UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Cassiana Purcino Perez

**PALEOECOLOGIA DE MAMÍFEROS VIVENTES COMO
FERRAMENTA NA CARACTERIZAÇÃO DO AMBIENTE
HOLOCÊNICO DE LAGOA SANTA, MG**

EXEMPLAR REVISADO

**São Paulo
2009**

Cassiana Purcino Perez

**PALEOECOLOGIA DE MAMÍFEROS VIVENTES COMO
FERRAMENTA NA CARACTERIZAÇÃO DO AMBIENTE
HOLOCÊNICO DE LAGOA SANTA, MG**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo
para a obtenção do título de Mestre em
Ecologia de Ecossistemas Terrestres e
Aquáticos

Orientador:
Profº. Drº. Walter Alves Neves

EXEMPLAR REVISADO

**São Paulo
2009**

Ficha Catalográfica

Perez, Cassiana Purcino

PALEOECOLOGIA DE MAMÍFEROS
VIVENTES COMO FERRAMENTA NA
CARACTERIZAÇÃO DO AMBIENTE
HOLOCÊNICO DE LAGOA SANTA, MG

2009

105 páginas

Dissertação de Mestrado – Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo – Departamento de
Ecologia

1. Paleoambiente 2. Paleoecologia
3. Mamíferos

Comissão Julgadora

Profº. Drº. Augusto S. Auler

Profº. Drº. Mário De Vivo

Profº. Drº. Walter Alves Neves
Orientador

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

(Machado de Assis)

Agradecimentos

Durante a minha curta vida acadêmica até aqui, uma das maiores lições que aprendi foi a de que um trabalho de pesquisa científica nunca é realizado por uma única pessoa. Esse padrão torna-se ainda mais claro na Arqueologia, uma área do conhecimento eminentemente interdisciplinar.

Durante os três anos que se passaram entre o meu ingresso no programa de mestrado e a confecção deste documento final, muitas pessoas (físicas e jurídicas) colaboraram de diversas formas para o meu sucesso, oferecendo suporte financeiro, estrutural e organizacional, intelectual e emocional. Diante das dificuldades em trabalhar com pesquisa científica em nosso país, agradeço primeiramente à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP pelo auxílio financeiro através da bolsa de mestrado (Proc. n. 05/57520-0), a qual permitiu minha dedicação exclusiva ao meu projeto durante os dois anos de sua vigência. Igualmente, agradeço ao Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos (LEEH IB-USP), na pessoa do professor Walter Neves, pela infra-estrutura, tanto em campo quanto em laboratório, oferecidas para o desenvolvimento desse estudo. Agradeço ainda ao Walter Neves por suas valiosas sugestões durante as correções de relatórios e dessa dissertação.

Muitas pessoas estiveram sempre dispostas a discutir comigo diferentes aspectos direta ou indiretamente relacionados ao trabalho: paleoambiente, tafonomia, arqueologia, sedimentologia, zoologia, evolução..., provendo novas percepções imprescindíveis para o resultado final. Nesse sentido, obrigado a todos meus companheiros do projeto temático e/ou do LEEH: Marcos, Max, Helbert, Danilo, Fofa, Alex, Elver, Mauro, Tati, André, Xureta, Otávio, Celina, Guilherme, Rodrigo, Chico, Rafael, Papito, Pexe e Marco. Contudo, dentre essas pessoas, o pesquisador Renato Kipnis foi, sem sombra de dúvidas, a mais importante.

Ao Renato, meu orientador e amigo, agradeço por dividir comigo sua inteligência, conhecimento e paixão pela arqueologia. Esse trabalho também é seu!

Um agradecimento especial precisa ser feito ainda ao Bedu, que foi responsável, indiretamente, pelo meu primeiro contato com o LEEH, me incentivou a dar o primeiro passo para a realização dessa dissertação e me apoiou durante todo o primeiro ano. Ao Marcos e ao Helbert, que pacientemente ensinaram-me a identificar as peças de coleções faunísticas osteológicas e possibilitaram, portanto, o início de tudo isso. Apesar do imenso trabalho que tivemos também nos divertimos muito juntos enquanto aprendíamos a diferenciar primata/porco/réptil/cervídeo... E ao amigo Danilo, que me ensinou um pouquinho do MUITO que sabe sobre Evolução Humana, música, futebol e amizade. Obrigada Dan, por ter sido meu grande parceiro durante o mestrado e ter me apoiado por diversas vezes e nas mais diversas situações. Sua amizade foi, é e sempre será muito importante para mim!

Nos momentos de maiores crises quanto a minha vocação, quanto ao retorno de todo esse trabalho, quanto aos caminhos a seguir e quanto às escolhas feitas, novamente uma turma grande estava presente para me amparar. Por essa amizade e carinho, que me fazem, sem dúvida, mais forte, obrigada ao Danilo (por todos os motivos acima); ao Max, meu cunhado querido; ao Helbert e ao Fofa, pelas risadas; e ao pessoal de São Carlos, que, embora nem sempre presentes fisicamente, estavam próximos quando eu pedia socorro e alguma diversão. Ká, Mari, Má, Lil, Maria, Jô, Cabeção e Guigo, vocês são a família que eu escolhi para mim.

Àquela família que eu não escolhi, mas que agradeço a cada dia por me ter sido dada, um muito obrigada mais que especial. Meus pais Oscar e Maria Aparecida, meus irmãos Paula, Oscar e Tati, e o pequeno Arthur, que só chegou ao fim de tudo isso: vocês são meu exemplo, minha força e minha base. Obrigada por sempre apoiarem minhas escolhas, ainda que nem sempre às entendam ou concordem com elas. Eu amo muito vocês!

Por fim, agradeço a pessoa que me faz, hoje, ser quem eu sou: a você, Marcos, obrigada por ter me feito uma pessoa melhor, por ter me feito olhar para o futuro de forma mais tranqüila, por ter me feito reconhecer minhas prioridades, às vezes um pouco perdida entre coisas sem importância. Obrigada pelo apoio intelectual, pela companhia no estádio de futebol, pelo carinho e compreensão. Obrigada por você ter surgido em minha vida e ter permanecido nela. Eu te amo muito!

Índice

Resumo	2
Abstract	4
1. Introdução	6
1.1 – O paleoambiente no Brasil desde o final do Pleistoceno: resultados alcançados e problemas a serem solucionados	8
1.2 – O uso de fósseis animais como marcadores paleoambientais	18
1.3 – A importância dos processos tafonômicos na formação do registro fossilífero	24
2. Objetivos	27
3. Material e Métodos	28
3.1 – O Carste de Lagoa Santa: paisagem atual	28
3.2 – A Gruta Cuvieri	34
3.3 – A Lapa do Santo	37
3.4 – Análise paleoambiental	41
3.4 – Análise tafonômica	43
4. Resultados	45
4.1 – Gruta Cuvieri	45
4.1.1 – Análise paleoambiental	45
4.1.2 – Análise tafonômica	53
4.2 – Lapa do Santo	56
4.2.1 – Análise paleoambiental	56
4.2.2 – Análise tafonômica	63
5. Discussão	66
5.1 – Tafonomia e paleoambiente: o registro faunístico fóssil de Lagoa Santa	66
5.2 – Comparação das informações faunísticas, botânicas e arqueológicas aplicadas na reconstrução paleoambiental de Lagoa Santa	83
6. Conclusões	87
7. Referências	89

Resumo

A região de Lagoa Santa, em Minas Gerais, tem um papel importantíssimo nos estudos paleontológicos e arqueológicos brasileiro. A compreensão da evolução paisagística regional durante todo o Holoceno é crucial para avançarmos nas questões levantadas a mais de 150 anos por Peter Lund. Apesar de décadas de intensa pesquisa relacionada às mudanças ambientais ocorridas durante o Quaternário Brasileiro, no entanto, a falta de precisão no controle cronológico e na resolução temporal dos estudos paleoambientais têm causado dificuldades no estabelecimento da paisagem presente e sua evolução nos últimos 10.000 anos. O estabelecimento de um quadro paleoecológico para a região de Lagoa Santa é fundamental para a compreensão do desenvolvimento e da organização das primeiras sociedades caçadoras-coletoras do continente. Dado esse cenário, o principal objetivo do presente estudo foi reconstituir as mudanças paleoambientais ocorridas na região de Lagoa Santa durante o Holoceno, baseado na paleoecologia da comunidade de mamíferos viventes de dois conjuntos fossilíferos. Como objetivo secundário, foi avaliada a influência dos processos tafonômicos pré- e pós-deposicionais na interpretação do ambiente pretérito a partir do registro faunístico fóssil. Os dados foram obtidos a partir dos conjuntos fósseis de um sítio paleontológico (Gruta Cuvieri) e um sítio arqueológico (Lapa do Santo), ambos na região de Lagoa Santa. A reconstrução paleoambiental baseou-se na variação da abundância relativa dos principais *taxa* de mamíferos presentes no registro fóssil de ambos os sítios, utilizando como unidades analíticas o NISP (*number of identifiable specimen*) e o MNI (*minimum number of individuals*). Os processos tafonômicos pré-deposicionais foram analisados qualitativamente, enquanto os processos pós-deposicionais foram analisados quantitativamente através do grau de fragmentação dos elementos ósseos, utilizando a abundância relativa de elementos esqueléticos completos (WSE – *whole skeletal elements*) em

relação ao NISP, para cada táxon. Os processos tafonômicos responsáveis pela formação dos sítios estudados, não mostraram afetar a análise paleoambiental realizada neste trabalho. Os resultados paleoambientais indicaram que a abundância relativa do NISP dos *taxa* analisados foi diretamente afetada pelo grau de fragmentação, sugerindo ser o NISP uma unidade analítica a ser evitada nos estudos de reconstituição paleoambiental. Em contra partida, a análise da variação de abundância relativa utilizando o MNI não foi afetada pelo grau de fragmentação dos elementos ósseos. Pelos resultados obtidos vê-se que a utilização da unidade analítica MNI é mais apropriada para estudos paleoambientais realizados a partir da variação de abundância de restos ósseos de mamíferos. A análise paleoambiental, utilizando o MNI, evidenciou um clima homogêneo na região durante o Holoceno Inicial e o Holoceno Médio, com incremento da umidade durante o Holoceno Tardio.

Palavras-chave: Paleoambiente, Paleoecologia, Tafonomia, Mamíferos, Lagoa Santa.

Abstract

Lagoa Santa region in Minas Gerais plays an important role in Brazilian paleontological and archaeological studies. The understanding of regional landscape evolution during the Holocene is crucial for advancing issues raised 150 years ago by Peter Lund in the region. Despite decades of research on quaternary environmental changes, an understanding of the establishment of today's landscape and its evolution during the past 10,000 years has been hampered by the lack of accurate chronological control and temporal resolution in paleoenvironmental studies. A paleoecological reconstruction for the Lagoa Santa region is key to understand the development and the organization of the first hunter-gathered societies of the continent. Aiming at filling up this gap, the main objective of this study is to reconstruct the paleoenvironmental changes in Lagoa Santa region during the Holocene based on the paleoecology of mammal community of two fossiliferous assemblages. In addition, the pre-burial and post-depositional taphonomic processes associated with the two assemblages were assessed in order to understand the influence of these two variables in the interpretation of the past environment. This study examines the fossil material exhumed from a paleontological site (Gruta Cuvieri) and an archaeological site (Lapa do Santo), both found within the Lagoa Santa region. The paleoenvironmental reconstruction was based on the variation of relative abundance of the main mammals *taxa* found at both sites, using analytical tools such as NISP (number of identifiable specimen) and MNI (minimum number of individuals). The pre-burial taphonomic processes were analyzed qualitatively, while the post-depositional taphonomic processes were analyzed quantitatively based on abundance of whole skeletal elements (WSE) relative to NISP, for each taxon. The results show that taphonomic processes responsible for site formation did not affect the paleoenvironmental analyzes, and that the relative abundance of NISP is directly affected by the degree of bone fragmentation,

thus, suggesting NISP to be a poor analytical tool for paleoenvironmental reconstruction. On the other hand, the analysis of the relative abundance variation based on MNI was not affected by the degree of bone fragmentation. These results suggest that the MNI is more reliable analytical tool for paleoenvironmental reconstruction based on the variation of abundance of mammal fossils. Finally, the paleoenvironmental analysis based on MNI revealed a homogeneous climate in the region during the Early and Middle Holocene, and moisture increase during Late Holocene.

Key-words: Paleoenvironmental, Paleoecology, Taphonomy, Mammals, Lagoa Santa.

1. Introdução

Desde o início do século XX estudiosos de diversas áreas das ciências naturais têm-se debruçado sobre as questões referentes às condições ambientais predominantes na América do Sul no passado, com a finalidade de compreender os processos que levaram à formação da paisagem atual (e.g. LANARI, 1909; AB`SÁBER, 1977; AULER, 1999) bem como de reconstituir o ambiente em que os organismos (extintos ou não) viveram, contribuindo assim para o entendimento da distribuição das espécies nos diversos ecossistemas (e.g. PAULA COUTO, 1975; CARTELLE, 1999); e, ainda, para compreender como os organismos biológicos respondem às mudanças climáticas, sejam elas naturais ou, mais recentemente, de origem antrópica (e.g. BARNOSKY *et al.*, 2003).

No campo da Antropologia, os estudos sobre o povoamento inicial do continente americano, no Pleistoceno Tardio, provocaram grande interesse na reconstrução das condições ambientais existentes no continente nesse período (HOFFECKER *et al.*, 1993). Segundo KIPNIS (1998) e KIPNIS & SCHEEL-YBERT (2005), para entender o desenvolvimento e a organização das primeiras sociedades caçadoras-coletoras americanas, são necessários dados detalhados, tanto arqueológicos quanto paleoambientais. Atendendo a esta demanda, diversos estudos têm sido realizados no âmbito do projeto temático “*Origens e micro-evolução do homem na América: uma abordagem paleoantropológica*” (FAPESP Procs. 99/06070-7 e 04/01321-6) com o objetivo principal de buscar subsídios para o estabelecimento de um cenário paleoambiental para a transição Pleistoceno/Holoceno e suas possíveis implicações para as populações pré-históricas que habitaram a região de Lagoa Santa nos últimos 12.000 anos *Antes do Presente* (A.P.), muitas vezes refinando dados de estudos anteriores.

