



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL
(PPGBIO)

KAROLINY DE OLIVEIRA NASCIMENTO

PALEOECOLOGIA ALIMENTAR DE *Macrauchenia patachonica* E *Xenorhinotherium*
bahiense (MACRAUCHENIIDAE: LITOPTERNA: MAMMALIA) E O
RECONHECIMENTO DE SEUS NICHOS ECOLÓGICOS

RIO DE JANEIRO, 2019

KAROLINY DE OLIVEIRA NASCIMENTO

PALEOECOLOGIA ALIMENTAR DE *Macrauchenia patachonica* E *Xenorhinotherium bahiense* (MACRAUCHENIIDAE: LITOPTERNA: MAMMALIA) E O RECONHECIMENTO DE SEUS NICHOS ECOLÓGICOS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como requisito para obtenção do grau de Mestre em Biodiversidade Neotropical.

ORIENTADOR: Leonardo dos Santos Avilla
CO-ORIENTADORA: Dimila Mothé

RIO DE JANEIRO, 2019

Catálogo informatizado pelo(a) autor(a)

d244 de Oliveira Nascimento, Karoliny
PALEOECOLOGIA ALIMENTAR DE *Macrauchenia*
patachonica E *Xenorhinotherium bahiense*
(MACRAUCHENIIDAE: LITOPTERNA: MAMMALIA) E O
RECONHECIMENTO DE SEUS NICHOS ECOLÓGICOS / Karoliny
de Oliveira Nascimento. -- Rio de Janeiro, 2019.
66

Orientador: Leonardo Avilla.
Coorientadora: Dimila Mothé.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do
Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas, 2019.

1. Megafauna. 2. Quaternário. 3.
Macraucheniiidae. I. Avilla, Leonardo, orient. II.
Mothé, Dimila, coorient. III. Título.

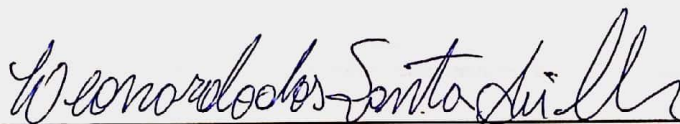
Karoliny de Oliveira Nascimento

**PALEOECOLOGIA ALIMENTAR DE *Macrauchenia patachonica* E
Xenorhinotherium bahiense (MACRAUCHENIIDAE: LITOPTERNA:
MAMMALIA) E O RECONHECIMENTO DE SEUS NICHOS ECOLÓGICOS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Aprovada em 27 de FEVÊREIRO de 2019.

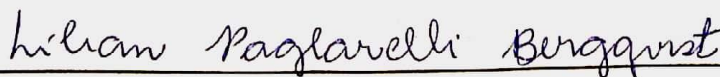
Banca Examinadora



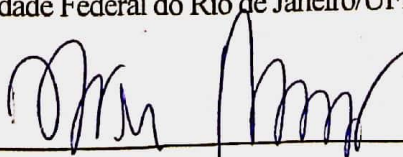
Dr(a). Leonardo dos Santos Ávilla (Orientador)
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)



Dr(a). Dimila Mothe Cordeiro dos Santos (Coorientadora)
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)



Dr(a). Lilian Paglarelli Bergqvist
(Universidade Federal do Rio de Janeiro/UFRJ)



Dr(a). Davor Vrcibradic
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)

A minha mãe Santina e meu irmão Erik, meus maiores fãs, incentivadores e apoiadores. Que mesmo me querendo sempre por perto, protegida e segura, não mediram esforços para que eu pudesse alcançar meus objetivos. Vocês são minha razão.

Ao LAMAS por me receber tão bem e ser minha segunda casa. Principalmente a Alline Rotti e Thaisa Araujo (e Isabela), que além de companheiras de trabalho foram companheiras de aventuras. Obrigada por tornar todo processo mais divertido e leve. Aos amigos cariocas, que nesses dois anos foram poucos, mas essenciais. Ariane Wendt, Tia Tânia, Tio Ede, irmão Mayllon e toda minha segunda família de Caxias, obrigada por desde o primeiro dia terem me recebido como uma filha. Sem dúvidas, foram uma das melhores partes desse processo.

Aos amigos de longa data, que mesmo longe me incentivaram e estavam presentes nos momentos em que as coisas não pareciam muito bem. Felícia, Thassio, Jaqueline, Natália, Mariza, Andressa, Bruno, Barbara, Edvaldo, Luísa, Verônica e Felipe, amigos não existem palavras para agradecer todo apoio. E a todos que mesmo que minimamente contribuíram para esse processo, sempre serei grata. Conseguir realizar mais uma etapa de um sonho de criança, não foi uma caminhada solitária.

Obrigada!

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores, Leonardo Avilla e Dimila Mothé, por terem acreditado e ainda acreditarem em uma geóloga cuiabana perdida no Rio de Janeiro. Pela paciência e pelos ensinamentos, não só acadêmicos, nesses dois anos. Todas as palavras do mundo não seriam suficientes.

A todos os curadores (e membros dos laboratórios) das coleções que visitadas e que permitiram acesso aos espécimes necessários para esse estudo: A. Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘Bernardino Rivadavia’, Buenos Aires), M.A. Reguero (Museo de La Plata, La Plata), C. Cartelle (Museu de Ciências Naturais da PUC-MINAS, Minas Gerais), U. Cabral (Museu Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro) e R. da Silva (Serviço Geológico do Brasil – CPRM, Rio de Janeiro).

E aos órgãos que financiaram este trabalho: CAPES (0001) e CNPq (153536/2016-0) pela concessão de bolsa durante o período de mestrado e apoio financeiro as viagens realizadas em visita as coleções necessárias para realização deste trabalho.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Distribuição geográfica de <i>Macrauchenia patachonica</i> (triângulos) e <i>Xenorhinotherium bahiense</i> (círculos) na América do Sul	17
Figura 2: Vista oclusal dos molares superiores (M3-M2-M1) de <i>Macrauchenia patachonica</i> (MACN 11361) com destaque para as estruturas anatômicas presentes na face oclusal dos M2	21
Figura 3: Representação das cicatrizes encontradas na análise do microdesgaste	27
Figura 4: Valores médios de arranhões e perfurações para <i>M. patachonica</i> e <i>X. bahiense</i>	28
Figura 5: Número total de arranhões para os espécimes de <i>M. patachonica</i>	29
Figura 6: Número total de arranhões para <i>Xenorhinotherium bahiense</i>	30
Figura 7: Porcentagem de indivíduos com valores de arranhões (0-17) para os espécimes de <i>M. Patachonica</i> e <i>X. Bahiense</i>	31
Figura 8: A amplitude dos valores de OEI para <i>M. patachonica</i> e <i>X. bahiense</i>	32
Figura 9: Mapa de adequabilidade ambiental para projeção durante o LGM para A: <i>Macrauchenia patachonica</i> e B: <i>Xenorhinotherium bahiense</i>	37
Figura 10: Mapa de adequabilidade ambiental para projeção durante o HM para A: <i>Macrauchenia patachonica</i> e B: <i>Xenorhinotherium bahiense</i>	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Espécimes de <i>M. patachonica</i> e <i>X. bahiense</i> utilizados para análise do MDED	62
Tabela 2: Espécimes de <i>M. patachonica</i> utilizados para medição do OEI	62
Tabela 3: Espécimes e valores OEI para <i>M. patachonica</i> e <i>X. bahiense</i>	63
Tabela 4: Localidade com registro de <i>M. patachonica</i> e <i>X. bahiense</i>	65

LISTA DE ABREVIATURAS

MDED: Microdesgaste do Esmalte Dentário.

OEI: Complexidade do Esmalte Oclusal.

MDE: Modelagem de Distribuição de Espécies.

LGM: Último Máximo Glacial.

HM: Holoceno Médio.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

MLP: Museo de La Plata.

MN: Museu Nacional - UFRJ.

MCT: Companhia de Recursos Minerais - CPRM.

MCL: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	11
OBJETIVOS	12
CAPITULO 1	13
Resumo	14
1. Introdução	15
2. Materiais e Métodos	18
2.1. Análise do Microdesgaste do Esmalte Dentário (MDED)	18
2.2. Índice de Complexidade do Esmalte Oclusal (OEI)	22
2.3. Calibragem da Análise Isotópica de Carbono $\delta^{13}C$	23
2.4. Modelagem de Distribuição de Espécies (MDE)	24
3. Resultados e Discussões	27
3.1. Reconstrução da Dieta de <i>M. patachonica</i> e <i>X. bahiense</i>	27
3.2. Distribuição Potencial e Modelagem de Distribuição de Espécies	34
3.2.1. Último Máximo Glacial (LGM)	35
3.2.2. Holoceno Médio (HM)	38
4. Conclusões	41
5. Agradecimentos	42
6. Referências Bibliográficas	43
ANEXOS	61

INTRODUÇÃO GERAL

Litopterna é uma ordem extinta de mamíferos nativos da América do Sul, representado por cinco famílias, Protolipternidae Cifelli, 1983 (Paleoceno tardio), Protheroheriidae Ameghino, 1887 (Paleoceno tardio - Pleistoceno Superior), Notonychopidae Soria, 1989 (Paleoceno final), Adianthidae Ameghino, 1891 (Eoceno Inicial - Mioceno Médio) e Macraucheniidae Gervais, 1855 (Paleoceno Tardio - Pleistoceno Superior / Holoceno) (Paula-Couto, 1979). No Pleistoceno, três gêneros monoespecíficos são atualmente válidos: *Macrauchenia* Owen, 1838; *Macraucheniopsis* Paula-Couto, 1945; e *Xenorhinotherium* Cartelle e Lessa, 1988 (Lobo et al., 2017). Uma das características mais marcantes do crânio dos Macraucheniidae é o reposicionamento da abertura nasal que, ao invés de situada abaixo das órbitas está situada entre os olhos. Embora tenha sido presumido que este posicionamento implica na existência de um apêndice, faltam avaliações anatômicas comparativas detalhadas que apoiem estas inferências (Forasiepi et al., 2016). Alguns autores indicam que esse apêndice como sendo útil para enfrentar poeira e tempestades de areia que deveriam ocorrer nos ambientes áridos em que viviam, enquanto outros interpretam como uma evidência de hábitos aquáticos (Omena, 2015).

Inicialmente, Price (1944), Vidal (1946;1955) e Paula-Couto (1955;1970;1980) pontuaram ocorrências de *Macrauchenia* para Minas Gerais, Pernambuco, Bahia, Ceara, Paraíba e Rio Grande do Sul. Além dessas localidades, existem registros desses materiais também para Venezuela, Chile e Bolívia segundo Ochsenius (1979). Porém, Cartelle e Lessa (1988) com base em fósseis da Bahia (Brasil) descreveram uma nova espécie de Macraucheniidae, *Xenorhinotherium bahiense* e sugeriram que todos os espécimes de macrauchenídeos do Nordeste do Brasil fossem reconhecidos como *X. bahiense*. Lessa (1992) em um estudo detalhado dessa espécie realizou comparações com espécimes da Argentina, reconhecendo *X. bahiense* como uma espécie válida, concluindo que, apesar do tamanho similar, *M. patachonica* e *X. Bahiense* diferem em algumas características cranianas.

Guérin e Faure (2004) descreveram cerca de 50 espécimes de macrauquênídeos (elementos dentais e pós-cranianos) do Piauí e concluíram que *X. bahiense* seria sinônimo júnior de *M. patachonica*. No entanto, essa proposição taxonômica não foi amplamente aceita, pois Guérin e Faure (2004) não compararam os espécimes do Piauí com os materiais tipo descritos por Cartelle e Lessa, 1988 (Scherer et al., 2009). Lobo (2017) também sugeriu que estas taxa difeririam no formato do pré-maxilar, mais arredondada para *X. bahiense* e mais reta para *M. patachonica*, corroborando com estudos anteriores em Cartelle e Lessa (1992). A partir disso, a ocorrência de *Macrauchenia patachonica* seria registrada para sul do Brasil, Peru, Chile, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai e *Xenorhinotherium bahiense* registrado no nordeste, sudeste, centro-oeste do Brasil e Venezuela (Cartelle, 1999; Salles et al., 2006; Socorro, 2006; Scherer et al., 2009), tendo as duas últimas ocorrências necessidade de revisão. Assim, embora ambos os machauquênídeos sejam reconhecidos para Quaternário do Brasil e tenham a mesma distribuição cronológica, sua distribuição geográfica não seria sobreposta e as causas de sua extinção ainda não conhecidas, indicando que aspectos paleoecológicos seriam responsáveis por essa não sobreposição e extinção.

OBJETIVOS

Com intuito de reconhecer seus padrões paleoecológicos, serão realizadas análises para o reconhecimento da dieta de ambas as espécies e a análise de suas distribuições potenciais durante dois períodos específicos de tempo, para inferir seus padrões de distribuição geográfica e nichos ecológicos.

CAPÍTULO 1

Artigo a ser submetido para *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*

PALEOECOLOGIA ALIMENTAR DE *Macrauchenia patachonica* E *Xenorhinotherium bahiense* (MACRAUCHENIIDAE: LITOPTERNA: MAMMALIA) E O RECONHECIMENTO DE SEUS NICHOS ECOLÓGICOS

Karoliny de Oliveira^{a,b,*}, Thaísa de Souza Araújo^a, Alline Rotti^a, Dimila Mothé^{a,c}, Florant Rivals^d e Leonardo dos Santos Avilla^{a,b}

^aLaboratório de Mastozoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro. Avenida Pasteur, 458, sala 501, Urca. 22290-240, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. karololiveiranascimento@outlook.com, thaisa.souza@hotmail.com, dimothe@hotmail.com, leonardo.avilla@gmail.com

^bPrograma de Pós-graduação em Biodiversidade Neotropical, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro. Avenida Pasteur, 458, sala 506A, Urca. 22290-240, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

^cPrograma de Pós-graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva (PPGBBE), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências da Saúde, Prédio das Pós-graduações do Instituto de Biologia, Interbloco B/C, Cidade Universitária. 21941-902, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

^dInstitució Catalana de Recerca i Estudis Avançats (ICREA), Barcelona, Spain; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), C. Marcellí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain. florent.rivals@icrea.cat

*Autor correspondente: karololiveiranascimento@outlook.com

Palavras-chave: Último Máximo Glacial; Holoceno Médio; Modelagem de Distribuição de Espécies

Resumo

A extinção da megafauna do Quaternário foi um dos maiores eventos de extinção já ocorridos, e na América do Sul, extinguiu cerca de 80% das espécies de megamamíferos. Dentre as espécies sul-americanas extintas estão *Macrauchenia patachonica*, registrada no sul do Brasil e em outros países da América do Sul, e *Xenorhinotherium bahiense*, registrado na Região Intertropical Brasileira e Venezuela. Estudos que abordem as causas da sua extinção e seus padrões de distribuição geográfica são raros ou pouco abrangentes. Assim, este estudo procurou reconhecer o hábito alimentar desses litopternos através da análise do Microdesgaste do esmalte dentário (MDED) e do Índice de Complexidade do Esmalte (OEI). Em conjunto, esses métodos indicaram que essas duas espécies possuíam o mesmo hábito alimentar, pastadores, com injeção principalmente de gramíneas. Já a Modelagem de Distribuição de Espécies (MDE) resultou em diferenças de adequabilidade ambiental para ambas. *Macrauchenia* apresentou maior adequabilidade e probabilidade de ocorrência em ecossistemas Sub-tropicais/Temperados, onde as temperaturas eram mais baixas e a aridez era maior, enquanto *Xenorhinotherium* mostrou maior a ambientes Tropicais com temperaturas mais altas e maior umidade. Assim, apesar da sobreposição de suas dietas, os taxon-irmãos *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense* não teriam se sobreposto geograficamente pois seus requisitos ambientais seriam distintos, o que refletia em nichos ecológicos também distintos.

