



**PALEOECOLOGIA DOS GRANDES CARNÍVOROS
(CARNIVORA: MAMMALIA) DO QUATERNÁRIO DO BRASIL**

Camila Bernardes Almeida Augusto Neves

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

Área de concentração: Biodiversidade Neotropical

Orientadores:

Prof. Dr. Leonardo dos Santos Avilla

Prof. Dr. Frederick John Longstaffe

PALEOECOLOGIA DOS GRANDES CARNÍVOROS
(CARNIVORA: MAMMALIA) DO QUATERNÁRIO DO BRASIL

Camila Bernardes Almeida Augusto Neves

Orientadores: Prof. Dr. Leonardo dos Santos Avilla e Prof. Dr. Frederick John
Longstaffe

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Instituto de Biociências, da Universidade
Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO, como parte dos requisitos necessários à
obtenção do título de Mestre em Ciências (Biologia).

Aprovada por:

Presidente: Dr. Leonardo dos Santos Avilla

Dra. Carla Terezinha Serio Abranches

Dr. Leopoldo Héctor Soibelzon

Dedicado em memória do meu avô Luigi Novello, e para os meus pais Maria Léa Bernardes A. Novello e Luiz Rafael Novello.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical do Instituto de Biociências lotado na Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (PPGBIO/UNIRIO) pela oportunidade de desenvolver esta pesquisa de Mestrado e pelo auxílio financeiro para a realização de minhas viagens às coleções e à congressos. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida. Aos meus orientadores, Dr. Leonardo dos Santos Avilla (Laboratório de Mastozoologia – LAMAS/UNIRIO) e Dr. Fred J. Longstaffe (Laboratory for Stable Isotope Science, University of Western Ontario – LSIS/UWO) por terem aceitado me orientar, por toda a dedicação e tempo concedidos durante essa etapa de meu amadurecimento científico, contribuindo com sugestões e críticas essenciais presentes neste trabalho. Ao MSc. Celso Lira Ximenes (Museu de Pré-História de Itapipoca), ao MSc. Carlos Luna (Museo de Paleontología, Universidad Nacional de Córdoba), ao Dr. Castor Cartelle Guerra (Museu de Ciências Naturais, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais), ao Dr. Leonardo S. Avilla, ao Dr. Mário Trindade Dantas (Universidade Federal de Sergipe), e ao Museu Universitario Tarija por concederem os espécimes das coleções sob suas responsabilidades que foram essenciais para esse estudo. Ao Laboratory for Stable Isotope Science (LSIS/UWO), coordenado pelo Dr. Fred J. Longstaffe (LSIS/UWO), pela oportunidade de aprendizagem da técnica de análise de isótopos estáveis e realização das análises isotópicas presentes nesse estudo. À Dra. Emily Webb, às doutorandas Karyn Olsen e Zoe Morris, às técnicas Grace Yau, Li Huang, Kim Law e Lisa Munro (LSIS/UWO) pelos ensinamentos e capacitação na preparação e análise do material utilizado nas análises isotópicas, além de bibliografia e discussões disponibilizadas que enriqueceram este estudo. Ao Museu de História Natural da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), à Dra. Deise Dias Rego Henriques e Sr. Sérgio Maia Vaz (Museu Nacional, Rio de Janeiro), ao Dr. Alejandro Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” – MACN), ao Dr. Leopoldo Héctor Soibelzon e Dr. Marcelo Reguero (Museo de La Plata – MLP) por permitirem acesso à coleção de mamíferos tanto fósseis como atuais sob suas responsabilidades. À Geóloga Nicolle Bellissimo, à Química Rachel Schwartz-Narbone, e ao MSc. Ryan Hladyniuk (LSIS/UWO), ao Dr. Mario Alberto Cozzuol (UFMG), ao Dr. Francisco Prevosti (MACN), à Dra. Gisele Regina Winck (Universidade Estadual do Rio de Janeiro), e ao MSc. Bruno Aquino

(Universidade Federal do Rio de Janeiro), pelas importantes sugestões e críticas presentes nas linhas desse trabalho. À doutoranda Dimila Mothé (Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Nacional/UFRJ) pela auxílio com bibliografia e sugestões pertinentes, ao MSc. Victor Hugo Dominato (UFRJ) pelo auxílio nas discussões sobre geologia e por ceder bibliografias pertinentes, às graduandas Shirley Rodrigues da Silva Sousa (LAMAS/UNIRIO) pelo auxílio nas visitas às coleções e Lidiane de Asevedo Silva (LAMAS/UNIRIO) pelas sugestões pertinentes. Ao Dr. Edwin Gonzalo Azero Rojas (UNIRIO) por permitir acesso ao laboratório de Química sob sua responsabilidade. Ao Dr. Mariano Merino (MLP) por ceder material para preparação dos espécimes. À bióloga Simone Letícia Belmonte, ao MSc. Marcio Ribeiro Rodrigues de Oliveira e à técnica Fernanda Santos (Instituto Nacional de Tecnologia/INT) por todo o auxílio prestado em relação às amostras. Aos paleontólogos MSc. Rodrigo Rocha Machado e Dra. Irma Yamamoto (Departamento Nacional de Produção Mineral/DNPM) pelo auxílio burocrático a respeito do envio de fósseis para o exterior. Aos membros da banca do meu seminário de Mestrado, Dr. Leonardo S. Avilla, Dr. Carlos Henrique Soares Caetano (UNIRIO) e Dra. Lílian Paglarelli Bergqvist (UFRJ) pelas críticas e sugestões que auxiliaram no direcionamento desse trabalho. Ao Dr. Leopoldo H. Soilbelzon (MLP) por ter cedido material para visitação e também por aceitar participar como membro da banca examinadora desse trabalho. E à Dra. Carla Terezinha Serio Abranches, pelas importantes sugestões e também por aceitar participar como membro da banca examinadora desse trabalho. Ao Dr. Leonardo S. Avilla e Dr. Carlos Augusto Assumpção de Figueiredo (UNIRIO) por terem aceitado participar como membros da banca examinadora desse trabalho. À Dra. Christina Wyss Castelo Branco (UNIRIO) e à secretária Giselle Barbosa Godinho por todo o auxílio burocrático prestado a mim enquanto aluna do PPGBio/UNIRIO. E ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (401812/2010-3, Edital MCT/CNPq n°32/2010 e Fortalecimento da Paleontologia Nacional/Edital 32/2010), pelo fomento concedido para os trabalhos de campo dos anos de 2011 e 2012 realizados em Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil, os quais permitiram a coleta de amostras utilizadas nesse estudo.

May your search through Nature lead you to yourself.

Placa de aviso em Sturtevant Falls, Big Santa Anita Canyon, EUA.

RESUMO**PALEOECOLOGIA DOS GRANDES CARNÍVOROS
(CARNIVORA: MAMMALIA) DO QUATERNÁRIO DO BRASIL**

Camila Bernardes Almeida Augusto Neves

Orientadores: Prof. Dr. Leonardo dos Santos Avilla e Prof. Dr. Frederick John Longstaffe

Resumo da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Instituto de Biociências, da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências (Biologia).

No Brasil, o canídeo *Protocyon troglodytes*, o tigre dentes-de-sabre *Smilodon populator* e o urso-de-focinho-curto *Arctotherium wingei*, eram os Carnívora de maior porte durante o Pleistoceno. *S. populator* e *P. troglodytes* são considerados hipercarnívoros, enquanto que *A. wingei* é considerado um omnívoro com tendência a herbivoria. A maioria das inferências paleoecológicas feitas para estas espécies são baseadas em suas morfologias crânio-dentárias. Contudo, características morfológicas estão intimamente associadas às afinidades sistemáticas de um grupo. Assim, estas nem sempre refletem, por exemplo, o verdadeiro hábito alimentar de uma espécie. Portanto, este estudo tem por objetivo inferir a paleoecologia dos grandes carnívoros pleistocênicos *Arctotherium wingei*, *Panthera onca*, *Protocyon troglodytes*, e *Smilodon populator* de localidades selecionadas na América do Sul, por meio de análises de isótopos estáveis de carbono e oxigênio. Os valores de isótopos de carbono demonstraram que os espécimes analisados viveram em regiões onde plantas C3 e C4 faziam parte da vegetação local. No entanto, não foi possível identificar diferenças entre as dietas das espécies ou entre as latitudes. Provavelmente porque a dieta de grandes carnívoros é raramente composta por apenas uma espécie. Os valores de isótopos estáveis de oxigênio da maioria dos espécimes analisados demonstraram um valor mais positivo em comparação às estimativas para a média estimada dos valores anuais de precipitação atuais de cada localidade. Isso pode indicar que estes exemplares viveram durante um período mais quente, como o Holoceno inicial. Neste período, mudanças climáticas sucessivas em direção a climas mais quentes e secos deram início a modificações na fitofisionomia da América do Sul. De todas as espécies analisadas, apenas *P. onca* permanece vivente e atualmente habita apenas florestas tropicais e subtropicais com recursos d'água permanentes. Sendo assim, é possível que as mudanças climáticas ocorridas no início do Holoceno tenham sido significativas na extinção de *A. wingei*, *P. troglodytes* e *S. populator*.

Palavras-chave: Carnívora, Pleistoceno, América do Sul, paleoecologia, isótopos estáveis

ABSTRACT**PALEOECOLOGY OF THE GREAT CARNIVORANS
(CARNIVORA: MAMMALIA) OF THE BRAZILIAN QUATERNARY**

Camila Bernardes Almeida Augusto Neves

Orientadores: Prof. Dr. Leonardo dos Santos Avilla e Prof. Dr. Frederick John Longstaffe

Abstract da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Instituto de Biociências, da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências (Biologia).

In Brazil, the canid *Protocyon troglodytes*, the saber-toothed cat *Smilodon populator* and the short-faced bear *Arctotherium wingei*, were the largest carnivorans during the Pleistocene. Accordingly, *S. populator* and *P. troglodytes* are considered as hypercarnivores, whereas *A. wingei* is considered an omnivore that fed mostly on plants. The majority of the paleoecological inferences made for these carnivoran species were based on craniodental morphology. However, morphological features are closely linked to the systematic affinities of a group, such that form not always reflects, for example, the true feeding habit of a species. Therefore, this study aims to infer the paleoecology of the large Pleistocene carnivorans *Arctotherium wingei*, *Panthera onca*, *Protocyon troglodytes*, and *Smilodon populator* from selected South American localities, through stable carbon and oxygen isotope analysis. The stable carbon isotope values showed that the analyzed specimens lived in a region where both C3 and C4 plants were present. However, it was not possible to identify differences in diet among species or among latitudes, probably because the diet of large carnivorans is rarely composed of only one species. The stable oxygen isotope values of most analyzed specimens were somewhat higher than the estimates of the current average annual values of precipitation for each analyzed site. This might indicate that these samples lived during a warmer period time, such as the Early Holocene. By the Early Holocene, successive shifts towards a warmer and drier climate started to modify the phytophysiognomy of South America. Of all the analyzed species, only *P. onca* remains as an extant that nowadays it inhabits subtropical and tropical forests with permanent water sources. Hence, it might be possible that the marked climatic shift that occurred by the Early Holocene was a significant factor leading to the extinction of *A. wingei*, *P. troglodytes* and *S. populator* by this time.

Key-Words: Carnivora, Pleistocene, South America, paleoecology, stable isotopes

LISTA DE SIGLAS

- C3** – Ciclo de Calvin
- C4** – Ciclo de Hatch-Slack
- CAM** – Ciclo do Metabolismo Ácido das Crassuláceas
- FTIR** – *Fourier Transform Infrared Spectroscopy*
- GIBA** – Grande Intercâmbio Biótico das Américas
- IC** – Índice de Cristalinidade
- IRMS** – *Isotope-ratio mass spectrometer*
- LGM** – *Last Glacial Maximum*
- LMWL** – *Local Meteoric Water Lines*
- OIPC** – *Online Isotopes in Precipitation Calculator*
- PLAH** – *Pleistocene Arc Hypothesis*
- pXRD** – *X-ray Powder Diffraction*
- rpm** – Revoluções por minuto
- SDTF** – *Seasonally Dry Tropical Forests*
- VPDB** – *Vienna PeeDee Belemnite*
- VSMOW** – *Vienna Standard Mean Ocean Water*

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama com os princípios básicos de um espectrômetro de massa.....	18
Figura 2. Exemplos das amostras utilizadas nesse estudo	27
Figura 3. Exemplos das amostras utilizadas nesse estudo	28
Figura 4. Mapa de distribuição de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas no Pleistoceno Tardio e correlação com as amostras analisadas.....	56
Figura 5. Mapa de distribuição de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas no Holoceno Inicial correlação com as amostras analisadas.....	57

LISTA DE QUADROS E TABELAS

Quadro 1 – Lista dos materiais analisados neste estudo.....	26
Tabela 1 – Índices de cristalinidade do material analisado.....	38
Tabela 2 – Resultados dos isótopos estáveis de carbono.....	44
Tabela 3 – Resultados dos isótopos estáveis de oxigênio.....	51
Quadro 2 – Lista dos trabalhos de palinologia e isótopos estáveis utilizados nas interpretações ambientais deste estudo.....	58

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	14
1.1 Isótopos estáveis.....	17
1.1.1 Isótopos estáveis na Natureza.....	19
1.1.2 Isótopos estáveis em mamíferos.....	21
2 OBJETIVOS.....	25
2.1 Objetivos gerais.....	25
2.2 Objetivos específicos.....	25
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	25
3.1 Preparação das amostras.....	29
3.2 Teste de diagênese.....	29
3.3 Extração de colágeno.....	31
3.4 Análise de isótopos de carbono	32
3.5 Análise de isótopos de oxigênio do fosfato.....	34
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	37
4.1 Diagênese.....	37
4.2 Isótopos de carbono.....	39
4.2.1 <i>Smilodon populator</i>	42
4.2.2 <i>Arctotherium wingei</i>	43
4.2.3 <i>Panthera onca</i>	43
4.2.4 <i>Protocyon troglodytes</i>	43
4.3 Isótopos de oxigênio.....	45
4.3.1 Tanque do Jirau, Itapipoca, Ceará, Brasil.....	45
4.3.2 Fazenda Charco, Poço Redondo, Sergipe, Brasil.....	47
4.3.3 Toca dos Ossos, Ouro-lândia, Bahia, Brasil.....	47
4.3.4 Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil.....	47
4.3.5 Gameleira, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.....	48
4.3.6 Valle de Tarija, Tarija, Bolívia.....	49
4.3.7 Pampa Vaca Corral, Córdoba, Argentina.....	50
4.4 O Último Máximo Glacial e a extinção da Megafauna.....	52

5 CONCLUSÕES.....	59
6 REFERÊNCIAS.....	60
APÊNDICE A - Espectrogramas de FTIR e pXRD de duas amostras analisadas.....	81

1 INTRODUÇÃO

A ordem Carnivora compreende 13 famílias viventes e duas extintas, agrupadas nas subordens Feliformia e Caniformia (GOSWAMI & FRISCIA, 2010). Apesar dos nomes destas subordens evocarem a idéia de grande similaridade entre os táxons que as compreendem, este é um grupo altamente diversificado taxonomicamente, morfológicamente, e ecologicamente (WESLEY-HUNT & FLYNN, 2005; GOSWAMI & FRISCIA, 2010).

O registro mais antigo de um carnívoro basal é do Paleoceno inicial da América do Norte (FOX & YOUZWYSHYN, 1994). Durante a irradiação do grupo, os carnívoros ocuparam todos os continentes, exceto pela Austrália e Antártica (GOSWAMI & FRISCIA, 2010). Na América do Sul, a história evolutiva dos Carnivora é recente e faz parte do Grande Intercâmbio Biótico das Américas (GIBA) (WOODBURNE, 2010).

O GIBA foi um evento biogeográfico de grandes proporções resultante da conclusão do soergimento do Istmo do Panamá, e no qual ocorreu o intercâmbio entre mamíferos terrestres da América do Norte e Sul durante o Neógeno (WEBB, 1976; MARSHALL *et al.*, 1982; WOODBURNE, 2010). Até o Mioceno médio, os marsupiais da ordem Sparassodonta eram os únicos mamíferos terrestres que ocupavam o nicho de carnívoros na América do Sul (WEBB, 2000). Neste período, a América do Sul encontrava-se isolada dos demais continentes. Contudo, iniciava-se o aparecimento de diversas ilhas na região onde atualmente a América Central é localizada (COATES *et al.*, 2004). Estas ilhas eram parte do soergimento do Istmo do Panamá, um evento tectônico que teve seu início durante o Oligoceno tardio (COATES *et al.*, 2004).

De acordo com Woodburne (2010), atividades tectônicas nesta região durante o Mioceno tardio resultaram num amplo soergimento do Istmo Centro-americano (incluindo o Panamá). A porção de terra parcialmente soergida teria permitido a primeira dispersão de um mamífero holártico para o sul, que foi realizada por um procionídeo. Isto é evidenciado pelo registro fóssilífero de *Cyonasua* (Ameghino, 1885) (Procyonidae), táxon irmão do norte-americano *Arctonasua* (Baskin, 1982), do Mioceno tardio da Argentina e do Peru (SOIBELZON & PREVOSTI, 2007; CIONE *et al.*, 2007; WOODBURNE, 2010).

A diversidade de sparassodontes coincidentemente declinou com o aparecimento dos primeiros procionídeos. No entanto, a princípio, a extinção dos Sparassodonta no

Plioceno médio não se deu por exclusão competitiva com os Carnivora (FORASIEPI *et al.*, 2007; PREVOSTI *et al.*, 2011). Os primeiros carnívoros sul-americanos eram animais omnívoros e de pequeno porte (massa corporal < 7kg), e mesmo os procionídeos de grande porte (massa corporal > 15kg) do Plioceno médio são considerados omnívoros. Por outro lado, os Sparassodonta eram primariamente compostos por táxons hipercarnívoros, ou seja, espécies cuja dieta é composta por 70% ou mais de vertebrados, majoritariamente mamíferos (HOLLIDAY & STEPPAN, 2004; PREVOSTI *et al.*, 2011).

Os primeiros registros sul-americanos de Carnivora a ocuparem os nichos de hipercarnivoria e mesocarnivoria (espécies com dieta composta principalmente de vertebrados, mas que também inclui outros tipos de alimentos) iniciam-se somente no Plioceno tardio. Contudo, estes animais eram de pequeno porte (PREVOSTI *et al.*, 2011). Os grandes carnívoros só adentraram a América do Sul há aproximadamente 1,8 Milhões de anos (Pleistoceno Inicial-Pleistoceno Médio) (WOODBURNE, 2010).

No Brasil, o canídeo *Protocyon troglodytes* (Lund, 1838), o tigre dentes-de-sabre *Smilodon populator* (Lund, 1842) e o urso-de-focinho-curto *Arctotherium wingei* (Lund, 1839), eram os carnívoros de maior porte durante o Pleistoceno (PREVOSTI & VIZCAÍNO, 2006). *P. troglodytes* era um grande canídeo hipercarnívoro (15-30kg) que provavelmente caçava em bandos, predando animais de médio a grande porte tais como equídeos, toxodontes, gonfoterídeos e preguiças-gigantes (PREVOSTI *et al.*, 2009; PREVOSTI & SCHUBERT, no prelo). *S. populator* tinha massa corpórea estimada em 220-360kg e também é considerado um hipercarnívoro que predava especialmente mamíferos de médio porte, como tatus gigantes, equídeos, gliptodontes de menor porte, e juvenis de espécies maiores tais como a preguiça-gigante *Megatherium americanum* (Cuvier, 1796) (CHRISTIANSEN & HARRIS, 2005; PREVOSTI & VIZCAÍNO, 2006; VIZCAÍNO *et al.*, 2009). Apesar de *A. wingei* ser a menor espécie do gênero *Arctotherium*, este urso poderia pesar até 150kg (SOIBELZON & TARTARINI, 2009). Ao contrário de *P. troglodytes* e *S. populator*, *A. wingei* era possivelmente um omnívoro com tendência a herbivoria (FIGUEIRIDO & SOIBELZON, 2010).

Tradicionalmente, as inferências paleoecológicas para as espécies de Carnivora citadas acima são baseadas em morfologia crânio-dentária (ex.: PREVOSTI & VIZCAÍNO, 2006; FIGUEIRIDO & SOIBELZON, 2010; VIZCAÍNO *et al.*, 2009). De fato, a morfologia pode ser utilizada como uma importante ferramenta para se obter informações a respeito de padrões funcionais e comportamentais. Contudo, as

características morfológicas também estão intimamente relacionadas às afinidades sistemáticas de um grupo (THOMASON, 1997; GOILLOT *et al.*, 2009). Todavia, outras técnicas podem ser utilizadas para complementar e corroborar análises morfofuncionais de táxons extintos, como as técnicas de microdesgaste (GOILLOT *et al.*, 2009), análises de elementos-traço e isótopos estáveis, e métodos mais indiretos como a tafonomia (SHIPMAN, 1981; PÉREZ-CLAROS & PALMQVIST, 2008).

A maior parte dos estudos de paleodieta da megafauna pleistocênica sul-americana está concentrada nos ungulados, possivelmente devido a uma maior abundância de espécimes disponíveis para estudo se comparados aos restos fósseis atribuídos à Carnivora (AVILLA *et al.*, 2012). Quando se trata de estudos com isótopos estáveis, este número é ainda menor. Até o momento, há apenas um estudo publicado utilizando a análise de isótopos estáveis para inferir a dieta de *P. troglodytes* (PREVOSTI & SCHUBERT, no prelo) e nenhum para *S. populator* ou *A. wingei*.

A utilização de isótopos estáveis em paleoecologia baseia-se na variação natural da composição de isótopos estáveis nos animais (Koch, 2007). A ingestão de água e alimentos juntamente com os processos fisiológicos de cada animal, deixam uma impressão geoquímica nos componentes inorgânicos (bioapatita) e orgânicos (colágeno) de seus ossos e dentes, além de outros tecidos (CLEMENTZ *et al.*, 2009). As diferenças nas composições de isótopos estáveis de carbono entre os vertebrados são derivadas de seus alimentos. Os isótopos de carbono estão intimamente relacionados aos caminhos fotossintéticos (Ciclo de Calvin ou C3, Ciclo de Hatch-Slack ou C4, e Ciclo do Metabolismo Ácido das Crassuláceas ou CAM) utilizados pelas plantas e outros organismos fotossintéticos para fixar carbono. Essas composições permanecem conservadas ao longo da teia alimentar com pouca mudança (fracionamento) (KOCH, 2007; MARSHALL *et al.*, 2007). As composições de isótopos estáveis de oxigênio dos tecidos dos mamíferos são derivadas da ingestão de água do ambiente e através dos alimentos (KOCH, 2007). O ciclo hidrológico, a temperatura e a umidade relativa influenciam a distribuição de isótopos de oxigênio da água na Terra. O resultado é que áreas geograficamente diferentes têm sinais distintos de isótopos de oxigênio pelo planeta (MARSHALL *et al.*, 2007). Sendo assim, os isótopos estáveis de carbono e oxigênio são ferramentas importantes na inferência de preferências alimentares e hábitos de mamíferos extintos, já que as composições isotópicas irão variar com a dieta, o local e o ecossistema (KOCH, 2007).

1.1 Isótopos estáveis

Isótopos são átomos de um elemento químico que possuem o mesmo número de prótons e elétrons, mas números diferentes de nêutrons (RUNDEL *et al.*, 1988; FRY, 2006). Quando o número de nêutrons (N) e o número de prótons (Z) são similares ($N/Z \leq 1.5$), um isótopo tende a ser estável (SULZMAN, 2007). Assim, os isótopos estáveis são átomos energeticamente estáveis e que não decaem com o tempo, ao contrário dos isótopos radioativos (RUNDEL *et al.*, 1988; FRY, 2006; SULZMAN, 2007).