Os principais trabalhos de reconstrução paleoambiental já realizados no Brasil baseiam-se, em sua maioria, no registro polínico do sedimento de lagoas, rios e veredas (SOUBIÈS *et al.*, 1991; DE OLIVEIRA, 1992; LEDRU, 1993; SERVANT *et al.*, 1993; BEHLING, 1995; COLINVAUX *et al.*, 1996; FERRAZ-VICENTINI & SALGADO-LABOURIAU, 1996; LEDRU *et al.*, 1996; 1998; BEHLING & LICHTE, 1997; BEHLING, 1998; SALGADO-LABOURIAU, 1997; SALGADO-LABOURIAU *et al.*, 1997; 1998; PARIZZI *et al.*, 1998; DE OLIVEIRA *et al.*, 1999; BARBERI *et al.*, 2000; BEHLING & NEGRELLE, 2001; BEHLING *et al.*, 2001; BEHLING, 2002; LEDRU *et al.*, 2002; SIFEDDINE *et al.*, 2003; DE OLIVEIRA *et al.*, 2005; BAUERMANN *et al.*, 2008; DE OLIVEIRA & RACZKA, no prelo), embora métodos biogeográficos (HAFFER, 1969; VANZOLINI, 1992), geomorfológicos (AB'SÁBER, 1977; STEVAUX, 2000), hidrológicos (TURCQ *et al.*, 1997; BAKER *et al.*, 2001; DE TOLEDO & BUSH, 2007), geoquímicos e mineralógicos (RODRIGUES-FILHO *et al.*, 2002) e arqueológicos (ARAÚJO *et al.*, 2005; 2006) também tenham sido utilizados. Tais trabalhos serão sintetizados na próxima seção a fim de oferecer uma revisão dos resultados alcançados sobre o ambiente predominante desde a transição Pleistoceno/Holoceno. Oferecerei ainda uma breve análise das discordâncias e incongruências não solucionadas por esses estudos, propondo o uso de um marcador ambiental alternativo (registro faunístico), ainda pouco utilizado em estudos paleoambientais realizados na América do Sul, como forma de complementar o conhecimento nesse campo de estudo, e contribuir para o refinamento dos modelos paleopaisagísticos.

1.1 – O paleoambiente no Brasil desde o final do Pleistoceno: resultados alcançados e problemas a serem solucionados

Até 1969, quando o ornitólogo alemão Jürgen Haffer propôs a “Hipótese dos Refúgios”¹ para explicar a biodiversidade amazônica (HAFFER, 1969), poucos trabalhos de reconstrução paleoambiental haviam sido realizados na região tropical [uma exceção foi o trabalho pioneiro de LANARI (1909), em Lagoa Santa]. Motivados pelo interesse científico de testar a hipótese de Haffer, inúmeros trabalhos paleoecológicos começaram a ser então realizados na região da Floresta Amazônica, comprovando (e.g. AB’SÁBER, 1977; VANZOLINI, 1992; HAFFER & PRANCE, 2002) ou questionando (e.g. COLINVAUX, 1998; COLINVAUX *et al.*, 2000; BUSH & DE OLIVEIRA, 2006) seus pressupostos. Se por um lado esses trabalhos trouxeram avanços no conhecimento sobre a evolução do ambiente tropical e deram início a uma série de estudos em diferentes biomas brasileiros, por outro eles focaram as discussões no período glacial, pouco contribuindo para a compreensão das mudanças climáticas e paleoambientais que ocorreram durante o Holoceno.

A maioria das pesquisas paleoecológicas realizadas no Brasil atribuíram à oscilação glacial-interglacial do final do Pleistoceno as maiores mudanças climáticas ocorridas durante o Quaternário. Até pouco tempo atrás acreditava-se que esse período climático teria sido responsável pela estruturação da paisagem tal como a conhecemos. No entanto, diversos dados acumulados nas últimas décadas apontam a importância dos ciclos de aridez/umidade do Holoceno como um potente fator na formação da paisagem atual (BUSH *et al.*, 2007). Afinados com essas novas questões, diversos pesquisadores têm realizado análises mais detalhadas do período que vai de 10.000 anos A.P. até os dias atuais, esboçando quadros paleoecológicos que, embora bastante completos, ainda estão longe de serem consensuais.

---

¹ A “Hipótese dos Refúgios” propõem um modelo de especiação alopátrica ocasionada pela retração e expansão da vegetação florestal amazônica durante os ciclos glaciais-interglaciais.

SALGADO-LABOURIAU (1997), LEDRU *et al.* (1998) e SALGADO-LABOURIAU *et al.* (1998) apresentam uma revisão dos dados palinológicos de diversos locais, subdividindo-os em períodos de tempo distintos por suas características climático-vegetacionais. Analisando o conjunto polínico fóssil presente nos sítios Carajás (PA), Vereda de Águas Emendadas (DF), Cromínia (GO), Lagoa Santa, Lagoa dos Olhos, Lago do Pires, Serra do Salitre e Lagoa de Serra Negra (MG), Lagoa Dourada (PR), Boa Vista (SC), Aparados da Serra, Terra de Areia e Lagoa dos Patos (RS) (Figura 1) além de um local na Venezuela, esses autores estabeleceram três períodos: 10.500-7.000 anos A.P.; 7.000-4.500 A.P. e 4.500-0 anos A.P.

O período entre 10.500 e 7.000 anos A.P. teria sido mais seco do que o atual. No Brasil Central, as estações são controladas principalmente pela posição da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT), que controla a entrada das massas de ar polar que seguem rumo ao equador, as quais induzem precipitação quando entram em contato com as massas de ar tropical. Para a transição Pleistoceno/Holoceno, há evidências paleoclimáticas (MARTIN *et al.*, 1997) de que a ZCIT manteve-se limitada mais ao norte do que atualmente durante o verão austral, permitindo que as massas secas de ar polar agissem no Brasil Central. Assim, o deslocamento da ZCIT causou, ao mesmo tempo, um período de aridez na região do Brasil Central e um período de umidade ao norte, como atestam os registros palinológicos de Carajás (SOUBIÈS *et al.*, 1991), Lago Caçó (MA) (LEDRU *et al.*, 2002; SIFEDDINE *et al.*, 2003) e dos Lagos Márcio e Tapera (AP) (DE TOLEDO & BUSH, 2007; Figura 1).

Figura 1. Locais de estudos paleoambientais citados no texto.

1= São Francisco de Paula; 2= Lagoa dos Patos; 3= Terra de Areia; 4= Aparados da Serra; 5= Boa Vista e Volta Velha; 6= Lagoa Dourada; 7= Botucatu; 8= Anhembi; 9= Jaguariúna; 10= Rio Tamanduá; 11= Lagoa dos Olhos e Lagoa Santa; 12= Salitre; 13= Serra Negra; 14= Lago Silvana; 15= Lago do Pires; 16= Cromínia; 17= Águas Emendadas; 18= Pontes e Lacerda; 19= Rio Icatu; 20= Lago Caçó; 21= Carajás; 22= Lago Márcio e Lago Tapera; 23= Deserto de Atacama; 24= Puerto Maldonado.

Os registros obtidos na Lagoa de Serra Negra (DE OLIVEIRA, 1992) e na Serra do Salitre (LEDRU, 1993; Figura 1) indicam um cenário diferente para o período inicial do Holoceno. De acordo com esses trabalhos, a região localizada próxima ao vale do Rio Paraná (MG), apresentava maior umidade entre 10.000 e 6.000 anos AP. Essa região, no entanto, localiza-se na zona de entrada da massa de ar polar rumo ao norte. Com a ZCIT localizada mais ao norte do que atualmente, as massas de ar polar devem ter sido mais frequentes, mantendo um clima frio e úmido ao longo de sua trajetória (LEDRU *et al.*, 1998). O aumento da frequência de pólenes associados à Floresta de Araucária, em Salitre (LEDRU, 1993), é indicativo do clima frio sugerido pela presença dessa massa de ar polar sobre a região.

No Lago do Pires, em Minas Gerais (BEHLING, 1995), o período de aridez do Holoceno Inicial teve uma duração mais curta, terminando a cerca de 8.810 anos A.P., quando um aumento na precipitação, com diminuição da duração da estação seca, foi evidenciado. RODRIGUES-FILHO *et al.* (2002), analisando não só dados palinológicos como também dados geoquímicos e mineralógicos do Lago Silvana (Figura 1), 180km ao sul do Lago do Pires, corroboraram os dados de BEHLING (1995), sugerindo que essa mudança foi, possivelmente, contemporânea à mudança climática de larga-escala registrada nas geleiras, em ambos os pólos. Não obstante, os dois trabalhos diferem no fato de que, segundo BEHLING (1995), a aridez retornou à região do Brasil Central no Holoceno Médio, enquanto para RODRIGUES-FILHO *et al.* (2002), após 8.500 anos A.P., a expansão gradual das florestas dominou não só o sul e o sudeste do Brasil como também o sudeste africano.

Na região Sul do Brasil, apenas o trabalho de BEHLING & NEGRELLE (2001), no norte de Santa Catarina, indica um ambiente mais úmido do que o atual durante a transição Pleistoceno/Holoceno. Os dados apresentados pelos autores, porém, atestam que o sítio de Volta Velha (Figura 1), localizado a apenas 3km do atual nível do mar, foi influenciado por

uma incursão marinha entre 12.200 e 6.100 anos AP, a qual afetou o registro polínico, dificultando sua interpretação.

De acordo com MARTIN *et al.* (1997), mudanças nos parâmetros orbitais da Terra tornaram-na mais próxima do Sol em junho e mais distante em dezembro, ao contrário do que acontece atualmente. Como consequência, verões mais frios e invernos mais quentes diminuíram a sazonalidade no hemisfério sul no início do Holoceno. A precipitação sazonal só voltou a aumentar após 7.000 anos A.P. e o padrão geral observado até 4.000 anos A.P. é de expansão das florestas, indicativo de incremento na umidade. O acúmulo de pólenes, esporos e algas aumentou em concentração, indicando, porém, a presença de uma estação seca mais longa do que a atual (LEDRU *et. al*, 1998; SALGADO-LABOURIAU, 1997; SALGADO-LABOURIAU *et. al*, 1998).

A grande variabilidade climática reportada também por MARKGRAF (1989) durante o Holoceno Médio da América do Sul tropical pode ser notada principalmente nos trabalhos de TURCQ *et al.* (1997), no Rio Tamanduí (SP), e DE OLIVEIRA *et al.* (1999), em um brejo do Rio Icatu (BA) (Figura 1). Ambos os estudos apontam para oscilações climáticas interanuais, com uma estação seca bem definida e alternância dos tipos vegetacionais. No Rio Icatu, há um aumento dos *taxa* florestais no registro polínico a 6.230 anos A.P., porém, esses elementos decrescem por volta de 4.535 anos A.P.

O registro do Lago do Pires igualmente indica uma oscilação climática durante o Holoceno Médio, com baixa precipitação entre 7.500 e 5.530 anos A.P. e aumento das chuvas entre 5.530 e 2.780 anos A.P., causando uma retração da vegetação aberta para as áreas localizadas fora dos vales. No interior dos vales, florestas semidecíduas, características de clima semi-úmido, já aparecem nessa época (BEHLING, 1995).

Ao mesmo tempo em que as chuvas retornam à região do Lago do Pires, a Lagoa Santa, localizada a aproximadamente 255km a oeste desse local, começou a ser formada, a

cerca de 5.300 anos A.P. Segundo PARIZZI *et al.* (1998), no entanto, embora não haja registro polínico anterior a essa data, a presença de esporos de *Lycopodium* indicam um incremento gradual da umidade do antigo vale entre 6.100 e 5.400 anos A.P. Após 5.300 anos A.P., há indicações de um pântano na região, sob condições climáticas mais áridas do que as atuais. Esse pântano é substituído por um lago permanente já a cerca de 4.600 anos A.P., quando um mosaico de floresta e cerrado cobre a região, constituindo uma paisagem semelhante a do entorno do Lago do Pires.

No sítio Salitre, entre 5.500 e 4.500 anos A.P., o total de pólen arbóreo torna-se muito baixo (entre 8 e 14%). LEDRU (1993) atribui esse fato a um provável estresse hídrico durante longas estações secas de cinco meses ou mais de duração. Embora LEDRU (1993) tenha, a princípio, interpretado esse episódio de seca no Holoceno Médio como um evento difundido na América do Sul, em seu trabalho seguinte (LEDRU *et. al.*, 1998) a autora reavaliou sua afirmação ao estabelecer o período entre 7.000 e 4.000 anos A.P. como mais úmido, com base nos dados de diversos sítios.

Analizando isótopos de carbono presentes nos carvões e carbono orgânico do solo em três sítios localizados no estado de São Paulo (Jaguariúna, Anhembi e Botucatu) e um no Mato Grosso (Pontes e Lacerda) (Figura 1), GOUVEIA *et al.* (2002) interpretam a taxa entre $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$ em Jaguariúna e Pontes e Lacerda como típicas de vegetação aberta, desde o início do Holoceno até o Holoceno Médio. Em Botucatu e Anhembi, ainda que um clima mais árido possa ser postulado pela quantidade de carvão presente no registro, essa mudança climática não parece ter sido suficiente para causar alteração na composição vegetacional, conforme indica o perfil $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$.

Na porção norte do Brasil, poucos trabalhos abrangem o período do Holoceno Médio, merecendo destaque os estudos de LEDRU *et al.* (2002) e SIFEDDINE *et al.* (2003), no Lago Caçó. Segundo esses autores, o nível do lago subiu desde o início do Holoceno até cerca de

7.000 anos A.P., quando então eventos de seca tornaram-se mais constantes e os *taxa* característicos do Cerrado expandiram-se na paisagem. Na região amazônica, DE TOLEDO & BUSH (2007) encontraram evidências de um hiato sedimentar entre 5.300 e 4.750 anos A.P. no Lago Márcio e entre 7.510 e 1.670 anos A.P. no Lago Tapera, ambos localizados na foz do Rio Amazonas, a cerca de 7,5km de distância entre si. Essa discrepância temporal no hiato sedimentar dos dois sítios é explicada pela localização de cada um deles no sistema hidrológico regional, abastecido pela água proveniente dos Andes. Segundo os autores, ainda, a partir de 7.000 anos A.P., os Andes apresentaram um período de aridez que certamente influenciou o abastecimento hídrico das terras baixas da Amazônia, diminuindo o fluxo do Rio Amazonas. Na região sudeste do Pará, a análise polínica do registro sedimentar de um lago localizado em um platô da Serra dos Carajás, fora da influência das águas dos Andes, demonstrou que o ambiente tornou-se mais árido do que no período anterior a partir de 7.760 anos A.P. A retração da floresta e do lago foram acompanhados por um aumento na abundância de fragmentos de carvão, indicando que o fogo teve um papel importante na estruturação do ambiente do entorno do lago (SOUBIÈS *et al.*, 1991; SALGADO-LABOURIAU, 1997).