Palavras-chave: Ultimo Máximo Glacial; Holoceno Médio; Modelagem de Distribuição de Espécies

1. Introdução

Entre os mamíferos nativos extintos do Quaternário da América do Sul, os macrauqueniídeos destacam-se por suas características únicas, exclusivas e peculiares (Owen, 1846). Em 1834, Charles Darwin coletou em Puerto San Julián, sul da Patagônia Argentina, os primeiros restos fósseis de *Macrauchenia patachonica*, descritos posteriormente por Owen (1838; Paula-Couto, 1979). Ambos ficaram igualmente impressionados com a morfologia desse animal bizarro, caracterizado por um crânio alongado e focinho afilado, com abertura nasal retraída e posicionada entre as órbitas (Paula-Couto, 1979). Tal morfologia craniana foi associada à presença de uma probóscide, mas esta hipótese ainda não foi testada por nenhum estudo científico, diversas funções já foram atribuídas caso esses macrauqueniídeos apresentassem este apêndice muscular — a mais comum, como sendo útil para enfrentar poeira e tempestades de areia que deveriam ocorrer nos ambientes áridos em que viviam (Omena, 2015).

Tradicionalmente, *Macrauchenia patachonica* é registrada para o Paraguai, Peru, Chile, Brasil, Bolívia, Argentina, Uruguai e Chile (Ochsenius, 1979; Scherer et al. 2009). Até o final da década de 1980, esta era a única espécie reconhecida para o Brasil, sendo registrada nos estados de Minas Gerais, Pernambuco, Bahia, Ceará, Paraíba e Rio Grande do Sul. Porém, com base em fósseis coletados em cavernas na Bahia, Cartelle e Lessa (1988) descreveram *Xenorhinotherium bahiense*, um novo gênero e espécie de Macraucheniidae, e sugeriram que todos os registros de macrauqueniídeos da região Nordeste do Brasil fossem atribuídos à este novo táxon. Posteriormente, Lessa (1992) reconheceu que apesar de *M. patachonica* e *X. bahiense* apresentarem dimensões similares, o segundo era válido por apresentar características cranianas exclusivas e diagnósticas como formato do pré-maxilar, mais acentuada para *X. bahiense* e mais reta para *M. patachonica* (Lobo et al. 2017). Desta forma, a distribuição geográfica de *Macrauchenia patachonica* incluiria o sul do Brasil, Peru, Chile, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai e, *Xenorhinotherium bahiense* seria

registrado no nordeste, sudeste e centro-oeste do Brasil, além da Venezuela (Cartelle, 1999; Salles et al. 2006; Socorro, 2006; Scherer et al. 2009; Fig. 1).

Forasiepi et al. (2016) apresentaram uma proposta filogenética dos Macraucheniidae, na qual *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense* posicionam-se como táxa-irmãos. Chama a atenção, pois embora ambos macraucheniídeos apresentem uma ampla distribuição geográfica durante o Pleistoceno, não há sobreposição de seus registros, resultando em distribuições geográficas disjuntas (Scherer et al. 2009). Sabe-se que a competição ecológica é algo extremamente esperado para ocorrer entre organismos proximamente relacionados filogeneticamente, como é o caso das espécies aqui em questão, e que compartilham o espaço de vida – normalmente, o resultado é a extinção de um desses táxons (Begon et al. 2007). Ainda, organismos na situação descrita acima procuram evitar a competição divergindo, principalmente, em aspectos ecológicos. Dessa forma, a hipótese principal deste estudo é que a distribuição disjunta das espécies-irmãs *M. patachonica* e *X. bahiense* seria uma forma de evitar a competição (e a extinção de uma das espécies), conduzindo essas espécies à dietas e ambientes de vida distintos.

Assim, este trabalho pretende caracterizar a dieta de *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense* através da Análise do Microdesgaste Dentário (MDED) e do Índice de Complexidade do Esmalte Oclusal (OEI) e estimar as distribuições potenciais dos mesmos durante o Último Máximo Glacial e o Holoceno Médio através da Modelagem de Distribuição de Espécies (MDE). A partir disso, espera-se entender a paleobiologia dessas espécies e talvez entender também sua extinção.

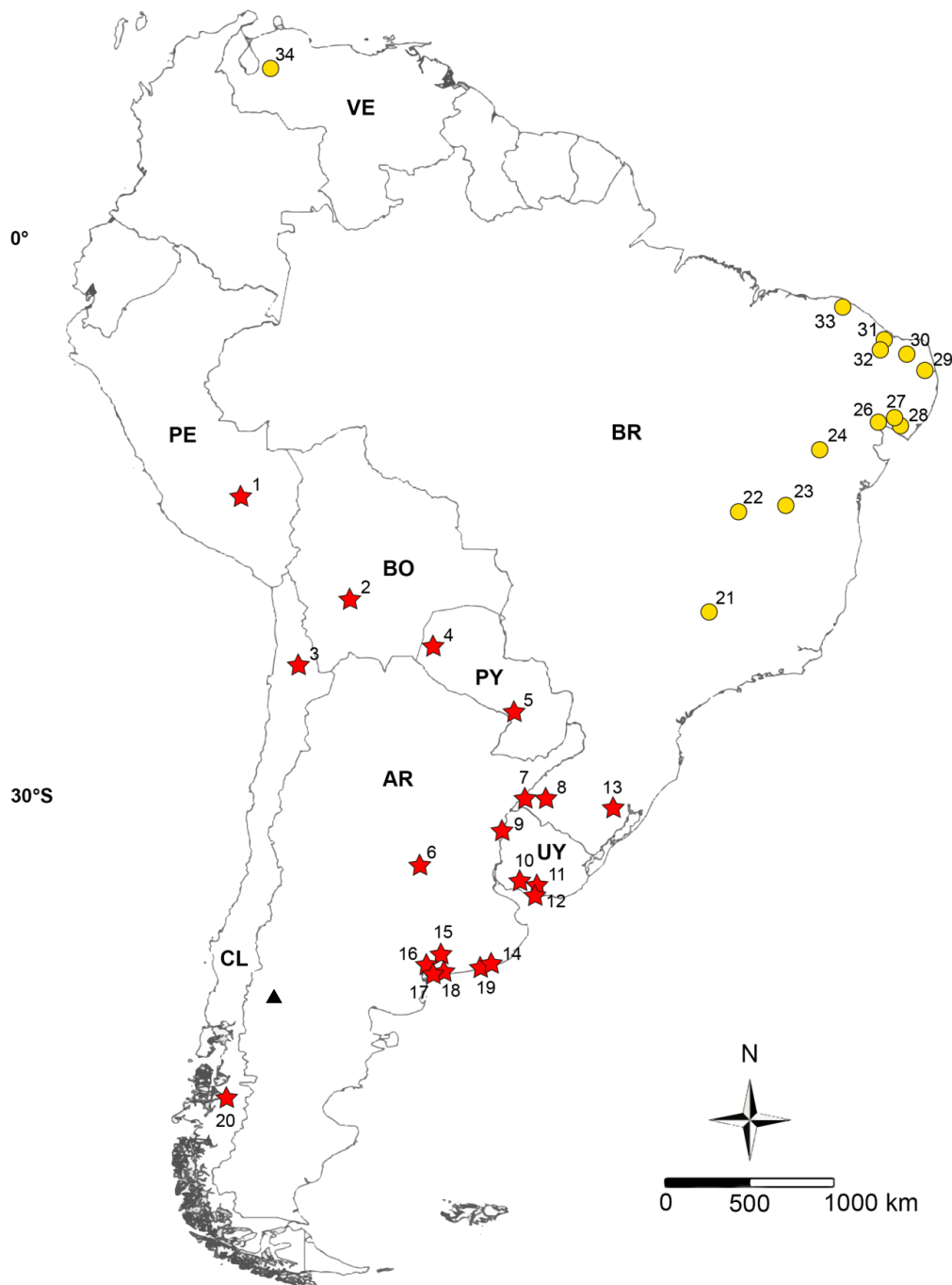


Figura 1: Distribuição geográfica de *Macrauchenia patachonica* (estrelas vermelhas) e *Xenorhinotherium bahiense* (círculos amarelos) na América do Sul, baseado em Cartelle, 1999; Salles et al. 2006; Socorro, 2006; Scherer et al. 2009; Villavivencio et al. 2016. Lista completa das localidades Tab. 4, em anexo.

2. Materiais e Métodos

2.1. Análise do Microdesgaste do Esmalte Dentário (MDED)

A análise do microdesgaste envolve o reconhecimento e a quantificação dos padrões de cicatrizes deixados por tipos específicos de alimentos no esmalte dentário (região oclusal/superfície de mastigação) e, a partir destes, é possível inferir hábitos específicos de dieta dos indivíduos, como consumo de frutos, cascas de árvores, folhas, galhos e gramíneas (Grine, 1986; Teaford, 1991; Solounias e Semprebon, 2002; Merceron et al. 2004, 2005; Semprebon et al. 2016; Scott et al. 2005, 2006; Rivals et al. 2012; Ungar et al. 2008; Koenemann et al. 2009; Henton et al. 2014; Ramdarshan et al. 2016; DeSantis, 2016, 2017; Semprebon et al. 2017; Hofman-Kamińska et al. 2018; Rotti et al. 2018).

Solounias e Semprebon (2002) realizaram análises de microdesgaste dentário em mamíferos herbívoros extintos e atuais, utilizando a técnica de *low-magnification*, na qual a contagem direta das cicatrizes em moldes de silicone é feita utilizando o estereomicroscópio, com uma aproximação de 35 vezes. O estudo de Solounias e Semprebon (2002) reuniu um grande banco de dados sobre o microdesgaste dentário de mamíferos, principalmente herbívoros, utilizado para comparações e interpretações da dieta de animais viventes e extintos. Essa metodologia é frequentemente empregada na reconstrução da dieta por ser de fácil acesso, de baixo custo, não destrutiva e permite a reanálise dos moldes. Tais vantagens já permitiram aplicar o estudo de microdesgaste em variados grupos de mamíferos (Solounias e Semprebon, 2002; Semprebon et al. 2004a; Merceron et al. 2005; Green et al. 2005; Scott et al. 2005; Rivals e Solounias, 2007; Semprebon e Rivals, 2007, 2010; Rivals e Semprebon, 2006, 2011; Semprebon et al. 2011; Asevedo et al. 2012a; Rivals et al. 2010, 2012; Rotti et al. 2018).

Os padrões de cicatrizes encontrados no esmalte são referentes às informações de dieta relacionadas aos últimos dias ou semana de vida do animal, permitindo notar as estratégias

alimentares de acordo com variações diárias, sazonais ou regionais (Grine, 1986; Rivals et al. 2012). Ainda, com base em Solounias e Semprebon (2002), os padrões de cicatrizes a serem reconhecidos e contabilizados incluem: arranhões, arranhões cruzados, perfurações e *gouges* – que foram variáveis introduzidas para fornecer subdivisões dentro das categorias de dietas. As perfurações são cicatrizes circulares ou subcirculares e são classificadas em pequenas e grandes. As perfurações grandes possuem aproximadamente duas vezes o diâmetro das perfurações pequenas, são mais profundas, menos refrativas e com margens menos regulares. Os arranhões finos são mais estreitos, superficiais em relação aos grosseiros e quando dois arranhões se cruzam, são classificados como arranhões cruzados, que também podem ter uma textura fina ou grosseira (Solounias e Semprebon, 2002; Asevedo et al. 2012a).

A partir desses padrões destacados anteriormente, reconhecem-se três amplas categorias para os hábitos alimentares de mamíferos herbívoros: pastadores, ramoneadores e alimentadores mistos (Hofmann, 1989; Solounias e Semprebon, 2002). Os ramoneadores incluem na sua dieta tanto as partes lenhosas quanto as não-lenhosas de dicotiledôneas; já os pastadores ingerem exclusivamente ou predominantemente monocotiledôneas rasteiras; e os alimentadores mistos consomem elementos tanto da dieta pastadora quanto da ramoneadora (Ramdarshan et al. 2016). Em animais pastadores o movimento de moagem dos dentes contra os fitólitos presentes nas gramíneas, em nível microscópico, provoca maior número de arranhões, orientados em sua maioria em uma única direção. Por sua vez, os ramoneadores possuem uma maior quantidade de perfurações, posto que a sua dieta inclui uma maior quantidade de folhas, frutos e sementes, que produzem em nível microscópico um maior percentual de perfurações (*pits*), enquanto valores intermediários de arranhões e perfurações seriam referências a animais com dieta mista (Solounias e Semprebon, 2002; Rivals e Semprebon, 2011). Além das contagens de cada tipo de cicatriz, utiliza-se a porcentagem de arranhões para reconhecer a categoria alimentar de indivíduos que possuem valores entre 0 – 17, onde: $\geq 75\%$ hábito

ramoneador, < 20% hábito pastador e entre 20% - 75% hábito misto (Semprebon et al. 2015; Rivals e Semprebon, 2011).

A latitude e altitude determinam a distribuição da vegetação ao redor do mundo. As plantas C4 evoluíram das plantas C3, como uma adaptação aos baixos níveis de CO₂, condições de estresse hídrico, altas taxas de insolação e altas temperaturas (Domingo et al. 2012). Portanto, plantas C4 são frequentemente encontradas em climas quentes e áridos e são mais abundantes em baixas latitudes e altitudes, embora algumas exceções tenham sido observadas com a presença de vegetação C4 em altas altitudes e plantas C3 em climas mediterrâneos (Domingo et al. 2012). Corroborando com essa distribuição, alguns estudos de dietas de mamíferos extintos da América do Sul mostram a existência de um gradiente latitudinal de gramíneas reconhecido nos estudos sobre reconstituição alimentar de equídeos e gonfotérios pleistocênicos, onde as gramíneas C4 seriam consumidas em latitudes mais baixas e as C3 consumidas em latitudes mais altas (MacFadden et al. 1999; Sánchez et al. 2004).

Para essa análise foram utilizados os segundos molares superiores (M2), em um nível de desgaste intermediário, com intuito de padronizar a metodologia e descartar indivíduos muito jovens ou idosos, já que eles não preservam todas as cicatrizes. Após a identificação dos dentes, iniciaram-se os procedimentos de limpeza, moldagem e confecção de réplicas (Solounias e Semprebon, 2002). Foram estudados 13 molares superiores de *M. patachonica* e 8 de *X. bahiense*, e estes encontram-se depositados em coleções do Museo de La Plata (MLP) e Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), ambos na Argentina; no Museu Nacional (MN) e Companhia de Pesquisa e Recursos Minerais, CPRM (MCT), ambos no Rio de Janeiro; e, Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCL), em Belo Horizonte, Brasil.

Inicialmente foi realizada a limpeza da superfície dos dentes com álcool hidratado (90%) e acetona, utilizando algodão e cotonete para as partes menores. Após a secagem da superfície do dente, foi aplicado o silicone odontológico de adição (polivinilsiloxano) Elite HD® sobre toda superfície oclusal do dente e retirado quando completamente seco. Esse primeiro molde foi utilizado como fase

final da limpeza, sendo posteriormente descartado, e na segunda aplicação, quando não observou-se nenhuma impureza, o molde foi utilizado para a confecção das réplicas. A etapa seguinte consistiu na confecção de uma parede com massa de modelar envolvendo o molde, sendo em seguida preenchida com resina epóxi líquida, necessitando até um dia para estar completamente seca. As contagens e identificações dos padrões de microdesgaste foram realizadas na superfície oclusal do esmalte do paracone de 0,16mm² com o auxílio de um estereomicroscópio de 35 vezes de magnitude. Foram realizadas três contagens em cada dente e a média utilizada como resultado final (Fig. 2).