O número de elétrons orbitando um átomo controla as reações químicas que afetam o átomo. No entanto, a velocidade da reação e a resistência das ligações químicas são controladas pela massa atômica, que determina a energia vibracional do núcleo do átomo. A razão pela qual a diferença entre massas leva à diferenças no comportamento físico de um átomo, é que a energia cinética é constante em uma temperatura fixa para um dado elemento (ou grupo de elementos, a molécula). Sendo assim, isótopos mais pesados de um elemento (ou seja, contendo mais nêutrons), e as moléculas que os contém, irão se deslocar mais lentamente que as moléculas do mesmo elemento contendo isótopos mais leves (que possuem menos nêutrons) (FRY, 2006; SULZMAN, 2007). A energia vibracional de uma molécula também determina o comportamento dos isótopos. A molécula contendo o isótopo pesado possui menos energia e vibra com menor intensidade, formando ligações moleculares mais estáveis e fortes. Assim, as ligações moleculares entre isótopos mais leves são mais facilmente quebradas do que as ligações de isótopos pesados. Diferenças na velocidade e força das ligações entre isótopos e moléculas levam a fracionamentos – diferenças isotópicas entre um composto inicial e o produto de uma transformação química (SULZMAN, 2007).

Existem dois mecanismos principais que levam ao fracionamento isotópico: equilíbrio (também conhecido como termodinâmica ou troca) e cinética. Reações de equilíbrio de fracionamento isotópico referem-se a diferenças na distribuição dos isótopos entre as substâncias químicas (reagente versus produto) ou fases (ex.: vapor versus líquido) em reações balanceadas. A temperatura determina o quão diferentes serão as massas iniciais e finais em reações de equilíbrio de fracionamento. As maiores diferenças de massa ocorrem nas menores temperaturas. Efeitos isotópicos cinéticos ocorrem em reações irreversíveis ou unidirecionais, tais como a evaporação em um sistema aberto onde o vapor d'água desloca-se para longe da fonte de água líquida. Reações cinéticas de fracionamento isotópico são normalmente grandes e resultam no

isótopo mais leve se acumulando no produto, pois os átomos e moléculas mais leves se deslocam com maior rapidez (SULZMAN, 2007).

Para determinar a composição de isótopos estáveis de um material é necessário utilizar um espectrômetro de massa de razões isotópicas (*Isotope-ratio mass spectrometer* – IRMS). Esse instrumento separa átomos ou moléculas carregados de acordo com suas massas e de acordo com seus deslocamentos em campos magnéticos e/ou elétricos (RUNDELL *et al.*, 1988; HOEFS, 2009). As amostras são primeiramente sujeitas à combustão ou pirólise para produzir um gás adequado para introdução no IRMS. Os átomos ou moléculas de gás são ionizados positivamente na fonte do IRMS e, então, acelerados para que equalizem suas energias cinéticas. Em seguida, os íons são defletidos por um campo magnético, onde os íons mais leves e/ou mais positivos são mais facilmente defletidos do que os íons mais pesados e/ou menos positivos. A trajetória do feixe de íons passando através da máquina é então detectada por um computador (Fig. 1; HOEFS, 2009; BEN-DAVID & FLAHERTY, 2012).

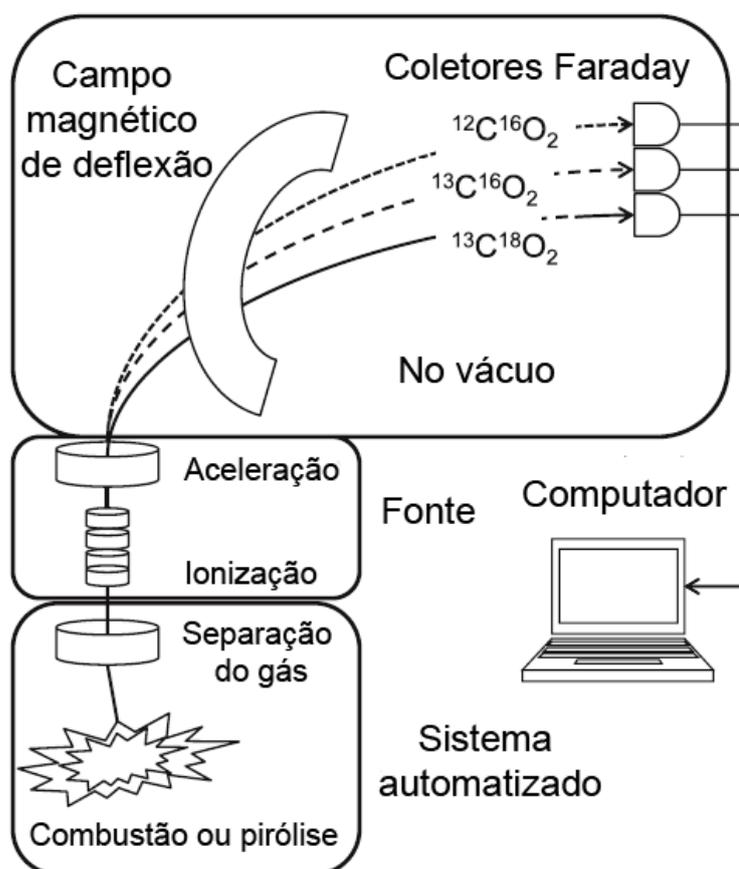


Figura 1 – Diagrama demonstrando os princípios básicos de um espectrômetro de massa e as etapas para a mensuração da composição isotópica de uma amostra (Adaptado de BEN-DAVID & FLAHERTY, 2012).

Existem dois tipos básicos de IRMS, o de sistema duplo de admissão (*dual inlet*) e o de fluxo contínuo. O sistema duplo de admissão é geralmente mais preciso por permitir que sejam feitas mensurações diretas e repetidas, em condições idênticas de temperatura e pressão, tanto das amostras quanto dos padrões. O sistema de fluxo contínuo permite a análise de amostras de diversos tipos (ex.: ar atmosférico, solo, folhas) para obter informações isotópicas dentro de uma mistura. Contudo, nesse sistema não há um reservatório para cada amostra de gás, de tal forma que o pulso de gás produzido para uma determinada amostra pode ser mensurado apenas uma vez por análise (RUNDELL, 1988; SULZMAN, 2007).

Uma vez que as taxas de isótopos são mensuradas, os valores de delta (δ) devem ser calculados. O valor de δ denota a diferença na razão isotópica mensurada entre as amostras e um padrão durante a análise. Os padrões internacionais de referência para oxigênio, carbono e nitrogênio são *Vienna Standard Mean Ocean Water* (VSMOW), *Vienna PeeDee Belemnite* (VPDB) e ar atmosférico (AIR), respectivamente. Grande parte dos laboratórios possuem seus próprios padrões internos, os quais são calibrados de acordo com estes padrões internacionais (FRY, 2006; HOEFS, 2009).

As composições de isótopos estáveis são calculadas utilizando a seguinte fórmula: $\delta^A X = [(R_{amostra} / R_{padr\tilde{a}o} - 1)]$, onde X corresponde ao elemento que está sendo analisado (ex.: carbono – C), A é, normalmente, o isótopo pesado deste elemento (ex.: 13 para C) e R é a razão entre o isótopo pesado e o isótopo leve (ex.: $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) de X. Aos padrões internacionais é atribuído o valor de δ igual a 0‰. Se o valor de δ de uma amostra é negativo, significa que, para aquele elemento, a amostra contém menos isótopos pesados (ou seja, está empobrecida de isótopos pesados) em relação ao padrão. Uma amostra com um valor de δ positivo contém mais isótopos estáveis pesados (isto é, enriquecida em isótopos pesados) em relação ao padrão.

1.1.1 Isótopos estáveis na Natureza

Os elementos químicos e seus isótopos circulam através da biosfera. As maiores e principais fontes de isótopos são a atmosfera e o oceano. A atmosfera é a principal fonte para a circulação global de isótopos de nitrogênio. No sistema atmosfera-hidrosfera-biosfera, a água do oceano é o “ponto de partida” para a circulação de isótopos de hidrogênio e oxigênio, assim como para o carbono via carbono inorgânico dissolvido (FRY, 2006).

O ciclo do carbono envolve trocas ativas de CO₂ entre a atmosfera, os ecossistemas terrestres e a superfície oceânica (FRY, 2006). Desde o início da Revolução Industrial, no século XVIII, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do CO₂ atmosférico vêm decaindo (efeito Suess) devido à combustão de combustíveis fósseis além da combustão de biomassa e da decomposição dos organismos. Atualmente, o empobrecimento de $\delta^{13}\text{C}$ do CO₂ atmosférico é *ca.* 2‰ (MARSHALL *et al.*, 2007; SCHWARCZ & SCHOENINGER, 2011; HOLDEN *et al.*, 2012).

A fotossíntese é uma das principais reações que controlam a circulação de isótopos de carbono na Terra. Variações espaciais no $\delta^{13}\text{C}$ das plantas refletem o clima, a disponibilidade de água, o tipo de bioma e a distribuição das plantas (SUITS *et al.*, 2005). As plantas são empobrecidas em ¹³C em relação ao CO₂ atmosférico. Durante a fotossíntese, a maioria dos processos físicos e enzimáticos discrimina o ¹³C em favor do ¹²C. O balanço entre ¹³C e ¹²C durante a fixação de carbono varia de acordo com o caminho fotossintético de cada planta – C3, C4 e CAM. A utilização de isótopos de carbono para discernir plantas C4 e CAM é dificultada graças às similaridades entre estas duas vias metabólicas (FRY, 2006; KOCH, 2007). A temperatura é o principal mecanismo que controla a variação na razão entre plantas C3/C4 em diferentes latitudes, em um determinado tempo e nível de CO₂ atmosférico (SELTZER *et al.*, 2000). Plantas C3 – árvores, arbustos, ervas e gramíneas de ambientes frios – são as mais abundantes no planeta e seus valores isotópicos variam de –35‰ a –22‰; *ca.* –27‰. Plantas C4 – principalmente gramíneas de ambientes quentes, mas também dicotiledôneas e junças – têm valores de $\delta^{13}\text{C}$ de –19‰ a –9‰; *ca.* –13‰ (KOCH, 2007; MARSHALL *et al.*, 2007). As plantas também utilizam nitrogênio para fins metabólicos. A profundidade das raízes e a mineralização e nitrificação microbiana do solo, a simbiose micorrízica, e o tipo de utilização da água pela planta, influenciam os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas (BEN-DAVID & FLAHERTY, 2012).

O ciclo hidrológico, a temperatura e a umidade relativa afetam a distribuição de isótopos de oxigênio e hidrogênio da água pelo planeta. O oceano é o ponto de partida para a distribuição global desses isótopos. A composição atual da água oceânica é razoavelmente constante, com valores de δ próximos a 0‰. Águas oceânicas de outrora também são consideradas a terem valores de *ca.* 0‰ ± 1 ou 2‰ (HOEFS, 2009). Todos os processos de evaporação e condensação possuem uma relação conhecida como Linha da Água Meteorica Global (*Global Meteoric Water Line*), onde os isótopos de hidrogênio são fracionados em proporção aos isótopos de oxigênio. Isso ocorre pois

existe uma diferença correspondente nas pressões de vapor entre H_2O e ^2HO , e entre H_2^{16}O e H_2^{18}O (CRAIG, 1961).

A distribuição global de massas de ar carregando isótopos de hidrogênio e oxigênio é influenciada pela Circulação de Hadley, que surge a partir das diferenças que ocorrem no aquecimento solar do equador em direção aos pólos. Próximo ao equador, as massas de ar quentes e úmidas ascendem em grandes altitudes na e, conforme estas se movem em direção aos pólos, perdendo calor e umidade, as massas descendem nas regiões subtropicais ($\sim 30^\circ$ de latitude) e então retornam ao equador em baixas altitudes (próximas à superfície terrestre/oceânica) (GUIDO, 2008).

A água que evapora da superfície do oceano é enriquecida em H e ^{16}O , pois as moléculas de H_2^{16}O têm maior pressão de vapor que as moléculas de ^2HO e H_2^{18}O . Quando o vapor esfria e o ponto de condensação é atingido, a precipitação cai enriquecida em isótopos pesados de ^{18}O e ^2H (Condensação de Rayleigh). Conforme as massas de ar se movimentam em direção aos pólos, o vapor remanescente se torna cada vez mais empobrecido em isótopos pesados (HOEFS, 2009).

As razões entre os isótopos de oxigênio e hidrogênio da precipitação de uma região em particular, expressadas pela Linha de Água Meteorológica Local (*Local Meteoric Water Lines* – LMWL), estão intimamente relacionadas com as variações climáticas geográficas e sazonais daquele local (MARSHALL *et al.*, 2007; MCGUIRE & MCDONNELL, 2007). Diferenças geográficas na composição isotópica de hidrogênio e oxigênio estão relacionadas com as características ambientais de um local, tais como latitude, altitude, distância da costa, quantidade de precipitação, e temperatura do ar próxima à superfície (HOEFS, 2009). A precipitação e as águas doces de superfície (água meteorológica) que são empobrecidas em isótopos pesados de hidrogênio e oxigênio são típicas de locais de alta latitude, alta altitude e de temperaturas baixas, enquanto que regiões em latitudes baixas, altitudes baixas, e de temperaturas quentes contêm águas meteorológicas enriquecidas em ^2H e ^{18}O . Assim, mensurações nas composições de isótopos de oxigênio e hidrogênio de águas meteorológicas de uma região podem ser utilizadas para compreender as condições climáticas de um determinado local, em um determinado tempo (MCGUIRE & MCDONNELL, 2007).

1.1.2 Isótopos estáveis em mamíferos

Os tecidos de todos os organismos vivos são compostos por moléculas que foram absorvidas ou ingeridas do ambiente e/ou que foram sintetizadas pelo próprio

organismo. Todos os tecidos animais, incluindo os tecidos rígidos, contêm carbono, oxigênio e nitrogênio, que são obtidos através do alimento e da água ingeridos e do ar respirado (FRICKE, 2007). A maioria destas moléculas é rotulada com isótopos estáveis, cujas abundâncias relativas variam na Natureza (SCHWARCZ & SCHOENINGER, 2011). Assim, ao analisar os tecidos de plantas e animais, nós podemos compreender o ambiente e a ecologia desses organismos enquanto em vida (MACFADDEN *et al.*, 1999; KOCH, 2007; SCHWARCZ & SCHOENINGER, 2011).

Os tecidos esqueléticos dos vertebrados compreendem tanto componentes inorgânicos quanto orgânicos. O osso é um tecido conectivo especializado composto principalmente por fosfato de cálcio (inorgânico) na forma de hidroxiapatita – $\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3)_3(\text{OH}, \text{CO}_3)$ – e fibras de colágeno (orgânico) (KOCH, 2007; KARDONG, 2010). Os dentes são derivados de tecidos embrionários da epiderme e derme, e consistem de dois tipos principais de materiais: esmalte e dentina. O esmalte é o tecido mais duro e mineralizado nos vertebrados (KARDONG, 2010). Este tecido é praticamente todo composto por hidroxiapatita, com o restante sendo água e traços de compostos orgânicos. O esmalte se forma na superfície da coroa do dente e, exceto por mamíferos com dentes hipsodontes (isto é, que crescem por toda a vida), o esmalte não possui deposição contínua na coroa após a erupção do dente (UNGAR, 2010). A dentina tem uma composição química similar ao osso, mas é um tecido mais compacto e rígido. Sua composição é cerca de 70% de hidroxiapatita, 20% de fibras de colágeno com traços de outras proteínas, e 10% de água (UNGAR, 2010). A dentina forma a maior parte do corpo do dente, sendo limitada pelo esmalte e pelo cimento, e também formam as paredes da cavidade pulpar. Mesmo após a erupção do dente, a aposição diária de dentina (conhecida como as “linhas incrementais de von Ebner”) é realizada lentamente por toda a vida do indivíduo. Conforme o animal envelhece, a produção contínua de dentina reduz a cavidade pulpar e a capacidade regenerativa do tecido pelas células germinativas (odontoblastos) (MITSIADIS & DE BARI, 2008; KARDONG, 2010).

As assinaturas isotópicas de carbono, oxigênio e nitrogênio dos mamíferos refletem suas dietas juntamente com o subsequente fracionamento isotópico durante os processos fisiológicos (necessários para assimilar estes substratos e descartar os resíduos de seus produtos). Assim, as composições isotópicas dos tecidos dos mamíferos são fracionadas em relação às suas dietas (BEN-DAVID & FLAHERTY, 2012).

Os isótopos de carbono e nitrogênio no colágeno do osso são supridos quase que totalmente pelo conteúdo proteico de suas dietas. Aminoácidos essenciais (AAs) são encaminhados para os tecidos protéicos diretamente dos alimentos, mas dependendo da dieta, AAs não-essenciais também podem ser encaminhados para o tecido ou serem sintetizados pelo organismo. Em teoria, animais cujas dietas são compostas por uma grande quantidade de proteína (ex.: carnívoros) encaminham o carbono da proteína da dieta diretamente para seus tecidos protéicos. Animais com dieta com pouca proteína (ex.: herbívoros) também encaminham a proteína de seus alimentos para o tecido protéico. No entanto, adicionalmente, esses animais necessitam sintetizar novos AAs não-essenciais a partir dos lipídios e carboidratos de suas dietas (CROWLEY *et al.*, 2010). Ainda, animais com dietas ricas em proteína ingerem uma quantidade de nitrogênio que excede as necessidades de seus tecidos. Assim, estes eliminam o excesso de nitrogênio de seus corpos em forma de uréia. Animais com dietas pobres em proteína utilizam a maior parte do nitrogênio de seus alimentos e, portanto, a eliminação de nitrogênio através da uréia é menor. Tais diferenças entre os tipos de dieta são refletidas em quantidades distintas de fracionamento entre os isótopos de nitrogênio e carbono no colágeno (KOCH, 2007). Em carnívoros, o colágeno é enriquecido por ^{13}C em 0‰ a 2‰ e por ^{15}N em 3‰ a 5‰ em relação aos herbívoros (BOCHERENS & DRUCKER, 2003).

O carbonato estrutural contido na bioapatita de um animal geralmente reflete a mistura proporcional do carbono proveniente de todos os macronutrientes assimilados em sua dieta. O carbono total de toda a dieta é encaminhado para a bioapatita através do bicarbonato na corrente sanguínea (KOCH, 2007; KELLNER & SCHOENINGER, 2007; CLEMENTZ *et al.*, 2009). As diferenças nas razões de isótopos de carbono nos tecidos rígidos dos mamíferos são variáveis de acordo com o nicho trófico ocupado pelo animal. Herbívoros normalmente possuem um enriquecimento de 14‰ em ^{13}C no carbonato estrutural em relação às plantas que foram consumidas. Em carnívoros (mas também em porcos, primatas e alguns roedores), esse enriquecimento é de 9‰ na bioapatita em relação à suas dietas (TYKOT *et al.*, 2009; PUSHKINA *et al.*, 2010). Dessa forma, se uma amostra de osso de um carnívoro possui um valor de $\delta^{13}\text{C}$ do carbonato estrutural ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$) de -10‰, por exemplo, a composição de isótopo de carbono de sua dieta é, na realidade, *ca.* -19‰.

A bioapatita também reflete os fluxos de oxigênio no organismo. Grande parte dos fluxos de oxigênio em mamíferos terrestres vêm da água ingerida e da água presente

em seus alimentos (>50%); ademais, a captação de oxigênio inclui a inspiração de O₂ e de vapor d'água (KOCH, 2007). A composição de $\delta^{18}\text{O}$ da bioapatita de mamíferos é formada em temperatura corpórea constante (~37°C) através dos fluidos corpóreos dos quais o carbonato estrutural (CO₃) e o fosfato (PO₄) precipitam. Enzimas presentes no sangue são responsáveis pelas trocas de isótopos de oxigênio entre o fluido corpóreo e a bioapatita. A anidrase carbônica catalisa a troca de isótopos de oxigênio entre o carbonato da bioapatita e o dióxido de carbono e bicarbonato do sangue. ATPases catalisam a troca de isótopos de oxigênio entre o fosfato da bioapatita e o fluido corpóreo (BRYANT *et al.*, 1996). O fracionamento entre o valor de $\delta^{18}\text{O}$ do fosfato e a água corpórea é *ca.* 18‰, e entre o fosfato e o carbonato estrutural é *ca.* 8‰ (KOCH, 2007).

Em uma determinada região, mamíferos que ocupam habitats abertos tendem a ingerir água do ambiente que têm valores mais positivos de $\delta^{18}\text{O}$ em comparação àqueles que vivem em uma região mais fria, úmida e de floresta. Ainda, há uma variação na composição de isótopos de oxigênio da água presente nas folhas das plantas. As folhas são mais enriquecidas em ¹⁸O que as águas meteóricas locais devido a evapotranspiração. Assim, carnívoros que consomem principalmente tecidos animais (proteínas) e necessitam obrigatoriamente ingerir água do ambiente, possuem valores de $\delta^{18}\text{O}$ mais baixos em comparação aos herbívoros do mesmo local que, além de ingerirem água do ambiente, também ingerem água dos tecidos das plantas que consomem (LUZ *et al.*, 1984; SPONHEIMER & LEE-THORP, 2001; KOCH, 2007).

A composição isotópica de C, O e N dos tecidos pode mudar com o passar do tempo (com os mais metabolicamente ativos se alterando primeiro) por diversas razões além da dieta. Amamentação, desmame, hibernação e mudanças ambientais são exemplos de eventos que podem ocorrer ao longo da vida de um animal e que produzem diferentes sinais isotópicos, para todos os tecidos ou para tecidos específicos do indivíduo (BOCHERENS *et al.*, 1994; KOCH, 2007; SCHWARCZ & SCHOENINGER, 2011; BEN-DAVID & FLAHERTY, 2012).

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivos gerais

Esta dissertação tem por objetivo inferir a paleoecologia dos grandes carnívoros pleistocênicos *Arctotherium wingei*, *Panthera onca*, *Protocyon troglodytes*, e *Smilodon populator* de localidades selecionadas da América do Sul, especialmente do Brasil.

2.2 Objetivos específicos

Os objetivos específicos deste estudo são:

- Verificar se há diferenças intraespecíficas entre as dietas das espécies analisadas;
- Verificar se há um padrão latitudinal na dieta dessas espécies;
- Explorar as possíveis causas de extinção de algumas das espécies analisadas;
- Identificar um possível padrão no gradiente ambiental durante o Pleistoceno tardio da América do Sul.

3 MATERIAL E MÉTODOS

O material analisado neste estudo consistiu de *ca.* 3 gramas de fragmentos de ossos e dentes de indivíduos adultos de *A. wingei*, *P. onca*, *P. troglodytes* e *S. populator* de diversas localidades da América do Sul (Quadro 1; Figs. 2 & 3). Os espécimes são provenientes de diferentes tipos de depósitos sedimentares, incluindo cavernas cársticas, depósitos fluviais e tanques do Pleistoceno médio ao tardio. O material listado no Quadro 1 é parte das seguintes coleções: Laboratório de Mastozoologia, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (UNIRIO-PM); Laboratório de Paleontologia, Universidade Federal de Sergipe, Sergipe, Brasil (LPUFS); Museu de Ciências Naturais, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Minas Gerais, Brasil (MCL); Museu de Pré-História de Itapipoca, Ceará, Brasil (MUPHI); Museo Camin Cosquin, Córdoba, Argentina (CC-PZ); e Museo Universitario Tarija, Tarija, Bolívia (MUT). Todas as análises isotópicas foram realizadas no *Laboratory for Stable Isotope Science*, coordenado pelo Dr. Fred J. Longstaffe na University of Western Ontario em London, Ontario, Canadá.

Quadro 1 – Material pleistocênico amostrado de diversas localidades da América dos Sul para a análise de isótopos estáveis.