Na região sul, o registro de São Francisco de Paula (RS) (Figura 1) inicia-se a partir de 4.000 anos A.P. e indica um clima úmido, com uma curta estação seca, capaz de suportar pequenas manchas de Floresta de Araucária (BEHLING *et al.*, 2001). Entre 7.500 (idade obtida por interpolação) e 4.000 anos A.P. os grãos de pólen apresentavam-se quase totalmente destruídos e não foram incluídos na análise. De acordo com a interpretação dos autores, um clima árido, com estação seca de cerca de três meses de duração, impossibilitou a preservação dos elementos polínicos. No norte do estado de Santa Catarina, contudo, áreas de vegetação aberta tornaram-se florestadas, dando lugar a uma densa Floresta Atlântica, desde 6.100 anos

A.P. Condições de umidade climática parecem ter sido o principal fator nessa alteração da vegetação (BEHLING & NEGRELLE, 2001).

Durante o período que abrange o Holoceno Médio, a ZCIT deslocou-se para assumir sua posição atual, ao mesmo tempo em que a posição da Terra em relação ao Sol também se tornou semelhante à de hoje (MARTIN *et al.*, 1997). Essas mudanças nos parâmetros orbitais terrestres causaram o retorno da sazonalidade e trouxeram as chuvas novamente para a região do Brasil Central, durante o verão austral, enfraquecendo a entrada das massas de ar polar e aumentando a temperatura. Uma vez que o encontro das massas de ar polar com as massas de ar tropical passou a ocorrer mais ao sul em relação ao observado no Holoceno Inicial, induzindo precipitação no Brasil Central, as chuvas diminuíram na porção norte do país, explicando, em parte, os resultados aparentemente divergentes obtidos nos estudos paleoambientais realizados nas diversas regiões do país.

Fora do território brasileiro, NÚÑEZ *et al.* (2002), no Deserto de Atacama, no Chile, e BUSH *et al.* (2007), no sudeste do Peru (Figura 1), analisaram vestígios de ocupação humana e concluíram que houve um abandono dessas áreas, devido à aridez, durante o Holoceno Médio. No Deserto de Atacama, a quantidade de artefatos e ossos de animais decaem em vários sítios, localizados tanto em grutas e abrigos como a céu aberto, após um rico estrato cultural pertencente ao início do Holoceno. No Peru, a ausência de fragmentos de carvão no registro do Lago Gentry, entre 5.500 e 4.500 anos A.P. e a existência de hiatos sedimentares em quatro lagos da região de Puerto Maldonado são igualmente interpretados como um abandono da área por populações pré-históricas devido a eventos climáticos desfavoráveis. Ainda assim, BUSH *et al.* (2007) atestam, pelos registros palinológicos dos sítios estudados, que esse evento de aridez não apresentou intensidade suficiente para causar a expansão da vegetação savânica mesmo em um ambiente ecotonal.

ARAÚJO *et al.* (2005; 2006), analisando dados arqueológicos da região do Brasil Central, também evidenciam uma diminuição da presença humana na região a partir de 7.000 anos A.P., após um pico de ocupação entre aproximadamente 9.600 e 7.500 anos A.P. Esse “Hiato do Arcaico”, como é chamado pelos autores, pode ser notado até cerca de 2.000 anos, quando a umidade teria retornado à região, possibilitando, novamente, a presença humana. Embora esses dados corroborem aqueles do Deserto de Atacama, NÚÑEZ *et al.* (2002) defendem que análises arqueológicas preliminares atestam o abandono humano devido à fatores climáticos apenas nas áreas mais secas dos Andes Centrais, onde a aridez desempenha um fator crítico para a sobrevivência. Estabelecer os padrões de mudanças climáticas no Brasil Central e esclarecer como essas alterações afetaram a paisagem torna-se, assim, imprescindível para compreender a ocupação humana pré-histórica na região.

As diferenças cronológicas das mudanças climáticas e vegetacionais ocorridas em diversos sítios ainda não são claras e precisam ser analisadas em maiores detalhes, contudo, parece haver poucas dúvidas quanto ao estabelecimento de um ambiente mais úmido no Holoceno Tardio. Após 4.000 anos A.P. o Cerrado e a Floresta Semi-Decídua alcançaram sua distribuição e composição taxonômica atuais (LEDRU *et al.*, 1998; SALGADO-LABOURIAU *et al.*, 1998) na região sudeste, enquanto a expansão da Floresta de Araucária iniciou-se um pouco mais tarde, a partir de 3.000 anos A.P., na região sul do país. O período de maior umidade no Holoceno Tardio, em ambas as regiões, porém, parece ter ocorrido no último milênio (BEHLING, 2002; DE OLIVEIRA *et al.*, 2005; BAUERMANN *et al.*, 2008).

A grande umidade dos últimos 1.000 anos não é observada nas regiões equatoriais, embora também ali, o clima atual tenha-se estabelecido durante o Holoceno Tardio. Segundo DE TOLEDO & BUSH (2007), na área ao redor da foz do Rio Amazonas estabeleceu-se um brejo, com vegetação aberta, desde 4.700 anos A.P. Em Carajás, a floresta tropical está presente desde 3.000 anos A.P. (SOUBIÈS *et al.*, 1991). Somente na Bahia, na região do Rio

Icatu (DE OLIVEIRA *et al.*, 1999), um clima mais úmido parece não se ter estabelecido no Holoceno Tardio, com a Caatinga e o Cerrado expandindo-se após 4.000 anos A.P. em detrimento da Mata Galeria. Eventos relacionados ao El Niño são apontados pelos autores como responsáveis por essa diferença no clima, quando comparado ao restante da região tropical.

Embora os dados palinológicos atualmente disponíveis permitam a construção de modelos paleoambientais, alguns problemas ainda precisam ser resolvidos para que modelos mais refinados possam ser gerados. A falta de precisão no controle cronológico e na resolução temporal² do registro polínico, por exemplo, dificultam o estabelecimento de eventos importantes, dificultando, conseqüentemente, a comparação entre registros paleoambientais, importante para a compreensão de padrões gerais de mudanças climáticas.

Além disso, muitos dos conjuntos vegetais tropicais pretéritos não apresentam verdadeiros conjuntos análogos na vegetação moderna, pois estes são o resultado de uma complexa evolução bioclimática (BONNEFILLE *et. al.*, 1990 *in* LEDRU *et. al.*, 1996). Desta forma, ainda que os *taxa* encontrados no registro polínico sejam conhecidos atualmente, o conjunto de *taxa*, o qual associa-se com o clima de forma direta, não o é.

Já as espécies animais associam-se ao ambiente de acordo com suas características fisiológicas, morfológicas e comportamentais (DUTRA, 2000) e a presença ou a ausência de habitats adequados freqüentemente determina a extensão da distribuição de uma população, embora outros fatores (e.g. interações biológicas e eventos estocásticos) também tenham influência (FAUNMAP WORKING GROUP, 1996; RICKLEFS, 2001). Assim, espécies animais podem servir como marcadores paleoambientais por indicarem as condições do meio em que vivem.

---

² A maioria das datas fornecidas para os estratos palinológicos são obtidas por interpolação.

No próximo tópico farei uma breve revisão do uso de fósseis animais como indicadores paleoambientais, método ainda pouco utilizado no estudo das alterações climáticas no Quaternário brasileiro.

1.2 – O uso de fósseis animais como marcadores paleoambientais

Até algumas décadas atrás, os arqueólogos que estudavam a pré-história pouco compreendiam a necessidade de entender o ambiente físico como uma entidade funcional e o potencial interpretativo de materiais não-culturais. Assim, somente uma pequena fração das escavações arqueológicas em sítios pré-históricos contava com a colaboração de profissionais da área das ciências naturais (BUTZER, 1972). A relação das ciências naturais com a arqueologia só começou a receber atenção na literatura a partir da década de 1950, quando a maioria dos textos sobre métodos arqueológicos passou a incluir seções ou capítulos dessa natureza. Antropologia física, paleontologia, zoologia, botânica e outras áreas da biologia, passaram a ser consideradas ciências auxiliares vitais para a compreensão do ambiente natural e das atividades econômicas das comunidades pré-históricas (PITTIONI, 1961 *in* BUTZER, 1972).

Dentro dessa nova perspectiva interdisciplinar, estabeleceram-se então novas áreas de estudos. Uma destas áreas foi a zooarqueologia, que tem como principal objetivo gerar uma compreensão mais qualificada da relação entre os humanos e seu ambiente através da análise dos remanescentes animais preservados nos sítios arqueológicos (REITZ & WING, 2001).

Uma das informações que os restos animais pode fornecer é sobre o tipo de ambiente que existia no passado. A suposição básica desse tipo de análise é que os requerimentos ecológicos das espécies, como dieta e preferências climáticas, não se alteraram e permanecem substancialmente os mesmo desde a pré-história (DAVIS, 1987; REITZ & WING, 2001).

Baseado na análise do comportamento e das adaptações climáticas, os fósseis de espécies ainda viventes são os que fornecem as informações paleoambientais mais precisas, sugerindo a existência pretérita de campos abertos, savanas, florestas, assim como de maior ou menor quantidade de cursos d'água (DUTRA, 2000; BERGQVIST *et al.*, 2000; AULER *et al.*, 2006). A utilização de fósseis da fauna vivente possibilita também um maior refinamento paleoambiental do período pós-extinção da megafauna, no caso específico do Brasil Central, período este que abrange todo o Holoceno. Além disso, uma maior abundância no registro arqueológico de fósseis de espécies viventes, especialmente mamíferos, oferece mais uma vantagem em relação aos fósseis de espécies extintas (megafauna, p.ex.), normalmente mais utilizados em estudos de reconstrução ambiental (CARTELLE, 1999).

DAVIS (1987) reconhece quatro métodos principais de reconstrução das condições do ambiente passado utilizando-se a paleofauna: a) presença ou ausência de animais com ecologias bem definidas; b) abundância e diversidade do conjunto fossilífero; c) tamanho corporal das espécies presentes e d) forma corporal das espécies presentes. Animais que vivem sob condições ambientais bastante específicas são capazes de caracterizar o tipo de ambiente que existiu no passado apenas por sua presença no registro fóssil (REITZ & WING, 2001). Este método é especialmente eficiente em análises de arqueofaunas do hemisfério norte, onde há animais, como os dois gêneros de lemingos, *Dicrostonyx* e *Lemmus*, que se restringem às regiões árticas, sendo, portanto, bons indicadores de condições frias (YALDEN, 1982).

No hemisfério sul, trabalhos deste tipo só começaram a ser realizados nas últimas duas décadas no sul da África e na Austrália (DAVIS, 1987) e mais recentemente na América do Sul. Nessas regiões, a presença ou ausência de determinadas espécies no registro fóssil é usada para indicar principalmente alterações nas condições de umidade do ambiente passado. UBILLA *et al.* (2004), usando a presença de determinadas espécies como indicadoras do

ambiente da região norte do Uruguai durante o Pleistoceno tardio, encontraram evidências que favoreciam a existência de áreas abertas, como a presença de *Ozotocerus berzoaticus* e o roedor sigmodontino *Reithrodon*, ambos habitantes de formações vegetais abertas. Por outro lado, UBILLA *et al.* (2004) não descartaram a possível presença de áreas de mata e floresta ripária na região, devido à presença de espécies como os roedores *Lundomys molitor*, *Hydrochaeris hydrochaeris* e *Myocastor coypus*, o mustelídeo *Lontra longicaudis* e a anta *Tapirus terrestris*, mamíferos que vivem em ambientes fluviais e lacustres ou que apresentam requerimentos ecológicos como os fornecidos por esses habitats.

O método de presença e ausência é, no entanto, considerado por alguns paleontólogos e zooarqueólogos um tanto simples e um refinamento, a partir de uma análise quantitativa dos remanescentes animais dos vários estratos arqueológicos sucessivos, é capaz de fornecer informações com maior significado paleoambiental (DAVIS, 1987). Um bom exemplo de trabalho com esta abordagem é a análise realizada por GRAYSON (2000) usando uma sequência estratigráfica de mamíferos fósseis da caverna de Homestead, no oeste dos Estados Unidos. GRAYSON (2000) analisou a variação na abundância de sete espécies de pequenos mamíferos entre 11.500 e 1.000 anos A.P. e demonstrou que todos os *taxa* haviam respondido a um evento de mudança ambiental ocorrido no Holoceno Médio (8.000 – 5.000 anos A.P.). Algumas espécies, como por exemplo os roedores *Reithrodontomys megalotis*, *Neotoma cinerea* e *Perognathus parvus*, mais comuns em ambientes úmidos e abundantes no início do Holoceno, tornaram-se raras (*R. megalotis*) ou localmente extintas (*N. cinerea* e *P. parvus*) durante o Holoceno Médio, recuperando-se ao final do período ou retornando à região apenas muito tempo depois. Estas três espécies, bem como as outras quatro espécies analisadas, responderam com mudança na abundância a um evento de aridez que dominou a região durante o Holoceno Médio.

Além dessa análise de abundância das espécies nos diferentes estratos, a análise concomitante da diversidade de espécies em cada camada estratigráfica é outro tipo de abordagem valiosa, baseada no fato biológico de que um maior número de espécies de mamíferos é encontrado em áreas com climas mais amenos do que em áreas com climas severos (AVERY, 1982). AVERY (1982), calculando o índice de diversidade para a comunidade de pequenos mamíferos de um sítio no sul da África, encontrou diferenças significativas entre os valores de diversos estratos. Estas diferenças evidenciavam o efeito sobre a comunidade faunística de eventos glaciais (menores valores do índice de diversidade) e interglaciais (maiores valores do índice de diversidade).

O tamanho corporal das espécies de mamíferos presentes no registro fóssil também tem sido muito utilizado em trabalhos recentes de reconstrução paleoambiental, tanto no hemisfério norte como no hemisfério sul. Esses trabalhos aplicam principalmente o método do cenograma, baseado na representação gráfica da distribuição das espécies da comunidade por peso corporal, que indicaria condições de umidade e tipo de vegetação (aberta ou fechada) presente no ambiente (ver MONTUIRE, 1999; CROFT, 2001; MONTUIRE & MARCOLINI, 2002; FLYNN *et al.*, 2003; TOUGARD & MONTUIRE, 2005). No entanto, um estudo realizado por RODRÍGUEZ (1999) não encontrou relação significativa entre os parâmetros analisados pelo método do cenograma e as condições ambientais.

Em uma abordagem diferente, mas ainda usando o tamanho corporal como bioindicador, AVERY (2004) compara o tamanho de diversos espécimes atuais do roedor africano *Cryptomys hottentotus*, correlacionando-o a parâmetros climáticos. O tamanho médio desses indivíduos apresenta, segundo a autora, correlação negativa com a precipitação média de inverno e com o índice de aridez. A partir desses dados, AVERY (2004) analisa uma coleção fóssil do período de transição Pleistoceno/Holoceno e encontra resultados compatíveis com outras evidências climáticas para a região. A autora alerta, no entanto, que

esse tipo de metodologia quantitativa de reconstrução paleoambiental necessita de embasamento sobre a ecologia da espécie utilizada como bioindicador, como forma de garantir que a correlação encontrada seja mais do que meramente conveniência numérica.

