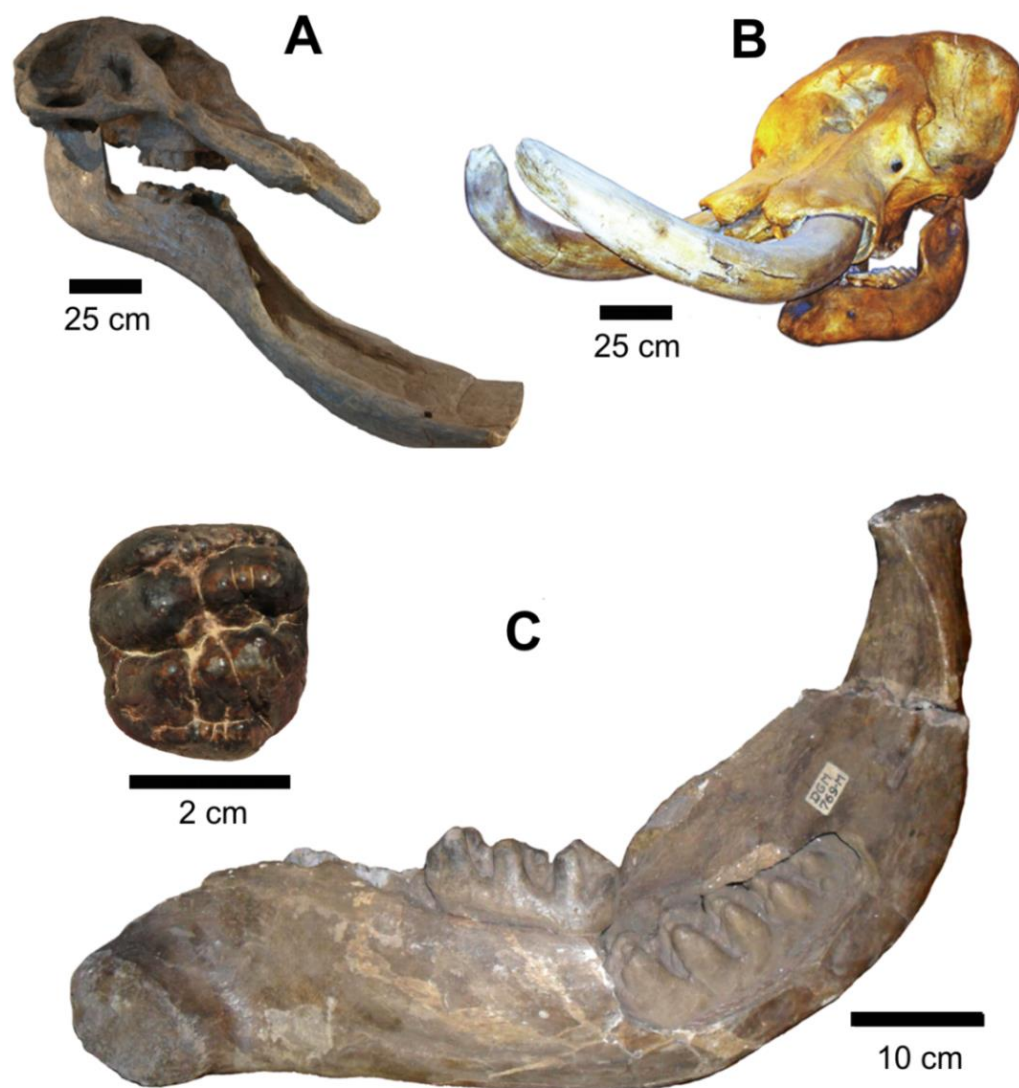
América do Norte; ■: *Rhyncotherium*, América do Norte; ◇: *Eubelodon*, América do Norte (Nebraska); \*: *Gnathabelodon*, América do Norte (Kansas); ◆: *Sinomastodon*, Leste da Ásia, China, e Mongólia; X: *Stegomastodon*, América do Norte; ☼: *Cuvieronius*, América do Norte e Sul; ☆: *Notiomastodon*, América do Sul. Fonte: Adaptado de Alberdi *et al.* (2011).

A família abrange os gonfotérios de pequeno porte, com crânio curto e sínfise mandibular longa (longirrostrinos), dotados de dentes pré-molares, e dois pares de incisivos superiores e inferiores (tetrabelodontes; Figura 2A); até gonfotérios pleistocênicos de grande porte, caracterizados por terem crânio mais elevado e sínfise mandibular curta (brevirrostrinos), com um par de incisivos superiores bastante desenvolvidos em formas de presas (dibelodontes) (Figura 2B; Osborn, 1921; Paula-Couto, 1979; Lambert, 1996; Shoshani, 1996; Tassy, 1996a, b).

O crânio brevirrostrino nas formas derivadas provavelmente resultou na redução de dentes em uso na arcada (Paula-Couto, 1979). Assim, os pré-molares definitivos estão ausentes, e apenas seis dentes molariformes bunodontes em cada hermi-arcada estão presentes, três são decíduos (dp2/Dp2, dp3/Dp3, dp4/Dp4) e três permanentes (m1/M1, m2/M2, m3/M3), que são substituídos horizontalmente (Prado & Alberdi, 2008; Mothé *et al.*, 2012, 2013; Mothé & Avilla, 2015). Este padrão de substituição dentária difere das formas longirrostrinas que é comumente vertical (Paula-Couto, 1979). As cúspides dentárias da prétrite (região lingual) e póstrite (região labial) se dispõem em pares e unidas constituem os lofos/lofidos. Os primeiros molares são bilofodontes, os dentes intermediários são trilofodontes e os últimos molares são tetra ou pentafodontes (Figura 2C; Paula-Couto, 1979; Prado & Alberdi, 2008; Mothé *et al.*, 2012; 2013; Mothé & Avilla, 2015).

Fragmentos de vértebras da Formação de Uquia na Argentina representam o registro mais antigo para a América do Sul (2,5 Ma A.P., Pleistoceno Inicial) e, portanto, sustentam a idéia da chegada dos Gomphotheriidae ao subcontinente durante o Grande Intercâmbio Biótico entre as Américas - GIBA (Reguero *et al.*, 2007; Mothé *et al.*, 2013; Mothé & Avilla, 2015). O GIBA foi um importante evento biogeográfico promovido a partir do soerguimento do Istmo do Panamá no Plioceno (3,1 - 2,8 Ma A.P.; Marshall, 1988; Webb, 1991; Coates & Obando, 1996; Webb, 2006; Woodburne, 2010). Essa conexão favoreceu um intenso fluxo faunístico entre as Américas, e tornou-se um dos eventos mais importantes da história evolutiva dos mamíferos sul-americanos. Grande parcela dos integrantes da mastofauna sul-americana atual teve sua origem na América do

Norte. Entretanto, alguns desses integrantes, incluindo os gonfotérios, se tornaram extintos nas Américas durante a transição do Pleistoceno Final/Holoceno Inicial (Marshall, 1988; Webb, 1991, 2006; Woodburne, 2010).



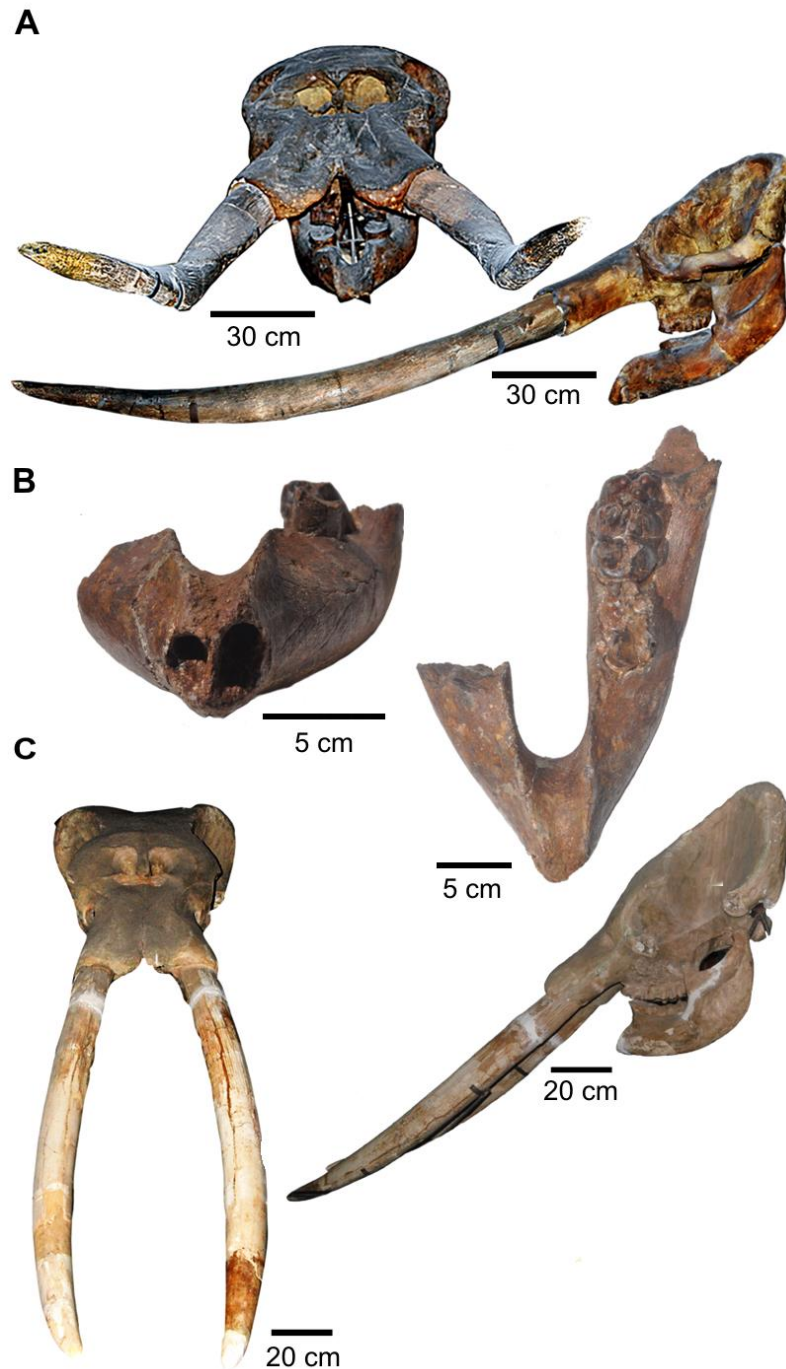
**Figura 2.** Diferenças da morfologia craniana entre espécimes de (A) *Platybelodon* do Mioceno da China, e de (B) *Notiomastodon* do Pleistoceno do Brasil (réplica do MCN s/n, coleção paleontológica do Museu da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais). C: Corresponde aos espécimes dentários de *Notiomastodon*, decíduo de Santa Fé, Argentina (MACN Pv 11770, coleção paleontológica do Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”), e ramo mandibular direito com dentes permanentes de Araxá, Minas Gerais, Brasil (DGM 769-M, coleção paleontológica do Departamento Nacional de Produção Mineral). Fonte: fotos por Dimila Mothé, Leonardo Avilla e Victor Dominato (2011-2012), e site: <http://id.wikipedia.org/wiki/Platybelodon>.

Apenas duas espécies de gonfotérios são propostas para a América do Sul: *Notiomastodon platensis* Ameghino, 1888 e *Cuvieronius hyodon* Fischer, 1814 (Mothé *et al.*, 2012, 2013; Mothé & Avilla, 2015). Seus amplos registros, reunidos aos das preguiças Megatheriidae, *Eremotherium laurillardii* Lund, 1842 e *Megatherium americanum* Cuvier, 1796, e do notoungulado, *Toxodon platensis* Owen, 1840, indicam que estes eram alguns dos integrantes mais característicos da fauna de megamamíferos sul-americanos durante o Pleistoceno (Paula-Couto, 1979).

Características divergentes do crânio e das presas diferem as espécies sul-americanas. *Cuvieronius hyodon* possui caixa-craniana baixa com osso frontal largo e achatado, dotados de presas espiraladas revestidas com bandas de esmalte (Figura 3A; Ferretti, 2008a, b; Mothé *et al.*, 2013; Mothé & Avilla, 2015). Alguns indivíduos juvenis da localidade de Tarija (Bolívia) apresentam característica, até então, peculiar para as formas pleistocênicas, exibindo alvéolos de incisivos inferiores vestigiais (Figura 3B) e, inclusive, existem dois indivíduos com um par de incisivos inferiores pequenos preservados (Liendo-Lazarte, 1946; Avilla *et al.*, 2014). Os indivíduos imaturos de *N. platensis*, no entanto, não apresentam o mesmo padrão com dentes incisivos. A caixa-craniana é alta com osso frontal largo e proeminente, as presas não apresentam torção, entretanto, podem ser retas ou curvadas, finas ou robustas (Mothé *et al.*, 2013; Mothé & Avilla, 2015). O esmalte pode estar presente em uma única banda ou cobrindo toda a presa (Figura 3C; Mothé *et al.*, 2012, 2013; Mothé & Avilla, 2015).

Uma revisão da distribuição geográfica dos gonfotérios sul-americanos, com base apenas em espécimes diagnósticos para os respectivos táxons foi proposta por Mothé & Avilla (2015). Assim, os autores sugerem uma ampla distribuição para a espécie endêmica *N. platensis*, com registros em todos os países, excetuando-se apenas a Guiana, Guiana Francesa e Suriname (Figura 4). Esta distribuição corrobora com o modelo de distribuição potencial da espécie no Pleistoceno Final (120 e 6 Ka A.P.) proposto por Dantas *et al.* (2013a).

A espécie *C. hyodon* também se distribuía no Pleistoceno da América do Norte e Central (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007; Lucas & Alvarado, 2010), porém tinha uma distribuição mais restrita na América do Sul com registros apenas para a Bolívia, Peru e Equador (Figura 4; Mothé & Avilla, 2015).



**Figura 3.** Aspecto geral do crânio, presas superiores e mandíbula de *C. hyodon* (A e B) e de *N. platensis* (C). A: Vista frontal e lateral do crânio de *C. hyodon* de Tarija, Bolívia (MACN Pv 1291, coleção paleontológica do Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”). B: Fragmento mandibular de indivíduo imaturo de *C. hyodon* de Tarija, demonstrando os alvéolos de incisivos inferiores em vista frontal (MNPA-V 065868, coleção paleontológica do Museo Nacional de Paleontología y Arqueología de Tarija). C: Vista frontal e lateral do crânio de *N. platensis* de Arrecifes, Buenos Aires, Argentina (MLP 8-1, coleção paleontológica de Museo de La Plata). Fonte: Fotos por Dimila Mothé e Leonardo Avilla (2011-2012).

Apesar da disparidade entre a distribuição geográfica e a ausência de simpatria entre as espécies, 34% dos espécimes nas 206 localidades avaliadas por Mothé & Avilla (2015) não são diagnósticos. *Cuvieronius hyodon* demonstra menor representatividade em relação a *N. platensis*, com apenas 3% de espécimes diagnosticados, que sugere que a espécie poderia ser rara na América do Sul (Mothé & Avilla, 2015).

As informações biogeográficas atualizadas sustentam que ambas eram adaptadas a regiões de grandes altitudes, habitando regiões andinas, como também, regiões de planícies (Mothé & Avilla, 2015). Assim, diferenciam dos padrões biogeográficos prévios que inferem rotas diferenciadas para as espécies (ver Alberdi *et al.*, 2002, 2004; Prado *et al.*, 2005; Frassinetti & Alberdi, 2005; Mothé *et al.*, 2013). Deste modo, os gonfotérios possivelmente adaptavam-se a uma ampla gama de condições ambientais na América do Sul, habitando regiões com climas frios a quentes, variando entre ambientes úmidos como os Andes tropicais, ou mais secos como as regiões chaquenas e pampeanas na Argentina e de Caatinga no Nordeste do Brasil (Dantas *et al.*, 2013a; Mothé & Avilla, 2015).

A estrutura populacional dos gonfotérios era provavelmente semelhante aos dos elefantes atuais, assim eram compostos por unidades familiares com indivíduos imaturos a senis (Mothé *et al.*, 2010), que migravam em busca de subsídios. O *N. platensis* adulto era um terço maior que seu relativo e tinham aproximadamente seis toneladas, enquanto *C. hyodon* possuía em torno de quatro toneladas (Fariña *et al.*, 1998). Ambos eram generalistas oportunistas, que tinham uma dieta composta de forma geral por plantas herbáceas e lenhosas, inferidos através de um número considerável de estudos da composição isotópica de carbono e oxigênio em tecidos mineralizados (Sánchez *et al.*, 2003, 2004; Prado *et al.*, 2005; Alberdi *et al.*, 2008; Silva, 2008; Viana *et al.*, 2011; Domingo *et al.*, 2012; Dantas *et al.*, 2013b; Lopes *et al.*, 2013), bem como em recentes estudos de microdesgaste do esmalte dentário (Asevedo *et al.*, 2012a, b; Vaz, 2012) e de microfósseis vegetais contidos nos cálculos dentários (Asevedo *et al.*, 2012a, Asevedo *et al.*, 2014; Asevedo *et al.*, em fase de elaboração\*). De acordo com os autores, a estratégia alimentar generalista foi um fator muito importante para a ampla distribuição dos gonfotérios na América do Sul.

---

\* Asevedo, L.S., Misumi, S. Y., Barros, M. A., Barth, O. M., Avilla, L.S., Dantas, M.A.T. Conteúdo polínico nos cálculos dentários do gonfotério *Notiomastodon platensis* (Mammalia: Proboscidea) de planícies nordestinas e sulinas do Brasil.



**Figura 4.** Pontos de ocorrência de *C. hyodon* (triângulo) e *N. platensis* (círculo) na América do Sul durante o Pleistoceno. Os quadrados pretos representam os registros não-diagnósticos de Gomphotheriidae. Fonte: Adaptado de Mothé & Avilla (2015).

Ao longo dos últimos anos, alguns estudos vêm acrescentando informações cronológicas mais precisas do grupo na América do Sul, e abrangem inferências principalmente para a espécie *N. platensis* (Dantas *et al.*, 2013a). No entanto, as informações ainda são poucas e unidas à grande quantidade de espécimes não-diagnósticos, revelam a grande problemática no conhecimento da história evolutiva dos Gomphotheriidae na América do Sul. Entretanto, estudos paleoecológicos são



extremamente necessários, e fornecem informações enriquecedoras sobre a História Natural do grupo. Assim, destacam-se aqueles estudos sobre a paleodieta, pois além de reconhecer seus hábitos alimentares, é possível inferir também um possível nicho das espécies, avaliar a plasticidade ecológica, e reconhecer indiretamente os aspectos ambientais e climáticos do habitat (Asevedo *et al.*, 2012a).

## **1.2. Paleoecologia alimentar de mamíferos herbívoros**

A paleoecologia é responsável por estudar as relações de espécies pretéritas com organismos simpátricos e seu habitat (Lawrence, 1971). É dividida em dois ramos, a paleoautoecologia que infere a forma de vida (dieta e habitat) de espécies individuais ou populações, e a paleosinecologia que se encarrega de analisar a estrutura e funcionamento das populações, comunidades e ecossistemas do passado (Lawrence, 1971; Damuth, 1992).

Diversos métodos vêm sendo utilizados para a reconstrução da paleodieta de mamíferos herbívoros do Quaternário. Os tradicionais utilizam métodos ecomorfológicos, que correlacionam as formas dos organismos com seus respectivos hábitos de vida. Logo, o estudo comparativo através da analogia e homologia entre a morfologia do crânio, características dentárias, como também, a estrutura e arranjo do aparato mandibular entre mamíferos extintos e modernos, pode ser um importante meio para a inferência alimentar (Janis, 1988; Janis & Fortelius, 1988; Solounias & Moelleken, 1993a, b; Solounias *et al.*, 1995; Spencer, 1995).

Dentre estes estudos, também se destacam os métodos que analisam os padrões abrasivos e de atrito deixados na superfície oclusal dos dentes ocasionados pela mastigação dos alimentos. Estes abrangem a análise de mesodesgaste das cúspides dentárias (Fortelius & Solounias, 2000; Franz-Odenaal & Kaiser, 2003; Kaiser & Fortelius, 2003; Kaiser & Solounias, 2003) e de microdesgaste do esmalte dentário - análise aqui realizada, detalhada no próximo item (Solounias *et al.*, 1988; Teaford, 1988a, b; Solounias & Moelleken, 1992; Solounias & Hayek, 1993; Solounias & Semprebon, 2002; Rivals & Deniaux, 2003; Merceron *et al.*, 2004a, b; Asevedo *et al.*, 2012a, b).

O método que tem contribuído em grande escala para inferências alimentares de espécies extintas é o estudo da composição isotópica de elementos ósseos e dentes (Macfadden *et al.*, 1994, 1999; Macfadden & Cerling 1996; Macfadden, 2005; Prado *et al.*, 2001; Sánchez *et al.*, 2003; 2004; Alberdi *et al.*, 2008; Domingo *et al.*, 2012; Dantas *et al.*,

2013b). Os valores da razão isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e oxigênio ( $\delta^{18}\text{O}$ ) são os mais utilizados e refletem o registro trófico da dieta das espécies (Rundel & Ehleringer, 1989).

Ainda, existem métodos que recuperam as informações de espécies extintas através do reconhecimento de evidências diretas dos recursos vegetais consumidos. Tais estudos podem ser representados pelas análises de microfósseis vegetais extraídos de conteúdos intestinais (Lepper *et al.*, 1991), coprólitos (Davis *et al.*, 1984; Mead *et al.*, 1986; Gil-Romera *et al.*, 2006; Ghosh *et al.*, 2008; Marcolino *et al.*, 2012) e cálculos dentários (Middleton & Rovner, 1994; Gobetz & Bozarth, 2001; Asevedo *et al.*, 2012a, 2014).

### **1.3. Microdesgaste do esmalte dentário**

Esta análise avalia os efeitos físicos que os alimentos e os itens relacionados podem ocasionar no esmalte dentário durante a mastigação (Teaford, 1991), e, portanto, infere uma possível dieta através da frequência dos diferentes tipos de cicatrizes observados no esmalte dentário (Walker *et al.*, 1978).

O método torna-se interessante por inferir o comportamento alimentar durante os últimos dias ou semanas antes da morte do animal, devido à propriedade de remodelamento do esmalte dentário em um curto prazo de tempo (Solounias & Semprebon, 2002). Deste modo, as inferências são instantâneas e permitem notar as estratégias alimentares de acordo com variações diárias, sazonais ou regionais (Rivals *et al.*, 2012).

Ao longo dos estudos de microdesgaste de herbívoros foi possível observar que em animais pastadores, o movimento de moagem promovido pelos dentes contra a grande quantidade de fitólitos nas folhas das gramíneas, e de partículas exógenas do solo que podem eventualmente estarem aderidas a esses itens alimentares, ocasionam um efeito de abrasão na superfície dos esmaltes dentários (Rensberger, 1973; Franz-Odenaal & Kaiser, 2003). A um nível microscópico, tal interação resulta em características lineares ou arranhões (*Scratches*) orientados principalmente nas regiões no sentido lábio-lingual (Figura 5A; Rivals & Semprebon, 2011).

Os ramoneadores, por outro lado, consomem alimentos com menores concentrações de fitólitos ou estes são muito pequenos. Além, também, do fato de que as partículas exógenas são geralmente menos frequentes aderidas a esses alimentos (McNaughton *et al.*, 1985). De forma geral, folhas, frutos, sementes e porções lignificadas

são os itens mais consumidos por esses animais (Searle & Shipley, 2008). Durante a mastigação, tais alimentos necessitam de uma maior pressão vertical dos dentes contra o alimento, para garantir a maceração. A estratégia de consumo desses alimentos, vistos em ramoneadores, ocasiona maiores quantidades de cicatrizes promovidas pelo o atrito nos dentes do que pela abrasão, como vistos em pastadores. Em razão disso, as cicatrizes microscópicas resultantes desse tipo de interação é do tipo perfuração (*Pits*), e seus percentuais são mais altos nas superfícies dos esmaltes de ramoneadores do que de pastadores (Figura 5B e C; Tabela 1). Em contrapartida, os pastadores são os que apresentam maiores percentuais de arranhões em seus esmaltes dentários (Tabela 1; Walker *et al.*, 1978).

A diferença do tamanho e morfologia das perfurações pode ter distintas etiologias (Teaford & Oyen, 1989a, b). Perfurações grandes (*Large pits*), por exemplo, podem ser profundas ou rasas, podendo ter bordas regulares ou irregulares (*Gouges*; Figura 5B e C). Estas são resultantes da concentrada pressão de alimentos duros contra as superfícies do esmalte. As perfurações pequenas, no entanto, podem estar envolvidas no desgaste direto de dente contra dente (Figura 5B; Walker, 1984; Teaford & Oyen, 1989a, b).

**Tabela 1.** Sumário com os resultados típicos de microdesgaste de mamíferos ungulados atuais com dieta conhecida. Fonte: Adaptado de Semprebon *et al.* (2011).

<b>Padrões de microdesgaste</b>	<b>Ramoneadores</b>	<b>Pastadores</b>	<b>Dieta mista</b>
Média Arranhões	Baixo	Alto	Variável
Média Perfurações	Baixo (exceto camelídeos)	Baixo	Variável
Perfurações Grandes	Baixo (exceto camelídeos)	Moderado	Moderado
Perfurações Irregulares	Variável	Variável	Variável
Dispersão do nº absoluto de arranhões	Unimodal baixo	Unimodal Alto	Bimodal (alto e baixo)
Textura dos Arranhões	Fino	Grosseiro ou Misto	Grosseiro ou misto

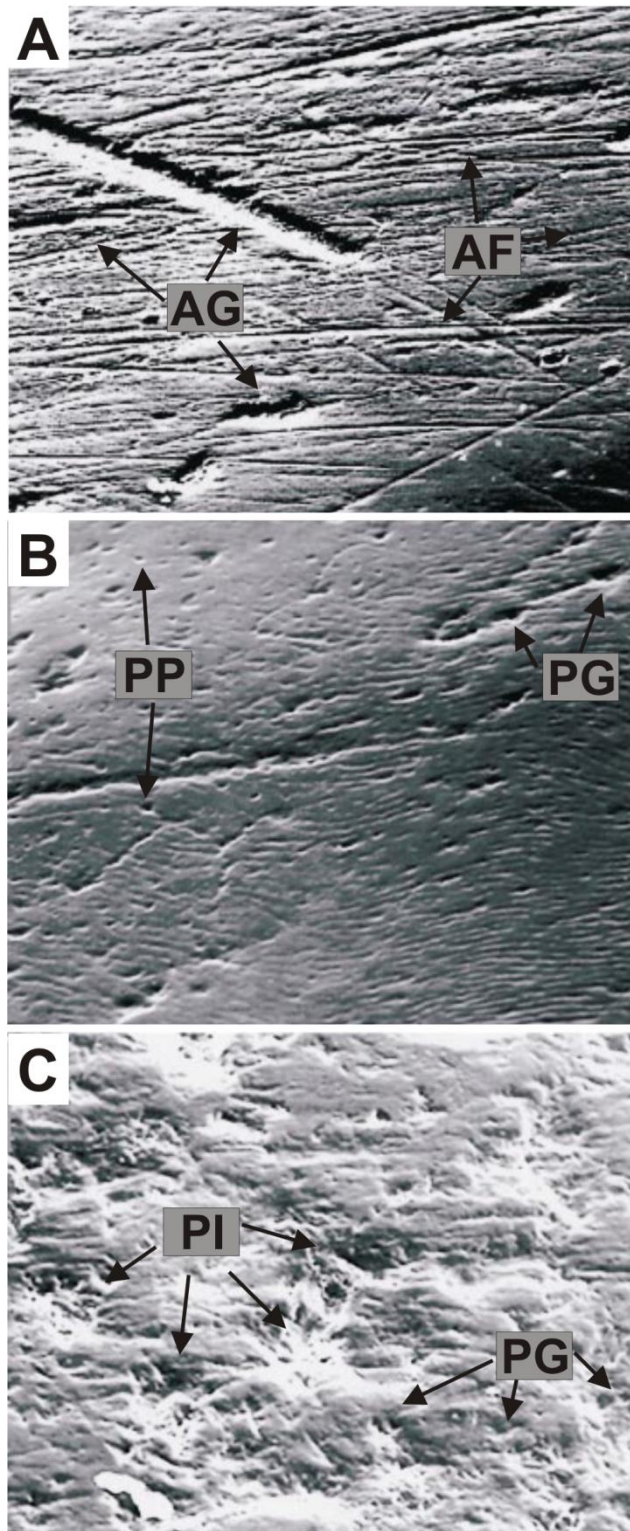
Durante as três últimas décadas o estudo de microdesgaste vem sendo aprimorado e conduzido utilizando altas e baixas magnitudes. Os estudos de Walker *et al.* (1978) e

Rensberger (1973, 1978) foram os pioneiros a utilizarem o microscópio eletrônico, e a demonstrarem a eficiência do método para inferências alimentares de mamíferos herbívoros. Estudos posteriores fizeram o uso de microscópio eletrônico de varredura (MEV), a fim de avaliar os padrões básicos de microdesgaste (arranhões e perfurações), para inferências alimentares de mamíferos ramoneadores, pastadores, pastadores facultativos, pastadores de montanha e de dieta mista sazonal e não-sazonal (Solounias & Moelleken, 1992; Solounias *et al.*, 2000; Palombo & Curiel, 2003; Rivals & Deniaux, 2003; Palombo *et al.*, 2005; Todd *et al.*, 2007; DeMiguel *et al.*, 2008).

Uma nova abordagem metodológica foi descrita recentemente utilizando alta magnitude, e esta analisa a textura de microdesgaste com base em medições de superfícies tridimensionais, utilizando a microscopia confocal e perfilômetro óptico 3D (Ungar *et al.*, 2003; Merceron *et al.*, 2014). Estes foram aplicados em primatas extintos e atuais (Merceron *et al.*, 2009; Ungar *et al.*, 2010; Scott *et al.*, 2012), bem como em mamíferos ungulados (Ungar *et al.*, 2007; Scott, 2012; Merceron *et al.*, 2014).

A análise sob baixa magnitude (35x) utilizando-se microscópio estereoscópico foi abordada por Solounias & Semprebon (2002). O método garante o uso de grandes amostragens por ser mais simples, rápido e de custo barato do que as análises em altas magnitudes. Desta forma, possibilitou construir um banco de dados de microdesgaste de ungulados atuais artiodáctilos, perissodáctilos e proboscídeos. Além disso, essa técnica envolve a análise de superfícies maiores, obtendo desta forma uma melhor representação de uma faceta dentária, ao invés de uma fração da mesma. O método foi aplicado em primatas (Semprebon *et al.*, 2004a), artiodáctilos (Semprebon *et al.*, 2004b; Rivals & Solounias, 2007; Semprebon & Rivals, 2007, 2010; Rivals & Semprebon, 2011), perissodáctilos (Semprebon *et al.*, 2011) e proboscídeos (Green *et al.*, 2005; Rivals *et al.*, 2010, 2012).

Posteriormente, Merceron *et al.* (2004a, b) puderam aprimorar a metodologia de Solounias & Semprebon (2002) para o uso de imagens digitais de alta qualidade das superfícies oclusais de esmalte e o uso de um método semi-automático de contabilização dos padrões através do software Optimas versão 6.5.2 (Media Cybernetics®).



**Figura 5.** Fotomicrografias em microscopia eletrônica de varredura (MEV) das superfícies do esmalte dentário dos ungulados *Tapirus bairdii* (A), *Tragelaphus imberbis* (B) e *Potamochoerus porcus* (C) retiradas sob o aumento de 150–200x de magnitude. Siglas: AG: arranhões grosseiros, AF: arranhões finos, PP: perfurações pequenas, PG: perfurações grandes e PI: perfurações irregulares. Fonte: Adaptado de Solounias & Semprebon (2002). Publicação ausente de escala.

Independente das vias de magnitude, ambas as técnicas proporcionam informações precisas para a inferência ao comportamento alimentar de espécies de mamíferos herbívoros atuais e fósseis. Devido ao grande número amostral de espécimes de gonfotérios no presente estudo, estes foram avaliados pelo método manual de baixa magnitude de Solounias & Semprebon (2002), e assim foi possível testar a sua eficiência.

#### **1.4. Importância do estudo**

Atualmente, grande parte das informações sobre a paleoecologia alimentar de gonfotérios sul-americanos é provida através de análises isotópicas  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{18}\text{O}$ . Os resultados discernem de forma geral o consumo entre plantas com vias fotossintéticas  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$ .

Para promover um maior detalhamento das informações sobre a paleodieta na literatura, e enriquecer os dados sobre a paleoecologia dos gonfotérios na América do Sul é de extremo interesse o uso de outras metodologias. Assim, estudos recentes vêm contribuindo com o uso de metodologias do microdesgaste do esmalte dentário e de microfósseis vegetais contidos em cálculos dentários. Entretanto, as informações ainda são muito pontuais, com poucas localidades sul-americanas avaliadas (ver Asevedo *et al.*, 2012a, b, 2014; Vaz, 2012).

A análise de microdesgaste é uma ferramenta simples e viável para reconstruções alimentares, pois promovem informações mais refinadas a respeito da composição alimentar reconhecendo itens específicos da dieta (*i.e.*, consumo de frutos, de porções lignificadas, gramíneas  $\text{C}_3$  e  $\text{C}_4$ ). Desta forma, devido ao número escasso de estudos do microdesgaste dentário para gonfotérios sul-americanos na literatura, este presente estudo contribuirá com informações abrangentes sobre a paleoecologia alimentar de espécimes de *N. platensis* e *C. hyodon* de diversas localidades sul-americanas.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo geral**

Reconstruir a paleodieta dos gonfotérios pleistocênicos, *Cuvieronius hyodon* e *Notiomastodon platensis*, e os aspectos paleoambientais nas diversas localidades sul-americanas em que viviam.

## 2.2. Objetivos específicos

- Adaptar a técnica de microdesgaste do esmalte dentário com baixa magnitude para o estudo da paleodieta dos gonfotérios sul-americanos;
- Inferir os hábitos alimentares dos gonfotérios de diversas localidades sul-americanas pleistocênicas;
- Avaliar se haviam estratégias alimentares distintas entre indivíduos de diferentes classes etárias;
- Avaliar se haviam diferentes estratégias alimentares a nível geográfico na América do Sul;
- Inferir o paleoambiente em que estas espécies viviam;
- Reconstruir um gradiente latitudinal de gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> para o Pleistoceno Final da América do Sul com base nas informações das paleodietas;
- Correlacionar a paleodieta dos gonfotérios sul-americanos com outras linhagens de proboscídeos americanos pleistocênicos.

## 3. MATERIAIS E MÉTODOS

### 3.1. Amostragem

No presente estudo, foram analisados um total de 69 dentes de *N. platensis* e 18 de *C. hyodon*. Os espécimes são representados por 7 dentes decíduos, 13 primeiros molares, 20 segundos molares e 47 terceiros molares permanentes superiores e inferiores, sendo esses isolados ou associados aos alvéolos mandibulares e/ou maxilares (Apêndice A).

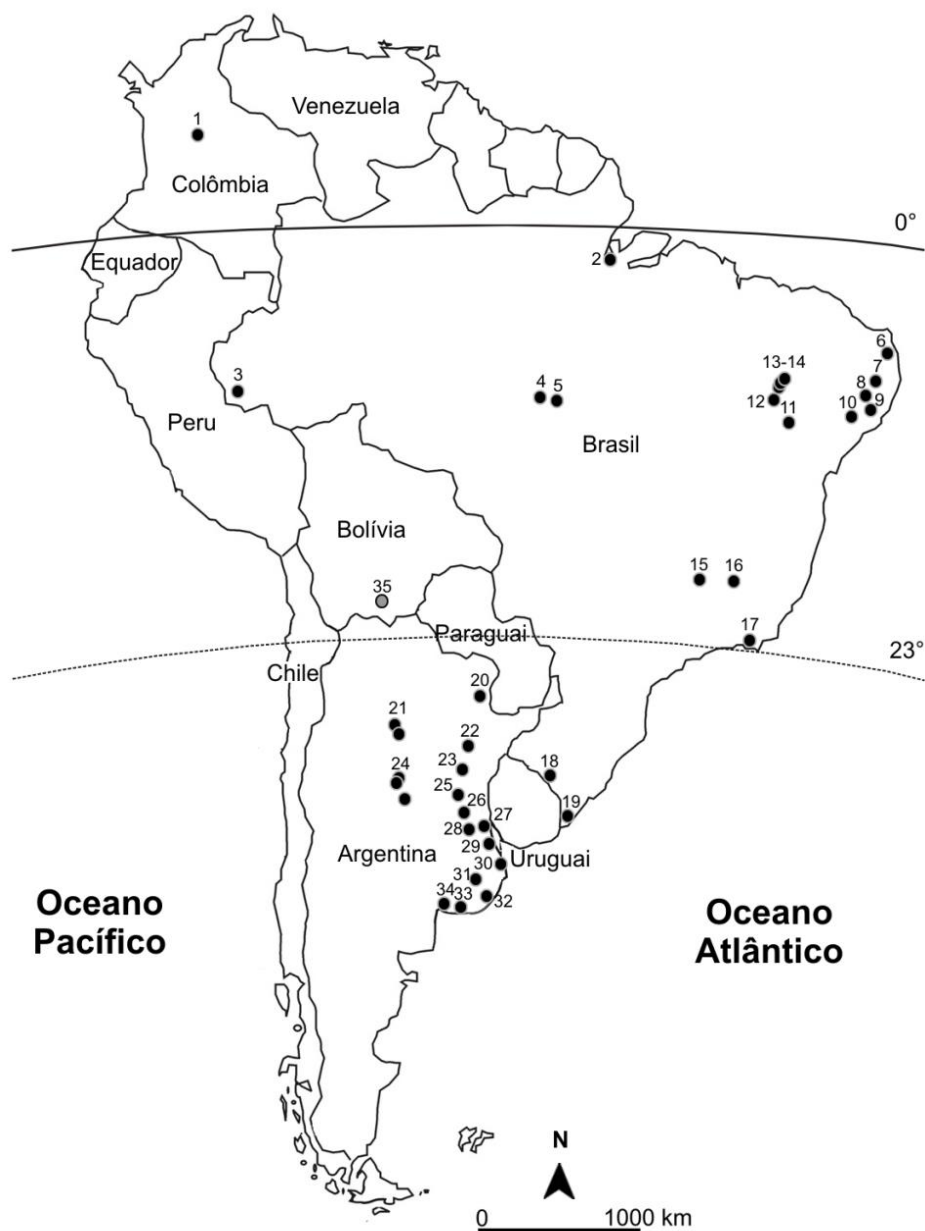
Com o intuito de aumentar o número amostral, foram adicionados os dados prévios de microdesgaste de 48 espécimes dentários (decíduos a permanentes) provenientes das localidades pleistocênicas de Araxá, Minas Gerais (Asevedo *et al.*, 2012a; Vaz, 2012), São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, e Alta Floresta, Mato Grosso (Asevedo *et al.*, 2012b; Apêndice A). Os resultados desses trabalhos foram obtidos utilizando os mesmos procedimentos realizados neste estudo, e foram tratados de forma igualitária com os resultados aqui obtidos.

Todos os espécimes possuíam índice de desgaste compreendido entre os valores dois e quatro, seguindo o protocolo de classificação de Simpson & Paula-Couto (1957) (Apêndice A). Além disso, as superfícies de esmalte apresentavam-se livres de cicatrizes provocadas por efeitos tafonômicos, distinguidas com base em King *et al.* (1999), que simulou diversos agentes tafonômicos e comparou a gravidade de suas ações na superfície dentária de hominóides miocênicos.

No estudo, cada espécime representa um indivíduo e, esses foram previamente classificados nas classes etárias proposta por Mothé *et al.* (2010). Os autores atribuíram classes etárias seguindo um índice morfométrico de desgaste estabelecido para os espécimes dentários de uma assembleia de *N. platensis* do Pleistoceno Final do sudeste brasileiro em Araxá, estado de Minas Gerais. A classificação foi com base nos intervalos do uso dos dentes em elefantes atuais relacionados com as classes etárias pré-estabelecidas de suas populações na literatura. As classes compreendem imaturos (0 a 12 anos), subadultos (13 a 24 anos), adultos (25 a 36 anos), adultos maduros (37 a 48 anos) e adultos senis (49 a 60 anos; Apêndice A).