Espécie	Número de tombo	Material	Localidade	Peso⁽³⁾
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2451 & 2455	osso ⁽¹⁾ e dente ⁽²⁾	Tanque do Jirau, Itapipoca, CE, Brasil (3°S)	osso 0,27; dentina 1,14; esmalte 0,04
<i>Smilodon populator</i>	LPUFS 4832	osso e dente	Fazenda Charco, Poço Redondo, SE, Brasil (9°S)	osso 0,3; dentina 0,02; esmalte 0,03
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7143	osso e dente	Toca dos Ossos, Ourolândia, BA, Brasil (10°S)	osso 0,07; dentina 0,17; esmalte 0,01
<i>Arctotherium wingei</i>	UNIRIO-PM 1022	dente	Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, TO, Brasil (12°S)	dentina 0,05; esmalte 0,16
<i>Panthera onca</i>	UNIRIO-PM 1043	dente	Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, TO, Brasil (12°S)	dentina 0,44; esmalte 0,04
<i>Procyon troglodytes</i>	MCL 7206	osso e dente	Gruta de Pedro Leopoldo, Lagoa Santa, MG, Brasil (19°S)	osso 0,04; dentina 0,04; esmalte 0,03
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7210-02	dente	Gameleira, Belo Horizonte, MG, Brasil (19°S)	dentina 0,62
<i>Arctotherium wingei</i>	MCL 7290-2	osso e dente	Gameleira, Belo Horizonte, MG, Brasil (19°S)	osso 0,18; dentina 0,01; esmalte 0,04
<i>Arctotherium wingei</i>	MUT 271	dente	Valle de Tarija, Tarija, Bolívia (21°S)	dentina 2,83; esmalte 0,03
<i>Procyon cf. troglodytes</i>	MUT 276	osso e dente	Valle de Tarija, Tarija, Bolívia (21°S)	osso 1,42; dentina 2,25; esmalte 0,03
<i>Smilodon populator</i>	CC-PZ 103	osso e dente	Pampa Vaca Corral, Córdoba, Argentina (31°S)	osso 0,32; dentina 1,10; esmalte 0,0004

^(1,2) Amostra de diferentes indivíduos, MUPHI 2451 e MUPHI 2455, respectivamente; ⁽³⁾ Peso das amostras em gramas após limpeza e separação dos tecidos.

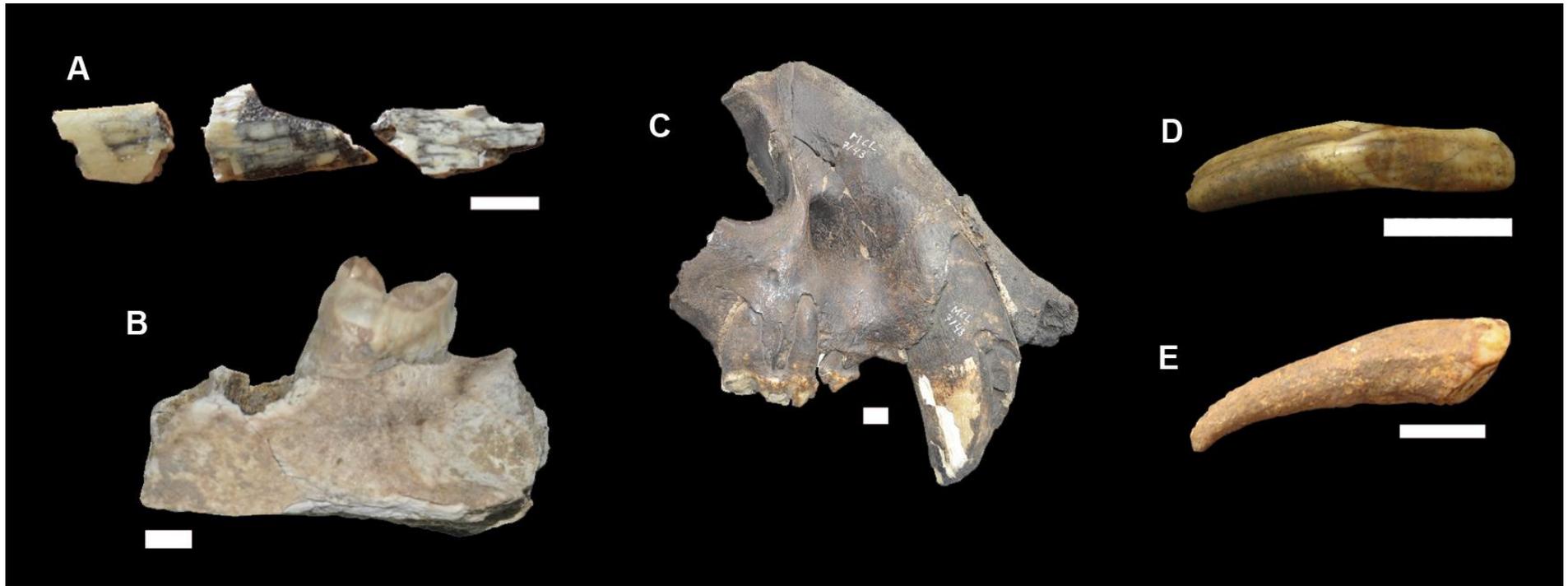


Figura 2 – Exemplos das amostras utilizadas neste estudo. A) *S. populator* (MUPHI 2455) de Itapipoca, CE, Brasil; B) *S. populator* (LPUFS 4832) de Poço Redondo, SE, Brasil; C) *S. populator* (MCL 7143) de Ourolândia, BA, Brasil; D) *A. wingei* (UNIRIO-PM 1022) de Aurora do Tocantins, TO, Brasil; E) *P. onca* (UNIRIO-PM 1022) de Aurora do Tocantins, TO, Brasil. Escala = 1cm.



Figura 3 – Exemplos das amostras utilizadas neste estudo. F) *P. troglodytes* (MCL 7206) de Lagoa Santa, MG, Brasil; G) *A. wingei* (MCL 7290-2) de Gameleira, MG, Brasil; H) *A. wingei* (MUT 271) de Tarija, Bolívia; I) *P. cf. troglodytes* (276) de Tarija, Bolívia. Escala: 1cm.

3.1 Preparação da amostra

As amostras de osso, esmalte e dentina, vistas através de um microscópio óptico, foram mecanicamente separadas e limpas do sedimento aderido utilizando ferramentas odontológicas e/ou um Dremel com as pontas acessórias de fresas e de carbureto de silício. Os fragmentos também foram sonicados em água destilada por pelo menos uma vez e deixados para secar em temperatura ambiente. Uma vez secas, as amostras foram verificadas novamente sob o microscópio óptico para a certificação de que todo o sedimento aderente foi removido.

Cada amostra limpa foi pulverizada à mão utilizando um almofariz e um pistilo. Após pulverizadas, as amostras foram peneiradas gradualmente utilizando malhas de 63 μ m e 45 μ m. Para cada amostra de tecido, mesmo em amostras do mesmo indivíduo (ex: esmalte e dentina), o almofariz, o pistilo e as peneiras foram limpas com água corrente e acetona para evitar contaminação. Uma vez peneiradas, as amostras foram acondicionadas de acordo com o tamanho do grão em tubos esterelizados de Eppendorf™. Após limpas e peneiradas, algumas amostras tiveram uma quantidade insuficiente de material remanescente para que as análises de carbonato e/ou fosfato fossem realizadas (Quadro 1).

3.2 Teste da diagênese

Após o soterramento, alterações *post-mortem* (diagênese) ocorrerem nos restos esqueléticos devido a processos biológicos e físico-químicos. As alterações típicas que podem afetar a composição isotópica de um fóssil incluem: degradação do colágeno, e desidratação, recristalização, absorção de íons exógenos através de águas intersticiais e precipitação de minerais exógenos na bioapatita (KOCH, 2007; ROCHE *et al.*, 2010).

As amostras foram testadas para essas alterações utilizando Infravermelho por Transformada de Fourier (*Fourier Transform Infrared Spectroscopy* – FTIR) e Difração de Raio-X (*X-ray Powder Diffraction* – pXRD). A espectroscopia por FTIR é feita irradiando uma amostra com um feixe de infravermelho. A radiação é parcialmente absorvida pela bioapatita em diferentes frequências de acordo com o grupo molecular (ex.: HPO_4^{2-} , PO_4^{3-} , CO_3^{2-}) e suas concentrações na amostra. Assim, as bandas de absorção observadas podem ser atribuídas às energias vibratórias do fosfato, carbonato, hidroxila e, por vezes, porções de hidrogenofosfatos na bioapatita. A espectroscopia por FTIR permite identificar a composição química e a cristalinidade de uma amostra (SPONHEIMER & LEE-THORP, 1999; ROCHE *et al.*, 2010).

A espectroscopia por FTIR foi realizada utilizando *ca.* 2mg de amostra pulverizada com tamanho de grão de 63-45 μ m. A padronização do tamanho do grão se faz necessária para que a identificação precisa das variações de cristalinidade e para permitir a comparação entre as amostras e dados da literatura (SUROVELL & STINER, 2001). Cada amostra foi misturada com 200mg de brometo de potássio e secas durante a noite em um forno a 107°C para eliminar a água absorvida do ambiente que pode comprometer a absorção de infra-vermelho pela amostra. A amostra em pó foi então comprimida em um molde de metal utilizando pressão hidráulica a vácuo, com pressão de 10 toneladas durante 10 minutos, para que uma pastilha de 12mm fosse criada. As pastilhas de amostras foram replicadas em 10% para todas as amostras. As amostras foram analisadas utilizando um espectrômetro Bruker Vector 22 FTIR Spectrometer, com escaneamento de 16 vezes de 400 a 4000 cm^{-1} , com resolução de 4 cm^{-1} . Os espectros foram observados utilizando o programa OPUS Software da Bruker.

O reconhecimento do carbonato secundário no espectro é feito identificando a banda de calcita na posição 710 cm^{-1} (FARMER, 1974). Índices de Cristalinidade (IC) foram calculados identificando as intensidades das bandas de fosfato nas posições 565 cm^{-1} e 605 cm^{-1} , e dividindo a soma destas intensidades pela distância entre estas bandas (SPONHEIMER & LEE-THORP, 1999). Grande parte dos fosfatos biogênicos (exceto os presentes no esmalte) são originalmente pouco organizados em nível atômico. Assim, sugere-se que bioapatitas bem cristalizadas (ou seja, com valores altos de IC) foram recristalizadas durante a diagênese (SHEMESH, 1990). Roche *et al.* (2010) observaram que o esmalte de animais fósseis apresentam um aumento usual nos valores de IC quando comparados a esmaltes de amostras de animais viventes. De acordo com Shemesh (1990), bioapatitas com valores de IC menores que 3.8 são, de maneira geral, consideradas “inalteradas”.

Para a análise de pXRD, os raios-x são gerados em um tubo de raios catódicos através do aquecimento de um filamento que produz elétrons que serão acelerados ao se aplicar uma voltagem. Os elétrons deslocam-se em direção ao material-alvo, enquanto a amostra e o detector de espectro são rotacionados. A intensidade de raios-x difratados é captada e produz um padrão de difração de raio-x (DUTROW, 2012). As amostras pulverizadas foram montadas em lâminas de vidro e escaneadas usando um difratômetro Rigaku (45 mA, 160 kV), equipado com radiação Co-K α . O escaneamento é feito de 2° a 82° 2 Θ , com precisão de 0.02° 2 Θ , e taxa de escaneamento de 10° 2 Θ /min; e de 28° a 44° 2 Θ , com precisão de 0.01° 2 Θ , e taxa de escaneamento de 1° 2 Θ /min. Cada

espectro foi comparado aos padrões de espectro de carbonato fluorapatita, carbonato hidroxiapatita e calcita baseados em Bayliss *et al.* (1986). Estes são os principais minerais que refletem alteração microestrutural e/ou precipitação de mineral exógeno *post-mortem* na bioapatita (comunicação pessoal de Lisa Munro, abril de 2012).

3.3 Extração de colágeno

Uma tentativa de extrair colágeno foi feita para amostras que possuíam uma quantidade extra de material (Quadro 1). Estas são: UNIRIO-PM 1043, MUPHI 2451 e MUPHI 2455. A porcentagem de >1% na extração de colágeno é considerada um bom indicador de preservação de colágeno no osso e na dentina (AMBROSE, 1990; METCALFE *et al.*, 2010). Aproximadamente 300mg de amostra limpa foi utilizada para cada exemplar. Cada amostra foi pulverizada e peneirada para se obter um tamanho de grão de 80–20 µm. A extração de lipídio (LONGIN, 1971) do material peneirado foi então realizada adicionando 8ml na proporção 2:1 de uma solução de clorofórmio e metanol. Após 15 minutos, as amostras foram centrifugadas usando uma centrífuga Sorvall Legend X1 por 7 minutos e 2800 revoluções por minuto (rpm). A solução clorofórmio-metanol foi então removida utilizando uma pipeta Pasteur a vácuo de 9'' (=22,86cm). Todo o procedimento foi repetido mais duas vezes para certificar a remoção de todo o conteúdo lipídico da amostra.

Em seguida, o material foi desmineralizado. Esta etapa consiste em dissolver lentamente a porção inorgânica do osso e da dentina em um ácido clorídrico fraco. Aproximadamente 8 ml de 0.25 M de ácido clorídrico (HCl) foi adicionado a cada tubo contendo amostra, que foi então agitado utilizando um agitador Vortex-Genie 2 da Scientific Industries Inc. na velocidade 7. Após isso, as amostras foram deixadas descansando por 2 horas, e o pH de cada amostra foi checado em seguida. Quando o pH era maior que 2.0, o ácido era trocado periodicamente até que os fragmentos da amostra estivessem macios ao toque, indicando que a desmineralização estava completa. Para chegar a este ponto, foi necessário que as amostras ficassem submergidas em HCl por dois dias. O HCl foi então removido utilizando a pipeta a vácuo. Em seguida, adicionou-se 8ml de água destilada aos tubos que foram, então, agitados. Os tubos foram centrifugados em uma centrífuga Sorvall Legend X1 Centrifuge por 7 minutos com 2800 rpm. Após a centrifugação, a água de cada tubo foi removida utilizando a pipeta a vácuo. A etapa de lavagem com água destilada foi repetida pelo menos duas vezes, até que o pH de cada amostra chegasse a 2.5-3.0.

Após esta etapa, foi realizado o tratamento com hidróxido de sódio (NaOH) para remover a possível presença de ácidos húmico e fúlvico nas amostras. Neste procedimento, 8ml de NaOH é adicionado aos tubos, que são deixados para descansar por 20 minutos. Os tubos foram então centrifugados utilizando os parâmetros mencionados acima. As amostras não continham ácidos húmico e fúlvico, visto que não houve alteração de cor (marrom ou mais escuro) da solução que embebia a amostra. O NaOH foi então removido utilizando a pipeta a vácuo e múltiplas lavagens com 8ml de água destilada foram feitas até que o pH da solução alcançasse os valores entre 6 e 8.

Por fim, foi feita a gelatinização do colágeno. Após remover a água destilada, 8ml de 0.25M de HCl foi adicionado às amostras, que foram então centrifugadas em uma centrífuga Sorvall Legend X1 Centrifuge por 7 minutos a 2800 rpm. O HCl foi então removido e 3ml de água destilada foi adicionado aos tubos. Esta etapa foi repetida até que o pH atingisse 2.5-3.0. As amostras foram então secas em um forno a 90°C por 16 horas para que a água evaporasse e a gelatinização do colágeno ocorresse. Infelizmente, as amostras não resultaram numa quantidade suficiente de colágeno (pelo menos 1% em relação ao peso inicial) para confirmar que a composição isotópica do colágeno estivesse bem preservada. Sendo assim, a tentativa de extração de colágeno não foi feita para os demais espécimes que possuíam menores quantidades de amostra.

3.4 Análise de isótopos de carbono

Antes da análise de isótopos de carbono do carbonato estrutural da bioapatita, *ca.* 13mg de cada amostra pulverizada com tamanho de grão <63µm foi pré-tratada para a remoção de matéria orgânica e carbonatos secundários (alteração *post-mortem*). Primeiramente, para cada mg de amostra, 0.04ml de 2% de reagente-alvejante foi adicionado ao tubo contendo amostra. As amostras foram deixadas para descansar em temperatura ambiente por 24h para esmalte e 72h para osso e dentina. Após as primeiras 3-4 horas, cada tubo foi agitado três vezes usando um agitador Vortex-Genie 2 (Scientific Industries Inc.) na velocidade 8 para homogeneizar a mistura. As amostras foram então deixadas para descansar nas horas remanescentes para que o precipitado decantasse. As amostras foram então centrifugadas utilizando uma centrífuga Sorvall Legend X1 Centrifuge por 7 minutos e 2800 rpm (deste ponto em diante todas as centrifugações seguiram esses parâmetros) e o reagente foi removido com uma pipeta. Cada amostra foi então exaguada cinco vezes com água deionizada. Antes da remoção da água, cada tubo era agitado e centrifugado. Em seguida, 0.1 M de ácido acético foi

adicionado a cada tubo na proporção de 0.04ml por mg de amostra. As amostras foram deixadas para descansar nesta solução por 4h em temperatura ambiente para, então, serem centrifugadas e enxaguadas com água deionizada da mesma forma descrita anteriormente. Após o último enxague, os tubos foram cobertos com um lenço Kimpwipe preso por um elástico. Os tubos foram então levados ao freezer para congelarem durante a noite. Depois de congeladas, as amostras foram então levadas à um freezer a vácuo por 24h para a remoção da água na amostra.

Cerca de 1.2mg de cada amostra pré-tratada e 0.8mg dos padrões NBS-18, NBS-19, Suprapur e WS-1 foram pesados e cada porção colocada em um frasco de reação de vidro previamente limpo. A quantidade de 10% de réplicas foi feita para todas as amostras. As análises de isótopos de carbono e oxigênio foram realizadas utilizando um sistema automatizado Micromass MultiPrep acoplado a um espectrômetro de massa (IRMS) *dual inlet* VG-Optima, seguindo o procedimento de “frasco fechado”, descrito por Metcalfe *et al.* (2009) para análises isotópicas de carbonato estrutural. Neste método, as amostras e os padrões são reagidos no vácuo com um excesso de H_3PO_4 a $90^\circ C$ por 25 minutos. Após a reação produzir gases, estes produtos são criogenicamente removidos a $-170^\circ C$. O vapor d'água é removido usando um captador a $-70^\circ C$, e o gás carbônico permanece para ser analisado pelo IRMS. As porcentagens de gás carbônico para cada amostra são medidas utilizando um transdutor de pressão no IRMS.

Os valores de $\delta^{13}C$ do carbonato estrutural são calibrados com o padrão VPDB seguindo Coplen (1994), utilizando dois pontos de curva que são baseados nos padrões NBS-19, com valor aceitável de +1.95‰, e Suprapur, com valor aceitável de -35.28‰. A média de valores de $\delta^{13}C$ obtidos para o padrão NBS-18 foi $-5.12\text{‰} \pm 0,26\text{‰}$ (n=10, 1σ) e para o padrão interno do laboratório WS-1 foi $+0.64\text{‰} \pm 0,16\text{‰}$ (n=8, 1σ). Estes valores estão de acordo com os valores aceitáveis para estes padrões: -5.07‰ e +0.76‰, respectivamente. Os valores de $\delta^{18}O$ (subproduto da análise) foram calibrados em relação ao padrão VSMOW seguindo Coplen (1996), utilizando dois pontos de curva baseados nos seguintes padrões e valores aceitáveis: NBS-19 (+28.60‰) e NBS-18 (+7.20‰). A média dos valores de $\delta^{18}O$ para os padrões internos do laboratório foram $+13.12 \pm 0.40\text{‰}$ (n=11, 1σ) para o padrão Suprapur e $+26.19 \pm 0.13\text{‰}$ (n=9, 1σ) para o padrão WS-1, estando de acordo com os seus valores aceitáveis de +13.20‰ e +26.23‰, respectivamente.

3.5 Análise de isótopos de oxigênio do fosfato

A preparação do fosfato de prata para a análise de isótopos de oxigênio seguiu os procedimentos gerais descritos por Stuart-Williams (1996). No máximo, 6 amostras foram preparadas a cada procedimento. O procedimento total, como descrito abaixo, foi duplicado para 10% das amostras.

Aproximadamente 35mg de cada amostra com tamanho de grão de $<45\mu\text{m}$ foi colocada em um frasco de vidro de 15ml, no qual foram colocados 3M de ácido acético. Cada frasco foi deixado descansando por uma semana para que a amostra pulverizada dissolvesse completamente. As amostras foram então tratadas para remoção de cálcio (Ca) e matéria orgânica. Cada amostra foi misturada com 2ml de 0.55M de oxalato de potássio (KOx). O pH da solução foi medido e 8M de hidróxido de potássio (KOH) foi adicionado para que o pH alcançasse 3.5-4.0. Após o ajuste do pH, um precipitado branco (oxalato de cálcio) se formou no fundo de cada tubo, indicando que o Ca foi removido da amostra. A solução foi deixada descansando por 5 minutos e foi então centrifugada com uma centrífuga Beckman J2-M1 por 12 minutos e 12000 rpm (esses parâmetros foram utilizados para todos os processos de centrifugação que serão descritos subsequentemente). O supernatante foi então transferido para um tubo de centrífuga limpo e 5ml de acetato de chumbo (acetato-Pb) foi adicionado às amostras para formar fosfato de chumbo (fosfato-Pb). O pH foi então ajustado para 5.3-5.5 utilizando 8M de KOH. As amostras foram deixadas descansando por 5 minutos para reagirem e, em seguida, foram centrifugadas. O supernatante foi descartado e o precipitado de fosfato-Pb retido.

O precipitado de fosfato-Pb foi então tratado para remoção de traços de KOx e matéria orgânica. Assim, 1.0ml de ácido nítrico (HNO_3) e 1.5ml de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) foram adicionados ao precipitado. Cada tubo contendo essa mistura foi colocado em banho-maria em beakers com água a 95°C ; o nível de líquido dos tubos contendo amostra e dos beakers foram mantidos iguais. De maneira geral, foram necessários cerca de 30 minutos para dissolver o precipitado de cada tubo. Durante este tempo, a temperatura foi monitorada para que as amostras não superaquecessem. Após a dissolução dos precipitados, o líquido de cada tubo foi transferido para outro tubo limpo. Para se certificar que toda a amostra foi transferida, 1.0ml de HNO_3 e 1.5 ml de H_2O_2 foram adicionados no tubo que continha amostra (vazio) e, então, transferidos para os novos tubos contendo amostra (como uma lavagem do tubo anterior). Os tubos contendo amostra foram então levados novamente para o banho-maria e deixados para

reagirem e precipitem em forma de cristais brancos. Quando a maior parte do líquido nos tubos evaporava, H_2O_2 era adicionado gota a gota até que quase toda a água evaporasse. Uma vez que o nível de líquido dos tubos fosse mínimo, 1.0ml de água destilada era adicionada a cada tubo e a solução era mais uma vez deixada para que o líquido evaporasse e todo o H_2O_2 fosse decomposto. Água destilada foi adicionada três vezes para cada tubo, sempre, a cada vez, esperando até que quase todo o líquido evaporasse. Essa etapa requereu atenção redobrada, pois o líquido dos tubos não devem evaporar por completo, uma vez que isso pode alterar isotopicamente a composição das amostras.

A seguir, as amostras foram neutralizadas, gota a gota, com 8M de KOH, enquanto o precipitado era misturado com a ajuda de uma espátula de plástico até que todo o precipitado fosse dissolvido e a solução ficasse transparente. Então, 3ml de 0.5M de acetato-Pb foi adicionado a cada tubo e o pH ajustado para 5.5-5.7 utilizando 8M e/ou 4M de KOH. As soluções foram deixadas para reagirem por 5 minutos e, então, centrifugadas. O precipitado foi retido e o supernatante descartado. Em seguida, 2ml de 0.25M de HNO_3 foi adicionado a cada tubo, e o precipitado misturado até que dissolvesse. Para algumas amostras, a adição gota por gota de 3M de HNO_3 foi necessária para que o precipitado dissolvesse completamente. Em seguida, 2ml de sulfato de amônia foi adicionado a cada tubo para remover qualquer traço de fosfato-Pb. Passados 5 minutos, os tubos foram novamente centrifugados. O supernatante foi então cuidadosamente transferido para beakers limpos de 80ml, sem que nenhum precipitado fosse também transferido.