A morfologia, refletida em nível familiar, genérico ou específico, é uma boa ferramenta na avaliação das diferentes adaptações e, conseqüentemente, nas inferências sobre o paleoambiente (DUTRA, 2000; AULER *et. al*, 2006). FLYNN *et al.* (2003), além de aplicarem o método do cenograma, usam também, como uma linha alternativa de análise paleoambiental, o grau de hipsodontia exibido pela fauna herbívora. Segundo aqueles autores, numerosos estudos têm documentado que os herbívoros que se alimentam em habitats abertos tendem a apresentar maior hipsodontia³ do que aqueles herbívoros que se alimentam em habitats florestados. Examinando o grau de hipsodontia exibido por uma fauna fóssil de mamíferos herbívoros, pode-se estimar a proporção relativa dos animais que se alimentam em ambientes mais abertos. A irradiação da dentição hipsodonte nos mamíferos herbívoros da América do Sul comprova essa relação, pois coincide com a dominância das gramíneas no continente, sob um clima frio e árido, durante a transição Eoceno/Oligoceno (KAY *et al.*, 1999).

Apesar das diversas abordagens possíveis e dos grandes avanços que ocorreram na reconstrução dos ambientes pretéritos a partir da análise de paleofauna nas últimas décadas, trabalhos deste tipo ainda são esparsos e pouco precisos no Brasil (CARTELLE, 1999). Castor Cartelle foi um dos poucos estudiosos que analisou o significado paleoecológico da fauna brasileira do final do Pleistoceno; ainda sim, de forma não sistematizada e apenas qualitativa. Segundo o autor, as espécies de mamíferos fósseis de Lagoa Santa e da Bahia indicam um diversificado cenário paisagístico, composto por um mosaico de microhabitats, até o final do Pleistoceno. As variações climáticas ocorridas nesse período provavelmente alteraram o

---

³ Tipo de morfologia dentária que apresenta grande desenvolvimento da coroa e a polpa permanentemente aberta, sendo o crescimento do dente contínuo ao longo da vida do animal.

regime de chuvas, estendendo o período de seca e encurtando a estação chuvosa. No Cerrado, a produtividade primária foi reduzida e a Caatinga expandiu-se, homogeneizando o ambiente. As espécies de mamíferos que sobreviveram foram precisamente aquelas tolerantes ou dependentes dos refúgios florestados, reduzidos às matas ciliares. CARTELLE (1999) atribui a esses eventos o baixo endemismo faunístico do Cerrado postulado por REDFORD & FONSECA (1986), mas o próprio autor admite que não há ainda uma sequência faunística temporal nos sítios do Brasil Central do Pleistoceno/Holoceno para confirmar o modelo.

Um estudo quantitativo da arqueofauna da Serra dos Carajás, Pará, foi realizado por TOLEDO *et al.* (1999) para caracterizar o paleoambiente da região. Segundo os autores, diferentes ambientes, como uma floresta pluvial ou uma savana, apresentam uma comunidade de mamíferos única que reflete interações bióticas específicas. Desta forma, os autores compararam as comunidades faunísticas fóssil e atual da região em relação ao tipo de habitat em que cada espécie ocorre (Amazônia, Floresta Atlântica, Cerrado e Caatinga), através do *Índice de Habitat Taxonômico*. Ambos os conjuntos faunísticos apresentaram um maior número de *taxa* na Floresta Amazônica e, em menor quantidade, na Floresta Atlântica. A composição taxonômica da fauna fóssil ao nível de ordem apresentou Coeficiente de Correlação de Simpson de 97 em relação à fauna moderna, indicando que não há nenhuma evidência que sugira mudanças climáticas significativas nos últimos 10.000 anos na região.

Outro importante trabalho quantitativo usando fósseis de mamíferos como marcadores paleoambientais foi realizado por KIPNIS (2002) em dois sítios arqueológicos na região do Vale do Rio Peruaçu, norte de Minas Gerais. KIPNIS (2002) analisou a variação da abundância no registro fóssil de cinco espécies de mamíferos, selecionadas como bioindicadoras devido a suas exigências ambientais: *Kerodon rupestre* (mocó), *Cavia aperea* e *Galea spixii* (ambos popularmente conhecidos como preá), *Hydrochaeris hydrochaeris* (capivara) e *Tapirus terrestris* (anta). A ausência da capivara no registro fossilífero dos dois sítios analisados e a

escassez de remanescentes ósseos de anta, juntamente com a presença das outras três espécies em todos os níveis analisados, sugerem condições de aridez na região durante o final do Pleistoceno e o início do Holoceno. A presença de fósseis de anta em um dos sítios a partir de 8.000 anos A.P. parece significar o retorno da umidade na região a partir de então.

Ainda, em um trabalho recente e único para o sul do país, HADLER *et al.* (2008) analisaram a fauna de roedores caviomorfos de duas grutas no Rio Grande do Sul. Baseados na distribuição estratigráfica dos *taxa* desse grupo, os autores concluíram que, durante o Holoceno, o clima permaneceu relativamente constante. A existência de um ambiente em mosaico, com Campos e Florestas de Galeria, é indicada pela presença de animais fossoriais típicos de áreas abertas coexistindo com *taxa* de áreas florestadas desde 8.000 anos A.P.

Os trabalhos realizados por TOLEDO *et al.* (1999), KIPNIS (2002) e HADLER *et al.* (2008) são de grande valia por agregarem o crescente número de informações que têm sido produzidas no Brasil, tanto no campo da zooarqueologia, como nos campos da zoologia e da ecologia animal, para gerar modelos paleoambientais mais refinados e precisos. A utilização dessa fonte de informação sobre o paleoambiente, complementada por dados da palinologia e de macrofósseis vegetais, permite ainda, segundo WORK *et al.* (2005), avaliar as interpretações paleoecológicas, conferindo assim maior confiabilidade aos modelos propostos.

1.3 – A importância dos processos tafonômicos na formação do registro fossilífero

O registro fóssil é rico em informação biológica e ecológica, mas a qualidade dessa informação é irregular e incompleta (BEHRENSMEYER *et al.*, 2000). Inferências paleoecológicas obtidas através de fósseis não são tão precisas quanto os estudos ecológicos

de espécies vivas. Isso ocorre devido, principalmente, aos processos tafonômicos que influenciam a formação dos sítios paleontológicos e arqueológicos (FERNÁNDEZ-JALVO, 1995). A disciplina da Tafonomia, por sua vez, procura entender esses processos de forma a permitir uma interpretação mais precisa do registro fóssil, permitindo, assim, o estudo de questões relacionadas à paleobiologia e à paleoecologia (BEHRENSMEYER *et al.*, 2000).

O termo Tafonomia, do grego *taphós* (enterramento) e *nómos* (lei), foi definido pela primeira vez em 1940, pelo russo Ivan Antónovitch Efrémov. No entanto, a preocupação quanto à influência dos processos tafonômicos na formação do registro fóssil somente tornou-se popular a partir do final da década de 1950 (HOLZ & SIMÕES, 2002), sendo o termo atualmente empregado, de forma ampla, como “o estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação no registro fóssil” (BEHRENSMEYER & KIDWELL, 1985).

Todos os conjuntos fossilíferos apresentam algum grau de viés, introduzido pelos processos seletivos e destrutivos, tanto biogênicos quanto sedimentológicos, que atuam após a morte do organismo (HOLZ & SIMÕES, 2002). Nesse sentido, os maiores desafios dos estudos tafonômicos são entender como esses processos afetam quantitativamente os remanescentes faunísticos, compreender a relação espacial entre esses remanescentes e determinar de que forma e por que motivo os restos faunísticos presentes no registro diferem da comunidade biótica a partir da qual se originou (LYMAN, 1994).

A análise da história tafonômica de um conjunto faunístico requer, portanto, cuidadosas considerações acerca de sua forma de acumulação no depósito paleontológico, bem como do viés preservacional associado à destruição dos elementos ósseos depositados (LAM & PERSON, 2005). Os diversos processos de acumulação, de forma geral, selecionam as espécies animais, bem como os elementos ósseos de um conjunto fossilífero. Esses processos podem reduzir o número de espécies que estavam presentes no ambiente ao redor do sítio fossilífero ou, ainda, aumentar a riqueza de espécies, quando a acumulação fóssil coleta

elementos de uma área muito ampla, fora do contexto ambiental da área do sítio fossilífero (ANDREWS, 2006). Em qualquer um dos casos, a abundância relativa de espécies será afetada, alterando o reflexo da fauna original no registro fóssil e dificultando a compreensão das mudanças paleoecológicas e paleoambientais.

Após a deposição de um conjunto fossilífero, os diversos elementos ósseos estão sujeitos a modificações químicas, físicas e biológicas, as quais levam a perdas de componentes minerais e orgânicos dos ossos (KOS, 2003). Sob a óptica da Tafonomia, os restos orgânicos são partículas sedimentares, sujeitos aos mesmos processos de erosão, transporte e deposição e sofrendo as mesmas consequências que os litoclastos: mistura de elementos, desgaste físico-químico, seleção hidráulica, retrabalhamento, além dos fatores diagenéticos, como compactação, cimentação e dissolução diferencial. Por essa razão, os restos orgânicos apresentam importantes distorções ou tendenciamentos no registro da biota, e as concentrações fossilíferas mostram apenas o retrato de morte (*Lebensbild*) da comunidade biótica. A meta da Tafonomia, portanto, é a compreensão do retrato de vida (*Todesbild*) da comunidade, a partir da identificação e descrição dos processos tafonômicos que atuaram para formar o *Lebensbild* (HOLZ & SIMÕES, 2002).

Esses diversos processos tafonômicos, de forma geral, criam uma “assinatura tafonômica”, que pode ser reconhecida pelas características apresentadas pelos remanescentes ósseos presentes no sítio (SIMMS, 1994; WORK *et al.*, 2005; AULER *et al.*, 2006). Assim, a análise dos processos tafonômicos pré- e pós-deposicionais que agiram na formação do registro fóssil é essencial para que a informação paleoambiental obtida a partir de um conjunto fóssil animal seja confiável.

2. Objetivos

Reconstruções paleoambientais precisas e acuradas são essenciais para testar hipóteses sobre evolução climática, evolução vegetacional, evolução animal e evolução comportamental e tecnológica humana (DEGUSTA & VRBA, 2005). A importância da região de Lagoa Santa para a compreensão da ocupação humana no continente americano torna esse tipo de estudo ainda mais premente, justificando todos os esforços que têm sido feitos pelo projeto temático “*Origens e micro-evolução do homem na América: uma abordagem paleoantropológica*” (FAPESP Procs. 99/06070-7 e 04/01321-6) em relação a esse objetivo.

Dado esse cenário, o principal objetivo deste trabalho é reconstruir as mudanças paleoambientais ocorridas na região de Lagoa Santa nos últimos 10.000 anos baseado na análise de conjuntos faunísticos fósseis, incluindo sua distribuição e variação ao longo da sequência estratigráfica de um sítio paleontológico e de um sítio arqueológico. Variações qualitativas e quantitativas na composição faunística de uma determinada área são boas ferramentas usadas para reconhecer as alterações climáticas e ambientais ocorridas no local.

Paralelamente, como objetivo secundário, será analisada a influência dos processos tafonômicos diferenciais a que estão sujeitos os sítio paleontológico e arqueológico, e como esses processos afetam a interpretação do ambiente pretérito a partir do registro faunístico presente. A fim de refinar a análise ambiental da região de Lagoa Santa, os dados paleoambientais obtidos neste estudo serão associados ainda aos demais dados paleoambientais, também obtidos no âmbito do projeto temático (dados macro e micro botânicos e dados arqueológicos). A análise conjunta das múltiplas linhas de evidências permitirá agregar robustez e maior confiabilidade ao modelo paleoambiental regional proposto.

3. Material e Métodos

3.1 – O Carste de Lagoa Santa: paisagem atual

Antes de descrever detalhadamente o sítio paleontológico Gruta Cuvieri e o sítio arqueológico Lapa do Santo, locais de coleta de dados do presente trabalho, é importante inseri-los no contexto do carste de Lagoa Santa, uma das regiões brasileiras mais importantes na história das ciências naturais no país bem como em termos de paisagens cársticas carbonáticas (BERBERT-BORN, 2002). Essa contextualização regional tem como objetivo descrever o ambiente atual, cujo passado se quer reconstruir, permitindo, dessa forma, comparações entre o clima, a fauna e a flora presente e pretérita. Além disso, um breve histórico das pesquisas na região torna-se igualmente válido, uma vez que recupera o conhecimento já obtido em Lagoa Santa desde o início do século XIX.

Em 1834 o naturalista dinamarquês Peter Wilhelm Lund alcançou, pela primeira vez, a região de Lagoa Santa, em Minas Gerais. Visitando algumas cavernas nas proximidades de Curvelo, juntamente com Peter Claussen, outro dinamarquês residente na cidade, Lund defrontou-se com o grande potencial de pesquisas diante dos ossos fósseis ali depositados e revolidos pela extração de salitre (PILO & NEVES, 2002). Já em 1835, Lund fixou residência no povoado de Lagoa Santa, onde viveu até sua morte, em 1880 (NEVES & PILO, 2008).

Em 10 anos de intensa produção científica (1835-1845), Peter Lund reconheceu mais de 800 sítios paleontológicos na região, coletando mais de 12.000 fragmentos ósseos de mamíferos, vivos e extintos (CARTELLE, 1994); encontrou ainda, cerca de seis sítios com presença de ossos humanos e foi o primeiro pesquisador a sugerir a contemporaneidade entre o homem e a megamastofauna na América (PILO & NEVES, 2002), hipótese que somente seria comprovada cerca de 150 anos mais tarde, com os trabalhos de PILO & NEVES (2002) e NEVES

& PILÓ (2003). Os estudos de Lund projetaram Lagoa Santa no cenário científico mundial e atraíram para lá diversos naturalistas que contribuíram de forma decisiva para o conhecimento zoológico e botânico da região (HERRMANN *et al.*, 1998).

Entre os naturalistas que trabalharam com Lund em Lagoa Santa, merecem destaque o zoólogo dinamarquês Johannes T. Reinhardt, que entre 1847 e 1855 coletou inúmeros espécimes de aves em Lagoa Santa e arredores, contribuindo de forma importantíssima para o conhecimento da avifauna brasileira (PINTO, 1952), e o botânico Eugenius Warming, que entre 1863 e 1866 coletou mais de 2600 espécies de plantas, publicando, em 1892, o primeiro tratado sobre ecologia vegetal, no qual salienta a enorme diversidade florística da região (HERRMANN *et al.*, 1998).