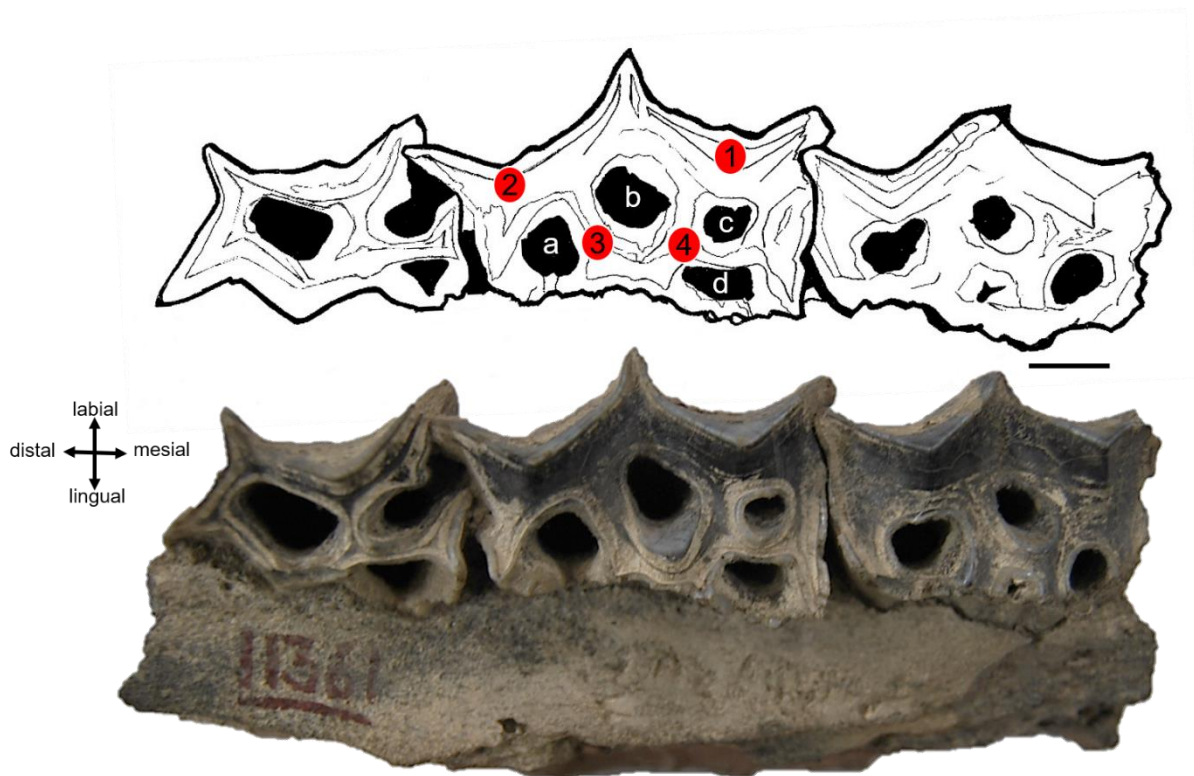


Figura 2: Vista oclusal dos molares superiores (M3-M2-M1) de *Macrauchenia patachonica* (MACN 11361), com destaque para as estruturas anatômicas presentes na face oclusal dos M2, onde: **1** – paracone, **2** – metacone, **3** – hipocone, **4** – protocone e **a** – fosseta disto-lingual, **b** – fosseta mediana, **c** – fosseta mesio – vestibular, **d** – fosseta mesio-lingual. Baseado em Lobo, 2015. Escala: 1cm.

2.2. Índice de Complexidade do Esmalte Oclusal (OEI)

O Índice de Complexidade Oclusal do Esmalte (OEI = *Occlusal Enamel Index*), desenvolvido por Famoso et al. (2013), é um método numérico que quantifica a complexidade do esmalte oclusal em mamíferos herbívoros, principalmente. A utilização deste método tem tido sucesso no reconhecimento das adaptações alimentares em mamíferos herbívoros extintos e seus aspectos paleoecológicos (Famoso e Davis, 2014; 2016; Famoso et al. 2015). Nesses, Famoso e Davis (2014; 2016) comparam a complexidade do esmalte dentário entre as diferentes linhagens de Equidae e, Famoso et al. (2015) verificou se a complexidade do esmalte e a hipsodontia seriam evolutivamente correlacionadas nos Perissodactyla e Artiodactyla. O grau de complexidade do esmalte sob a superfície de mastigação do dente é representado aqui como comprimento do esmalte oclusal (OEL = *Occlusal Enamel Length*). Ainda, segundo Famoso et al. (2013), as medidas de OEL parecem ter sido controladas pelo tamanho do corpo em conjunto com a estratégia alimentar: os pastadores têm uma área dentária maior e portanto, um tamanho corporal inferido maior. Assim, as análises teriam que incluir o OEL e a área total da superfície oclusal para se quantificar adequadamente a complexidade do esmalte oclusal, utilizando o índice: $OEI = OEL / \sqrt{\text{área oclusal total}}$; removendo os efeitos isométricos do tamanho do corpo e, dividindo pela raiz quadrada da área oclusal total, resultando em uma unidade adimensional.

Dessa forma, documentaram-se a partir de fotografias as superfícies oclusais de um total de 58 molares superiores de macrauchenídeos *in loci* e isolados, previamente identificados, sendo 28 espécimes de *Macrauchenia patachonica* e 30 espécimes de *Xenorhinotherium bahiense* (Tab. 1, em anexo). Foram utilizados somente molares, por serem os dentes mais preservados e abundantes dentre a amostragem disponível de espécimes. As fotografias foram obtidas utilizando uma Nikon D60 e foram mesurados o OEL e a área total oclusal do molar, utilizando o programa gratuito de edição de imagens *ImageJ 1.5* (disponível em <https://imagej.nih.gov/ij/>). Os espécimes foram selecionados a partir de visitas às coleções do Museo de La Plata (MLP), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN),

Companhia de Pesquisa e Recursos Minerais, CPRM – RJ e Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCL).

2.3. Calibragem da análise isotópica de carbono $\delta^{13}\text{C}$

A análise de isótopos estáveis em fósseis é um método que pode ajudar na compreensão da dieta de grandes mamíferos extintos, pois elas não dependem da morfologia e refletem diretamente a ecologia alimentar. Essas análises estão relacionadas com os valores de $\delta^{13}\text{C}$ em herbívoros a partir das plantas ingeridas por eles, sendo controlados principalmente pela via fotossintética, mas também podem ter influência de fatores ambientais como umidade e densidade da vegetação (MacFadden et al. 1999; Scherler et al. 2014). O registro da ingestão de $\delta^{13}\text{C}$ em mamíferos herbívoros estão nos seus tecidos (esmalte dentário, colágeno ósseo, etc.) com um desvio isotópico específico de $14,1 \pm 0,5$ ‰ para grandes mamíferos herbívoros (Cerling e Harris, 1999; MacFadden et al. 1999; Domingo et al. 2012; França et al. 2015). Esse valor de 14‰ de enriquecimento tem sido aplicado com regularidade, mas geralmente é independente do tamanho corporal, afinidades filogenéticas ou fonte de dieta primária (Passey et al. 2005). Estima-se que valores de $\delta^{13}\text{C}$ esperado para alimentadores C3 puros em diferentes habitats (copa fechada, -22‰ a -16‰; floresta -16‰ a -11‰; pastagens arborizadas a pastagens áridas, -11‰ a -8‰), alimentadores C4 (-3‰ a +5‰) e valores entre -8‰ e -3‰ representam alimentadores mistos C3 e C4 (Domingo et al. 2012). Todavia, Tejada-Lara et al. (2018) testaram se um único padrão de enriquecimento é válido para todos os mamíferos herbívoros. Esse estudo mostrou que a massa corporal é fortemente correlacionada ao enriquecimento de $\delta^{13}\text{C}$ nos mamíferos herbívoros, e essa correlação se torna mais alta quando se considera os diferentes tipos de sistema digestivo dos mamíferos, a saber: ruminantes; fermentadores cecais; e todos outros mamíferos (aqueles que não apresentam órgãos especiais para a fermentação do alimento). Foram então sugeridas equações que pudessem calibrar essa diferença de enriquecimento em relação a massa

corporal dos indivíduos, equações essas baseadas na forma de assimilação do alimento em seus sistemas digestivos: (A) $e^* = 2,4 + 0,034(BM)$ – todos os mamíferos, (B) $e^* = 2,34 + 0,05(BM)$ – ruminantes, (C) $e^* = 2,42 + 0,032(BM)$ – fermentadores cecais, onde BM é a massa corporal em quilogramas (kg) que necessita ser convertida em logaritmo antes de ser aplicada nas fórmulas. O valor obtido de e^* precisa ser invertido (e^x) para uma correta interpretação da assinatura isotópica obtida. Em um primeiro momento, utilizou-se para os macrauqueniídeos aqui estudados a equação de calibragem indicada para todos os mamíferos (A), não levando em consideração o sistema digestivo já que se trata de uma linhagem extinta e não se sabe se essas espécies teriam algum tipo de aparato que ajudasse na fermentação. Para estimativa de massa corporal foram usados trabalhos anteriores que indicam que essas espécies teriam aproximadamente uma tonelada (Fariña et al. 1998; Fariña et al. 2005; França et al. 2015).

2.4. Modelagem de Distribuição de Espécies (MDE)

A Modelagem de Distribuição de Espécies é uma importante ferramenta no reconhecimento da distribuição geográfica dos táxons e do seu nicho ecológico, muitas vezes tornando-se a única ferramenta para esses propósitos. As técnicas de modelagem que utilizam apenas dados de presença das espécies são extremamente úteis, já que são mais abundantes que os dados de ausência que, quando conhecidos, são limitados e questionáveis (Amaro e Morais, 2013), sendo utilizada com grande sucesso na compreensão da distribuição potencial das espécies extintas (Gregorini et al. 2007; Costa et al. 2012; Feng et al. 2017). Já que os modelos de distribuição de espécies extrapolam pontos conhecidos de ocorrência da espécie para áreas desconhecidas, existe a possibilidade de se empregar tais modelos para prever a distribuição geográfica dessas espécies baseadas em suas necessidades

ecológicas, indicando então áreas geográficas com condições propícias para o seu desenvolvimento (Silva Lopes et al. 2007).

Assim, esse método é importante nos estudos de organismos extintos e registrados apenas por fósseis, que caracteristicamente podem não representar todos os registros daquela determinada espécie, podendo preencher lacunas de registro causadas pela raridade e dificuldade de fossilização em certas regiões. Os vários exemplos que podem ser citados envolvendo a megafauna da América do Sul sugerem uma diminuição na área de adequação (área estimada onde as espécies teriam condições de sobreviver) para algumas espécies durante o Pleistoceno Superior (Lima-Ribeiro e Diniz-Filho, 2013; Varela e Fariña, 2016; Varela et al. 2017). Isso também será testado para os macrauqueniídeos aqui estudados.

A MDE baseia-se no conceito de nicho ecológico e se sustenta em três princípios: dados de ocorrências da espécie, variáveis bioclimáticas e os modelos analíticos, que relacionam as ocorrências aos preditores bioclimáticos (Lima-Ribeiro e Diniz-Filho, 2013). As camadas de variáveis bioclimáticas são obtidas na plataforma *Worldclim Project* versão 1.4 (Hijmans, 2012), onde são fornecidas 19 variáveis em diversos modelos de circulação, conhecidos como *Global Climate Models* (GCM's). A MDE resulta em um mapa de adequabilidade, que apresenta locais que são mais ou menos apropriados à sobrevivência da espécie, baseando-se em seus requisitos ambientais, e indicam quais regiões possuem condições ambientais semelhantes das encontradas nos locais onde a espécie foi registrada (Coelho et al. 2016; Varela et al. 2017). Os mapas são gerados a partir do algoritmo de máxima entropia MaxEnt v.3.3.3k (Phillips et al. 2006), que destaca-se de outros programas similares por apresentar resultados confiáveis somente com poucos pontos de ocorrência, a inclusão apenas dados de presença e uma estimativa de pseudo-ausência (pontos de fundo) da espécie (Anderson et al. 2003).

No estudo aqui conduzido foram utilizados 10.000 pontos de fundo e selecionados aleatoriamente 25% dos pontos do conjunto de dados de presença originais, a fim de testar as

previsões e avaliar o desempenho dos modelos. Além dessas, também, foram utilizadas cinco réplicas para gerar o modelo final. O formato de saída do modelo foi logístico, cada pixel do mapa possui valores que variam numa escala de 0 a 1, sendo entendido como probabilidade de presença de condições ambientais adequadas para a sobrevivência da espécie. O limiar de valores utilizado foi *Maximum training sensitivity plus specificity* e métodos estatísticos ROC – AUC para avaliar o desempenho do Maxent e para a validação dos modelos, foi utilizado a validação cruzada.

As distribuições geográficas de *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense* foram revisadas e utilizadas para construir a MDE, com base em estudos anteriores (ver referências na Tabela 6) e no banco de dados *Paleobiology Database* (<https://paleobiodb.org/>). Foram utilizadas as variáveis ambientais para os períodos Último Máximo Glacial (LGM; cerca de 22 maa), utilizado como modelo e, Holoceno Médio (HM; 6 mil anos atrás), utilizado como a projeção, assim foi possível analisar as mudanças na distribuição potencial dessas espécies durante a transição Pleistoceno/Holoceno, período de grandes mudanças climáticas e momento da extinção dos mamíferos da megafauna. Por isso, as ocorrências foram georreferenciadas e padronizadas pelo Datum WGS 84 e as datações absolutas são todas atribuídas ao Último Máximo Glacial, entre 25 e 15ma (Ray e Adams, 2001). A resolução espacial das variáveis é 2,5 minutos de arco e o GCM utilizado nesse estudo foi o MIROC-ESM (Watanabe, 2011). Ainda, foi utilizada a correlação de Pearson para verificar a multicolinearidade entre os dados climáticos e escolher aqueles com menor correlação entre si, já que as variáveis são oriundas apenas de temperatura e precipitação, gerando alto grau de correlação entre as camadas bioclimáticas (Guisan e Thuiller, 2005; Giannini et al. 2012). As variáveis ambientais selecionadas para esse estudo, e para ambas as espécies, foram: isothermalidade (bio3), temperatura média do trimestre mais quente (bio10), precipitação anual (bio12) e precipitação do trimestre mais quente (bio18).

Os modelos foram confirmados por validação cruzada, utilizando um conjunto de dados independente com datações absolutas diferentes daquelas do conjunto de dados principal. A área sob

a curva (AUC), característica da operação do receptor (conhecida como ROC), foi usada para obter uma discriminação entre as localidades das espécies e sua distribuição geográfica potencial (Fielding e Bell, 1997; Phillips et al. 2006). A curva ROC é apresentada em números, que relaciona a sensibilidade do modelo e a especificidade do intervalo esperado (van Der Mescht et al. 2016). Este valor é apresentado em números, conhecido como valor AUC, que varia de 0 a 1. Um AUC <0,5 indica que o modelo é aleatório e não confiável, AUC entre 0,5 e 0,7 é considerado aceitável e AUC > 0,7 excelente (Lobo et al. 2008).

3. Resultados e Discussões

3.1. Reconstrução da dieta de *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense*

A análise do microdesgaste dentário dos macrauchenídeos *M. Patachonica* e *X. Bahiense* identificou as seguintes cicatrizes: arranhões finos (Af), arranhões grossos (Ag), arranhões cruzados (Ac), perfurações pequenas (Pp), perfurações grandes (Pg) e “gouges” (G). Os valores absolutos das contagens sem encontram nas Tabelas 4;5 em anexo (Fig. 3).

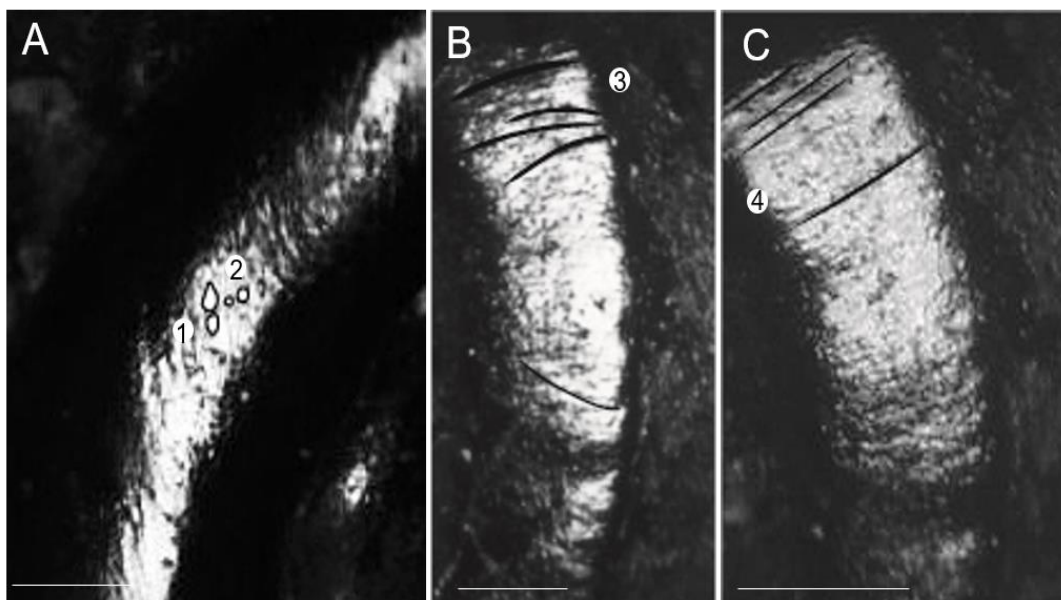


Figura 3: Representação das cicatrizes encontradas na análise do microdesgaste, onde: 1 – perfurações grandes, 2 – perfurações pequenas, 3 – arranhões grossos, 4 – arranhões finos. Escala: 1mm.