Todos os procedimentos acima levaram cerca de 10 horas para serem completados. Os beakers contendo as amostras foram cobertos com um filme de plástico e deixados descansando durante a noite em temperatura ambiente e em local escuro.

A fase subsequente, no dia seguinte, foi a precipitação do fosfato de prata. Assim, 1-2 gotas de azul de bromotimol foi adicionado a cada becker contendo amostra. O pH foi medido e ajustado para 5.0-6.5, gota a gota, com 4M de KOH. Em um becker limpo, extra (sem amostra), foram adicionados 3.6g (0.6g para cada amostra) de nitrato de prata e 60ml (10ml para cada amostra) de água destilada. Então, 1.5ml de hidróxido de amônio (NH_4OH) foram adicionados à solução anterior para criar prata amoniacal. Essa solução se torna transparente se as quantidades certas forem adicionadas. Então, 1ml de NH_4OH e 1.5ml de nitrato de amônio (NH_4NO_3) foram adicionados a cada

becker contendo amostra. Em seguida, 10ml da solução de prata amoniaca foi adicionada a cada becker contendo amostra, e a solução remanescente no becker extra, foi distribuída igualmente em gotas para cada becker contendo amostra. Água duplamente destilada foi adicionada a cada becker contendo amostra até a marca de 65-70ml. Os beakers foram então colocados em uma chapa aquecedora a 55°C dentro de uma capela.

Neste ponto, o fosfato de prata começa a precipitar, mas para a reação ser completada, são necessárias cerca de 5-6 horas. Durante este tempo, água destilada foi adicionada aos beakers a cada 1/2 hora para manter o nível constante de 60ml durante o processo de precipitação. Quando o processo de precipitação estava próximo ao fim, uma grande quantidade de cristais era visto no fundo dos beakers, com apenas alguns cristais flutuando na superfície da solução. Os beakers eram então retirados da chapa e deixados para esfriarem por 15 minutos. O material aderido ao fundo (e eventualmente nas laterais) dos beakers foi solto com uma espátula recoberta de teflon. Cada amostra foi então filtrada utilizando filtros de vidro de fritada acoplados a um frasco a vácuo. Após a transferência do líquido do becker para cada filtro, 3 enxágues do becker com água destilada, seguidos de filtramento, foram feitos para cada amostra para certificação de que todo o precipitado contido nos beakers fosse filtrado. Cada precipitado filtrado era também enxaguado 3 vezes com água destilada para máxima limpeza. Cada filtro contendo o precipitado era então enxaguado com um mínimo de água destilada para transferência do precipitado de volta para os seus respectivos beakers. Cada becker contendo amostra foi deixado para secar durante a noite em um forno a 60°C. Após seco, cada precipitado foi então removido do becker com a ajuda de uma espátula revestida de teflon. O precipitado era então pesado e colocado em frascos de vidros tampados e com identificação. Os frascos com amostras foram mantidos protegidos da luz até o momento da análise.

As amostras foram analisadas com uma ThermoFinnigan TC/EA acoplada a um IRMS ThermoFinnigan Delta Plus XL. As amostras (~0.4 mg) foram colocadas em cápsulas de prata que foram introduzidas no TC/EA utilizando um sistema automatizado Zero Blank, e reagiram rapidamente por alguns segundos via pirólise a 1350°C. Monóxido de carbono foi produzido e transferido por uma coluna caseira para cromatografia gasosa, com uma peneira molecular de 5Å que é previamente aquecida a 90°C, para eliminar impurezas presentes na coluna (ex.: vapor d'água). O gás é então transferido através de um fluxo de hélio para o IRMS. Os valores de $\delta^{18}\text{O}$ foram

calibrados em relação ao padrão VSMOW seguindo Coplen (1996), utilizando dois pontos de curva nos seguintes padrões e valores aceitos: Aldrich 2 (+11.2‰) e ANU Sucrose (+36.4‰). Uma média de valor de +21.88‰ ± 0,36‰ (n=3, 1σ) foi obtida para o padrão NBS 120c durante a análise, estando de acordo com os valores aceitáveis de +21.7‰ para este padrão.

Os cálculos para os valores isotópicos de oxigênio da água ingerida pelos espécimes analisados foram comparados com os valores de isótopos de oxigênio da média de precipitação anual atual de cada localidade. Esses valores de precipitação foram calculados utilizando o programa Online Isotopes in Precipitation Calculator (OIPC), Versão 2.2 para o Google Earth (BOWEN, 2012).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Diagênese

De uma maneira geral, as análises de FTIR e pXRD mostraram uma boa preservação da bioapatita das amostras. Os valores dos índices de cristalinidade (IC) calculados a partir da análise de FTIR (Tabela 1) foram amplos, mas nenhum valor foi maior que 4,5. Os IC de FTIR geralmente variam entre 2,50 e 3,25 para ossos e *ca.* 4,0 para esmalte de animais vivos; entre 3,40 e 4,50 para elementos arqueológicos, e entre 3,0 e 3,9 para elementos paleontológicos e 3,4 a 6,5 para esmalte fóssil (WEINER & BAR-YOSEF, 1990; WRIGHT & SCHWARCZ, 1996; STINER *et al.*, 2001; MUNRO *et al.*, 2007; TRUEMAN *et al.*, 2008; ROCHE *et al.*, 2010). Contudo, valores aceitáveis de IC não são evidências suficientes para a ausência de alteração diagenética. As alterações *post-mortem* no tamanho e perfeição dos cristais de bioapatita são frequentemente acompanhadas pela perda da fase orgânica (TRUEMAN *et al.*, 2008). A degradação da fase orgânica foi observada nas três amostras cuja tentativa de extração de colágeno foi feita.

As alterações diagenéticas do osso se iniciam logo após a morte de um indivíduo. Em poucos dias, as ligações entre o colágeno e a bioapatita enfraquecem, desestabilizando o biomineral (bioapatita). Os cristais de apatita biogênica são mal organizados, e a recristalização da bioapatita ocorre de forma a favorecer uma forma mais termodinamicamente estável (SHEMESH, 1990; NOTO, 2011). À parte o tempo que irá decorrer para que estes processos ocorram, estas alterações *post-mortem* irão

acontecer independentemente da superfície de exposição, do soterramento rápido, ou da submersão dos restos na água (NOTO, 2011).

Alterações isotópicas da bioapatita podem ocorrer através da precipitação de minerais secundários nos cristais de bioapatita ou em volta destes nas seguintes situações: antes do soterramento, em ambientes semiáridos ou áridos, quando a umidade do solo é deslocada em direção aos restos esqueléticos expostos na superfície do solo; ou logo após o soterramento, quando o solo ou a água presente no solo infiltram os poros dos restos esqueléticos (TRUEMAN *et al.* 2004; ZAZZO *et al.*, 2004). A amostra óssea do espécime MUT 276 demonstrou um alto grau de alteração diagenética. Tanto os padrões de FTIR e pXRD desta amostra indicaram a presença de carbonato secundário (i.e., deposição *post-mortem*) e a bioapatita estava completamente degradada (Apêndice A).

Tabela 1 – Índices de cristalinidade do FTIR

Amostra	Número de tombo	Material	IC
<i>Smilodon populator</i>	CC-PZ 103	osso	3,29
<i>Smilodon populator</i>	CC-PZ 103	dentina	3,22
<i>Smilodon populator</i>	LPUFS 4832	osso	3,91
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7143	osso	3,94
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7143	dentina	3,42
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7210-02	dentina	3,87
<i>Arctotherium wingei</i>	MCL 7290-2	osso	4,52
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2451	osso	3,03
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2455	dentina	2,81
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2455	esmalte	3,60
<i>Arctotherium wingei</i>	MUT 271	dentina	3,07
<i>Arctotherium wingei</i>	MUT 271	esmalte	2,57
<i>Protocyon cf. troglodytes</i>	MUT 276	dentina	2,55
<i>Arctotherium wingei</i>	UNIRIO-PM 1022	dentina	2,82
<i>Arctotherium wingei</i>	UNIRIO-PM 1022	esmalte	3,71
<i>Panthera onca</i>	UNIRIO-PM 1043	osso	3,29
<i>Panthera onca</i>	UNIRIO-PM 1043	dentina	3,51
<i>Panthera onca</i>	UNIRIO-PM 1043	esmalte	3,40

Durante a análise isotópica de carbonato estrutural, as amostras de esmalte e dentina dos espécimens MUT 276 e MUT 271, e a amostra de dentina do espécime UNIRIO-PM 1022 demonstraram picos (razões de massa/carga; m/z) instáveis no pico

m/z 45, que se refere ao carbono. A causa dessas variações é desconhecida (ou seja, se pertence a uma alteração diagenética ou se foi um problema analítico). Contudo, é possível que a reação do material com o ácido ortofosfórico durante a análise tenha produzido um gás com espécies iônicas anômalas (METCALFE *et al.*, 2009). Dessa forma, os resultados para isótopos de carbono obtidos para estas amostras não foram consideradas confiáveis. Problemas similares não afetaram os traços de massa 46 (oxigênio) destas amostras.

4.2 Isótopos de carbono

Os resultados de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$) das amostras foram interpretadas da seguinte forma:

1) Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ foram interpretados de acordo com Pushkina *et al.* (2010), onde animais carnívoros se alimentando de consumidores de plantas C4 têm valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ mais positivos que -6‰ , enquanto que predadores consumindo presas que se alimentam de plantas C3 têm valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ mais negativos que -16‰ . Contudo, por causa do “efeito Suess”, materiais faunísticos de idade anterior aos anos 1800 devem ser corrigidos para $+2\text{‰}$ (SCHWARCZ & SCHOENINGER, 2011; HOLDEN *et al.*, 2012). Sendo assim, esses valores comparativos de isótopo de carbono tornam-se -14‰ ou mais negativo para animais com presas de dieta C3 e valores mais positivos que -4‰ para animais com presas de dieta C4.

2) Foram feitas comparações entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ das espécies analisadas e os valores de $\delta^{13}\text{C}$ publicados para herbívoros pleistocênicos das mesmas localidades.

Não foram consideradas estimativas para os hábitos alimentares de herbívoros do Pleistoceno médio ao superior que se baseiam apenas em suas morfologias esqueléticas e que foram extrapoladas para toda a espécie. Isso porque a dieta de uma mesma espécie pode variar de acordo com a latitude, como demonstrado por MacFadden *et al.* (1999) em um estudo com isótopos estáveis de carbono de *Equus* do Pleistoceno.

Como não foi possível realizar a análise de isótopos de carbono do colágeno para avaliar diretamente a contribuição de proteína animal para a dieta dos espécimes analisados, as inferências sobre os seus hábitos alimentares foram baseadas na literatura. Sendo assim, *S. populator*, *P. troglodytes* e *P. onca* são considerados aqui como hipercarnívoros (CHRISTIANSEN & HARRIS, 2005; PREVOSTI & VIZCAÍNO, 2006; CASO *et al.*, 2008a; NOGUEIRA, 2009; PREVOSTI *et al.*, 2009; VIZCAÍNO

et al., 2009; PREVOSTI & SCHUBERT, no prelo), enquanto que *A. wingei* é considerado um omnívoro que se alimentava principalmente de plantas (FIGUEIRIDO & SOIBELZON, 2010).

Os tecidos dos mamíferos possuem tempos e taxas diferentes de crescimento e renovação (KARDONG, 2010). Dessa forma, foi necessário compreender o fracionamento dos isótopos de carbono entre a dieta e os tecidos, de acordo com a formação de cada tecido para cada espécie analisada neste estudo (GANNES *et al.*, 1998; KOCH, 2007).

Os Carnívora estão entre os eutérios que geralmente nascem sem dentes, mas os quais possuem erupção dentária logo após o nascimento (ANDERS *et al.*, 2011). O leite possui um alto conteúdo lipídico, fazendo com que o ^{13}C do leite seja empobrecido em relação à dieta da mãe. Dessa forma, um empobrecimento no ^{13}C de *ca.* 2‰ deve ser considerado para os tecidos que se formam antes do nascimento ou durante a amamentação/desmame e que sofrem pouco ou nenhum remodelamento durante a vida do indivíduo (JENKINS *et al.*, 2001; METCALFE *et al.*, 2010). Portanto, foi necessário buscar na literatura informações sobre a ontogenia dentária e a idade de desmame dos Felidae, Canidae e Ursidae, como é discutido a seguir.

Os felídeos atuais, assim como muitos mamíferos predadores, adquirem suas habilidades predatórias aprendendo com suas mães. Para grandes felídeos, as habilidades de caça geralmente levam um tempo maior para que sejam aprendidas. Assim, a idade de desmame pode ultrapassar o tempo de erupção da dentição permanente desses animais (KITCHENER, 1999). Por exemplo, onças (*P. onca*) são dependentes de suas mães até aproximadamente os 2 anos de idade (NOGUEIRA, 2009). Não está claro na literatura qual é a idade para o término da erupção permanente das onças. Wiggs & Lobpreise (1997) relatam que *Lynx* sp., táxon-irmão de *P. onca* (BININDA-EMONDS *et al.*, 1999), têm dentição permanente completamente erupcionada com 210 dias de vida.

Christiansen (2012a) analisou a ontogenia craniana de um juvenil de *S. populator* e inferiu que o mesmo deveria ter idade entre 4-5 meses. O autor verificou que apesar do espécime ter dentição decídua erupcionada, os dentes carniceiros já se encontravam presentes nos alvéolos. O mesmo estágio ontogenético é observado em tigres e leões atuais com mesma idade, e coincide com a idade de desmame desses animais, que é de 3 a 6 meses para tigres e 5 a 15 meses para leões (KITCHENER, 1999; CHRISTIANSEN, 2012a). Van Valkenburgh & Sacco (2002) argumentam que

Smilodon fatalis (Leidy, 1868) (o táxon-irmão norte-americano de *S. populator*; Christiansen, 2012b) provavelmente teriam um período prolongado de cuidado parental e desmame tardio, até que os dentes-de-sabre se tornassem funcionais para matarem suas presas. Feranec (2004) analisou a taxa de crescimento dos caninos superiores de *S. fatalis* utilizando isótopos estáveis. O autor concluiu que o crescimento dos dentes-de-sabre permanentes provavelmente se completava aos 18 meses de idade.

De acordo com Prevosti (2010), o atual cachorro-vinagre *Speothos venaticus* (Lund, 1842) forma um clado monofilético com os canídeos sul-americanos de hábito alimentar hipercarnívoro, juntamente com *P. troglodytes* e outras espécies extintas. Em *S. venaticus*, o desmame tem duração de 4 meses mas com 40 dias os animais já possuem alimentos sólidos inseridos em suas dietas (BIBEN, 1983; PASCHKA, 2000). Não está claro na literatura qual é a idade para a erupção da dentição permanente desses animais.

Figueirido & Soibelzon (2010) reportam um crânio de um indivíduo imaturo de *A. wingei* do Brasil com dentição permanente completamente erupcionada. O único representante vivente da subfamília Tremarctinae (Ursidae), e o parente mais próximo de *A. wingei*, é o urso-de-óculos sul-americano *Tremarctos ornatus* (Cuvier, 1825) (SOIBELZON *et al.*, 2005). No terceiro mês de vida, *T. ornatus* já se alimenta de sólidos, enquanto a dentição permanente começa a surgir no quinto mês de vida. Porém, a independência só ocorre com 1 ano de idade (FENNER, 2012; GARCÍA-RANGEL, 2012).

A partir das informações apresentadas acima, e dada a limitação de informação da literatura, este estudo incorpora o empobrecimento de 2‰ no ^{13}C proveniente do leite materno, ao interpretar os resultados de isótopos de carbono para os tecidos (esmalte e dentina da coroa) supostamente formados durante o período de amamentação.

Foi também necessário considerar a possibilidade do fracionamento entre a dieta e a bioapatita causado pelo possível hábito de hibernação de *A. wingei*. Ursos que hibernam possuem bioapatita empobrecida em ^{13}C em relação a carnívoros e herbívoros que não hibernam. Isso se dá, pois as proteínas não são catabolizadas durante a hibernação e os lipídios são as principais fontes de energia para o animal durante esse período (BOCHERENS *et al.*, 1994). Hábitos de hibernação não são observados para *T. ornatus* (García-Rangel, 2012), portanto, presume-se aqui que *A. wingei* também não possuía tal hábito e que o seu tempo de desmame é similar ao de *T. ornatus*.

4.2.1 *S. populator*

Foram amostrados dois indivíduos de tigres dentes-de-sabre, MUPHI 2451 e MUPHI 2455, do Tanque do Jirau, Itapipoca, Ceará, Brasil (3°21'23.1"S, 39°42'20.2"W; ARAÚJO Jr, 2012). As composições dos isótopos de carbono do carbonato estrutural desses animais ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$), juntamente com os demais resultados de isótopos de carbono, estão sumarizados na Tabela 2. Ambos os espécimes possuem valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ que sugerem que plantas C3 e C4 eram parte da dieta dos herbívoros predados por eles. Isso não necessariamente indica que suas presas se alimentavam de ambos os tipos de planta (*mixed feeders*). Atualmente, não há nenhum trabalho publicado com isótopos estáveis de herbívoros pleistocênicos de Itapipoca.

O espécime do tanque da Fazenda Charco, Poço Redondo, Sergipe, Brasil (9°46'58.3"S, 37°40'63.4"W; DANTAS, 2010) também apresentam valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ que sugerem o consumo de presas com dieta C3 e/ou C4. Essa observação é consistente com os dados de Dantas *et al.* (2013), que também analisaram os isótopos estáveis de carbonato estrutural de espécimes de *Eremotherium laurillardi* (Lund, 1842), *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888) e *Toxodon platensis* (Owen, 1849), do Pleistoceno Tardio de Poço Redondo e outras localidades do nordeste brasileiro. Os resultados para *E. laurillardi* de Poço Redondo demonstraram uma dieta de *mixed feeder*, enquanto *N. platensis* e *T. platensis* foram considerados pastadores de plantas C4. Considerando que os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ do *S. populator* de Poço Redondo sugerem uma dieta C3-C4, *E. laurillardi*, *N. platensis* e *T. platensis* eram possíveis presas de *S. populator* nesta localidade.

O tigre dentes-de-sabre (*S. populator*) de Toca dos Ossos, Ourolândia, Bahia, Brasil (10°55'52"S, 41°3'24"W; LESSA *et al.*, 1998) também possui valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ consistentes com presas de dieta C3 e/ou C4. Estudos com isótopos de carbono para herbívoros pleistocênicos desta localidade mostram que os *Equus* (Lund, 1840) eram pastadores de plantas C4 e, *N. platensis* e *T. platensis*, *mixed feeders* (MACFADDEN *et al.*, 1999; SÁNCHEZ *et al.*, 2004). Todas essas três espécies poderiam ser presas potenciais para o *S. populator* de Ourolândia.

O espécime de Gameleira, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil (19°56'S) também possui valor de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ compatível com presas que se alimentavam de plantas C3 e/ou C4. Até o momento, não há nenhum estudo publicado com dados isotópicos para a megafauna pleistocênica desta região.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ do *S. populator* de Pampa Vaca Corral, Córdoba, Argentina (31°10'56"S, 64°52'09"W; comunicação pessoal de Carlos Luna, fevereiro de 2013) também demonstra que plantas C3 e/ou C4 eram parte da dieta de suas presas. Contudo, não há informações na literatura corrente sobre os hábitos alimentares dos herbívoros pleistocênicos de Córdoba.

4.2.2 *A. wingei*

O urso-de-focinho-curto *A. wingei*, da Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil (12°42'47"S, 46°24'28"W) teve valor de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ que sugere que o mesmo consumia ou predava animais que consumiam predominantemente plantas C3. Contudo, não existem dados publicados sobre a dieta da megafauna do Pleistoceno desta região. Os resultados de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ do *A. wingei* de Gameleira, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil sugerem que sua alimentação se dava em um ambiente cuja teia alimentar envolvia tanto plantas C3 quanto C4 em sua base. O resultado de *S. populator* da mesma localidade também demonstra esse padrão.

4.2.3 *P. onca*

Os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ do exemplar de *P. onca* da Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil, sugerem que este animal também predava animais de dieta C3 e/ou C4. As onças atuais são conhecidas por serem predadoras oportunistas e terem uma dieta ampla (NOGUEIRA, 2009; WILSON & MITTERMEIER, 2009), o que é consistente com os valores isotópicos de carbono obtidos para essa amostra.

4.2.4 *P. troglodytes*

P. troglodytes da Gruta de Pedro Leopoldo, Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (19°37'44"S) teve valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ consistentes com presas de hábitos alimentares que incluem plantas C3 e/ou C4. No entanto, estudos sobre a dieta da megafauna pleistocênica dessa localidade não estão disponíveis na literatura atual.

Tabela 2 – Resultados de isótopos de carbono para a bioapatita ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$) dos elementos esqueléticos dos grande Carnívora do Pleistoceno médio-tardio da América do Sul.

Espécie	Número de tombo	Material	Localidade	Latitude (°S)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ (‰, VPDB)	Dieta
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2451	crânio	Itapipoca, Ceará, Brasil	3	-9,1	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2455	dentina (C1)	Itapipoca, Ceará, Brasil	3	-5,9	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2455	esmalte (C1)	Itapipoca, Ceará, Brasil	3	-11,8	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	LPUFS 4832	mandíbula	Poço Redondo, Sergipe, Brasil	9	-9,5	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	LPUFS 4832	dentina (P4)	Poço Redondo, Sergipe, Brasil	9	-7,3	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	LPUFS 4832	esmalte (P4)	Poço Redondo, Sergipe, Brasil	9	-10,2	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7143	mandíbula	Ourolândia, Bahia, Brasil	10	-7,6	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7143	dentina (C1)	Ourolândia, Bahia, Brasil	10	-7,3	C3-C4
<i>Arctotherium wingei</i>	UNIRIO-PM 1022	esmalte (incisivo)	Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil	12	-12,5	C3
<i>Panthera onca</i>	UNIRIO-PM 1043	dentina (incisivo)	Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil	12	-5,3	C3-C4
<i>Panthera onca</i>	UNIRIO-PM 1043	esmalte (incisivo)	Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil	12	-9,3	C3-C4
<i>Protocyon troglodytes</i>	MCL 7206	mandíbula	Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil	19	-5,0	C3-C4
<i>Protocyon troglodytes</i>	MCL 7206	dentina (m1)	Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil	19	-6,9	C3-C4
<i>Protocyon troglodytes</i>	MCL 7206	esmalte (m1)	Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil	19	-11,7	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7210-02	dentina (C1)	Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil	19	-10,7	C3-C4
<i>Arctotherium wingei</i>	MCL 7290-2	mandíbula	Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil	19	-9,5	C3-C4
<i>Arctotherium wingei</i>	MCL 7290-2	esmalte (molar)	Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil	19	-11,7	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	CC-PZ 103	crânio	Córdoba, Argentina	31	-11,3	C3-C4
<i>Smilodon populator</i>	CC-PZ 103	dentina (P4)	Córdoba, Argentina	31	-9,2	C3-C4

4.3 Isótopos de oxigênio

Os resultados dos valores de isótopos de oxigênio do fosfato biogênico ($\delta^{18}\text{O}_p$) estão sumarizados na Tabela 3. Atualmente, não existem modelos de equação para os Carnívora da América do Sul para se calcular os valores de $\delta^{18}\text{O}$ da água ingerida ($\delta^{18}\text{O}_w$). Portanto, a equação utilizada para se obter os valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ das amostras analisadas foi baseada na raposa vermelha *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) e na raposa-do-ártico *Alopex lagopus* (Linnaeus, 1758) (IACUMIN & LONGINELLI, 2002). A utilização desta equação é justificada pelo fato de que é baseada em espécies atuais de Carnívora que não hibernam e obrigatoriamente consomem água meteórica (WILSON & MITTERMEIER, 2009). Assim, a equação utilizada nos espécimes analisados foi: $\delta^{18}\text{O}_w = (\delta^{18}\text{O}_p - 25,49) / 1,34$.