Após Lund, diversos outros pesquisadores deram continuidade ao seu trabalho, nas diversas áreas do conhecimento em que atuou, fazendo importantes descobertas sobre a região em termos paisagísticos; de fauna e flora; de riquezas subterrâneas cênicas, minerais e fossilíferas; em aspectos históricos, pré-históricos e culturais e sobre particularidades de seu sistema hídrico, típico de relevos cársticos. Esses estudos, que seguidamente atestaram a importância da associação cárstica regional em âmbito nacional, culminaram, em 1990, com a criação da *Área de Proteção Ambiental (APA) Carste de Lagoa Santa*, pelo Governo Federal, com o objetivo de “proteger e preservar as cavernas e demais formações cársticas, sítios arque-paleontológicos, a cobertura vegetal e a fauna silvestre, cuja preservação é de fundamental importância para o ecossistema da região” (Art. 2º - Decreto Federal n. 98.881 de 25 de janeiro de 1990).

A APA Carste de Lagoa Santa está localizada no Estado de Minas Gerais, a 37km ao norte de Belo Horizonte, abrangendo parte dos municípios de Lagoa Santa, Pedro Leopoldo, Matozinhos, Vespasiano, Funilândia e Prudente de Moraes e inteiramente o município de Confins, em uma extensão total de 356km² (PATRUS, 1998; Figura 2). A região é identificada

pela ocorrência de um denso conjunto de feições geomorfológicas tipicamente dissolutivas e por uma hidrografia que pode ser caracterizada como mista de componentes fluviais (subáreos) e cársticos (subterrâneos) (BERBERT-BORN, 2002).

O relevo da região desenvolve-se sobre rochas calcárias, localmente cobertas por outros tipos de rochas argilosas, incluindo siltitos e filitos. Essas rochas sedimentares assentam-se sobre embasamento gnáissico, com idade arqueana (entre 3,85 e 2,5 bilhões de anos). Apesar da longa antiguidade das rochas da região de Lagoa Santa, o carste atual apresenta formas que vêm sendo moldadas por dissolução, principalmente nos últimos 2 milhões de anos (NEVES & PILÓ, 2008). As dolinas, uvalas, paredões, colinas convexas e morros alongados (serras) são as mais freqüentes morfologias do planalto cárstico. Freqüentemente, bordejando dolinas, uvalas e morros residuais alongados, surgem paredões calcários que podem atingir até 50 metros de altura e algumas centenas de metros de extensão (DUTRA *et al.*, 1998). É na base desses paredões que ocorrem a maior parte dos abrigos-sob-rocha e das cavernas da região (NEVES & PILÓ, 2008), consideradas as feições mais representativas da APA Carste Lagoa Santa.

Figura 2. Localização geográfica da APA Carste Lagoa Santa (Modificado de DUTRA, 2000).

Quanto ao aspecto hidrográfico, toda a região da APA integra a sub-bacia do Rio das Velhas, por sua vez pertencente à bacia do Rio São Francisco. Os principais cursos de água superficial da área são exatamente os coincidentes com os limites da APA, estando o Rio das Velhas a leste e o Ribeirão da Mata a oeste-sudoeste (PATRUS, 1998; BERBERT-BORN, 2002). Há, ainda, regiões entalhadas por *canyons* e vales cegos que caracterizam segmentos fluvicársticos, veiculados através de um sistema de condutos ou fendas alargadas na rocha, em galerias subterrâneas. As áreas mais deprimidas constituem planícies relativamente amplas e vertentes abruptas (*poljes*), ocupadas por lagoas, no geral, intermitentes (PATRUS, 1998; BERBERT-BORN, 2002; NEVES & PILÓ, 2008).

O clima atualmente dominante no carste de Lagoa Santa é enquadrado, segundo a classificação climática de Köppen, no tipo climático Aw, ou seja, tropical úmido com inverno seco e verão chuvoso. A temperatura média do mês mais frio (julho) é superior a 18°C e os totais pluviométricos anuais encontram-se em média entre 1000 e 1500mm. O trimestre mais chuvoso corresponde aos meses de novembro, dezembro e janeiro, contribuindo, em média, com cerca de 58% do total de precipitação anual. Já o período seco estende-se normalmente por cinco meses, de maio a setembro, representando menos de 8% das chuvas anuais (PATRUS, 1998).

Segundo o mapa do IBGE (1993), a região apresenta formações vegetacionais de Cerrado e Floresta Estacional Semidecidual. No entanto, o levantamento florístico realizado por HERRMANN *et al.* (1998) mostra um quadro mais complexo, com formações aquáticas nas inúmeras lagoas perenes ou temporárias, cerrados em suas diferentes formas e matas que diferem no porte, intensidade de caducifolia, estágio seral e composição de espécies. Entre os tipos vegetais registrados por HERRMANN *et al.* (1998), estão a Floresta Estacional Semidecidual, localizada principalmente ao norte da APA; a Floresta Estacional Decidual

localizada nos entornos e nas partes altas dos afloramentos calcários, em locais onde há algum acúmulo de solo; áreas de transição Mata-Cerrado, presentes, com maior frequência, na parte sul da APA; e o Cerrado, presente principalmente na parte leste da APA.

Além dessas formações naturais, as formações antrópicas se distribuem por toda a região em pastagens e lavouras. As variadas formas de manejo da vegetação, as diferentes épocas em que os fragmentos foram explorados e abandonados à regeneração e a mistura de espécies de diferentes formações durante o processo de sucessão natural fazem com que hoje a delimitação dos tipos vegetacionais se torne imprecisa. Essa intensa fragmentação dos ecossistemas naturais tem, ainda, efeitos sobre a distribuição das espécies, com comprometimento da manutenção da diversidade, especialmente em grupos com exigências ecológicas restritivas, e que são mais sensíveis a distúrbios e isolamento dos remanescentes (HERRMANN *et al.*, 1998).

Diversos grupos faunísticos da região de Lagoa Santa sofrem, há muito, os efeitos dessa fragmentação. Desde as primeiras listas de fauna elaboradas por Lund e naturalistas que trabalharam com ele, diversas espécies foram extintas ou tornaram-se ameaçadas (LEITE & COSTA, 2002; TROLLE *et al.*, 2007). Entre os mamíferos, grupo mais bem conhecido na região e foco do presente estudo, LEITE & COSTA (2002), contabilizaram três espécies extintas, em um trabalho de atualização da lista de mamíferos viventes produzida por Paula Couto, em 1950, a partir do material coletado por Lund. Menos de cinco anos depois, TROLLE *et al.* (2007), em levantamento de campo, já contavam sete espécies desaparecidas da região e inúmeras outras ameaçadas de extinção local. Ainda assim, TROLLE *et al.* (2007) consideram a região de grande importância faunística, uma vez que, apesar da fragmentação da vegetação natural, diversas espécies ameaçadas de extinção no Estado de Minas Gerais (FUNDAÇÃO BIODIVERSITAS, 1996) ainda encontram refúgio ali, tais como o tamanduá-bandeira

(*Mirmecophaga tridactyla*), a jaguatirica (*Leopardus pardalis*), o lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*), a onça-parda (*Puma concolor*) e até mesmo a onça-pintada (*Panthera onca*).

3.2 – A Gruta Cuvieri

A Gruta Cuvieri entrou para o interesse paleontológico em 1974, quando uma pequena equipe de pesquisas do Museu de História Natural da Universidade Federal de Minas Gerais recolheu, de um de seus fossos naturais, uma preguiça terrestre (*Catonyx cuvieri*) parcialmente exposta na superfície, completamente articulada e apenas com seu crânio ausente, recentemente datada em 9.990 ± 40 anos A.P. (BETA 165398) (PILÓ & NEVES, 2002; NEVES & PILÓ, 2003). Desde 2003, as escavações realizadas na gruta pelo Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos do Instituto de Biociência da Universidade de São Paulo (LEEH – IB/USP) já encontraram diversas espécies de mamíferos, extintos e vivos.

Geologicamente, a Gruta Cuvieri insere-se na vertente nordeste de um pequeno maciço calcário, localizado no fundo de uma depressão em formato côncavo (dolina). Adiante de sua entrada, a gruta segue por uma passagem horizontal baixa e curta, terminando em três fossos que apresentam quedas verticais de 16m (*Locus 1*), 4m (*Locus 2*) e 8m (*Locus 3*), formando verdadeiras armadilhas naturais (Figura 3).

Figura 3. Planta baixa da Gruta Cuvieri, com indicação dos três *Loci*.

As características de deposição do sedimento no interior da gruta (pouco cimentado e aparentemente com pouca dinâmica) possibilitam que a escavação do pacote sedimentar seja realizada ali de forma controlada, utilizando métodos adaptados das escavações arqueológicas realizadas pelo LEEH – IB/USP nos abrigos da região. As escavações são realizadas através de exposições sucessivas do conjunto fossilífero (decapagens), seguindo níveis artificiais definidos pelo plano de deposição dos ossos, de forma a evidenciar todos os elementos ósseos que se encontram depositados no mesmo nível. Desta forma, a superfície de cada decapagem exposta nos *Loci* representa, em princípio, uma tentativa de reconstituição do momento de deposição original dos ossos. Evidentemente, esta reconstituição nem sempre é precisa, devido à tridimensionalidade dos esqueletos dos animais encontrados.

Ao término de cada exposição, todos os elementos ósseos expostos são localizados no espaço em relação a dois eixos fixos (um eixo norte-sul e um eixo leste-oeste) e desenhados em uma escala de 1:5. Depois de desenhado, cada osso recebe um número próprio e é embalado separadamente, de modo que, após a cura, torna-se possível localizar exatamente a posição original do mesmo e reconstituir a dinâmica tafonômica que atuou sobre os animais ali depositados. Todo o sedimento retirado dos *Loci* é ainda peneirado e os remanescentes ósseos encontrados são recolhidos e embalados, separados de acordo com a exposição de que provêm. Essas peças recebem numeração diferente daquelas recolhidas durante a decapagem. O resultado dessas escavações, associado a datações sequenciais por ^{14}C -AMS dos remanescentes ósseos, permite refinar o conhecimento acerca do componente faunístico do quadro paleoecológico em elaboração para a região de Lagoa Santa.

Todo o material analisado no presente trabalho é proveniente das escavações realizadas até 2005 no *Locus* 2. Esse *Locus* foi escolhido como foco do estudo por

apresentar o pacote fossilífero mais rico entre os três *Loci*, com a totalidade dos ossos então coletados pertencentes a espécies da fauna atual, representada principalmente por membros da família Cervidae.

3.3 – A Lapa do Santo

O sítio arqueológico Lapa do Santo tem uma área abrigada de aproximadamente 1300m². As primeiras intervenções realizadas neste sítio ocorreram em 2001 e envolveram o levantamento topográfico do abrigo e o estabelecimento de uma quadra de 1m² para se efetuar uma sondagem teste. Amostras ósseas, bem como amostras de carvão, evidenciadas durante escavações realizadas entre 2001 e 2005, foram analisadas e produziram datas que sugerem uma intensa ocupação humana entre 5.990±40 anos AP (BETA 215195) e 9.900±40 anos AP (BETA 214130). Contudo, ocupações datadas de 910±50 anos AP (BETA 202764) e do período entre 3.820±100 anos AP (BETA 202765) e 4.209±90 anos AP (BETA 202768) também foram evidenciadas.

O registro faunístico também é bem representado na Lapa do Santo, tendo sido evidenciado em dois contextos distintos de deposição: (A) área de habitação e (B) área de descarte (Figura 4). O primeiro contexto refere-se à área do sítio onde se encontram as evidências arqueológicas (e.g. fogueiras, cultura material, sepultamentos, vestígios orgânicos e faunísticos) de que os indivíduos que ali habitaram ao longo dos vários episódios de ocupação realizaram atividades cotidianas como comer, dormir, descansar, cozinhar, além de enterrar seus mortos. A intensa atividade humana nessa área do sítio produziu um pacote arqueológico que varia de 2 a 4 metros de espessura, com um sedimento cuja gênese tem forte influência antrópica. Essa área, relativamente plana, encontra-se na porção sul do sítio e o método de escavação que está sendo utilizado tem

como objetivo manter o controle estratigráfico e o registro tridimensional do material arqueológico. O controle vertical é definido pela diferenciação de cor, textura e composição do sedimento, observáveis em campo. Cada um desses *níveis estratigráficos naturais* pode ser composto por uma ou mais *fácies*, que representam eventos que resultam da ação de agentes de transporte trazendo material de fontes semelhantes e depositando-o no sítio. Todas as peças encontradas são individualmente plotadas utilizando um aparelho topográfico de alta precisão (Estação Total Leica TC307) e o sedimento proveniente da escavação de cada nível e fácies particular é totalmente peneirado. O resultado dessas escavações permite localizar espacialmente cada peça exumada, de modo que seja possível compreender a estrutura física do sítio, em relação ao uso que seus primeiros ocupantes faziam de cada região específica. Embora a estratigrafia dessa área do sítio seja complexa, a obtenção de 28 datações radiocarbônicas, até 2005, permitiu definir uma cronologia aceitável para os diversos níveis de ocupação.

No segundo contexto, temos uma área de descarte de restos alimentares e de sobras da produção lítica, podendo haver, ainda, uma contribuição de material erodido da parte mais alta da cavidade, onde se encontra a região de habitação. A área de descarte apresenta estratos homogêneos bastante espessos, os quais têm sido objetos de escavações por níveis artificiais de 10cm. As mudanças entre esses estratos, no entanto, são geralmente bem marcadas, de forma que se torna possível uma divisão estratigráfica não arbitrária entre eles. Contudo, até o momento, o projeto não gerou dados confiáveis para uma melhor compreensão dos processos deposicionais na região de descarte do sítio e a mistura de material descartado com material erodido da região de habitação impossibilita um controle estratigráfico e cronológico mais rígido na área de descarte da

Lapa do Santo e, por este motivo, o material faunístico proveniente dessa região não será considerado na reconstrução paleoambiental realizada neste trabalho.

PROJETO "ORIGENS E MICROEVOLUÇÃO DO HOMEM NA AMÉRICA"
SÍTIO ARQUEOLÓGICO "LAPA DO SANTO"

MUNICÍPIO DE MOZINHOS - MINAS GERAIS
Maio 2006

DES.: CASTRO, M. E. B. (2001)
KIPNIS, R (2006)

Figura 4. Planta baixa do sítio arqueológico Lapa do Santo, com indicação das áreas de habitação e descarte.