Os espécimes de *M. Patachonica* mostraram valores para arranhões com a amplitude de $23,7 \pm 5,1$ e para perfurações de $16,3 \pm 9,7$, na qual os valores de arranhões se mostraram mais homogêneos que os de perfurações (Fig. 4, Tab. 1).

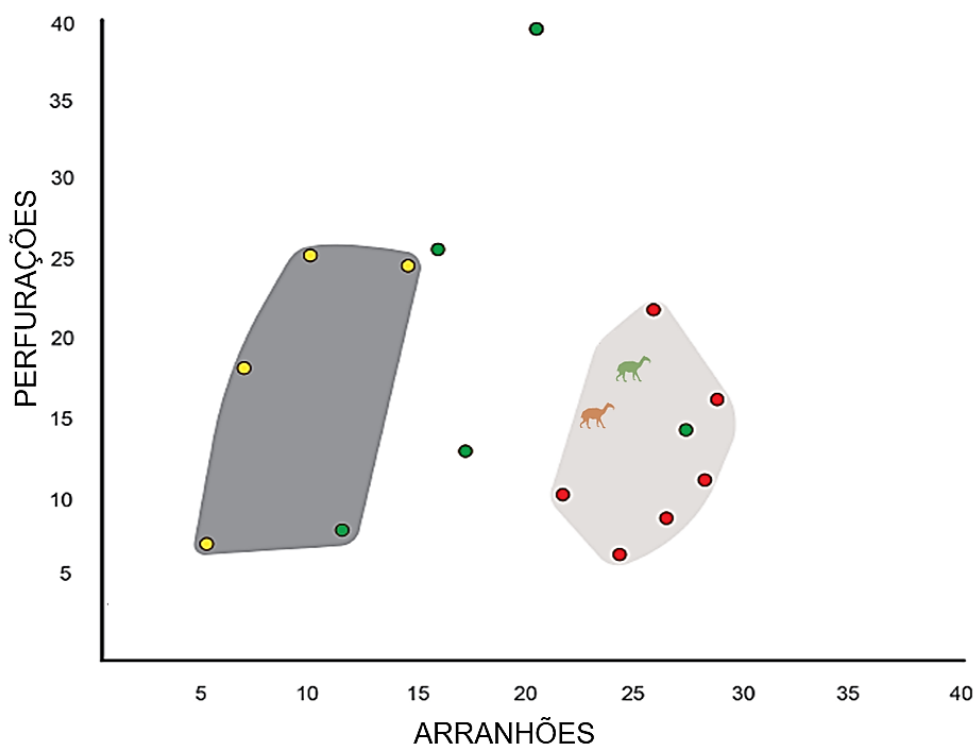


Figura 4: Valores médios de arranhões e perfurações para *M. Patachonica* (🐎) e *X. Bahiense* (🐎). Baseado em Solounias e Semprebon (2002): círculos amarelos, ramoneadores; círculos verdes, alimentadores mistos; e, círculos vermelhos, pastadores.

Comparações com o estudo de Solounias e Semprebon (2002) para mamíferos herbívoros atuais e extintos permitem posicionar *M. Patachonica* no morfoespaço de pastadores tradicionais, principalmente, devido ao alto número de arranhões. Estes dados e os resultados de contagens individuais de arranhões (Fig. 5) sugerem que *M. Patachonica* era um pastador, com uma dieta composta principalmente por gramíneas. No entanto, a presença de um alto número de perfurações

pode indicar também a ingestão significativa de partículas de “sujeira” que se aderem aos alimentos, já que herbívoros pastadores possuem uma dieta próxima ao solo (Jardine et al. 2012).

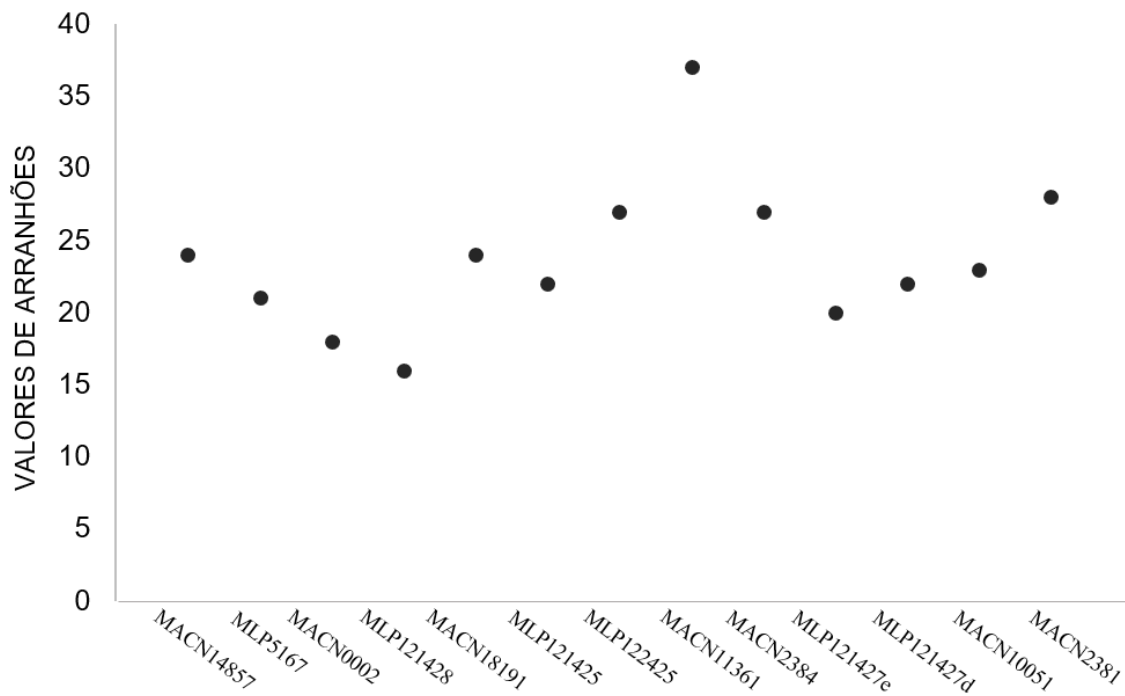


Figura 5: Número total de arranhões para os espécimes de *Macrauchenia patachonica* incluídos neste estudo, contendo todos os tipos de arranhões (finos, grossos e cruzados).

Os espécimes de *X. Bahiense* mostraram valores para arranhões com variação de $26 \pm 5,9$ e para perfurações de $19,7 \pm 6,1$, apresentando valores homogêneos tanto para arranhões quanto para perfurações (Fig. 4, Tab. 2). Confrontando-se os resultados de *X. Bahiense* com os de Solounias e Semprebon (2002), este posiciona-se também no morfoespaço dos pastadores tradicionais, e associados aos resultados de arranhões, sugere-se que *X. Bahiense*, como *M. Patachonica*, também seria um pastador com dieta composta preferencialmente por gramíneas (Fig. 6). Além disso, a presença de um alto número de perfurações também indicaria a ingestão significativa de partículas abrasivas, ou “sujeira” aderidas ao alimento.

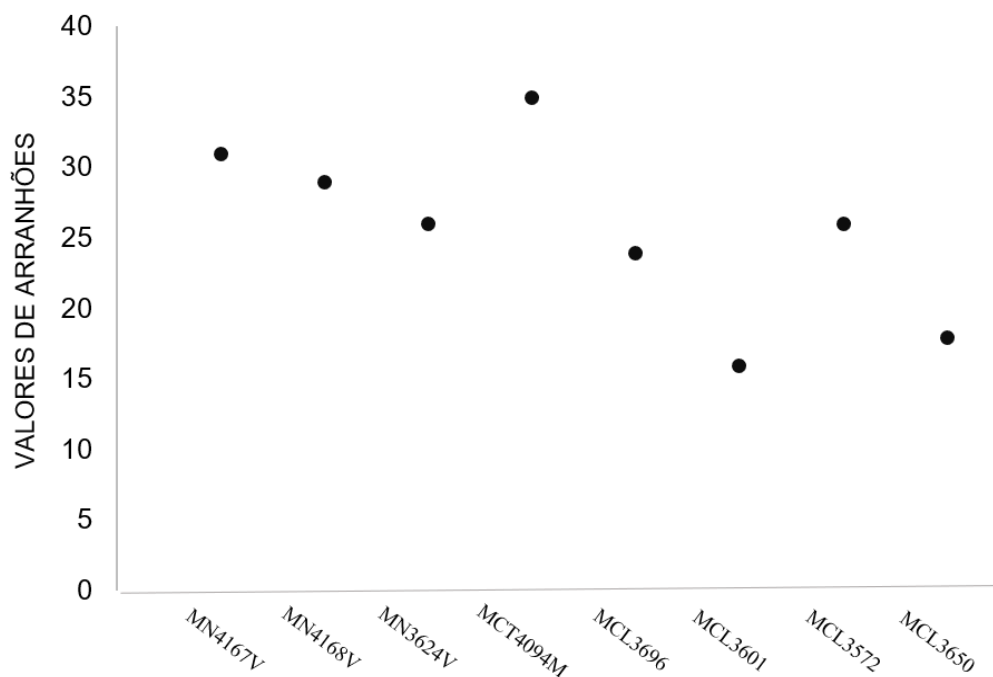


Figura 6: Número total de arranhões para *Xenorhinotherium bahiense*, incluindo todos os tipos de arranhões (finos, grossos e cruzados).

O cálculo da porcentagem de indivíduos com valores baixos de arranhões (0-17) tem o intuito de demonstrar que essa amplitude no número de arranhões não se sobrepõe em pastadores e ramoneadores tradicionais, sendo possível diferenciar bem suas categorias. É provável também que quanto maior o consumo de gramíneas abrasivas, menor a porcentagem de arranhões com valores 0-17 (Semprebon et al. 2015). Assim, o cálculo da porcentagem de indivíduos de *M. Patachonica* com valores baixos de arranhões (0-17) é de 7,6%, e indivíduos de *X. Bahiense* com valores de arranhões de 0-17 é de 12,5%, padrão para pastadores tradicionais com alta ingestão de gramíneas (Semprebon et al. 2015; Rivals e Semprebon, 2011; Fig. 7).

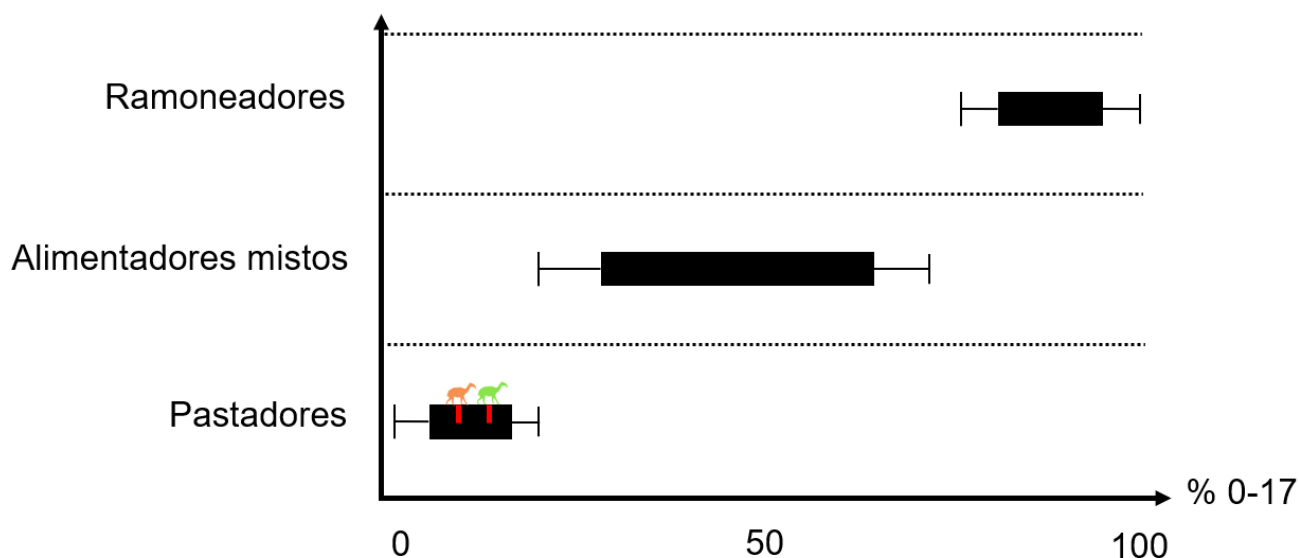


Figura 7: Porcentagem de indivíduos com valores de arranhões (0-17) para os espécimes de *M. Patachonica* (🐎) e *X. Bahiense* (🐇). Gráfico baseado em Semprebon et al. 2015 onde as caixas pretas representam resultados para ungulados existentes de dieta conhecida.

Famoso et al. (2013;2015) notaram diferenças nos valores de OEI observados entre artiodáctilos e perissodáctilos, que podem estar relacionadas à diferentes estratégias digestivas entre os grupos (ruminantes *versus* fermentadores cecais). Os valores mais baixos de OEI representam aqueles que apresentam menor processamento oral, no caso os artiodáctilos, possivelmente relacionados ao auxílio na digestão de um aparato ruminante. Por outro lado, os perissodáctilos, realizam um maior processamento oral, e isso está refletido nos valores mais altos do OEI. As análises de OEI resultaram em valores médios de 5,30 – 5,40 e mediana de 5,51 – 5,39 (valores completos em anexo, Tab. 3) para *M. Patachonica* e *X. Bahiense*, respectivamente, indicando que essas duas espécies teriam a complexidade de seus molares bastante semelhantes, podendo consumir alimentos igualmente abrasivos. Quando comparados aos resultados de Famoso et al. (2015) para artiodáctilos e perissodáctilos (Fig. 8), *M. Patachonica* e *X. Bahiense* tem valores de OEI mais próximos aqueles dos artiodáctilos, apesar de ainda possuírem valores brutos menores. Westbury et al. (2017) reconheceram que os macrauqueniídeos seriam grupo-irmão dos perissodáctilos e, assim, esperava-

se então, que seus OEI fossem semelhantes, o que não foi recuperado nos resultados deste estudo. Assim, por possuírem valores comparativamente mais baixos de OEI e terem hábito pastador (ingestão de alimentos abrasivos e difíceis de digerir), *M. Patachonica* e *X. Bahiense* poderiam ter algum aparato que os ajudasse na digestão de seus alimentos, semelhante aos ruminantes artiodáctilos.