Devido à falta de datações absolutas e o controle estratigráfico em grande parte dos depósitos fossilíferos do Quaternário da América do Sul, muitos dos espécimes analisados nesse estudo carecem dessas informações. No entanto, para os espécimes de gonfotérios que as dispõem, esses são atribuídos às faixas de Idades de Mamíferos Terrestres Sul-Americanos (SALMA) do Ensenadense ao Lujanense ( $\sim 1,5 \pm 0,0085$  Ma). *Cuvieronius hyodon* é proveniente de uma única localidade boliviana em Tarija (Valle de Tarija) e de acordo com a datação por traços de fissão para essa Formação estimou-se uma idade relativa entre  $0,7 \pm 0,2$  Ma, correspondente a idade Ensenadense (Pleistoceno Médio; Macfadden & Shokey, 1997). Todavia, os espécimes de *N. platensis* são associados à idade Lujanense (Pleistoceno Final ao Holoceno Inicial; Apêndice A). As localidades avaliadas incluem uma colombiana em Bogotá, 18 brasileiras nos estados do Pará, Acre, Mato Grosso, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Piauí, Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul, e 18 argentinas nas províncias de Formosa, Santiago del Estero, Entre Ríos, Santa Fé, Córdoba e Buenos Aires (Figura 6; Apêndice A).





**Figura 6.** Mapa da América do Sul com a localização geográfica das localidades amostradas no estudo da dieta de *N. platensis* e *C. hyodon*. Localidades dos espécimes de *N. platensis* estão representadas por círculo preto, e compreendem, na Colômbia: 1- Planalto de Bogotá. Brasil: 2- Delta do Amazonas, Condeixa de Pacoval, Pará; 3- Rio Juruá, Cruzeiro do Sul, Acre; 4- Alta Floresta (Asevedo *et al.*, 2012b) e 5- Peixoto de Azevedo, Mato Grosso; 6- Caiçara, Paraíba; 7- Sítio Lage Grande, Alagoinha, Pernambuco; 8- Fazenda Ovo da Ema, Maravilha, Alagoas; 9- Sítio Novos, Canhoba, Sergipe; 10- Fazenda Caraíba, Coronel João Sá e 11- Irecê, Bahia; 12- Lagoa do Quarí, Fartura do Piauí, 13- Toca do Gordo do Garrincho e 14- Toca da Janela da Barra do Antonião, São Raimundo Nonato, Piauí; 15- Araxá (Asevedo *et al.*, 2012a; Vaz, 2012) e 16- Lapa do Caetano da Cerca Grande, Minas Gerais; 17- São Jose de Itaboraí, Rio de Janeiro (Asevedo *et*

*al.*, 2012b); 18- Fazenda M. Corsini, Dom Pedrito e 19- Costa Atlântica, Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul. Argentina: 20- Río Bermejo, El Colorado, Formosa; 21- Río Dulce e Río Hondo, Santiago del Estero; 22- Río Paraná, Santa Fé; 23- Río Paraná, Entre Ríos; 24- Río Segundo, Río Tercero e La Carlota, Córdoba; 25 a 34- Buenos Aires (25- Arroyo del Medio, 26- Salto, 27- Villa Ballester, 28-Mercedes, 29- Vicente Casares, 30- Magdalena, 31- Arroyo Tapalqué, 32- Río Quenquén Grande, 33- Playa del Barco e 34- Bajo Hondo). *Cuvieronius hyodon* foi acessado em uma única localidade em Bolívia, e está representado por círculo cinza: 35-Valle de Tarija.

As coleções científicas de mamíferos fósseis acessadas foram: no Brasil – o Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Sergipe (LPUFS) e Memorial de Sergipe da Universidade Tiradentes (MUT), Sergipe; Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Alagoas (UFAL), Alagoas; Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM), Piauí; Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Mato Grosso (Asevedo *et al.*, 2012b); Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ) e Departamento Nacional de Produção Mineral (DGM/DNPM), Rio de Janeiro (Asevedo *et al.*, 2012a; Vaz, 2012). Na Argentina - Museo Provincial de Ciencias Naturales “Presidente Doctor Arturo Illia” (MCNC), Córdoba; Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) e Museo de La Plata (MLP), Buenos Aires (Apêndice A).

### **3.2. Avaliação dos espécimes**

Em todas as categorias dentárias, as cicatrizes de microdesgaste foram avaliadas somente sobre a superfície oclusal do metaloforo/metalofido (segundo par de cúspides superior/inferior) em ambas as cúspides da póstrite (região labial) e prétrite (região lingual; Figura 7). Sempre que possível, foram selecionadas áreas próximas ao sulco central, região pela qual, geralmente ocorre o contato máximo durante a oclusão dos molares superiores e inferiores nos gonfotérios. Entretanto, em espécimes com estágios avançados de desgaste (três e quatro), foram selecionadas para ambos os pares de cúspides, regiões com a superfície de esmalte mais preservada, em termos de efeitos tafonômicos.



**Figura 7.** Desenho esquemático de segundo molar inferior esquerdo de um indivíduo de *N. platensis* de Araxá, Minas Gerais, Brasil. A área demarcada representa a superfície do esmalte do metalofido que foi analisada no estudo. (Fonte: Asevedo *et al.*, 2012a).

Os métodos de limpeza, moldagem e confecções de réplicas basearam-se em Solounias & Semprebon (2002). Assim, as regiões a serem moldadas foram inicialmente limpas com acetona a 97% utilizando algodão e cotonetes e, após as regiões estarem secas em temperatura ambiente, estas foram novamente limpas com álcool a 95%, utilizando os mesmos meios. Com o término da fase inicial da limpeza, a superfície do esmalte foi moldada duas vezes, utilizando um silicone odontológico de adição (polivinilsiloxano) Elite HD®. Este tipo de silicone odontológico é de alta precisão e permite registrar superfícies variadas. Assim, sua primeira aplicação foi realizada como uma fase final da limpeza e, portanto, foi descartada. A segunda aplicação, por sua vez, foi com o intuito de produzir os moldes. O silicone foi aplicado cobrindo completamente a área de interesse a ser moldada. Em seguida, para a confecção do contramolde (réplica), foi necessário fazer uma base e uma parede com massa de modelar envolvendo o molde, para que em seguida fosse preenchida com resina epóxi líquida. Pigmento universal de coloração cinza foi

adicionado à resina, para garantir melhor visualização durante a análise sob luz incidente imposto por um microscópio estereoscópico.

As réplicas foram examinadas através de um microscópio estereoscópico com 35x de magnitude sob uma área de  $0,4 \times 0,4 = 0,16 \text{ mm}^2$ . Técnicas de iluminação foram baseadas em Solounias & Semprebon (2002), e de acordo com as diferentes propriedades refrativas das cicatrizes na superfície das réplicas, foi possível reconhecer e contabilizar os seguintes padrões de microdesgaste: arranhões (finos, grosseiros e cruzados), perfurações (pequenas, grandes e irregulares; Solounias & Semprebon, 2002; Asevedo *et al.*, 2012a).

As perfurações são cicatrizes circulares ou subcirculares com larguras e comprimentos semelhantes. Podem ser classificados em pequenas ou grandes de acordo com as propriedades refrativas da luz. As perfurações grandes possuem aproximadamente duas vezes o diâmetro das perfurações pequenas, sendo estas mais profundas, menos refrativas e com margens menos regulares. No entanto, as perfurações irregulares são aproximadamente duas ou três vezes maiores que as perfurações grandes, possuem margens irregulares e baixa refração. Os arranhões são cicatrizes alongadas com margens retas e paralelas, sendo diferenciados entre arranhões finos e grosseiros de acordo com as propriedades refrativas. Os arranhões finos são mais estreitos, superficiais e, portanto, menos refrativos que os arranhões grosseiros. Alguns arranhões encontram-se orientados perpendicularmente à maioria, esses são os arranhões cruzados, que da mesma forma que os outros arranhões também podem ter uma textura fina ou grosseira (Solounias & Semprebon, 2002; Semprebon *et al.*, 2004a; Asevedo *et al.*, 2012a).

As categorias tróficas alimentares basearam-se no estudo da dieta de ungulados atuais realizados por Solounias & Semprebon (2002). As categorias compreendem os padrões ramoneador, pastador e generalista. O padrão ramoneador inclui táxons que possuem dietas constituídas de plantas dicotiledôneas lenhosas e não lenhosas. Os itens alimentares são compostos de folhagens e alimentos fibrosos, como porções lignificadas de plantas lenhosas e frutos. O padrão pastador é composto por táxons que consomem principalmente gramíneas. E, por último, táxons que possuem hábitos generalistas apresentam uma dieta mista alimentando-se de gramíneas (> 10% da dieta) e plantas dicotiledôneas (Solounias & Semprebon, 2002; Janis, 2008; Semprebon *et al.*, 2011; Asevedo *et al.*, 2012a).

No geral, a relação dos padrões de microdesgaste com a inferência alimentar de herbívoros está relacionada à proporção entre os valores médios de perfurações (pequenas) e arranhões. A relação do tamanho das perfurações e a espessura dos arranhões

encontrados no esmalte dentário promovem um refinamento entre as diferentes categorias tróficas, como exemplo a distinção entre ramoneadores de frutos, consumidor de porções lignificadas e ramoneador sujo (Rivals *et al.*, 2012), como também, podem ser indicadores de possíveis contaminações de partículas exógenas aderidas aos itens alimentares (King *et al.*, 1999; Solounias & Semprebon, 2002; Rivals *et al.*, 2012).

### 3.3. Análise estatística

As contagens de cada padrão de microdesgaste reconhecidos foram feitas manualmente em ambas as réplicas das regiões da prétrite e póstrite, para que em seguida, fosse calculada uma média que representasse os valores médios dos diferentes padrões em cada espécime.

Posteriormente, testes de variância ANOVA de um fator (PAST v. 2.17c) foram aplicados nos valores médios de cada padrão encontrado nos diferentes tipos dentários, a fim de promover uma melhor adaptação para a comparação com os resultados do banco de dados de microdesgaste de Solounias & Semprebon (2002), pois os autores fizeram inferências com base apenas em espécimes adultos.

Os espécimes dos gonfotérios atribuídos à classe etária adulta (primeiro e segundos molares), foram comparados com espécies adultas de ungulados de dietas conhecidas (Solounias & Semprebon, 2002) e elefantes (Rivals *et al.*, 2012; Anexo A), com o intuito de inferir a provável dieta com base nos táxons atuais.

Deste modo, os valores médios de arranhões (finos e grosseiros) e perfurações (pequenas) encontrados em cada indivíduo de *N. platensis* e *C. hyodon*, foram inicialmente calculados para reconhecer as médias destes para os táxons e, assim as comparou através de diagramas de dispersão para discernir de forma geral a categoria alimentar.

No entanto, a distinção de táxons generalistas dos pastadores e ramoneadores não é tão clara quando apenas são utilizados os diagramas de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações, pois pode haver posicionamento dos mesmos nesses morfoespaços pré-estabelecidos para as outras categorias alimentares. Devido ao comportamento oportunista observados em generalistas é possível distingui-los ao avaliar os valores médios de arranhões de seus indivíduos.

Portanto, foram plotados no diagrama de dispersão os valores médios dos arranhões de cada indivíduo de *N. platensis* e *C. hyodon* seguindo as categorias de valores de arranhões sugeridos por Solounias & Semprebon (2002): i) valores entre 0 e 17 (valor

considerado baixo) correspondem ao grupo de ramoneadores tradicionais; ii) valores entre 17,5 e 29,5 (valores médios) correspondem ao grupo de pastadores tradicionais; iii) valores acima de 30 (valores altos) representam espécies que apresentam maior número de arranhões do que pastadores típicos.

A transição entre ramoneadores-pastadores corresponde a táxons situados entre as categorias i e ii (generalista sazonal/regional ou com consumo predominante de ramos) e entre ii e iii (generalista não-sazonal/regional ou com consumo predominante de gramíneas). Uma distribuição em que aparecem todas as categorias de arranhões (i, ii, iii) pode ser observada, e também representam subpopulações das duas categorias extremas, ramoneadores e pastadores, dentro de um único táxon (generalista sazonal/regional; Solounias & Semprebon, 2002; Green *et al.*, 2005; Asevedo *et al.*, 2012a).

Ainda, para promover um maior refinamento na caracterização da dieta das espécies de gonfotérios, as perfurações grandes, perfurações irregulares, arranhões cruzados e a textura dos arranhões foram aqui avaliados qualitativamente. A presença ou ausência desses padrões nas áreas analisadas (16 mm<sup>2</sup>) foram registradas, e a percentagem dos indivíduos por táxon contendo cada padrão foi calculada. Especificamente, a presença de perfurações grandes, perfurações irregulares e arranhões cruzados foram registrados quando o número médio de cada um por dente foi maior que quatro. Enquanto que, a textura dos arranhões foi avaliada de acordo com o predomínio das diferentes espessuras dos arranhões no esmalte dentário, se unicamente finos, grosseiros, ou uma mistura de ambos.

Após a compilação de todas as variáveis de microdesgaste dos gonfotérios, foi empregado um método discriminante (SYSTAT 13.0) com o intuito de confirmar a mais provável categoria trófica alimentar, bem como foi avaliada a similaridade entre suas variáveis com a dos táxons atuais, a partir da análise multivariada de *cluster*, utilizando medidas de similaridade euclidiana e método hierárquico de agrupamento pareado (PAST v. 2.17c).

A análise de *clusters* foi ainda utilizada, para comparar os valores dos padrões de microdesgaste dos gonfotérios sul-americanos com a dos mastodontes e mamutes (Rivals *et al.*, 2012). As diferentes linhagens coexistiram durante o Pleistoceno Final da América do Norte.

Após o discernimento geral da paleodieta dos táxons de gonfotérios sul-americanos, estes foram comparados de acordo com as classes etárias e a nível geográfico. Para isso, foram utilizados os dados brutos (*i.e.*, valores médios) de todos os padrões de

microdesgaste encontrados nas distintas classes etárias (dentes decíduos a terceiro molares permanentes) provenientes de todas as localidades sul-americanas acessadas.

As localidades dos espécimes foram agrupadas às específicas ecorregiões, e dentro destas foram inferidas as paleodietas através de representações gráficas da dispersão entre os valores de perfurações e arranhões, e também os valores de arranhões dos indivíduos (métodos descritos anteriormente), bem como uma comparação minuciosa dos demais padrões acessados (perfurações grandes, irregulares e a textura dos arranhões).

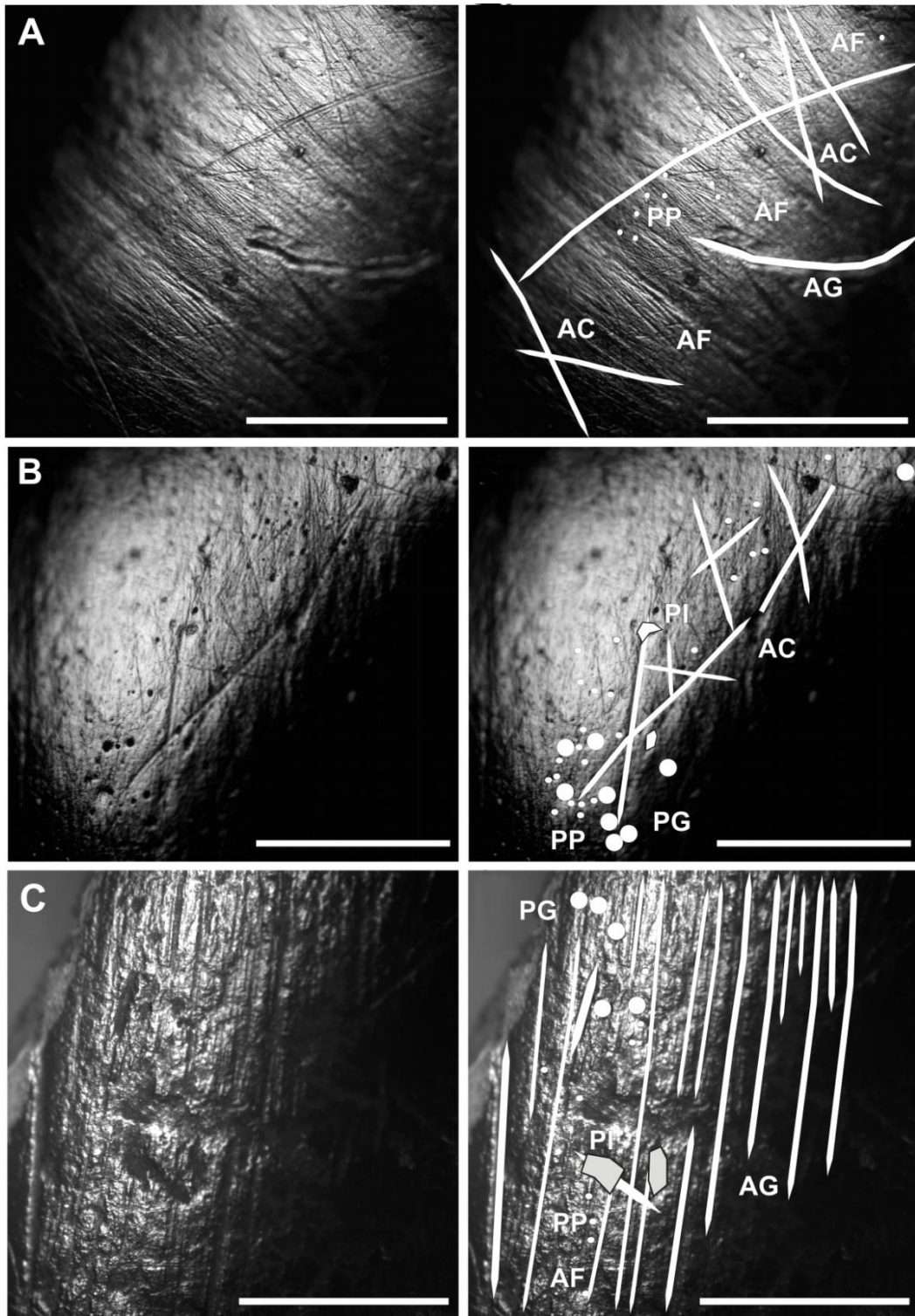
Dentro das ecorregiões, os espécimes atribuídos a diferentes classes etárias foram comparados por meio dos testes de variância ANOVA de um fator (PAST 2.17c), enquanto que, os padrões alimentares nas ecorregiões foram comparados através do teste multivariado MANOVA (PAST 2.17c).

#### **4. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

Todas as cicatrizes de microdesgaste do esmalte dentário de *N. platensis* e *C. hyodon* foram reconhecidas e, algumas destas podem ser visualizadas nas fotomicrografias digitalizadas capturadas em microscópio estereoscópico sob o aumento de 35x (Figura 8). Os resultados brutos dos padrões de microdesgaste dos espécimes de gonfotérios utilizados no estudo estão listados no Apêndice A.

##### **4.1. Avaliação dos padrões de microdesgaste nos gonfotérios sul-americanos: evidências ontogenéticas confirmadas**

Estudos do microdesgaste com baixa magnitude utilizam os segundos molares permanentes para inferências alimentares (Solounias & Semprebon, 2002; Semprebon *et al.*, 2004a; Rivals & Semprebon, 2011; Rivals *et al.*, 2012). Esta seleção ocorre, pois objetiva-se por meio desses estudos a reconstrução da dieta de indivíduos adultos. O interesse pela avaliação das cicatrizes encontradas no esmalte de outros tipos dentários apenas foi alcançado no estudo da paleodieta dos mastodontes americanos, *Mammut americanum* Blumenbach, 1799, realizado por Green *et al.* (2005).



**Figura 8.** Fotomicrografias das superfícies do esmalte dentário de *C. hyodon* e *N. platensis* retiradas sob o aumento de 35x de magnitude (Escala: 0,4mm). A: *C. hyodon* de Valle de Tarija, Bolívia (MACN Pv 532); B: *N. platensis* de Dom Pedrito, Rio Grande do Sul, Brasil (MN 2246-v); C: *N. platensis* de São Raimundo Nonato, Piauí, Brasil (MN 400-v). Siglas: AF: arranhões finos, AG: arranhões grosseiros, AC: arranhões cruzados, PP: perfurações pequenas, PG: perfurações grandes, PI: perfurações irregulares.



A importância do uso de diferentes categorias dentárias para inferências da dieta está no benefício de avaliar as estratégias alimentares das espécies a nível intra-específico, baseando-se nos padrões ontogenéticos. Como também, para táxons pretéritos, permite o fornecimento de informações da dieta em localidades fossilíferas que não apresentam um número amostral alto de espécimes dentários.

A característica substituição dentária horizontal dos proboscídeos quaternários pode facilitar a aplicação do uso de todos os dentes molariformes para inferências. Pois seus dentes são substituídos da região posterior para a região anterior nos ramos mandibulares e maxilares (Shoshani, 1998; Vaughan *et al.*, 2000; Mothé *et al.*, 2010). Enquanto um dente se encontra em uso, outro está sendo formado no bolso alveolar, simultaneamente (Shoshani, 1998; Vaughan *et al.*, 2000; Mothé *et al.*, 2010). Uma vez que o dente em uso se desgasta por completo ao longo do tempo, este é substituído gradualmente pelo que estava em formação, colocando o novo em posição de uso e o dente completamente desgastado é perdido (Figura 2; Shoshani, 1998; Vaughan *et al.*, 2000; Mothé *et al.*, 2010). Assim, todos os dentes assumem o mesmo posicionamento nas diferentes classes etárias do animal e, teoricamente, viabiliza a padronização da análise das cicatrizes no esmalte dentário, respeitando o posicionamento dos dentes na arcada e os diferentes níveis de desgastes dentários.

Entretanto, não há estudos na literatura que comprovem essa padronização da análise das cicatrizes nos esmaltes de diferentes tipos dentários em proboscídeos. A reconstrução da paleodieta dos mastodontes americanos realizadas por Green *et al.* (2005) pôde pressupor possíveis evidências da variação dos padrões de microdesgaste ao nível ontogenético. No entanto, a inferência é preliminar e apenas os segundos molares foram utilizados para reconstruir os hábitos alimentares da espécie.

Desta forma, com o intuito de confirmar essa hipótese para os gonfotérios, foram aqui aplicados testes de variância nos valores das cicatrizes encontrados em dentes decíduos e primeiros, segundos e terceiros molares permanentes para a espécie *N. platensis* associada às classes etárias: imaturo, subadulto, adulto, adulto maduro e adulto senil (Apêndice A; Mothé *et al.*, 2010). A espécie *C. hyodon* não foi incluída na comparação devido ao baixo número amostral que impossibilitaria resultados confiáveis.

Inicialmente, para testar se a padronização das cicatrizes ocorre com base na morfologia dentária ou ao nível ontogenético, foram aplicados testes estatísticos ANOVA de um fator nos valores de cada padrão de microdesgaste encontrados em tipos dentários iguais associados a classes etárias diferentes, e em dentes diferentes associados à mesma

classe. Não foi possível comparar todos os dentes devido ao número amostral baixo entre algumas faixas de idade, bem como alguns dentes associam a uma única faixa. Porém, a comparação se estende aos dentes decíduos e permanentes.

O teste estatístico notificou diferença significativa ( $p < 0,05$ ) apenas para o padrão de perfurações irregulares entre os terceiros molares associados às classes etárias de adultos maduros e senis ( $p=0,038$ ; Apêndice B.1). Enquanto que, nenhuma diferença foi notificada nos dentes associados a uma única classe (Apêndice B.2). Assim, os testes demonstram uma compatibilidade maior da padronização das diferentes cicatrizes ao nível etário nos gonfotérios, devido à substituição horizontal dos molariformes e, portanto, não se relacionam com as características morfológicas dos molariformes.

Posteriormente, os testes estatísticos ANOVA (um fator) foram repetidos para testar se os valores dos padrões de microdesgaste são comparáveis nas variadas classes (Apêndice B.3). O teste não indicou diferenças significativas ( $p > 0,05$ ; Apêndice B.3), atestando que os valores das cicatrizes observadas nos indivíduos de faixas etárias diferentes são semelhantes.

Apesar da comparação entre os espécimes de *N. platensis* não tenha diagnosticado valores estatisticamente diferentes, se assim houvessem poderiam estar relacionados a diferentes estratégias alimentares ao nível das classes etárias dos indivíduos. Embora, nem sempre seria possível fazer esse tipo de inferência, principalmente quando comparados com números amostrais menores, neste caso consideraria apenas variações individuais. No entanto, em caso de divergências muito amplas dos valores dos diferentes padrões, inviabilizaria as comparações entre diferentes tipos dentários, sendo apenas possível compará-los dentro de classes etárias iguais.

Os resultados aqui gerados demonstram a viabilidade no uso de todos os tipos dentários dos gonfotérios para inferências alimentares por meio de comparações com trabalhos prévios de microdesgaste com baixa magnitude. Desta forma, nesse presente estudo, foi possível avaliar as estratégias alimentares dos gonfotérios de diferentes classes etárias, por meio de comparações com os resultados do banco de dados de Solounias & Semprebon (2002), que apenas utilizou os segundos molares de ungulados adultos para inferências da dieta.

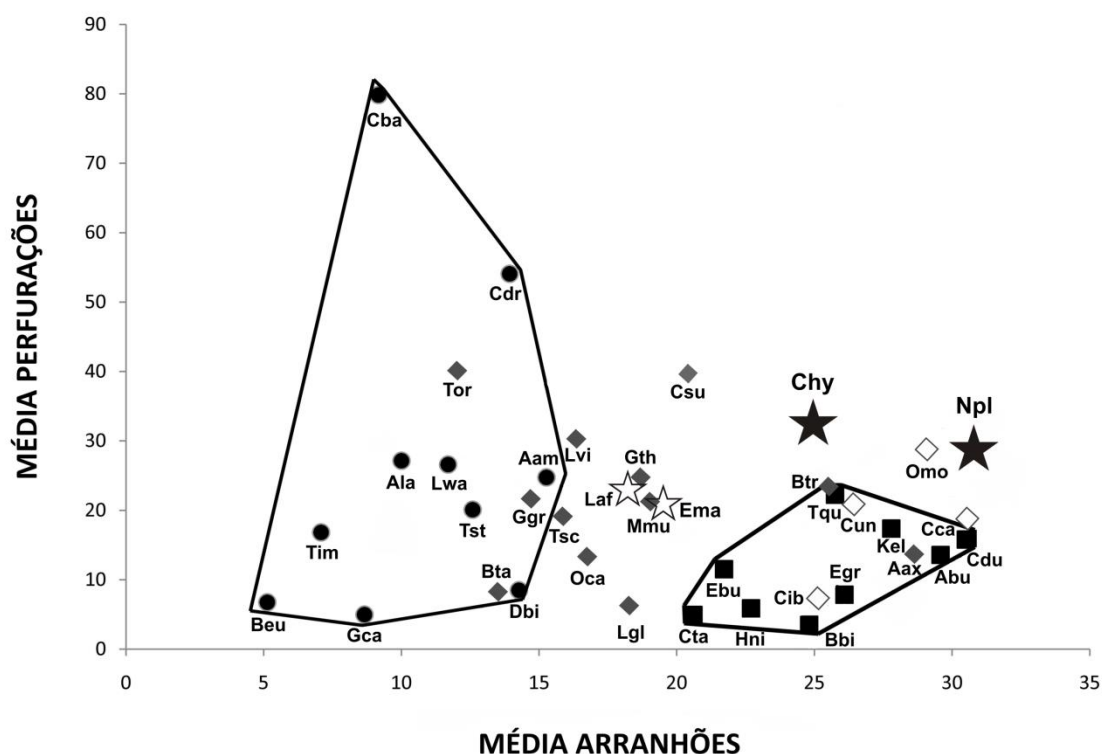
## 4.2. Inferências à paleodieta dos gonfotérios sul-americanos

Uma correlação entre os padrões de microdesgaste de indivíduos adultos das espécies de gonfotérios sul-americanos, com as de ungulados e elefantes atuais foi aqui promovida. Deste modo, os resultados do diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de ambas as espécies, comparados com os valores médios de táxons ramoneadores de folha, pastadores, generalistas e generalistas sazonais/regionais estão expressos na Figura 9. As médias elevadas dos respectivos padrões nos gonfotérios admitiram o posicionamento junto aos táxons atuais generalistas, próximo ao morfoespaço dos pastadores e definitivamente em oposição ao morfoespaço dos ramoneadores atuais (Figura 9).

Os valores médios de arranhões possuem maior poder discriminatório do que os de perfurações, assim permitem segregar os táxons entre os morfoespaços categóricos de dieta. Táxons com baixos valores médios de arranhões ao domínio dos ramoneadores com maior consumo de folhas (lado esquerdo do gráfico; Figura 9), e táxons com elevados valores médios de arranhões ao domínio dos pastadores ou generalistas (lado direito do gráfico; Figura 9). Generalistas sazonais ou regionais apresentam valores médios de arranhões que residem no morfoespaço dos ramoneadores, dos pastadores ou entre os respectivos morfoespaços (Figura 9; Semprebon *et al.*, 2011).

Uma proximidade na segregação entre as espécies de gonfotérios foi aqui comprovada (Figura 9). *Notiomastodon platensis* apresentou valores médios de arranhões maiores que os de *C. hyodon*, sugerindo uma afinidade maior a hábitos pastadores. *Cuvieronius hyodon* posicionou próximo à espécie de bovídeo atual e de hábitos mistos sazonais *Boselaphus tragocamelus* Pallas, 1766 e, *N. platensis* à espécie de bovídeo de hábitos mistos *Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780 (Figura 9). O posicionamento dos gonfotérios próximo a essas espécies indicam a afinidade entre os valores de arranhões e perfurações aos táxons de categoria alimentar mista.

A espécie *B. tragocamelus* comumente chamado de "Nilgó ou antílope-azul" é o maior antílope da Ásia (Leslie, 2008). A seleção entre os itens alimentares observados na espécie varia sazonalmente e inclui em geral espécies herbáceas e plantas lenhosas. As plantas lenhosas dominam a composição alimentar da espécie em florestas tropicais secas da Índia (Khan, 1994), bem como, uma importante variação sazonal para hábitos frugívoros foram registrados em indivíduos do mesmo país (Sankar & Vijayan, 1992).



**Figura 9.** Diagrama de dispersão dos valores médios de arranhões e perfurações de *N. platensis* e *C. hyodon*, comparados com os dados de ungulados atuais (Solounias & Semprebon, 2002) e elefantes modernos (Rivals *et al.*, 2012). Símbolos: ●: Ramoneador; ■: Pastador; ◆: Generalista Sazonal/Regional; ◇: Generalista. ★: Proboscídeos. Siglas: Proboscídeos: Chy: *Cuvieronius hyodon*, Npl: *Notiomastodon platensis*, Laf: *Loxodonta africana*, Ema: *Elephas maximus*. Ramoneador de folhas: Ala: *Alces alces*, Aam: *Antilocapra americana*, Beu: *Boocercus euryceros*, Cba: *Camelus bactrianus*, Cdr: *C. dromedarius*, Dbi: *Diceros bicornis*, Gca: *Giraffa camelopardalis*, Lwa: *Litocranius walleri*, Tim: *Tragelaphus imberbis*, Tst: *T. strepsiceros*. Pastadores: Abu: *Alcelaphus buselaphus*, Bbi: *Bison bison*, Cdu: *Cervus duvauceli*, Cta: *Connochaetes taurinus*, Ebu: *Equus burchelli*, Egr: *E. grevyi*, Hni: *Hippotragus niger*, Kel: *Kobus ellipsiprymnus*, Tqu: *Tetracercus quadricornis*. Generalistas sazonais ou regionais: Aax: *Axis axis*, Bta: *Budorcas taxicolor*, Csu: *Capricornis sumatraensis*, Ggr: *Gazella granti*, Gth: *G. thomsonii*, Lgl: *Lama glama*, Mmu: *Muntiacus muntjak*, Oca: *Ovis canadensis*, Tor: *Taurotragus oryx*, Tsc: *Tragelaphus scriptus*, Btr: *Boselaphus tragocamelus*, Lvi: *Lama vicugna*. Generalistas: Cca: *Cervus canadensis*, Cun: *C. unicolor*, Cib: *Capra ibex*, Omo: *Ovibos moschatus*.

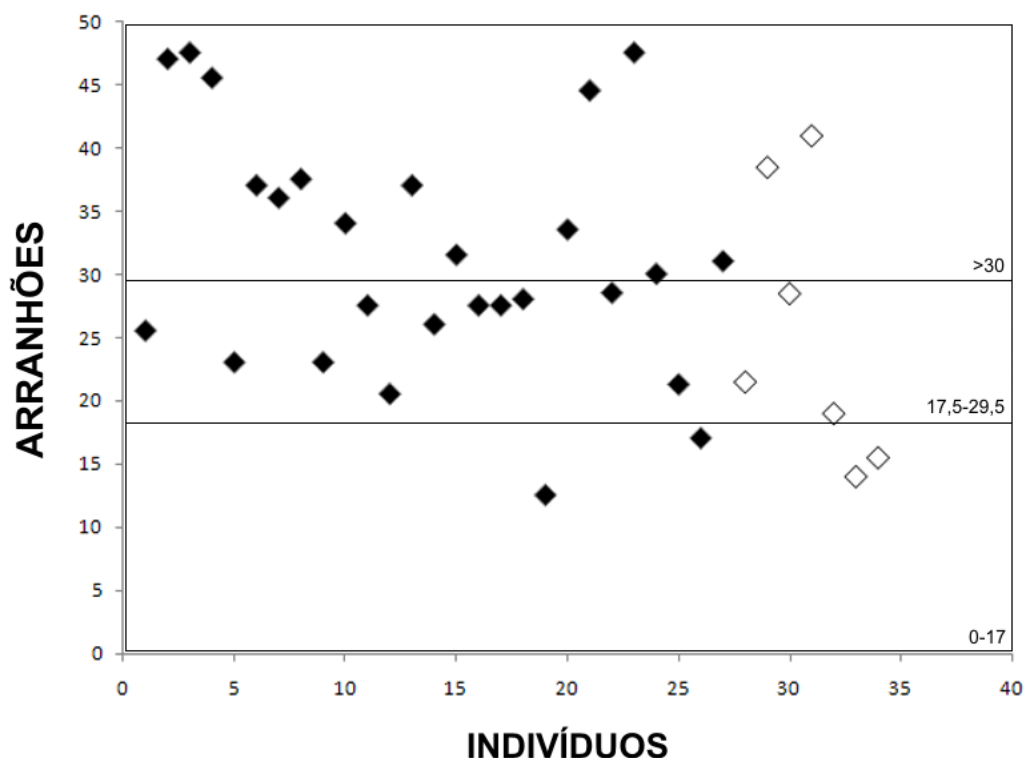
O boi-almiscarado, *Ovibos moschatus*, no entanto, é um bovívdeo nativo de regiões árticas do Canadá, Groelândia e do Alasca. A espécie apresenta um maior consumo anual por gramíneas, porém podem apresentar uma dieta mais diversa durante os meses de

verão. A dieta no verão compreende geralmente de plantas herbáceas e plantas arbóreas eudicotiledôneas do gênero *Salix* e *Betula* (Thing *et al.*, 1987; Oakes *et al.*, 1992). Em contrapartida, nos meses de inverno a dieta é geralmente mais restrita a gramíneas, ervas, briófitas, e raízes (Thing, 1991; Groves, 1997).

Diferentemente dos gonfotérios, as espécies generalistas de elefantes atuais, o elefante africano, *Loxodonta africana* Blumenbach, 1797, e o elefante asiático, *Elephas maximus* Linnaeus, 1758, apresentam valores médios de perfurações e arranhões mais baixos, que os fizeram segregar no diagrama de dispersão entre os morfoespaços de pastadores e ramoneadores (Figura 9). Esse posicionamento está relacionado a uma dieta mista com variações sazonais, onde o consumo entre plantas lenhosas e gramíneas é proporcionalmente equivalente. Embora os gonfotérios também tenham sido associados à categoria alimentar generalista, estes posicionaram próximos aos pastadores, sugerindo uma dieta mais rica em gramíneas quando relacionados aos proboscídeos viventes.

A distribuição dos valores médios de arranhões de cada indivíduo de *N. platensis* e *C. hyodon* possibilitou avaliar as estratégias alimentares do grupo (Figura 10). Com base nos valores das faixas de arranhões propostas por Solounias & Semprebon (2002), os gonfotérios sul-americanos apresentaram espécimes com valores de arranhões atribuídos às três categorias (0-17; 17,5-29,5 e 30 ou mais). Ambas as espécies possuem um padrão semelhante entre os valores médios de arranhões em seus indivíduos. *Notiomastodon platensis* exibe espécimes com números de arranhões compreendidos entre os valores 12,5 a 47,5, enquanto que, *C. hyodon* exibe valores entre 14 a 41. Esses resultados sugerem que os gonfotérios encontravam-se na zona de transição entre ramoneadores e pastadores.

A maior percentagem de indivíduos de *N. platensis* apresenta valores médios de arranhões altos com 51,8% de valores iguais ou maiores que 30, e apenas 7,5% dos indivíduos de *N. platensis* apresentam arranhões com valores médios entre 0 e 17. Todavia, *C. hyodon* apresenta 28% com valores médios de arranhões entre 0 e 17, e a grande maioria representando 42,8% de indivíduos possuem valores entre 17,5 e 29,5. A partir desses resultados percentuais sugere-se que ambas as espécies estão associadas a dietas generalistas, onde a variação alimentar poderia ocorrer de acordo com padrões sazonais ou regionais. Contudo, *C. hyodon* aparentemente possuía maior amplitude alimentar por apresentar valores percentuais mais equilibrados entre as diferentes faixas de arranhões, ao contrário de *N. platensis* que exibe valores percentuais maiores entre as faixas altas, no qual permite associá-lo ao hábito generalista com consumo predominante de gramíneas.



**Figura 10.** Diagrama de distribuição dos valores médios de arranhões dos indivíduos adultos de *N. platensis* (losango preto) e *C. hyodon* (losango branco). Os valores das faixas de arranhões baseiam-se em Solounias & Semprebon (2002).

Os resultados gerados nas análises de dispersão assemelham-se aos da análise discriminante. A figura 11 representa o gráfico resultante da análise discriminante dos gonfotérios comparados com os ungulados e elefantes vivos, utilizando resultados de todas as variáveis compiladas no estudo (Tabela 2).

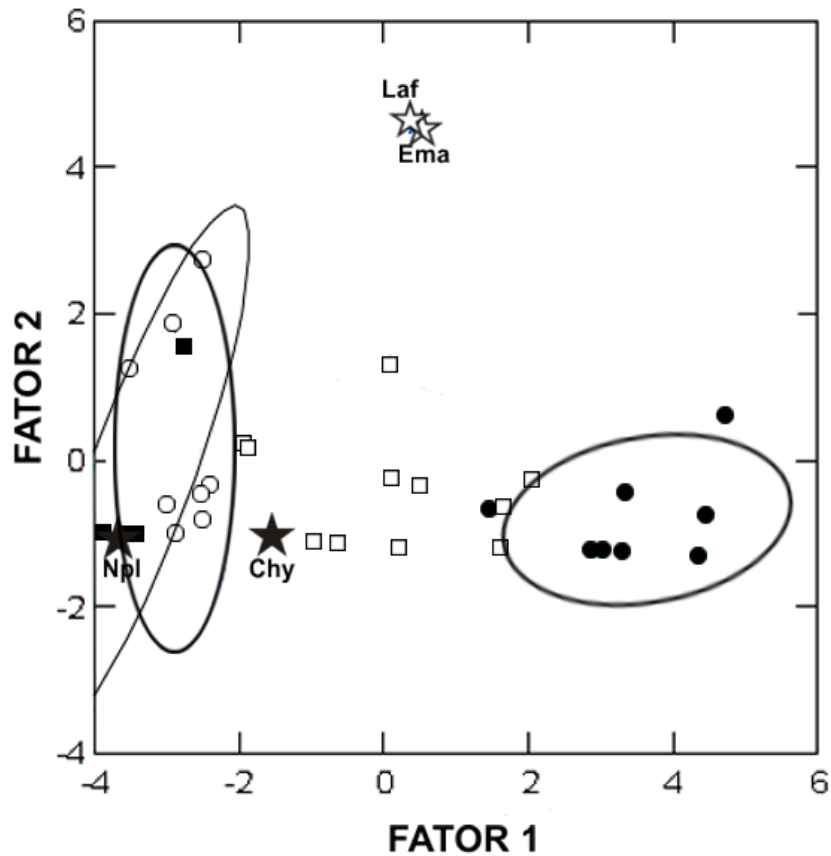
A etapa inicial da análise pôde identificar que a percentagem dos arranhões grosseiros e a percentagem de arranhões entre 0-17 foram as variáveis de microdesgaste mais diagnósticas para a discriminação da dieta dos grupos, constituindo assim um modelo mais preciso (Wilks' lambda = 0,038, F = 17,191,  $p = 0,000$ ). Com base na matriz de classificação *Jackknifed* obtida a partir desta análise discriminante (Tabela 3), as duas variáveis de microdesgaste selecionadas foram altamente eficazes na discriminação dos ramoneadores (90% de precisão), pastadores (55,5% de precisão), generalistas (75% de precisão) e generalistas sazonais/regionais (72,7% de precisão). Alguns táxons pastadores foram classificados erroneamente na categoria dos táxons generalistas, resultando uma menor percentagem de precisão para o discernimento categórico pastador. Muitos táxons generalistas avaliados apresentam valores percentuais próximos a pastadores, devido a uma

tendência maior pelo consumo de gramíneas. Portanto, isso justifica as menores percentagens de precisão no discernimento entre pastadores e generalistas.