3.4 – Análise paleoambiental

Raramente é possível construir inferências sobre o paleoambiente apenas comparando dois conjuntos fósseis, sendo necessária alguma indicação relativa de abundância dos *taxa* presentes em cada conjunto (KLEIN & CRUZ-URIBE, 1984). Para tanto, os conjuntos fósseis de cada uma das exposições sucessivas da Gruta Cuvieri e da Lapa do Santo foram analisados separadamente, de acordo com sua localização temporal. O número de espécimes identificados por táxon (NISP), o número mínimo de indivíduos (MNI), a riqueza, a equitabilidade e o índice de diversidade foram então determinados.

O número de espécimes identificados por táxon (NISP – *number of identifiable specimen*) é o número de ossos ou de fragmentos ósseos que podem ser identificados anatomicamente (e.g. fêmur, tíbia, falange) e/ou taxonomicamente (e.g. família, gênero, espécie) em uma amostra fóssil. O NISP pode ser calculado ao mesmo tempo em que a identificação das espécies é feita e seu valor é aditivo, caso novo material seja incluído na amostra. No entanto, o NISP apresenta duas desvantagens: o índice não considera o fato de que algumas espécies apresentam mais elementos esqueléticos do que outras e é muito sensível a fragmentação, tendendo, em alguns casos, a superestimar a abundância de uma espécie (KLEIN & CRUZ-URIBE, 1984).

O MNI (*minimum number of individuals*) é simplesmente o número mínimo de indivíduos necessários para contabilizar todos os tipos de elementos ósseos encontrados pertencentes a um determinado táxon (LYMAN, 1994). Comparado ao NISP, o índice MNI é relativamente insensível às diferenças entre as espécies e às diferenças quanto ao grau de fragmentação dos ossos, porém, o MNI não é um valor aditivo, o que dificulta a análise no caso da inclusão de novo material. Além disso, o MNI não pode ser comparado indiscriminadamente entre amostras analisadas por diferentes pesquisadores,

uma vez que não há consenso sobre como calculá-lo em relação a dois pontos principais: a distinção entre simetria (direita/esquerda) dos elementos esqueléticos e os fragmentos ósseos (KLEIN & CRUZ-URIBE, 1984).

Neste estudo, o MNI foi calculado levando-se em conta a simetria bilateral, ou seja, para cada elemento ósseo analisado, o MNI foi calculado a partir do lado que se apresentava mais abundante, lado direito ou lado esquerdo. Já os fragmentos ósseos foram contabilizados como frações dos ossos completos, de acordo com a parte do osso presente na amostra, sendo essa, segundo KLEIN & CRUZ-URIBE (1984), a melhor alternativa. Os fragmentos ósseos para os quais não foi possível determinar a simetria foram ignorados no cálculo do MNI.

A razão para se considerar os dois índices em conjunto é que um supera as desvantagens do outro e juntos fornecem informações que nenhum dos dois é capaz de fornecer separadamente. Se o MNI é o número mínimo de indivíduos em uma amostra, o NISP é o número máximo. Assim, o número verdadeiro está entre o MNI (limite mínimo) e o NISP (limite máximo) (KLEIN & CRUZ-URIBE, 1984).

A reconstrução paleoambiental baseou-se, então, na variação da abundância relativa dos *taxa* ao longo do registro fossilífero, utilizando-se tanto o NISP como o MNI. O teste t_s de significância de igualdade de porcentagens foi utilizado para comparar estatisticamente essa variação na abundância relativa, sem influência do tamanho da amostra (GRAYSON, 1981; SOKAL & ROHLF, 1969).

A riqueza, a equitabilidade e a diversidade taxonômica são ferramentas analíticas usadas para estudar possíveis mudanças na estrutura da comunidade faunística. A riqueza taxonômica é uma medida do número de *taxa* definidos em uma unidade amostral; a equitabilidade descreve a distribuição de abundância dentro de cada grupo e está relacionada ao grau com o qual esses grupos estão representados; a

diversidade é uma estimativa que considera tanto o número de grupos presentes em uma amostra (riqueza) quanto à abundância relativa de cada um deles (equitabilidade) (RICKLEFS, 2001; KIPNIS, 2002). Embora bastante úteis para comparações entre diferentes conjuntos biológicos, a riqueza e, conseqüentemente, a diversidade são diretamente influenciadas pelo tamanho da amostra, dificultando comparações entre conjuntos fósseis, geralmente desiguais em relação ao número de peças. Esse fato levou à adoção, na determinação desses índices, da técnica jackknife de rarefação estatística, segundo o descrito em KAUFMAN (1998).

A riqueza, a equitabilidade e a diversidade foram calculadas utilizando-se o MNI. O MNI foi escolhido por representar mais fielmente as relações entre os *taxa* presentes na amostra (KLEIN & CRUZ-URIBE, 1984). A técnica jackknife de rarefação estatística, por sua vez, permite retratar a relação entre o número de espécies e o tamanho da amostra, sem que para isso seja necessário assumir qualquer pressuposto a respeito da distribuição dos dados. Além disto, os pseudovalores gerados pelo uso da técnica distribuem-se de acordo com uma curva normal, independente da distribuição dos dados originais, e permitem a comparação entre amostras através do uso de testes estatísticos paramétricos (KAUFMAN, 1998). Assim, para a comparação entre os valores de riqueza, de equitabilidade e de diversidade entre os diferentes estratos temporais foi utilizada a Análise de Variância Paramétrica (ANOVA).

3.4 – Análise tafonômica

A fim de compreender a influência dos processos tafonômicos nas interpretações paleoambientais do registro faunístico fóssil, foram analisados processos pré- e pós-deposicionais em cada um dos sítios. Os processos tafonômicos pré-deposicionais foram

analisados qualitativamente, em uma tentativa de se compreender a formação do registro fóssil e os possíveis vieses a ele associados.

Os processos tafonômicos pós-deposicionais foram analisados quantitativamente através do grau de fragmentação dos elementos ósseos presentes no sítio, expandindo um aspecto (grau de fragmentação) da análise já realizada por BISSARO JR. (2008). O grau de fragmentação é um indicador da ação de processos tafonômicos, tais como pisoteamento, desgaste devido ao tempo de exposição (mais comum em ossos que ficaram expostos por longo tempo antes de serem soterrados), modificação por carnívoros (que fragmentam os ossos para a obtenção do tutano) entre outros. Para a análise de fragmentação foi utilizada a abundância relativa de elementos esqueléticos completos (WSE – *whole skeletal elements*) em relação ao NISP, para cada táxon. Foram considerados ossos completos aqueles que apresentavam todas as suas partes (diáfise e epífises) ou diáfises completas mesmo sem as epífises (podendo ser de indivíduos jovens em que as epífises não estavam fusionadas). O teste qui-quadrado foi utilizado para analisar se a frequência absoluta de elementos ósseos completos e fragmentados diferia significativamente daquela esperada caso não houvesse influência de processos tafonômicos diferenciais agindo ao longo do pacote fossilífero nos sítios estudados. Quando constatada, pelo qui-quadrado, diferença significativa entre a distribuição esperada e a observada de elementos esqueléticos completos e fragmentados, o teste t_s de significância de igualdade de porcentagens foi utilizado para indicar entre quais períodos temporais definidos para cada sítio estava essa diferença (SOKAL & ROHLF, 1969).

4. Resultados

4.1 – Gruta Cuvieri

4.1.1 – Análise paleoambiental

Até o ano de 2005, foram escavados no *Locus* 2 da Gruta Cuvieri 18 exposições sucessivas [Exp.0 (superfície) – Exp.17], a partir das quais foram exumados 8.850 remanescentes ósseos animais (84,6% coletados *in situ*, durante as decapagens, e 15,4% coletados ao peneirar o sedimento escavado de cada exposição do *Locus* 2) pertencentes à 12 *taxa* (Tabela II). Dentre essas peças, 149 (1,7% do total) foram classificadas como osteodermas de tatu, as quais foram excluídas das análises por causar uma superestimação da abundância desses animais, uma vez que centenas deste elemento ocorrem em um só indivíduo. Os osteodermas de tatu somente foram incluídos nas análises quantitativas em estratos onde esses elementos eram os únicos pertencentes ao táxon.

A análise da dispersão vertical dos remanescentes ósseos, utilizando o número de espécimes identificados por táxon (NISP), revelou três padrões deposicionais distintos (Figura 5), que agruparam as exposições da seguinte maneira: exposições 0-7 (Estrato 1); exposições 8-13 (Estrato 2) e exposições 14-17 (Estrato 3). Esses diferentes padrões de abundância taxonômica revelam três diferentes pisos de deposição óssea. A deposição tridimensional de esqueletos em um pacote fossilífero impede a utilização de níveis estratigráficos artificiais como unidades amostrais em estudos de comparação dos conjuntos fósseis de um depósito, uma vez que ossos de um mesmo indivíduo estão presentes em mais de uma exposição. Quanto maior for o animal, maior é a tendência de encontrar ossos presentes em várias exposições. Portanto, uma análise utilizando cada

exposição como uma unidade analítica levaria à contagem de um mesmo indivíduo repetidas vezes, superestimando, assim, o número mínimo de indivíduos por táxon (MNI). Devido a isto, cada Estrato evidenciado pelos padrões de distribuição encontrados na Gruta Cuvieri será utilizado como uma unidade amostral, em detrimento das exposições.

Figura 5. Abundância (%) dos *taxa* presentes entre a exposição 0 e a exposição 7, evidenciando três padrões de distribuição taxonômica no registro fóssil do *Locus 2* da Gruta Cuvieri. A- Estrato 1 (exposições 0-7); B- Estrato 2 (exposições 8-13); C- Estrato3 (exposições 14-17).

Nove datações radiocarbônicas, apresentadas na Tabela I, foram obtidas para o pacote fossilífero da Gruta Cuvieri. Estas datações permitem definir, aproximadamente, a época a que cada um dos Estratos pertence, localizando o Estrato 1 entre 0-3.000 anos A.P. (Holoceno Tardio), o Estrato 2 entre 3.000-5.000 anos A.P. e o Estrato 3 entre 5.000-5.250 anos A.P. (ambos no Holoceno Médio).

Tabela I. Datações radiocarbônicas obtidas para o Lócus 2 da Gruta Cuvieri.

Estrato	Exposição	Taxón	Lab. No.	Idade (¹⁴ C anos A.P.)	Profundidade
1	1	<i>Cuniculus paca</i>	BETA205335	220 ± 40	-0,62
1	1	<i>Mazama</i> sp.	BETA202779	1.960 ± 40	-0,62
1	1	<i>Tapirus terrestris</i>	BETA205334	2.050 ± 40	-0,62
1	6	<i>Mazama</i> sp.	BETA251075	2.790 ± 40	-0,64
2	10	Anfíbio	BETA235460	3.550 ± 40	-0,71
2	11	<i>Mazama</i> sp. ou <i>Tayassu</i> sp.	BETA202780	5.250 ± 50	-0,71
3	14	<i>Cuniculus paca</i>	BETA251078	5.040 ± 40	-0,75
3	17	<i>Tayassu</i> sp.	BETA251079	5.100 ± 50	-0,83
3	17	<i>Mazama</i> sp.	BETA218173	5.200 ± 50	-0,83

A Tabela II mostra a abundância absoluta e relativa do NISP e do MNI em cada um dos Estratos estabelecidos.

Tabela II. Taxa identificados, abundância absoluta e relativa (%). Cálculos realizados utilizando o NISP e utilizando o MNI, para os três Estratos do Locus 2 da Gruta Cuvieri.

Estrato	Táxon	NISP	MNI
		Abundância absoluta/relativa (%)	Abundância absoluta/relativa (%)
1	<i>Dasypus novemcinctus</i>	1 / 0,03	1 / 2,56
	Marsupial	2 / 0,06	1 / 2,56
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	5 / 0,15	1 / 2,56
	Ave	14 / 0,42	3 / 7,69
	<i>Silvylagus brasiliensis</i>	32 / 0,97	3 / 7,69
	Pequenos roedores	75 / 2,27	6 / 15,38
	Anfíbio	50 / 1,52	4 / 10,26
	<i>Tapirus terrestris</i>	104 / 3,15	1 / 2,56
	<i>Tayassu</i> sp.	46 / 1,39	1 / 2,56
	<i>Cuniculus paca</i>	213 / 6,46	2 / 5,13
	<i>Mazama</i> sp.	2010 / 60,93	16 / 41,03
	NUSP*	747 / 22,64	-----
TOTAL	11	3299 / 100	39 / 100
2	Réptil	3 / 0,10	1 / 2,63
	<i>Dasypus novemcinctus</i>	2 / 0,07	1 / 2,63
	Marsupial	3 / 0,10	1 / 2,63
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	15 / 0,49	2 / 5,26
	Ave	8 / 0,26	2 / 5,26
	<i>Silvylagus brasiliensis</i>	25 / 0,81	3 / 7,89
	Pequenos roedores	51 / 1,66	5 / 13,16
	Anfíbio	86 / 2,80	6 / 15,79
	<i>Tayassu</i> sp.	142 / 4,63	3 / 7,89
	<i>Cuniculus paca</i>	64 / 2,09	2 / 5,63
	<i>Mazama</i> sp.	1074 / 35,00	12 / 31,58
	NUSP*	1596 / 52,00	-----
TOTAL	11	3069 / 100	38 / 100
3	Réptil	7 / 0,30	1 / 2,94
	<i>Dasypus novemcinctus</i>	3 / 0,13	1 / 2,94
	Marsupial	5 / 0,21	1 / 2,94
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	21 / 0,90	2 / 5,88
	Ave	12 / 0,51	3 / 8,82
	<i>Silvylagus brasiliensis</i>	16 / 0,69	2 / 5,88
	Pequenos roedores	59 / 2,53	5 / 14,71
	Anfíbio	38 / 1,63	4 / 11,76
	<i>Tayassu</i> sp.	234 / 10,03	3 / 8,82
	<i>Cuniculus paca</i>	41 / 1,76	1 / 2,94
	<i>Mazama</i> sp.	1138 / 48,78	11 / 32,35
	NUSP*	759 / 32,53	-----
TOTAL	11	2333 / 100	34 / 100

*NUSP: Número de espécimes não-identificados (*Number of undentifiable specimen*).