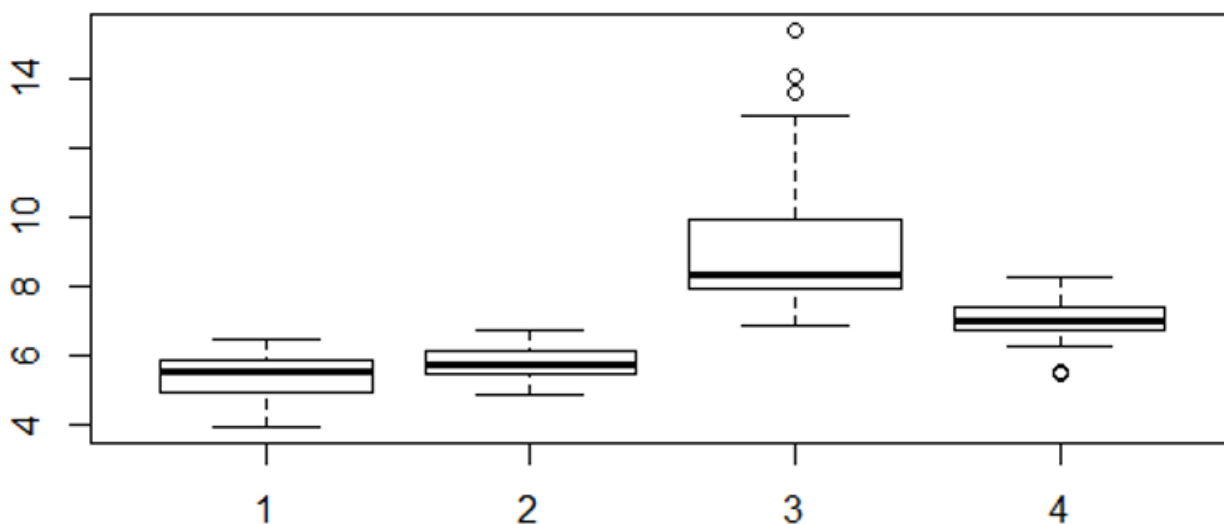


Figura 8: A amplitude dos valores de OEI para 1 – *Macrauchenia patachonica* e 2 – *Xenorhinotherium bahiense*, neste estudo. Valores de OEI para 3 – Perissodáctilos e 4 – Artiodáctilos, retirado de Famoso et al. (2015).

Estudos prévios sobre a dieta de *M. Patachonica* e *X. Bahiense* são baseados em análises isotópicas e apresentam resultados com valores que sugerem uma dieta mista baseada em plantas C3/C4 com preferência para C3. Trabalhos para região sul do Brasil e região Pampeana indicam que *M. Patachonica* teria uma dieta mista, baseada em plantas C3 e C4 em ambientes abertos, apesar da diferença de valores de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados tem uma média de $-12,16\text{‰}$ (Domingo et al. 2012; França et al. 2015; Bocherens et al. 2016). Omena (2015) encontrou para *X. Bahiense* valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais altos ($\pm -12,31\text{‰}$) e indica que esses teriam um consumo exclusivo de plantas C3. Quando calibrados, utilizando a equação para mamíferos que não apresentam adaptações para fermentação alimentar, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ apresentam uma média para *M. Patachonica* de $-10,35\text{‰}$ e para *X. Bahiense* de -

10,51‰, tais resultados, segundo Domingo et al. (2012), indicam consumo de plantas C3 de pastagens arborizadas a pastagens áridas. Todavia, possivelmente os macrauqueniídeos aqui estudados deveriam apresentar algum aparato para auxiliar na fermentação, e esse deveria ser algo similar ao que os ruminantes possuem, como foi argumentado anteriormente na inferência baseada nos resultados do OEI. Assim, quando calibrados os resultados de isótopos para a equação dos ruminantes, os novos valores de enriquecimento para *M. Patachonica* e *X. Bahiense*, respectivamente, são de -10,22‰ e -10,37‰, valores que também indicam o consumo de plantas C3, que também incluem gramíneas, segundo Domingo et al. (2012).

Assim, com o reconhecimento da dieta *M. Patachonica* e *X. Bahiense* através da MDED, OEI e a calibragem dos resultados isotópicos da literatura, sugere-se que estes possuíam hábito pastador com maior frequência ao consumo de gramíneas. Apesar do estudo morfofuncional de Varela e Fariña (2015) e MacFadden e Shockey (1997) sugerirem que *M. Patachonica* seria um ramoneador de áreas abertas, muito provavelmente tendo reconhecido um aspecto amplo do nicho ecológico esperado para esta espécie, estes resultados corroboram grande parte dos estudos anteriores que reconhecem uma dieta pastadora para *M. Patachonica*. Diversos estudos paleoambientais mostram que *M. Patachonica* e *X. Bahiense* ocorreriam apenas em áreas abertas com pastagens (Ray e Adams, 2001; Vivo e Carmignotto, 2004; Waimer et al. 2005; Arruda et al. 2017), porém isso de fato nunca foi testado. Além desses, as análises de Bocherens et al., (2016; 2017) para espécimes da região Pampeana exibem valores altos de $\delta^{13}C$, uma amplitude que vai de -21,6‰ a -17‰, porém entre os herbívoros, *M. Patachonica* mostrou os valores mais elevados (-17‰ e -17,1‰). Em sua interpretação, esses valores indicam o consumo de plantas C3 e até mesmo algumas plantas C4, claramente de ambientes abertos.

Além da proximidade filogenética (Forasiepi et al. 2016), essas duas espécies possuíam dietas extremamente similares. Dessa forma, para não haver competição ecológica, esperava-se que estas divergissem em algum outro aspecto de seus nichos ecológicos.

3.2. Distribuição potencial e Modelagem de Distribuição de Espécies

Para esta análise, foram revisadas e reunidas informações com os registros de 21 localidades para *Macrauchenia patachonica* e 13 localidades para *Xenorhinotherium bahiense* na América do Sul (Tab. 4 em anexo).

De acordo com a revisão da distribuição geográfica dos macrauqueniídeos aqui estudados, *Macrauchenia patachonica* teria ocorrido no Uruguai, Argentina, Bolívia, Chile, Peru, Paraguai e Sul do Brasil (Hoffstetter, 1978; Frailey e Campbell, 1980; Tonni et al. 1985; Aramayo, 1985; Alberdi et al. 1989; Marshall e Sempere, 1991; Deschamps e Tonni, 1992; Ubilla, 2004; Aramayo et al. 2005; Ferrero et al. 2007; Kerber e Oliveira, 2008; Scherer et al. 2009; Tonni et al. 2009; Cartajena et al. 2010; Tomassini et al. 2010; Alvargenga et al. 2010; Corona et al. 2012; Prado et al. 2013; Luna e Cruz, 2014; Villavivencio et al. 2016), enquanto *Xenorhinotherium bahiense* ocorreu no Nordeste e Sudeste do Brasil e Venezuela (Porpino et al. 2004; Kinoshita et al. 2005; Melo et al. 2005; Socorro, 2006; Ximenes, 2007; Silva, 2008; Dias-Neto et al. 2008; Santos Junior et al., 2008; Barbosa, 2013; Araújo-Junior, 2015; Lobo et al. 2017; Lobo et al. 2015; Lima e Silva, 2016).

Os resultados de modelagem mostraram adequabilidades distintas para *M. patachonica* e *X. bahiense* em ambos períodos de tempo utilizados para análise. O AUC médio de teste para as execuções replicadas para *Macrauchenia patachonica* durante o LGM é 0,804, e durante o HM é de 0,826. Para *Xenorhinotherium bahiense* durante o LGM, o AUC médio é de 0,862 e, para o HM, é de 0,882. Tais valores indicaram que os modelos são bons preditores de áreas adequadas a sobrevivências das espécies (Jueterbock et al. 2013).

3.2.1. Ultimo Maximo Glacial (LGM)

O LGM foi o momento em que, durante o Quaternário, a maior calota de gelo estava presente na Terra, e a Amazônia e a Mata Atlântica podem ter sido drasticamente reduzidas, originando grandes áreas desérticas e semi-desérticas na América do Sul (Ray e Adams, 2001). Também, a América do Sul teria tido condições climáticas/ambientais mais frias e secas do que hoje; com maior aridez, a diminuição da temperatura durante o LGM poderia ter sido de 6 a 7°C ou mais, enquanto em outras áreas essa diminuição poderia ter sido de 3°C e o gradiente de temperatura teria sido mais acentuado que atualmente (Van der Hammen, 1974).

Durante o LGM, os resultados para *M. patachonica* mostraram que grande parte de suas populações teria melhor adequabilidade para áreas localizadas principalmente na região sul do Brasil e Patagônia, porém áreas andinas do Chile, Bolívia, Peru e Equador também seriam adequadas a sua ocorrência (Fig. 9a). Behling (2002) indica que o clima na região Sul do Brasil era marcadamente mais seco e cerca de 5 - 7°C mais frio. Brady et al. (2013) indicam que além da região Pampeana, a Patagônia também teria condições mais frias com grande amplitude térmica que sazonalmente poderia variar de -10 a 20°C, além de um período seco bem marcado onde a precipitação poderia chegar a 0mm. Hulton et al. (1994) conclui que a temperatura média anual na Patagônia durante o LGM teria sido cerca de 3°C mais fria do que o presente. Heine (2000) também indica maior aridez com acentuada redução da precipitação para as regiões andinas adequadas durante o LGM, e temperatura média anual de cerca de 5,6°C menor que atualmente. Stevaux (2000) reconhece para a região centro-sul do Brasil e nordeste da Argentina um “Primeiro episódio seco” que estaria relacionado também ao LGM. Ray e Adams (2001) indicam que essas áreas seriam compostas principalmente por desertos e semi-desertos temperados, compostos principalmente por vegetações rasteiras com fisionomia de pastagens em topografias planas e levemente onduladas (Ray e Adams, 2001; Roche et al. 2007; Arruda et al. 2017). Behling (2002) a partir de registros de pólen da região

Sul do Brasil também indica que as pastagens dominaram a paisagem, e se estenderiam por 750km de Sul a Sudeste do Brasil. Regiões da Bolívia também seriam dominadas por pastagens com apenas alguns taxa de plantas lenhosas (Behling e Hooghiemstra, 1999).

Também para o LGM, *Xenorhinotherium bahiense* apresentou adequabilidade em áreas onde estão incluídas, principalmente, a Região Intertropical Brasileira (RIB) e Venezuela, mas também na Colômbia e algumas regiões do Peru (Fig. 9b). Bush et al. (2001) sugerem que essas regiões adequadas a ocorrência de *X. bahiense* teriam tido um período de aridez já que a superfície mais fria do oceano e do continente teriam reduzido a evaporação e, portanto, a formação de nuvens. A RIB apesar de ter tido temperaturas mais baixas que os dias atuais, que chegava até quase 30°C em certos períodos do ano, possuía também uma baixa amplitude térmica e, sofreu menos variações quando comparadas a outras regiões do Brasil (Brady et al. 2013; Arruda et al. 2017). Stute et al. (1995) indicam que a região Nordeste teve um resfriamento de cerca de 5,4°C comparado aos dias atuais. Para Arruda et al. (2017) houve uma diminuição significativa na precipitação na região Nordeste do Brasil (Maranhão). Para as regiões da Venezuela, Colômbia e Peru indica-se uma temperatura média de 5,4 – 6°C menor que atualmente, segundo Stute et al. (1995) e Heine (2000). Além disso, para as regiões adequadas a ocorrência de *X. bahiense*, Ray e Adams (2001) e Brady et al. (2013) indicam dois períodos bem definidos para precipitação: um período chuvoso que poderia atingir 500 mm e um período de seca. Ray e Adams (2001) descrevem a vegetação dessas áreas como sendo de pastagens e semi-desertos tropicais, composta por plantas rasteiras, pequenas árvores e outras plantas lenhosas. Para a RIB, Arruda et al. (2017) indicam um gradiente vegetacional composto por áreas de caatinga e florestas decíduas, semi-decíduas e savanas (Cerrado) que seriam caracterizados por áreas que iam de gramíneas densas a fisionomias arbustivas – florestais em que o período seco poderia durar mais de 8 meses. Werneck et al. (2012) também indica que no Cerrado vários tipos de vegetação poderiam ocorrer lado-a-lado sob o mesmo clima, mas diferirem amplamente na composição florística e

estrutural. Os registros para região da Colômbia segundo Behling e Hooghiemstra (1999) mostram uma paisagem dominada por pastagens.

Desta forma, nota-se que durante o LGM *M. patachonica* ocupava ambientes com temperaturas mais baixas e com grande amplitude térmica e de maior aridez, enquanto a vegetação era formada basicamente por áreas abertas com presença de gramíneas e poucas plantas lenhosas. Enquanto *X. bahiense* ocupava ambientes onde as temperaturas eram mais baixas que atualmente porém mais altas que nas regiões de ocorrência de *M. patachonica*, e a precipitação tinha dois períodos bem definidos e a vegetação era composta por um gradiente vegetacional formado por áreas abertas, plantas lenhosas e florestas.

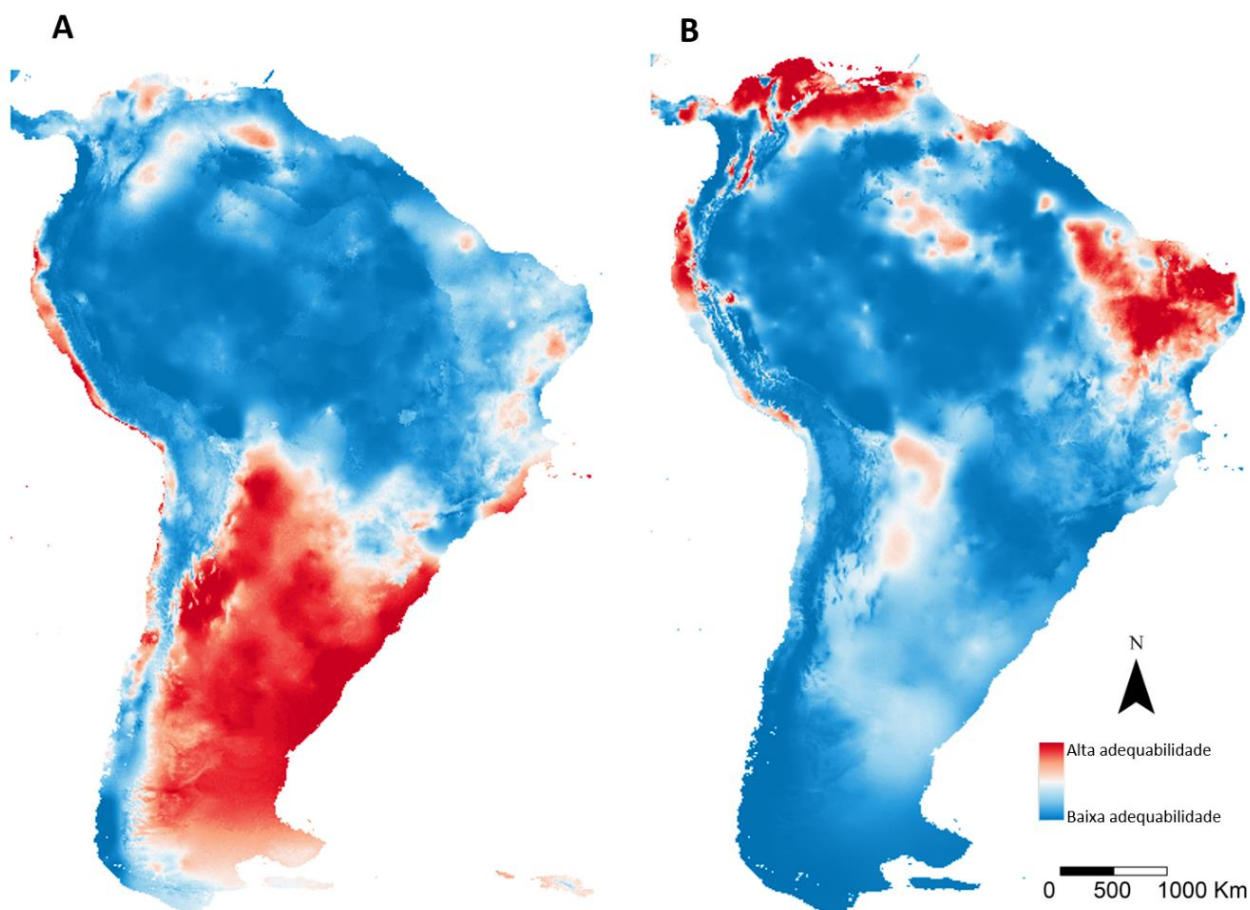


Figura 9: Mapa de adequabilidade ambiental durante o LGM para A: *Macrauchenia patachonica* e B: *Xenorhinotherium bahiense*.