**Tabela 2.** Sumário estatístico das variáveis de microdesgaste compilados no estudo de *C. hyodon* e *N. platensis*. Percentagens (%) de arranhões cruzados, perfurações grandes e perfurações irregulares calculadas para indivíduos com mais de quatro marcas na faceta dentária. Percentagens (%) das texturas e faixas dos arranhões calculadas de acordo com o predomínio nos indivíduos.

Variáveis de microdesgaste		
Táxon	<i>N. platensis</i>	<i>C. hyodon</i>
Número de dentes	29	7
Média perfurações	29,8	34
Média arranhões	32	25
% Arranhões cruzados	60,7	71,4
% Perfurações grandes	78,5	100
% Perfurações irregulares	64,3	85,7
% Arranhões finos	0	0
% Arranhões grosseiros	0	0
% Arranhões mistos	100	100
% Arranhões (0-17)	7,5	28,5

A análise discriminante pôde classificar o gonfotério *N. platensis* como generalista e *C. hyodon* como generalista sazonal ou regional (Figura 11). A diferença entre a classificação dos dois tipos de generalistas ocorreu, pois *N. platensis* apresentou baixas percentagens de indivíduos com valores de arranhões entre 0-17 (7,5%) em relação a *C. hyodon* que era um pouco mais elevado (28,5%; Tabela 2). Os proboscídeos vivos, *L. africana* e *E. maximus*, também foram classificados como generalistas sazonais/regionais, assim como, a espécie *C. hyodon*. Todavia, os valores de microdesgaste dessas espécies não se assemelham, devido ao posicionamento afastado observado no gráfico canônico (Figura 11).



**Figura 11.** Diagrama de dispersão dos escores canônicos dos gonfotérios, elefantes e ungulados atuais resultantes da análise discriminante (Solounias & Semprebon, 2002; Rivals *et al.*, 2012). Siglas: Chy: *Cuvieronius hyodon*, Npl: *Notiomastodon platensis*, Laf: *Loxodonta africana*, Ema: *Elephas maximus*. Símbolos: ●: Ramoneador; ○ Pastador; □: Generalista Sazonal/Regional; ■: Generalista.

**Tabela 3.** Matriz de classificação *Jackknifed* obtida através da análise discriminante. Siglas: R: ramoneador, P: pastador, G: generalista, G S/R: generalista sazonal/regional.

Dieta	R	P	G	G S/R	% Precisão
R	9	0	0	1	90
P	0	5	4	0	55,5
G	0	1	3	0	75
G S/R	1	2	0	8	72,7
Total	10	8	7	9	73,5

Por fim, o dendrograma hierárquico de *clusters* de proboscídeos e ungulados gerados através das comparações com as variáveis da Tabela 2, pôde subdividir em sete



principais *clusters* (Figura 12). As subdivisões foram com base nas percentagens das texturas dos arranhões e seus valores médios nos indivíduos, bem como, nas percentagens de arranhões cruzados e padrões grosseiros (perfurações grandes e irregulares).

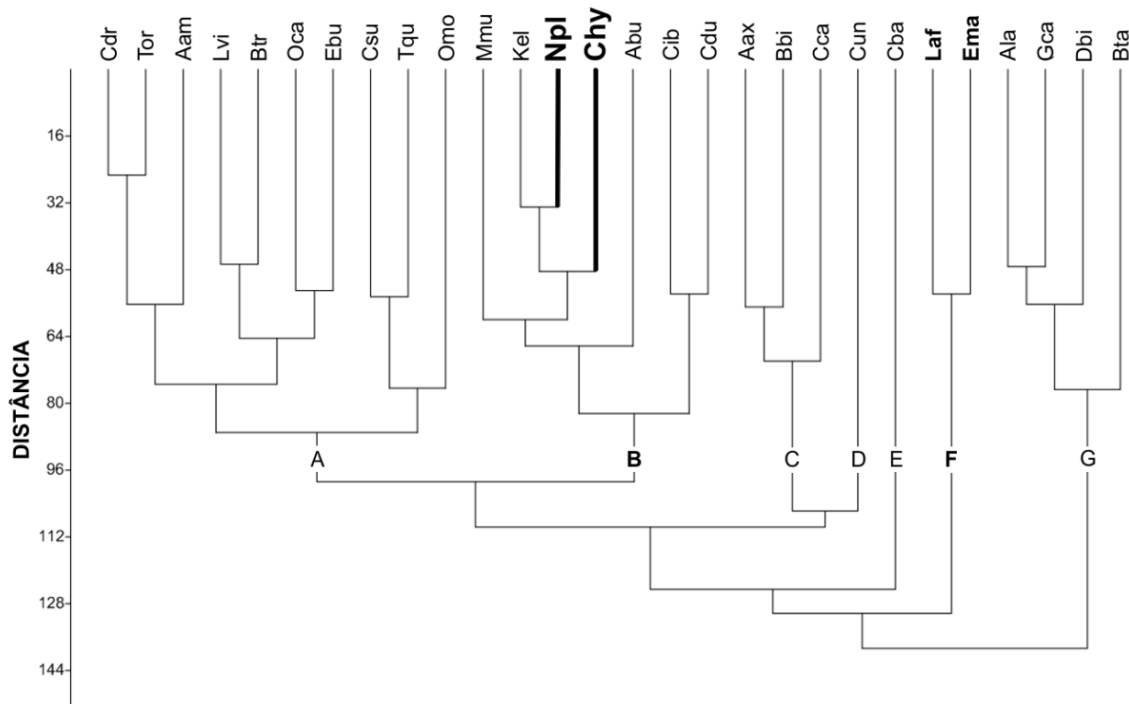
Os gonfotérios associaram aos *clusters* dos ungulados generalistas e pastadores, que apresentam maiores percentagens de indivíduos com arranhões finos ou mistos (finos e grosseiros), percentagens baixas e altas dos valores de arranhões compreendidos entre 0 e 17, e altas percentagens de perfurações grandes, irregulares e arranhões cruzados no esmalte dentário (Figura 12, *Cluster B*; Anexo A).

Desta forma, *N. platensis* apresentou maior similaridade com os padrões de microdesgaste da espécie pastadora *Kobus ellipsiprymnus* Ogilby, 1833 (Figura 12, *Cluster B*). Ambas as espécies apresentam percentagens semelhantes de arranhões cruzados, perfurações grandes e perfurações irregulares. As percentagens de indivíduos com arranhões mistos no esmalte dentário são maiores, como também, as percentagens dos valores médios de arranhões compreendidos entre 0 e 17 são extremamente baixas (Tabela 2; Anexo A). O hábito alimentar do antílope *K. ellipsiprymnus* é geralmente apresentado como um regime pastador quando as espécies de plantas são abundantes em seu habitat, porém durante as estações secas podem assumir uma dieta mista com aproximadamente 35% da dieta voltada ao consumo de árvores forrageiras na África Meridional (Kassa *et al.*, 2008).

O gonfotério *C. hyodon*, também demonstrou proximidade aos padrões das espécies mencionadas (Figura 12, *Cluster B*). Entretanto, *C. hyodon* divergiu destas por apresentar uma média maior de perfurações pequenas e maior percentagem dos valores médios de arranhões na categoria mais baixa (Tabela 2). Outras espécies com dietas generalistas e pastadoras compunham o *cluster*, essas incluíram: a generalista sazonal/regional, *Muntiacus muntjak* Zimmermann, 1780, a generalista, *Capra ibex* Linnaeus, 1758, e as pastadoras, *Alcelaphus buselaphus* Pallas, 1766 e *Cervus duvaucelii* Cuvier, 1823. As mesmas divergiram das demais de acordo com as percentagens dos padrões grosseiros (Figura 12, *Cluster B*).

Todas as análises estatísticas realizadas no presente estudo revelaram que as espécies de gonfotérios apresentam semelhanças entre seus padrões de microdesgaste (Figuras 9-12). Ambas possuem valores médios de perfurações e arranhões altos, bem como altas percentagens de padrões grosseiros, e as texturas dos arranhões no esmalte dentário são mistas (Tabela 2). Esses resultados são referentes a uma dieta mista similar, onde o consumo por plantas lenhosas promoveram altas frequências dos diferentes tipos de

perfurações, bem como a textura mista dos arranhões. Apesar de também apresentarem indivíduos com valores dos arranhões típicos de ramoneadores (0-17), a baixa percentagem (Tabela 2) sugere que os gonfotérios consumiam maiores proporções de gramíneas, sendo esse consumo mais significativo para a espécie *N. platensis*.



**Figura 12.** Análise hierárquica de *clusters* utilizando todas as variáveis de microdesgaste de *N. platensis* e *C. hyodon*, em comparação com os táxons ungulados e elefantes (Solounias & Semprebon, 2002; Rivals *et al.*, 2012). Letras de A-G indicam os principais *clusters* avaliados. Siglas: Proboscídeos: Chy: *Cuvieronius hyodon* (negrito), Npl: *Notiomastodon platensis* (negrito), Laf: *Loxodonta africana*, Ema: *Elephas maximus*. Ramoneador de folhas: Cdr: *Camelus dromedarius*, Cba: *C. bactrianus*, Aam: *Antilocapra americana*, Ala: *Alces alces*, Gca: *Giraffa camelopardalis*, Dbi: *Diceros bicornis*. Pastadores: Ebu: *Equus burchelli*, Tqu: *Tetracercus quadricornis*, Kel: *Kobus ellipsiprymnus*, Abu: *Alcelaphus buselaphus*, Cdu: *Cervus duvauceli*, Bbi: *Bison bison*. Generalistas sazonais/ regionais: Tor: *Taurotragus oryx*, Lvi: *Lama vicugna*, Btr: *Boselaphus tragocamelus*, Oca: *Ovis canadensis*, Csu: *Capricornis sumatraensis*, Mmu: *Muntiacus muntjak*, Aax: *Axis axis*, Bta: *Budorcas taxicolor*. Generalistas: Omo: *Ovibos moschatus*, Cib: *Capra ibex*, Cca: *Cervus canadensis*, Cun: *C. unicolor*.

Os elefantes constituíram um *cluster* a parte e localizaram-se entre os *clusters* dos ramoneadores (Figura 11, *Clusters* E e G) no dendrograma (Figura 12, *Cluster* F). Os indivíduos apresentam percentagens de arranhões unicamente grosseiros, percentagens

altas de arranhões associados aos valores entre 0 e 17, e padrões grosseiros equilibradamente altos, que refletem uma dieta constituinte com grandes proporções do consumo de plantas lenhosas (Anexo A).

Estudos sobre o comportamento alimentar de elefantes corroboram com os resultados de microdesgaste. Os elefantes são herbívoros generalistas, cuja dieta inclui gramíneas, ervas, cascas, frutos e folhas de árvore/arbustos (Haynes, 1991). A seleção entre os itens alimentares são de acordo com a sazonalidade e a melhor qualidade nutricional entre os compostos alimentares (O'Connor *et al.*, 2007; Wolley *et al.*, 2009).

As folhagens, plantas herbáceas e frutos são os itens alimentares que oferecem a maior taxa de consumo por células solúveis. Estas são compostas por proteínas, açúcares e lipídios e, desta forma, possuem maior facilidade na digestão. Por sua vez, alimentos como galhos, troncos e cascas apresentam células com paredes fibrosas, constituídas com alto teor de celulose e lignina que são lentamente digeridas (O'Connor *et al.*, 2007).

A concentração de proteínas nas plantas arbóreas é até duas vezes maiores que os das gramíneas durante as estações de crescimento e, portanto, favorece o consumo constante desses itens pelos elefantes durante todo o ciclo anual. As gramíneas, por sua vez, são os itens alimentares preferidos nas estações úmidas, período pelo qual a taxa de proteína é mais elevada (Haynes, 1991; Topps, 1997; O'Connor *et al.*, 2007). Durante algumas semanas após o início da estação chuvosa, a dieta dos elefantes africanos é constituída por até 60% de gramíneas (Cerling *et al.*, 2004), enquanto que em elefantes asiáticos a quantidade de gramíneas na dieta durante a estação chuvosa pode chegar até 90% (Sukumar & Ramesh, 1992). A ingestão de plantas senescentes, no entanto, é evitada por conta da falta de conteúdo celular (O'Connor *et al.*, 2007).

A distância entre os *clusters* dos gonfotérios e elefantes no dendrograma reflete uma diferença entre a composição das dietas. Os resultados de microdesgaste para os gonfotérios revelaram que estes também eram generalistas sazonais, e possivelmente apresentavam estratégias alimentares semelhantes aos dos elefantes atuais, porém o consumo de gramíneas era mais extensivo e aparentemente não restringia apenas as estações chuvosas.

Resultados semelhantes sobre a paleodieta das espécies podem ser vistos em estudos isotópicos e de cálculo dentário em espécimes provenientes de diversas localidades na América do Sul (Macfadden *et al.*, 1994; MacFadden & Shockey, 1997; Sánchez *et al.*, 2003, 2004; Alberdi *et al.*, 2008; Asevedo *et al.*, 2012a; Dantas *et al.*, 2013b). Esses

estudos serão melhores detalhados na seção a seguir, onde as estratégias alimentares dos gonfotérios de diversas localidades sul-americanas foram reconstituídas.

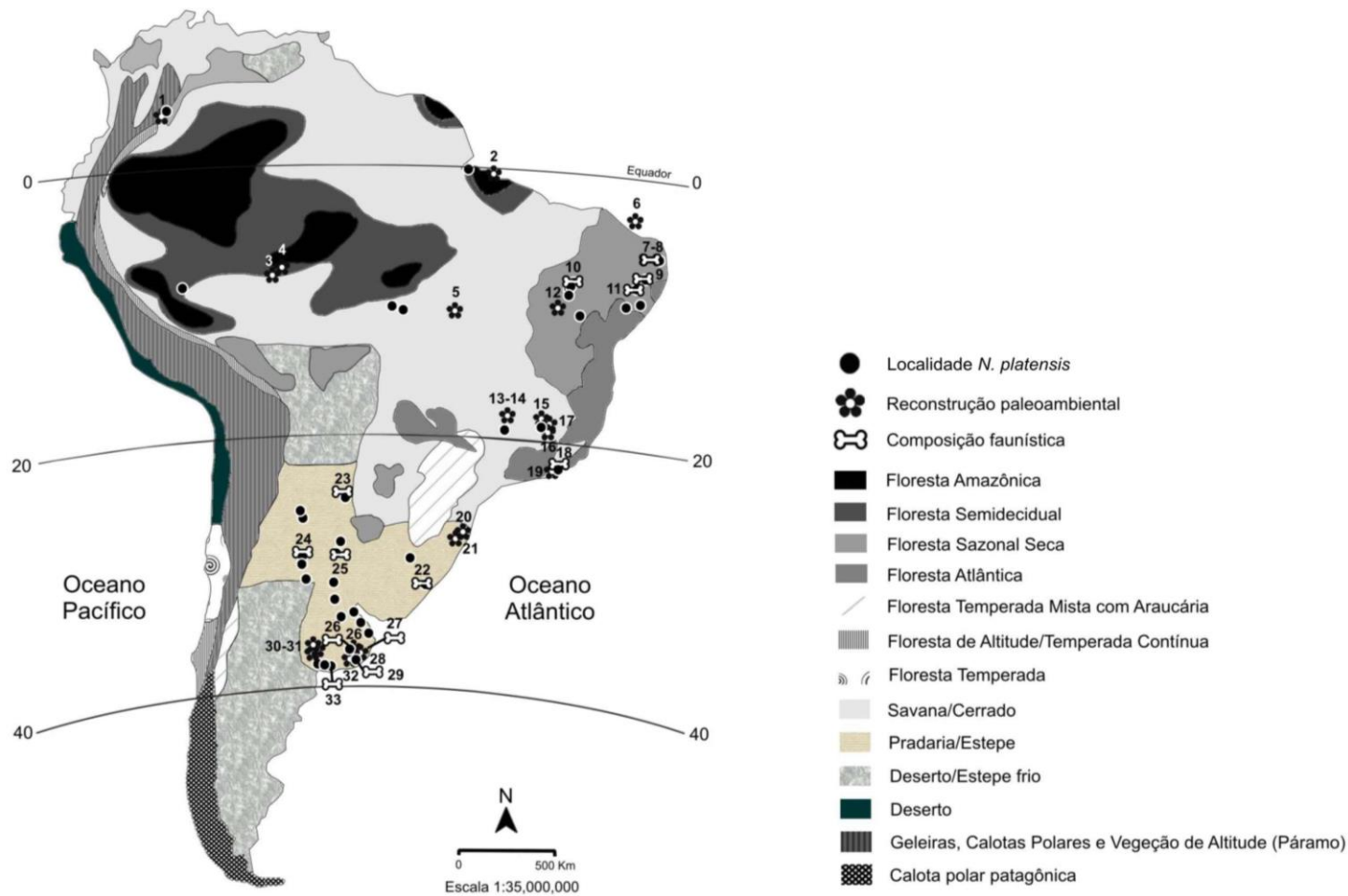
### **4.3. Diversidade das estratégias alimentares dos gonfotérios pleistocênicos da América do Sul**

As comparações realizadas com os táxons atuais no estudo anterior sugeriram uma dieta mista similar para as espécies de gonfotérios sul-americanos. No entanto, algumas questões precisam ser esclarecidas a respeito do reconhecimento das estratégias alimentares em (i) indivíduos de classes etárias diferentes provenientes de mesma localidade/região e, em (ii) indivíduos de diferentes localidades/regiões pleistocênicas na América do Sul.

Desta forma, a viabilidade do uso de diferentes tipos dentários confirmado no presente estudo permitiu inferir por meio de uma avaliação minuciosa os padrões alimentares de espécimes atribuídos a diferentes classes etárias e localidades pleistocênicas sul-americanas. Uma revisão dos estudos prévios sobre a paleodieta do grupo, e sobre o paleoambiente das localidades sul-americanas, proporcionou o enriquecimento das informações para a reconstituição da paleoecologia dos Gomphotheriidae na América do Sul.

Os espécimes de *N. platensis* são associados ao Pleistoceno Final e, portanto, as localidades de seus espécimes foram plotadas no mapa reconstituído com a estimada distribuição fitogeográfica durante o Último Máximo Glacial - UMG (Figura 13; Clapperton, 1993; Vivo & Carmignotto, 2004; Anhof *et al.*, 2006; Carnaval & Moritz, 2008; Werneck *et al.*, 2011; França *et al.*, 2015). As localidades dos espécimes de *N. platensis* agrupam em cinco ecorregiões, distinguidas de acordo com suas regiões geográficas e condições ambientais similares. As ecorregiões discernidas foram: Planalto de Bogotá, Bacia Amazônica, Nordeste brasileiro, Sudeste brasileiro, e Sul do Brasil e Argentina. Os biomas constituintes incluíam vegetações de altitude, florestas semidecíduais, florestas sazonais secas, floresta atlântica, savanas e campos/estepes.

A ecorregião de Valle de Tarija representa a única localidade de *C. hyodon* avaliada no presente estudo. Esta não foi plotada no mapa fitogeográfico devido à associação de seus espécimes ao Pleistoceno Médio. Desta forma, seguindo uma ordem cronológica essa será a primeira ecorregião a ser discutida.



**Figura 13.** Mapa da América do Sul com a estimada distribuição fitogeográfica do Pleistoceno Final durante o Último Máximo Glacial - UMG (Clapperton, 1993; Vivo & Carmignotto, 2004; Anhuf *et al.*, 2006; Carnaval & Moritz, 2008; Werneck *et al.*, 2011; França *et al.*, 2015). Pontos de ocorrência das localidades dos espécimes de *N. platensis* avaliados no estudo e, das localidades com informações sobre reconstrução paleoambiental/paleoclimática do Pleistoceno Final/Holoceno estão aqui representadas. Maiores informações sobre as localidades dos estudos acessados estão contidas na Tabela 4.

**Tabela 4.** Sumário com informações das localidades, datações e métodos de trabalhos com inferências à reconstrução paleoambiental/paleoclimática do Pleistoceno Final/Holoceno.

Número	Sítio	Coordenada	Altitude (m)	Idade (anos A.P.)	Método	Referência
1	Planalto de Bogotá (CO)	4°19'N, 73°40'O	2250	3,2 Ma - 27 ka	Palinológico	Hooghiemstra & Ran (1994)
2	Lago Arari (PA, BR)	0°35'S, 49°06'O	12	50 - 0 Ka	Palinológico	Miranda (2010)
3	Porto Velho (RO, BR)	8° 43'S, 63°58'O	84	17- 0 Ka	Isótopo de carbono	Freitas <i>et al.</i> (2001)
4	Humaitá (AM, BR)	7° 38'S, 63°04'O	54	17- 0 Ka	Isótopo de carbono	Freitas <i>et al.</i> (2001)
5	Lagoa da Confusão (TO, BR)	10°38'S, 49°43'O	184	12 - 0 Ka	Palinológico	Behling (2002)
6	Geo B 3104-1 (CE, BR)	3°40'S, 37°43'O	-	42 – 8,5 Ka	Palinológico	Behling <i>et al.</i> (2000)
7	Campina Grande (PB, BR)	7°11'S, 36° 3'O	551	-	Composição faunística e tafonomia	Bergqvist <i>et al.</i> (1997)
8	Taperoá (PB, BR)	7° 15' S, 36° 57'O	532	-	Composição faunística e tafonomia	Bergqvist <i>et al.</i> (1997)
9	Lage Grande (PE, BR)	8°25'S, 36°43'O	743	-	Composição faunística e tafonomia	Araújo-Júnior <i>et al.</i> (2013a)
10	Toca da Janela da Barra do Antônio (PI, BR)	08°48'S, 42°25'O	397	-	Composição faunística	Guérin <i>et al.</i> (2002)
11	Fazenda Ovo da Ema (AL, BR)	09°22'S, 37°24'O	311	-	Composição faunística e tafonomia	Silva (2008)
12	Vale do Rio Icatu (BA, BR)	10°24'S, 43°13'O	478	10,9 - 0,8 Ka	Palinológico	De Oliveira <i>et al.</i> (1999)
13	Salitre (MG, BR)	19°S, 46°46'O	1050	50 - 0 Ka	Palinológico	Ledru <i>et al.</i> (1996)
14	Serra Negra (MG, BR)	19°S, 46°45'O	1170	50 - 0 Ka	Palinológico	Oliveira (1992)
15	Bacia dos Olhos (MG, BR)	19°38'S, 43°54'O	730	20 - 0 ka	Palinológico	Oliveira (1992)

**Tabela 4.** Continuação.

Número	Localidade	Coordenada	Altitude (m)	Idade (anos A.P.)	Método	Referência
16	Bacia do rio Marcujá (MG, BR)	20°21'S, 43° 40'O	1100	32 - 5 Ka	Palinológico	Gomes <i>et al.</i> (2002)
17	Catas Altas (MG, BR)	20°05'S, 43°22'O	755	48 - 18 Ka	Palinológico	Behling & Lichte (1997)
18	São José de Itaboraí (RJ, BR)	22°50'S, 42°52'O	34	-	Composição faunística, litologia e tafonomia	Price & Campos (1970); Araújo-Júnior <i>et al.</i> (2013b)
19	Lagoa de Itaipú (RJ, BR)	22°57'S, 43° 01'O	172	38,4 - 0,940 Ka	Palinológico	Bartholomeu (2010)
20	Cambará do Sul (RS, BR)	29°03' S, 50°06' O	1040	42, 8 - 0,05 Ka	Palinológico	Behling <i>et al.</i> (2004)
21	São Francisco de Paula (RS, BR)	29°29'S, 50°37'O	911	25 - 0 Ka	Palinológico	Leonhardt (2007)
22	Arroio Chuí (RS, BR)	33° 31'S, 53° 22'O	23	-	Composição faunística e tafonomia	Pereira (2014)
23	Laguna Blanca (FO, AR)	25° 7'S, 58°14'O	80	130-8 Ka	Composição faunística	Alcaraz & Zurita (2004)
24	San Francisco (CBA, AR)	31°26'S, 62°05'O	119	130-8 Ka	Composição faunística	Zurita <i>et al.</i> (2007)
25	Arroyo Ensenada (ER, AR)	32° 3'S, 60°38'O	59	130-8 Ka	Composição faunística	Noriega <i>et al.</i> (2004)
26	Empalme Querandíes (BA, AR)	37° 00'S, 60° 07'O	180	10,7 - 0,91 Ka	Palinológico	Prieto (2000)
26	Empalme Querandíes (BA, AR)	37° 00'S, 60° 07'O	180	30-6 Ka	Composição faunística	Prado & Alberdi (1999)
27	Santa Clara (BA, AR)	37°50'S, 57°30'O	6	21-7 Ka	Composição faunística	Prado & Alberdi (1999)
28	Cerro La China (BA, AR)	37° 57'S, 58° 37'O	150	10,6 - 0,9 Ka	Palinológico	Prieto (2000)
29	Paso Otero, Río Quequén Grande (BA, AR)	38° 9'S, 59°10'O	105	30-6 Ka	Composição faunística	Prado & Alberdi (1999)
30	Sauce Grande (BA, AR)	38° 29'S, 61° 47'O	100	126 - 15 Ka	Palinológico	Prieto (2000)
31	Napostá Grande (BA, AR)	38° 21'S, 62° 20'O	180	126 - 85 Ka	Palinológico	Prieto (2000)

**Tabela 4.** Continuação.

<b>Número</b>	<b>Localidade</b>	<b>Coordenada</b>	<b>Altitude</b>	<b>Idade (anos A.P.)</b>	<b>Método</b>	<b>Referência</b>
31	Napostá Grande (BA,AR)	38° 32'S, 62° 03'O	87	126 - 85 Ka	Palinológico	Prieto (2000)
32	La Horqueta II (BA, AR)	38° 18'S, 58° 49'O	40	19,8 - 0,140 Ka	Palinológico	Prieto (2000)
33	Quequén Salado-Indio Rico (BA, AR)	38°23'S, 60°17'O	108	30-6 Ka	Composição faunística	Prado & Alberdi (1999)



### 4.3.1. Pleistoceno Médio: Ecorregião 1 - Valle de Tarija

Essa ecorregião é representada pela a bacia do Valle de Tarija, no sul da Bolívia (21°33'S, 64°45'O; Figura 6). A bacia representa um dos depósitos fossilíferos mais ricos em termos de diversidade e preservação de mamíferos endêmicos e imigrantes da América do Sul, associados à Idade de Mamíferos Terrestres Sul-americanos (SALMA) Ensenadense (Pleistoceno Médio; Macfadden & Shockey, 1997).

O único integrante de Proboscidea na região é *C. hyodon*, e de acordo com as inferências da dieta realizados nos indivíduos adultos nesse estudo (Seção 4.2), foi possível notar a grande amplitude alimentar que o táxon apresentava (Figura 14). A espécie possivelmente variava a dieta sazonalmente ou regionalmente entre plantas lenhosas e herbáceas, sendo as gramíneas constituintes importantes na dieta destes gonfotérios.

Os testes de variância ANOVA (um fator) dos espécimes atribuídos a diferentes classes etárias foram realizados respectivamente para os valores médios de todos os padrões de microdesgaste (Apêndice A e C.1) Desta forma, foi possível notificar diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) para os padrões de perfurações ( $p=0,027$ ), arranhões ( $p=0,039$ ), perfurações grandes ( $p=0,007$ ), perfurações irregulares ( $p=0,003$ ) e arranhões finos ( $p=0,022$ ; Apêndice C.1).

O método de comparação pareado de Tukey pôde evidenciar que somente os espécimes imaturos apresentam valores estatisticamente divergentes das demais classes (Apêndice C.1). Assim, os juvenis possuem valores maiores dos diferentes tipos de perfurações (pequenas, grandes e irregulares) quando comparados com subadultos ( $p=0,017$ ;  $p=0,003$ ;  $p=0,011$ ), adultos (perfurações irregulares  $p=0,04$ ), adultos maduros ( $p=0,02$ ;  $p=0,01$ ;  $p=0,002$ ) e adultos senis ( $p=0,019$ ;  $p=0,006$ ;  $p=0,002$ ). Como também, apresentam valores estatisticamente mais baixos de arranhões, incluindo os finos, quando comparados com os adultos senis ( $p=0,049$ ;  $p=0,029$ ; Apêndice C.1).

Os valores bastante elevados de perfurações e padrões grosseiros nos estudos de microdesgaste geralmente são associados à ingestão de partículas exógenas (King *et al.*, 1999; Solounias & Semprebon, 2002). Em vista disso, esses valores observados nos esmaltes dentários dos imaturos de *C. hyodon*, associam-se as estratégias de forrageio alimentar. Em indivíduos jovens de elefantes, por exemplo, os itens alimentares consumidos são aqueles que possuem maior facilidade de acesso, devido à limitação física (Woolley *et al.*, 2011). Assim, possivelmente os itens alimentares selecionados por esses

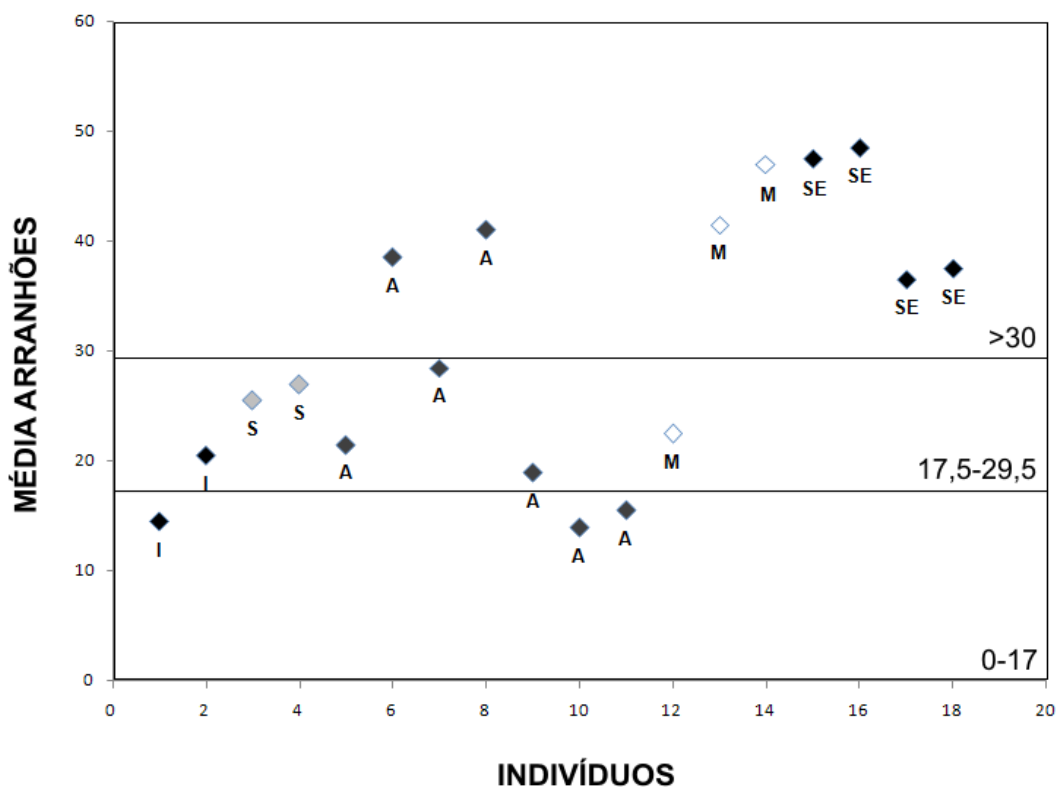
gonfotérios imaturos estariam mais próximos do solo e, portanto, mais sujeitos a aderência de partículas minerais.

Ao avaliar as médias de arranhões desses juvenis foi possível notá-los associados às faixas de ramoneadores e pastadores, indicando uma possível dieta mista semelhante aos adultos (Figura 14). Deste modo, os valores médios dos diferentes tipos de perfurações observados em seus esmaltes dentários (Tabela 5), também poderiam estar relacionados ao consumo de plantas lenhosas, embora, esse fato não contribua com os valores excessivos.

Os indivíduos subadultos demonstram valores médios de arranhões associados à categoria trófica de pastadores (Figura 14). O valor médio de perfurações é similar aos de arranhões e as perfurações grandes e irregulares são baixas, diferenciando dos valores observados nos imaturos (Tabela 5). Estes indivíduos estavam possivelmente consumindo apenas gramíneas, deste modo, a ausência de plantas lenhosas na dieta e a baixa contaminação por partículas minerais podem ter contribuído para os valores diferenciados encontrados nos imaturos.

Os indivíduos adultos maduros e senis, por sua vez, estavam apresentando uma dieta mista similar. Estes possuem valores médios de arranhões associados à pastadores e generalistas (Figura 14). As médias de perfurações, bem como as de perfurações grandes e irregulares são baixas (Tabela 5), e sugerem uma dieta com maior proporção de gramíneas entre os indivíduos mais velhos.

Através desses resultados, presume-se que os indivíduos de diferentes classes etárias possuíam uma dieta mista similar, com exceção apenas dos subadultos que foram atribuídos a categoria trófica de pastadores. Ainda, é aqui estimado, que as plantas herbáceas incluindo entre essas as gramíneas, eram a base da constituição alimentar da espécie *C. hyodon* em Tarija. Os indivíduos subadultos, adultos maduros e senis avaliados, provavelmente estavam consumindo maiores proporções de gramíneas. Enquanto que, os imaturos e adultos apresentavam uma dieta mais ampla, onde foi possível notar alguns espécimes possuindo valores de arranhões associados a hábitos restritos de ramoneadores.



**Figura 14.** Diagrama de dispersão dos valores médios de arranhões dos indivíduos de *C. hyodon*. Siglas: I: imaturo, S: subadulto, A: adulto, M: adultos maduros, SE: adultos senis. Valores comparados com Solounias & Semprebon (2002).

Estudos prévios de isótopos de carbono da espécie em Tarija, bem como da reconstituição paleoambiental da região, demonstram resultados que corroboram com as informações geradas nesse estudo. Inicialmente, os estudos isotópicos prévios para espécimes de *C. hyodon* inferiram uma dieta generalista com maiores adaptações ao consumo de gramíneas (Macfadden *et al.*, 1994). Posteriormente, os proboscídeos de Tarija foram atribuídos unicamente a hábitos pastadores (Macfadden & Shockey, 1997). Uma possível mudança estratégica sazonal entre a ingestão de gramíneas C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> para a espécie foi ainda indicada, onde *C. hyodon* consumia maiores proporções de gramíneas C<sub>3</sub> em períodos mais frios, ao passo que em períodos mais quentes consumiam maiores proporções de gramíneas C<sub>4</sub> (Macfadden, 2000). Por último, uma dieta mista foi inferida por Sánchez *et al.* (2004).

**Tabela 5.** Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste com a estimada dieta de *C. hyodon*. Siglas: N: número total de dentes, MP: média perfurações, MA: média arranhões, MPG: média perfurações grandes, MPI: média perfurações irregulares, MAC: média arranhões cruzados, MAF: média arranhões finos, MAG: média arranhões grosseiros; G S/R: generalista sazonal/regional, P: pastador, G/P: generalista com tendência a hábito pastador.

Classe Etária	N	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG	Dieta
Imaturo	2	50	17,5	22	13,5	6,5	14	3,5	G S/R
Subadulto	2	28,7	26,2	3	4,7	5	22	4,2	P
Adulto	7	33,9	25,4	10,3	6,3	5,6	19,7	5,7	G S/R
Adulto Maduro	3	29,3	37	5,5	2,7	10,2	28,8	8,2	G/P
Adulto Senil	4	29,1	42,5	4,4	3	10	36,1	6,3	G/P

Yoshida & Yamazaki (1982) analisaram a palinoflora do Pleistoceno provenientes da localidade de Tolomosa a 10 km do centro da cidade de Tarija, e puderam notar a enorme representatividade de grãos de pólen referentes à família Poaceae, que constituiu cerca de 97% dos grãos de pólen observados. Apenas 3% incluíram grãos de pólen referentes às leguminosas da família Fabaceae e as herbáceas da família Asteraceae. Segundo os autores a região de Tarija era dotada de um clima predominantemente seco, composta por amplas áreas de pradarias constituídas de algumas árvores e arbustos esparsos mais concentrados nas margens de rios e lagos.

Evidências de que a região poderia ser provida de grandes lagos perenes durante o Pleistoceno Médio foi sugerido por Chandler (1996). O autor apresentou uma lista faunística de uma coleção de aves fósseis da localidade de Padcaya, extensão ao sul da bacia de Tarija, contendo uma grande representatividade de espécies de aves aquáticas. Os registros dessas aves indicam a presença desses lagos para o assentamento, alimentação, e, possivelmente, habitat migratório das espécies durante os períodos de inverno.

Assim, através da ampla contribuição dos estudos aqui mencionados unidos aos resultados desse trabalho, conclui-se que os gonfotérios de Tarija estavam selecionando maiores quantidades de gramíneas devido à grande contribuição das gramíneas na fitofisionomia local durante o Pleistoceno Médio. Portanto, não se exclui a possibilidade de que as plantas lenhosas eram importantes constituintes para a dieta de *C. hyodon*. A

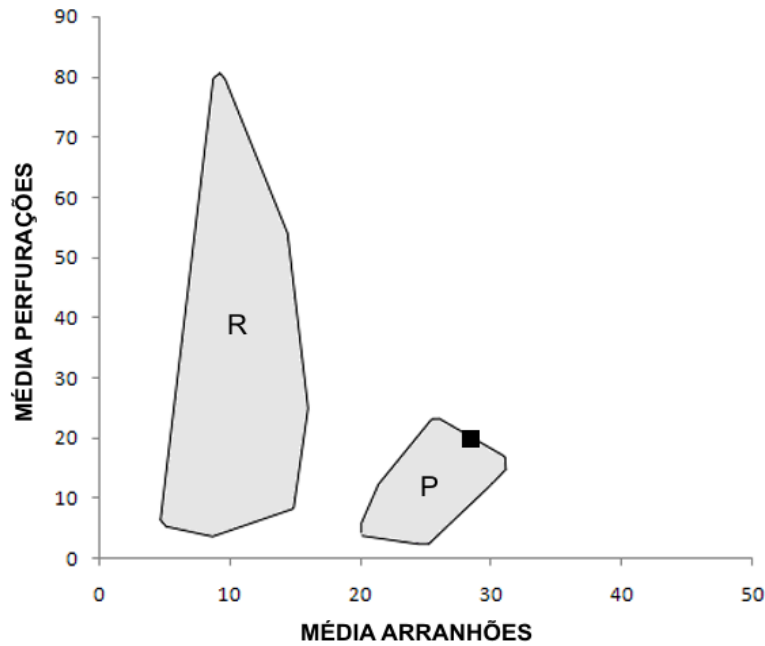
espécie possivelmente apresentava adaptações a hábitos generalistas durante um regime sazonal mais frio consumindo desta forma maiores proporções de plantas C<sub>3</sub>, e durante um período mais quente a espécie assumia um hábito de forrageio adaptado ao consumo de plantas C<sub>4</sub>.

#### **4.3.2. Pleistoceno Final: Ecorregião 2 - Planalto de Bogotá**

A primeira ecorregião avaliada para a espécie *N. platensis* restringe-se ao extremo norte da América do Sul no planalto de Bogotá, cordilheira oriental da Colômbia (4°30' N, 73°45' O; Figuras 6 e 13). O planalto se integra ao ecossistema tropical andino, e, possui cerca de 2600 m de altitude acima do nível do mar. A região está cercada por montanhas que chegam até 4000 m, sendo drenada pelo rio Bogotá e seus tributários (Helmens, 1988).

A bacia de Bogotá caracteriza-se por constituir de depósitos lacustres associados principalmente à idade Pleistocênica (Helmens, 1988). Com base nos registros polínicos e nas flutuações dos níveis de água na bacia durante o Quaternário (*i.e.*, últimos 2,4 Ma), a região do planalto de Bogotá é marcada por vários períodos de mudanças climáticas, que foram impactantes sobre sua cobertura vegetal. Nos períodos glaciais os elementos polínicos do ecossistema neotropical de montanha Páramo eram os dominantes, enquanto que em períodos interglaciais a significância se estendia aos elementos de Floresta Andina (Helmens & van der Hammen, 1994).