No Estrato 1 (Tabela II e Figura 5A), *Mazama* sp. (cervídeo) é o taxón mais abundante (60,93%), seguido da espécie *C. paca* (paca), que apresenta abundância relativa do NISP de 6,46%; a espécie *T. terrestris* (anta) apresenta abundância relativa de 3,15%; *Tayassu* sp. (porco-do-mato) apresenta abundância relativa de 1,39%; a espécie *S. brasiliensis* (tapeti) apresenta abundância relativa de 0,97% e as espécies de tatu *E. sexcinctus* (tatu-peba) e *D. novemcinctus* (tatu-galinha) apresentam, nesse Estrato, abundância relativa de 0,15% e 0,03%, respectivamente; as peças não identificadas (NUSP) perfazem 22,64% de abundância relativa. No Estrato 2 (Figura 5B), *Mazama* sp. é novamente o táxon mais abundante, com abundância relativa de 35,00%; NUSP apresenta um aumento na abundância relativa, que alcança 52,00; a espécie *C. paca* apresenta diminuição na abundância relativa (2,09%) quando comparada ao Estrato 1; da mesma forma, a espécie *S. brasiliensis* apresenta queda em sua abundância relativa (0,81%); *Tayassu* sp., *E. sexcinctus* e *D. novemcinctus*, ao contrário, apresentam aumento em sua abundância relativa, alcançando, respectivamente, 4,63%, 0,49% e 0,07%; a espécie *T. terrestris* não está presente neste Estrato. *Mazama* sp. também é o táxon mais abundante no Estrato 3 (48,78% - Figura 5C); NUSP volta a diminuir, alcançando abundância relativa de 32,53%; as abundâncias relativas das espécies *C. paca* (1,76%) e *S. brasiliensis* (0,69%) apresentam nova queda, enquanto as abundâncias relativas de *Tayassu* sp. (10,03%), *E. sexcinctus* (0,90%) e *D. novemcinctus* (0,13%) voltam a aumentar; a espécie *T. terrestris* some completamente do registro fossilífero do Locus 2 da Gruta Cuvieri. A abundância relativa do MNI segue aproximadamente o mesmo padrão da abundância relativa do NISP, no entanto, com variações menos acentuadas.

Na Tabela III estão apresentados os resultados do teste t_s de comparação das abundâncias relativas de NISP e MNI entre os três Estratos, para os *taxa* identificados,

ao menos, até gênero. Os grupos taxonômicos classificados de forma mais ampla (e.g. ave, marsupial, réptil) foram excluídos das análises por apresentarem pouco significado ecológico em relação à caracterização paleoambiental

Tabela III. Teste t_s de comparação das abundâncias relativas de NISP e MNI entre os diferentes Estratos (Est.) do Locus 2 da Gruta Cuvieri, para os *taxa* classificados em gênero ou espécie. *Diferença significativa entre os Estratos.

Táxon	% NISP	% MNI
<i>Mazama sp.</i>	Est. 1 > Est. 2 ($t_s=20,9$; $p=0,00$)*	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=0,8$; $p=0,39$)
	Est. 1 > Est. 3 ($t_s=9,1$; $p=0,00$)*	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=0,8$; $p=0,44$)
	Est. 2 < Est. 3 ($t_s=10,2$; $p=0,00$)*	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,1$; $p=0,94$)
<i>Cuniculus paca</i>	Est. 1 > Est. 2 ($t_s=8,9$; $p=0,00$)*	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=0,0$; $p=0,98$)
	Est. 1 > Est. 3 ($t_s=9,2$; $p=0,00$)*	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=0,5$; $p=0,63$)
	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,8$; $p=0,38$)	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,5$; $p=0,62$)
<i>Silvylagus brasiliensis</i>	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=0,7$; $p=0,49$)	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=0,0$; $p=0,97$)
	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=1,1$; $p=0,25$)	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=0,3$; $p=0,76$)
	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,5$; $p=0,61$)	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,3$; $p=0,74$)
<i>Tayassu sp.</i>	Est. 1 < Est. 2 ($t_s=7,9$; $p=0,00$)*	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=1,1$; $p=0,28$)
	Est. 1 < Est. 3 ($t_s=15,1$; $p=0,00$)*	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=1,2$; $p=0,23$)
	Est. 2 < Est. 3 ($t_s=7,7$; $p=0,00$)*	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,1$; $p=0,89$)
<i>Euphractus sexcinctus</i>	Est. 1 < Est. 2 ($t_s=2,5$; $p=0,01$)*	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=0,6$; $p=0,53$)
	Est. 1 < Est. 3 ($t_s=4,2$; $p=0,00$)*	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=0,7$; $p=0,47$)
	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=1,8$; $p=0,07$)	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,1$; $p=0,91$)
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=0,7$; $p=0,46$)	Est. 1 = Est. 2 ($t_s=0,0$; $p=0,98$)
	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=1,4$; $p=0,16$)	Est. 1 = Est. 3 ($t_s=0,1$; $p=0,92$)
	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,7$; $p=0,48$)	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,1$; $p=0,94$)
<i>Tapirus terrestris</i>	Presente apenas no Est. 1	Presente apenas no Est. 1

O táxon *Mazama sp.* apresenta o menor valor de abundância relativa do NISP entre 3.000 e 5.000 anos A.P. (Estrato 2), com aumento significativo durante o período seguinte (Holoceno Tardio). A espécie *C. paca* comportou-se de forma semelhante, apresentando sua maior abundância relativa do NISP durante o período mais recente,

porém, sem apresentar significância estatística na passagem do Estrato 3 para o Estrato 2. O táxon *Tayassu* sp., ao contrário de *Mazama* sp., apresentou sua maior abundância relativa do NISP no período mais antigo, entre 5.000-5.250 anos (Estrato 3), com os valores de abundância diminuindo significativamente até o Holoceno Tardio. A espécie *E. sexcinctus* também apresentou uma diminuição em sua abundância durante o período mais recente, no entanto, não houve variação significativa de abundância entre os dois períodos mais antigos (Estrato 3 e Estrato 2). A espécie de tatu *D. novemcinctus*, assim como o tapeti (*S. brasiliensis*), não apresentou alteração significativa em sua abundância relativa do NISP em nenhum dos períodos estudados. Já a espécie *T. terrestris* esteve presente apenas no Holoceno Tardio. A variação de abundância relativa do MNI, para os diferentes *taxa*, entre os Estratos, por sua vez, não se mostrou estatisticamente significativa para nenhum dos *taxa* utilizados como bioindicadores (Tabela III).

A diferença nos resultados da variação de abundância relativa quando utilizado o NISP e quando utilizado o MNI não era esperada, a menos que processos tafonômicos que afetem de forma diferencial o cálculo dos dois índices estejam agindo no conjunto fossilífero da Gruta Cuvieri. A fim de testar essa hipótese, foi realizada uma análise tafonômica através do grau de fragmentação dos elementos ósseos presentes no sítio, cujos resultados serão mostrados adiante (subtópico 4.1.2 – Análise tafonômica).

Por evidenciar de forma mais fiel as relações ecológicas existentes entre as espécies presentes em um conjunto fóssil (KLEIN & CRUZ-URIBE, 1984), o MNI foi escolhido como o índice mais adequado para ser aplicado ao cálculo dos valores de riqueza, equitabilidade e diversidade. Utilizando a técnica jackknife de rarefação estatística, foram obtidos os valores de diversidade, riqueza e equitabilidade para cada Estrato. A utilização do teste ANOVA de comparação entre as amostras, aplicado aos pseudovalores gerados pela técnica jackknife, indicaram não haver diferença

significativa nos valores de riqueza, equitabilidade e diversidade entre os Estratos (Tabela IV), corroborando os resultados obtidos na comparação das abundâncias relativas baseadas no MNI.

Tabela IV. Valores de riqueza, equitabilidade e diversidade calculados a partir do MNI para cada Estrato do *Locus 2* da Gruta Cuvieri e os valores de ANOVA para a comparação entre os estratos.

Estrato	Riqueza	Equitabilidade	Diversidade
1	1,72	1,55	1,69
2	1,85	0,71	2,26
3	1,77	0,77	2,04
ANOVA	F=0,019; p=0,98	F=0,506; p=0,61	F=0,568; p=0,58

4.1.2 – Análise tafonômica

Segundo STINER (1994), o índice NISP é conveniente para comparações entre acumulações fósseis desde que esses diferentes conjuntos envolvam o mesmo grupo de *taxa* potenciais e o grau de fragmentação ósseo seja semelhante. A análise do grau de fragmentação dos elementos ósseos presentes nos diferentes Estratos do *Locus 2* da Gruta Cuvieri, trará, assim, uma indicação da adequação da aplicação desse índice na análise paleoambiental, evidenciando possíveis influências de fatores tafonômicos nos resultados da variação de abundância dos bioindicadores.

A Tabela V mostra a abundância absoluta e relativa de elementos esqueléticos completos (WSE - *whole skeletal elements*), nos Estratos 1, 2 e 3, para os *taxa* utilizados aqui como indicadores paleoambientais.

Tabela V. Abundância absoluta (WSE) e relativa (%WSE) de elementos esqueléticos completos nos três Estratos do *Locus 2* da Gruta Cuvieri, para os *taxa* classificados em gênero ou espécie.

Táxon / Estrato	1	2	3
<i>Mazama</i> sp.	NISP - 2010	NISP - 1074	NISP - 1138
	WSE - 442	WSE - 111	WSE - 200
	%WSE – 21,99	%WSE – 10,33	%WSE – 17,57
<i>Cuniculus paca</i>	NISP - 213	NISP - 64	NISP - 41
	WSE - 76	WSE - 6	WSE - 3
	%WSE – 35,68	%WSE – 9,38	%WSE – 7,32
<i>Silvylagus brasiliensis</i>	NISP - 32	NISP - 25	NISP - 16
	WSE - 3	WSE - 4	WSE - 1
	%WSE – 9,38	%WSE – 16,00	%WSE – 6,25
<i>Tayassu</i> sp.	NISP - 46	NISP - 142	NISP - 234
	WSE - 3	WSE - 26	WSE - 86
	%WSE – 6,52	%WSE – 18,31	%WSE – 36,75
<i>Euphractus sexcinctus</i>	NISP - 5	NISP - 14	NISP - 21
	WSE - 3	WSE - 4	WSE - 4
	%WSE – 60,00	%WSE – 28,57	%WSE – 19,05
<i>Dasypus novemcinctus</i>	NISP - 1	NISP - 2	NISP - 3
	WSE - 1	WSE - 0	WSE - 1
	%WSE – 100,00	%WSE – 0,00	%WSE – 33,33
<i>Tapirus terrestris</i>	NISP - 104		
	WSE - 10	-----	-----
	%WSE – 9,62		

O resultado do teste qui-quadrado entre os diferentes Estratos, realizado para cada táxon, demonstra que a distribuição entre os ossos completos e fragmentados de *Mazama* sp. não se deve ao acaso ($\chi^2=65,0$; $p<0,00$, $gl=2$). Da mesma forma, a distribuição entre os elementos ósseos completos e fragmentados de *C. paca* e *Tayassu* sp., entre os diferentes Estratos, também não pode ser atribuída a eventos aleatórios ($\chi^2=26,4$; $p<0,00$; $gl=2$ e $\chi^2=24,2$; $p<0,00$; $gl=2$, respectivamente). Por outro lado, a

variação entre elementos esqueléticos inteiros e fragmentados para as espécies *S. brasiliensis* ($\chi^2=1,1$; $p=0,58$; $gl=2$), *E. sexcinctus* ($\chi^2=3,4$; $p=0,18$; $gl=2$) e *D. novemcinctus* ($\chi^2=3,0$; $p=0,22$; $gl=2$) pode dever-se ao acaso e, portanto, não pode ser atribuída somente à ação de processos de fragmentação agindo de forma diferenciada entre os diferentes Estratos. A espécie *T. terrestris* está presente somente no Estrato 1, inviabilizando, portanto, a comparação para este táxon.

Uma vez observada a existência de diferenças no grau de fragmentação óssea que não são explicadas pelo acaso para os taxa *Mazama* sp., *C. paca* e *Tayassu* sp., o teste t_s de comparação de significância de igualdade de porcentagens foi realizado a fim de evidenciar entre quais Estratos estão essas diferenças.

A Tabela VI apresenta o resultado das comparações de abundância relativa de elementos esqueléticos completos (%WSE) entre os diferentes Estratos, para os taxa citados acima.

Tabela VI. Teste t_s de comparação da abundância relativa de elementos esqueléticos completos (%WSE) entre os diferentes Estratos (Est.) do *Locus* 2 da Gruta Cuvieri.
*Diferença significativa entre os Estratos.

Táxon	% WSE
<i>Mazama</i> sp.	Est. 1 > Est. 2 ($t_s=8,5$; $p=0,00$)*
	Est. 1 > Est. 3 ($t_s=3,0$; $p=0,00$)*
	Est. 2 < Est. 3 ($t_s=4,9$; $p=0,00$)*
<i>Cuniculus paca</i>	Est. 1 > Est. 2 ($t_s=4,6$; $p=0,00$)*
	Est. 1 > Est. 3 ($t_s=4,3$; $p=0,00$)*
	Est. 2 = Est. 3 ($t_s=0,4$; $p=0,70$)
<i>Tayassu</i> sp.	Est. 1 < Est. 2 ($t_s=2,4$; $p=0,02$)*
	Est. 1 < Est. 3 ($t_s=4,7$; $p=0,00$)*
	Est. 2 < Est. 3 ($t_s=3,9$; $p=0,00$)*

O *taxa Mazama* sp. apresenta o menor valor de porcentagem de WSE no Estrato 2, com o valor mais alto no Estrato 1. A espécie *C. paca*, igualmente, apresenta a maior porcentagem de WSE no Estrato 1, porém, sem diferença significativa entre os Estratos 2 e 3. *Tayassu* sp., ao contrário de *Mazama* sp. e *C. paca*, apresenta o menor valor de porcentagem de WSE no Estrato 1, com o valor mais alto para esse táxon no Estrato 2. Essas diferenças corroboram o padrão detectado durante a análise da variação de abundância relativa do NISP para esses três *taxa*.

4.2– Lapa do Santo

4.2.1 – Análise paleoambiental

Até o ano de 2005, foram exumados do sítio arqueológico Lapa do Santo um total de 1.708 elementos ósseos faunísticos, pertencentes a 15 *taxa*. Dentre essas peças, 907 (53,1%) foram plotadas usando estação total, e sua localização exata no sítio é conhecida. Os outros 801 (46,9%) remanescentes ósseos restantes foram coletados do sedimento peneirado retirado das quadras L (níveis 4, 5, 7, 8, 9 e 10) e M (níveis 3 a 6) (Figura 4) e, apesar de não apresentarem coordenadas geográficas tomadas com a estação total (i.e., coordenadas x,y,z), a escavação minuciosa que vem sendo realizada na Lapa do Santo permite saber a que nível e fácies pertence cada osso, sendo possível, portanto, associá-los à um período cronológico específico.

Dentre o total de peças analisadas, 265 (15,5% do total) foram classificadas como osteodermas de tatu ou de quelônio e, seguindo o mesmo critério adotado para o sítio paleontológico Gruta Cuvieri, essas peças foram excluídas das análises quantitativas. Os osteodermas somente foram incluídos nas análises em estratos onde

esses elementos eram os únicos capazes de atestar a presença do *taxa* (tatu e/ou quelônio).