Bocherens *et al.* (2011) e Dotsika *et al.* (2011) publicaram modelos de equação para o urso marrom *Ursus arctos* (Linnaeus, 1758). No entanto, essas equações são baseadas em valores de $\delta^{18}\text{O}$ do carbonato estrutural (CO_3) e não do fosfato (PO_4) da bioapatita. Existe um deslocamento de valores que pode ser variável entre o $\delta^{18}\text{O}$ do carbonato e do fosfato (MARTIN *et al.*, 2008). Ainda, também foi observado um fracionamento extra nos valores de $\delta^{18}\text{O}$ devido ao hábito de hibernação desses animais (BOCHERENS *et al.*, 2011). Dessa forma, os dados para urso destes estudos citados não foram considerados adequados para serem utilizados no presente estudo.

4.3.1 Tanque do Jirau, Itapipoca, Ceará, Brasil

Dois padrões climáticos distintos foram inferidos a partir dos valores de $\delta^{18}\text{O}_p$ obtidos para os espécimes de *S. populator* de Itapipoca. O valor de $\delta^{18}\text{O}_w$ (-1,5‰) calculado para o exemplar MUPHI 2455 sugere que a temperatura média regional da localidade era um pouco maior do que atualmente (a estimativa da média anual atual é $\delta^{18}\text{O}_{\text{precip}} = -2,7\text{‰}$). Em comparação, a amostra MUPHI 2451 teve valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ de -3,5‰, sugerindo temperaturas médias um pouco mais baixas que as atuais. Uma vez que os valores de $\delta^{18}\text{O}$ dos elementos esqueléticos de um animal refletem a média dos valores isotópicos da água ingerida durante toda a vida do animal (LUZ *et al.*, 1984; KOCH, 2007), diferenças de valores nas composições isotópicas de oxigênio desses animais pode sugerir que os materiais analisados não seriam sincrônicos. Contudo, não se pode descartar a possibilidade de que esses animais ingeriram águas de fontes com valores isotópicos bastante diferentes.

Atualmente, Itapipoca é parte da região do semi-árido do Brasil e o clima local é caracterizado como um semi-árido tropical quente (IPECE, 2007). O bioma local é a Caatinga, composta principalmente por vegetação xerófila onde grande parte das plantas é decídua. Gramíneas, arbustos e árvores de pequeno a médio porte, cactáceas e bromeliáceas fazem parte da fitofisionomia local (IPECE, 2007; IBAMA, 2012a). Altas temperaturas e grande intensidade de luz solar causam irregularidades pluviométricas na Caatinga e induzem altas taxas de evaporação (SOUZA *et al.*, 2010). Itapipoca é conhecida por possuir tanques fossilíferos com grande variedade de restos de mamíferos (BERGQVIST *et al.*, 1997; XIMENES, 2008). Estes tanques são depressões naturais em rochas pré-cambrianas preenchidas por sedimentos quaternários. Durante a época de chuvas, esses tanques são preenchidos por água (XIMENES, 2008). De acordo com Paula-Couto (1980), esses tanques eram possíveis fontes de água para a fauna pleistocênica local. Neste caso, as composições de isótopos de oxigênio da água ingerida pelos exemplares analisados estariam refletindo os valores de $\delta^{18}\text{O}$ destes tanques à época de vida destes animais.

A composição de isótopos de oxigênio da precipitação local está intimamente relacionada com a temperatura e umidade relativa do ambiente. Enriquecimentos de ^{18}O em corpos d'água permanentes também ocorrem durante a evaporação, e são mais significantes em condições muito áridas (SULZMAN, 2007; HOEFS, 2009). Pessenda *et al.* (2010) analisaram a composição isotópica de carbono do solo de diversas localidades do nordeste brasileiro afim de identificar mudanças vegetacionais nesta região durante o Pleistoceno Tardio e Holoceno Inicial. Segundo os autores, de 18,000 a 10.000 anos atrás, havia a presença de vegetação arbórea associada a climas mais úmidos na região. Isso poderia explicar os valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ de $-3,5\text{‰}$ obtidos para a amostra MUPHI 2451.

A expansão de uma savana lenhosa ocorreu entre 10.000 e 3.200 anos atrás no nordeste brasileiro, demonstrando condições mais secas (PESSENDA *et al.*, 2010). Apesar de este período estar, a princípio, fora do tempo estimado para a extinção de *S. populator*, algumas datações por radiocarbono demonstram que alguns indivíduos dessa espécie sobreviveram até o início do Holoceno, há 10.160 anos atrás (NEVES & PILÓ, 2003). Os valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ ($-1,5\text{‰}$) calculados para o espécime MUPHI 2455 estariam de acordo com este cenário do Holoceno Inicial onde um clima mais árido e quente estava presente.

4.3.2 Fazenda Charco, Poço Redondo, Sergipe, Brasil

O valor calculado para o $\delta^{18}\text{O}_w$ do espécime de *S. populator* desta localidade não demonstra diferenças significantes em relação a média anual de precipitação atual da região ($\delta^{18}\text{O}_{\text{precip}}$). Isso sugere que, durante o período de vida desse indivíduo, Poço Redondo provavelmente possuía clima similar ao bioma de Caatinga atualmente presente na região (DANTAS, 2010).

4.3.3 Toca dos Ossos, Ourolândia, Bahia, Brasil

Os valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ do espécime de *S. populator* de Ourolândia sugerem condições climáticas mais brandas e úmidas que atualmente. Hoje em dia, Ourolândia é parte da região semi-árida do nordeste brasileiro, com clima e vegetação similares a Itapipoca e Poço Redondo. Os valores obtidos são consistentes com as inferências feitas por Lessa *et al.* (1998) para um período mais úmido e menos quente durante o Pleistoceno tardio de Ourolândia. Outra evidência para este viés climático é o registro de fósseis de espécies atuais (ex.: *P. onca* e *Lontra longicaudis* Olfers, 1818) que não ocorrem atualmente na região e que habitam áreas de floresta com recursos d'água permanentes (LESSA *et al.*, 1998; WILSON & MITTERMEIER, 2009).

4.3.4 Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil

Ambos os espécimes de *A. wingei* e *P. onca* possuem valores calculados de $\delta^{18}\text{O}_w$ um pouco maiores que a média anual de precipitação atual estimada para Aurora do Tocantins. O enriquecimento de $\sim 1\%$ no $^{18}\text{O}_w$ de *A. wingei* em comparação com o exemplar de *P. onca* pode estar refletindo o hábito semi-herbívoro de *A. wingei* (FIGUEIRIDO & SOIBELZON, 2010). A água nas porções folhosas das plantas é enriquecida em ^{18}O por causa da evapotranspiração. Dessa forma, é esperado que os valores de $\delta^{18}\text{O}$ de animais que se alimentam de plantas enriquecidas em ^{18}O sejam mais positivos (LUZ *et al.*, 1984; SPONHEIMER & LEE-THORP, 2001; KOCH, 2007).

Atualmente, o bioma em Aurora do Tocantins é um Cerrado úmido, a “savana brasileira”, onde arbustos, árvores de pequeno a médio porte localizadas de maneira esparsa, e áreas abertas dominadas por gramíneas são parte da fitofisionomia local. Apesar de não ser um bioma árido, queimadas sazonais naturais são comuns durante a época de seca (FERREIRA *et al.*, 2003; IBAMA, 2012b). Baseado em um estudo palinológico na Lagoa da Confusão, no Estado de Tocantins, Behling (2002) *apud* Furley & Metcalfe (2007) reporta que um clima marcadamente mais seco nesta região

ocorreu durante os períodos glaciais. O registro fossilífero do pecari *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880), do cervídeo *Morenelaphus* (Carette, 1992), e do roedor *Reithrodon auritus* (Fischer, 1814), entre outros, em Aurora do Tocantins, também sugere um ambiente mais aberto e seco que o atual para esta região durante o período glacial (DUTRA *et al.*, 2012; MÜLLER *et al.*, 2012; AVILLA *et al.*, 2013).

Adicionalmente, o registro fossilífero em Aurora do Tocantins de onça *P. onca*, mão-pelada *Procyon cancrivorus* (Cuvier, 1798), puma *Puma concolor* (Linnaeus, 1771), e do marsupial *Monodelphis* (Burnett, 1829), indicam também a presença de mata de galeria (RODRIGUES *et al.*, 2012; VILLA-NOVA *et al.*, 2012). *P. cancrivorus* é conhecido por habitar lugares com recursos d'água próximos, mas existem registros desses animais em habitats não-aquáticos em alguns períodos do ano (REID & HELGEN, 2008; WILSON & MITTERMEIER, 2009). Ainda, *P. concolor* é atualmente registrado em diversos tipos de habitats, incluindo locais com pouca cobertura vegetal. Normalmente, *P. concolor* é encontrado em áreas de floresta, mas quando simpátricos com onças, os pumas tendem a escolher habitats mais abertos (CASO *et al.*, 2008b; WILSON & MITTERMEIER, 2009). Assim, os valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ de *A. wingei* e *P. onca* de Aurora do Tocantins são melhor explicados por um ambiente mais quente e de clima mais seco nesta região durante o Pleistoceno tardio.

4.3.5 Gameleira, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil

Ambos os espécimes de *S. populator* e *A. wingei* de Gameleira possuem um valor de $\delta^{18}\text{O}_w$ muito similar, onde um aumento de *ca.* 1.5‰ é observado em comparação ao valor médio anual atual de $\delta^{18}\text{O}_{\text{precip}}$ para a região. Atualmente, Belo Horizonte é um ecótono entre a Mata Atlântica e o Cerrado. A vegetação nesta região é composta tanto por matas de galeria quanto florestas secas pontuadas por pastos naturais (CETEC, 1996 *apud* MARINI, 2010). Estudos palinológicos sugerem que a região possuía um cenário diferente no último máximo glacial (*Last Glacial Maximum* – LGM). O registro fossilífero de pólen no município de Lagoa Santa, a 38km de Belo Horizonte, demonstra que há *ca.* 10.000 até 7.000 anos atrás, a paisagem era mais aberta e o clima mais seco (DE OLIVEIRA, 1992 *apud* LEDRU, 2002). Ledru *et al.* (1996) analisou registros fossilíferos de pólen do lago Salitre, a 400km de Belo Horizonte, que sugerem uma sazonalidade marcada, e que um clima similar ao atual se iniciou na região há *ca.* 17.000 anos atrás. Além disso, há *ca.* 10.000 anos atrás, uma rápida sucessão de

mudanças florestais foi iniciada, com a presença de savanas lenhosas, um período de seca longo (4-5 meses) e temperaturas acima de 15°C no inverno.

Behling (1998) argumenta que os pastos no sudeste do Brasil foram substituídos por diferentes formas vegetacionais durante a transição do LGM para o Holoceno Inicial, produzindo uma paisagem em mosaico. Uma vegetação do tipo Cerrado provavelmente fazia parte da região, juntamente com períodos anuais longos de seca (5-6 meses). Florestas semi-decíduas também estavam provavelmente presentes nessas áreas, com períodos de seca anuais um pouco menores (3-5 meses), assim como florestas úmidas em locais com períodos de seca pouco significativos.

Cartelle (1999) compilou diversos registros fossilíferos de espécies viventes para o Pleistoceno tardio-Holoceno inicial de Minas Gerais. Dentre as espécies estão *P. onca*, *P. concolor*, os marsupiais *Gracilinanus agilis* (Burmeister, 1854), e *Philander opossum* (Linnaeus, 1758), o tamanduá-mirim *Tamandua tetradactyla* (Linnaeus, 1758), o mustelídeo *Eira barbara* (Linnaeus, 1758), e o rato-d'água *Nectomys squamipes* (Brants, 1827). A associação destas espécies, onde algumas habitam locais secos e abertos (*P. concolor* e *T. tetradactyla*; CASO *et al.*, 2008b; MIRANDA & MERITT, 2011), outros habitam florestas com recursos d'água permanentes (*P. onca*, *P. opossum* e *N. squamipes*; BRITO *et al.*, 2008; CASO *et al.*, 2008a; VIEIRA *et al.*, 2008), e, ainda, outros ocorrem em diversos tipos de habitats (*G. agilis* e *E. barbara*; CUARÓN *et al.*, 2008; CARMIGNOTTO *et al.*, 2011), é consistente com as inferências feitas por Behling (1998).

4.3.6 Valle de Tarija, Tarija, Bolívia (21°41'57.10"S, 64°42'22.70"W)

P. cf. troglodytes e *S. populator* tiveram valores muito similares de $\delta^{18}\text{O}_w$, sendo cerca de 1‰ a mais que o valor estimado para a média anual de $\delta^{18}\text{O}_{\text{precip}}$ atual da região. Esse discreto aumento pode sugerir que um ambiente um pouco mais quente comparado ao atual, era presente nesta localidade. Atualmente, Tarija possui um clima moderadamente temperado com outonos e invernos relativamente quentes e secos. O verão é a estação mais úmida do ano (75% de precipitação). O bioma presente é o Chaco, ou seja, áreas abertas dominadas por gramíneas e pontuadas por arbustos espinhosos. Há também áreas de áreas floresta próximas a cursos d'água (BURKART, 1975; MACFADDEN & SHOCKEY, 1997).

Yoshida & Yamazaki (1982) *apud* MacFadden (2000) realizaram um estudo com o registro fossilífero de pólen do Pleistoceno de Tarija. Os autores sugerem que

Tarija possuía clima seco e que a vegetação era predominantemente aberta, especialmente composta por gramíneas, onde árvores e arbustos esparsos se concentravam ao longo de cursos d'água. Espécimes de *Cuvierounius hyodon* (Fischer, 1814) do Pleistoceno médio de Tarija analisados por Sánchez *et al.* (2004) apresentam valores de $\delta^{18}\text{O}$ menores do que os carnívoros analisados aqui. Em contraste, os valores de $\delta^{18}\text{O}$ de *Toxodon* do Holoceno médio de Chiquisaca, sudeste da Bolívia, são ~2‰ mais positivos que os espécimes de Carnívora aqui analisados, sugerindo que um ambiente mais quente e mais árido estava presente nessa localidade durante este período (MACFADDEN, 2005). MacFadden *et al.* (1999) sugerem condições climáticas mais quentes nesta região durante o Pleistoceno, baseando-se em valores de $\delta^{18}\text{O}$ dos *Equus* pleistocênicos de Tarija, similarmente ao resultado obtido para os espécimes analisados de *P. cf. troglodytes* e *S. populator*.

4.3.7 Pampa Vaca Corral, Córdoba, Argentina

O espécime de *S. populator* de Córdoba teve valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ similares aos obtidos para Tarija, com valores *ca.* 2‰ mais positivos que a média de $\delta^{18}\text{O}_{\text{precip}}$ anual da localidade atualmente. A região se encontra em uma das diversas planícies “altas” da região pampeana da Argentina central (TAUBER & GOYA, 2006; TAUBER *et al.*, 2008). Atualmente, as temperaturas anuais são moderadas (~18°C) e há uma sazonalidade marcada, onde os verões são quentes e úmidos e os invernos, secos e frios (BRIDAROLLI & DI TADA, 1996).

Domingo *et al.* (2012) analisaram e compilaram diversos estudos com análises de isótopos de oxigênio de várias espécies de megafauna de diversas localidades (de altitudes e latitudes altas às baixas) do Pleistoceno sul-americano. Os valores de $\delta^{18}\text{O}$ para a região do Pampas do norte da Argentina (Domingo *et al.*, 2012) são similares aos obtidos no presente estudo.

Tabela 3 – Resultados dos isótopos de oxigênio dos restos esqueléticos dos grandes Carnívora sul-americanos do Pleistoceno médio-tardio. Os valores de $\delta^{18}\text{O}_\text{P}$ representam o oxigênio do fosfato da bioapatita dos animais analisados. Os valores de $\delta^{18}\text{O}_\text{W}$ representam a média dos valores isotópicos da água ingerida por esses animais em vida, e foram calculados utilizando a equação para canídeos descrita por Iacumin & Longinelli (2002). Os valores de $\delta^{18}\text{O}_\text{PRECIP}$ representam as estimativas da média de precipitação anual de cada localidade após 1950.

Espécie	Número de tombo	Material	Localidade	Latitude (°S)	$\delta^{18}\text{O}_\text{P}$ (‰, VSMOW)	$\delta^{18}\text{O}_\text{W}$ (‰, VSMOW)	$\delta^{18}\text{O}_\text{PRECIP}$ (‰, VSMOW)
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2455	dentina	Itapipoca, Ceará, Brasil	3	23,5	-1,5	-2,7
<i>Smilodon populator</i>	MUPHI 2451	osso	Itapipoca, Ceará, Brasil	3	20,7	-3,5	-2,7
<i>Smilodon populator</i>	LPUFS 4832	osso	Poço Redondo, Sergipe, Brasil	9	21,5	-3,0	-2,4
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7143	osso	Ourolândia, Bahia, Brasil	10	18,8	-5,0	-3,3
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7143	dentina	Ourolândia, Bahia, Brasil	10	18,8	-5,0	-3,3
<i>Arctotherium wingei</i>	UNIRIO-PM 1022	esmalte	Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil	12	22,5	-2,2	-4,1
<i>Panthera onca</i>	UNIRIO-PM 1043	osso	Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil	12	20,7	-3,5	-4,1
<i>Smilodon populator</i>	MCL 7210-02	dentina	Gameleira, Minas Gerais, Brasil	19	20,4	-3,7	-5,4
<i>Arctotherium wingei</i>	MCL 7290-2	osso	Gameleira, Minas Gerais, Brasil	19	20,5	-3,7	-5,4
<i>Arctotherium wingei</i>	MUT 271	dentina	Tarija, Bolívia	21	17,7	-5,8	-7,4
<i>Procyon troglodytes</i>	MUT 276	dentina	Tarija, Bolívia	21	16,7	-6,5	-7,4
<i>Smilodon populator</i>	CC-PZ 103	osso	Córdoba, Argentina	31	17,7	-5,8	-7,6
<i>Smilodon populator</i>	CC-PZ 104	dentina	Córdoba, Argentina	31	17,7	-5,8	-7,6

4.4 O Último Máximo Glacial e a extinção da Megafauna

As mudanças ambientais e bióticas que ocorreram durante o Quaternário e que possivelmente levaram a extinção da megafauna por todo o planeta ainda são debatidas entre os pesquisadores. Diversas hipóteses para explicar essas extinções já foram propostas, porém, as mais comumente evocadas são as mudanças climáticas e os impactos da espécie humana na megafauna (CIONE *et al.*, 2003; BARNOSKY & LINDSAY, 2010; BROOK & BARNOSKY, 2012).

O modelo mais clássico envolvendo mudanças climáticas é a teoria do refúgio, que sugere que mudanças e ciclos climáticos e vegetacionais sucessivos ocorreram durante as glaciações e interglaciações do Pleistoceno. Essas flutuações teriam promovido ou a expansão ou a retração na distribuição das espécies e influenciado a diversificação biótica. Relictos desta dinâmica antiga são, teoricamente, encontrados atualmente, por exemplo, em sistemas de dunas residuais, brejos na Caatinga, e áreas do tipo savana na região amazônica (HAFFER, 1969; BROWN & AB'SÁBER, 1979 *apud* WERNECK *et al.*, 2011).

Dois hipóteses adicionais foram propostas para explicar as mudanças que produziram o mosaico peculiar de ambientes e a grande biodiversidade vista atualmente na América do Sul. As duas hipóteses para a origem das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (*Seasonally Dry Tropical Forests* – SDTF) na América do Sul são: a hipótese do arco pleistocênico (*Pleistocene arc hypothesis* – PLAH) e a hipótese da SDTF amazônica. Estes modelos se baseiam na distribuição atual das SDTFs na América do Sul. As SDTFs incluem atualmente os biomas Caatinga, Cerrado e Chaco, que são descritos de maneira geral como florestas em regiões tropicais com grandes precipitações sazonais intercaladas por vários meses de secas rigorosas. A fitofisionomia das SDTFs é heterogênea, mas é principalmente composta por árvores e vegetação semi-decídua a decídua (PRADO & GIBBS, 1993; WERNECK *et al.*, 2011).

A PLAH sugere que os fragmentos disjuntos nos padrões distribucionais das SDTFs são relictos de uma grande floresta sazonal antiga, que era extensa e contínua. O ápice da existência dessa floresta teria sido durante um período mais seco e frio, há *ca.* 18.000-12.000 anos atrás, concomitantemente com a redução do território das florestas úmidas (PRADO & GIBBS, 1993). A hipótese da SDTF amazônica (PENNINGTON *et al.*, 2000) propõe que a vegetação em parte da região baixa da Amazônia era uma floresta fechada contendo vegetação mais tolerante às secas. Potenciais remanescentes (refúgio) de floresta na Amazônia durante o último máximo glacial (LGM) teriam se

comportado com um padrão dendrítico de dispersão ao longo do curso dos rios, similarmente ao que ocorre atualmente nas matas de galeria. Hoje em dia, as matas de galeria dentro do Cerrado possuem uma composição florística muito similar à floresta amazônica, especialmente na região oeste do Brasil (OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 1995).

Werneck *et al.* (2011) testaram ambas as hipóteses da SDTF amazônica e a PAH utilizando modelagem paleodistribucional. De acordo com Werneck *et al.* (2011), os resultados obtidos estão, de maneira geral, de acordo com os estudos palinológicos prévios para essas regiões. Os autores propõem que durante o início do Terciário ou início do Pleistoceno, as SDTFs se expandiram, mas se tornaram fragmentadas durante o LGM, e, em seguida, tiveram uma segunda expansão durante o Holoceno (Figs. 4 & 5). Durante o LGM, a distribuição das SDTFs foi provavelmente restrita à região mais ao sul da Amazônia, com um corredor estreito em potencial no Brasil central (Fig. 4). Durante a transição Pleistoceno Tardio-Holoceno Inicial, as SDTFs gradualmente expandiram para o sul, mas com uma lacuna no Brasil Central, onde a vegetação de Cerrado se estabeleceu (Fig. 5). Após o cessamento da expansão das SDTFs, apenas pequenas mudanças ocorreram em suas distribuições em relação ao que é observado atualmente (WERNECK *et al.*, 2011). Estudos prévios da vegetação do Quaternário sul-americano demonstram que o clima na América do Sul durante o Pleistoceno Tardio-Holoceno Inicial era diferente das condições atuais (ex.: SALGADO-LABOURIAU, 1997; BEHLING, 1998; LEDRU *et al.*, 1996; LEDRU, 2002; CARIGNANO, 1999; BEHLING, 2002; PESSENDA *et al.*, 2010). Esses estudos apontam para condições gerais mais secas e mais frias durante o LGM, com a aridez persistindo até o início do Holoceno, quando as temperaturas começaram a aumentar.

Brook & Barnosky (2012) discutem a hipótese do possível impacto da espécie humana na megafauna do Quaternário. Na América do Sul, o período estimado da chegada dos primeiros humanos é bastante próximo da estimativa para o início do LGM (CIONE *et al.*, 2003; BARNOSKY & LINDSAY, 2010). Os humanos recém-chegados teriam não só aumentado a competição com outros predadores, mas também fragmentado diversos ambientes (CIONE *et al.*, 2003). Dessa forma, a sinergia entre a chegada dos humanos e as mudanças climáticas poderia ter acelerado o processo de extinção da megafauna (BROOK & BARNOSKY, 2012).