Os resultados sugerem que o gonfotério andino adulto maduro apresenta valores médios de arranhões e perfurações que o segrega ao morfoespaço dos pastadores (Figura 15). Os valores de perfurações grandes (4,5), perfurações irregulares (6,5) e arranhões cruzados (6,5), e a dominância de arranhões finos no esmalte dentário (finos = 23 e médios = 5,5; Apêndice A), indica que este indivíduo poderia estar habitando um ambiente aberto com cobertura de gramíneas com via fotossintética C<sub>3</sub>. Este resultado corrobora com os dados polínicos atribuídos ao Pleistoceno Final durante o UMG, que são expressos por altas percentagens de assembleias de Poaceae e tipos polínicos de vegetais de Páramo, e confirmam o discernimento categórico de pastador ao gonfotério da ecorregião (Figura 13, Tabela 4; Clapperton, 1993; Helmens & van der Hammen, 1994; Hooghiemstra & Ran, 1994).



**Figura 15.** Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de *N. platensis* da ecorregião de Planalto de Bogotá. Siglas: R: ramoneador, P: pastador.

#### 4.3.3. Pleistoceno Final: Ecorregião 3 - Bacia Amazônica

Para esta ecorregião foram amostrados espécimes de *N. platensis* provenientes de localidades da Bacia Amazônica brasileira. Estas incluíram no estado do Pará a Ilha de Marajó, município de Condeixa de Pacoval (0°22'S, 50°31'O), no estado do Acre o rio Juruá, município de Cruzeiro do Sul (8°41'S, 72°39'O), e no estado de Mato Grosso os municípios de Alta Floresta (9°52'S, 56°05'O; Asevedo *et al.*, 2012b) e Peixoto de Azevedo (10°14'S, 54°59'O; Figuras 6 e 13; Tabela 6).

A ecorregião inclui indivíduos subadulto (Pará), adulto senil (Acre), e adultos maduros (Mato Grosso), que foram inicialmente comparados através do teste ANOVA (um fator). Os testes aplicados nos valores médios de todos os padrões de microdesgaste para os indivíduos desta ecorregião (Apêndice A), puderam revelar diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre as perfurações ( $p=0,015$ ), arranhões ( $p < 0,001$ ), arranhões finos ( $p=0,003$ ) e arranhões grosseiros ( $p= 0,029$ ; Apêndice C.2).

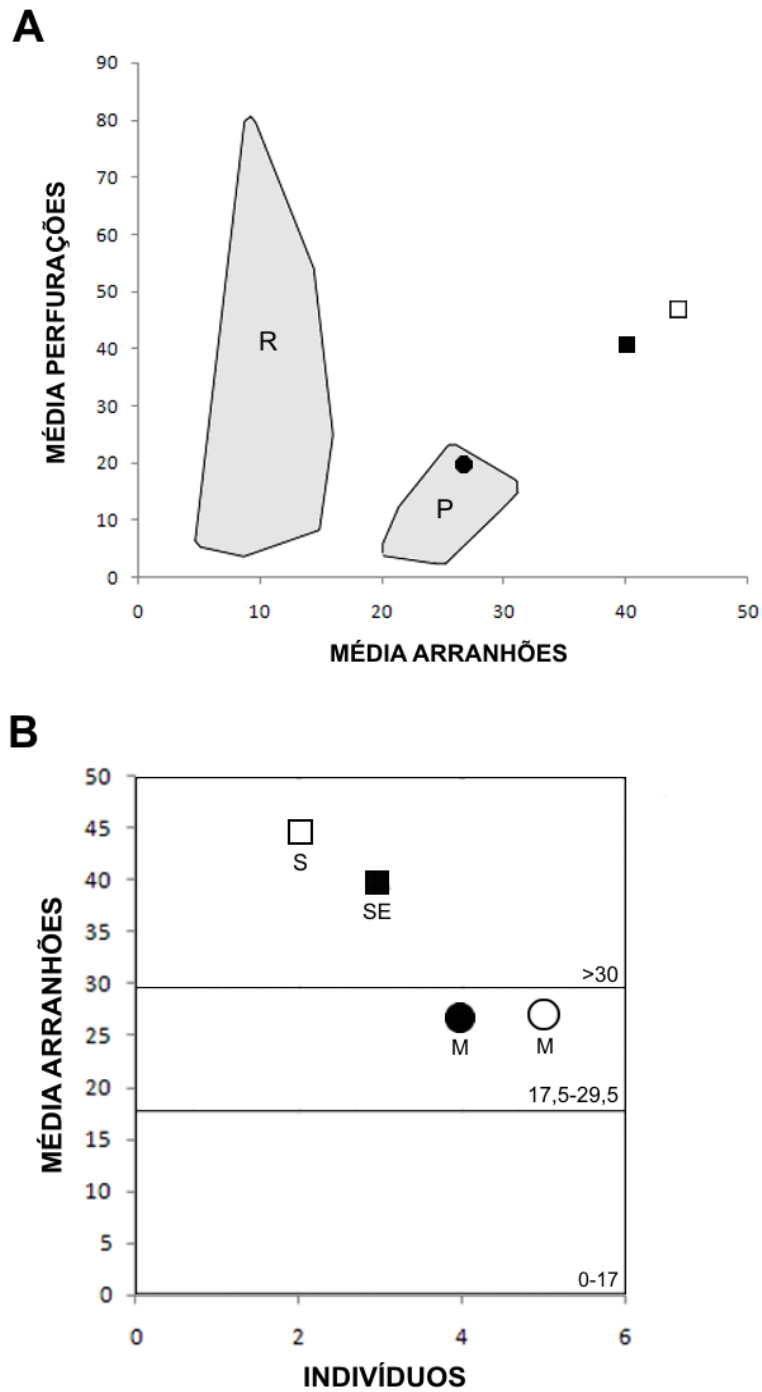
O método de comparação pareado de Tukey evidenciou que essas diferenças relacionam-se aos espécimes subadulto e adulto senil dos estados do Pará e Acre, que apresentam valores estatisticamente mais altos dos padrões de perfurações ( $p=0,016$ ;  $p=0,032$ ), arranhões ( $p < 0,001$ ) e arranhões finos ( $p=0,005$ ;  $p=0,003$ ), quando comparados

com os adultos maduros de Mato Grosso. A diferença significativa entre o subadulto e senil foi evidenciada apenas para os valores totais de arranhões ( $p < 0,001$ ) e arranhões grosseiros ( $p=0,027$ ), indicando maiores valores para os subadultos (Apêndice C.2).

O subadulto do Pará e o adulto senil do Acre possuem valores médios de arranhões e perfurações elevados e, deste modo, foi possível observar nos diagramas de dispersão o posicionamento de ambos ao morfoespaço dos generalistas (Figura 16A e B). As perfurações grandes, perfurações irregulares e arranhões cruzados são maiores que quatro, e os arranhões finos são predominantes no esmalte dentário dos indivíduos (Tabela 6). Assim, esses gonfotérios possivelmente apresentavam uma dieta mista, porém com maior consumo de plantas lenhosas.

De acordo com Miranda (2010), que avaliou a composição polínica da região do Lago do Arari, Santa Cruz do Arari na Ilha de Marajó (Figura 13, Tabela 4), a comunidade florística da região nos últimos 50 Ka A.P. era bastante similar ao da atualidade, com componentes polínicos típicos de Floresta Amazônica, misturados a elementos de mangue e vegetação aberta. Assim, essa informação corrobora com a inferência generalista para o gonfotério que habitava essa região e, também, sugere que o valor estatisticamente mais alto de arranhões, incluindo os grosseiros, pode estar relacionado a um ambiente mais aberto, quando comparado com o senil do estado do Acre.

Diversos estudos visando à reconstrução paleoambiental da Bacia Amazônica e de regiões que a delimita indicam que a oscilação climática durante o Pleistoceno Final modificou consideravelmente a composição local da vegetação (Pessenda *et al.*, 1998; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; van der Hammen, 2001). Os dados polínicos de Porto Velho e Humaitá, divisas da Amazônia e Rondônia (Figura 13, Tabela 4), revelaram que extensas áreas de mata existiam na Amazônia durante o UMG e que a vegetação de savana teria expandido em resposta às condições climáticas quentes e secas no início do Holoceno Médio (Freitas *et al.*, 2001). Portanto é possível que durante o Pleistoceno Final, o entorno da região de Cruzeiro do Sul (Acre) fosse composto de um ambiente mais fechado com grande contribuição de vegetação arbustiva (Figura 13; Anhuf *et al.*, 2006).



**Figura 16.** Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de *N. platensis* da ecorregião da Bacia amazônica (A), e dispersão dos valores médios de arranhões de seus indivíduos (B). Símbolos: □: Pará (Ilha de Marajó, Condeixa de Pacoval), ■: Acre (Cruzeiro do Sul), ●: Mato Grosso (●: Peixoto de Azevedo, ○: Alta Floresta). Siglas: R: ramoneador, P: pastador; S: subadulto, M: adulto maduro, SE: adulto senil. Valores comparados com Solounias & Semprebon (2002).



Os indivíduos adultos maduros de *N. platensis* são do estado centro-oeste brasileiro de Mato Grosso, das localidades de Alta Floresta (Azevedo *et al.*, 2012b) e Peixoto de Azevedo. Estes foram atribuídos a categoria de pastadores através dos diagramas de dispersão (Figura 16A e B) e, desta forma, justifica a diferença estatisticamente menor nos valores de perfurações e arranhões, em comparação aos generalistas da ecorregião. A média de arranhões grosseiros altos, como também, o valor extremamente alto de arranhões cruzados no espécime de Alta Floresta (Tabela 6), pode estar relacionado à ingestão de partículas exógenas durante o forrageio alimentar de gramíneas, porém as médias dos padrões grosseiros não são muito altas. As perfurações grandes e irregulares são associadas, quando em frequências excessivas, a esse tipo de contaminação durante a alimentação de um herbívoro (King *et al.*, 1999; Solounias & Semprebon, 2002). Desta forma, os valores altos dos arranhões grosseiros são atribuídos a um possível consumo de gramíneas com via fotossintética C<sub>4</sub>.

**Tabela 6.** Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste com a estimada dieta de *N. platensis* da ecorregião da Bacia amazônica. Siglas: N: número total de dentes; MP: média perfurações, MA: média arranhões, MPG: média perfurações grandes, MPI: média perfurações irregulares, MAC: média arranhões cruzados, MAF: média arranhões finos, MAG: média arranhões grosseiros, G: generalista, P: pastador.

Localidade	Classe Etária	N	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG	Dieta
I. Marajó (PA)	Subadulto	1	47	44,5	12,5	9,5	10,5	32	12,5	G
C. do Sul (AC)	Adulto Senil	1	41	40	8,5	5	6,5	35	5	G
A. Floresta (MT)	Adulto Maduro	1	14,5	27	4	4	25	18,5	8,5	P
P. de Azevedo (MT)	Adulto Maduro	1	25	26,5	8,5	7,5	1	14,5	12	P

Solounias & Semprebon (2002) mencionam que os arranhões de diferentes espessuras em ungulados pastadores podem estar relacionados ao consumo de gramíneas de diferentes rotas fotossintéticas, sugestionando uma possível distinção entre as espessuras dos fitólitos de gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>. Assim, pastadores C<sub>3</sub> possuem predominância de arranhões finos em seus esmaltes dentários e pastadores C<sub>4</sub> predominância de arranhões grosseiros.

A inferência atribuída aos indivíduos de Mato Grosso assemelham-se com os dados palinológicos de Lagoa da Confusão, estado do Tocantins (Figura 13, Tabela 4), que sugerem uma vegetação mais aberta e um clima mais seco durante o UMG (Behling, 2002).

#### 4.3.4. Pleistoceno Final: Ecorregião 4 - Nordeste brasileiro

Na ecorregião do Nordeste brasileiro foram avaliados espécimes de *N. platensis* das localidades no município de Caiçara, Paraíba (6°36'S, 35°28'O); Sítio Lage Grande, Alagoinha, Pernambuco (8°25'S, 36°43'O); Toca da Janela da Barra do Antonião (08°48'S, 42°25'O) e Toca do Gordo do Garrincho (08°55'S, 42°36'O), São Raimundo Nonato, Piauí; Lagoa do Quari, Fartura do Piauí, Piauí (9°29'S, 42°47'O); Fazenda Ovo da Ema, Maravilha, Alagoas (09°22'S 37°24'O); Sítios Novos, Canhoba, Sergipe (10°05'S, 37°01'O); Fazenda Caraíba, Coronel João Sá, Bahia (10°17'S, 37°59'O) e município Irecê, Bahia (11°18'S, 41°51'O; Figuras 6 e 13; Tabela 7).

Os indivíduos desta ecorregião representam todas as classes etárias avaliadas no estudo. Os testes de variância ANOVA (um fator) aplicados em seus respectivos valores médios (Apêndice A e C.3) revelaram diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) nos valores de perfurações grandes ( $p=0,016$ ) e perfurações irregulares ( $p=0,012$ ; Apêndice C.3).

O método de comparação Tukey evidenciou que essas diferenças relacionam-se ao espécime imaturo que possui valores estatisticamente mais altos dos padrões de perfurações grandes em relação a subadultos ( $p=0,04$ ) e adultos ( $p=0,009$ ), como também, valores mais altos de perfurações irregulares em comparação aos adultos ( $p=0,013$ ), adultos maduros ( $p=0,034$ ) e adultos senis ( $p=0,006$ ; Apêndice C.3).

Esta característica observada no imaturo dessa ecorregião equipara aos imaturos de *C. hyodon* de Valle de Tarija e, desta forma, a grande contribuição de padrões grosseiros nos esmaltes dentários de indivíduos tão jovens (0-12 anos) relaciona-se a alta ingestão de partículas minerais do solo durante o forrageio alimentar destes indivíduos.

O teste de variância não evidenciou diferenças significativas entre todas as classes, no que se refere ao discernimento categórico alimentar. Portanto, pressupõe que nesta ecorregião os indivíduos estivessem apresentando dietas semelhantes.

No diagrama de dispersão foi possível observar que todos os espécimes de *N. platensis* apresentam valores extremamente altos da média de arranhões e perfurações, com

exceção do indivíduo adulto da Paraíba, que possui valores mais baixos típico de pastador tradicional (Figura 17A; Tabela 7).

Os resultados de isótopos de carbono de *N. platensis* do Pleistoceno Final de Barcelona, Rio Grande do Norte (5°S), revelam o mesmo tipo de dieta aqui indicado para o indivíduo da Paraíba (Dantas *et al.*, 2013b). Portanto, a categoria trófica dos gonfotérios de ambas as regiões era de pastador, e estes deveriam estar consumindo gramíneas do tipo C<sub>4</sub>.

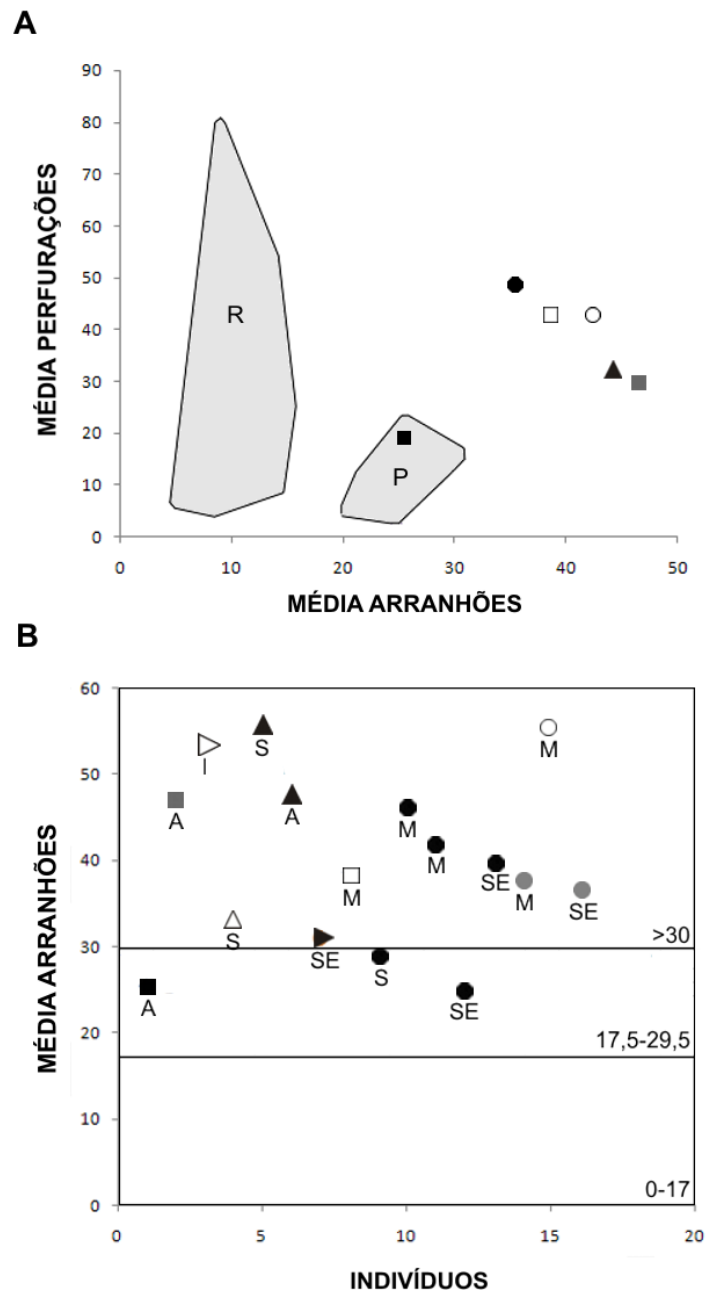
O indivíduo adulto de Pernambuco exhibe média de arranhões superior ao adulto da Paraíba, e semelhante com o adulto de Toca do Gordo do Garrincho, São Raimundo Nonato, Piauí (Figura 17B). Ambos demonstram médias de arranhões atribuídas à faixa mais alta de seus valores (30 ou superior; Figura 17B). Os valores médios dos padrões grosseiros são acima de quatro, bem como as médias dos arranhões grosseiros são bastante elevadas, demonstrando seus valores mais expressivos no espécime do Piauí (Tabela 7). Para estes indivíduos pressupõe uma dieta generalista com domínio ao hábito de pastador.

A análise dos cálculos dentários nos espécimes de *N. platensis* de mesma localidade no estado de Pernambuco (Sítio Lage Grande) revelou tipos polínicos de campo referente às famílias Poaceae, Amaranthaceae/Chenopodiaceae e Asteraceae (Asevedo *et al.*, em fase de elaboração). Esses grupos botânicos são atualmente importantes na região do Nordeste e podem indicar um ambiente parecido com as condições atuais. Assim, os gonfotérios do município de Alagoinha estavam selecionando as plantas herbáceas para o consumo e, portanto, estas poderiam ser as principais constituintes da dieta na região.

Os demais indivíduos subadultos e senil de São Raimundo Nonato no estado do Piauí, também apresentam um padrão semelhante ao de seu representante adulto da Toca do Gordo do Garrincho (Figura 17B, Tabela 7). Desta forma, estes indivíduos são atribuídos ao mesmo hábito alimentar pastador/generalista. Em Lagoa do Quari, município de Fartura do Piauí, o imaturo também possivelmente tinha o mesmo padrão generalista (Figura 17B, Tabela 7).

O adulto maduro da Fazenda Ovo da Ema em Maravilha, estado de Alagoas, apresentou padrões semelhantes aos demais analisados. Este possui valores médios de arranhões e perfurações bastante elevados (Figura 17A e B), que também pode estar relacionado a hábitos generalistas com predomínio pelo o consumo de gramíneas. As médias altas das perfurações, perfurações grandes e dos arranhões grosseiros (Tabela 7) revelam as possíveis ingestões por partículas exógenas desse indivíduo durante o forrageio alimentar por plantas herbáceas. Esses resultados se assemelham ao resultado isotópico

para espécimes de mesma localidade, que sugere uma constituição alimentar com base em plantas C<sub>4</sub> (Silva, 2008; Viana *et al.*, 2011).



**Figura 17.** Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de *N. platensis* da ecorregião do Nordeste brasileiro (A), e dispersão dos valores médios de arranhões de seus indivíduos (B). Símbolos: ■: Paraíba (Caixara), ■: Pernambuco (Lage Grande, Alagoinha), ▲: Piauí (▷: Lagoa do Quará, △: Toca da Janela da Barra do Antonião, ▲: Toca do Gordo do Garrincho, ►: São Raimundo Nonato), □: Alagoas (Fazenda Ovo da Ema, Maravilha), ●: Sergipe (Sítios Novos, Canhoba), ○: Bahia (●: Fazenda Caraíba, Coronel João Sá, ○: Irecê). Siglas: R: ramoneador, P: pastador; I: imaturo, S: subadulto, A: adulto, M: adulto maduro, SE: adulto senil. Valores comparados com Solounias & Semprebon (2002).

No estado de Sergipe, a localidade de Sítios Novos do município de Canhoba, está representada por indivíduos subadultos, adultos maduros e adultos senis (Figura 17B, Tabela 7). O indivíduo subadulto apresenta média de arranhões na faixa característica de pastador tradicional (Figura 17B). Os adultos maduros exibem valores médios de arranhões unicamente altos (>30), bem como os adultos senis demonstram valores de arranhões nas faixas médias e altas (17,5 a >30; Figura 17B). Estes podem estar associados a hábitos generalistas não sazonais com consumo predominante de gramíneas. Os valores elevados de perfurações, perfurações grandes e arranhões grosseiros (Tabela 7) também são observados nestes indivíduos e, se assemelha ao espécime de Maravilha.

As análises isotópicas realizadas por Dantas *et al.* (2013b) nos espécimes de Sergipe provenientes da mesma localidade e de Poço Redondo (9°S) indicaram que os gonfotérios destas regiões também apresentavam hábitos pastadores com consumo de gramíneas C<sub>4</sub> e assemelham com os resultados aqui gerados.

Por meio da avaliação das cicatrizes nos esmaltes dentários de espécimes de *N. platensis* que abrangem localidades entre as latitudes 6° a 10° S, foi possível associá-los ao mesmo nicho ecológico. Provavelmente os gonfotérios desses estados estavam habitando regiões abertas com fitofisionomia semelhante aos do bioma Caatinga (Werneck *et al.*, 2011; Figura 13), durante períodos compreendidos no UMG, com base nas datações disponíveis para espécimes dos municípios de Maravilha (39.8 ± 0.5 Ka A.P.) e Canhoba (21,2 - 21,5 Ka A.P.). Esta inferência corrobora às assembleias de mamíferos pleistocênicos atuantes na região do Nordeste, compostas de forma geral por integrantes da megafauna associados à ambientes abertos e secos como gliptodontes, preguiças, toxodontes, camelídeos, cervídeos, macrauquenídeos e equídeos (Bergqvist *et al.*, 1997; Guérin *et al.*, 2002; Silva, 2008; Araújo-Júnior *et al.*, 2013a; Figura 13, Tabela 4).

Análises palinológicas na costa do Ceará realizadas por Behling *et al.* (2000), indicam a ocorrência da vegetação de Caatinga no nordeste do Brasil durante o Pleistoceno Final ao Holoceno Inicial (42 - 8,5 Ka A.P.; Figura 13, Tabela 4). As condições climáticas eram semi-áridas durante grande parte desse período (Behling *et al.*, 2000), e isso pôde ser expressado através dos esmaltes dentários dos espécimes, devido a presença dos maiores valores médios de perfurações pequenas, grandes e irregulares e, dos valores extremos de arranhões grosseiros (Figura 8C; Tabela 7). De acordo com Solounias & Semprebon (2002) e Merceron *et al.* (2005), os valores excessivos desses padrões são sugestivos de uma alta ingestão de partículas minerais exógenas durante a alimentação, que podem ocorrer com maior predomínio em habitats abertos e secos. O consumo de gramíneas C<sub>4</sub>

também favorece um acréscimo dos valores de arranhões grosseiros (Solounias & Semprebon, 2002) e, conseqüentemente, justifica a média elevada na maioria dos espécimes avaliados desta ecorregião.

**Tabela 7.** Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste com a estimada dieta de *N. platensis* da ecorregião do Nordeste brasileiro. Siglas: N: número total de dentes; MP: média perfurações, MA: média arranhões, MPG: média perfurações grandes, MPI: média perfurações irregulares, MAC: média arranhões cruzados, MAF: média arranhões finos, MAG: média arranhões grosseiros, P: pastador, P/G: generalista com tendência a hábito pastador, G: generalista.

Localidade	Classe Etária	N	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG	Dieta
Caiçara (PB)	Adulto	1	19,5	25,5	4	5	5	17	8,5	P
Alagoinha (PE)	Adulto	1	30	47	6	8,5	11,5	30	17	P/G
L. Quarí (PI)	Imaturo	1	44	53,5	19	14,5	6	24	29,5	P/G
B. J. Antônio (PI)	Subadulto	1	19	33	8	10	8,5	21,5	11,5	P
T. G. Garrincho (PI)	Subadulto	1	32,5	55,5	10,5	13,5	6,5	26,5	29	P/G
	Adulto	1	36	47,5	11	5,5	9,5	19	28,5	P/G
S. R. Nonato (PI)	Adulto Senil	1	36,5	31	10	10	3	13,5	17,5	P/G
Maravilha (AL)	Adulto Maduro	1	43,5	38,5	17	9,5	4,5	19,5	19	P/G
Canhoba (SE)	Subadulto	1	49	29	10	7	19	21,5	7,5	P
	Adulto Maduro	2	62	46,5	15	1,5	12,5	29	17,5	P/G
	Adulto Senil	2	52,7	32,5	12	5,7	5	19	13,5	P/G
C. João Sá (BA)	Adulto Maduro	1	56,5	37,5	9	10	3,5	31,5	6	G
	Adulto Senil	1	40,5	36,5	19	5	12	29	7,5	G
Irecê (BA)	Adulto Maduro	1	33	55,5	8	9	5	44,5	11	G

Os espécimes de *N. platensis* da Bahia revelaram resultados ligeiramente diferenciados dos demais. Estes são provenientes dos municípios de Coronel João Sá e Irecê. Os indivíduos, adulto maduro e adulto senil, da Fazenda Caraíba em Coronel João Sá possuem valores médios de arranhões altos (>30; Figura 17B). As perfurações são mais altas que os arranhões, e assemelham com os espécimes de Sergipe, entretanto as médias de arranhões grosseiros são baixas em relação aos arranhões finos (Tabela 7). Estas características são relacionadas a dietas mistas, porém era possível que os indivíduos desta localidade estivessem selecionando maiores proporções de plantas lenhosas em relação aos indivíduos dos outros estados.

O espécime adulto maduro do município de Irecê possui semelhança com os valores de microdesgaste de Coronel João Sá, com exceção dos valores mais altos de arranhões em relação às perfurações (Figura 17B, Tabela 7). O espécime era generalista e poderia estar selecionando maiores proporções de gramíneas, porém a média de arranhões finos bastante elevados em relação aos grosseiros indica um ambiente mais fechado que o ambiente habitado pelo os outros gonfotérios da ecorregião.

Os resultados da análise de isótopo de carbono de Dantas *et al.* (2013b) para espécimes de Coronel João Sá sugere uma dieta constituída de gramíneas C<sub>4</sub>, enquanto que uma dieta com maior amplitude constituída de plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> foi inferida para os espécimes de Toca dos Ossos, Ourolândia, sul da Bahia (10°S; Sánchez *et al.*, 2004).

Os resultados isotópicos unidos aos resultados desse trabalho indicam uma dieta mais diversificada para os gonfotérios da Bahia, deste modo além do consumo por plantas herbáceas, as plantas arbóreas também eram notavelmente consumidas. Dantas *et al.* (2013a) avaliaram a distribuição geográfica da espécie na América do Sul e puderam sugerir a associação destes gonfotérios à matas sazonais secas. Também, os autores sugerem que os habitats ao longo de latitudes que incluem o estado da Bahia, poderiam ser dotados de ambientes mais fechados.

O ambiente mais fechado ao longo dessa região pode ser corroborado com a modelagem climática do UMG proposta por Carnaval e Moritz (2008). Ao longo da costa da Bahia havia fragmentos de Floresta Atlântica, que poderiam ter atuado como áreas de refúgios para uma diversidade de fauna, devido à contração da floresta ao sul do Brasil (Figura 13). Ainda, os registros polínicos de turfeiras no Vale do Rio Icatu na Bahia (Figura 13, Tabela 4), revelam um clima mais úmido que o presente, durante o Pleistoceno Final. Os tipos polínicos arbóreos eram provenientes de Floresta Atlântica, porém alguns

destes eram de Floresta Amazônica, e evidenciam a possibilidade de uma conexão entre os biomas no Pleistoceno (De Oliveira *et al.*, 1999).

#### **4.3.5. Pleistoceno Final: Ecorregião 5 - Sudeste brasileiro**

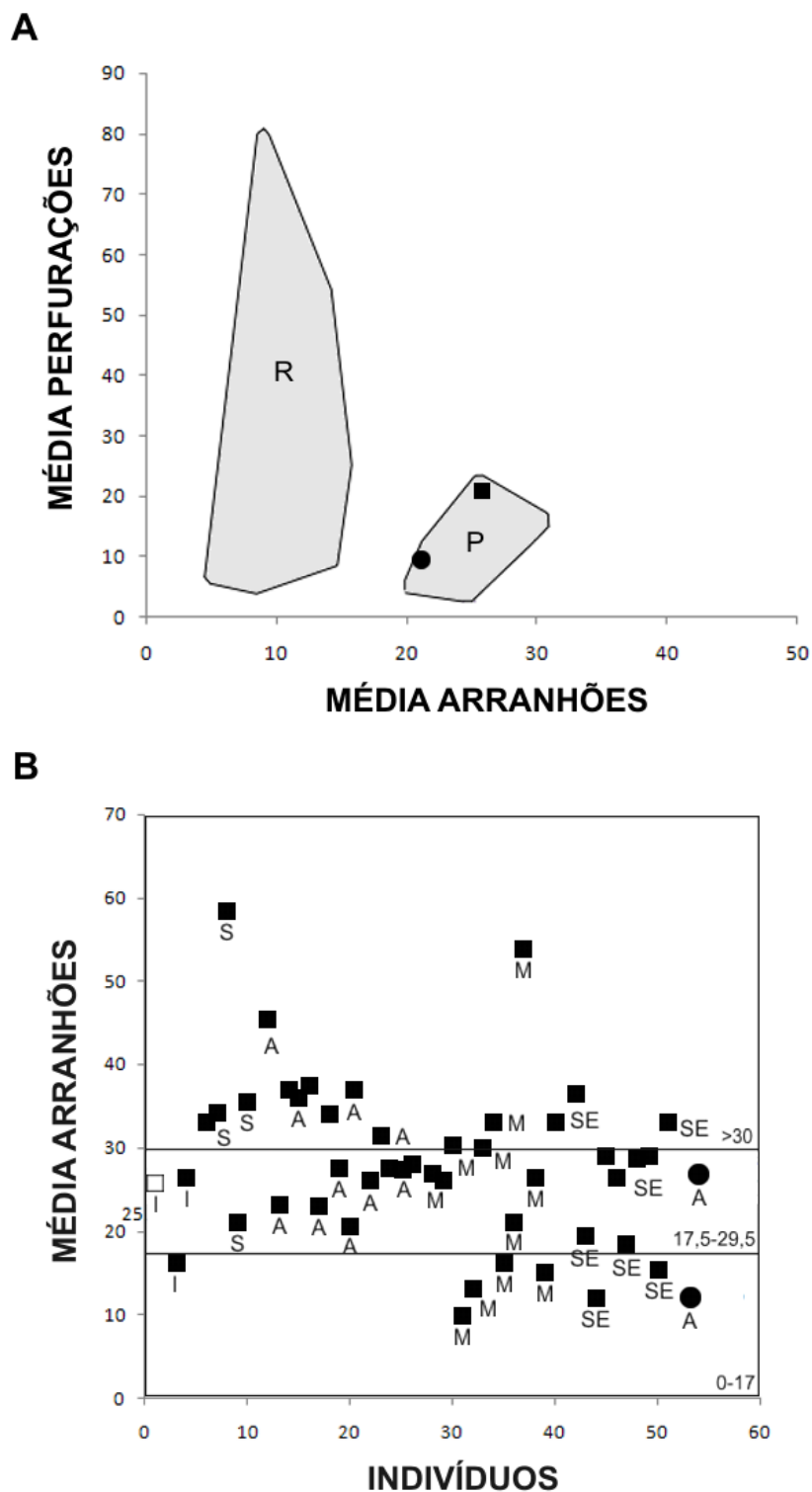
Os espécimes amostrados para essa ecorregião são provenientes do estado de Minas Gerais do município de Araxá (19°35'S, 46°56'O; Asevedo *et al.*, 2012a; Vaz, 2012) e Lapa do Caetano da Cerca Grande, Matozinhos (19°36'S, 44°04'O), bem como do estado do Rio de Janeiro (Asevedo *et al.*, 2012b) em São José de Itaboraí (22°50'S, 42°52'O; Figura 6 e 13; Tabela 8).

Os testes de variância ANOVA (um fator) aplicados nos valores médios dos padrões de microdesgaste de indivíduos atribuídos a todas as classes etárias (Apêndice A), demonstraram diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) nos valores de perfurações irregulares ( $p=0,008$ ) e arranhões cruzados ( $p=0,018$ ; Apêndice C.4). Contudo, a comparação entre as médias dos valores em cada classe pelo o método de Tukey não diagnosticou diferenças (Apêndice C.4), em consequência disso, não foram evidenciadas quais classes etárias divergiam seus valores médios de perfurações irregulares e arranhões cruzados.

Os resultados apontados pelo o teste de variância pressupõem uma dieta similar entre os integrantes dessa ecorregião. Através do diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações foi possível notar à associação dos gonfotérios de ambos os estados ao domínio dos pastadores (Figura 18A). Os espécimes de Minas Gerais apresentam maiores valores médios de arranhões e perfurações em relação aos do Rio de Janeiro (Figura 18A).

Os indivíduos de Araxá são representados por todas as classes etárias aqui consideradas (Figura 18B). Os imaturos possuem médias de arranhões nas faixas dos ramoneadores e pastadores tradicionais (Figura 18B). A média baixa de perfurações grandes, irregulares e arranhões cruzados, como também a média dos arranhões grosseiros extremamente baixos, inferem um maior predomínio pelo o consumo de folhagens, excluindo a possibilidade de alimentos duros e fibrosos na composição da dieta dos jovens (Tabela 8). Semelhantemente, os indivíduos adultos maduros e senis também revelam um padrão generalista sazonal/regional (Figura 18B). Nas duas classes etárias, as médias dos padrões grosseiros e dos arranhões grosseiros são mais elevadas do que nos imaturos (Tabela 8), indicando maiores proporções do consumo por porções lenhosas para ambas as classes.





**Figura 18.** Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de *N. platensis* da ecorregião do Sudeste brasileiro (A), e dispersão dos valores médios de arranhões de seus indivíduos (B). Símbolos: ■: Minas Gerais (■: Araxá, □: Lapa do Caetano da Cerca Grande, Matozinhos), ●: Rio de Janeiro (São José de Itaboraí). Siglas: R: ramoneador, P: pastador; I: imaturo, S: subadulto, A: adulto, M: adulto maduro, SE: adulto senil. Valores comparados com Solounias & Semprebon (2002).

Em contrapartida, os indivíduos subadultos e adultos apresentam semelhanças entre os valores médios de microdesgaste. As médias de arranhões nos espécimes de ambas as classes são altas (figura 18B), e as médias dos padrões grosseiros são acima de quatro (Tabela 8). Esses resultados propõem uma dieta generalista ausente de mudanças sazonais entre os subadultos e adultos dessa localidade, por não apresentarem valores bimodais dos arranhões em seus indivíduos.

A população de gonfotérios do Pleistoceno Final de Araxá apresentava hábitos sazonais/regionais, compostos de forma geral por gramíneas C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> e plantas lenhosas (Asevedo *et al.*, 2012a; Vaz, 2012; Asevedo, 2013). Os microfósseis vegetais extraídos dos cálculos dentários de espécimes da população sugerem um consumo maior por plantas herbáceas, onde tipos polínicos de campo e um fragmento epidérmico sugestivo de gramínea C<sub>4</sub> da subfamília Panicoideae foram observados nas amostras. No entanto, a alimentação por plantas lenhosas também era aparentemente significativa, e isso foi suportada através dos fragmentos de tecidos vasculares provenientes de xilema secundário e um fragmento de traqueíde pertencente a uma gimnosperma da divisão Coniferophyta (Asevedo *et al.*, 2012a; Asevedo, 2013).

De acordo com Dominato (2013) três eventos de deposição durante épocas cronologicamente próximas ocorreram neste afloramento. Os espécimes datados sugerem uma idade compreendida entre 60 a 55 Ka A.P. (Avilla *et al.*, 2013). Assim, os espécimes que compõem esta assembleia e não apresentam datações poderiam ter idades em torno da estimada na datação.

Os dados polínicos de sítios próximos a Araxá e com idades semelhantes são os de Salitre e Serra Negra (Figura 13, Tabela 4; Oliveira, 1992; Ledru *et al.*, 1996). De acordo com Ledru *et al.* (1996) a região de Salitre há aproximadamente 50 Ka A.P. era composta por um clima mais frio e seco que o atual dominado por ambientes campestres, devido a dominância dos tipos polínicos de Poaceae, entretanto também poderia ocorrer matas de galerias compostos de Araucária na região. Todavia, em Serra Negra um mosaico florestal pôde ser evidenciado, com indicadores de clima frio e de clima quente entre 50 à 32 Ka A.P (Oliveira, 1992). Apesar de serem sítios muito próximos (distância de 2 km), as mudanças na composição polínica não são as mesmas, porém a interpretação paleoclimática são compatíveis se levados em consideração fatores como topografia, altitude e sedimentologia (Ledru *et al.*, 1996).

A região de Araxá possivelmente assemelhava-se ao ambiente de Salitre, onde a população de gonfotérios estavam forrageando regiões campestres com acesso a matas de

galerias. Estudos prévios mencionam, que a região de Araxá era uma importante área de refúgio, composta de fontes hídricas abastecida por águas sulfurosas ricas em sais e minerais (Dominato, 2013). Portanto, gonfotérios e outros integrantes da megafauna com hábitos migratórios e gregários poderiam ter se refugiado à região devido a esses recursos disponíveis. Entretanto, o aumento da pressão seletiva pelos os recursos, associado ao clima seco e frio pode ter contribuído para os eventos catastróficos acometidos nas populações (Mothé *et al.*, 2010; Asevedo *et al.*, 2012a; Avilla *et al.*, 2013; Dominato, 2013).

**Tabela 8.** Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste com a estimada dieta de *N. platensis* da ecorregião do Sudeste brasileiro. Siglas: N: número total de dentes; MP: média perfurações, MA: média arranhões, MPG: média perfurações grandes, MPI: média perfurações irregulares, MAC: média arranhões cruzados, MAF: média arranhões finos, MAG: média arranhões grosseiros, G S/R: generalista sazonal/regional, P/G: generalista com tendência a hábito pastador, P: pastador.

Localidade	Classe Etária	N	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG	Dieta
Araxá (MG)	Imaturo	2	29	21,2	1,5	1,2	0	20,5	0,75	G S/R
	Subadulto	5	34,2	36,4	4,8	4,8	3	28,6	7,8	P/G
	Adulto	14	30,8	31,3	6,9	5	5,8	23,7	6,9	P/G
	Adulto Maduro	13	26,6	25,4	6,8	2,3	1,2	19,9	5,9	G S/R
	Adulto Senil	10	30,6	24,8	5,6	1,2	1,4	20	4,7	G S/R
L. C. C. grande (MG)	Imaturo	1	12,7	25,7	5	2,2	5,2	22,7	2,9	P
S. J. Itaboraí (RJ)	Adulto	2	9,8	21,8	5	1,3	2,5	18,7	3,7	G S/R

Ainda no estado de Minas Gerais, o indivíduo imaturo de Lapa do Caetano da Cerca Grande apresentou valor médio dos arranhões típico de pastador tradicional (Figura 18B). Esse provavelmente era o espécime mais novo analisado no estudo, cuja idade compreendia em torno de um ano de idade. Além da dieta baseada em leite, a análise de microdesgaste pôde evidenciar que o juvenil já apresentava uma dieta constituinte de gramíneas que, aliás, era um dos principais constituintes da fitofisionomia da região em

torno de 50 a 27 Ka A.P. (Figura 13, Tabela 4; Behling & Lichte, 1997; Gomes *et al.*, 2009).