3.2.2. Holoceno Médio (HM)

Quando projetadas para o Holoceno Médio (HM) as distribuições potenciais dessas duas espécies permanecem distintas, porém ambas apresentam diminuição e uma maior concentração em certas áreas adequadas a suas ocorrências, que poderiam ser explicadas pelas mudanças ocorridas no ambiente na transição Pleistoceno/Holoceno. Iglesias et al. (2011) reconheceram para América do Sul um ambiente com maior sazonalidade e umidade, mas também períodos de seca com áreas abertas. *Macrauchenia patachonica* durante o HM tem sua distribuição concentrada nas áreas do sul do Brasil e Patagônia (Fig. 10a). A região sul do Brasil, segundo Arruda et al. (2017) teria tido condições climáticas mais quentes e mais secas, uma vez que não houve o aumento da precipitação nessa região. Já Moro et al. (2004) indicam que o início do Holoceno foi marcado por um clima úmido, seguido por uma longa fase fria e seca, iniciada em cerca de 8.7 maa, e seguida por períodos mais úmidos. Behling et al. (2001) também sugerem um período mais seco para a região sul durante o HM, com predominância de pastagens e pequenas áreas de floresta de *Araucaria*. Markgraf et al. (2003) indica que por volta de 6 maa, as frentes frias da Antártida levaram umidade ao sul da Patagônia, e que após esse período o padrão de umidade mudou sendo mais ou menos variável sazonalmente. Para Glasser et al. (2004) o período de 6 – 3,6 maa também teria sido mais frio e mais úmido que o presente. Durante o período de 6 maa, o sul do Brasil, Uruguai e NE Argentina teriam sido ligeiramente mais úmidos e mais frios, principalmente no verão (Silva Dias et al. 2009). A região da Província Buenos Aires é composta por sequências que indicam flutuações climáticas entre áridas e frias e intervalos quentes e úmidos no período de 9 – 3 maa, temperatura e umidade teriam atingido seu pico máximo nessa região durante o HM e este evento estaria associado às gramíneas do continente refletindo condições mais temperadas ou localmente úmidas (Quattrocchio et al. 2008).

Quando projetado para o HM, as áreas adequadas de *X. bahiense* continuam sendo RIB e Venezuela (Fig. 10b). Porém, principalmente para a região da Venezuela essa diminuição é mais

drástica. A RIB teria tido aumento na temperatura e diminuição da precipitação segundo Arruda et al. (2017). Enters et al. (2009) indicam eventos de precipitação de alta intensidade e um menor período seco, que teria permitido a expansão das florestas semi-decíduas. Pessenda et al. (2005) mostram uma situação intermediária na região sul da RIB, iniciando com períodos secos entre 10-7 maa e tornando-se úmido após 7 maa. Werneck et al. (2011) evidenciam uma transição úmida por volta de 6 maa, quando teria ocorrido também a expansão das áreas de cerrado. Enters et al. (2009) também indica uma vegetação de savana aberta (campo cerrado) e matas de galeria em aproximadamente 6.9 maa. Para Arruda et al. (2017) não houve mudanças significativas na vegetação, essa área teria mantido o gradiente vegetacional de áreas de caatinga e florestas decíduas, semi-decíduas e savanas (Cerrado). Na Venezuela, Leal et al. (2011) sugerem um clima úmido no início do Holoceno com tendência da diminuição da umidade entre 8 – 7 maa, que coincidiu com o início da “seca do Holoceno Médio” que atingiu a Bacia Amazônica. Já, Silva Dias et al. (2009) indicam uma paisagem formada por florestas secas e savanas para a região da Venezuela.

Nota-se também que durante o HM *M. patachonica* seguiu ocupando ambientes onde as temperaturas eram mais baixas, apesar do aumento de temperatura ocorrido na transição Pleistoceno/Holoceno, essas regiões também possuíam alternância entre períodos secos e períodos de maior umidade e pouca cobertura vegetal. Já *X. bahiense* também seguiu ocupando áreas mais quentes, onde haviam períodos de precipitação de alta intensidade e a vegetação era mais densa, ainda sendo formada por um gradiente vegetacional.

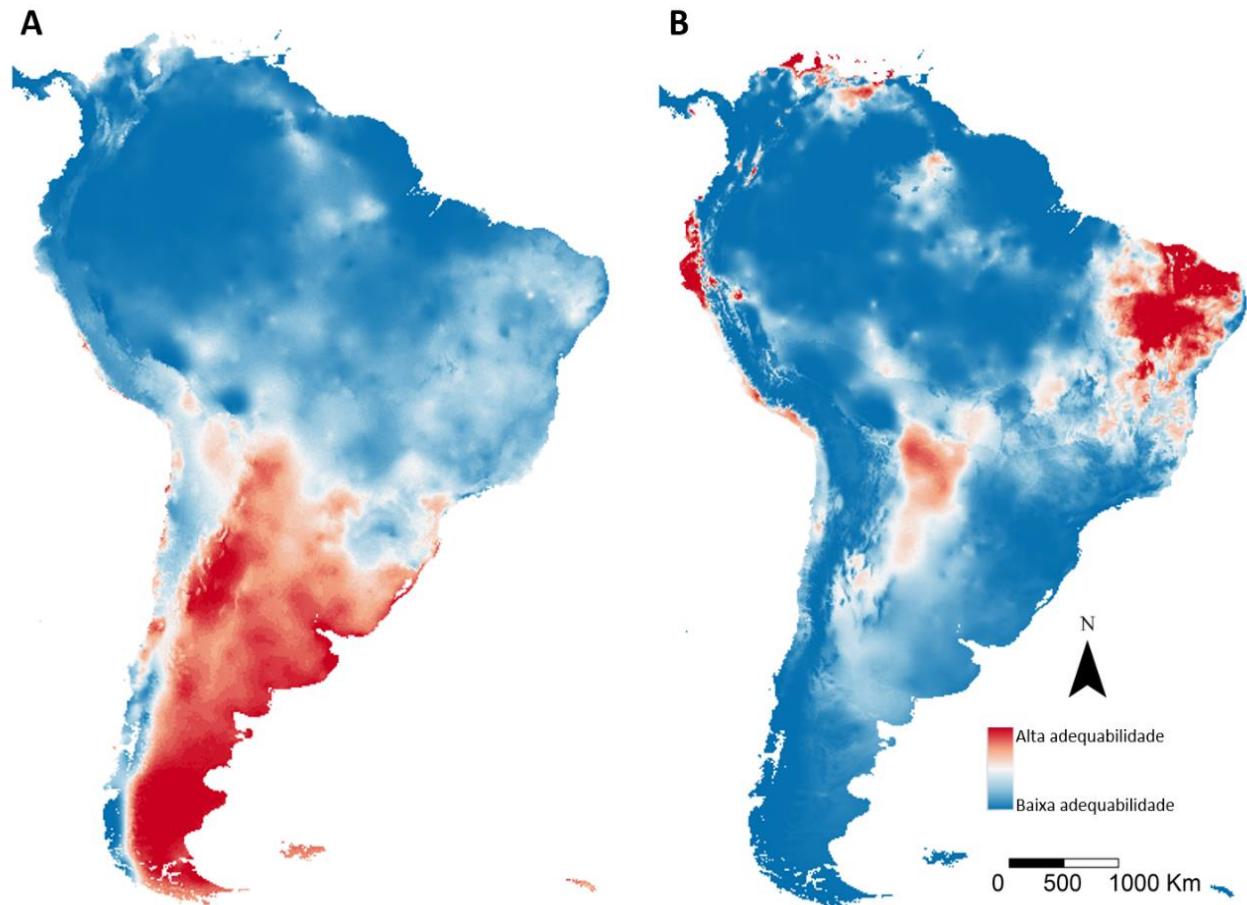


Figura 10: Mapa de adequabilidade ambiental para projeção durante o HM para A: *Macrauchenia patachonica* e B: *Xenorhinotherium bahiense*.

A megafauna sul-americana foi extinta durante a transição do Pleistoceno/Holoceno, embora as causas desse evento evolutivo ainda sejam pouco conhecidas, sendo as hipóteses mais aceitas/discutidas as relacionadas às mudanças climático-ambientais ocorridas após o Último Máximo Glacial (LGM, em torno de 21-18 maa; Koch e Barnosky, 2006; Roche et al. 2007). As modelagens de distribuição de espécies mostraram que *Macrauchenia patachonica* tinha adequabilidades ambientais voltadas para áreas temperadas com maior aridez e temperaturas mais baixas, enquanto *Xenorhinotherium bahiense* teve como áreas adequadas principalmente regiões tropicais onde umidade e temperatura eram maiores quando comparadas a outras regiões. O princípio da exclusão competitiva ou princípio de Gause, diz que quando espécies de uma mesma comunidade

exploram nichos muito parecidos, é instituída uma competição entre elas por recursos (Giacomini, 2007), assim a diferença nos requisitos ambientais pode ter sido a diferenciação no nicho necessária para que não houvesse competição por recursos entre as duas espécies, já que a reconstrução da dieta demonstra que elas teriam a mesmo hábito alimentar. Por possuírem requisitos ambientais específicos, as mudanças no ambiente ocorridas no final do Pleistoceno podem ter sido fatores importantes na extinção de *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense* mesmo que suas distribuições tenham sido disjuntas, já que observa-se nos mapas de modelagem a diminuição das áreas de ocorrência das espécies de um período para outro. O aumento na precipitação e umidade ou a mudança na vegetação causada por esses aumentos, e até ambos os fatores provavelmente afetaram seus nichos tão drasticamente que elas não tenham conseguido se adaptar as novas condições, ocasionando sua extinção.

4. Conclusões

Os resultados da reconstrução da dieta de *M. patachonica* e *X. bahiense* demonstraram que essas duas espécies possuíam hábitos alimentares similares, pastadores, descartando-se a hipótese de que elas tinham distribuições geográficas distintas graças a diferenças na alimentação. Já os resultados da distribuição potencial desses dois macrauqueniídeos sugeriram que seus requisitos ambientais seriam distintos, fato que certamente teve importância significativa em suas distribuições geográficas, bem como numa ausência de sobreposição espacial, resultando em nichos ecológicos distintos para *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense*.

Portanto, se as condições climáticas foram decisivas para a imposição de nichos distintos, e ambas as espécies aparentemente se extinguíram simultaneamente, talvez as mudanças nas condições climáticas e as mudanças ambientais ocasionadas por elas tenham sido os principais propulsores de sua seleção negativa durante o final do Pleistoceno/início do Holoceno. Não descarta-se uma sinergia

de fatores como mudanças climáticas e ação humana, desta forma este estudo pode ser mais uma peça no “quebra-cabeça” da extinção da megafauna sul-americana na transição Pleistoceno/Holoceno.

5. Agradecimentos

Os autores agradecem a todos os curadores das coleções, que permitiram o acesso aos espécimes estudados aqui durante 2017 e 2018, A. Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘Bernardino Rivadavia’, Buenos Aires), M.A. Reguero (Museo de La Plata, La Plata), C. Cartelle (Museu de Ciências Naturais of PUC-MINAS, Minas Gerais), U. Cabral (Museu Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro) e R. da Silva (Serviço Geológico do Brasil – CPRM, Rio de Janeiro);) e Julio César Ferreira Junior (PPGBIO - Unirio) pela confecção do desenho representativo dos molares. Este estudo foi financiado em parte pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (DM número do processo PDJ 153536/2016-0) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de financiamento 001.

6. Referências Bibliográficas

- Alberdi, M. T., Menegaz, J. L., Prado, J. L. and Tonni, E. P. 1989. La fauna local Quequen Salado-Indio Rico (pleistoceno tardio) de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana*, 25, p. 225-236.
- Alvarenga, H., Jones, W. and Riderknecht, A. 2010. The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 256, p. 229-234.
- Amaro, G. C. e Morais, E. G. F. de. 2013. Distribuição Geográfica Potencial do Ácaro vermelho-das-palmeiras na América do Sul. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, *Embrapa*, p. 5-29.
- Anderson, R.P., Lew, D., Peterson, A.T., 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162, p. 211–232.
- Aramayo, S. A., Gutiérrez, T. and Schillizzi, R. A. 2005. Sedimentologic and paleontologic study of the southeast coast of Buenos Aires province, Argentina: A late Pleistocene–Holocene paleoenvironmental reconstruction. *Journal of South American Earth Sciences*, 20, p. 65-71.
- Aramayo, S.A. 1985. A late Pleistocene continental palaeoenvironment at the present shoreline, Monte Hermoso beach (Buenos Aires Province), Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 3, p. 207–219.
- Araújo-Junior, H. I. 2015. Modelo tafonômico para vertebrados de depósitos de tanque do nordeste do Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 208p.
- Arruda, D. M., Schaefer, C. E. G. R., Fonseca, R. S., Solar, R. R. C. and Fernandes-Filho, E. I. 2017. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: New insights into the Amazonian refugia and Pleistocenic arc hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, p. 1-10.

- Asevedo, L., Winck, G.R., Mothe, D. e 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, p. 42-52.
- Barbosa, F. H. S. 2013. Análise paleopatológica em megafauna pleistocênica do Lajedo da Escada, Baraúna, Rio Grande do Norte, Brasil. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, 99p.
- Behlin, H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177, p. 19-27.
- Behling, H. e Hooghiemstra, H. 1999. Environmental history of the Colombian savannas of the Llanos Orientales since the Last Glacial Maximum from lake records El Pinal and Carimagua. *Journal of Paleolimnology*, 21, p. 461–476.
- Behling, H., Bauermann, S. G. e Neves, P. C. P. 2001. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 14, p. 631-639.
- Bocherens, H., Cotte, M., Bonini, R., Scian, D., Straccia, P., Soibelzon, L. e Prevosti, F. J. 2016. Paleobiology of sabretooth cat *Smilodon populator* in the Pampean Region (Buenos Aires Province, Argentina) around the Last Glacial Maximum: Insights from carbon and nitrogen stable isotopes in bone collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, p. 463–474.
- Bocherens, H., Cotte, M., Bonini, R., Scian, D., Straccia, P., Soibelzon, L. e Prevosti, F. J. 2017. Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal Xenarthrans from Argentina. *Gondwana Research*, 48, p. 7–14.
- Brady, E. C., Otto-Bliesner, B., Kay, J. E. and Rosenbloom, N. 2013. Sensitivity to Glacial Forcing in the CCSM4. *Community Climate System Model CCSM4*, 26, p. 1901-1925.

- Bush, M. B., Stute, M., Ledru, M. P., Behling, H., Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E., Grimm, E. C., Hooghiemstra, S., Haberle, S., Leyden, B. W., Salgado-Labouriau, M. L. e Webb, R. 2001. Paleotemperature Estimates for the Lowland Americas Between 30°S and 30°N at the Last Glacial Maximum, *In: Markgraf, V., (eds.), Interhemispheric Climate Linkages*. Institute of Arctic and Alpine Research University of Colorado, p. 293-306.
- Cartejana, I., López, P. and Martínez, I. 2010. New camelid (Artiodactyla: Camelidae) record from the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27, p. 197-112.
- Cartelle, C. 1999. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil, *In: Eisenberg, J.F., e Redford, K.H., (eds.), Mammals of the Neotropic: the Central Neotropics*: London, The University of Chicago Press, p. 27–48.
- Cartelle, C., e Lessa, G. 1988. Descrição de um novo gênero e espécie de Macraucheniidae (Mammalia, Litopterna) do Pleistoceno do Brasil. *Paula-Coutiana*, 3, p. 3–26.
- Cerling, T. E. e Harris, J. M. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, 120, p. 347-363.
- Coelho, G. L. N., Carvalho, L. M. T. de e Gomide, L. R. 2016. Modelagem preditiva de distribuição de espécies pioneiras no Estado de Minas Gerais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 51, p. 207-214.
- Corona, A., Perea, D., Toriño, P. and Goso, C. 2012. Taphonomy, sedimentology and chronology of a fossiliferous outcrop from the continental Pleistocene of Uruguay. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29, p. 514-525.
- Costa, T. R. N., Carnaval, A. C. O. Q. and Toledo, L. F. 2012. Mudanças climáticas e seus impactos sobre os anfíbios brasileiros. *Revista da Biologia*, 8, p. 33-37.