Apesar de diferenças intraespecíficas e/ou latitudinais não terem sido observadas nas dietas dos espécimes analisados de *A. wingei*, *P. onca*, *P. troglodytes* e *S. populator*,

os valores de $\delta^{18}\text{O}$ sugerem coletivamente que esses animais viveram em ambientes mais quentes e provavelmente úmidos. Infelizmente, nenhum dos espécimes foi datado, portanto, o reconhecimento específico de quando estes períodos quentes e úmidos ocorreram é incerto.

Diversos estudos climatológicos, amplamente baseados em evidências palinológicas e de isótopos estáveis, sugerem que durante o Último Máximo Glacial, as regiões que foram analisadas aqui eram menos quentes que na atualidade e dominadas por vegetação típica de ambientes de florestas úmida e subúmida (WERNECK *et al.*, 2011). Apesar de algumas áreas terem sido dominadas por Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF), essas regiões continham matas de galeria onde a umidade era mais alta que nas regiões de vegetação aberta, embora as temperaturas, de maneira geral, fossem mais amenas do que atualmente (SALGADO-LABOURIAU, 1997; CARIGNANO, 1999; DE OLIVEIRA *et al.*, 1999; FURLEY & METCALFE, 2007; PESSENDA *et al.*, 2010).

Em uma tentativa de inferir um possível cenário ambiental e temporal das amostras analisadas, os espécimes foram plotados nos mapas de Werneck *et al.* (2011) do LGM ou do Holoceno Inicial para as prováveis distribuições das SDTFs na América do Sul durante estes períodos (Fig. 4 & 5). Cada espécime foi plotado de acordo com o cenário mais provável para os seus valores de $\delta^{18}\text{O}_w$. Dado que o registro fossilífero das espécies analisadas começa em 1,8 Milhões de anos (WOODBURNE, 2010), é possível que o material analisado aqui seja anterior ao Pleistoceno Tardio. Contudo, a maioria das amostras foi coletada em depósitos atribuídos ao Pleistoceno tardio ou mais recente (LESSA *et al.*, 1998; CARTELLE, 1999; XIMENES, 2008; DANTAS *et al.*, 2013; RODRIGUEZ *et al.*, no prelo). As exceções são os espécimes de Tarija e Córdoba; estes sítios são atribuídos ao Pleistoceno médio (CIONE & TONNI, 2005; MACFADDEN *et al.*, 2013).

Os seguintes espécimes foram plotados como pertencendo possivelmente ao Pleistoceno tardio (Fig. 4): *S. populator* de Itapipoca (MUPHI 2451), *S. populator* de Poço Redondo (LPUFS 4832), *S. populator* de Ouroândia (MCL 7143), e *A. wingei* (UNIRIO-PM 1022) e *P. onca* (UNIRIO-PM 1023) de Aurora do Tocantins. Os valores mais baixos de $\delta^{18}\text{O}_w$ de MUPHI 2451 e MCL 7143 estão de acordo com as áreas estimadas para menor probabilidade de ocorrência de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTFs). O estudo palinológico de De Oliveira *et al.* (1999) e da composição de isótopo de carbono do solo do nordeste brasileiro no estudo de Pessenda *et al.* (2010),

como discutidos anteriormente, suportam a idéia de um período menos quente, mais úmido e com a presença de matas de galeria nessas regiões (Quadro 2).

Os espécimes plotados na Figura 5 que se encaixariam no Holoceno inicial são: *S. populator* de Itapipoca (MUPHI 2455), *S. populator* de Poço Redondo (LPUFS 4832), *A. wingei* (UNIRIO-PM 1022) e *P. onca* (UNIRIO-PM 1023) de Aurora do Tocantins, *S. populator* (MCL 7210-02) e *A. wingei* (MCL 7290-2) de Gameleira, *A. wingei* (MUT 271) e *P. cf. troglodytes* (MUT 276) de Tarija, e *S. populator* de Córdoba (CC-PZ 103). Dado os valores mais altos de $\delta^{18}\text{O}_w$ dos espécimes MUPHI 2455, MCL 7210-02, MCL 7290-2, MUT 271, MUT 276 e CC-PZ 103 em comparação as demais amostras, estas foram interpretadas como refletindo condições mais quentes e secas, como proposto para o Holoceno Inicial por Salgado-Labouriau (1997), Carignano (1999), De Oliveira *et al.* (1999), Behling (2002) e Pessenda *et al.* (2010), como sumarizado no Quadro 2. Os únicos espécimes que apresentam valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ consistentes para ambos os períodos geológicos são LPUFS 4832, UNIRIO-PM 1022 e UNIRIO-PM 1023.

De todas as espécies analisadas, apenas *P. onca* sobreviveu à extinção da megafauna quaternária. Na América do Sul, o registro fossilífero de *P. onca* se estende até o sul da Patagonia, nas latitudes mais altas do continente (MARTÍN, 2008). Atualmente, a região é de clima frio-temperado com média anual de temperatura de 5°C, e uma variedade de habitats abertos. A vegetação corresponde à Floresta Subantártica Decídua do nível do mar até 700m de altitude e, acima desta altitude, encontra-se o Deserto Andino de Altitude (RABASSA *et al.*, 2000). Apesar de a região aparentar ter sido climaticamente instável durante o Pleistoceno, um período mais úmido é registrado de 15.000 a 13.000 anos atrás e de 11.800 a 10.500 anos atrás (PENDALL *et al.*, 2001). As onças atuais estão intimamente associadas à habitats de florestas tropicais e subtropicais com recursos d'água permanentes (NOGUEIRA, 2009; WILSON & MITTERMEIER, 2009). Sendo assim, aparentemente as mudanças climáticas que ocorreram no início do Holoceno não afetaram as onças tanto quanto as demais espécies aqui analisadas.

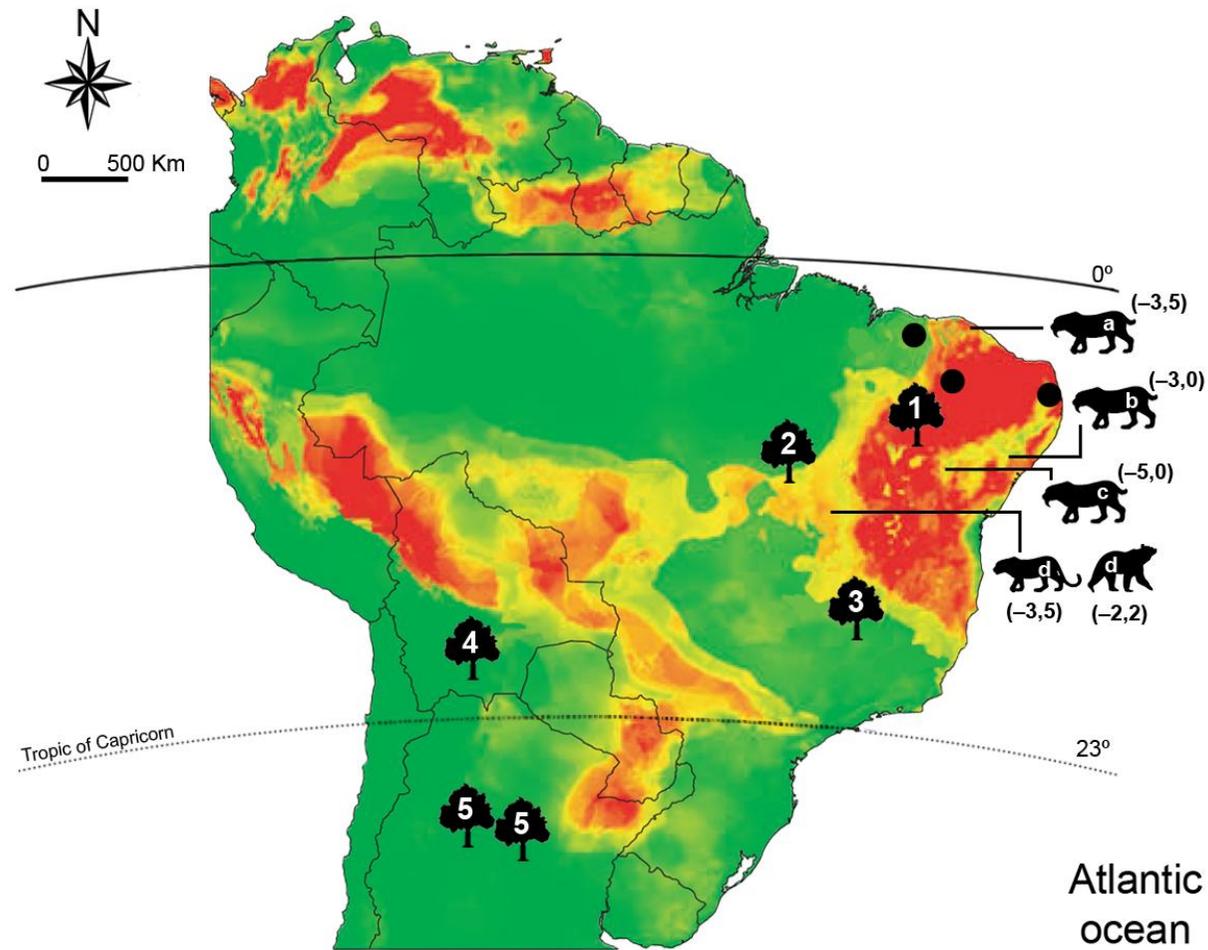


Figura 4 – Distribuição estimada das SDTFs na América do Sul durante o LGM e correspondência destas com os seguintes Carnívoros analisados: (a) MUPHI 2451; (b) LPUFS 4832; (c) MCL 7143; (d) UNIRIO-PM 1022 e UNIRIO-PM 1023. As cores mais quentes correspondem às regiões com maior probabilidade de ocorrência de SDTF neste período. Os valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ calculados para as amostras encontram-se entre parênteses. As árvores correspondem aos seguintes estudos palinológicos: 1- De Oliveira *et al.* (1999); 2- Behling (2002); 3- Salgado-Labouriau (1997); 4- Yoshida & Yamazaki (1982); 5- Carignano (1999). Os círculos pretos correspondem à análise de $\delta^{13}\text{C}$ do solo realizada por Pessenda *et al.* (2010). (Adaptado de Werneck *et al.*, 2011).

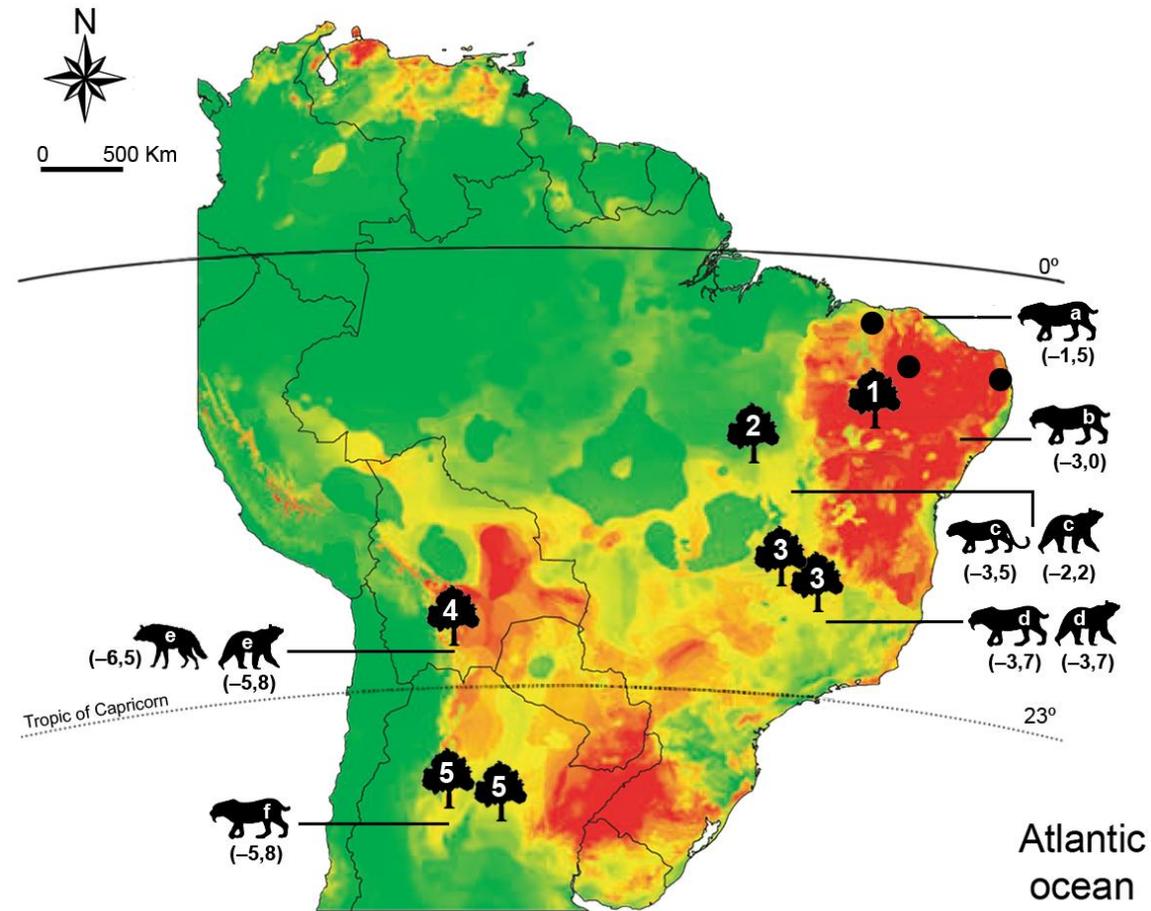


Figura 5 – Distribuição estimada das SDTFs na América do Sul durante o Holoceno Inicial e correspondência destas com os seguintes Carnívoros analisados: (a) MUPHI 2455; (b) LPUFS 4832; (c) UNIRIO-PM 1022 e UNIRIO-PM 1023; (d) MCL 7210-02 e MCL 7290-2; (e) MUT 271 e MUT 276; (f) CC-PZ 103. As cores mais quentes correspondem às regiões com maior probabilidade de ocorrência de SDTF neste período. Os valores de $\delta^{18}\text{O}_w$ calculados para as amostras encontram-se entre parênteses. As árvores correspondem aos seguintes estudos palinológicos: 1- De Oliveira *et al.* (1999); 2- Behling (2002); 3- Salgado-Labouriau (1997); 4- Yoshida & Yamazaki (1982); 5- Carignano (1999). Os círculos pretos correspondem à análise de $\delta^{13}\text{C}$ do solo realizada por Pessenda *et al.* (2010). (Adaptado de Werneck *et al.*, 2011).

Quadro 2 – Interpretações ambientais para os valores de $\delta^{18}\text{O}$ obtidos para os espécimes analisados deste estudo em comparação com estudos palinológicos e de isótopos estáveis do Pleistoceno-Holoceno da América do Sul.

Localidade	Localização	Idade	Clima/Ambiente	Referência
Itapipoca, Ceará, Brasil (MUPHI 2451)	3°21'S 39°42'W	Pleistoceno tardio (?)	Seco e menos quente	este estudo
Itapipoca, Ceará, Brasil (MUPHI 2455)	3°21'S 39°42'W	Holoceno inicial (?)	Mais quente e possivelmente mais seco	este estudo
Nordeste do Brasil	4°05'-7°28'S 35°07'-41°45'W	18,000 - 10,000	Mais úmido com vegetação arbórea	Pessenda <i>et al.</i> (2010)
Nordeste do Brasil	4°05'-7°28'S 35°07'-41°45'W	10,000 - 3,200	Mais seco com presença de savana lenhosa	Pessenda <i>et al.</i> (2010)
Poço Redondo, Sergipe, Brasil	9°46'S 37°40'W	Pleistoceno tardio/Holoceno inicial (?)	Quente e seco (similar aos dias atuais)	este estudo
Rio Icatu, Bahia, Brasil	10°24'S 43°13'W	10,990 a 10,000	Menos quente, mais úmido, com mata de galeria	De Oliveira <i>et al.</i> (1999)
Rio Icatu, Bahia, Brasil	10°24'S 43°13'W	A partir de 8,910	Aumento progressivo da aridez	De Oliveira <i>et al.</i> (1999)
Lagoa da Confusão, Tocantins, Brasil	10°38'S 49°43'W	Pleistoceno tardio	Mais seco	Behling (2002)
Ourolândia, Bahia, Brasil	10°55'S 41°3'W	Pleistoceno tardio (?)	Menos quente	este estudo
Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil	12°42'S 46°24'W	Pleistoceno tardio / Holoceno inicial (?)	Mais quente e possivelmente mais seco	este estudo
Lagoa dos Olhos, Minas Gerais, Brasil	19°38'S 43°54'W	20,000 a 14,000	Úmido, menos quente, com períodos curtos de seca	Salgado-Labouriau (1997)
Lagoa dos Olhos, Minas Gerais, Brasil	19°38'S 43°54'W	14,000 a 11,000	Menos quente e mais seco (semi-árido)	Salgado-Labouriau (1997)
Lagoa dos Olhos, Minas Gerais, Brasil	19°38'S 43°54'W	11,000 a 7,000	Seco, mais quente, com longos períodos de seca	Salgado-Labouriau (1997)
Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil	19°56'S	Holoceno inicial (?)	Mais quente e possivelmente mais seco	este estudo
Valle de Tarija, Tarija, Bolívia	21°41'S 64°42'W	Holoceno inicial (?)	Mais quente	este estudo
Tarija, Bolívia	21°S	Pleistoceno médio (?)	Seco, dominado por gramíneas e com árvores esparsas próximas a cursos d'água	Yoshida & Yamazaki (1982)
Córdoba, Província de Córdoba, Argentina	28°30'-30°40'S 63°45'-66°15'W	50,000 - 30,000	Sub-úmido a úmido e possivelmente quente	Carignano (1999)
Córdoba, Província de Córdoba, Argentina	28°30'-30°40'S 63°45'-66°15'W	33,000 - 18,000	Frio, semi-árido a árido	Carignano (1999)
Córdoba, Província de Córdoba, Argentina	28°30'-30°40'S 63°45'-66°15'W	9,000 - 3,000	Quente e úmido	Carignano (1999)
Córdoba, Província de Córdoba, Argentina	31°10'S 64°52'W	Holoceno inicial (?)	Quente	este estudo

5 CONCLUSÕES

Os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{sc}}$ demonstraram que os espécimes analisados habitaram uma região onde tanto plantas C3 quanto C4 estavam presentes. Não foi possível reconhecer diferenças na dieta entre as espécies ou entre as latitudes, provavelmente porque a dieta de grandes carnívoros é raramente composta por apenas uma espécie (KITCHENER, 1999; NEL, 1999; WILSON & MITTERMEIER, 2009). Isso ocorre especialmente para ursos omnívoros (WILSON & MITTERMEIER, 2009). Além disso, mesmo que um Carnívora seja especializado em um tipo de presa, esta pode estar consumindo plantas de diferentes vias fotossintéticas.

Os valores calculados de $\delta^{18}\text{O}_w$ da maioria dos espécimes são de certa forma mais altos do que as estimativas das médias dos valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{precip}}$ anuais atuais de cada localidade. Isso pode ser um indicativo de que estes espécimes viveram durante um período mais quente, tal como o Holoceno inicial. Hubbe *et al.* (2013) apresentam uma compilação de estudos com diversas datações de espécimes de megafauna pleistocênica que sugere que algumas espécies, incluindo *S. populator*, sobreviveram até *ca.* 10.000 anos atrás.

No Holoceno inicial, mudanças sucessivas em direção a climas mais quentes e secos começaram a modificar a fitofisionomia da América do Sul, e SDTFs começaram a se expandir juntamente com o aumento das temperaturas (SALGADO-LABOURIAU, 1997; DE OLIVEIRA *et al.*, 1999; WERNECK *et al.*, 2011). De todas as espécies analisadas neste estudo, apenas *P. onca* permanece vivente. Atualmente, as onças habitam florestas tropicais e subtropicais com recursos d'água permanentes (NOGUEIRA, 2009; WILSON & MITTERMEIER, 2009). Sendo assim, é possível que a grande mudança climática ocorrida no início do Holoceno tenha sido um fator significativo que levou à extinção de *A. wingei*, *P. troglodytes* e *S. populator* neste período.

6 REFERÊNCIAS

AMBROSE, S.H. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. **Journal of Archaeological Science**, v.17, n.4, p. 431-451, 1990.

ANDERS, U., KOENIGSWALD, W., RUF, I., SMITH, B.H. Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. **Paläontol. Z.**, v.85, p. 321-339, 2011.

ARAÚJO Jr., H.I. **Tafonomia da acumulação fossilífera de vertebrados pleistocênicos do Tanque do Jirau, Itapipoca, Estado do Ceará, Brasil**. 2012. 185 f. Dissertação (Mestrado em Geologia). Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

AVILLA, L., BERNARDES, C., MOTHÉ, D., ASEVEDO, L. A megafauna de mamíferos do Pleistoceno do Brasil. In: HASUI, Y., CARNEIRO, C.D.R., ALMEIDA, F.F.M.; BARTORELLI, A. (eds.). **Geologia do Brasil**. São Paulo: Editora Beca, 2012, p.777-785.

AVILLA, L., MÜLLER, L.; GASPARINI, G.M., SOIBELZON, L., ABSOLON, B., PÊGO, F.B., SILVA, R.C., KINOSHITA, A., FIGUEIREDO, A.M.G., BAFFA, O. The northernmost record of *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Cetartiodactyla) and its palaeoenvironmental and palaeobiogeographical significance. **Journal of South American Earth Sciences**, v.42, p.39-46, 2013.

BARNOSKY, A.D., LINDSEY, E.L. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. **Quaternary International** v.217, p.10-29, 2010.

BAYLISS, R., ERD, D.C., MROSE, M.E., SABINA, A.R., SMITH, D.K. **Mineral Powder Diffraction File Data Book**. EUA: International Center for Diffraction Data, 1986, 596 p.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation and climatic changes in Brazil. **Review of Paleobotany and Palynology** v.99, p.143-156, 1998.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation and climate dynamics in southeastern Amazonia inferred from Lagoa da Confusão in Tocantins State, northern Brazil. **Amazonia-Limnologia Et Oecologia Regionalis Systemae Fluminis Amazonas**, v.17, p.27-40, 2002.

BEN-DAVID, M., FLAHERTY, E.A. Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. **Journal of Mammalogy**, v.93, p.312-328, 2012.

BERGQVIST, L.P., GOMIDE, M., CARTELLE, C., CAPILLA, R. Faunas-locais de mamíferos pleistocênicos de Itapipoca/Ceará, Taperoá/Paraíba e Campina Grande/Paraíba. Estudo comparativo, bioestratinômico e paleoambiental. **Geociências** v.2, p.23-32, 1997.

BIBEN, M. Comparative social ontogeny of social behaviour in three South American canids, the maned wolf, crab-eating fox and bush dog: Implications for sociality. **Animal Behavior** v.31, p.814-826, 1983.

BININDA-EMONDS, O.R., GITTLEMAN, J.L., PURVIS, A. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). **Biological Reviews**, v.74, n.2, p.143-175, 1999.

BOCHERENS, H., DRUCKER, D. Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. **International Journal of Osteoarchaeology**, v.13, n.1-2, p.46-53, 2003.

BOCHERENS, H., FIZET, M., MARIOTTI, A. Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.107, n.3-4, p.213-225, 1994.

BOCHERENS, H.; STILLER, M., HOBSON, K.A., PACHER, M., RABEDER, G., BURNS, J.A., TÜTKEN, T., HOFREITER, M. 2011. Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones. **Quaternary International** v.245, p.238-248, 2011.

BOWEN, G.J. 2012. **The Online Isotopes in Precipitation Calculator 2.2**. Recuperável da Internet via <<http://www.waterisotopes.org>>, acessado em 15.janeiro.2013.