Os indivíduos adultos de São José de Itaboraí no Rio de Janeiro demonstraram valores de arranhões nas faixas baixas e médias, sugerindo possíveis subpopulações de pastadores e ramoneadores na região (Figura 18B). A média baixa de perfurações e padrões grosseiros (Tabela 8) compactua com regiões mais fechadas, possivelmente próximas a fragmentos de mata (Figura 13; Carnaval & Moritz, 2008). No entanto, a composição faunística da assembléia de mamíferos fósseis de São José de Itaboraí, os aspectos tafonômicos de seus espécimes, como também a litologia do depósito indicam um ambiente mais árido que a atualidade (Price & Campos, 1970; Araújo-Júnior *et al.*, 2013b; Figura 13, Tabela 4).

Os registros palinológicos mais antigos próximos a região de Itaboraí é o da Lagoa de Itaipú, Município de Niterói (Figura 13, Tabela 4; Bartholomeu, 2010). A datação absoluta é de aproximadamente 38,4 a 0,94 Ka A.P, e seus registros sugerem um clima frio e seco para a região. Três principais tipos de vegetações foram diagnosticadas, sendo a vegetação de campo dominante dentre todos os períodos temporais, atingindo sua maior significância por volta de 7,1 Ka A.P. Os outros tipos de vegetações incluíam os de brejo herbáceo e os de Mata Atlântica, estes por sua vez competiam durante o Pleistoceno Final. Assim, é possível que os gonfotérios da região de Itaboraí estivessem selecionando suas dietas sazonalmente entre as vegetações herbáceas e arbóreas do bioma Mata Atlântica (Figura 13).

#### **4.3.6. Pleistoceno Final: Ecorregião 6 - Sul do Brasil e Argentina**

Nessa ecorregião foram amostrados espécimes de localidades pampeanas provenientes do estado brasileiro do Rio Grande do Sul da Fazenda M. Corsini, Dom Pedrito (30°58'S, 54°40'O), e na costa atlântica de Santa Vitória do Palmar (33°35'S, 53°20'O; Figuras 6 e 13; Tabela 9).

No norte da Argentina foram avaliados espécimes das localidades chaquenas de El Colorado, província de Formosa (26° 36'S, 58° 40'O) e Río Dulce e Río Hondo, província de Santiago del Estero (27°47'S, 64°16'O), enquanto que na região mesopotâmica avaliou-se espécimes da província de Entre Ríos (31°43'S, 60°31'O). Nas regiões pampeanas incluíram espécimes da província de Santa fé (30°35'S, 59°55'O); Río Segundo, Río Tercero e La Carlota, província de Córdoba (31°- 33°S, 63°- 64°O); e por

último província de Buenos Aires (33°- 38°S, 57°- 61°O). As localidades da província de Buenos Aires abrangeram Arroyo del Medio (33°S), Vicente Casares, Mercedes, Villa Ballester (34°S), Magdalena (35°S), Tapalqué (36°S), Playa del Barco, Bajo Hondo e Río Quenquén Grande (38°S; Figuras 6 e 13; Tabela 9).

A ecorregião inclui indivíduos representantes de todas as classes etárias avaliadas no estudo (Apêndice A). Com base nos testes de variância ANOVA de um fator, aplicados nos valores médios de todos os padrões de microdesgaste, foi possível evidenciar diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) apenas entre os valores dos padrões de perfurações ( $p=0,007$ ; Apêndice C.5).

O método de comparação Tukey revelou que essas diferenças relacionam-se aos espécimes imaturos que possuem valores estatisticamente mais baixos dos padrões de perfurações, quando comparados com espécimes adultos ( $p < 0,001$ ) e adultos maduros ( $p=0,023$ ; Apêndice C.5). Para os demais indivíduos mais velhos, por sua vez, não foram reveladas diferenças significativas, indicando hábitos alimentares semelhantes.

Os valores baixos de perfurações sugerem uma dieta com maior predomínio de gramíneas, sendo assim é possível que os imaturos dessa ecorregião estivessem selecionando maiores proporções desse item alimentar. No entanto, esses juvenis também exibem valores dos padrões grosseiros bastante baixos (Tabela 9), características essas que podem ser justificadas pelo o consumo concomitante de leite, e baixas proporções de ingestão por itens alimentares duros (*i.e.* fragmentos de galhos e troncos).

O diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações para os espécimes do estado do Rio Grande do Sul demonstra o posicionamento no morfoespaço dos generalistas devido ao valor elevado de ambos os padrões (Figura 19A). O indivíduo adulto senil de Dom Pedrito apresentou valores médios de perfurações e arranhões altos, que sugere uma dieta mista (Figura 19B, Tabela 9). Na localidade de Santa Vitória do Palmar, os indivíduos adultos maduros exibiram valores médios de arranhões atribuídos às faixas de ramoneadores e pastadores (Figura 19B), sugerindo uma dieta mista com seleção dos itens alimentares de acordo com hábitos migratórios e sazonais. As médias de perfurações, perfurações grandes e perfurações irregulares são altas (Tabela 9), e indicam uma dieta significativa por porções lenhosas.

A análise do cálculo dentário dos gonfotérios provenientes de Santa Vitória do Palmar extraiu elementos polínicos referentes principalmente à vegetação de campo, de Mata Atlântica e Mata de Araucária. Alguns espécimes continham grãos de pólen dominantes de mata (64,6%), enquanto outros tinham proporções equivalentes entre os

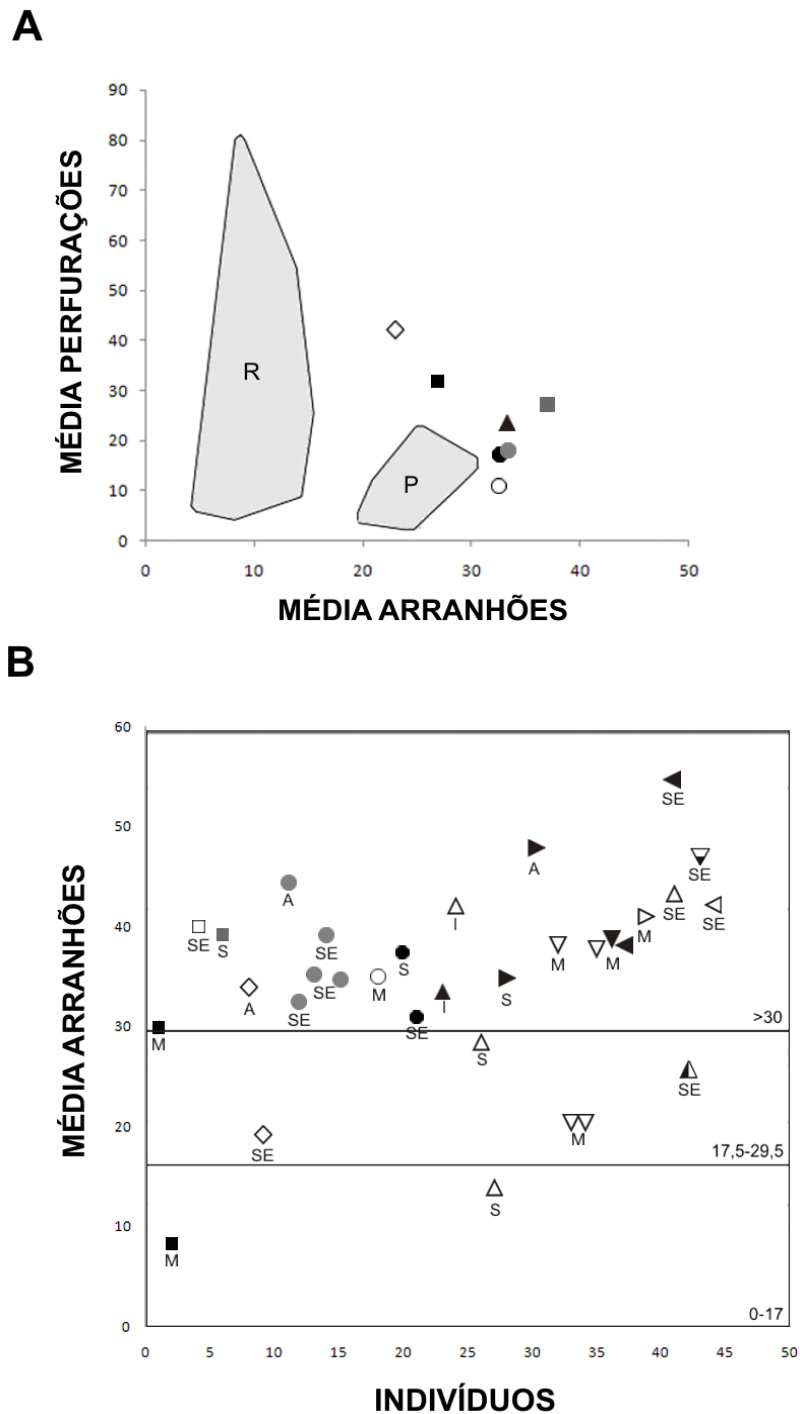
tipos vegetais (25% mata e 37,5% campo; Asevedo *et al.*, 2014; Asevedo *et al.*, em fase de elaboração). Deste modo, esses resultados também indicam uma possível dieta generalista com influências sazonais para os gonfotérios desta localidade, e corroboram com os dados isotópicos de Lopes *et al.* (2013), que evidenciou uma dieta mista constituída predominantemente de plantas C<sub>3</sub> para os espécimes de mesma região.

Ainda que os resultados revelem uma constituição importante das plantas lenhosas na dieta desses proboscídeos, os estudos palinológicos de sedimentos do Pleistoceno Final no litoral do Rio Grande do Sul dos sítios de Cambará do Sul e São Francisco de Paula (Figura 13, Tabela 4) sugerem predominância por uma vegetação campestre (Behling *et al.*, 2004; Leonhardt, 2007).

A composição faunística do Pleistoceno Final de Arroio Chuí em Santa Vitória do Palmar apresenta fósseis de roedores indicadores de clima úmido (*Myocastor* e *Holochilus*) e árido (*Lagostomus*, *Microcavia*, *Dolichotis*), indicando que o ambiente da região poderia ter sido influenciado por oscilações climáticas durante o Pleistoceno Final (Pereira, 2014; Figura 13, Tabela 4). Assim, os proboscídeos da região de Santa Vitória do Palmar possivelmente estavam habitando um ambiente aberto dominado por vegetação campestre e, em épocas mais úmidas, poderiam ter acesso aos fragmentos de mata (Lopes *et al.*, 2013; Asevedo *et al.*, em fase de elaboração).

Na região chaquenha do norte da Argentina, o indivíduo subadulto de El Colorado da província de Formosa, exibe valores médios de arranhões e perfurações associados a hábitos generalistas (Figura 19A, B). A média dos arranhões cruzados demonstra-se alta, enquanto que os arranhões grosseiros são baixos (Tabela 9), sugerindo predomínio na dieta por gramíneas C<sub>3</sub>.

Os indivíduos de Santiago del Estero demonstrou uma dieta generalista para o indivíduo adulto do Río Dulce, e uma dieta com hábitos ramoneadores para o senil de Río Hondo (Figura 19B). Ambos apresentam valores médios de perfurações e perfurações grandes elevadas, enquanto que os arranhões grosseiros são baixos (Tabela 9), e indicam que as plantas lenhosas poderiam ser importantes itens alimentares. Embora o valor da média de arranhões do adulto senil esteja associado à faixa dos pastadores tradicionais (17,5-29,5), o predomínio das perfurações e arranhões finos pressupõe hábitos ramoneadores (Tabela 9).



**Figura 19.** Diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações de *N. platensis* da ecorregião do Sul do Brasil e Argentina (A), e dispersão dos valores médios de arranhões de seus indivíduos (B). Símbolos: ■: Rio Grande do Sul (■: Santa Vitória do Palmar, □: Fazenda M. Corsini, Dom Pedrito), ■: Formosa (El Colorado), ◇: Santiago del Estero (Río Dulce e Río Hondo), ●: Córdoba (Río Segundo, Río Tercero e La Carlota), ○: Entre Ríos, ●: Santa Fé, ▲: Buenos Aires (▲: Arroyo Tapalqué, △: Playa del Barco, ►: Villa Ballester, ▷: Aroyo del Medio, ▼: Vicente Casares, ▽: Magdalena, ◄: Mercedes, ◁: Salto, ▲: Río Quenquén Grande,

∇: Bajo Hondo). Siglas: R: ramoneador, P: pastador; I: imaturo, S: subadulto, A: adulto, M: adulto maduro, SE: adulto senil. Valores comparados com Solounias & Semprebon (2002).

Uma dieta diferenciada exclusiva de plantas C<sub>4</sub> foi inferida para espécimes de Santiago del Estero através dos isótopos estáveis de carbono (Alberdi *et al.*, 2008). Assim, estima-se que no entorno destas localidades os gonfotérios estariam forrageando desde regiões mais florestadas a regiões de pradarias com domínio de plantas com via fotossintética C<sub>4</sub>.

As herbáceas possivelmente eram os itens alimentares preferidos entre os indivíduos de províncias vizinhas pampeanas e mesopotâmica de Córdoba, Santa Fé e Entre Ríos. Os espécimes dessas províncias constituem de subadultos, adultos, adultos maduros e senis que apresentam médias de arranhões associada a padrões generalistas (Figura 19A e B).

Na província de Córdoba, o adulto do Río Tercero exhibe valores altos da média de perfurações e arranhões (Figura 19B), e os padrões de microdesgaste grosseiros são maiores que quatro (Tabela 9), indicando uma dieta generalista. Por sua vez, os indivíduos adultos senis do Río Segundo e La Carlota exibem valores médios de perfurações baixos e as perfurações grandes e irregulares são mais baixas do que os arranhões cruzados (Tabela 9), o que sugere um padrão pastador.

Os indivíduos subadulto e adulto senil da província de Santa Fé, e o indivíduo adulto maduro da província de Entre Ríos, apresentam valores de microdesgaste semelhantes aos senis de Córdoba (Tabela 9). Desta forma, também foram atribuídos a categoria trófica de pastadores.

Na mesma província de Santa Fé, o estudo isotópico de Domingo *et al.* (2012) nos espécimes do município de Rosário demonstram valores isotópicos de carbono que associam ao consumo de plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>, este também estima que a região era dotada de pastagens mistas e, portanto, corrobora com os resultados aqui inferidos para os indivíduos pastadores da província.

Na província de Buenos Aires foram amostrados espécimes atribuídos a todas as classes etárias (Figura 19B; Tabela 9). O diagrama de dispersão entre os valores médios de arranhões e perfurações os atribuiu ao morfoespaço dos generalistas (Figura 19A). Também, os valores altos da média de arranhões nos indivíduos sugerem uma dieta predominante por plantas herbáceas (Figura 19B).



**Tabela 9.** Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste com a estimada dieta de *N. platensis* da ecorregião do Sul do Brasil e Argentina. Siglas: N: número total de dentes; MP: média perfurações, MA: média arranhões, MPG: média perfurações grandes, MPI: média perfurações irregulares, MAC: média arranhões cruzados, MAF: média arranhões finos, MAG: média arranhões grosseiros, G: generalista, G S/R: generalista sazonal/regional, P/G: generalista com tendência a hábito pastador, R: ramoneador P: pastador.

Localidade	Classe Etária	N	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG	Dieta
D. Pedrito (RS, BR)	Adulto Senil	1	33,5	40	14	0,5	9	31,5	8,5	G
S. V. Palmar (RS, BR)	Adulto Maduro	2	38,2	19,2	16,25	19,2	1,75	14,7	4,5	G S/R
Formosa (AR)	Subadulto	1	31	39,5	5	4	12	31,5	8	G
Santiago del Estero (AR)	Adulto	1	48	33,5	17,5	4,5	0	27	6,5	G
	Adulto Senil	1	46,5	19	23	10,5	2	17,5	1,5	R
Santa Fé (AR)	Subadulto	1	20	37,5	1	0,5	13	24	13,5	P
	Adulto Senil	1	23	31	2	2	8,5	29	2	P
Córdoba (AR)	Adulto	1	37	44,5	8,5	5,5	13	36,5	8	G
	Adulto Senil	4	19,9	33,3	4,9	2,7	6,9	26,9	6,4	P
Entre Ríos (AR)	Adulto Maduro	1	15	35	0,5	0,5	12	33,5	1,5	P
Arroyo Tapalqué (BA, AR)	Imaturo	1	7,5	33,5	0	0	8,5	32	1,5	P
Playa del Barco (BA, AR)	Imaturo	1	13	42	5,5	1	9,5	36	6	P
	Subadulto	2	24,5	21	6,25	4,5	4,2	17	4	G S/R
	Adulto Senil	1	37	43	6,5	3,5	8	34	9	G

**Tabela 9.** Continuação.

Localidade	Classe Etária	N	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG	Dieta
Villa Ballester (BA, AR)	Subadulto	1	25	34,5	3,5	3	11	31,5	3	P
	Adulto	1	43	47,5	2,5	7,5	4	39,5	8	G
Arroyo del Medio (BA, AR)	Adulto Maduro	1	29,5	41,5	4,5	7	13	30	11,5	P/G
Vicente Casares (BA, AR)	Adulto Maduro	1	24,7	38,7	6,5	3	16,5	36,5	2,2	P/G
Magdalena (BA, AR)	Adulto Maduro	4	36,1	29,2	11,7	8,5	7,7	20,7	8,5	P/G
Mercedes (BA, AR)	Adulto Maduro	1	20,5	38,5	5	3	7,5	35,5	3	P/G
	Adulto Senil	1	22	54,5	2	0,5	18	45,5	9	P
Salto (BA, AR)	Adulto Senil	1	28	42	7,7	8,7	10,7	33	9	P
Río Quenquén Grande (BA, AR)	Adulto Senil	1	34	25,5	9,5	5	4	23	2,5	P
Bajo Hondo (BA, AR)	Adulto Senil	1	18	47	11,5	0,5	12,5	39	8	P

Os espécimes imaturos aqui analisados são provenientes das localidades de Arroyo de Tapalqué e Playa del Barco (Tabela 9). Ambos apresentam médias de arranhões altos (Figura 19B), porém as médias de perfurações baixas, que foi responsável pela a diferença significativa entre as demais classes ( $p=0,007$ , ANOVA), bem como as perfurações irregulares ausentes sugerem hábitos pastadores (Tabela 9).

Ainda em Playa del Barco, os indivíduos subadultos apresentam médias de arranhões nas faixas dos ramoneadores e pastadores tradicionais, enquanto que o adulto senil possui valores mais altos (Figura 19B). Desta forma, uma grande amplitude alimentar

é inferida para os indivíduos dessa localidade e, sendo assim, estes poderiam estar variando a dieta de acordo com influências sazonais ou regionais.

A cidade de Villa Ballester é representada por espécimes subadulto e adulto. O indivíduo subadulto de Villa Ballester também apresenta média de arranhões alta semelhante ao de Playa del Barco, porém a média de perfurações e padrões grosseiros baixos atribuíram a categoria trófica de pastador (Figura 19B, Tabela 9). Apesar do espécime adulto também apresentar média de padrões grosseiros baixos, a média alta de perfurações e arranhões o fez associar a um padrão generalista (Tabela 9).

Os indivíduos adultos maduros eram provenientes das cidades de Magdalena, Vicente Casares, Mercedes e Arroyo del Medio. Os maduros de Magdalena possuem médias de perfurações e arranhões altas, bem como os padrões grosseiros são acima de quatro, e indicam dieta generalista com predomínio de gramíneas (Figura 19B; Tabela 9). Diferentemente dos indivíduos maduros de Magdalena, os adultos maduros de Vicente Casares, Mercedes e Arroyo del Medio apresentam valores médios de perfurações baixos, perfurações irregulares pouco representativas, e arranhões grosseiros mais baixos que os de Magdalena (Tabela 9). Ainda que todos os indivíduos adultos maduros fossem provavelmente generalistas com tendência ao pastejo, a maior frequência dos padrões grosseiros encontrados nos esmaltes dos indivíduos da cidade de Magdalena, sugere um ambiente diferenciado, possivelmente mais seco quando relacionado às demais cidades.

Os espécimes adultos senis são provenientes de localidades em Mercedes, Salto, Río Quenquén Grande e Bajo Hondo. Todos os indivíduos analisados possuem valores de microdesgaste semelhantes à maioria dos indivíduos adultos maduros (exceto o do Río Quenquén Grande), onde os valores médios de arranhões são altos e as perfurações baixas, bem como, os valores médios dos arranhões cruzados são mais expressivos (Figura 19B, Tabela 9). Não obstante, todos foram associados à categoria trófica alimentar de pastador.

Os resultados do presente estudo confirmam os dados isotópicos de Sánchez *et al.* (2004) que sugere uma dieta generalista de plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> para os indivíduos da província de Buenos Aires. Entretanto, os espécimes aqui analisados, denotaram preferências ao consumo de maiores proporções por gramíneas C<sub>4</sub> em Magdalena e maiores por gramíneas C<sub>3</sub> em Mercedes.

Conclui-se aqui, que a maioria dos espécimes da Argentina avaliados apresenta uma dieta mista com tendências a hábitos pastadores. Grande parte dos espécimes da ecorregião apresenta padrões grosseiros no esmalte dentário, entretanto os arranhões grosseiros são baixos. Estas características podem indicar que em vários pontos da

ecorregião as pastagens poderiam ser mistas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> ou predominantes por gramíneas com via fotossintética C<sub>3</sub>.

Os gonfotérios das regiões chaquenhas, mesopotâmicas e pampenas da Argentina aparentemente tinham uma dieta similar. A associação faunística do Pleistoceno Final das regiões eram semelhantes, assim como as condições climáticas e ambientais eram frias e áridas/semi-áridas, com predominância marcante de ambientes abertos (Tonni & Scillato-Yané, 1997; Prado & Alberdi, 1999; Alcaraz & Zurita, 2004; Carlini *et al.*, 2004; Noriega *et al.*, 2004; Zurita *et al.*, 2007; Figura 13, Tabela 4). Períodos breves mais úmidos e, possivelmente, um pouco mais quentes são sugeridos para as regiões (Prieto, 2000; Figura 13, Tabela 4). Por outro lado, a fauna da região do sul do Brasil e oeste do Uruguai, estaria associada a condições ambientais mais úmidas e quentes (Carlini *et al.*, 2004), que também foi confirmado nesse estudo devido aos gonfotérios de Santa Vitória do Palmar estarem consumindo quantidades significativas de plantas lenhosas (Asevedo *et al.*, em fase de elaboração).

#### **4.4. Variabilidade dos padrões alimentares dos gonfotérios pleistocênicos na América do Sul**

Através desse estudo, foi possível confirmar que os gonfotérios sul-americanos eram generalistas oportunistas que constituíam suas dietas com base na fitofisionomia dominante de seu habitat. Portanto, em todas as ecorregiões avaliadas não foram observadas estratégias alimentares seletivas, somente oportunistas. Os indivíduos de diferentes classes etárias provenientes de cada ecorregião apresentavam dietas semelhantes, com exceção dos gonfotérios da Bacia Amazônica que evidenciaram possíveis estratégias alimentares diferenciadas relacionadas às variadas composições fitofisionômicas dos habitats durante o Pleistoceno Final.

Em ecorregiões dotadas de imaturos de *C. hyodon* e *N. platensis*, foram revelados valores estatisticamente diferentes quando em comparação com indivíduos mais velhos. Nas ecorregiões de Valle de Tarija e Nordeste brasileiro os imaturos de ambas as espécies apresentavam grandes frequências de todos os tipos de perfurações (pequenas, grandes e irregulares; Tabelas 5 e 7), ao contrário dos imaturos da Argentina que demonstravam frequências baixas dos mesmos (Tabela 9). Embora os testes de variância não tenham apontado diferenças significativas exclusivas para os imaturos no sudeste do Brasil, estes apresentam médias semelhantes aos imaturos da Argentina (Tabela 8).

Todas estas divergências observadas nos imaturos referem-se à constituição alimentar e hábitos de forrageio, onde os valores baixos dos padrões mencionados estão relacionados ao consumo de alimentos menos duros e fibrosos ou até mesmo uma dieta concomitante ao leite materno. Enquanto que, os valores altos relacionam à seleção de itens alimentares próximos do solo por conta da limitação física, assim estes itens estariam mais expostos à adesão de partículas exógenas.

Estas estratégias equivalem aos de elefantes imaturos. Após os três meses de vida, os elefantes juvenis já iniciam a inclusão de itens vegetais concomitante ao leite, e consomem os mesmos tipos de espécies que os elefantes adultos (Lee & Moss, 1986). O desmame ocorre aproximadamente aos dois anos e meio de idade, embora alguns estudos comportamentais de elefantes africanos revelem que alguns desmamam apenas após o nascimento do outro filhote, portanto por volta dos quatro anos de idade (Lee & Moss, 1986).

De acordo com Woolley *et al.* (2011) o tamanho corpóreo e a idade influenciam no comportamento seletivo entre as diferentes partes dos vegetais. Em manadas dotadas de imaturos, as fêmeas adultas selecionam maior concentração de porções fibrosas de plantas em sua dieta, enquanto que, os imaturos desmamados selecionam porções vegetais mais nutritivas, como as plantas herbáceas em estações úmidas. Em estações secas as fêmeas consomem as porções mais altas do dossel, ao contrário dos imaturos que se alimentam de folhagens provenientes de níveis mais baixos da copa. Esse comportamento pode ser um resultado direto da competição intraespecífica, ou uma resposta evolutiva por parte das fêmeas adultas para garantir a sobrevivência dos filhotes, pois estes precisam de maior demanda nutricional para o crescimento.

As inferências alimentares para os gonfotérios de diferentes ecorregiões sul-americanas puderam ser comparadas aqui, através da análise multivariada de variância MANOVA entre os valores médios de todos os padrões (Wilk's lambda: 0,387, F = 4,899,  $p < 0,001$ ; Tabela 10). Em consequência do baixo número amostral representado por apenas um espécime de *N. platensis*, a ecorregião do planalto de Bogotá não foi incluída na comparação.

Durante o Pleistoceno Médio, os indivíduos de *C. hyodon* que habitavam a ecorregião do Valle de Tarija, provavelmente apresentavam dominância pelo o consumo de gramíneas. A região era constituída de um regime climático seco, composto por amplas áreas de pradarias e com algumas árvores e arbustos esparsos. Estes demonstraram diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) nos valores de seus padrões com os indivíduos de *N.*

*platensis* que habitaram o Pleistoceno Final do Nordeste ( $p=0,001$ ) e Sudeste ( $p=0,003$ ) do Brasil (Tabela 10). Dentre essas ecorregiões, os indivíduos do Nordeste do Brasil assemelhavam-se mais as estratégias alimentares de *C. hyodon* em relação ao consumo significativo de gramíneas, no entanto, as composições fitofisionômicas de ambas as ecorregiões diferenciavam. A ecorregião do Valle de Tarija é dotada de grandes altitudes (1950 m) e, desta maneira, grande parte das gramíneas poderia constituir-se da rota metabólica C<sub>3</sub>, diferenciando da composição das pastagens do Nordeste. Além disso, os espécimes do Nordeste do Brasil possuem datações próximas ao UMG (Apêndice A), contribuindo para um ambiente possivelmente mais árido.

**Tabela 10.** Resultados do teste MANOVA aplicados nos valores médios de todos os padrões de microdesgaste observados nos indivíduos de cada ecorregião pleistocênica.

Ecorregiões	Bacia Amazônica	Nordeste brasileiro	Sudeste brasileiro	Sul do Brasil e Argentina	Valle de Tarija
Valle de Tarija	0,847	<b>0,001</b>	<b>0,003</b>	0,430	0
Nordeste brasileiro	0,573	0	<b>&lt; 0,001</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,001</b>
Sudeste Brasileiro	<b>0,034</b>	<b>&lt; 0,001</b>	0	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,003</b>
Sul do Brasil e Argentina	0,501	<b>&lt; 0,001</b>	<b>&lt; 0,001</b>	0	0,430
Bacia Amazônica	0	0,573	<b>0,034</b>	0,501	0,847

Os indivíduos de *N. platensis* do Nordeste brasileiro provavelmente habitavam regiões tipicamente de Caatinga associados a áreas com fragmentos de Mata Atlântica durante o Pleistoceno Final. Através do teste MANOVA foi possível diagnosticar valores estatisticamente diferentes ( $p < 0,05$ ) de seus padrões comparados aos espécimes das ecorregiões do Sudeste brasileiro ( $p < 0,001$ ) e do Sul do Brasil e Argentina ( $p < 0,001$ ). Estas diferenças são devidas as maiores médias de arranhões grosseiros observados nos espécimes provenientes da Caatinga (Apêndice A), que é indicativo de um ambiente aberto e extremamente seco, composto de gramíneas de via fotossintética C<sub>4</sub>. Estima-se que os gonfotérios que habitavam essas regiões eram generalistas que consumiam maiores proporções de plantas herbáceas, incluindo entre estas as gramíneas. Por sua vez, os gonfotérios do estado da Bahia habitavam regiões mais próximas a fragmentos de Mata

Atlântica e, sendo assim, estavam consumindo maiores proporções de plantas lenhosas que os espécimes das demais localidades.

Os indivíduos de *N. platensis* do Pleistoceno Final da ecorregião do Sudeste brasileiro habitavam regiões predominantemente campestres com matas de galerias compostos por Araucária no estado de Minas gerais, enquanto que no Rio de Janeiro a vegetação campestre também era importante e os fragmentos de matas eram relativos a espécies da Mata Atlântica. Ambos tinham padrões generalistas com consumos mais proporcionais entre os itens alimentares herbáceos e lenhosos quando relacionados com os generalistas do Nordeste ( $p < 0,001$ ), porém os indivíduos de Minas Gerais estavam propensos a consumirem maiores proporções de gramíneas em relação aos do Rio de Janeiro. Os gonfotérios dessa ecorregião também apresentaram diferenças significativas com os gonfotérios do sul do Brasil e Argentina ( $p < 0,001$ ) e da Bacia Amazônica ( $p=0,003$ ).

Os gonfotérios de regiões pampeanas do Pleistoceno Final no extremo sul do Rio Grande do Sul possuíam padrões alimentares generalistas sazonais. No entanto, a dieta por plantas arbóreas eram possivelmente mais importantes na constituição alimentar dos indivíduos de Santa Vitória do Palmar. O ambiente dominante era campestre e aberto, entretanto, as condições climáticas mais amenas sendo mais úmidas e quentes que as regiões pampeanas do norte argentino, contribuíram para uma fitosionomia dotada de fragmentos de Mata Atlântica na região.

Todavia, as regiões chaquenhas, mesopotâmicas e pampeanas da Argentina eram constituídas de um ambiente aberto semelhante durante o Pleistoceno Final, onde as condições climáticas eram frias e áridas. Os gonfotérios da região eram generalistas que apresentavam consumo predominante por gramíneas C<sub>3</sub> e/ou C<sub>4</sub>. As condições climáticas mais áridas do norte da Argentina contribuíram para a diferença significativa com os espécimes do Sudeste brasileiro ( $p < 0,001$ ), devido às maiores médias de perfurações encontradas nos esmaltes dentários destes indivíduos (Apêndice A).

Por último, os indivíduos de *N. platensis* da ecorregião da Bacia Amazônica apresentaram diferenças significativas unicamente com os espécimes da ecorregião do Sudeste brasileiro ( $p = 0,034$ ), devido aos valores médios de perfurações e arranhões nos generalistas, e os arranhões cruzados nos pastadores serem mais elevados que os espécimes do sudeste atribuídos as mesmas categorias tróficas (Apêndice A). Os gonfotérios dessa ecorregião que habitavam regiões mais fechadas nos estados do Pará e Acre, possivelmente consumiam maiores proporções de plantas lenhosas. Enquanto que, os gonfotérios de Mato

Grosso habitavam regiões abertas de planície, e apresentavam hábitos pastadores de gramíneas do tipo C<sub>4</sub>.

As diferenças reveladas por meio dos testes estatísticos, decorrentes das condições paleoclimáticas e paleoambientais nas variadas ecorregiões sul-americanas, evidenciam a ampla capacidade de forrageio que os gonfotérios sul-americanos poderiam assumir. Apesar da semelhante estratégia oportunista, as espécies não eram simpátricas nas localidades sul-americanas. Além disso, ambas as espécies poderiam assumir estratégias alimentares distintas em diferentes localidades de mesmo país, confirmado através dos dados isotópicos de Domingo *et al.* (2012), para localidades pleistocênicas do Peru. *Cuvieronius hyodon* possivelmente assumia hábitos pastadores de gramíneas C<sub>4</sub> em Ayusbamba (13°S), enquanto que *N. platensis* tinha uma dieta generalista de plantas C<sub>3</sub> em Quipan (11°S). Embora os espécimes não apresentem datações, todas as evidências criam suporte para uma possível exclusão competitiva e, portanto, os gonfotérios sul-americanos poderiam variar suas rotas biogeográficas estrategicamente, para habitarem nichos ecológicos distintos nos países onde puderam coexistir.

Considerando que os elefantes atuais consomem em média 175-200 kg de material vegetal diariamente para a sua subsistência (Haynes, 1991), a simpatria de duas espécies de proboscídeos generalistas impactaria a diversidade florística local, bem como causariam distúrbios erosivos do solo que poderia levar à degradação da comunidade vegetacional da região (Augustine & McNaughton, 1998).

A aplicação da análise de microdesgaste do esmalte dentário para esses espécimes de gonfotérios, bem como os de outras localidades provenientes de um específico país que não foram citados é de extrema importância, logo deve ser o próximo passo a ser feito em futuras contribuições.

#### **4.5. Gradiente latitudinal de gramíneas C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> no Pleistoceno Final da América do Sul via inferências da dieta dos gonfotérios**

As plantas terrestres diferem nos processos de carboxilação durante a fotossíntese e, portanto, as principais vias fotossintéticas são do tipo C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> (Ehleringer *et al.*, 1997; Ehleringer & Cerling, 2002). A via fotossintética C<sub>3</sub>, ou ciclo de Calvin-Benson, consiste no caminho ancestral para a fixação de carbono e ocorre em todos os grupos taxonômicos de plantas. Essas plantas possuem afinidades em ambientes com níveis de CO<sub>2</sub> atmosféricos elevados e/ou a temperaturas baixas (Ehleringer & Cerling, 2002). Desta



forma, as gramíneas são predominantes em ecossistemas dotados de pradarias e estepes com elevadas altitudes, no entanto, também são registradas em baixas altitudes de regiões sombreadas (Macfadden *et al.*, 1999; Ehleringer & Cerling, 2002).

A via fotossintética C<sub>4</sub>, ou ciclo de Hatch-Slack, é observada em táxons de plantas mais derivadas, sendo especialmente comuns entre as monocotiledôneas, como gramíneas e ciperáceas, e plantas dicotiledôneas adaptadas a climas áridos (Ehleringer & Cerling, 2002; Domingo *et al.*, 2012). Este tipo fotossintético apresenta vantagens em baixos teores de CO<sub>2</sub> atmosférico, altas temperaturas e estresses hídricos (Ehleringer *et al.*, 1997). As gramíneas, portanto, são predominantes em regiões abertas de baixas altitudes, áridas e com alto índice de luminosidade (Macfadden *et al.*, 1999; Ehleringer & Cerling, 2002).

A América do Sul é caracterizada por possuir grande variação topográfica, e amplas áreas de ecossistemas dominados por gramíneas (Jacobs *et al.*, 1999). Evidência de que as gramíneas C<sub>3</sub> eram importantes nos ecossistemas sul-americanos desde Oligoceno Final (~27 Ma) é baseada na assinatura isotópica do mamífero notoungulado de caracteres associados à pastadores da localidade de Salla, Bolívia (Shockey, 1997; Jacobs *et al.*, 1999).

As gramíneas C<sub>4</sub>, por sua vez, apenas foram notificadas como componentes da dieta de notoungulados no Mioceno Final (~7,6 Ma) do noroeste Argentino (Jacobs *et al.*, 1999). Entretanto, com base na análise dos carbonatos em sedimentos de paleossolo da região, os ecossistemas dominados por esses vegetais apenas tornaram significantes no Plioceno Final (~3,7 Ma; Latorre *et al.*, 1997). De acordo com Cerling *et al.* (1997) e Latorre *et al.*, (1997), a queda do nível de CO<sub>2</sub> atmosférico no Mioceno Final, o aumento das temperaturas e o desenvolvimento de regiões áridas contribuíram para a expansão global das plantas C<sub>4</sub>.

O Pleistoceno é caracterizado por diversas oscilações climáticas influenciadas por períodos glaciais e interglaciais que puderam contribuir na dispersão das gramíneas durante esta época (Ehleringer & Cerling, 2002). MacFadden *et al.* (1999) por intermédio dos resultados isotópicos da paleodieta do gênero *Equus* (Equidae, Mammalia), foram os pioneiros a identificar um gradiente latitudinal de gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> nas Américas durante o Pleistoceno. No entanto, esses autores argumentaram que o reconhecimento do gradiente para América do Sul era difícil naquele momento, em consequência do registro isotópico conter muitas lacunas. Posteriormente, Sánchez *et al.* (2004) através das análises isotópicas dos gonfotérios sul-americanos pôde corroborar com o padrão latitudinal de gramíneas.

Contudo, os registros com informações da paleodieta do grupo ainda era descontínuo, principalmente para as regiões norte, sul e centro-oeste do Brasil.

Nos últimos anos, houve um acréscimo de estudos paleoecológicos da Megafauna sul-americana, incluindo principalmente para os gonfotérios, em localidades da América do Sul, que até então não continham informações (Alberdi *et al.*, 2008; Silva, 2008; Viana *et al.*, 2011; Domingo *et al.*, 2012; Dantas *et al.*, 2013b; Lopes *et al.*, 2013; Asevedo *et al.*, 2012a, b; Vaz, 2012; Asevedo *et al.*, 2014). Os dados gerados desses trabalhos somados aos do presente estudo, enriquecem as informações sobre a paleoecologia dos gonfotérios sul-americanos e, devido ao comportamento de forrageio oportunista do grupo, contribuem com a inferência indireta da composição fitofisionômica das gramíneas durante o Pleistoceno.

Neste presente estudo, a comparação entre os dados de paleodieta dos gonfotérios serão realizadas apenas para os espécimes de localidades abaixo de 2000 metros de altitude, pois com base nos ecossistemas modernos, as gramíneas de ambas as vias metabólicas competem entre as altitudes de 2000 e 3000 metros, e somente acima dos 3000 metros é que as gramíneas C<sub>3</sub> são exclusivas (Tieszen *et al.*, 1979; Cabino *et al.*, 1997). Desta forma, devido à maior parte das informações sobre a paleodieta de *C. hyodon* serem provenientes de localidades andinas (>2000m), excetuando-se apenas a localidade boliviana de Valle de Tarija, estes não foram utilizados na comparação. Não obstante, as informações paleoecológicas de localidades com baixas altitudes da espécie endêmica *N. platensis* são extensas, assim o gradiente latitudinal de gramíneas terá como base informações relativas ao Pleistoceno Final.

Em menores latitudes, as informações paleoecológicas para o Pleistoceno Final do Equador (2°S) das localidades de Santa Elena (Prado *et al.*, 2003) e La Carolina (Sánchez *et al.*, 2004) indicam um ambiente aberto, e a base da constituição alimentar dos gonfotérios da região eram as gramíneas C<sub>4</sub> (Tabela 11, Figura 20). No entanto, os indivíduos de *N. platensis* analisados neste estudo, que habitavam regiões da Ilha de Marajó (0°S, Pará) e do município de Cruzeiro do Sul (8°S, Acre) foram associados a uma dieta generalista com maiores tendências ao ramoneio de plantas C<sub>3</sub> (Tabela 11, Figura 20). Estes possivelmente estavam habitando regiões florestadas da Bacia Amazônica durante o Pleistoceno Final.

Ainda em baixas latitudes (5° a 9°S), no Nordeste brasileiro *N. platensis* apresentava uma dieta constituída somente de plantas C<sub>4</sub>. Portanto, com base nos resultados aqui inferidos e os de Silva (2008), Viana *et al.* (2011), Dantas *et al.*, (2013) e

Asevedo *et al.* (em fase de elaboração) é pressuposto que o consumo de gramíneas de rota metabólica C<sub>4</sub> pelo os gonfotérios eram extensos nas localidades de Barcelona (Rio Grande do Norte), Caiçara (Paraíba), Alagoinha (Pernambuco), Maravilha (Alagoas), Canhoba e Poço Redondo (Sergipe), São Raimundo Nonato e Fartura do Piauí (Piauí, Tabela 11, Figura 19). Da mesma forma, os gonfotérios do centro-oeste brasileiro de Alta Floresta (Asevedo *et al.*, 2012b) e Peixoto de Azevedo no Mato Grosso (9° e 10°S) também foram associados a hábitos pastadores de gramíneas C<sub>4</sub> (Tabela 11, Figura 20).