- de Melo D. J., Cassab C. T. R. de and Passos F. V. dos. 2005. Coleção de mamíferos pleistocênicos de Águas de Araxá, no Museu de Ciências da Terra/DNPM-RJ. *X Congresso de Associação Brasileira Estudos do Quaternário (ABEQUA)*, p. 12.
- DeSantis, L. R. G., Field, J. H., Wroe, S. e Dodson, J. R. 2017. Dietary responses of Sahul (Pleistocene Australia–New Guinea) megafauna to climate and environmental change. *Paleobiology*, 43, p. 181–195.
- DeSantis, L.R.G., 2016. Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4, 023002.
- Deschamps, C. M. and Tonni, E. P. 1992. Los vertebrados del Pleistoceno tardío del Arroyo Napostá Grande, provincia de Buenos Aires: Aspectos paleoambientais. *Ameghiniana*, 29, p. 201-210.
- Dias Neto, C. M., Born, P. A. and Chahud, A. 2008. Ocorrência de mamíferos extintos do Pleistoceno da localidade de Lagoa da Pedra, município de Igaci, Alagoas. *Revista UnG – Geociências*, 7, p. 110-115.
- Domingo, L., Prado, J.L., e Alberdi, M.T. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews*, 55, p. 103–113.
- Enters, D., Behling, H., Mayr, C., Dupont, L. e Zolitschka, B. 2009. Holocene environmental dynamics of south-eastern Brazil recorded in laminated sediments of Lago Aleixo. *Journal of Paleolimnology*, 44, p. 265–277.
- Famoso, N. A. e Davis, E. B. 2014. Occlusal Enamel Complexity in Middle Miocene to Holocene Equids (Equidae: Perissodactyla) of North America. *PLoS ONE*, 9, e90184.
- Famoso, N. A. e Davis, E. B. 2016. On the relationship between enamel band complexity and occlusal surface area in Equids (Mammalia, Perissodactyla). *PeerJ*, 4, e2181.

- Famoso, N. A., Davis, E. B., Feranec, R. S., Hopkins, S. S.B. e Price, S. A. 2015. Are Hypsodonty and Occlusal Enamel Complexity Evolutionarily Correlated in Ungulates?. *Journal of Mammalian Evolution*, 23, p. 43-47.
- Famoso, N. A., Feranec, R. S. e Davis, E. B. 2013. Occlusal enamel complexity and its implications for lophodonty, hypsodonty, bodymass, and diet in extinct and extant ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 387, p. 211–216.
- Fariña, R. A., Blanco, R. E. e Christiansen, P. 2005. Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana*, 42, p. 751-760.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F. e Bargo, M. S. 1998. Body mass estimation in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5, p. 87-108.
- Feng, X., Castro, M. C., McBee, K. and Papes, M. 2017. Hiding in a Cool Climatic Niche in the Tropics? An Assessment of the Ecological Biogeography of Hairy Long-Nosed Armadillos (*Dasybus pilosus*). *Tropical Conservation Science*, 10, p. 1–13.
- Ferrero, B., Brandoni, D., Noriega, J. I. and Carlini, A. A. 2007. Mammals of the El Palmar Formation (late Pleistocene) from Entre Ríos province, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9, p. 109-117.
- Fielding, A. H. e Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, p. 38–49.
- Forasiepi, A.M., MacPhee, R.D.E., Del Pino, S.H., Schmidt, G.I., Amson, E., e Grohé, C. 2016. Exceptional skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macraucheniiidae) from the late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 404, p. 1–76.

- Frailey, D. and Campbell, K. E. 1980. A Pleistocene record of *Bufo spinulosus* from Peru. *Copeia*, 1980, p. 935-936.
- França, L. M., Asevedo, L., Dantas, M. A. T., Bocchiglieri, A., Avilla, L. S., Lopes, R. P. e 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, p. 158-165.
- Gause, G.F. 1934. The Struggle for Existence. *Williams & Wilkins*, Baltimore.
- Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia brasiliensis*, 11, p. 521-543.
- Glasser, N. F., Harrison, S., Winchester, V. e Aniya, M. 2004. Late Pleistocene and Holocene palaeoclimate and glacier fluctuations in Patagonia. *Global and Planetary Change*, 43, p. 79–101.
- Green, J.L., Semperebon, G.M., Solounias, N., 2005. Reconstructing the palaeodiet of Florida *Mammot americanum* via low magnification stereomicroscopy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 223, p. 34-48.
- Gregorini, M. Z., Rodolfo, A. M., Cândido Jr, J. F. and Tôrres, N. M. 2007. Modelagem de Distribuição Geográfica do tamanduá-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*) e sua ocorrência em unidades de conservação no estado do Paraná. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*.
- Grine, F.E., 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, 15, p. 783–822.
- Guérin, C., and Faure, M. 2004. *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia, Litopterna) de la région de São Raimundo Nonato (Piauí, Nordeste brésilien) et la diversité des *Macraucheniiidae* pléistocènes. *Geobios*, 37, p. 516–535.

- Guisan A e Thuiller W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, p. 993-1009.
- Heine, K. 2000. Tropical South America during the Last Glacial Maximum: evidence from glacial, periglacial and fluvial records. *Quaternary International*, 72, p. 7-21.
- Henton, E., McCorriston, J., Martin, L. e Oches, E. A. 2014. Seasonal aggregation and ritual slaughter: Isotopic and dental microwear evidence for cattle herder mobility in the Arabian Neolithic. *Journal of Anthropological Archaeology*, 33, p. 119–131.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P. G. e Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, p. 1965-1978.
- Hoffstetter, R. 1978. Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France, p. 32-33.
- Hofmann, R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78, p. 443–457.
- Hulton, N., Sugden, D., Payne, A. and Clapperton, C. 1994. Glacier modeling and the Climate of Patagonia during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Research*, 42, p. 1-19.
- Iglesias, V., Whitlock, C., Bianchi, M. M., Villarosa, G. and Outes, V. 2011. Holocene climate variability and environmental history at the Patagonian forest/steppe ecotone: Lago Mosquito (42°29'37.89"S, 71°24'14.57"W) and Laguna del Cóndor (42°20'47.22"S, 71°17'07.62"W). *The Holocene*, 22, p. 1297–1307.
- Jardine, P. E., Janis, C. M., Sahney, S. e Benton, M. 2012. Grit not grass: Concordant patterns of early origin of hypsodonty in Great Plains ungulates and Glires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 365–366, p. 1–10.

- Jueterbock, A., Tyberghein, L., Verbruggen, H., Coyer, J. A., Olsen, J. L. e Galice Hoara. 2013. Climate change impact on seaweed meadow distribution in the North Atlantic rocky intertidal. *Ecology and Evolution*, 3, p. 1356–1373.
- Kerber, L. and Oliveira, E. V. 2008. Novos Fósseis de Vertebrados para a Sanga da Cruz (Pleistoceno Superior), Alegrete, RS, Brasil. *Revista Pesquisas em Geociências*, 35, p. 39-45.
- Kinoshita, A., Franca, A. M., Almeida, J. A. C. de, Figueiredo, A. M., Nicolucci, P., Graeff, C. F. O. and Baffa, O. 2005. ESR dating at K and X band of northeastern Brazilian Megafauna. *Applied Radiation and Isotopes*, 62, p. 225-229.
- Koch, P.L. and Barnoski, A.D. 2006. Late Quaternary Extinctions: state of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, p. 215–250.
- Koenemann, J. G., Tumeleiro, L. K. e Oliveira, E. V. 2009. Microdesgaste dentário em *Procyon cancrivorus* (Cuvier,1798) (Mammalia, Procyonidae). *Neotropical Biology and Conservation*, 4, p. 106-110.
- Leal, A., Perez, T., e Bilbao, B. 2011. Contribution to Early Holocene vegetation and climate history of Eastern Orinoco Llanos, Venezuela, from a paleoecological record of a *Mauritia* L.f. swamp. *Acta Amazonica*, 41, p. 513 – 520.
- Lessa, G. 1992. Estudo descritivo de *Xenorhinotherium bahiense* Cartelle e Lessa, 1988 e comparação com outras espécies de Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) Tese de Mestrado, Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 264 p.
- Lima, J. S. and Silva, J. L. L. 2016. Mamíferos fósseis pleistocênicos em tanque arenítico no município de Delmiro Gouveia, Alagoas, Brasil. *Estudos Geológicos*, 26, p. 77-90.
- Lima-Ribeiro, M. S. e Diniz-Filho, J. A. F. 2012. Modelando a Distribuição Geográfica das Espécies no passado: uma abordagem promissora em paleoecologia. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15, p. 371-385.

- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., and Real, R. 2008. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, p. 145–151.
- Lobo, L. S., Lessa, G., Cartelle, C. e Romano, P. S. R. 2017. Dental eruption sequence and hypsodonty index of a Pleistocene macraucheniid from the Brazilian Intertropical Region. *Journal of Paleontology*, 91, p. 1083-1090.
- Lobo, L. S., Scherer, C. S. and Dantas, M. A. T. 2015. Megafauna do pleistoceno final de matina, Bahia, brasil: sistemática, cronologia e paleoecologia. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 18, p. 325-338.
- Luna, C. A. and Cruz, L. E. 2014. Los mamíferos fósiles del Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano del sudeste de la Provincia de Córdoba y sus implicancias paleoambientales para el centro de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17, p. 69-82.
- MacFadden, B.J. e Shockey, B.J. 1997. Ancient feeding Ecology and niche differentiation of Pleistocene Mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, 23, p. 77-100.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M. e 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, p. 137-149.
- Markgraf, V., Bradbury, J. P., Schwalb, A., Burns, S. J., Stern, C., Ariztegui, D., Gilli, A., Anselmetti, F. S., Stine, S. e Maidana, N. 2003. Holocene palaeoclimates of southern Patagonia: Limnological and environmental history of Lago Cardiel, Argentina. *The Holocene*, 13, p. 581-591.
- Marshall, L. G. and Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. *Fósiles y Facies de Bolivia*, 12, p. 631-652.

- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Variot, L., Heintz, E., 2004. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207, p. 143–163.
- Merceron, G., Blondel, C., De Bonis, L., Koufos, G.D., Viriot, L., 2005. A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *PALAIOS*, 20, p. 551–561.
- Moro, R. S., Bicudo, C. E. M., Melo, M. S. e Schmitt, J. 2004. Paleoclimate of the late Pleistocene and Holocene at Lagoa Dourada, Paraná State, southern Brazil. *Quaternary International*, 114, p. 87–99.
- Ochsenius, C. 1979. The Neotropical Biogeography of Owen's *Macrauchenia* genus and the relative effect of Amazonian Biota as ecologic barrier during Upper Quaternary. Instituto de Geografia Universidade de São Paulo, p. 1-8.
- of fossil horses from the Eocene through Pleistocene of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 442, p. 110–127.
- Omena, E. C. 2015. Utilização de isótopos de C, O e N como ferramenta para avaliar a dieta e habitat de mamíferos Pleistocênicos do semiárido dos estados de Alagoas e Pernambuco, nordeste do Brasil. Tese de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 47p.
- Owen, R. 1838. Fossil Mammalia. In: Darwin, C.R. (eds.), *Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, during the years 1832 to 1836*: London, Smith Elder e Co., 1, p. 1–40.
- Owen, R. 1846. Notices of some fossil Mammalia of South America. Report of the British Association for the Advancement of Science. *Notices and Abstracts*, p. 65-67.
- Passey, B. H., Robinson, T. F., Ayliffe, L. K., Cerling, T.E., Sponheimer, M., Dearing, M. D., Roeder, B. L. e Ehleringer, J. R. 2005. Carbon isotope fractionation between diet, breath CO₂, and bioapatite in different mammals. *Journal of Archaeological Science*, 32, p. 1459-1470.

- Paula-Couto, C. 1955. Sobre alguns mamíferos fósseis do Ceará. Arquivos do Museu Nacional, Separata do Volume de Homenagem a Alípio de Miranda Ribeiro, vol. XLII, p. 195-210.
- Paula-Couto, C. 1970. Paleontologia da Região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. *Boletim do Museu de História Natural UFMG*, 1, 1-21.
- Paula-Couto, C. 1970. Tratado de Paleomastozoologia. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590p.
- Paula-Couto, C. 1980. Pleistocene mammals from Minas Gerais and Bahia Brazil. *Actas del 2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latino Americano de Paleontología*, p. 193-309.
- Paula-Couto, C. De. 1979, Tratado de Paleomastozoologia: Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 590 p.
- Pessenda, L. C. R., Ledru, M. P., Gouveia, S. E. M., Aravena, R., Ribeiro, A. S., Bendassolli, J. A. e Boulet, R. 2005. Holocene palaeoenvironmental reconstruction in northeastern Brazil inferred from pollen, charcoal and carbon isotope records. *The Holocene*, 15, p. 812-820.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. e Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, p. 231-259.
- Porpino, K. O., Santos, M. F. C. F. and Bergqvist, L. P. 2004. Registro de mamíferos fósseis no lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7, p. 349-358.
- Prado, L. F., Wainer, I., Chiessi, C. M., Ledru, M. P. and Turcq, B. 2013. A mid-Holocene climate reconstruction for eastern South America. *Climate of the Past*, 9, p. 2117-2133.
- Price, L. I. 1944. O depósito de vertebrados pleistocênicos de Águas do Araxá (Minas Gerais). Anais da Academia Brasileira de Ciências, vol. XVI, 3, p. 193-195.

- Quattrocchio, M. E., Borromei, A. M., Deschamps, C. M., Grill, S. C. and Zavala, C. A. 2008. Landscape evolution and climate changes in the Late Pleistocene–Holocene, southern Pampa (Argentina): Evidence from palynology, mammals and sedimentology. *Quaternary International*, 181, p. 123–138.
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J. e Merceron, G. 2016. Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution*, 6, p. 5559–5569.
- Ray, N. e J. M. Adams. 2001. A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archeology*, 11, p. 1-44.
- Rivals, F., e Semprebon, G.M. 2011. Dietary plasticity in ungulates: insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International*, 245, p. 279-284.
- Rivals, F., Mihlbachler, 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, p. 42-54.
- Rivals, F., Semprebon, G.M., 2006. A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra americana*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26, p. 495–500.
- Rivals, F., Semprebon, G.M., 2011. Dietary plasticity in ungulates: insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International*, 245, p. 279–284.
- Rivals, F., Semprebon, G.M., Lister, A., 2012. An examination of dietary diversity patterns in Pleistocene proboscideans (*Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, and *Mammut*) from Europe and North America as revealed by dental microwear. *Quaternary International*, 255, p. 188–195.

- 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, p. 182-192.
- Roche, D. M., Dokken, T. M., Goosse, H. and Weber, S. L. 2007. Climate of the Last Glacial Maximum: sensitivity studies and model-data comparison with the LOVECLIM coupled model. *Climate of the Past*, 3, p. 205–224.
- Rotti, A., Mothé, D., Avilla, L. S. e Semperebon, G. M. 2018. Diet reconstruction for an extinct deer (Cervidae: Cetartiodactyla) from the Quaternary of South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 497, p. 244-252.
- Salles, L.O., Cartelle, C., Guedes, P.G., Boggiani, P.C., Janoo, A., e Russo, C.A.M. 2006. Quaternary mammals from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Boletim do Museu Nacional*, 521, p. 1–12.
- Sánchez, B.; Prado, J. L. e Alberdi, M. T., 2004. Feeding Ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology*, 30, p. 146-161.
- Santos Junior, V., Porpino, K. O. and da Silva, A. S. N. F. 2008. A Megafauna Extinta e os Artefatos Culturais de um Tanque Natural na Região Central do Rio Grande do Norte. *Contexto*, 3, p. 176-193.
- Scherer, C.S., Pitana, V.G., e Ribeiro, A.M. 2009. Protherotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12, p. 231–246.
- Scherler, L., Tütken, T. e Becker, D. 2014. Carbon and oxygen stable isotope compositions of late Pleistocene mammal teeth from dolines of Ajoie (Northwestern Switzerland). *Quaternary Research*, 82, p. 378–387.

- Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Childs, B.E., Teaford, M.F., Walker, A., 2006. Dental microwear texture analysis; technical considerations. *Journal of Human Evolution*, 51, p. 339–349.
- Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Grine, F.E., Teaford, M.F., Walker, A., 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, 436, p. 693–695.
- Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Jungers, W. e Solounias, N. 2004a. Can lowmagnification stereomicroscopy be used to diagnose diet?. *Journal of Human Evolution*, 47, 115–144.
- Semprebon, G. M., Sise, P. J. e 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, p. 33–55.
- Semprebon, G. M., Solounias, N. e Tao, D. 2017. Dietary reconstruction of *Hezhengia bohlini* (Artiodactyla, Bovidae) from the late Miocene Linxia Basin of China using enamel microwear. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 481, p. 57–63.
- Semprebon, G.M., Rivals, F., 2007. Was grass more prevalent in the pronghorn past? Na assessment of the dietary adaptations of Miocene to Recent Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253, p. 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, p. 131–145.
- Semprebon, G.M., Rivals, F., Fahlke, J.M., Sanders, W.J., Lister, A.M., Göhlich, U.B., 2015. Dietary reconstruction of pygmy mammoths from Santa Rosa Island of California. *Quaternary International*, 406, p. 123–136.