BRIDAROLLI, M.E., DI TADA, I.E. Algunos aspectos de la geografía física de la provincia de Córdoba. In: DI TADA, I.E., BUCHER, E.H. (eds.). **Biodiversidad de la provincia de Córdoba: Fauna**. Argentina: Universidad Nacional de Río Cuarto, 1996, p. 15-38.

BRITO, D., CUARÓN, A.D., REID, F., EMMONS, L. 2008. *Philander opossum*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 24.fevereiro.2013.

BROOK, B., BARNOSKY, A. Quaternary extinctions and their link to climate change. In: HANNAH, L. (ed.). **Saving a Million Species: Extinction Risk From Climate Change**. Island Press, 2012, p.179-198.

BROWN, K.S., AB'SÁBER, A.N. Ice-age forest refuges and evolution in Neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with biological endemism. **Paleoclimas**, v.5, p.1-30, 1979.

BRYANT, J.D., KOCH, P.L., FROELICH, P.N., SHOWERS, W.J., GENNA, B.J. Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v.60, n.24: p.5145-5148, 1996.

BURKART, A. Evolution of grasses and grasslands in South America. **Taxon**, v.24, p.55-66, 1975.

CARIGNANO, C.R. Late Pleistocene to recent climatic change in Cordoba Province, Argentina: Geomorphological evidence. **Quaternary International**, v.57-58, p.117-134, 1999.

CARMIGNOTTO, A., SOLARI, S., DE LA SANCHA, N., COSTA, L. 2011. *Gracilinanus agilis*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 24.fevereiro.2013.

CARTELLE, C. 1999. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In: EISENBERG, J.F., REDFORD, K.H. (eds.). **Mammals of the Neotropics - The Central Tropics**. The University of Chicago Press, 1999, p.27-46.

CASO, A., LOPEZ-GONZALEZ, C., PAYAN, E., EIZIRIK, E., DE OLIVEIRA, T., LEITE-PITMAN, R., KELLY, M., VALDERRAMA, C. 2008a. *Panthera onca*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 24.fevereiro.2013.

CASO, A., LOPEZ-GONZALEZ, C., PAYAN, E., EIZIRIK, E., DE OLIVEIRA, T., LEITE-PITMAN, R., KELLY, M., VALDERRAMA, C. 2008b. *Puma concolor*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 24.fevereiro.2013.

CETEC - FUNDAÇÃO CENTRO TECNOLÓGICO DE MINAS GERAIS. Desenvolvimento de tecnologia para o manejo de espécies nativas e recuperação de áreas degradadas de proteção das captações da Copasa Mutuca e Barreiro. **Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais**, 1996, 55 p.

CIONE, A.L., TONNI, E.P. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: DE BARRIO, R.E., ETCHEVERRY, R.O., CABALLÉ, M.F., LLAMBIAS, E. (eds.). **Geología y recursos**

minerales de la provincia de Buenos Aires, 16° Congreso Geológico Argentino (La Plata), v.11, p.183-200, 2005.

CIONE, A.L., TONNI, E.P., SOIBELZON, L. 2003. The Broken Zig-zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v.5, n.1, p.1-19, 2003.

CIONE, A.L., TONNI, E.P., BARGO, S., BOND, M., CANDELA, A.M., CARLINI, A.A., DESCHAMPS, C.M., DOZO, M.T., ESTEBAN, G., GOIN, F.J., MONTALVO, C.I., NASIF, N., NORIEGA, J.I., ORTIZ-JAUREGUIZAR, E., PASCUAL, R., PRADO, J.L., REGUERO, M.A., SCILLATO-YANÉ, G.J., SOIBELZON, L., VERZI, D.H., VIEYTES, E.C., VIZCAÍNO, S.F., VUCETICH, M.A. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en Argentina: cincuenta años de estudios. **Asoc Paleontol Arg Pub Espec 11, Ameghiniana 50th aniversario**, p.257-278, 2007.

CHRISTIANSEN, P. The Making of a Monster: postnatal ontogenetic changes in craniomandibular shape in the great sabercat *Smilodon*. **PLoS One**, v.7, n.1, e29699 doi:10.1371/journal.pone.0029699, 2012a.

CHRISTIANSEN, P. 2012b. Phylogeny of the sabertoothed felids (Carnivora: Felidae: Machairodontinae). **Cladistics**, p.1-17, 2012b.

CHRISTIANSEN, P., HARRIS, J.M. 2005. Body Size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). **Journal of Morphology**, v.266, p.369-384, 2005.

CLEMENTZ, M.T., FOX-DOBBS, K., WHEATLEY, P.V., KOCH, P.L., DOAK, D.F. Revisiting old bones: coupled carbon isotope analysis of bioapatite and collagen as an ecological and palaeoecological tool. **Geological Journal**, v.44, p.605-620, 2009.

COATES, A.G., COLLINS, L.S., AUBRY, M.P., BERGGREN, W.A. The Geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. **Geological Society of America Bulletin**, v.116, p.1327-1344, 2004.

COPLEN, T.B. Reporting of stable hydrogen, carbon, and oxygen isotopic abundances. **Pure and Applied Chemistry**, v.66, p.273-276, 1994.

COPLEN, T.B. New guidelines for reporting stable hydrogen, carbon, and oxygen isotope-ratio data. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v.60, p.3359-3360, 1996.

CRAIG, H. Isotopic Variations in Meteoric Waters. **Science**, v.133, n.3465, p.1702-1703, 1961.

CROWLEY, B.E., CARTER, M.L., KARPANTY, S.M., ZIHLMAN, A.L., KOCH, P.L., DOMINY, N.J. Stable carbon and nitrogen isotope enrichment in primate tissues. **Oecologia** v.164, n.3, p.611-626, 2010.

CUARÓN, A.D., REID, F., HELGEN, K. 2008. *Eira barbara*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 25.fevereiro.2013.

DANTAS, M.A.T. **Megafauna Pleistocênica da Fazenda Charco, Poço Redondo, Sergipe – Interpretações paleoambientais**. 2010. 56f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação). Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe.

DANTAS, M.A.T., DUTRA, R.P., CHERKINSKYC, A., FORTIER, D.C., KAMINOD, L.H.Y., COZZUOL, M.A., RIBEIRO, A.S., VIEIRA, F.S. Paleoecology and radiocarbon dating of the Pleistocene megafauna of the Brazilian Intertropical Region. **Quaternary Research**, v.79, n.1, p.61-65, 2013.

DE OLIVEIRA, P.E. 1992. **A Palynological Record of Late Quaternary Vegetational and Climatic Change in Southeastern Brazil**. 1992. Tese. Ohio State University, Columbus, Ohio, E.U.A.

DE OLIVEIRA, P.E., BARRETO, A.M.F., SUGUIO, K. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: The fossil dunes of the

middle São Francisco River. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.152, p.319-337, 1999.

DOMINGO, L., PRADO, J.L., ALBERDI, M.T. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. **Quaternary Science Reviews** v.55, p103-113, 2012.

DOTSIKA, E., ZISI, N., TSOUKALA, E., POUTOUKIS, D., LYKOUDIS, S., GIANNAKOPOULOS, A. Palaeo-climatic information from isotopic signatures of Late Pleistocene *Ursus ingressus* bone and teeth apatite (Loutra Arideas Cave, Macedonia, Greece). **Quaternary International**, v.245, p.291-301, 2011.

DUTRA, R.P., COZZUOL, M.A., AVILLA, L.S. Roedores Sigmodontinae (Cricetidae: Mammalia) fósseis de depósitos quaternários cársticos do Sudeste do Estado do Tocantins, Norte do Brasil: taxonomia e aspectos paleoecológicos e biogeográficos. In: VIII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2012, Recife. **Caderno de Resumos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. Caderno de Resumos, 2012, p.40.

DUTROW, B.L. Geochemical Instrumentation and Analysis. The Science Education Resource Center at Carleton College, 2012. Recuperável da Internet via <http://serc.carleton.edu/research_education/geochemsheets/techniques/XRD.html>, acessado em 18.janeiro.2013.

FARMER, V.C. **The Infrared Spectra of Minerals**. London: The Mineralogical Society, 1974, 539 p.

FENNER, K. *Tremarctos ornatus*. Animal Diversity Web, 2012. Recuperável da Internet via <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Tremarctos_ornatus>, acessado em 20.fevereiro.2013.

FERANEC, R.S. Isotopic evidence of saber-tooth development, growth rate, and diet from the adult canine of *Smilodon fatalis* from Rancho La Brea. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.206, p.303-310, 2004.

FERREIRA, L.G., YOSHIOKA, H., HUETE, A., SANO, E.E. Seasonal landscape and spectral vegetation index dynamics in the Brazilian Cerrado: an analysis within the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazonia (LBA). **Remote Sensing of Environment**, v.87, p.534-555, 2003.

FIGUEIRIDO, B., SOIBELZON, L.H. Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. **Lethaia**, v.43, p.209-222, 2010.

FORASIEPI, A.M., MARTINELLI, A.G., GOIN, F.J. Revisión taxonómica de *Parahyaenodon argentinus* Ameghino y sus implicancias en el conocimiento de los grandes mamíferos carnívoros del Mio-Plioceno de América de Sur. **Ameghiniana**, v.44, n.1, p.143-159, 2007.

FOX, R.C., YOUZWYSHYN, G.P. New primitive Carnivorans (Mammalia) from the Paleocene of Western Canada, and their bearing on relationships of the order. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.14, p.382-404, 1994.

FRICKE, H. Stable Isotope Geochemistry of Bonebed Fossils: Reconstructing Paleoenvironments, Paleoecology, and Paleobiology. In: ROGERS, R.R., EBERTH, D.A., FIORILLO, A.R. (eds.). **Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance**. The University of Chicago Press, p. 437-490, 2007.

FRY, B. **Stable Isotope Ecology**. Springer, 2006, 320 p.

FURLEY, P.A., METCALFE, S.E. Dynamic changes in savanna and seasonally dry vegetation through time. **Progress in Physical Geography**, v.31, n.6, p.633-642, 2007.

GANNES, L.Z., MARTINEZ, C.D.R., KOCH, P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.119, p.725-737, 1998.

GARCÍA-RANGEL, S. 2012. Andean bear *Tremarctos ornatus* natural history and conservation. **Mammal Review**, v.42, n.2, p.85-119, 2012.

GOILLOT, C., BLONDEL, C., PEIGNÉ, S. Relationships between dental microwear and diet in Carnivora (Mammalia) – Implications for the reconstruction of the diet of extinct taxa. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.271, p.13-23, 2009.

GOSWAMI, A., FRISCIA, A. **Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form and Function**. Cambridge University Press, 2010, 506 p.

GUIDO, Z. Climate Dinamics. In: **Southwest Climate Change Network**, 2008. Recuperável da Internet via: <http://www.southwestclimatechange.org/climate/global/dynamics#hadley_walker>, acessado em 28.fevereiro.2013.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, v.165, p.131-137, 1969.

HOEFS, J. **Stable isotope geochemistry**. 6a edição. Springer, 2009, 296 p.

HOLDEN, P.B., EDWARDS, N.R., MÜLLER, S.A., OLIVER, K.I.C., DEATH, R.M., RIDGWELL, A. Controls on the spatial distribution of oceanic $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$. **Biogeosciences Discuss**, v.9, p.11843-11883, 2012.

HOLLIDAY, J.A., STEPPAN, S.J. Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity. **Paleobiology**, v.30, n.1, p.108-128, 2004.

HUBBE, A., HUBBE, M., NEVES, W.A. The Brazilian megamastofauna of the Pleistocene/Holocene transition and its relationship with the early human settlement of the continent. **Earth-Science Reviews**, v.118, p.1-10, 2013.

IACUMIN, P., LONGINELLI, A. Relationship between $\delta^{18}\text{O}$ values for skeletal apatite from reindeer and foxes and yearly mean $\delta^{18}\text{O}$ values of environmental water. **Earth and Planetary Science Letters**, v.201, p.213-219, 2002.

INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS – IBAMA. **Ecosistemas brasileiros – Caatinga**, 2012a. Recuperável da Internet via <<http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/caatinga.htm>>, acessado em 23.fevereiro.2013.

INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS – IBAMA. **Ecosistemas brasileiros – Cerrado**, 2012b. Recuperável da Internet via <<http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cerrado.htm>>, acessado em 23.fevereiro.2013.

INTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ – IPECE. **Ceará em Mapas**, 2007. Recuperável da Internet via <<http://www2.ipece.ce.gov.br/atlas/capitulo1/12.htm>>, acessado em 23.fevereiro.2013.

JENKINS, S.G., PARTRIDGE, S.T., STEPHENSON, T.R., FARLEY, S.D., ROBBINS, C.T. Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates, and nursing offspring. **Oecologia**, v.129, n.3: 336-341, 2001.

KARDONG, K.V. **Vertebrados: anatomia comparada, função e evolução**. 5a edição. São Paulo: Roca, 2010, p.595-597.

KELLNER, C.M.; SCHOENINGER, M.J. A simple carbon isotope model for reconstructing prehistoric human diet. **American Journal of Physical Anthropology**, v.133, p.1112-1127, 2007.

KITCHENER, A.C. Watch with mother: a review of social learning in the Felidae. In: BOX, H.O., GIBSON, K.R. (eds.). **Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives**. Cambridge University Press, p.236-258, 1999.

KOCH, P.L. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. In: MICHENER, R., LAJTHA, K. (eds.). **Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science**. 2a edição. Blackwell Publishing, p. 99-154, 2007.

LEDRU, M.P. Late Quaternary history and evolution of the Cerrados as revealed by palynological records. In: OLIVEIRA, P.S., MARQUIS, R.J. (eds.). **The Cerrados of Brazil - ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, p.33-50, 2002.

LEDRU, M.P., SOARES-BRAGA, P.I., SOUBIE, F., FOURNIER, M., MARTIN, L., SUGUIO, K., TURCQ, B. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.123, p.239-257, 1996.

LESSA, G., CARTELLE, C., FARIA, H.D., GONÇALVES, P.R. Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno final-Holoceno em grutas calcárias do estado da Bahia. **Acta Geologica Leopoldensia**, v.21, p.157-169, 1998.

LONGIN, R. New method of collagen extraction for radiocarbon dating. **Nature**, v.230, p.241-242, 1971.

LUZ, B., KOLODNY, Y., HOROWITZ, M. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v.48, p.1689-1693, 1984.

MACFADDEN, B.J. Middle Pleistocene climate changes recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan land-mammal age. **Quaternary Research**, v.54, p.121-131, 2000.

MACFADDEN, B.J. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the latest Quaternary of South and Central America. **Quaternary Research**, v.64, p.113-124, 2005.

MACFADDEN, B.J., CERLING, T.E., HARRIS, J.M., PRADO, J. Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. **Global Ecology and Biogeography**, v.8, p.137-149, 1999.

MACFADDEN, B.J.; SHOCKEY, B.J. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. **Paleobiology**, v.23, p.77-100, 1997.

MACFADDEN, B.J.; ZEITLER, P.K., ANAYA, F., COTTLE, J.M. 2013. Middle Pleistocene age of the fossiliferous sedimentary sequence from Tarija, Bolivia. **Quaternary Research**, v.79, n.2, p.268-273, 2013.

MARINI, M.A. Bird movement in a fragmented Atlantic Forest landscape. **Studies in Neotropical Fauna and Environment**, v.45, n.1, p.1-10, 2010.

MARSHALL, J.D.; BROOKS, J.R., LAJTHA, K. 2007. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: MICHENER, R., LAJTHA, K. (eds.). **Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science**. 2a edição. Blackwell Publishing, p. 22-60, 2007.

MARSHALL, L.G., WEBB, S.D., SEPKOSKI, J.J., RAUP, D.M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. **Science**, v.215, p.1351-1357, 1982.

MARTIN, C., BENTALEB, I., KAANDORP, R., IACUMIN, P., CHATRI, K. Intra-tooth study of modern rhinoceros enamel $\delta^{18}\text{O}$: Is the difference between phosphate and carbonate $\delta^{18}\text{O}$ a sound diagenetic test? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.266, p.183-189, 2008.

MARTIN, F.M. Bone crunching felids at the end of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. **Journal of Taphonomy**, v.6, n.3-4, p.337-372, 2008.

MCGUIRE, K.; MCDONELL, J. Stable isotope tracers in watershed hydrology. . In: MICHENER, R., LAJTHA, K. (eds.). **Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science**. 2a edição. Blackwell Publishing, p. 334-374, 2007.

METCALFE, J.Z., LONGSTAFFE, F.J., WHITE, C.D. Method-dependent variations in stable isotope results for structural carbonate in bone bioapatite. **Journal of Archaeological Science**, v.36, n.1, p.110-121 2009.

METCALFE, J.Z., LONGSTAFFE, F.J., ZAZULA, G.D. 2010. Nursing, weaning, and tooth development in woolly mammoths from Old Crow, Yukon, Canada: Implications for Pleistocene extinctions. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.298, p.257-270, 2010.

MIRANDA, F., MERITT, D.A. 2011. *Tamandua tetradactyla*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 25.fevereiro.2013.

MITSIADIS, T.A., DE BARI, C. Apoptosis in developmental and repair-related human tooth remodeling: A view from the inside. **Experimental Cell Research**, v.314, n.4, p.869-877, 2008.

MÜLLER, L., AVILLA, L.S., GASPARINI, G.M., SOIBELZON, L. Considerações taxonômicas, climáticas e ambientais sobre os artiodáctilos (Cetartiodactyla: Mammalia) fósseis registrados nas cavernas de Aurora do Tocantins, Norte do Brasil. In: VIII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2012, Recife. **Caderno de Resumos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. Caderno de Resumos, 2012, p.146.

MUNRO, L.E., LONGSTAFFE, F.J., WHITE, C.D. Effects of heating on the carbon and oxygen-isotope compositions of structural carbonate in bioapatite from modern deer bone. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.266, n.3-4, p.142-150, 2007.

NEL, J.A.J. Social learning in canids: an ecological perspective. In: BOX, H.O., GIBSON, K.R. (eds.). **Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives**. Cambridge University Press, p.259-278, 1999.

NEVES, W.A., PILÓ, L.B. Solving Lund's dilemma: new AMS dates confirm that humans and megafauna coexisted at Lagoa Santa. **Current Research in the Pleistocene** v.20, p.57-60, 2003.

NOGUEIRA, J. *Panthera onca*. **Animal Diversity Web**, 2009. Recuperável da Internet via <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Panthera_onca>, acessado em 26.fevereiro.2013.

NOTO, C.R. Hierarchical Control of Terrestrial Vertebrate Taphonomy Over Space and Time: Discussion of Mechanisms and Implications for Vertebrate Paleobiology. In: ALLISON, P.A., BOTTJER, D.J. (eds.). **Taphonomy: Process and Bias Through Time**. Springer, p.287-336, 2011.

OLIVEIRA-FILHO, A.T., RATTER, J.A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany**, v.52, p.141-194, 1995.

PASCHKA, N. *Speothos venaticus*. **Animal Diversity Web**, 2000. Recuperável da Internet via <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Speothos_venaticus>, acessado em 26.fevereiro.2013.

PAULA-COUTO, C. Fossil Pleistocene to sub-recent mammals from Northeastern Brazil: I – Edentata, Megalonychidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.52, n.1, p.144-151, 1980.

PENDALL, E., MARKGRAF, V., WHITE, J.W., DREIER, M., KENNY, R. Multiproxy record of late Pleistocene–Holocene climate and vegetation changes from a peat bog in Patagonia. **Quaternary Research**, v.55, n.2, p.168-178, 2001.

PENNINGTON, R.T., PRADO, D.E., PENDRY, C.A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v.27, p.261-273, 2000.

PÉREZ-CLAROS, J.A., PALMQVIST, P. How many potential prey species account for the bulk of the diet of mammalian predators? Implications for stable isotope paleodietary analyses. **Journal of Zoology**, v.275, p.9-17, 2008.

PESSENDA, L.C.R., GOUVEIA, S.E.M., RIBEIRO, A.S., DE OLIVEIRA, P.E., ARAVENA, R. Late Pleistocene and Holocene vegetation changes in the northeastern Brazil determined from carbon isotopes and charcoal records in soils. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.297, p.507-608, 2010.

PRADO, D.E., GIBBS, P.E. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.80, p.902-927, 1993.

PREVOSTI, F.J. Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a "total evidence" approach. **Cladistics**, v.26, p.456-481, 2010.

PREVOSTI, F.J., FORASIEPI, A., ZIMICZ, N. The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement? **Journal of Mammalian Evolution**, DOI: 10.1007/s10914-011-9175-9, 2011.

PREVOSTI, F.J., SCHUBERT, B.W. First taxon date and stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) for the large hypercarnivorous South American canid *Protocyon troglodytes* (Canidae, Carnivora). **Quaternary International**, DOI: 10.1016/j.quaint.2012.07.003, in press.

PREVOSTI, F.J.; UBILLA, M., PEREA, D. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. **Historical Biology**, v.21, n.1-2, p.79-89, 2009.

PREVOSTI, F.J.; VIZCAÍNO, S.F. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. **Acta Palaeontologica Polonica**, v.51, n.3, p.407-422, 2006.

PUSHKINA, D., BOCHERENS, H., CHAIMANEE, Y., JAEGER, J.J. Stable carbon isotope reconstructions of diet and paleoenvironment from the late Middle Pleistocene Snake Cave in Northeastern Thailand. **Naturwissenschaften**, v.97, p.299-309, 2010.

RABASSA, J., CORONATO, A., BUJALESKY, G., SALEMME, M., ROIG, C., MEGLIOLI, A., HEUSSER, C., GORDILLO, S., ROIG, F., BORROMEI, A.,

QUATTROCCHIO, M. Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: an updated review. **Quaternary International**, v.68-71, p.217-240, 2000.

REID, F.; HELGEN, K. 2008. *Procyon cancrivorus*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 25.fevereiro.2013.

RODRIGUES, S., BERNARDES, C., AVILLA, L.S., SOIBELZON, L. Os carnívoros (Carnivora: Mammalia) fósseis registrados nas cavernas do sudeste do Estado do Tocantins: taxonomia, aspectos climáticos e ambientais no Pleistoceno Superior do Norte do Brasil. In: VIII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2012, Recife. **Caderno de Resumos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. Caderno de Resumos, 2012, p.164.

RODRIGUEZ, S.G., SOIBELZON, L., RODRIGUES, S., MORGAN, C.C., BERNARDES, C., AVILLA, L.S., LYNCH, E. First Record of *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) in Stratigraphic Context in the Late Pleistocene of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, DOI 10.1016/j.jsames.2013.01.004, in press.

ROCHE, D., SEGALLEN, L., BALAN, E., DELATTRE, S. Preservation assessment of Miocene-Pliocene tooth enamel from Tugen Hills (Kenyan Rift Valley) through FTIR, chemical and stable-isotope analysis. **Journal of Archaeological Science**, v.37, p.1690-1699, 2010.

RUNDEL, P.W., EHLERINGER, J.R., NAGY, K.A. **Stable Isotopes in Ecological Research**. Springer, 1988, 540 p.

SALGADO-LABOURIAU, M.L. Late Quaternary palaeoclimate in the savannas of South America. **Journal of Quaternary Science**, v.12, n.5, p.371-379, 1997.

SÁNCHEZ, B., PRADO, J.L., ALBERDI, M.T. Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). **Paleobiology**, v.30, p.146-161, 2004.

SHEMESH, A. Crystallinity and diagenesis of sedimentary apatites. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v.54, p.2433-2438, 1990.

SCHWARCZ, H.P., SCHOENINGER, M.J. Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen as Tracers for Paleo-Diet Reconstruction. In: BASKARAN, M. (ed.). **Handbook of environmental isotope geochemistry**. Berlin: Springer, p.725-742, 2011.