Os indivíduos de *N. platensis* que habitavam localidades de Coronel João Sá e Irecê (10°-11°S) foram aqui associados a dietas mistas e, corroboram com as inferências do consumo por plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> do gonfotério de Toca dos Ossos (15°S; Sánchez *et al.*, 2004; Tabela 11, Figura 20). Entretanto, os resultados isotópicos de Dantas *et al.* (2013) apresentou valores que associam o gonfotério de Coronel João Sá a uma dieta única pastadora C<sub>4</sub> (Tabela 11, Figura 20), portanto, sugere-se aqui, que as gramíneas nas localidades baianas do Pleistoceno Final eram dotadas de vias fotossintéticas C<sub>4</sub>, sendo o consumo das plantas C<sub>3</sub> associados as plantas dicotiledôneas do bioma Mata Atlântica que já se estendiam ao litoral da Bahia.

Em latitudes medianas do estado de Minas Gerais em Araxá (19°S; Asevedo *et al.*, 2012a; Vaz, 2012) e do Rio de Janeiro em São José de Itaboraí (22°; Asevedo *et al.*, 2012b), *N. platensis* possivelmente possuíam uma dieta mista sazonal, e as gramíneas consumidas eram de vias fotossintéticas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> (Tabela 11, Figura 20).

Ainda em latitudes medianas (27° a 34°S), os dados providos deste estudo e de Lopes *et al.* (2013), Gutiérrez *et al.* (2005), Domingo *et al.* (2012) e Asevedo *et al.* (em fase de elaboração), inferem que *N. platensis* tinha dietas generalistas nas províncias do norte da Argentina (Santiago del Estero, Santa Fé, Córdoba), na cidade de Montevideú no Uruguai, como também, no estado sulino do Rio Grande do Sul (Dom Pedrito e Santa Vitória do Palmar). Assim, esses gonfotérios estavam ramoneando as plantas C<sub>3</sub> e pastando gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>, com exceção dos indivíduos de Santiago del Estero que possivelmente estavam pastando gramíneas C<sub>4</sub> (Tabela 11 e Figura 20; Alberdi *et al.*, 2008).

**Tabela 11.** Dados sobre a paleodieta do gonfotério sul-americano *N. platensis* do Pleistoceno Final da América do Sul. Siglas: R/G: generalista com tendência a hábitos ramoneadores, P/G: generalista com tendência a hábitos pastadores, P: pastador, G: generalista, R: ramoneador.

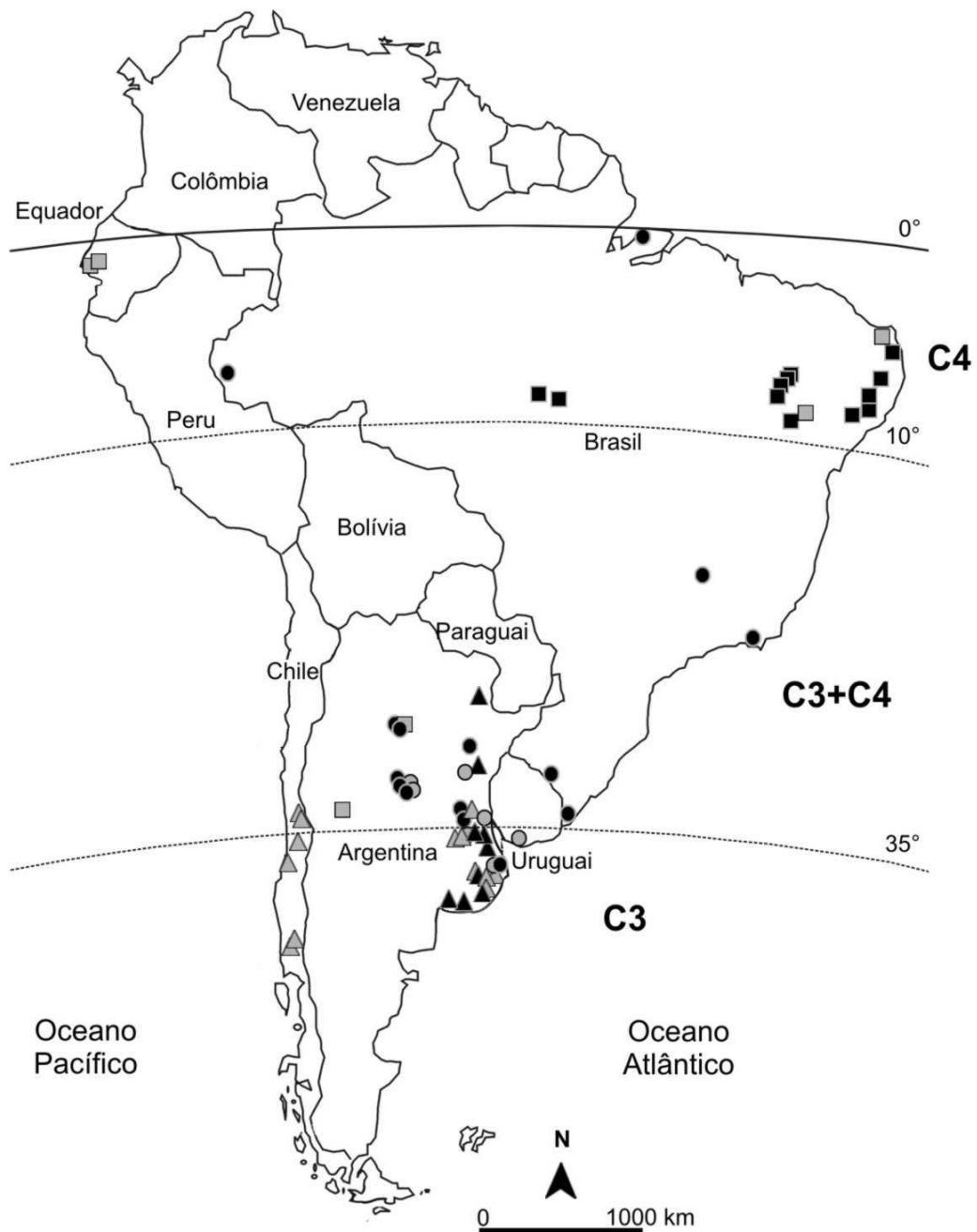
Latitude	Localidades	Dieta	Referências
0°S	Ilha de Marajó (BR)	R/G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b>
2°S	Santa Elena e La Carolina (EQ)	P/G. C <sub>4</sub>	Prado <i>et al.</i> (2003) e Sánchez <i>et al.</i> (2004)
5°S	Barcelona (BR)	P. C <sub>4</sub>	Dantas <i>et al.</i> (2013)
6°S	Caiçara (BR)	P. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b>
8°S	Alagoinha (BR)	P/G. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Asevedo <i>et al.</i> (em fase de elaboração)
8°S	Cruzeiro do Sul (BR)	R/G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b>
8°-9°S	São Raimundo Nonato e Lagoa do Quari (BR)	P/G. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b>
9°S	Maravilha (BR)	P/G. C <sub>4</sub> , P. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> , Silva (2008) e Viana <i>et al.</i> (2011)
9°S	Poço Redondo (BR)	P. C <sub>4</sub>	Dantas <i>et al.</i> (2013)
9°-10°S	Alta Floresta e Peixoto de Azevedo (BR)	P. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Asevedo <i>et al.</i> (2012b)
10°S	Canhoba (BR)	P/G. C <sub>4</sub> , P. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Dantas <i>et al.</i> (2013)
10°	Coronel João Sá (BR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> , P. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Dantas <i>et al.</i> (2013)
10°-11°S	Toca dos Ossos e Irecê (BR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Sánchez <i>et al.</i> (2004)
19°S	Araxá (BR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	Asevedo <i>et al.</i> (2012a) e Vaz (2012)
22°S	São José de Itaboraí (BR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	Asevedo <i>et al.</i> (2012b)
26°S	Formosa (AR)	G. C <sub>3</sub>	<b>Este estudo</b>
27°S	Santiago del Estero (AR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> , P. C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Alberdi <i>et al.</i> (2008)
30°-33°S	Santa Fé e Rosário (AR)	P. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> , G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Domingo <i>et al.</i> (2012)
30°-33°S	Dom Pedrito e Santa Vitória do Palmar (BR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b> e Asevedo <i>et al.</i> (em fase de elaboração)
31°S	Entre Ríos (AR)	P. C <sub>3</sub>	<b>Este estudo</b>
31°-32°S	Córdoba (AR)	P/G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	<b>Este estudo</b>
32°S	Punta de Agua e Los Gaviones (AR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	Domingo <i>et al.</i> (2012)
33°S	Granville P4-Beto, San Luis (AR)	P. C <sub>4</sub>	Domingo <i>et al.</i> (2012)
34°S	Montevideú (UR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	Gutiérrez <i>et al.</i> (2005)

**Tabela 11.** Continuação.

Latitude	Localidades	Dieta	Referências
33°-35°S	Arroyo del Medio, Cant. Sr. Landa, Cant. Hdez. Orazi, Mercedes, Calle Sarmiento, Salto, Magdalena (AR)	G. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub> , P. C <sub>3</sub> e C <sub>4</sub>	<b>Este estudo,</b> Sánchez <i>et al.</i> (2004) e Domingo <i>et al.</i> (2012)
33°-34°S	Arenero Sposito, Villa Ballester, Vicente Casares (AR)	G. e P. C <sub>3</sub>	<b>Este estudo e</b> Domingo <i>et al.</i> (2012)
32°-36°S	Los Vilos, La Rinconada, Taguatagua, El Parral (CH)	G. e R. C <sub>3</sub>	Sánchez <i>et al.</i> (2004) e Domingo <i>et al.</i> (2012)
36°-38°S	Arroyo Tapalqué, Arroyo El Gualichu, Ayacucho, Maipú, Río Quequén Salado, Río Quequén Grande, Bajo Hondo, Playa del Barco (AR)	G., P. e R C <sub>3</sub>	<b>Este estudo,</b> Sánchez <i>et al.</i> (2004) e Domingo <i>et al.</i> (2012)
40°S	Río Bueno e Tramalhué (CH)	R. C <sub>3</sub>	Sánchez <i>et al.</i> (2004)

No entanto, as inferências por meio do microdesgaste para os espécimes de Formosa (26°) e Entre Ríos (31°S) na Argentina, os associaram ao hábito generalista de plantas C<sub>3</sub> (Tabela 11 e Figura 20), indicando habitats mais sombreados dotados de fragmentos de mata nas regiões, enquanto que os resultados isotópicos para os espécimes de Granville P4-Beto da província de San Luis, Argentina (33°S; Domingo *et al.*, 2012) foram associados a hábitos pastadores de gramíneas C<sub>4</sub> (Tabela 11, Figura 20), e indica um ambiente mais aberto para esta localidade.

Os dados do presente trabalho e os de Sánchez *et al.* (2004) e Domingo *et al.* (2012) de localidades da província de Buenos Aires compreendidas entre 33° a 35°S, sugerem que *N. platensis* possuía dietas mistas de plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> (Tabela 11, Figura 20). Embora, em algumas localidades como em Arenero Sposito (33°S; Domingo *et al.*, 2012), bem como, os espécimes analisados neste estudo, das localidades de Villa Ballester e Vicente Casares (34°) indicam uma dieta generalista C<sub>3</sub> ou unicamente de gramíneas C<sub>3</sub> (Tabela 11, Figura 20).



**Figura 20.** Mapa da América do Sul com a distribuição das localidades de *N. platensis* com dados paleoecológicos acessíveis e, possível gradiente latitudinal de gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> com base em suas dietas. Símbolos de cor preta indicam as informações do presente estudo, e os de cor cinza da literatura. Símbolos: ■: gramíneas C<sub>4</sub>, ●: gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>, ▲: gramíneas C<sub>3</sub>.

Os indivíduos de *N. platensis* que habitavam o Chile nas localidades de Los Vilos, La Rinconada, Tagua-tagua e El Parral (36°- 38°S) possuíam uma dieta constituída unicamente de plantas C<sub>3</sub>, de acordo com os valores isotópicos de Sánchez *et al.* (2004) e

Domingo *et al.* (2012), os indivíduos poderiam estar migrando entre ambientes florestados a pradarias com fragmento florestais C<sub>3</sub> (Tabela 11, Figura 20).

Nas localidades com latitudes mais austrais de Buenos Aires (36°- 38°S), a dieta se torna totalmente restrita ao consumo de plantas C<sub>3</sub>, portanto os gonfotérios das localidades de Arroyo Tapalqué e El Gualichu, Ayacucho, Maipú, Río Quenquén Grande e Playa del Barco foram associados a hábitos generalistas de plantas C<sub>3</sub>, e os de Río Quequén Salado e de Bajo Hondo, associados respectivamente a hábitos ramoneadores e pastadores de gramíneas C<sub>3</sub> (Sánchez *et al.*, 2004; Domingo *et al.*, 2012; e dados providos desse estudo; Tabela 11, Figura 20).

Da mesma forma, os indivíduos de *N. platensis* das localidades de Río Bueno e Tramalhué no Chile (40°S) também tinham uma dieta voltada ao consumo de plantas C<sub>3</sub>, entretanto, os hábitos eram voltados ao consumo de plantas dicotiledôneas, e assim indicam habitats florestados (Sánchez *et al.*, 2004).

Embora seja uma representação muito simples, o modelo do gradiente latitudinal de gramíneas proposto neste trabalho mostra uma clara mudança na composição de gramíneas em toda a América do Sul (Figura 20). As gramíneas C<sub>3</sub> provavelmente eram dominantes em latitudes elevadas (acima de 35°), e corrobora com Macfadden *et al.* (1999) e Sánchez *et al.* (2004) que sugerem essa transição entre as gramíneas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>. Abaixo de 35°S as plantas C<sub>4</sub> tornaram-se um importante elemento ambiental. Esta por sua vez, eram ecologicamente dominantes em latitudes baixas (0-11°S) da América do Sul. Enquanto que, em latitudes medianas foi observada uma frequência significativa para ambas as gramíneas e, desta forma, a distribuição era de acordo com as variações de altitudes e luminosidades regionais (Figura 20).

O padrão aqui inferido assemelha-se ao da atualidade (Macfadden *et al.*, 1999). Entretanto, o efeito da variação ambiental entre climas frios e secos, que se tornou severo durante o Pleistoceno Final, demonstrou distribuições mais marcadas. As gramíneas C<sub>3</sub> eram as mais disponíveis ao sul da América do Sul e, assim foi possível estimar pastagens C<sub>3</sub> desde as latitude medianas de 26°S no norte da Argentina (Formosa; Tabela 11, Figura 20). A exclusividade de gramíneas C<sub>4</sub> na dieta de *N. platensis* nas localidades argentinas de Santiago del Estero (27°S) e San Luis (33°S) indicada por Alberdi *et al.* (2008) e Domingo *et al.* (2012) (Tabela 11, Figura 20), poderia estar relacionada com um aumento regional da temperatura e aridez, pois as gramíneas C<sub>4</sub> são mais adaptadas ao alto índice de irradiância, calor climático e baixos níveis de disponibilidade de água, o que contribui para o seu domínio em latitudes próximas a linha do Equador.

Através desse estudo foi possível elucidar a importância da comparação de dados de paleodieta por meio de métodos diferenciados, no qual permitiu uma visão mais detalhada e nuances da paleodieta de *N. platensis*, bem como, a grande contribuição para as reconstruções paleoambientais que estas ferramentas podem fornecer.

#### **4.6. Estudo comparativo da paleodieta de proboscídeos americanos pleistocênicos**

A América do Norte desempenhou um papel importante na diversidade e história biogeográfica dos proboscídeos, onde foi possível evidenciar interações ecológicas entre representantes de gonfotérios, mastodontes e mamutes. Entretanto, a linhagem dos gonfotérios foi a única a alcançar a América do Sul, o que denota a importância dos estudos comparativos de reconstruções alimentares para estes grupos.

Gonfotérios e mamutídeos foram os primeiros proboscídeos a migrarem para a América do Norte através do Estreito de Bering durante o Mioceno Médio (~15,5 Ma; Saunders, 1996). Os elefantídeos, por sua vez chegaram a América do Norte somente no Pleistoceno Inicial (Dudley, 1996; Agenbroad, 2005). Os últimos registros desses grupos de proboscídeos relacionam-se a transição do Pleistoceno Final/Holoceno Inicial, período pelo qual grande quantidade de mamíferos da Megafauna Americana foi extinta (Martin, 2005).

Os dados resultantes do estudo de microdesgaste dentário dos gonfotérios sul-americanos, foram úteis para compará-los com os resultados prévios de microdesgaste de outras linhagens de proboscídeos americanos proveniente de Rivals *et al.* (2012).

Os proboscídeos em comparação abrangeram espécies que habitaram o Pleistoceno da América do Norte, com datações relativas para o Pleistoceno Final. Estes incluíram representantes da família Elephantidae: o mamute-lanoso, *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799, e o mamute-columbiano, *Mammuthus columbi* Falconer, 1857. A comparação também se estendeu para o representante da família Mammutidae, o mastodonte americano, *Mammuthus americanum*. Os dados de microdesgaste de elefantídeos atuais, *L. africana* e *E. maximus*, provenientes do mesmo trabalho também foram utilizados como base na comparação da diversidade alimentar entre os proboscídeos americanos do Pleistoceno.

O mastodonte americano, *M. americanum*, é endêmico da América do Norte, e o registro mais antigo é do Plioceno no centro-sul de Washington (Estados Unidos), com datação relativa a 3,75 Ma (Dudley, 1996). A espécie possuía uma ampla distribuição por



toda a América do Norte, sendo mais comum ao leste, em particular na região do Great Lakes no final do Pleistoceno (Haynes, 1991; Saunders, 1996). Os elefantídeos *M. columbi* e *M. primigenius* são relativos do Pleistoceno Final. *Mammuthus primigenius* possivelmente evoluiu na Sibéria e alcançou a América do Norte por volta de 0,200 Ka A.P. Este aparentemente apresentava uma distribuição geográfica mais ao norte, se estendendo do Alasca ao norte dos Estados Unidos, enquanto que, *M. columbi* era endêmico da América do Norte e possuía uma ampla distribuição abrangendo do México ao sul do Canadá (Dudley, 1996; Agenbroad, 2005).

Os registros de Gomphotheriidae para o Pleistoceno da América do Norte se restringem aos gêneros *Stegomastodon* Pohling, 1912 e *Cuvieronius* Osborn, 1923. Os restos fósseis mais antigos do grupo são associados ao Plioceno, no entanto *Stegomastodon* aparentemente se extinguiu no Pleistoceno Médio, permanecendo apenas *Cuvieronius* como único representante de Gomphotheriidae para o Pleistoceno Final. *Cuvieronius* se distribuía mais ao sul da América do Norte sendo bastante comum na Flórida, Texas, Novo México, Arizona (Estados Unidos) e México, além também da sua distribuição abranger as Américas Central e do Sul. *Stegomastodon*, no entanto, apresentava distribuição unicamente na América do Norte, porém não se restringia apenas ao sul, este também abrangia os estados dos Estados Unidos no Nebraska, Colorado e Kansas (Lambert, 1996).

Os valores das variáveis de microdesgaste compiladas dos gonfotérios sul-americanos *C. hyodon* e *N. platensis*, unidos aos valores das respectivas variáveis dos proboscídeos em comparação estão listados na Tabela 12. O dendrograma hierárquico de *clusters* gerado por meio desses dados subdividiu-se em dois *clusters* principais de acordo com as texturas dos arranhões e de seus valores (Figura 21).

As espécies de gonfotérios associaram ao mamute-lanoso, *M. primigenius*, no dendrograma, e unidos constituíram o *Cluster B*. A associação das espécies ocorreu devido às semelhanças com os valores médios de arranhões, valores percentuais elevados de arranhões cruzados, bem como, às percentagens mais baixas de indivíduos com valores de arranhões entre 0 e 17 (Tabela 12). Essas características são relativas ao grande consumo de gramíneas que esses táxons poderiam assumir.

De acordo com as inferências de Rivals *et al.* (2012), *M. primigenius* do Alasca, Estados Unidos, tinha um hábito pastador. A inferência dos autores corrobora com análises de conteúdo estomacal e coprólito em espécimes de *M. primigenius* do Pleistoceno Final da América do Norte. Estas revelam uma grande proporção de gramíneas na dieta, constituindo cerca de 90% da dieta preferencial pela a espécie (Farrand, 1961; Ukraintseva,

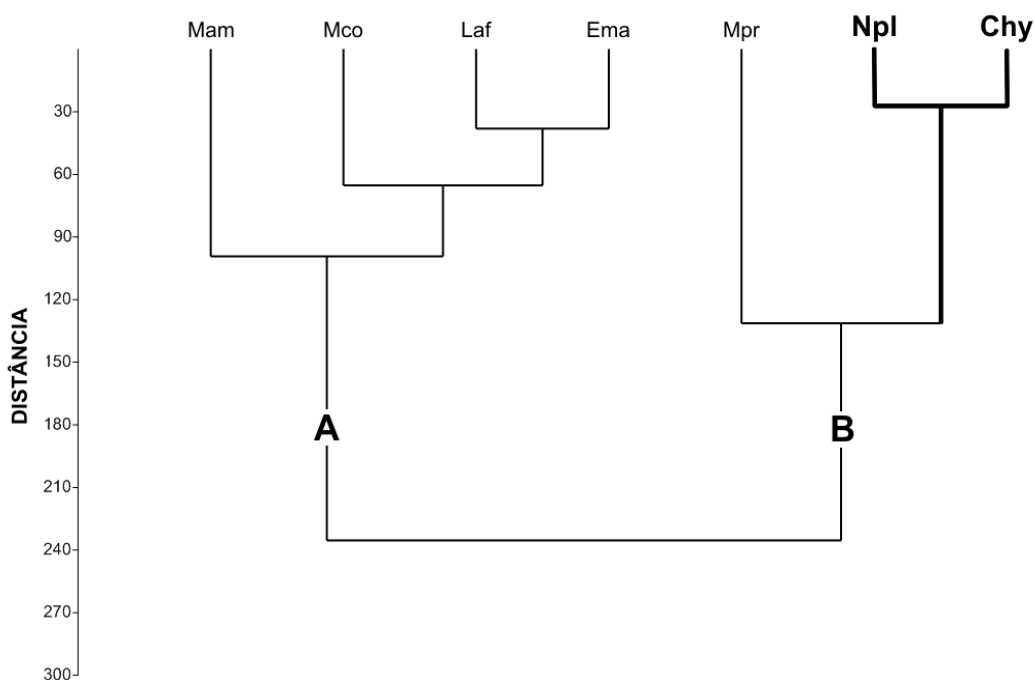
1985). A espécie era adaptada a climas frios e áridos de ambientes estépicos ou de tundra e, portanto, reflete o hábito pastador, embora também pudessem consumir plantas lenhosas quando em grande disponibilidade (Haynes, 1991).

**Tabela 12.** Sumário estatístico das variáveis de microdesgaste compilados no estudo de *C. hyodon* e *N. platensis* comparados com proboscídeos atuais e pleistocênicos da América do Norte de Rivals *et al.* (2012). Siglas: N= número de dentes, MP: média perfurações, MA: média arranhões; % AC: arranhões cruzados, % PG: perfurações grandes, % PI: perfurações irregulares (valores percentuais referem-se aos indivíduos com mais de 4 cicatrizes por faceta dentária); % AF: arranhões finos, % AG: arranhões grosseiros, % AM: arranhões mistos (valores percentuais calculados de acordo com o predomínio dos tipos de arranhões nos indivíduos).

Táxon	N	MP	MA	% AC	% PG	% PI	% AF	% AG	% AM	% 0-17
<i>Notiomastodon platensis</i>	29	29,8	32	60,7	78,5	64,3	0	0	100	7,5
<i>Cuvieronius Hyodon</i>	7	34	25	71,4	100	85,7	0	0	100	28,5
<i>Mammuthus primigenius</i>	11	10	26,4	93,8	0	12,5	75	0	25	0
<i>Mammuthus Columbi</i>	59	27	20,1	71	39	13,5	6,5	63	30,5	52,5
<i>Mammuth americanum</i>	21	29,2	7,55	31,7	20,2	6,2	0	90,4	9,6	100
<i>Loxodonta Africana</i>	33	22,9	17,4	30,3	54,6	36,4	0	100	0	39,4
<i>Elephas Maximus</i>	10	20,9	18,3	80	70	50	0	100	0	40

A paridade observada no dendrograma entre os gonfotérios sul-americanos ocorreu por apresentarem altas percentagens dos padrões grosseiros e de arranhões mistos nos esmaltes dentários. Contudo, a baixa percentagem de padrões grosseiros e a alta de arranhões finos no esmalte de *M. primigenius*, contribuíram para a divergência dos demais (Figura 21, *Cluster B*; Tabela 12). Essa diferença pode ser explicada com base na proporção de porções lignificadas de vegetais que as espécies poderiam estar consumindo. As texturas de cicatrizes mais finas encontradas no esmalte dentário de *M. primigenius*, refletem a uma dieta composta por maior conteúdo de folhagens devido ao hábito pastador

tradicional durante o Pleistoceno Final no Alasca. Todavia, as espécies de gonfotérios sul-americanos apresentavam esmaltes com superfícies mais grosseiras, resultantes da alimentação por plantas lenhosas. Apesar de generalistas o agrupamento dos proboscídeos sul-americanos ao mamute pastador norte-americano, torna-se um indicativo de que as plantas herbáceas eram importantes constituintes da dieta dos gonfotérios na América do Sul. Este resultado já foi amplamente confirmado ao longo deste estudo.



**Figura 21.** Análise hierárquica de *clusters* utilizando todas as variáveis de microdesgaste de *N. platensis* e *C. hyodon*, em comparação com os dados de proboscídeos (Rivals *et al.*, 2012). Siglas: Mam = *Mammuth americanum*, Mco = *Mammuthus columbi*, Laf = *Loxodonta africana*, Ema = *Elephas maximus*, Mpr = *Mammuthus primigenius*, Npl = *Notiomastodon platensis*, Chy = *Cuvieronius hyodon*.

As espécies de elefanteídeo e mamuteídeo norte-americanas, *M. columbi* e *M. americanum*, agruparam aos elefantes atuais, *E. maximus* e *L. africana*, e unidos constituíram um *cluster* (Figura 21, *Cluster A*). Estas espécies apresentam percentagens altas de indivíduos contendo valores médios de arranhões entre 0 e 17, como também, as percentagens de indivíduos contendo unicamente arranhões grosseiros são altas (Tabela 12). Desta forma, estas características retratam que as plantas lenhosas eram importantes componentes alimentares dessas espécies.

*Mammut americanum* divergiu das demais espécies do *cluster*, por apresentar valores extremamente baixos de arranhões, todos os indivíduos possuíam valores médios de arranhões associados à faixa mais baixa, entre 0 e 17. As percentagens de arranhões grosseiros são altas ao contrário das perfurações grandes e irregulares (Tabela 12). Essas características podem estar associadas ao hábito ramoneador que a espécie poderia ter durante o Pleistoceno Final. Esses espécimes de mastodontes americanos são provenientes de localidades da Carolina do Sul e Texas, nos Estados Unidos (Rivals *et al.*, 2012). De acordo com os autores, não se observou diferenças significativas entre os valores de microdesgaste da espécie nas diferentes localidades, os mastodontes possivelmente apresentavam hábitos exclusivos de ramoneadores de folhas. O mesmo padrão categórico alimentar foi atribuído aos mastodontes americanos do estado da Florida nos Estados Unidos, por meio da análise de microdesgaste dentário (Green *et al.*, 2005).

Análises da morfologia dentária (Saunders, 1996), composição isotópica dos dentes (Koch *et al.*, 1998; MacFadden & Cerling, 1996) e conteúdo gastrointestinal/fecal (Lepper *et al.*, 1991; Newsom & Mithlacher, 2006) também corroboram com os resultados de microdesgaste, e indicam que os mastodontes americanos ramoneavam árvores, arbustos e ervas, associados a florestas de coníferas - em particular àquelas dominadas por coníferas do gênero *Picea* - savanas florestadas, bem como pântanos e brejos. Entretanto, também poderiam consumir uma baixa percentagem de gramíneas e foram evidenciados através da análise de fitólitos opalinos extraídos dos cálculos dentários (Gobet & Bozarth, 2001).

As espécies de elefantes atuais demonstraram paridade no dendrograma hierárquico, pois ambas possuem percentagens de padrões grosseiros altos, e indivíduos contendo unicamente arranhões com texturas grosseiras no esmalte dentário (Figura 21, *Cluster A*; Tabela 12). Como já foram previamente abordados, os valores dos padrões de microdesgaste observados são relativos ao consumo significativo de plantas lenhosas que as espécies modernas possuem. Embora apresentem dentes hipsodontes que favorecem hábitos pastadores, este fato não os restringe unicamente ao consumo de gramíneas (Haynes, 1991).

O mamute-columbiano, *Mammuthus columbi*, endêmico da América do Norte agrupou com seus relativos atuais sugerindo uma semelhança entre seus hábitos alimentares generalistas (Figura 21, *Cluster A*). No entanto, as percentagens menores dos padrões grosseiros e a presença de indivíduos contendo unicamente arranhões finos no esmalte dentário, o fez divergir das espécies atuais (Tabela 12). As gramíneas eram itens

alimentares importantes na constituição da dieta de *M. columbi*, e, portanto, as plantas lenhosas eram consumidas em menores proporções quando comparados com a dieta dos elefantes atuais.

De acordo com Rivals *et al.* (2012), os espécimes de *M. columbi* apresentavam uma grande amplitude alimentar onde foi possível notificar três categorias de hábitos alimentares em espécimes de diferentes localidades nos Estados Unidos: hábitos ramoneadores na Carolina do Sul, pastadores no Nebraska e generalista no Texas. As análises de coprólitos provenientes de *M. columbi* do Pleistoceno Final da América do Norte corroboram com esses resultados, e revelam que as maiores proporções de vestígios vegetais observados nas amostras são referentes às gramíneas, porém vestígios de plantas lenhosas, e folhas de cactos também estavam presentes (Davis *et al.*, 1985; Agenbroad & Mead, 1996). Informações semelhantes também foram inferidas através de estudos da composição isotópica dentária (Koch *et al.*, 1998) e fitólitos extraídos de cálculos dentários (Cummings & Albert, 2007), assim os mamutes-columbianos habitavam regiões de pradarias temperadas sendo generalistas que apresentavam um consumo importante de gramíneas (Haynes, 1991).

Os mamutes, assim como os gonfotérios, tinham um vasto padrão alimentar e são comuns em regiões abertas com domínios de pastagens. Evidências confirmam que estes elefantídeos poderiam ter competido por recursos alimentares com os gonfotérios durante o Pleistoceno Inicial da América do Norte, provavelmente devido à eficiência ao pastejo de ambas as linhagens (Kurtén & Anderson, 1980). Rivals *et al.* (2012) acredita que a evolução da hipsodontia nos molares dos elefantídeos favoreceu o consumo por alimentos mais abrasivos, mas que isso não os impediriam de consumir qualquer alimento que estivesse disponível em seu habitat. Estratégia como essa é reconhecida no comportamento alimentar dos gonfotérios, apesar de serem braquiodontes uma maior profusão de cúspides acessórias em seus dentes favoreceu o consumo por alimentos mais abrasivos, atendendo a um hábito generalista que poderia variar a dieta com hábitos de forrageio maior entre o consumo de gramíneas ou para plantas lenhosas de acordo com o habitat (Macfadden & Shockey, 1997; Prado *et al.*, 2001).

Respostas a essas adaptações morfológicas dentárias acometidas nas duas linhagens de proboscídeos Americanos relacionam ao significativo aumento de ambientes de pastagens que se iniciou por volta do Mioceno Inicial na América do Norte (20-25 Ma) (Macfadden, 1997). Esse domínio favoreceu o aumento da diversidade de mamíferos pastadores (*i.e.*, roedores, perissodáctilos e artiodáctilos; Macfadden, 1997), e contribuiu

com que as gramíneas fossem itens alimentares fundamentais na dieta dos gonfotérios e mamutes.

O mastodonte americano, *M. americanum*, apresentava um padrão oposto aos demais proboscídeos, possuindo uma baixa variabilidade da dieta. Alguns autores sugerem que a dentição braquiodonte do mastodonte americano influenciava o seu comportamento alimentar, tendo um consumo mais restrito por porções lignificadas e folhas, apesar de que em ambientes com domínios de pastagens poderiam atuar como um pastador facultativo (Saunders, 1996). Dados de Rivals *et al.* (2012) ainda comprovam que os mastodontes americanos poderiam ter coexistido com representantes de *M. columbi* com ausência de competição por recursos, ambos apresentavam uma dieta ramoneadora em uma localidade do Pleistoceno Final da Carolina do Sul. No Pleistoceno Inicial, *M. americanum* ainda poderia ter compartilhado habitats com o gonfotério *Stegomastodon* no nordeste do Arizona, sem nenhuma indicação de deslocamento competitivo, assim como, uma simpatria foi evidenciada entre populações do gonfotério *Cuvieronius* e de mastodontes americanos na península da Flórida (Dudley, 1996).

Os gonfotérios possuíam uma ampla capacidade de forrageio e, de acordo com Ficarelli *et al.* (2007), as características dentárias, do crânio, estrutura mandibular e arranjo do aparato mandibular, sugerem que esses poderiam habitar regiões que variavam de um ambiente de floresta para um ambiente mais aberto de savana arborizada. E, também, que ainda estariam adaptados a condições climáticas de temperaturas quentes a temperadas, sugerido em estudos isotópicos (Sánchez *et al.*, 2003, 2004; Prado *et al.*, 2005). O gonfotério sul-americano *N. platensis* possivelmente tinha hábitos alimentares semelhantes ao de seu aparentado *C. hyodon* e, desta forma foi aqui proposto uma possível exclusão competitiva entre as espécies.

As características eurítica e generalista dos gonfotérios podem ser evidenciadas na migração destes mamíferos a América do Sul, durante o Grande Intercâmbio Biótico entre as Américas (GIBA). Os gonfotérios norte-americanos do gênero *Stegomastodon* e *Cuvieronius* habitavam regiões de habitats de planícies costeiras subtropicais mésicas e, muitas das vezes, puderam competir com representantes do gênero *Mammot* e *Mammuthus* durante o Pleistoceno Inicial da América do Norte (Webb, 1974; Kurtén & Anderson, 1980; Dudley, 1996). Apesar da evidência da coexistência entre os mamutes e mastodontes nos mesmos habitats dos gonfotérios no Pleistoceno Inicial da América do Norte, não há nenhum registro de ambos os grupos na América do Sul (Simpson, 1980). Uma das hipóteses para essa ausência é que provavelmente esses proboscídeos adaptados a climas

temperados possuíam capacidades fisiológicas de termorregulação muito limitadas para climas tropicais. Esses não possuíam mecanismos válidos pra evitar a hipertermia e, assim, o Istmo do Panamá formou uma barreira para a travessia desses táxons à América do Sul, enquanto que, para os gonfotérios serviu como áreas de refúgio (Eisenberg, 1981). Isso permitiu o estabelecimento dos gêneros *Notiomastodon* e *Cuvieronius* como os únicos representantes de proboscídeos na América do Sul (Mothé *et al.*, 2013; Mothé & Avilla, 2015).

## 5. CONCLUSÕES

Os gonfotérios *Cuvieronius hyodon* e *Notiomastodon platensis* representam a única linhagem de Proboscidea a habitarem América do Sul. Através do estudo dos padrões de microdesgaste de seus esmaltes dentários possibilitou inferir importantes informações paleoecológicas a respeito de seus hábitos, estratégias alimentares e nicho preferencial durante o Pleistoceno.

Ambas as espécies apresentam padrões de microdesgaste semelhantes que incluem altas frequências de todas as categorias de perfurações (pequenas, grandes e irregulares), bem como de arranhões. Também, todas as categorias de arranhões estavam presentes na faceta dentária, sendo os finos dominantes. Estas características refletem provavelmente a uma dieta mista similar, composta de forma geral por plantas lenhosas e herbáceas.

A variação entre os itens alimentares das espécies poderia ocorrer de acordo com regimes sazonais ou regionais, sugestão esta que foi indicada através das análises de dispersão entre valores médios de arranhões dos indivíduos. Portanto, semelhante aos elefantes vivos os proboscídeos sul-americanos poderiam selecionar as porções de vegetais com maior conteúdo nutricional.

As espécies, no entanto, apresentaram afinidade aos valores de microdesgaste de ungulados vivos pastadores e generalistas com tendência ao pastejo, indicando que as gramíneas eram importantes constituintes da dieta de ambas as espécies durante o Pleistoceno da América do Sul, com possível maior contribuição na dieta de *N. platensis*.

As unidades familiares dos gonfotérios sul-americanos possivelmente eram compostas de indivíduos de distintas classes etárias, que apresentavam estratégias alimentares similares. Todavia, os valores estatísticos distintos notificados nas ecorregiões dotadas de imaturos, foram associados à seleção de itens alimentares herbáceos e folhosos,

pois estes itens caracterizados por possuírem maiores teores nutricionais eram necessários ao desenvolvimento dos imaturos. Sendo assim, os indivíduos imaturos com idade aproximada de um ano, já iniciavam a inclusão de alimentos concomitante ao leite. As diferenças nos valores dos imaturos também foram atribuídas à contaminação de partículas minerais exógenas, devido a possíveis limitações físicas, os juvenis selecionavam itens alimentares mais próximos do solo.

Em todas as ecorregiões avaliadas no estudo, os gonfotérios apresentavam estratégias oportunistas com base na fitofisionomia ocorrente de seu habitat, confirmada através de estudos paleoambientais. O gonfotério andino do Pleistoceno Final da Colômbia foi estimado como pastador e consumiam possivelmente gramíneas e plantas herbáceas típicas do ecossistema de montanha Páramo. Enquanto que, os gonfotérios de planícies da Bacia Amazônica do Pleistoceno Final, possivelmente habitavam regiões mais fechadas, o que refletiu em uma dieta generalista voltada ao maior consumo por plantas lenhosas. Os demais gonfotérios que habitavam regiões de planícies abertas savânicas, de Caatinga, de campos e pradarias, geralmente foram associados a dietas generalistas voltada ao consumo dominante de gramíneas.

Um possível gradiente latitudinal entre o consumo de gramíneas com vias fotossintéticas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> foi aqui observado entre o gonfotério *N. platensis* que habitavam planícies sul-americanas e, desta forma, corrobora com estudos prévios. Assim, os gonfotérios que habitavam as localidades com menores latitudes apresentavam a dieta constituída de gramíneas C<sub>4</sub>, e em latitudes mais austrais as gramíneas C<sub>3</sub> eram as mais consumidas. Contudo, nas latitudes medianas havia contribuição pelo o consumo de gramíneas com ambas as vias fotossintéticas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> e, portanto, a distribuição das gramíneas era de acordo com as altitudes e sombreamentos nas localidades. As espécies C<sub>3</sub>, sendo encontradas em ambientes sombrios ou de altitudes mais elevadas, e espécies C<sub>4</sub>, normalmente encontradas em regiões mais baixas com alta luminosidade.

A ampla capacidade de forrageio das espécies comprovada no presente estudo indicou semelhanças entre seus padrões alimentares. Estas características somadas à ausência de simpatria indicam uma possível exclusão competitiva por recursos alimentares entre os gonfotérios sul-americanos.

A comparação dos gonfotérios com as espécies pleistocênicas de proboscídeos da América do Norte revelou proximidade com a espécie *M. primigenius*, devido ao amplo consumo de gramíneas que ambas as espécies possivelmente tinham. As demais espécies pleistocênicas *M. columbi* e *M. americanum* apresentavam uma dieta mais rica em plantas



lenhosas e, desta forma, agruparam aos relativos atuais. Dentre os proboscídeos em comparação a espécie *M. americanum* aparentemente tinham uma dieta mais restrita a hábitos unicamente ramoneadores. *Mammuthus columbi*, por sua vez, apresentou semelhanças a dieta mista dos elefantes atuais. No entanto, a base da dieta do mamute era constituída por menores proporções de plantas lenhosas que seus relativos modernos. Gonfotérios e mamutes eram grupos generalistas que predominantemente forrageavam regiões de pastagens abertas. A eficiência ao pastejo de ambos os grupos, indicou possíveis exclusões competitivas por recursos alimentares durante o Pleistoceno da América do Norte. As características euritópicas que os gonfotérios admitiam, garantiram o alcance do grupo na América do sul durante o GIBA, tornando-se o único representante de proboscídeo sul-americano.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agenbroad, L.D., Mead, J.I., 1996. Distribution and palaeoecology of central and western North American *Mammuthus*. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, New York, p. 280-288.
- Agenbroad, L.D., 2005. North American proboscideans: Mammoths - the state of knowledge, 2003. *Quaternary International* 126-28, 73-92.
- Alberdi, M.T., Cartelle, C., Prado, J.L., 2002. El registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno superior de Brasil. *Revista Española de Paleontología* 17 (2), 217-235.
- Alberdi, M.T., Prado, J.L., Salas, R., 2004. The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from Peru. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 231, 423-452.
- Alberdi, M.T., Cerdeño, E., Prado, J.L., 2008. *Stegomastodon platensis* (Proboscidea, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno de Santiago del Estero, Argentina. *Ameghiniana* 45(2), 257-271.
- Alberdi, M. T., Prado, J. L., Ortiz-Jaureguizar, E., Posadas, P., Donato, M., 2011. Paleobiogeography of trilophodont gomphotheres (Mammalia: Proboscidea). A reconstruction applying DIVA (Dispersion-Vicariance Analysis). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28(2), 235-244.