- Semprebon, G.M., Rivals, F., Solounias, N., Hulbert Jr., R.C., 2016. Paleodietary reconstruction
- Silva Dias, P. L., Turcq, B., Silva Dias, M. A. F., Braconnot, P. e Jorgetti, T. 2009. Mid-Holocene Climate of Tropical South America: A Model-Data Approach. *In*: Vimeux, F., Sylvestre, F. e Khodri, M. (eds.), *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions*, 14, Paris, França
- Silva, J. L. L. da. 2008. Reconstituição paleoambiental baseada no estudo de mamíferos pleistocênicos da Maravilha e Poço das Trincheiras, Alagoas, nordeste do Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, 244p.
- Socorro, O. A. A. 2006. Tesoros paleontológicos de Venezuela, el Cuaternario del Estado Falcón. Taima Taima. Instituto del Patrimonio Cultura, 120p.
- Solounias, N. e Semprebon, G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 3366, p. 1–49.
- Stevaux, J. C. 2000. Climatic events during the Late Pleistocene and Holocene in the Upper Parana River: Correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. *Quaternary International*, 72, p. 73-85.
- Stute, M., Forster, M., Frischkorn, H., Serejo, A., Clark, J. F., Schlosser, P., Broecker, W. S. e Bonani, G. 1995. Cooling of Tropical Brazil (5°C) during the Last Glacial Maximum. *Science*, 269, p. 379-383.
- 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.

- Tejada-Lara, J. V., MacFadden, B.J., Bermudez, L., Rojas, G., Salas-Gismondi, R. e Flynn, J. 2018. Body mass predicts isotope enrichment in herbivorous mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, 285, p. 20181020.
- Tomassini, R. L, Montalvo, C. I., Manera, T. and Oliva, C. 2010. Estudio tafonómico de los mamíferos pleistocenos del yacimiento de Playa del Barco (Pehuen Co), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 47, p. 137-152.
- Tonni, E. P., Prado, J. L., Menegaz, A. N. and Salemme, M. C. 1985. La Unidad Mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la Estratigrafía Mamaliana al Cuaternario de la Región Pampeana. *Ameghiniana*, 22, p. 255-261.
- Tonni, E. P., Soibelzon, E., Cione, A. L., Carlini, A. A., Yané, G. J. S., Zurita, A. E. and Ríos, F. P. 2009. Preliminary correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International*, 210, p. 57-65.
- Ubilla, M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologists' Association*, 115, p. 347-357.
- Ungar, P.S., Scott, R.S., Scott, J.R., Teaford, M., 2008. Dental microwear analysis: historical perspectives and new approaches. In: Irish, J.D., Nelson, G.C. (eds.), *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 389–425.
- van Der Mescht, L., le Roux, P. C., Matthee, C. A., Raath, M. J. and Matthee, S. 2016. The influence of life history characteristics on flea (Siphonaptera) species distribution models. *Parasites e Vectors*, 9, 178p.
- Varela, L., and Fariña, R. A. 2016. Co-occurrence of mylodontid sloths and insights on their potential distributions during the late Pleistocene. *Quaternary Research*, 85, p. 66–74.
- Varela, L., Tambusso, P. S., Patiño, S. J., Di Giacomo, M. e Fariña, R. A. 2017. Potential Distribution of Fossil Xenarthrans in South America during the Late Pleistocene: co-Occurrence and Provincialism. *Journal of Mammalian Evolution*.

- Vidal, N. 1946. Contribuição ao conhecimento da Paleontologia do nordeste brasileiro: notícia sobre a descoberta de vertebrados pleistocênicos no município de Pesqueira, em Pernambuco. *Boletim do Museu Nacional, Série Geologia*, 6, p. 1-15.
- Vidal, N. 1955. Estudo descritivo e comparativo de *Macrauchenia patachonica* Owen de Pernambuco. *Boletim do Museu Nacional, Série Geologia*, 21, p. 1-39.
- Villavivencio, N. A., Lindsey, E. L., Martin, F. M., Borrero, L. A., Moreno, P. I., Marshall, C. R. e Barnosky, A. D. 2016. Combination of humans, climate, and vegetation change triggered Late Quaternary megafauna extinction in the Última Esperanza region, southern Patagonia, Chile. *Ecography*, 39, p. 125–140.
- Vivo, M. and Carmignotto, A.P. 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and África. *Journal of Biogeography*, 31, p. 943-957.
- Wainer, I., Clauzet, G., Ledru, M-P., Brady, E. and Otto-Bliesner, B. 2005. Last Glacial Maximum in South America: Paleoclimate proxies and model results. *Geophysical Research Letters*, 32, p. 1-4.
- Watanabe, S., Hajima, T., Sudo, K., Nagashima, T., Takemura, T., Okajima, H., Nozawa, T., Kawase, H., Abe, M., Yokohata, T., Ise, T., Sato, H., Kato, E., Takata, K., Emori, S., e Kawamiya, M. 2011. MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments. *Geoscientific Model Development*, 4, p. 845-872.
- Werneck, F. P. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30, p. 1630-1648.
- Werneck, F. P., Nogueira, C., Colli, G. R., Sites Jr, J. W. e Costa, G. C. 2012. Climatic stability in the Brazilian Cerrado: Implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, 39, p. 1695–1706.

- Westbury, M., Baleka, S., Barlow, A., Hartmann, S., Pajmans, J. L. A., Kramarz, A., Forariepi, A. M., Bond, M., Gelfo, J. N., Reguero, M. A., López-Mendonza, P., Taglioretti, M., Scaglia, F., Rinderknecht, A., Jones, W., Mena, F., Billet, G., Muizon, C., Aguilar, J. L., MacPhee, R. D. E. and Hofreiter, M. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. *Nature Communications*.
- Ximenes, C. L. 2007. Animais Pré-históricos de Itapioca. *Secretaria de cultura, turismo e desporto. Museu de Pré-história de Itapioca*, 13p.

ANEXOS

Tabela 1: Número absoluto de cicatrizes encontrados nos espécimes de *Macrauchenia patachonica*. Onde: Af - arranhões finos, Ag - arranhões grossos, Ac - arranhões cruzados, Pp - perfurações pequenas, Pg - perfurações grandes e G - gouges.

ID	Af	Ag	Ac	Pp	Pg	G
MACN 14857	24	0	0	5	0	4
MLP 5167	16	5	3	2	0	1
MACN 0002	18	0	2	3	4	0
MLP 121428	15	1	2	8	4	0
MACN 18191	24	0	4	15	0	0
MLP 121425	19	3	1	6	1	0
MLP 122465	27	0	0	17	2	2
MACN 11361	21	6	0	15	0	0
MACN 2384	27	0	1	21	0	0
MLP 121427 ¹	17	3	1	17	4	0
MLP 121427 ²	20	2	0	23	13	3
MACN 10051	22	1	0	31	3	0
MACN 2381	24	4	2	15	2	0

Tabela 2: Número absoluto de cicatrizes encontrados nos espécimes de *Xenorhinotherium bahiense*. Onde: Af - arranhões finos, Ag - arranhões grossos, Ac - arranhões cruzados, Pp - perfurações pequenas, Pg - perfurações grandes e G - gouges.

ID	Af	Ag	Ac	Pp	Pg	G
MN 4.167-V	31	6	0	21	0	3
MN 4.168-V	28	1	0	19	0	1
MN 3624- V	26	0	0	17	0	0
MCT 4094-M	26	9	2	29	0	0
MCL 3696	23	1	3	30	3	1
MCL 3601	16	0	0	11	2	0

MCL 3572	26	0	5	13	0	1
MCL 3650	18	0	1	15	1	0

Tabela 3: Valores absolutos do Índice de Complexidade do Esmalte Oclusal para *M. patachonica* e *X. bahiense*.

<i>M. patachonica</i>	OEL	Área Total	OEI	<i>X. bahiense</i>	OEL	Área Total	OEI
M1 – MACN 11361	20,677	12,487	5,85	M1 - MCL 2644 - 01	26,753	17,803	6,34
M1 – MACN 18137	20,799	12,897	5,79	M1 - MCL 3458	25,584	17,297	6,15
M1 – MACN 2372	20,739	13,954	5,55	M1 - MCL 3459	24,252	15,531	6,15
M1 – MACN 581	18,509	11,148	5,54	M1 - MCL 3551	24,59	17,138	5,93
M1 – MLP 121427	16,535	10,26	5,16	M1 - MCL 3575	19,707	12,859	5,49
M1 – MLP 121427	14,272	8,794	4,81	M1 - MCL 3600	21,874	15,104	5,62
M1 – MLP 211425	13,896	8,61	4,73	M1 - MCL 3603	21,814	11,962	6,3
M1 – MLP 211425	13,896	8,61	4,73	M1 - MCL 3622	19,041	11,549	5,6
M1 – MLP 2565	13,172	11,152	3,94	M1 - MCL 3649	20,483	12,670	5,75
M2 – MACN 11361	24,839	14,729	6,47	M1 - MCL 3656	20,195	12,698	5,66
M2 – MACN 14857	18,439	9,106	6,11	M1 - MCL 3658	21,355	13,719	5,76
M2 – MACN 18137	21,791	14,255	5,77	M1 - MCL 3660	24,514	15,046	6,31
M2 – MACN 2384	22,475	13,584	6,09	M1 - MCL 3693	19,614	12,998	5,44
M2 – MACN 5167	20,249	12,761	5,66	M1 - MCL 3732	16,196	11,062	4,86
M2 – MLP 121425	21,339	12,639	6	M1 - MCL 3823	17,422	11,052	5,24
M2 – MLP 121427	17,887	10,622	5,48	M2 - MN 1467 - V	17,88	10,3	5,57
M2 – MLP 121427	15,977	9,776	5,1	M2 - MN 1477 - V	20,53	14,17	5,45
M2 – MLP 1425	20,793	12,745	5,82	M2 - MN 4170 - V	17,47	10,984	5,27

M2 – MLP 2565	22,824	13,833	6,13	M2 - MCL 2644 - 01	29,528	19,273	6,72
M3 – MACN 10051	20,941	13,098	5,78	M2 - MCL 3454	21,272	15,507	5,4
M3 – MACN 11361	15,882	10,065	5	M2 - MCL 3457	22,331	14,875	5,79
M3 – MACN 18137	18,055	11,013	5,44	M2 - MCL 3548	29,532	19,456	6,69
M3 – MLP 121425	17,343	10,741	5,29	M2 - MCL 3572	20,753	13,850	5,57
M3 – MLP 121427	12,73	8,499	4,36	M2 - MCL 3650	21,659	13,994	5,78
M3 – MLP 121427	13,079	8,742	4,42	M2 - MCL 3670	23,513	15,813	5,91
M3 – MLP 121427	12,73	8,499	4,36	M2 - MCL 3598	23,157	12,936	6,43
M3 – MLP 1425	17,683	10,765	5,38	M3 - MN 4168 - V	16,422	9,446	5,34
M3 – MLP 2565	21,439	13,418	5,85	M3 - MCL 2644 - 01	20,351	14,723	5,3
				M3 - MCL 3454	25,482	15,998	6,37

Tabela 4: Localidade com registro de *Macrauchenia patachonica* e *Xenorhinotherium bahiense*.
Referências com * foram retiradas do banco de dados Paleobiology Database.

Nº	Especies	País	Latitude	Longitude	Referência
1	<i>M. patachonica</i>	Peru	13°31'7.26'' S	71°58'43.25'' W	Frailey and Campbell, 1980*
2	<i>M. patachonica</i>	Bolívia	21°31' S	61°44' W	Tonni <i>et al.</i> , 2009
3	<i>M. patachonica</i>	Chile	22°26'30'' S	68°54'40'' W	Cartajena <i>et al.</i> , 2010
4	<i>M. patachonica</i>	Bolivia	18° 58'60'' S	66°9'2.052'' W	Marshall and Sempere, 1991*
5	<i>M. patachonica</i>	Paraguai	25°0'1.6'' S	57°24'1.94'' W	Hoffstetter, 1978*
6	<i>M. patachonica</i>	Argentina	33°14'24'' S	62°25'30'' W	Luna and Cruz, 2014
7	<i>M. patachonica</i>	Rio Grande do Sul - Br	29°40' S	56°50' W	Scherer <i>et al.</i> , 2009
8	<i>M. patachonica</i>	Rio Grande do Sul - Br	29°34'08'' S	55°42'33'' W	Kerber and Oliveira, 2008
9	<i>M. patachonica</i>	Argentina	31°25' S	58°02' W	Ferrero <i>et al.</i> , 2007
10	<i>M. patachonica</i>	Uruguai	34°4'1.8'' S	57°7'32.124'' W	Tonni <i>et al.</i> , 1985*
11	<i>M. patachonica</i>	Uruguai	34°45' S	56°15' W	Corona <i>et al.</i> , 2012
12	<i>M. patachonica</i>	Uruguai	34°25'25.6'' S	56°15'55.029'' W	Alvargenga <i>et al.</i> , 2010*
13	<i>M. patachonica</i>	Rio Grande do Sul - Br	30°09' S	52°05' W	Scherer <i>et al.</i> , 2009
14	<i>M. patachonica</i>	Argentina	38°34' S	58°42' W	Prado <i>et al.</i> , 2013
15	<i>M. patachonica</i>	Argentina	38° S	61°34'17'' W	Aramayo, 1985*

16	<i>M. patachonica</i>	Argentina	38°32'1.5'' S	62°5'2.262'' W	Deschamps and Tonni, 1992*
17	<i>M. patachonica</i>	Argentina	39°00'09'' S	61° 34'52'' W	Tomassini <i>et al.</i> , 2010
18	<i>M. patachonica</i>	Argentina	38°59' S	61°18'/61°33' W	Aramayo <i>et al.</i> , 2005
19	<i>M. patachonica</i>	Argentina	38°44'54'' S	59°06'27'' W	Alberdi <i>et al.</i> , 1989
20	<i>M. patachonica</i>	Chile	51°29' S	72°28' W	Villavivencio <i>et al.</i> , 2016
21	<i>X. bahiense</i>	Minas Gerais - Br	19°35'34'' S	46° 56' 27'' W	de Melo <i>et al.</i> , 2005
22	<i>X. bahiense</i>	Bahia - Br	13°37'7,58'' S	43°45'11,49'' W	Costa da Silva, 2019
23	<i>X. bahiense</i>	Bahia - Br	13°54'34'' S	42° 50'58'' W	Lobo <i>et al.</i> , 2015
24	<i>X. bahiense</i>	Bahia - Br	10°55,52'12'' S	41° 3,24'24'' W	Lobo <i>et al.</i> , 2017
25	<i>X. bahiense</i>	Alagoas - Br	9°30'9''S	37°54'00.1'' W	Lima and Silva, 2016
26	<i>X. bahiense</i>	Pernambuco - Br	9°15' S	37°07'56''W	Silva, 2008
27	<i>X. bahiense</i>	Alagoas - Br	9°46'59'' S	36°43'0'' W	Dias Neto <i>et al.</i> , 2008
28	<i>X. bahiense</i>	Paraíba - Br	6°40'10'' S	35° 21' 47'' W	Kinoshita <i>et al.</i> , 2005
29	<i>X. bahiense</i>	Paraíba - Br	7°07'36,39'' S	36°07'48,38'' W	Araújo-Junior, 2015
30	<i>X. bahiense</i>	Natal - Br	5°04'48'' S	37° 37' 01'' W	Barbosa, 2013
31	<i>X. bahiense</i>	Natal - Br	5°35'20'' S	37°49'53'' W	Porpino <i>et al.</i> , 2004
32	<i>X. bahiense</i>	Ceará - Br	3°21'42'' S	39°49'54'' W	Ximenes, 2007
33	<i>X. bahiense</i>	Venezuela	11°0'0'' N	-69°49'59' W	Socorro, 2006