SELTZER, G., RODBELL, D., BURNS, S. Isotopic evidence for late Quaternary climatic change in tropical South America. **Geology**, v.28, p.35-38, 2000.

SHIPMAN, P. **Life history of a fossil - An introduction to taphonomy and paleoecology**. Harvard University Press, 1981, 222 p.

SOIBELZON, L., PREVOSTI, F.J. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. In: PONS, G.X., VICENS, D. (eds.). **Geomorfologia Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló**. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, p.49-68, 2007.

SOIBELZON, L., TONNI, E.P., BOND, M. The fossil record of South American short faced bears (Ursidae, Tremarctinae). **Journal of South American Earth Sciences**, v.20, p.105-113, 2005.

SOIBELZON, L.H.; TARTARINI, V.B. Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. **Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”**, v.11, p.243-254, 2009.

SOUZA, B.D., RODRIGUES, B.M., MEIADO, M.V., SANTOS, M.G. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.32, p.235-244, 2010.

SPONHEIMER, M., LEE-THORP, J.A. Alteration of enamel carbonate environments during fossilization. **Journal of Archaeological Science**, v.26, p.143-150, 1999.

SPONHEIMER, M., LEE-THORP, J.A. The oxygen isotope composition of mammalian enamel carbonate from Morea Estate, South Africa. **Oecologia**, v.126, n.2, p.153-157, 2001.

STINER, M.C., KUHN, S.L., SUROVELL, T.A., GOLDBERG, P., MEIGNEN, L., WEINER, S., BAR-YOSEF, O. Bone Preservation in Hayonim Cave (Israel): A Macroscopic and Mineralogical Study. **Journal of Archaeological Science**, v.28, p.643-659, 2001.

STUART-WILLIAMS, H.L. **Analysis of the Variation of Oxygen Isotopic Composition of Mammalian Bone Phosphate**. Tese. 1996. School of Geography and Earth Sciences, Hamilton: McMaster University.

SUITS, N.S., DENNING, A.S., BERRY, J.A., STILL, C.J., KADUK, J., MILLER, J.B., BAKER, I.T. Simulation of carbon isotope discrimination of the terrestrial biosphere. **Global Biogeochem. Cycles**, v.19, GB1017. DOI: 10.1029/2003GB002141, 2005.

SULZMAN, E.W. Stable isotope chemistry and measurement: a primer. In: MICHENER, R., LAJTHA, K. (eds.). **Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science**. 2a edição. Blackwell Publishing, p. 1-21, 2007.

SUROVELL, T.A., STINER, M.C. Standardizing infra-red measures of bone mineral crystallinity: an experimental approach. **Journal of Archaeological Science**, v.28, n.6, p.633-642, 2001.

TAUBER, A.A., GOYA, F. Estratigrafía y fósiles del Pleistoceno-Holoceno de las pampas de altura en el departamento Cruz del Eje, Córdoba, Argentina. In: III Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología, Córdoba. **Tomo II**, p.717-726, 2006.

TAUBER, A.A., ÁLVAREZ, D., LUNA, C. Registro de *Megatherium americanum* Cuvier, 1796 en una pampa de altura de las Sierras de Córdoba, Argentina. In: XVII Congreso Geológico Argentino, San Salvador de Jujuy. **Actas: Tomo III**, p.1055-1056, 2008.

THOMASON, J.J. **Functional morphology in vertebrate paleontology**. Cambridge University Press, 1997, 296 p.

TRUEMAN, C.N.G., BEHRENSMEYER, A.K., TUROSS, N., WEINER, S. Mineralogical and compositional changes in bone exposed on soil surfaces in Amboseli National Park, Kenya: diagenetic mechanisms and the role of sediment pore fluids. **Journal of Archaeological Science**, v.31, p.721-739, 2004.

TRUEMAN, C.N., PRIVAT, K., FIELD, J. Why do crystallinity values fail to predict the extent of diagenetic alteration of bone mineral? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.266, p.160-167, 2008.

TYKOT, R.H., FALABELLA, F., PLANELLA, T., ASPILLAGA, E., SANHUEZA, L., BECKER, C. Stable isotopes and archaeology in central Chile: methodological insights and interpretive problems for dietary reconstruction. **International Journal of Osteoarchaeology**, v.19, p.156-170, 2009.

UNGAR, P.S. **Mammal teeth – Origin, evolution, and diversity**. The Johns Hopkins University Press, 2010, 304 p.

VAN VALKENBURGH, B., SACCO, T. Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large Pleistocene carnivorans. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.22, p.164-169, 2002.

VIEIRA, E., BONVICINO, C., D'ELIA, G., PARDINAS, U. 2008. *Nectomys squamipes*. In: **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources - Red List of Threatened Species**. Recuperável da Internet via <www.iucnredlist.org>, acessado em 24.fevereiro.2013.

VILLA-NOVA, P., AVILLA, L., OLIVEIRA, E.V., GOIN, F.J. Os Marsupiais (Mammalia, Didelphimorphia) do Quaternário do Sudeste do Estado do Tocantins. In: VIII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2012, Recife. **Caderno de Resumos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. Caderno de Resumos, 2012, p.74.

VIZCAÍNO, S.F., FARIÑA, R.A., FERNICOLA, J.C. Young Darwin and the ecology and extinction of Pleistocene South American fossil mammals. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, v.64, n.1, p.160-169, 2009.

WEBB, S.D. Mammalian faunal dynamics of the Great American Biotic Interchange. **Paleobiology**, v.2, n.3, p.216-234, 1976.

WEBB, S.D. Isolation and interchange: A deep history of South American Mammals. In: EISENBERG, J., REDFORD, K.H. (eds.). **Mammals of the Neotropics**. The University of Chicago Press, p.13-19, 2000.

WEINER, S., BAR-YOSEF, O. States of preservation of bones from prehistoric sites in the Near East: a survey. **Journal of Archaeological Science**, v.17, p.187-196, 1990.

WERNECK, F.P., COSTA, G.C., COLLI, G.R., PRADO, D.E., SITE Jr, J.W. Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. **Global Ecology and Biogeography**, v.20, p.272-288, 2011.

WESLEY-HUNT, G.D., FLYNN, J.J. Phylogeny of the Carnivora: basal relationships among the carnivoramorphan, and assessment of the position of 'Miacoidea' relative to Carnivora. **Journal of Systematic Palaeontology**, v.3, n.1, p.1-28, 2005.

WIGGS, R.B., LOBPRISE, H.B. Exotic animal oral disease and dentistry. In: WIGGS, R.B., LOBPRISE, H.B. (eds.). **Veterinary Dentistry: principles and practice**. New York: Lippincott- Raven, p.538-56, 1997.

WILSON, D.E., MITTERMEIER, R.A. **Handbook of Mammals of the World, Vol. 1: Carnivores**. Barcelona: Lynx Edicions, 2009, 727 p.

WOODBURNE, M.O. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. **Journal of Mammalian Evolution**, v.17, p.245-264, 2010.

WRIGHT, L.E., SCHWARCZ, H.P. Infrared and isotopic evidence for diagenesis of bone apatite at Dos Pilas, Guatemala: palaeodietary implications. **Journal of Archaeological Science**, v.23, p.933-944, 1996.

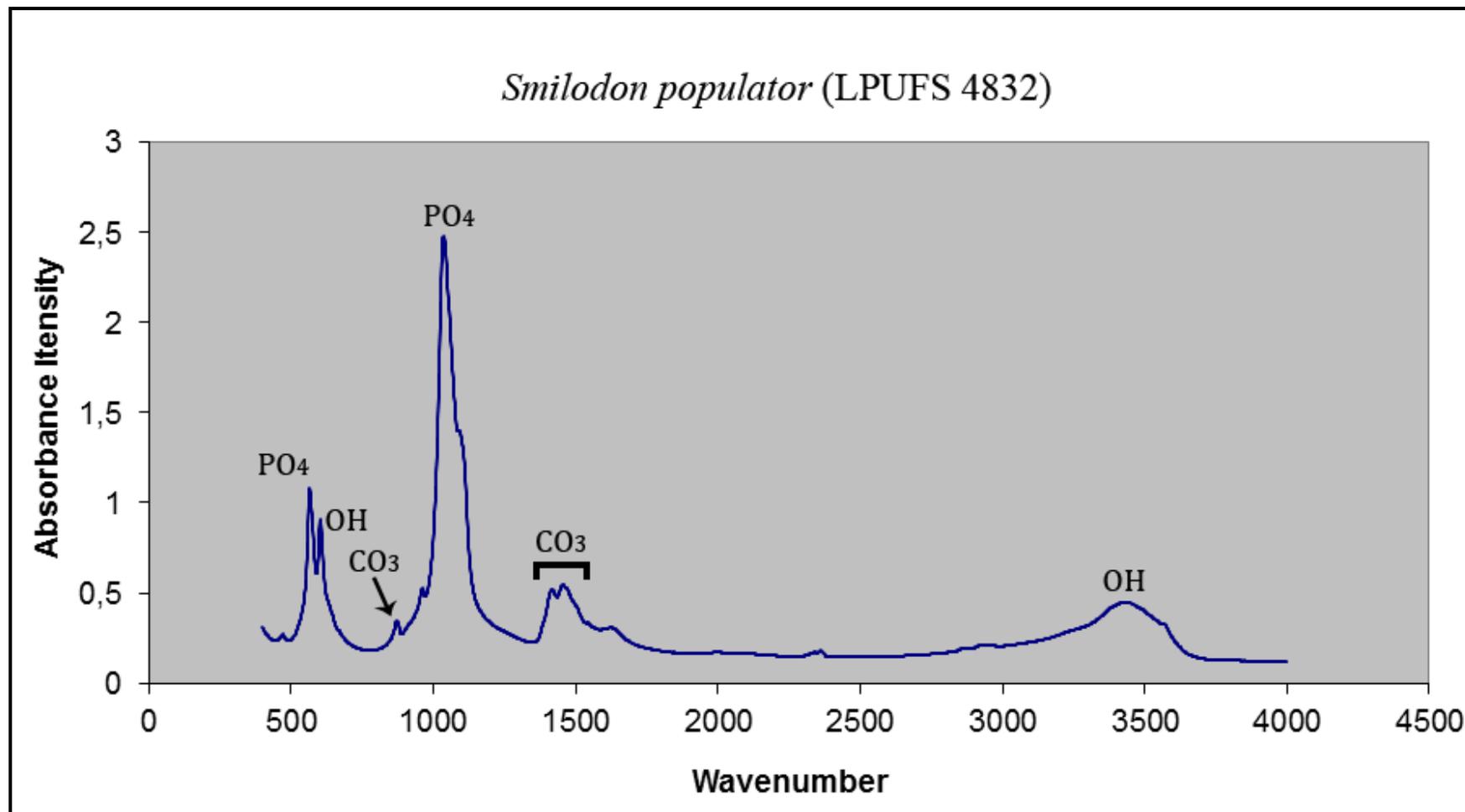
XIMENES, C.L. Tanques Fossilíferos de Itapipoca, CE - Bebedouros e cemitérios de megafauna pré-histórica. In: WINGE, M., SCHOBENHAUS, C., SOUZA, C.R.G., FERNANDES, A.C.S., BERBERT-BORN, M., QUEIROZ, E.T. (eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: SIGEP, p. 1-13, 2008.

YOSHIDA, A., YAMAZAKI, E. Micro-fossils. In: TAKAI, F. (ed.). **Tarija mammal-bearing formation in Bolivia**. Tokyo: Research Institute of Evolutionary Biology, p. 57-62, 1982.

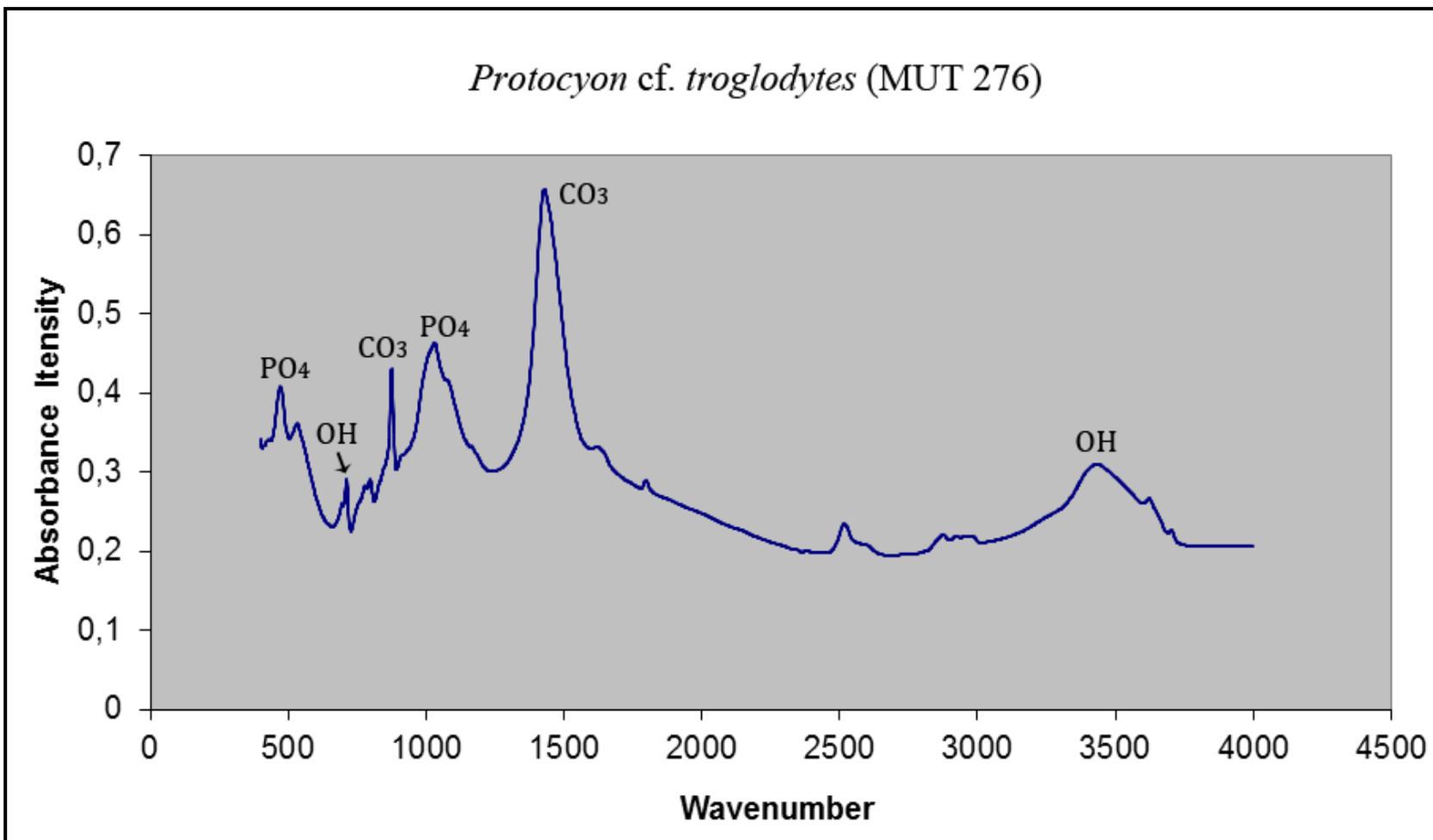
ZAZZO, A., LÉUCUYER, C., MARIOTTI, A. Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v.68, n.1, p.1-12, 2004.

APÊNDICE A

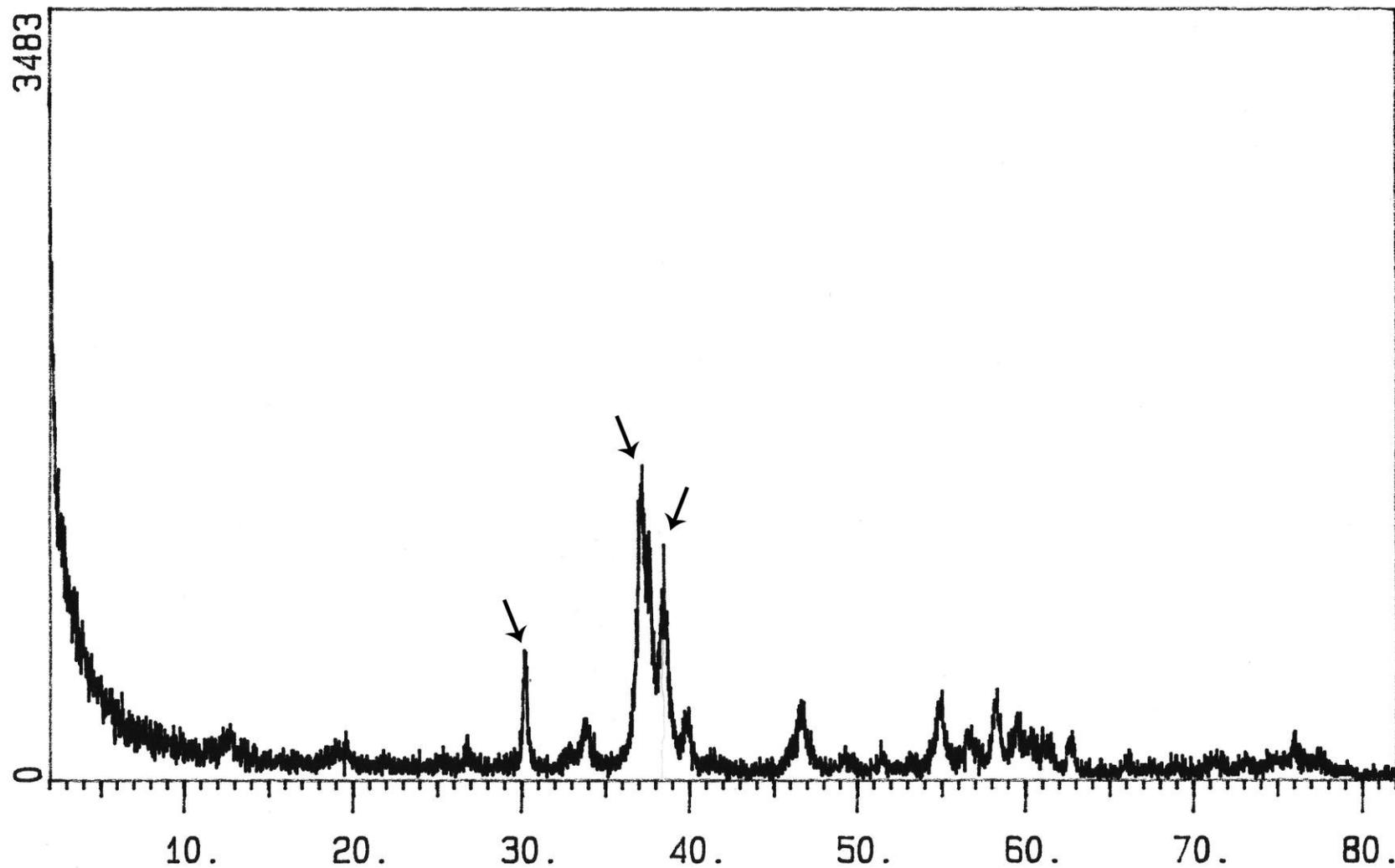
Espectrogramas de duas amostras analisadas por Infravermelho por Transformada de Fourier (FTIR) e por Difração de Raio-X (pXRD)



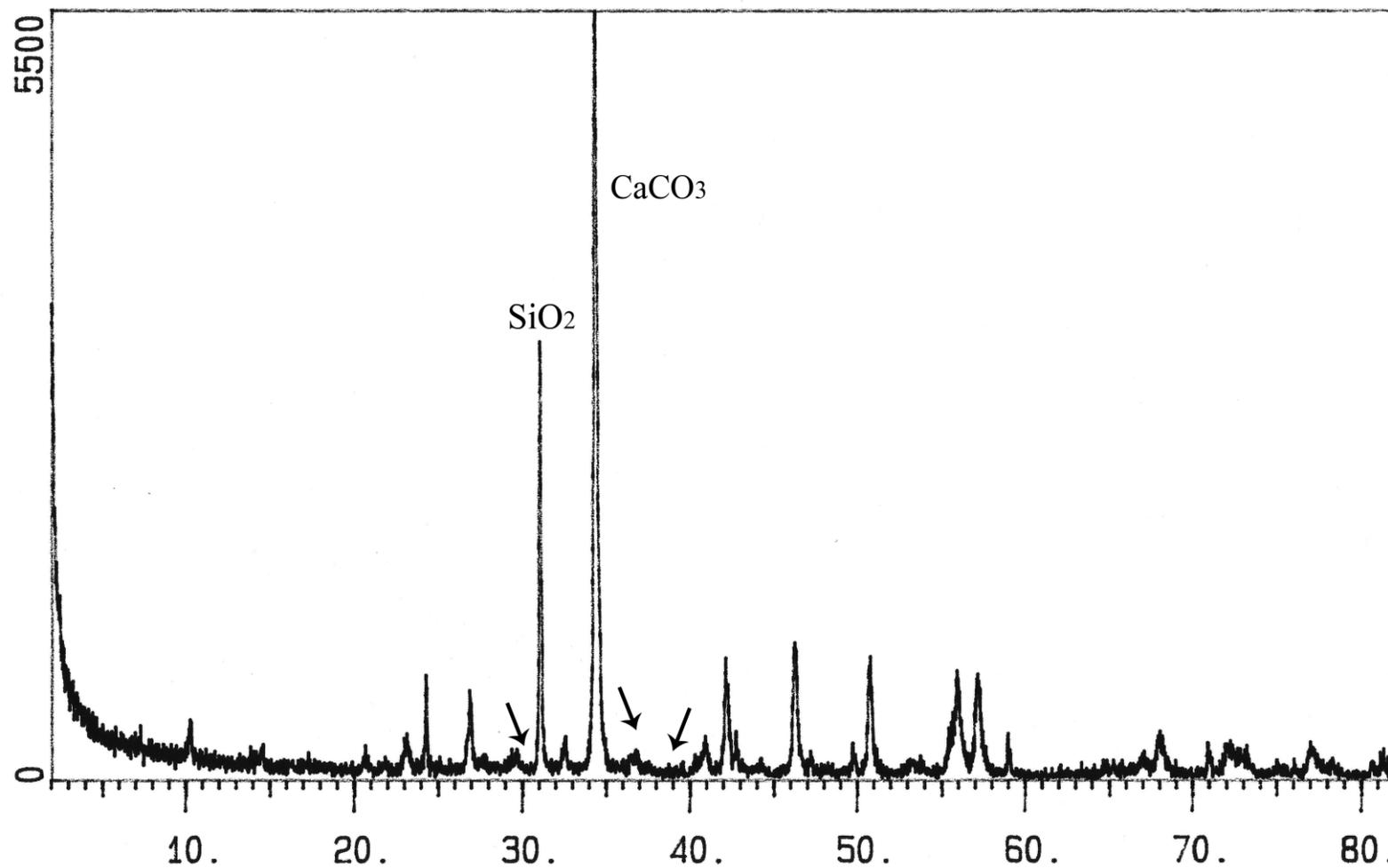
Espectrograma da análise de FTIR da amostra de osso de LPUFS 4832, demonstrando as bandas bem preservadas do carbonato (CO_3) e fosfato (PO_4) da bioapatita. A região entre os picos de PO_4 e OH (hidroxila) próxima ao comprimento de onda 500 corresponde ao local onde o Índice de Cristalinidade é calculado.



Espectrograma da análise de FTIR da amostra de osso de MUT 276, demonstrando as bandas deformadas do carbonato (CO_3) e fosfato (PO_4) da bioapatita.



Espectrograma da análise de pXRD da amostra de osso de LPUFS 4832. As setas indicam os picos de hidroxiapatita biogênica bem preservados.



Espectrograma da análise de pXRD da amostra de osso de MUT 276, demonstrando a presença de contaminação por quartzo (SiO₂) e calcita (CaCO₃). As setas indicam os picos de hidroxiapatita biogênica degradados.