- Alcaraz, M. A., Zurita, A. E., 2004. Nuevos registros de cérvidos poco conocidos: *Epieuryceros* cf. *proximus* Castellanos y *Antifer* sp. (Mammalia, Artiodactyla, Cervidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6, 41-48.
- Anhuf, D., Ledru, M.P., Behling, H., Da Cruz, F.W., Cordeiro, R.C., van der Hammen, T., Karmann, I., Marengo, J.A., De Oliveira, P.E., Pessenda, L., Siffedine, A., Albuquerque, A.L., Dias, P.L.D., 2006. Paleoenvironmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239, 510–527.
- Araújo-Júnior, H. I., de Oliveira Porpino, K., Bergqvist, L. P., 2013a. Taphonomic analysis of a late Pleistocene vertebrate accumulation from Lage Grande Paleontological Site, Pernambuco State, northeastern Brazil: New remarks on preservational aspects of tank deposits. *Quaternary International* 317, 88-101.
- Araújo-Júnior, H. I., Dominato, V. H., Bertoni-Machado, C., Avilla, L. S., 2013b. Taphonomic aspects of the Pleistocene vertebrate assemblage of Itaboraí, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 46, 26-34.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Laurito, C., Johnson, E., Alberdi, M.T., Zamora, A.L.V., 2007. The proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International* 169-170, 17-23.
- Asevedo, L., Winck, G.R., Mothé, D. Avilla, L.S., 2012a. Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: Stereomicrowear and tooth calculus analyses combined. *Quaternary International* 255, 42-52.
- Asevedo, L., Oliveira, G.F., Avilla, L., Oliveira, E., Mothé, D., Winck, G. R., 2012b. Análise de microdesgaste dentário de *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): uma síntese do estudo da paleodieta de gonfoterídeos sul-americanos. In: VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Recife, PE. *Paleontologia em Destaque - Boletim de Resumos*, v. 1. p. 23.
- Asevedo, L. S., 2013. *Paleoecologia alimentar de mastodontes (Gomphotheriidae, Proboscidea, Mammalia) do Pleistoceno de Araxá, Minas Gerais: uma abordagem interdisciplinar na recuperação de dados paleobiológicos*. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro. Monografia, 108p.
- Asevedo, L. S., Misumi, S. Y. ; Barros, M. A. ; Barth, O. M. ; Avilla, L.S. ; Dantas, M. A. T. 2014. Extração polínica dos cálculos dentários de *Notiomastodon Platensis* (Ameghino, 1888) (Gomphotheriidae: Mammalia) do Pleistoceno Tardio de Santa

- Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil. In: Paleo RJ/ES 2014, Rio de Janeiro. *Paleo RJ/ES 2014 - Boletim de resumos*, v. 1. p. 3.
- Avilla, L.S., Figueiredo, A.M.G., Kinoshita, A., Bertoni-Machado, C., Mothé, D., Asevedo, L., Baffa, O., Dominato, V.H., 2013. Extinction of a gomphothere population from southeastern Brazil: taphonomic, paleoecological and chronological remarks. *Quaternary International* 305, 85-90.
- Augustine, D. J., McNaughton, S. J., 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of wildlife management* 62 (4), 1165-1183.
- Avilla, L., Ferretti, M., Mothé, D., Guimarães Bonfim, B., 2014. About the lower tusks of *Cuvieronius hyodon* (Gomphotheriidae, Proboscidea, Mammalia) from South America. In: Abstract Book of the VIth International Conference on Mammoths and Their Relatives, Grécia. *Special Volume* 102, S.A.S.G., p. 27-28.
- Bartholomeu, R. L., 2010. *Registros palinológicos e ambientais pleistocênicos na lagoa de Itaipú, Niterói, RJ, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Tese, 128 p.
- Behling, H., Lichte, M., 1997. Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical southeastern Brazil. *Quaternary Research* 48, 348-358.
- Behling, H., 2002. Late Quaternary vegetation and climate dynamics in southeastern Amazonia inferred from Lagoa da Confusão in Tocantins state, Northern Brazil. *Amazoniana* 17(1/2), 27-39.
- Behling, H., Arz, H. W., Pätzold, J., Wefer, G., 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews* 19 (10), 981-994.
- Behling, H., Pillar, V., Bauermann, S.G., 2004. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (campos), fire and climate dynamics, inferred from high resolution pollen record of Cambará do Sul in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203, 277-297.
- Bergqvist, L. P., Gomide, M., Cartelle, C., Capilla, R., 1997. Faunas locais de mamíferos pleistocênicos de Itapipoca/Ceará, Taperoá/Paraíba e Campina Grande/Paraíba. Estudo comparativo, bioestratigráfico e paleoambiental. *Revista de Geociências da Universidade de Guarulhos* 2 (6), 23-32.

- Cabido, M., Ateca, N., Astegiano, M., Anton, A., 1997. Distribution of C3 and C4 grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *Journal of Biogeography* 24(2), 197-204.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Gasparini, G., Noriega, J.I., 2004. Los Mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Brasil, y los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. In: Aceñolaza, R.G. (Coord.). *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino, INSUGEO, Miscelánea* 12, 83-90.
- Carnaval, A. C., Moritz, C., 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35(7), 1187-1201.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehleringer, J. R., 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389(6647), 153-158.
- Cerling, T. E., Passey, B. H., Ayliffe, L. K., Cook, C. S., Ehleringer, J. R., Harris, J. M., Dhidha, M.B., Kasiki, S. M., 2004. Orphans' tales: seasonal dietary changes in elephants from Tsavo National Park, Kenya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 206 (3), 367-376.
- Chandler, R.M., 1996. A preliminary report on the fossil birds of Padcaya in the Tarija basin, Bolivia. *Current Research in the Pleistocene* 13, 97-98.
- Clapperton, C. M., 1993. Nature of environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 101(3), 189-208.
- Coates, A.G., Obando, J.A., 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. In: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., Coates, A.G. (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*. Chicago, University of Chicago Press, p. 21-5.
- Cummings, L.S., Albert, R.M., 2007. Phytolith and starch analysis of Dent site mammoth teeth calculus: new evidence for Late Pleistocene mammoth diets and environments. In: Brunswig, R.H., Pitblado, B.L. (Eds.), *Frontiers in Colorado Paleoindian Archaeology: From the Dent Site to the Rocky Mountains*. Boulder: University Press of Colorado, p. 185-192.
- Damuth, J.D., 1992. Taxon-free characterization of animal communities. In: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMicheli, W.A., Potts, R., Sues, H.,D, Wing,

- S.L. (Eds.), *Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. Chicago: The University of Chicago Press, p. 183-203.
- Dantas, M. A. T., Xavier, M. C. T., França, L.M., Cozzuol, M. A., Ribeiro, A. S., Figueiredo, A. M. G., Kinoshita, A., Baffa, O., 2013a. A review of the time scale and potential geographic distribution of *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888) in the late Pleistocene of South America. *Quaternary International* 317, 73-79.
- Dantas, M.A.T., Dutra, R.P., Cherkinsky, A., Fortier, D.C., Kamino, L.H.Y., Cozzuol, M.A., Ribeiro, A.S., Silva, F.V., 2013b. Paleoecology and radiocarbon dating of the Pleistocene megafauna of the Brazilian Intertropical Region. *Quaternary Research* 79, 61-65.
- Davis, O. K., Agenbroad, L. D., Martin, P. S., Mead, J. I., 1984. The Pleistocene dung blanket of Bechan Cave, Utah. In: Genoways, H. H., Dawson, M. R. (Eds.), *Contributions in Quaternary vertebrate paleontology: a volume in memorial of John E. Guilday*. Carnegie Museum of Natural History Special Publication, p. 267-282.
- Davis, O.K., Mead, J.I., Martin, P.S., Agenbroad, L.D., 1985. Riparian plants were a major component of the diet of mammoths of southern Utah. *Current Research in the Pleistocene* 2, 81-82.
- De Oliveira, P. E., Barreto, A. M. F., Suguio, K., 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152(3), 319-337.
- DeMiguel, D., Fortelius, M., Azanza, B., Morales, J., 2008. Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evolutionary Biology* 8, 1-13
- Dominato, V.H., 2013. *Estudo tafonômico dos mastodontes de Araxá, Minas Gerais, Brasil*. Programa de Pós-graduação em Geologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Dissertação, 219 p.
- Domingo, L., Prado, J.L., Alberdi, M.T., 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Sciences Review* 55, 103-113.
- Dudley, J.P., 1996. Mammoths, gomphotheres, and the Great American Faunal Interchange. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, p. 289-295.

- Ehleringer, J. R., Cerling, T. E., Helliker, B. R., 1997. C4 photosynthesis, atmospheric CO<sub>2</sub>, and climate. *Oecologia* 112(3), 285-299.
- Ehleringer, J.R., Cerling, T.E., 2002. C3 and C4 photosynthesis. In: Mooney, H.A., Canadell, J.G. (Eds.), *The earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, v. 2, p. 186–90.
- Eisenberg, J.F., 1981. *The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. Chicago: University of Chicago Press, Illinois, USA.
- Farrand, W.R., 1961. Frozen mammoths and modern geology. *Science* 133, 729-735.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene – early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5, 87–108.
- Ferretti, M.P., 2008a. A review of South American proboscideans. In: Lucas, S.G., Morgan, G.S., Spielmann, J.A., Prothero, D.R. (Eds.) *Neogene Mammals*. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History Science Bulletin 44, p. 381–392
- Ferretti, M.P., 2008b. Enamel structure of *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) with a discussion on enamel evolution in elephantoids. *Journal of Mammalian Evolution* 15, 37–58
- Ficcarelli, G., Azzaroli, A., Bertini, A., Coltorti, M., Mazza, P., Mezzabotta, C., Moreno Espinosa, M., Rook, L., Torre, D., 1997. Hypothesis on the cause of extinctions of the South American mastodons. *Journal of South American Earth Sciences* 10, 29-38.
- Fortelius, M., Solounias, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion–attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301, 1–36.
- Franz-Odendaal, T.A., Kaiser, T.M., 2003. Differential mesowear in the maxillary and mandibular dentition of some ruminants (Artiodactyla). *Annales Zoologici Fennici* 40, 395–410.
- Frassinetti, D., Alberdi, M.T., 2005. Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos* 61, 101-107.
- França, L. M., Asevedo, L., Dantas, M. A. T., Bocchiglieri, A., Avilla, L. S., Lopes, R. P., Silva, J. L. L., 2015. Review of feeding ecology data of Late Pleistocene mammalian herbivores from South America and discussions on niche differentiation. *Earth-Science Reviews* 140, 158-165.

- Freitas, H. A., Pessenda, L. C. R., Aravena, R., Gouveia, S. E. M., de Souza Ribeiro, A., Boulet, R., 2001. Late Quaternary vegetation dynamics in the southern Amazon basin inferred from carbon isotopes in soil organic matter. *Quaternary Research* 55(1), 39-46.
- Ghosh, R., Gupta, S., Bera, S., Jjiang, H., Li, X., LI, C., 2008. Ovi-caprid dung as an indicator of palaeovegetation and palaeoclimate in northwestern China. *Quaternary Research* 70, 149–157.
- Gil-Romera, G., Scott, L., Marais, E., Brook, G.A., 2006. Middle-to late-Holocene moisture changes in the desert of northwest Namibia derived from fossil hyrax dung pollen. *The Holocene* 16 (8), 1073 -1084.
- Gobetz, K.E., Bozarth, S.R., 2001. Implications for Late Pleistocene Mastodon diet from opal phytoliths in tooth calculus. *Quaternary Research* 55, 115-122.
- Gomes, M.O.S., Rodrigues, M.F., Delicio, M.P., 2009. Evolução paleoclimática da bacia do Rio Maracujá, Ouro Preto (MG), com base na microflora. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, Belém. *Boletim de Resumos* v. 21, p. 37.
- Green, J.L., Semprebon, G.M., Solounias, N., 2005. Reconstructing the palaeodiet of Florida *Mammot americanum* via low magnification stereomicroscopy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 223, 34-48.
- Groves, P., 1997. Musko. *Alaska Geographic*, 23 (4), 56-86.
- Guérin, C., Faure, M., Simões, P. R., Huguency, M., Mourer-Chauvire, C., 2002. Toca da Janela da Barra do Antonião, São Raimundo Nonato, PI., rica fauna pleistocênica e registro da Pré-história brasileira. *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Volume Especial da Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), Brasília, p. 131-137.
- Gutiérrez, M., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Perea, D., 2005. Late Pleistocene *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Monatshefte* 11, 641-662.
- Haynes, G., 1991. *Mammoths, mastodonts, and elephants: biology, behavior, and the fossil record*. Cambridge: Cambridge University Press, New York, p. 413.
- Helmens, K. F., 1988. Late Pleistocene glacial sequence in the area of the high plain of Bogotá (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 67(3), 263-283.

- Helmens, K. F., van der Hammen, T., 1994. The Pliocene and Quaternary of the high plain of Bogotá (Colombia): a history of tectonic uplift, basin development and climatic change. *Quaternary International* 21, 41-61.
- Hooghiemstra, H., Ran, E. T., 1994. Late Pliocene-Pleistocene high resolution pollen sequence of Colombia: an overview of climatic change. *Quaternary International* 21, 63-80.
- Jacobs, B. F., Kingston, J. D., Jacobs, L. L., 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86 (2), 590-643.
- Janis, C.M., 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. In: Russell, D.E., Santoro, J., Sigogneau-Russell, D. (Eds.), *Teeth Revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology*. Muséum national de Histoire Naturelle Memoir, Paris, v. 53, p. 367–387.
- Janis, C., Fortelius, M., 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews* 63, 197–230.
- Janis, C., 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. In: Gordon, I.J., Prins, H.H.T (Eds.), *The ecology of browsing and grazing*. Springer Berlin Heidelberg, p. 21-45.
- Kaiser, T.M., Fortelius, M., 2003. Differential mesowear in occluding upper and lower molars: opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. *Journal of Morphology* 258, 67–83.
- Kaiser, T.M., Solounias, N., 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas* 25, 321–345.
- Kassa, B., Libois, R., Sinsin, B., 2008. Diet and food preference of the waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus defassa*) in the Pendjari National Park, Benin. *African Journal of Ecology* 46 (3), 303–310.
- Kaiser, T.M., Fortelius, M., 2003. Differential mesowear in occluding upper and lower molars: opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. *Journal of Morphology* 258, 67–83.
- Khan, J. A., 1994. Food habits of ungulates in dry tropical forests of Gir Lion Sanctuary, Gujarat, India. *Acta Theriologica* 39, 185–193.
- King, T., Andrews, P., Boz, B., 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 108, 359-373.



- Koch, P.L., Hoppe, K.A., Webb, S.D., 1998. The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America - Part 1. Florida. *Chemical Geology*, 152(1-2), 119-138.
- Kurtén, B., Anderson, E., 1980. *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New York.
- Lambert, W.D., 1996. The biogeography of the gomphotheriid proboscideans of North America. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Ed.), *The Proboscidea: Evolution and Paleoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, p. 39-48.
- Latorre, C., Quade, J., McIntosh, W. C., 1997. The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters* 146(1), 83-96.
- Lawrence, D.R. 1971. The nature and structure of paleoecology. *Journal of Paleontology* 45 (4): 593-607.
- Ledru, M.P., Braga, P.I.S., Soubiès, F., Fournier, M., Martin, L., Suguio, K., Turcq, B., 1996. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123, 239-257.
- Lee, P.C., Moss, C. J., 1986. Early maternal investment in male and female African elephant calves. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18 (5), 353-361.
- Leonhardt, A., 2007. *Mudanças Vegetacionais e Climáticas do Planalto Leste do Rio Grande do Sul, Brasil, durante os últimos 25000 anos*. Programa de Pós-graduação em Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação, 124p.
- Lepper, B. T., Frolking, T. A., Fisher, D. C., Golstein, G., Sanger, J. E., Wymer, D. A., Ogden, J. G. & Hooge, P. E., 1991. Intestinal contents of a late Pleistocene mastodon from midcontinental North America. *Quaternary Research* 36, 120-125.
- Leslie Jr, D. M., 2008. *Boselaphus tragocamelus* (Artiodactyla: Bovidae). *Mammalian Species*, 1-16.
- Liendo-Lazarte, M., 1946. Algunas consideraciones sobre los Mastodontes de Tarija. Museo Nacional Tiahuanacu, La Paz: Sección Paleontológica, p. 1-14.
- Lopes, R.P., Ribeiro, A.M., Dillenburg, S.R., Schultz, C.L., 2013. Late middle to late Pleistocene paleoecology and paleoenvironments in the coastal plain of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil, from stable isotopes in fossils of *Toxodon* and *Stegomastodon*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 369, 385-394.

- Lucas, S.G., Alvarado, G.E., 2010. Fossil Proboscidea of the upper Cenozoic of Central America: taxonomy, evolutionary and paleobiogeographic significance. *Revista Geológica de América Central* 42, 9-42.
- MacFadden, B. J., Wang, Y., Cerling, T. E., Anaya, F., 1994. South American fossil mammals and carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107, 257-268.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes; a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16,103-115.
- MacFadden, B. J., 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *Trends in ecology & evolution* 12(5), 182-187.
- MacFadden, B.J., Shockey, B.J., 1997. Ancient Feeding Ecology and Niche Differentiation of Pleistocene Mammalian Herbivores from Tarija, Bolivia: Morphological and Isotopic Evidence. *Paleobiology* 23(1):77-100.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M., Prado, J.L., 1999. Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography* 8, 137-149.
- MacFadden, B. J., 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research* 54(1), 121-131.
- MacFadden, B.J., 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research* 64,113–124.
- Marcolino, C.P., Isaias, R.M.S., Cozzuol, M.A., Cartelle, C., Dantas, M.A.T., 2012. Diet of *Palaeolama major* (Camelidae) of Bahia, Brazil, inferred from coprolites. *Quaternary International* 278, 81-86.
- Marshall, L.G., 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76 (4), 380-388.
- Martin, P. S. 2005. *Twilight of the mammoths: ice age extinctions and the rewilding of America*, v. 8. Berkeley: University of California Press.
- McNaughton, S.J., Tarrants, J.L., McNaughton, M.M., Davis, R.H., 1985. Silica as a defense against herbivory and a growth promoter in African grasses. *Ecology* 66, 528–535.

- Mead, J. I., O'Rourke, M. K., Foppe, T. M., 1986. Dung and diet of the extinct Harrington's mountain goat (*Oreamnos harringtoni*). *Journal of Mammalogy* 67, 284-293.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., Heintz, E., 2004a. The late Miocene paleoenvironments of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207, 143–163.
- Merceron, G., Viriot, L., Blondel, C., 2004b. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research* 53, 125–132.
- Merceron, G., Bonis, L. de, Viriot, L., Blondel, C., 2005. Dental microwear of fossil bovids from Northern Greece: palaeoenvironmental conditions in the Eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217, 173-185.
- Merceron, G., Scott, J., Scott, R.S., Geraads, D., Spassov, N., Ungar, P.S., 2009. Folivory or fruit/seed predation for Mesopithecus, an earliest colobine from the Late Miocene of Eurasia? *Journal of human evolution* 57, 732–738.
- Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., Kowalczyk, R., 2014. 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management* 328, 262-269.
- Middleton, W.D., Rovner, I., 1994. Extraction of opal phytoliths from herbivore dental calculus. *Journal of Archaeological Science* 21, 469-473.
- Miranda, M.C.D.C., 2010. *Sedimentologia, isótopos estáveis e palinologia de depósitos quaternários no leste da Ilha do Marajó, Estado do Pará*. Universidade de São Paulo. Tese, 233p.
- Mothé, D., Avilla, L.S., Winck, G.R., 2010. Population structure of the gomphothere *Stegomastodon waringi* (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the Pleistocene of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82 (4), 983- 996.
- Mothé, D., Avilla, L.S., Cozzuol, M.A., Winck, G.R., 2012. Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands. *Quaternary International* 276, 2-7.
- Mothé, D., Avilla, L. S., Cozzuol, M., 2013. The South American Gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): Taxonomy, Phylogeny and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution* 20, 23-32.

- Mothé, D., Avilla, L., 2015. Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Quaternary Science Reviews* 110, 23-35.
- Newsom, L.A., Mihlbachler, M.C., 2006. Mastodons (*Mammuth americanum*) diet foraging patterns based on analysis of dung deposits. In: Webb, S.D. (Ed.), *First Floridians and Last Mastodons: The Page-Ladson site in the Aucilla River*. Springer Netherlands, p. 263-331.
- Noriega, J.I., Carlini, A.A., Tonni, E. P., 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica (Misceláneas)* 12, 71-76.
- Oakes, E. J., Harmsen, R., Eberl, C., 1992. Sex, age, and seasonal differences in the diets and activity budgets of muskoxen (*Ovibos moschatus*). *Canadian Journal of Zoology* 70 (3), 605-616.
- O'Connor, T. G., Goodman, P. S., Clegg, B., 2007. A functional hypothesis of the threat of local extirpation of woody plant species by elephant in Africa. *Biological Conservation* 136 (3), 329-345.
- Oliveira, P.E., 1992. *Palinological Record of late Quaternary vegetational and climate change in southeastern Brazil*. Columbus, The Ohio State University, USA. Tese, 238p.
- Osborn, H. J., 1921. The evolution, phylogeny and classification of the Proboscidea. *American Museum Novitates* 1, 1-15.
- Paula-Couto, C., 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590p.
- Palombo, M.R., Curiel, V., 2003. Tooth microwear analysis of *Mammuthus* (Archidiskodon) *meridionalis gromovi* (Alexeeva and Garutt, 1965) from Montopoli (Lower Valdarno, Tuscany, Italy): a methodological approach. *Bollettino Della Società Paleontologica Italiana* 42, 151-156.
- Palombo, M.R., Filippi, M.L., Iacumin, P., Longinelli, A., Barbieri, M., Maras, A., 2005. Coupling tooth microwear and stable isotope analyses for palaeodiet reconstruction: the case study of Late Middle Pleistocene *Elephas* (*Palaeoloxodon*) *antiquus* teeth from Central Italy (Rome area). *Quaternary International* 126- 128, 153-170.
- Pereira, J. C., 2014. *Caracterização da assembleia fossilífera do Arroio Chuí, Santa Vitória do Palmar (RS) com o auxílio SIG*. Programa de Pós-graduação em

- Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Dissertação, 107 p.
- Pessenda, L.C.R., Gomes, B.M., Aravena, R., Ribeiro, A.S., Boulet, R., Gouveia, S.E.M., 1998. The carbon isotope record in soils along a forest-cerrado ecosystem transect: implication for vegetation changes in the Rondonia state, southwestern Brazilian Amazon region. *The Holocene* 8 (5), 631–635.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T., 1999. The mammalian record and climatic change over the last 30,000 years in the Pampean Region, Argentina. *Quaternary International* 57, 165-174.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T.; Azanza, B., Sánchez, B., Frassinetti, D., 2001. The Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from South America: diversity, habitats and feeding ecology. In: *The World of Elephants*. International Congress, Rome, p. 337-340.
- Prado, J., Alberdi, M.T., Sánchez, B., Azanza, B., 2003. Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. *Deinsea* 9, 347-363
- Prado, J. L., Alberdi, M. T., Azanza, B., Sánchez, B., Frassinetti, D., 2005. The Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from South America. *Quaternary International* 126-128, 21-30.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T., 2008. A cladistic analysis among trilophodont gomphotheres (Mammalia, Proboscidea) with special attention to the South American genera. *Palaeontology* 51 (4), 903-915.
- Price, L.I., Campos, D.A., 1970. Fósseis pleistocênicos no município de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. In: *Congresso Brasileiro de Geologia*. Anais. SBG, Brasília, pp. 355-358.
- Prieto, R., 2000. Vegetational history of the Late glacial-Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157, 167-188.
- Reguero, M.A., Candela, A.M., Alonso, R.N., 2007. Biochronology and biostratigraphy of the Uquia Formation (Pliocene-early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* 23, 1-16.
- Rensberger, J.M., 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 47, 515–528.

- Rensberger, J.M., 1978. Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. In: Butler P.M., Joysey, K.A. (Eds.), *Development, function and evolution of teeth*, New York: Academic Press, p. 415–348.
- Rivals, F., Deniaux, B., 2003. Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l’Arago cave, eastern Pyrenees, France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 193, 443-455.
- Rivals, F., Solounias, N., 2007. Differences in Tooth Microwear of Populations of Caribou (*Rangifer tarandus*, Ruminantia, Mammalia) and Implications to Ecology, Migration, Glaciations and Dental Evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 14, 182-192.
- Rivals, F., Mithlbackler, M.C., Solounias, N., Mol, D., Semprebon, G.M., de Vos, J., Kalthoff, D.C., 2010. Palaeoecology of the Mammoth Steppe fauna from the late Pleistocene of the North Sea and Alaska: Separating species preferences from geographic influence in paleoecological dental wear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286, 42-54.
- Rivals, F., Semprebon, G.M., 2011. Dietary plasticity in ungulates: insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International* 245(2), 279-284.
- Rivals, F., Semprebon, G., Lister, A., 2012. An examination of dietary diversity patterns in Pleistocene proboscideans (*Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, and *Mammot*) from Europe and North America as revealed by dental microwear. *Quaternary International* 255, 188-195.
- Rossetti, D.F., Toledo, P.M., Moraes-Santos, H.M., Araújo Santos Jr., A.E., 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotope analyses. *Quaternary Research* 61, 289-300.
- Rundel, P.W.; Ehleringer, J.R., Nagy, K.A. 1989. *Stable Isotopes in Ecological Research*. 1<sup>a</sup> ed. New York, Springer, 540 p.
- Sánchez, B., Prado, J.L., Alberdi, M.T., 2003. Paleodiet, ecology, and extinction of Pleistocene gomphotheres (Proboscidea) from Pampean Region (Argentina). *Coloquios de Paleontología* 1, 617-625.
- Sánchez, B.; Prado, J. L. & Alberdi, M. T., 2004. Feeding Ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology* 30 (1), 146-161.
- Sankar, K., Vijayan, V. S., 1992. Notes on the food habits of nilgai *Boselaphus tragocamelus*. *Journal of the Bombay Natural History Society* 89, 115–116.

- Saunders, J.J., 1996. North American mammutidae. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, p. 271–279.
- Scott, J.R., 2012. Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia* 76, 157–174.
- Scott, R.S., Teaford, M.F., Ungar, P.S., 2012. Dental microwear texture and anthropoid diets. *American Journal of Physical Anthropology* 147, 551–579.
- Searle, K.R., Shipley, L.A., 2008. The comparative feeding behaviour of large browsing and grazing herbivores. In: Gordon, I.J., Prins, H.H.T (Eds.), *The ecology of browsing and grazing*. Springer Berlin Heidelberg, p. 117-148.
- Semprebon, G.M., Godfrey, L.R., Jungers, W., Solounias, N., 2004a. Can low-magnification stereomicroscopy be used to diagnose diet?. *Journal of Human Evolution* 47, 115–144.
- Semprebon, G., Janis, C., Solounias, N., 2004b. The diets of the Dromomerycidae (Mammalia: Artiodactyla) and their response to Miocene vegetational change. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 427–444.
- Semprebon, G.M., Rivals, F., 2007. Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to Recent Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 253:332–347
- Semprebon, G.M., Rivals, F., 2010. Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295,131–145
- Semprebon, G.M., Sise, P.J., Coombs, M.C., 2011. Potential bark and fruit browsing as revealed by stereomicroscopy analysis of the peculiar clawed herbivores known as chalicotheres (Perissodactyla, Chalicotherioidea). *Journal of Mammalian Evolution* 18 (1), 33-55.
- Shockey, B. J., 1997. Two new notoungulates (family Notohippidae) from the Salla beds of Bolivia (Deseadan: Late Oligocene): Systematics and functional morphology. *Journal Vertebrate Paleontology* 17, 584-599.
- Shoshani, J., 1996. Para-or monophyly of the gomphothere and their position within Proboscidea. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Ed.), *The Proboscidea, Evolution and Paleoeology of Elephants and their Relatives*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, p. 39-48.

- Shoshani, J., 1998. Understanding proboscidean evolution: a formidable task. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (12), 480-487.
- Silva, J.L.L., 2008. *Reconstituição paleoambiental baseada no estudo de mamíferos pleistocênicos de Maravilha e Poço das Trincheiras, Alagoas, nordeste do Brasil*. Pós Graduação em Geociências. Universidade Federal de Pernambuco, Recife. Tese, 244 p.
- Simpson, G.G., Paula-Couto, C., 1957. The mastodonts of Brazil. *Bulletin of The American Museum of Natural History* 112, 125-190.
- Simpson, G.G., 1980. *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. Yale University, New Haven.
- Solounias, N., Teaford, M.F., Walker, A., 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14, 287–300.
- Solounias, N., Moelleken, S.M.C., 1992. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12, 113–121.
- Solounias, N., Hayek, L.A.C., 1993. New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of the Zoological Society* 229, 421–445.
- Solounias, N., Moelleken, S.M.C., 1993a. Dietary adaptations of some extinct ruminants as determined by the premaxillary shape. *Journal of Mammalogy* 74, 1059–1071.
- Solounias, N., Moelleken, S.M.C., 1993b. Tooth microwear and premaxillary shape of an archaic antelope. *Lethaia* 26, 261–268.
- Solounias, N., Moelleken, S.M.C., Plavcan, J.M., 1995. Predicting the diet of extinct bovids using massetric morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15, 795–805.
- Solounias, N., McGraw, W.S., Hayek, L.A., Werdelin, L., 2000. The paleodiet of the Giraffidae. In: Vrba, E.S., Schaller, G.B. (Eds.), *Antelopes, Deer, and Relatives: Fossil Record, Behavioural Ecology, Systematics, and Conservation*. New Haven and London: Yale University Press, p. 84-95.
- Solounias, N., Semprebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366, 1–49.
- Spencer, L.M., 1995. Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae. *Journal of Mammalogy* 76, 448–471.



- Sukumar, R., Ramesh, R., 1992. Stable carbon isotope ratios in Asian elephant collagen: implications for dietary studies. *Oecologia* 91(4), 536-539.
- Tassy, P., 1996a. Who is who among the Proboscidea?. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Ed.), *The Proboscidea. Evolution and Paleoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, p.39-48.
- Tassy, P., 1996b. The earliest gomphotheres. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Ed.), *The Proboscidea, Evolution and Paleoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, p.89-91.
- Teaford, M.F., 1988a. A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning Microscopy* 2 (2), 1149-1166.
- Teaford, M.F., 1988b. Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. *Scanning Microscopy* 2 (2), 1167.
- Teaford, M.F., Oyen, O.J., 1989a. In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 80, 447-460.
- Teaford, M.F., Oyen, O.J., 1989b. Live primates and dental replication: new problems and new techniques. *American Journal of Physical Anthropology* 80, 73-81.
- Teaford, M. F., 1991. Dental microwear: What can it tell us about diet and dental function?. In: Kelley, M. A., Larsen, C. S. (Eds.), *Advances in Dental Anthropology*. New York: Wiley-Liss, p. 342- 356.
- Tieszen, L. L., Senyimba, M. M., Imbamba, S. K., Troughton, J. H., 1979. The distribution of C3 and C4 grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia* 37(3), 337-350.
- Thing, H., Klein, D. R., Jingfors, K., Holt, S., 1987. Ecology of muskoxen on Jameson Land, northeast Greenland. *Holarctic Ecology* 10, 95-103.
- Thing, H., 1991. Distribution of nutrients and minerals in the alimentary tract of muskoxen, *Ovibos moschatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 98(3), 543-549.
- Todd, N.E., Falco, N., Silva, N., Sanchez, C., 2007. Dental microwear variation in complete molars of *Loxodonta africana* and *Elephas maximus*. *Quaternary International* 169-170, 192-202.
- Tonni, E.P., Scillato-Yané, G.J., 1997. Una nueva localidad con mamíferos pleistocenos en el Norte de Argentina. Aspectos paleozoogeográficos. In: VI Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário e Reunião sobre o Quaternário da América do Sul, Curitiba, Brasil, *Anais*, p. 345-348.

- Topps, J.H., 1997. Nutritive value of indigenous browse in Africa in relation to the needs of wild ungulates. *Animal Feed Science Technology* 69, 143–154.
- Ungar, P.S., Brown, C.A., Bergstrom, T.S., Walker, A.C., 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning* 25, 185–193.
- Ungar, P.S., Merceron, G., Scott, R.S., 2007. Dental microwear texture analysis of Varswater bovids and Early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution* 14, 163–181.
- Ungar, P.S., Scott, R.S., Grine, F.E., Teaford, M.F., 2010. Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3345–3354.
- Ukrainitseva, V. V., 1985. Forage of the large herbivorous mammals of the epoch of the mammoth. *Acta Zoologica Fennica* 170, 215–220.
- van der Hammen, T., Hooghiemstra, H., 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Review* 19, 725–742.
- van der Hammen, T., 2001. Ice age in tropical South America: what was it really like? *Amazoniana* 16 (3/4), 647–652.
- Vaughan, T.A., Ryan, J.M., Czaplewski, N.J., 2000. *Mammalogy*. Orlando: Saunders College Publishing.
- Vaz, M.T., 2012. *A paleodieta de mastodontes adultos senis (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) do Quaternário de Águas de Araxá, Minas Gerais, Brasil. Monografia de Ciências Biológicas*. Universidade Federal de Uberlândia, Campus Pontal, Ituiutaba- MG. Monografia, 43 p.
- Vivo, M., Carmignotto, A.P., 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and África. *Journal of Biogeography* 31, 943–957.
- Viana, M.S.S., Silva, J.L.L., Oliveira, P.V., Julião, M.S.S., 2011. Hábitos alimentares em herbívoros da megafauna pleistocênica no nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos* 21 (2), 89–95.
- Walker, A.C., Hoeck, H.N., Perez, L.M., 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201, 908–910.
- Walker, A.C., 1984. Mechanisms of honing in the in the male baboon canine. *American Journal of Physical Anthropology* 65, 47–60.

- Webb, S.D., 1974. Chronology of Florida Pleistocene mammals. In: Webb, S. D. (Ed.), *Pleistocene mammals of Florida*. University of Florida, Gainesville, p. 5-31.
- Webb, S.D., 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, v.17, p. 260-280.
- Webb, S.D., 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93, 245-257.
- Werneck, F. P., Costa, G. C., Colli, G. R., Prado, D. E., Sites Jr, J. W., 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20(2), 272-288.
- Woodburne, M.O., 2010. The great American biotic interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17 (4), 245-264.
- Woolley, L. A., Millspaugh, J. J., Woods, R. J., Rensburg, S. J., Page, B. R., Slotow, R., 2009. Intraspecific strategic responses of African elephants to temporal variation in forage quality. *The Journal of Wildlife Management* 73(6), 827-835.
- Woolley, L. A., Page, B., Slotow, R., 2011. Foraging strategy within African elephant family units: why body size matters. *Biotropica* 43(4), 489-495.
- Yoshida, A., Yamazaki, E., 1982. Micro-fossils. In: Takai, F. (Ed.), *Tarija mammal-bearing formation in Bolivia*. Research Institute of Evolutionary Biology. Tokyo, p. 57-62.
- Zurita, A. E., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Alcaraz, M. A., Miño-Boilini, Á. R., 2007. Mamíferos pleistocenos del oeste de la región Pampeana, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 22(1), 77-87.

**APÊNDICE A.** Resultados brutos dos padrões de microdesgaste de *Notiomastodon platensis* e *Cuvieronius hyodon* do Pleistoceno da América do Sul. Siglas: D/E: posição dos molares no interior da boca, lado direito (D) ou lado esquerdo (E); ED: estágio de desgaste; CE: classe etária (I: Imaturo, S: Subadulto, A: Adulto, AM: Adulto Maduro, AS: Adulto Senil); MP: média perfurações, MA: média arranhões, MPG: média perfurações grandes, MPI: média perfurações irregulares, MAC: média arranhões cruzados, MAF: média arranhões finos, MAG: média arranhões grosseiros. Datações: PF: Pleistoceno Final, <sup>1</sup> Macfadden & Shokey, 1997, <sup>2</sup> Oliveira *et al.*, 2010, <sup>3</sup> Dantas *et al.*, 2013b, <sup>4</sup> Avilla *et al.*, 2013, <sup>5</sup> Lopes *et al.*, 2013, <sup>6,7</sup> Alberdi *et al.*, 2008.

Código	Localidade	Latitude	Altitude (m)	Dente	D/E	ED	CE	Datação	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG
<b>Ecorregião 1 – Valle de Tarija</b>															
MACN Pv 12567				dp4	E	3	I		51,5	14,5	14	9,5	5,5	14,5	0
MACN Pv 1663				dp4	D	3	I		48,5	20,5	30	17,5	7,5	13,5	7
MACN Pv 1497				m1	E	3	S		28,5	25,5	2	5	5,5	23	2,5
MACN Pv 1498				m1	D	3	S		29	27	4	4,5	4,5	21	6
MACN Pv 6710				m2	D	2	A		32	21,5	10	9,5	3	17,5	4
MACN Pv 547				m2	D	3	A		27	38,5	5	3	3,5	34	4,5
MACN Pv 1123				m2	E	3	A		46,5	28,5	14	5,5	5,5	18,5	10
MACN Pv 536				m2	D	2	A		29	41	13	9,5	13	30,5	10,5
MACN Pv 539	Valle Tarija, BO	21°S, 64°O	1950	m2	D	3	A	0,7 ± 0,2 Ma <sup>1</sup>	35	19	7,5	5	5	17	2
MACN Pv 505				m2	D	3	A		36,5	14	4,5	4,5	7,5	12	2
MACN Pv 528				M2	D	3	A		31,5	15,5	18	7	2	8,5	7
MACN Pv 549				m2	D	4	AM		38	41,5	4,5	5	12	29,5	12
MACN Pv 14639				m2	E	4	AM		34,5	22,5	10	3	9,5	22,5	0
MACN Pv 532				m3	E	3	AM		15,5	47	2	0	9	34,5	12,5
MACN Pv 599				m3	D	3	AS		24	37,5	4	1,5	6	28,5	9
MACN Pv 14640				m3	D	3	AS		30,5	47,5	6	4	8	41	6,5
MACN Pv 14640				m3	E	3	AS		34,5	48,5	4	4	15,6	44,5	4
MACN Pv 542				M3	E	3	AS		27,5	36,5	3,5	1	10,5	30,5	6

APÊNDICE A. Continuação.

Código	Localidade	Latitude	Altitude (m)	Dente	D/E	ED	CE	Datação	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG
<b>Ecorregião 2 - Planalto de Bogotá</b>															
MLP 96-X-1-1	Bogotá, CO	4°N, 73°O	2600	M3	D	3	AM	PF	19,5	28,5	4,5	6,5	6,5	23	5,5
<b>Ecorregião 3 - Bacia Amazônica</b>															
MN 284-v	I. de Marajó, C. Pacoval, PA	0°S, 50°O	19	M1	D	3	S	PF	47	44,5	12,5	9,5	10,5	32	12,5
MN 2525-v	C. do Museu, rio Juruá, Cruzeiro do Sul, AC	8°S, 72°O	242	m3	D	3	AS	PF	41	40	8,5	5	6,5	35	5
UFMT M398	Peixoto de Azevedo, MT	10°S, 54°O	279	M3	D	2	AM	PF	25	26,5	8,5	7,5	1	14,5	12
UFMT s/cód.	Alta Floresta, MT (Asevedo <i>et al.</i> , 2012b)	9°S, 56°O	279	m3	D	2	AM	PF	14,5	27	4	4	25	18,5	8,5
<b>Ecorregião 4 - Nordeste brasileiro</b>															
MN 278-v	Caiçara, PB	6°S, 35°O	110	M2	D	3	A	PF	19,5	25,5	4	5	5	17	8,5
MN 54-v	S. L. Grande, Alagoinha, PE	8°S, 36°O	743	m2	D	3	A	PF	30	47	6	8,5	11,5	30	17
FUMDHAM A 7322	T. J. B. Antonião, PI	8°S, 42°O	397	m1	D	2	S	PF	19	33	8	10	8,5	21,5	11,5
FUMDHAM 37747-1	T. G. Garrincho, PI	8°S, 42°O	411	M1	E	3	S	PF	32,5	55,5	10,5	13,5	6,5	26,5	29
FUMDHAM 37747-2				m2	D	2	A		36	47,5	11	5,5	9,5	19	28,5
FUMDHAM 106623	L. do Quarí, Fartura, PI	9°S, 42°O	419	DP4	D	2	I	PF	44	53,5	19	14,5	6	24	29,5
MN 400-v	São Raimundo Nonato, PI	9°S, 42°O	350	m3	D	3	AS	PF	36,5	31	10	10	3	13,5	17,5
UFAL 0789-v	F. Ovo da Ema, Maravilha, AL	9°S, 37°O	311	m3	E	2	AM	39,8 ± 0,5 Ka <sup>2</sup>	43,5	38,5	17	9,5	4,5	19,5	19
MUT 63	Sítios Novos, Canhoba, SE	10°S, 37°O	127	M1	E	3	S	21,2 - 21,5 Ka <sup>3</sup>	49	29	10	7	19	21,5	7,5
MUT 59				m3	E	2	AM		62	46,5	15	1,5	12,5	29	17,5
MUT 65				m3	D	2	AM		29,5	42	8	7,5	10	31	11
MUT 34				m3	E	3	AS		63,5	25	13	6,5	2,5	16	9
MUT 61				M3	D	3	AS		42	40	11	5	7,5	22	18
LPUFS 2184	F. Caraíba, Coronel João Sá, BA	10°S, 37°O	264	m3	D	2	AM	PF	56,5	37,5	9	10	3,5	31,5	6
LPUFS 2182				M3	D	4	AS		40,5	36,5	19	5	12	29	7,5
MN 3531-v	Irecê, BA	11°S, 41°O	967	M3	E	2	AM	PF	33	55,5	8	9	5	44,5	11

APÊNDICE A. Continuação.

Código	Localidade	Latitude	Altitude (m)	Dente	D/E	ED	CE	Datação	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG
<b>Ecorregião 5 - Sudeste brasileiro</b>															
MHN 33	L. Caetano da Cerca Grande, MG	19°S, 44°O	823	DP2	D	2	I	PF	10,5	20,5	2,5	2,5	3,5	20,5	0
MHN 33				DP2	E	2	I		15	31	7,5	2	7	25	6
DGM 84-M	Araxá, MG (Asevedo <i>et al.</i> , 2012a; Vaz, 2012)	19°S, 46°O	1004	Dp4	E	3	I	60 ± 55 Ka <sup>4</sup>	25,5	16	0,5	0	0	15	1
DGM 86-M				Dp4	D	3	I		32,5	26,5	2,5	2,5	0	26	0,5
DGM 88-M				m1	E	3	S		31,5	33	7	5,5	0,5	23	10
DGM 65-M				M1	D	3	S		37	34	1,5	7	0	31,5	2,5
DGM 91-M				M1	D	2	S		32	58,5	8,5	7	2	41	17,5
DGM 74-M				M1	E	3	S		34	21	5	3	3	19,5	1,5
DGM 136-M				M1	E	3	S		36,5	35,5	2	1,5	9,5	28	7,5
DGM 132-M				m2	D	2	A		36,5	45,5	1,5	1	9	28,5	7
DGM 113-M				m2	E	2	A		32	37	7,6	6	9	30	7
DGM 97-M				m2	E	2	A		34	36	4,5	2	11	24,5	11,5
DGM 76-M				m2	E	3	A		29	37,5	11,5	4,5	9,5	30,5	7
DGM 112-M				m2	E	3	A		31,5	23	5	3	3	16	7
DGM 138-M				m2	E	3	A		33	34	5	4	5,5	29	5
DGM 109-M				M2	E	3	A		33,5	27,5	13	4	4	18	9,5
DGM 110-M				M2	D	2	A		29	20,5	6	4,5	1,5	14,5	6
DGM 111-M				M2	D	2	A		40	37	6,5	7,8	8,5	31	6
DGM 78-M				M2	D	3	A		36,5	26	12	9,5	2,5	19,5	6,5
DGM 94-M				M2	E	3	A		24,5	31,5	5,5	4	10,5	24	7,5
DGM 100-M				M2	E	3	A		28	27,5	7	8,5	2,5	20	7,5
DGM 108-M				M2	D	3	A		21,5	27,5	6	8,5	1,5	22	5,5
DGM 775-M	M2	D	3	A	22,5	28	5,5	3	3,5	24,5	3,5				

APÊNDICE A. Continuação.

Código	Localidade	Latitude	Altitude (m)	Dente	D/E	ED	CE	Datação	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG
DGM 101-M				m2	E	4	AM		25,5	26	7	4,5	4,5	24,5	1,5
DGM 105-M				m2	E	4	AM		31,5	27	4,5	6	2	17	10
DGM 102-M				M2	E	4	AM		22,5	30,5	8	8	7	19	11,5
DGM 60-M (b)				m3	D	2	AM		16	4,5	22	0	0	10	0
DGM 71-M				m3	D	2	AM		25	13	9,5	2,5	0	11	2
DGM 130-M				m3	D	2	AM		26	30	0	2	0	19,5	10,5
DGM 124-M				m3	D	3	AM		43	33	6	3,5	0	24	9
DGM 125-M				m3	D	3	AM		20,5	16	1,5	0	0,5	12,5	3,5
DGM 131-M				m3	D	3	AM		37,5	21	7	1,5	0	16,5	4,5
DGM 60-M(e)				M3	E	2	AM		32	54	4	0	0	43,5	10,5
DGM 126-M	Araxá, MG			M3	D	3	AM		31,5	26,5	4,5	1	1,5	21,5	5
DGM 135-M	(Asevedo <i>et al.</i> , 2012a; Vaz, 2012)	19°S,46°O	1004	M3	E	2	AM	60 ± 55 Ka <sup>4</sup>	17	15	11,5	0,5	0	12,5	2,5
DGM 60-M(c)				M3	E	2	AM		18,5	33	3	0	0	27	6
DGM 133-M				m3	E	3	AS		28	36,5	8	0	0	31,5	5
DGM 134-M				m3	D	3	AS		47,5	19,5	9	3,5	0	17	2,5
DGM 771-M				m3	D	3	AS		18,5	12	4	0	0	8,5	3,5
DGM 120-M				m3	D	4	AS		38	29	5	2,5	0	19,5	9,5
DGM 121-M				M3	E	3	AS		20,5	26,5	5,5	0	1	18,5	8
DGM 127-M				M3	E	3	AS		18	18,5	3,5	0	0	18	0,5
DGM 128-M				M3	E	3	AS		38,5	28,5	11,5	0,5	0,5	17,5	11
DGM 129-M				M3	D	3	AS		24,5	29	3,5	2,5	12,5	25,5	3,5
DGM 119-M				M3	E	3	AS		35,5	15,5	3,5	3	0	15,5	0
DGM 60-M(a)				M3	D	3	AS		37,5	33	3	0,5	0,5	28,5	4,5
DGM 716				M2	E	3	A		9,5	12,5	3	1	1,5	11	1,5
DGM 719	S. J. Itaboraí, RJ (Asevedo <i>et al.</i> , 2012b)	22°S, 42°O	34	M1	D	3	A	PF	9	28,5	7	1	4	24	4,5
DGM 719				M2	D	2	A		11	24,5	2,5	2	1	21	3,5

APÊNDICE A. Continuação.

Código	Localidade	Latitude	Altitude (m)	Dente	D/E	ED	CE	Datação	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAG
<b>Ecorregião 6 - Sul do Brasil e Argentina</b>															
MN 2602-v	Costa atlântica, S. V. Palmar, RS, BR	33°S, 53°O	20	m3	D	2	AM	80 ± 10 Ka;	35,5	30	17,5	25	3	25,5	4,5
MN 2603-v				m3	D	2	AM	52 ± 7 Ka; 44 ± 3 Ka <sup>5</sup>	41	8,5	15	13,5	0,5	4	4,5
MN 2246-v	F. M. Corsini, D. Pedrito, RS, BR	30°S, 54°O	139	M3	E	3	AS	PF	33,5	40	14	0,5	9	31,5	8,5
MACN Pv 14414	Río Bermejo, El Colorado, FSA., AR	26°S, 58°O	85	M1	E	3	S	PF	31	39,5	5	4	12	31,5	8
MACN Pv 19164	Río Dulce, S.E., AR	27°S, 64°O	173	m2	D	2	A	23,3 - 24,3 Ka <sup>6</sup>	48	33,5	17,5	4,5	0	27	6,5
MACN Pv 11689	Río Hondo, S.E., AR	30°S, 59°O	262	m3	E	3	AS	23,3 - 24,3 Ka <sup>6</sup>	46,5	19	23	10,5	2	17,5	1,5
MLP 66-V-15-1	Río Paraná, San Javier, S.F., AR	30°S, 59°O	59	m1	D	3	S	PF	20	37,5	1	0,5	13	24	13,5
MACN Pv 5213	Río Paraná, Arroyo Frías, S.F., AR	30°S, 59°O	59	m3	D	3	AS	PF	23	31	2	2	8,5	29	2
MACN Pv 18620	Córdoba, AR	31°S, 63°O	~200	m3	D	3	AS	PF	20	35,5	10,5	1,5	2	25	10,5
MCNC Pv-289				M3	D	4	AS		34,5	39,5	6	1,5	8,5	36	3,5
MCNC Pv 20	Río Segundo, CBA., AR	31°S, 63°O	200	m3	D	3	AS	PF	12,5	32	2,5	1,5	5,5	24	8
MCNC Pv 20				m3	E	3	AS		13,5	27	4,5	6,5	8,5	22	5
MACN Pv 17376	Río Tercero, CBA., AR	32°S, 64°O	200	m2	E	3	A	PF	37	44,5	8,5	5,5	13	36,5	8
MACN Pv 6068	La Carlota, Río Cuarto, CBA., AR	32°S, 64°O	200	m3	E	3	AS	PF	19	32,5	1	2,5	10	27,5	5
MACN Pv 13535	Paraná, E.R., AR	31°S, 60°O	47	M3	E	3	AM	PF	15	35	0,5	0,5	12	33,5	1,5
MLP 8-55	Arroyo del Medio, B.A., AR	33°S, 60°O	65	M3	E	2	AM	PF	29,5	41,5	4,5	7	13	30	11,5
MLP 68-X-8-6	Salto, B.A., AR	34°S, 60°O	55	M3	D	3	AS	PF	34,5	37	11,5	11	11,5	25	12
MLP 68-X-8-6				M3	E	3	AS		21,5	47	4	6,5	10	41	6
MLP 90-XII-5-1	Villa Ballester, B.A., AR	34°S, 58°O	32	M1	E	2	S	PF	25	34,5	3,5	3	11	31,5	3
MLP 90-XII-5-1				M2	E	2	A		43	47,5	2,5	7,5	4	39,5	8
MACN Pv 14934	Mercedes, B.A., AR	34°S, 59°O	44	m3	E	3	AS	PF	22	54,5	2	0,5	18	45,5	9
MACN Pv 14936				M3	E	3	AM		20,5	38,5	5	3	7,5	35,5	3



APÊNDICE A. Continuação.

Código	Localidade	Latitude	Altitude (m)	Dente	D/E	ED	CE	Datação	MP	MA	MPG	MPI	MAC	MAF	MAM
MACN Pv 617	Vicente Casares, B.A., AR	34°S, 58°O	28	m3	E	3	AM	PF	21,5	40	5,5	3,5	18,5	37,5	2,5
MACN Pv 617				m3	D	3	AM		28	37,5	7,5	2,5	14,5	35,5	2
MLP 63-III-1-1	Magdalena, B.A., AR	35° S, 57°O	9	m3	E	2	AM	PF	37,5	38	7	5,5	9,5	27,5	10,5
MLP 87-XII-35-1				m3	D	2	AM		38	20,5	19	6	3,5	16	4,5
MLP 8-19				m3	D	3	AM		43,5	20,5	13	15	5,5	10,5	10
MACN Pv 12779				M3	D	2	AM		25,5	38	8	7,5	12	29	9
MACN Pv 5724	Arroyo Tapalqué, B.A., AR	36°S, 60°O	173	dp4	D	4	I	24,1 - 27,6 Ka; 21 - 22,5 Ka <sup>7</sup>	7,5	33,5	0	0	8,5	32	1,5
MLP 40-XII-17-1	Río Quenquén Grande, B.A., AR	38°S, 58°O	6	m3	D	3	AS	PF	18	47	11,5	0,5	12,5	39	8
MACN Pv 12934	Río Coronda, Bajo Hondo, B.A., AR	38°S, 61°O	74	m3	D	3	AS	PF	34	25,5	9,5	5	4	23	2,5
MACN Pv 9428	Playa del Barco, B.A., AR	38°S, 61°O	12	Dp4	D	4	I	PF	13	42	5,5	1	9,5	36	6
MACN Pv 9428				m1	D	4	S		33	28,5	8	3	5	22,5	6
MACN Pv 2157	Monte Hermoso, Playa del Barco, B.A., AR	38°S, 61°O	12	m1	D	3	S	PF	16	13,5	4,5	6	3,5	11,5	2
MLP 8-53				m3	D	3	AS		37	43	6,5	3,5	8	34	9
MLP 44				M1	D	3	S		16,5	22,5	5,5	1	3	22,5	0
MLP s/cód.				m1	E	3	S		15,5	19	2	2	7,5	19	0
				m2	E	1	S		15,5	20	4,5	2	6,5	15	5
MLP 8-368	Argentina	-	-	M1	D	3	S	-	18	23,5	2,5	4,5	3,5	22,5	1
MACN Pv 1292				m2	D	3	A		24	17,5	6,5	6	3	9	8,5
				m2	E	3	A		17,5	25	2,5	3,5	3,5	23,5	1,5
MLP 8-197				m2	E	2	A		32	17	8	11	7,5	13,5	3,5

**APÊNDICE A.** Continuação.

<b>Código</b>	<b>Localidade</b>	<b>Latitude</b>	<b>Altitude (m)</b>	<b>Dente</b>	<b>D/E</b>	<b>ED</b>	<b>CE</b>	<b>Datação</b>	<b>MP</b>	<b>MA</b>	<b>MPG</b>	<b>MPI</b>	<b>MAC</b>	<b>MAF</b>	<b>MAG</b>
MACN Pv 18197				m2	E	A	2		25,5	30	4	5	11	30	1
MLP 8-21				M2	E	A	2		23,5	31	0,5	1	4	30	1
MACN Pv 18197				m3	E	A	1		22	36,5	1	0	1	34	2,5
MACN Pv 1833	Argentina	-	-	m3	D	AS	3	-	17	23,5	2,5	5,5	9	23	0,5
MLP s/cód.				m3	E	AM	3		47	47,5	10	9,5	10	36	11,5
MLP s/cód.				M3	E	AM	2		42	46	21	13	5	33	13
MLP 29-IX-23-9				M3	E	AS	3		20,5	28	8,5	7	4,5	16,5	11,5

**APÊNDICE B.** Resultados do teste ANOVA (um fator) de *Notiomastodon platensis* para os valores dos diferentes padrões de microdesgaste realizados em (1) dentes de categorias iguais atribuídos a classes etárias diferentes, (2) dentes de diferentes categorias atribuídos a classes etárias iguais e, (3) todas as categorias dentárias e classes etárias.

(1) Microdesgaste	M2/m2 x M2/m2 (Adultos x Maduros)						M3/m3 x M3/m3 (Maduros x Senis)					
		Soma dos qds	GL	Média dos qds	F	<i>p</i>	Soma dos qds	GL	Média dos qds	F	<i>p</i>	
Perfurações	Entre gps:	0,021	1	0,021	0,001	0,969	58.805	1	58,805	0,409	0,524	
	Dentro gps:	397,747	28	14,205			8335.68	58	143,719			
	T:	397,768	29				8394.48	59				
Arranhões	Entre gps:	3,377	1	3,378	0,483	0,492	49.832	1	49,832	0,442	0,508	
	Dentro gps:	195,694	28	6,989			6535.08	58	112,674			
	T:	199,072	29				6584.91	59				
Perf. Grandes	Entre gps:	4,408	1	4,408	0,307	0,583	9.279	1	9,28	0,322	0,572	
	Dentro gps:	401,667	28	14.345			1669.87	58	28,791			
	T:	406,075	29				1679.15	59				
Perf. Irregulares	Entre gps:	31,689	1	31,689	0,587	0,449	<b>93.896</b>	<b>1</b>	<b>93,896</b>	<b>4,524</b>	<b>0,038</b>	
	Dentro gps:	1510,19	28	53,935			<b>1203.85</b>	<b>58</b>	<b>20,756</b>			
	T:	1541,88	29				<b>1297.75</b>	<b>59</b>				
Arr. Cruzados	Entre gps:	4,408	1	4,408	0,307	0,583	6.065	1	6,065	0,187	0,666	
	Dentro gps:	401,667	28	14,345			1872.37	58	32,282			
	T:	406,075	29				1878.43	59				
Arr. Finos	Entre gps:	31,689	1	31,689	0,587	0,449	5.148	1	5,149	0,058	0,81	
	Dentro gps:	1510,19	28	53,935			5122.03	58	88,311			
	T:	1541,88	29				5127.18	59				
Arr. Grosseiros	Entre gps:	0,578	1	0,578	0,019	0,889	22.945	1	22,945	1,118	0,294	
	Dentro gps:	819,796	28	29,278			1190.7	58	20,529			
	T:	820,375	29				1213.65	59				

APÊNDICE B. Continuação.

(2) Microdesgaste		Dp2 x Dp4 (Imaturos)					M2/m2 x M3/m3 (Adultos maduros)				
		Soma dos qds	GL	Média dos qds	F	<i>p</i>	Soma dos qds	GL	Média dos qds	F	<i>p</i>
Perfurações	Entre gps:	197,232	1	197,232	1,125	0,337	88,546	1	88,546	0,642	0,429
	Dentro gps:	876,625	5	175,325			4131,76	30	137,725		
	T:	1073,86	6				4220,3	31			
Arranhões	Entre gps:	104,432	1	104,432	0,594	0,476	87,834	1	87,834	0,712	0,405
	Dentro gps:	879,425	5	175,885			3697,91	30	123,264		
	T:	983,857	6				3785,74	31			
Perf. Grandes	Entre gps:	0,357	1	0,357	0,007	0,937	10,319	1	10,319	0,351	0,557
	Dentro gps:	259	5	51,8			880,172	30	29,339		
	T:	259,357	6				890,492	31			
Perf. Irregulares	Entre gps:	2,603	1	2,603	0,085	0,782	0,035	1	0,035	0,001	0,972
	Dentro gps:	152,825	5	30,565			898,839	30	29,961		
	T:	155,429	6				898,875	31			
Arr. Cruzados	Entre gps:	0,289	1	0,289	0,016	0,904	9,426	1	9,426	0,244	0,624
	Dentro gps:	89,425	5	17,885			1155,95	30	38,531		
	T:	89,714	6				1165,38	31			
Arr. Finos	Entre gps:	21,175	1	21,175	0,393	0,558	79,853	1	79,853	0,834	0,368
	Dentro gps:	269,325	5	53,865			2869,7	30	95,6567		
	T:	290,5	6				2949,55	31			
Arr. Grosseiros	Entre gps:	69,003	1	69,003	0,562	0,487	0,19	1	0,19	0,008	0,925
	Dentro gps:	614,425	5	122,885			634,029	30	21,134		
	T:	683,429	6				634,219	31			

APÊNDICE B. Continuação.

<b>(3) Microdesgaste</b>		<b>Soma dos qds</b>	<b>GL</b>	<b>Média dos qds</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Perfurações</b>	Entre gps:	690,08	4	172,52	1,39	0,242
	Dentro gps:	13778,3	111	124,129		
	T:	14468,4	115			
<b>Arranhões</b>	Entre gps:	125,433	4	31,358	0,275	0,894
	Dentro gps:	12650,7	111	113,971		
	T:	12776,2	115			
<b>Perf. Grandes</b>	Entre gps:	128,295	4	32,073	1,405	0,237
	Dentro gps:	2534,75	111	22,835		
	T:	2663,04	115			
<b>Perf. Irregulares</b>	Entre gps:	117,707	4	29,426	1,827	0,129
	Dentro gps:	1788,26	111	16,11		
	T:	1905,96	115			
<b>Arr. Cruzados</b>	Entre gps:	31,777	4	7,944	0,315	0,867
	Dentro gps:	2796,22	111	25,191		
	T:	283	115			
<b>Arr. Finos</b>	Entre gps:	93,4	4	23,35	0,317	0,866
	Dentro gps:	8167,18	111	73,578		
	T:	8260,58	115			
<b>Arr. Grosseiros</b>	Entre gps:	7,969	4	1,992	0,245	0,912
	Dentro gps:	901,718	111	8,123		
	T:	909,688	115			

**APÊNDICE C.1.** Resultados do teste ANOVA (um fator) de todos os padrões de microdesgaste de *Cuvieronius hyodon* em comparação com as diferentes classes etárias. Siglas: M: microdesgaste (P: perfurações, A: arranhões, PG: perfurações grandes, PI: perfurações irregulares, AC: arranhões cruzados, AF: arranhões finos, AG: arranhões grosseiros); SQ: soma dos quadrados; GL: graus de liberdade; MQ: média dos quadrados; EG: entre grupos, DG: dentro dos grupos, T: total; Comparações de Tukey (I: imaturo, S: subadulto, A: adulto, AM: adulto maduro e AS: adulto senil).

<b>M</b>		<b>SQ</b>	<b>GL</b>	<b>MQ</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	<b>Comparações pareadas de Tukey</b>					
<b>P</b>	EG	718,876	4	179,719	3,86	<b>0,027</b>	I	S	A	AM	AS	
	DG	605,193	13	46,553			I		<b>0,017</b>	0,086	<b>0,02</b> <b>0,019</b>	
	T:	1324,07	17				S	5,301		0,886	1 1	
							A	4,009	1,292		0,922 0,91	
							AM	5,155	0,145	1,146		1
							AS	5,207	0,093	1,198	0,0519	
<b>A</b>	EG	1256,56	4	314,141	3,46	<b>0,039</b>	I	S	A	AM	AS	
	DG	1180,34	13	90,795			I		0,801	0,85	0,159 <b>0,049</b>	
	T:	2436,9	17				S	1,563		1	0,662 0,296	
							A	1,416	0,146		0,602 0,255	
							AM	3,483	1,92	2,067		0,954
							AS	4,465	2,902	3,049	0,982	
<b>PG</b>	EG	541,884	4	135,471	5,554	<b>0,007</b>	I	S	A	AM	AS	
	DG	317,116	13	243,935			I		<b>0,003</b>	0,083	<b>0,01</b> <b>0,006</b>	
	T:	859	17				S	6,547		0,426	0,971 0,997	
							A	4,037	2,511		0,769 0,614	
							AM	5,686	0,861	1,649		0,998
							AS	6,073	0,473	2,037	0,387	
<b>PI</b>	EG	190,592	4	47,648	6,89	<b>0,003</b>	I	S	A	AM	AS	
	DG	89,907	13	6,915			I		<b>0,011</b>	<b>0,04</b>	<b>0,002</b> <b>0,002</b>	
	T:	280,5	17				S	5,663		0,952	0,87 0,862	
							A	4,669	0,993		0,49 0,48	
							AM	7,011	1,348	2,342		1
							AS	7,038	1,375	2,369	0,05	
<b>AC</b>	EG	85,278	4	21,319	1,95	0,162	I	S	A	AM	AS	
	DG	142,131	13	10,933			I		0,98	0,997	0,676 0,705	
	T:	227,409	17				S	0,772		0,999	0,373 0,399	
							A	0,441	0,33		0,496 0,525	
							AM	1,887	2,659	2,32		1
							AS	1,814	2,586	2,25	0,072	
<b>AF</b>	EG	990,217	4	247,554	4,135	<b>0,022</b>	I	S	A	AM	AS	
	DG	778,283	13	598,679			I		0,727	0,896	0,203 <b>0,029</b>	
	T:	1768,5	17				S	1,76		0,996	0,821 0,24	
							A	1,257	0,502		0,627 0,138	
							AM	3,263	1,503	2,006		0,786
							AS	4,867	3,107	3,61	1,604	
<b>AG</b>	EG	33,495	4	8,373	0,498	0,737	I	S	A	AM	AS	
	DG	218,408	13	16,8			I		0,999	0,963	0,655 0,911	
	T:	251,903	17				S	0,311		0,992	0,778 0,968	
							A	0,919	0,608		0,948 0,999	
							AM	1,938	1,626	1,018		0,983
							AS	1,194	0,882	0,274	0,743	

**APÊNDICE C.2.** Resultados do teste ANOVA (um fator) de todos os padrões de microdesgaste de *Notiomastodon platensis* da Bacia Amazônica em comparação com as diferentes classes etárias.

<b>M</b>		<b>SQ</b>	<b>GL</b>	<b>MQ</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	<b>Comparações pareadas de Tukey</b>		
<b>P</b>	EG	823,32	2	411,66	22,4	<b>0,016</b>	S	AS	AM
	DG	55,135	3	18,378			S	0,444	<b>0,016</b>
	T:	878,455	5				AS	1,979	<b>0,032</b>
							AM	9,006	7,027
<b>A</b>	EG	341,318	2	170,659	3937	<b>&lt; 0,001</b>	S	AS	AM
	DG	0,13005	3	0,04335			S	<b>&lt; 0,001</b>	<b>&lt; 0,001</b>
	T:	341,448	5				AS	30,26	<b>&lt; 0,001</b>
							AM	120,6	90,34
<b>PG</b>	EG	40,14	2	20,07	5,947	0,09	S	AS	AM
	DG	10,125	3	3,375			S	0,221	0,084
	T:	502,651	5				AS	3,079	0,517
							AM	4,815	1,736
<b>PI</b>	EG	22,958	2	11,479	5,618	0,097	S	AS	AM
	DG	6,13	3	2,043			S	0,103	0,151
	T:	29,088	5				AS	4,407	0,881
							AM	3,715	0,692
<b>AC</b>	EG	42,94	2	21,47	0,2236	0,811	S	AS	AM
	DG	288	3	96			S	0,915	0,965
	T:	330,94	5				AS	0,577	0,799
							AM	0,36	0,937
<b>AF</b>	EG	396,603	2	198,302	74,27	<b>0,003</b>	S	AS	AM
	DG	8,01	3	2,67			S	0,299	<b>0,005</b>
	T:	404,613	5				AS	2,596	<b>0,003</b>
							AM	13,46	16,05
<b>AG</b>	EG	14,802	2	7,401	14,5	<b>0,029</b>	S	AS	AM
	DG	1,531	3	0,51			S	<b>0,027</b>	0,377
	T:	16,334	5				AS	7,423	0,07
							AM	2,237	5,186

**APÊNDICE C.3.** Resultados do teste ANOVA (um fator) de todos os padrões de microdesgaste de *Notiomastodon platensis* do Nordeste brasileiro em comparação com as diferentes classes etárias.

<b>M</b>		<b>SQ</b>	<b>GL</b>	<b>MQ</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	<b>Comparações pareadas de Tukey</b>				
<b>P</b>	EG	802,846	4	200,712	1,308	0,321	I	S	A	AM	AS
	DG	1840,89	12	153,408			I	0,823	0,546	1	0,999
	T:	2643,74	16				S	1,498	0,986	0,781	0,742
							A	2,208	0,71	0,498	0,459
							AM	0,121	1,619	2,329	1
<b>A</b>	EG	618,896	4	154,724	1,739	0,206	I	S	A	AM	AS
	DG	1067,85	12	88,988			I	0,372	0,427	0,723	0,115
	T:	1686,75	16				S	2,673	1	0,966	0,927
							A	2,518	0,155	0,983	0,889
							AM	1,772	0,901	0,746	0,62
<b>PG</b>	EG	243,557	4	60,889	4,754	<b>0,016</b>	I	S	A	AM	AS
	DG	153,705	12	12,809			I	<b>0,04</b>	<b>0,009</b>	0,121	0,733
	T:	397,262	16				S	4,693	0,903	0,961	0,287
							A	5,921	1,228	0,565	0,074
							AM	3,759	0,934	2,162	0,625
<b>PI</b>	EG	135,725	4	33,931	5,186	<b>0,012</b>	I	S	A	AM	AS
	DG	78,521	12	6,543			I	0,277	<b>0,013</b>	<b>0,034</b>	<b>0,006</b>
	T:	214,246	16				S	2,983	0,385	0,698	0,201
							A	5,618	2,635	0,977	0,989
							AM	4,816	1,833	0,802	0,836
<b>AC</b>	EG	45,477	4	11,369	0,5792	0,683	I	S	A	AM	AS
	DG	235,538	12	19,628			I	0,591	0,944	0,998	0,955
	T:	281,015	16				S	2,097	0,94	0,758	0,927
							A	1,039	1,059	0,991	1
							AM	0,417	1,68	0,622	0,994
<b>AF</b>	EG	222,938	4	55,734	1,213	0,356	I	S	A	AM	AS
	DG	551,372	12	45,948			I	0,999	0,995	0,7	1
	T:	774,309	16				S	0,229	0,999	0,607	0,999
							A	0,532	0,302	0,486	0,995
							AM	1,829	2,058	2,361	0,695
<b>AG</b>	EG	544,634	4	136,159	2,503	0,098	I	S	A	AM	AS
	DG	652,7	12	54,392			I	0,218	0,349	0,096	0,05
	T:	1197,33	16				S	3,22	0,997	0,983	0,881
							A	2,743	0,477	0,906	0,716
							AM	3,96	0,739	1,216	0,993
						AS	4,532	1,312	1,788	0,572	



**APÊNDICE C.4.** Resultados do teste ANOVA (um fator) de todos os padrões de microdesgaste de *Notiomastodon platensis* do Sudeste brasileiro em comparação com as diferentes classes etárias.

<b>M</b>		<b>SQ</b>	<b>GL</b>	<b>MQ</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Comparações pareadas de Tukey</b>				
<b>P</b>	EG:	502,03	4	125,508	1,57	0,199	I	S	A	AM	AS
	DG:	3516,47	44	79,92			I	0,05	0,672	0,732	0,244
	T:	4018,5	48				S	4,025	0,56	0,498	0,941
							A	1,886	2,139	1	0,942
							AM	1,745	2,279	0,14	0,912
<b>A</b>	EG:	669,585	4	167,396	1,752	0,155	I	S	A	AM	AS
	DG:	4202,87	44	95,52			I	0,105	0,751	0,996	0,999
	T:	4872,46	48				S	3,564	0,681	0,214	0,175
							A	1,698	1,866	0,917	0,877
							AM	0,51	3,054	1,188	1
<b>PG</b>	EG:	49,949	4	12,487	0,817	0,521	I	S	A	AM	AS
	DG:	672,189	44	15,277			I	0,941	0,538	0,422	0,767
	T:	722,138	48				S	1,071	0,932	0,862	0,993
							A	2,188	1,118	0,999	0,996
							AM	2,458	1,387	0,269	0,979
<b>PI</b>	EG:	87,793	4	21,948	3,869	<b>0,008</b>	I	S	A	AM	AS
	DG:	255,246	45	5,672			I	0,201	0,216	0,993	0,994
	T:	343,039	49				S	3,1	1	0,406	0,087
							A	3,046	0,053	0,428	0,094
							AM	0,603	2,496	2,443	0,917
<b>AC</b>	EG:	147,348	4	36,837	3,307	<b>0,018</b>	I	S	A	AM	AS
	DG:	490,152	44	111,398			I	0,999	0,593	0,923	0,961
	T:	637,5	48				S	0,303	0,725	0,838	0,9
							A	2,064	1,761	0,171	0,225
							AM	1,159	1,462	3,223	0,999
<b>AF</b>	EG:	327,983	4	81,996	1,586	0,195	I	S	A	AM	AS
	DG:	2274,94	44	51,703			I	0,358	0,998	0,99	0,995
	T:	2602,92	48				S	2,619	0,547	0,16	0,17
							A	0,4501	2,169	0,935	0,943
							AM	0,654	3,273	1,104	1
<b>AG</b>	EG:	93,878	4	23,47	1,759	0,154	I	S	A	AM	AS
	DG:	587,223	44	13,346			I	0,027	0,171	0,24	0,55
	T:	681,102	48				S	4,379	0,924	0,853	0,525
							A	3,223	1,157	0,999	0,943
							AM	2,964	1,416	0,259	0,979
						AS	2,162	2,217	1,061	0,802	

**APÊNDICE C.5.** Resultados do teste ANOVA (um fator) de todos os padrões de microdesgaste de *Notiomastodon platensis* do sul do Brasil e Argentina em comparação com as diferentes classes etárias.

M		SQ	GL	MQ	F	p	Comparações pareadas de Tukey				
P	EG:	1425,3	4	356,326	4,308	<b>0,007</b>	I	S	A	AM	AS
	DG:	2481,38	30	82,713			I	0,159	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,024</b>	0,109
	T:	3906,69	34				S	3,317	0,061	0,904	0,999
							A	7,289	3,972	0,322	0,098
							AM	4,553	1,237	2,736	0,965
A	EG:	398,016	4	99,504	1,028	0,409	I	S	A	AM	AS
	DG:	2903,87	30	96,796			I	0,837	0,974	0,895	0,999
	T:	3301,89	34				S	1,465	0,487	0,999	0,913
							A	0,849	2,314	0,571	0,939
							AM	1,271	0,195	2,119	0,953
PG	EG:	141,835	4	35,458	1,08	0,384	I	S	A	AM	AS
	DG:	984,836	30	32,828			I	0,993	0,447	0,474	0,716
	T:	1126,67	34				S	0,589	0,701	0,727	0,914
							A	2,409	1,82	1	0,992
							AM	2,344	1,755	0,064	0,997
PI	EG:	181,392	4	45,348	1,947	0,128	I	S	A	AM	AS
	DG:	698,679	30	23,289			I	0,916	0,51	0,181	0,855
	T:	880,071	34				S	1,186	0,94	0,61	0,999
		0,098					A	2,26	1,073	0,96	0,974
							AM	3,217	2,03	0,956	0,706
AC	EG:	28,721	4	7,18	0,3051	0,872	I	S	A	AM	AS
	DG:	706,023	30	23,534			I	1	0,856	1	0,999
	T:	734,743	34				S	0,042	0,869	1	0,999
							A	1,405	1,363	0,85	0,921
							AM	0,02	0,061	1,424	0,999
AF	EG:	362,959	4	90,74	1,114	0,368	I	S	A	AM	AS
	DG:	2443,51	30	81,45			I	0,527	1	0,691	0,967
	T:	2806,47	34				S	2,221	0,495	0,999	0,883
							A	0,075	2,296	0,658	0,956
							AM	1,844	0,377	1,919	0,963
AG	EG:	20,504	4	5,126	0,408	0,802	I	S	A	AM	AS
	DG:	377,039	30	12,568			I	0,794	0,552	0,921	0,801
	T:	397,543	34				S	1,586	0,994	0,998	1
							A	2,163	0,577	0,954	0,993
							AM	1,167	0,419	0,997	0,999
						AS	1,566	0,021	0,597	0,399	

**ANEXO A.** Sumário estatístico dos padrões de microdesgaste de ungulados atuais (Solounias & Semprebon, 2002) e elefantes (Rivals *et al.*, 2012). Siglas: N: Número, MP: média perfurações, MA: média arranhões, %AC: % arranhões cruzados, % PG: % perfurações grandes, % PI: % perfurações irregulares (% de indivíduos com número acima de 4), % AF: % arranhões finos, %AG: % arranhões grosseiros, %AM: % arranhões mistos, % 0-17: % valores de arranhões entre 0 e 17; R: ramoneador, G S/R: generalista sazonal/regional, G: generalista, P: pastorador.

Táxon	Dieta	N	MP	MA	%AC	%PG	%PI	%AF	%AG	%AM	% 0-17
Solounias & Semprebon (2002)											
<i>Boocercus euryceros</i>	R	15	6,77	5,13	13,33	53,33	0	100	0	0	100
<i>Tragelaphus imberbis</i>	R	19	16,84	7,08	22,22	27,78	47,37	83,33	0	16,67	84
<i>Giraffa camelopardalis</i>	R	28	5	8,66	54,17	20	0	91,67	0	8,33	100
<i>Camelus bactrianus</i>	R	3	79,83	9,17	100	66,67	66,67	33,33	33,33	33,33	100
<i>Alces alces</i>	R	9	27,15	10	44,44	0	0	66,67	0	33,33	100
<i>Litocranius walleri</i>	R	22	27,14	11,77	9,09	27,27	45,46	90,91	0	9,09	82
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	R	11	20,09	12,59	18,18	63,64	36,36	90,91	9,09	9,09	64
<i>Camelus dromedarius</i>	R	7	54,07	13,93	57,14	42,86	42,86	42,86	14,29	42,86	86
<i>Diceros bicornis</i>	R	11	8,5	14,27	95,24	0	0	85,71	9,52	4,76	100
<i>Antilocapra americana</i>	R	44	25,21	15,52	53,49	79,55	69,77	37,21	0	62,79	87
<i>Taurotragus oryx</i>	G S/R	20	39,83	12,23	55	55	42,11	44,44	16,67	38,89	70
<i>Budorcas taxicolor</i>	G S/R	15	7,97	13,73	33,33	56,25	0	100	0	0	67
<i>Gazella granti</i>	G S/R	41	20,45	14,77	87,81	53,66	39,02	39,02	9,76	51,22	66
<i>Lama vicugna</i>	G S/R	7	30,43	16,21	28,57	57,14	85,71	28,57	42,86	28,57	43
<i>Ovis canadensis</i>	G S/R	19	13,21	16,71	31,58	42,11	47,37	15,79	15,79	68,42	47
<i>Lama glama</i>	G S/R	6	4,92	18,42	100	0	16,67	100	0	0	50

ANEXO A. Continuação.

Táxon	Dieta	N	MP	MA	%AC	%PG	%PI	%AF	%AG	%AM	% 0-17
Solounias & Semprebon (2002)											
<i>Gazella thomsonii</i>	G S/R	23	24,07	18,57	80,95	57,14	30,44	14,29	14,29	71,43	52
<i>Capricornis sumatraensis</i>	G S/R	11	40,14	21,73	55,56	44,44	80	77,78	0	22,22	36
<i>Boselaphus tragocamelus</i>	G S/R	9	23,61	25,72	56,56	44,44	88,89	44,44	22,22	33,33	22
<i>Axis axis</i>	G S/R	43	13,56	28,28	75,61	9,76	9,76	52,5	22,5	25	21
<i>Muntiacus muntjak</i>	G S/R	10	20,45	18,95	80	72,73	30	20	0	80	40
<i>Cervus unicolor</i>	G	11	21,27	26,27	100	36,36	100	18,18	45,46	36,36	9
<i>Ovibos moschatus</i>	G	20	28,45	29,68	15	100	85	50	0	50	5
<i>Cervus canadensis</i>	G	28	18,64	30,63	96,43	42,86	21,43	82,14	0	17,86	7
<i>Capra ibex</i>	G	9	7,56	25,17	30	50	20	10	0	90	0
<i>Connochaetes taurinus</i>	P	27	4,93	20,61	44,44	40,74	7,41	44,44	7,41	48,15	11
<i>Equus burchelli</i>	P	51	11,52	21,72	60	48,98	50	40	10	50	16
<i>Hippotragus niger</i>	P	5	5,9	22,7	0	60	0	20	40	40	0
<i>Bison bison</i>	P	18	3,53	24,81	94,44	38,89	5,26	22,22	50	27,78	6
<i>Tetracerus quadricornis</i>	P	8	22,25	25,75	50	87,5	75	87,5	0	12,5	13
<i>Equus grevyi</i>	P	11	7,86	26,09	66,67	63,64	58,33	0	66,67	33,33	9
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	P	14	17,39	27,79	57,14	76,92	53,85	20	0	80	7
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	P	6	13,58	29,58	12,5	75	62,5	0	12,5	87,5	17
<i>Cervus duvauceli</i>	P	26	15,79	30,5	60	16	0	12	4	84	17
Rivals <i>et al.</i> (2012)											
<i>Loxodonta africana</i>	G		22,9	17,4	30,3	54,6	36,4	0	100	0	39,4
<i>Elephas maximus</i>	G		20,9	18,3	80	70	50	0	100	0	40