Vinte e oito datações obtidas para o sítio Lapa do Santo possibilitaram estabelecer a estratigrafia da área de habitação do abrigo e, assim, localizar temporalmente os remanescentes ósseos provenientes das diferentes quadras escavadas. A fim de permitir comparações com o material proveniente da Gruta Cuvieri, o material proveniente da Lapa do Santo foi analisado respeitando-se divisão temporal similar à daquele (embora o sítio Lapa do Santo apresente uma maior antiguidade do material analisado neste trabalho do que o sítio Gruta Cuvieri): Holoceno Tardio (0-3.000 anos A.P.), Holoceno Médio (3.000-7.000 anos A.P.) e Holoceno Inicial (7.000-10.000 anos A.P.) (Tabela VII).

Tabela VII. Datações radiocarbônicas obtidas para o sítio Lapa do Santo.

<i>Quadra/Nível/Fácies</i>	<i>Material</i>	<i>Lab. No.</i>	<i>Idade (^{14}C anos AP)</i>	<i>Período</i>
M5/2/2	Carvão	202764	910 $\pm$ 50	Holoceno Tardio
M5/3/2	Carvão	183572	960 $\pm$ 70	Holoceno Tardio
M4/8/9	Carvão	202766	3.810 $\pm$ 50	Holoceno Médio
M5/8/9	Carvão	202765	3.820 $\pm$ 100	Holoceno Médio
M6/4/4	Carvão	216517	3.930 $\pm$ 40	Holoceno Médio
M6/5/6	Carvão	214129	3.960 $\pm$ 40	Holoceno Médio
M4/11/16	Carvão	202768	4.290 $\pm$ 40	Holoceno Médio
M6/4/3	Carvão	216521	4070 $\pm$ 60	Holoceno Médio
L8/8/9	Osso	215196	8.230 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
G12/15/15	Carvão	202767	8.530 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
G12/15/15	Carvão	202767	8.530 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
M6/20/24	Carvão	183571	8.600 $\pm$ 160	Holoceno Inicial
J8/7/7	Carvão	202763	8.630 $\pm$ 50	Holoceno Inicial
K7/8/11	Carvão	216523	8.620 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
L7/7/9	Carvão	214131	8.670 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
M6/14/18	Carvão	216519	8.690 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
G12/9/12	Carvão	216520	8.690 $\pm$ 90	Holoceno Inicial
M6/24/29	Carvão	214133	8.700 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
J7/7/9	Carvão	214135	8.750 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
M4/12/15	Carvão	216522	8.800 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
L8/8/11	Carvão	214137	8.820 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
M6/24/29	Carvão	214134	8.870 $\pm$ 100	Holoceno Inicial
G13/22/27	Carvão	214139	8.930 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
M6/34/28	Carvão	214140	8.930 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
G12/22/27	Carvão	214141	8.980 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
F13/23/1	Carvão	216518	9.100 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
G12/23/28	Carvão	214143	9.150 $\pm$ 40	Holoceno Inicial
F13/36/17	Carvão	214130	9.900 $\pm$ 40	Holoceno Inicial

As datações apresentadas na Tabela VII indicam uma clara divisão temporal nas quadras L e M, com os primeiros níveis pertencentes ao Holoceno Tardio, os níveis

intermediários pertencentes ao Holoceno Médio e os níveis mais profundos pertencentes ao Holoceno Inicial. Já as quadras F, G, J e K apresentam todo seu pacote fossilífero pertencente ao Holoceno Inicial.

A abundância absoluta e relativa do NISP e do MNI das peças provenientes da Lapa do Santo foram calculadas separadamente para cada um dos três períodos temporais estabelecidos e são apresentadas na Tabela VIII.

Tabela VIII. Abundância absoluta e relativa (%) dos *taxa*, calculados a partir do NISP, para os três períodos temporais estabelecidos para o pacote fossilífero da Lapa do Santo.

Período	Táxon	NISP Abundância absoluta/relativa (%)	MNI Abundância absoluta/relativa (%)
Holoceno Tardio	Carnívoro	3 / 3,33	1 / 7,69
	Quelônio	1 / 1,11	1 / 7,69
	Réptil	3 / 3,33	1 / 7,69
	Peixe	5 / 5,56	1 / 7,69
	<i>Dasyopus novemcinctus</i>	5 / 5,56	2 / 15,38
	Ave	1 / 1,11	1 / 7,69
	Pequenos roedores	8 / 8,89	2 / 15,38
	Anfíbio	13 / 14,44	2 / 15,38
	<i>Tayassu</i> sp.	2 / 2,22	1 / 7,69
	<i>Mazama</i> sp.	17 / 18,89	1 / 7,69
	NUSP*	32 / 35,56	---
TOTAL	10	90 / 100	13 / 100
Holoceno Médio	Carnívoro	2 / 0,48	1 / 2,22
	Primata	4 / 0,97	2 / 4,44
	Quelônio	5 / 1,21	1 / 2,22
	Réptil	26 / 6,30	4 / 8,89
	Peixe	56 / 13,56	6 / 13,33
	<i>Dasyopus novemcinctus</i>	15 / 3,63	2 / 4,44
	Marsupial	11 / 2,66	3 / 6,67
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	1 / 0,24	1 / 2,22
	Ave	17 / 4,12	3 / 6,67
	<i>Silvylagus brasiliensis</i>	7 / 1,69	1 / 2,22
	Pequenos roedores	48 / 11,62	7 / 15,56
	Anfíbio	43 / 10,41	9 / 20,00
	<i>Tayassu</i> sp.	1 / 0,24	1 / 2,22
	<i>Cuniculus paca</i>	9 / 2,18	1 / 2,22
	<i>Mazama</i> sp.	68 / 16,46	3 / 6,67
	NUSP*	100 / 24,21	---
TOTAL	15	413 / 100	45 / 100

Holoceno Inicial	Carnívoro	4 / 0,42	1 / 1,67
	Primata	3 / 0,32	1 / 1,67
	Quelônio	6 / 0,63	1 / 1,67
	Réptil	54 / 5,68	4 / 6,67
	Peixe	127 / 13,35	5 / 8,33
	<i>Dasytus novemcinctus</i>	31 / 3,26	4 / 6,67
	Marsupial	13 / 1,37	4 / 6,67
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	6 / 0,63	1 / 1,67
	Ave	33 / 3,47	4 / 6,67
	<i>Silvylagus brasiliensis</i>	4 / 0,42	1 / 1,67
	Pequenos roedores	129 / 13,56	23 / 38,33
	Anfíbio	55 / 5,78	5 / 8,33
	<i>Tayassu</i> sp.	10 / 1,05	1 / 1,67
	<i>Cuniculus paca</i>	6 / 0,63	1 / 1,67
	<i>Mazama</i> sp.	137 / 14,41	4 / 6,67
	NUSP*	333 / 35,02	---
TOTAL		15	951 / 100
			60 / 100

*NUSP: Número de espécimes não-identificados (*Number of undentifiable specimen*).

A Tabela VIII permite perceber que *Mazama* sp. é o táxon que apresenta o maior número de NISP em todos os períodos, assim como no *Locus* 2 da Gruta Cuvieri. No entanto, no sítio arqueológico Lapa do Santo, ao contrário do que ocorre no sítio paleontológico, esse táxon apresenta valores mais baixos de abundância em relação às peças não identificadas taxonomicamente (NUSP). As espécies *C. paca* e *S. brasiliensis* estão presentes apenas durante o Holoceno Médio e o Holoceno Inicial, sendo mais numerosas durante o Holoceno Médio. *Tayassu* sp. apresenta seu menor valor de abundância relativa do NISP durante o Holoceno Médio, estando melhor representada no Holoceno Inicial. A espécie *E. sexcinctus* apresenta-se pouco abundante no registro faunístico da Lapa do Santo, estando representado por pequeno número de elementos ósseos apenas nos períodos mais antigos (Holoceno Médio e Holoceno Inicial). A espécie *D. novemcinctus* está presente em todos os períodos temporais definidos para o sítio arqueológico Lapa do Santo, apresentando um aumento na abundância relativa do NISP desde o Holoceno Inicial até o Holoceno Tardio. A espécie *T. terrestris*, por sua vez, não esteve presente em nenhum período no registro fossilífero da Lapa do Santo.

Analisando-se a variação de abundância do MNI para os *taxa* indicadores paleoambientais, nota-se que *Mazama* sp. deixa de ser o táxon mais abundante e mantém-se praticamente estável durante todo o Holoceno. Os *taxa* *C. paca*, *S. brasiliensis* e *E. sexcinctus* também apresentam pequena variação de abundância relativa do MNI. *Tayassu* sp. novamente apresenta sua maior abundância relativa no Holoceno Inicial. A espécie *D. novemcinctus*, por sua vez, diferentemente do que ocorre quando analisamos a abundância relativa do NISP, apresenta o menor valor de abundância relativa do MNI durante o Holoceno Médio. Utilizando-se o teste t_s de comparação das abundâncias relativas de NISP e MNI entre os três períodos temporais estabelecidos para a Lapa do Santo, para os *taxa* classificados, ao menos, até gênero, encontramos os valores apresentados na Tabela IX.

Tabela IX. Teste t_s de comparação das abundâncias relativas de NISP e MNI entre os diferentes períodos temporais estabelecidos para o pacote fossilífero da Lapa do Santo (HT: Holoceno Tardio; HM: Holoceno Médio; HI: Holoceno Inicial), para os *taxa* classificados em gênero ou espécie. *Diferença significativa entre os períodos.

Táxon	% NISP	% MNI
<i>Mazama</i> sp.	HT = HM ($t_s=0,5$; $p=0,58$)	HT = HM ($t_s=0,1$; $p=0,90$)
	HT = HI ($t_s=1,1$; $p=0,27$)	HT = HI ($t_s=0,1$; $p=0,90$)
	HM = HI ($t_s=1,0$; $p=0,33$)	HM = HI ($t_s=0,0$; $p=1,00$)
<i>Cuniculus paca</i>	HT < HM ($t_s=2,5$; $p=0,01$)*	HT = HM ($t_s=0,9$; $p=0,34$)
	HT = HI ($t_s=1,4$; $p=0,15$)	HT = HI ($t_s=0,8$; $p=0,40$)
	HM > HI ($t_s=2,3$; $p=0,02$)*	HM = HI ($t_s=0,2$; $p=0,84$)
<i>Silvylagus brasiliensis</i>	HT < HM ($t_s=2,2$; $p=0,02$)*	HT < HM ($t_s=0,9$; $p=0,34$)
	HT = HI ($t_s=1,2$; $p=0,24$)	HT = HI ($t_s=0,8$; $p=0,40$)
	HM > HI ($t_s=2,2$; $p=0,03$)*	HM = HI ($t_s=0,2$; $p=0,84$)
<i>Tayassu</i> sp.	HT = HM ($t_s=1,7$; $p=0,08$)	HT = HM ($t_s=0,8$; $p=0,40$)
	HT = HI ($t_s=0,8$; $p=0,39$)	HT = HI ($t_s=1,0$; $p=0,32$)
	HM = HI ($t_s=1,8$; $p=0,07$)	HM = HI ($t_s=0,2$; $p=0,84$)
<i>Euphractus sexcinctus</i>	HT = HM ($t_s=0,8$; $p=0,40$)	HT = HM ($t_s=0,9$; $p=0,34$)
	HT = HI ($t_s=1,4$; $p=0,15$)	HT = HI ($t_s=0,8$; $p=0,40$)
	HM = HI ($t_s=1,0$; $p=0,30$)	HM = HI ($t_s=0,2$; $p=0,84$)
<i>Dasypus novemcinctus</i>	HT = HM ($t_s=0,8$; $p=0,42$)	HT = HM ($t_s=1,2$; $p=0,22$)
	HT = HI ($t_s=1,0$; $p=0,30$)	HT = HI ($t_s=0,9$; $p=0,35$)
	HM = HI ($t_s=0,3$; $p=0,73$)	HM = HI ($t_s=0,5$; $p=0,62$)

A análise estatística da variação de abundância relativa do NISP para os *taxa* utilizados como marcadores paleoambientais indica que apenas as espécies *C. paca* e *S. brasiliensis* apresentaram-se significativamente mais abundante durante o Holoceno Médio, enquanto *Mazama* sp., *Tayassu* sp., *E. sexcinctus* e *D. novemcinctus* mantiveram-se estatisticamente estáveis durante todo o Holoceno. A análise estatística da variação de abundância relativa do MNI novamente indicou a estabilidade dos *taxa* indicadores paleoambientais durante todo o período. Mais uma vez, foi realizada uma análise do grau de fragmentação dos elementos ósseos presentes no sítio, a fim de

compreender a influência de processos tafonômicos na quantificação desses remanescentes e como esses processos podem afetar a análise paleoambiental.

Utilizando a técnica jackknife de rarefação estatística a partir do MNI, foram obtidos os valores de diversidade, riqueza e equitabilidade para cada período temporal definido para a Lapa do Santo (Tabela X). A aplicação do teste ANOVA de comparação entre as amostras, aplicado aos pseudovalores gerados pela técnica jackknife, indicaram haver diferença significativa apenas nos valores de diversidade entre os três períodos considerados. A aplicação do teste de Tukey mostrou que o valor do índice de diversidade taxonômica é significativamente menor no Holoceno Tardio quando comparado ao Holoceno Médio ($p < 0,00$) e também quando comparado ao Holoceno Inicial ($p < 0,00$).

Tabela X. Valores de riqueza, equitabilidade e diversidade, calculados a partir do MNI, para cada período estabelecido para o sítio Lapa do Santo e os valores de ANOVA para a comparação entre os períodos (HT: Holoceno Tardio; HM: Holoceno Médio e HI: Holoceno Inicial).

Período	Riqueza	Equitabilidade	Diversidade
HT	2,02	-0,61	1,81
HM	2,83	-0,46	2,55
HI	2,42	-0,19	2,42
ANOVA	F=2,075; p=0,17	F=2,809; p=1,00	F=57,9; p<<0,00*

4.2.2 – Análise tafonômica

A Tabela XI mostra a abundância absoluta e relativa de elementos esqueléticos completos (WSE - *whole skeletal elements*), nos três períodos estabelecidos para a Lapa do Santo, para os *taxa* utilizados aqui como indicadores paleoambientais.

Tabela XI. Abundância absoluta (WSE) e relativa (%WSE) de elementos esqueléticos completos para cada período temporal estabelecido para o sítio Lapa do Santo (HT: Holoceno Tardio; HM: Holoceno Médio; HI: Holoceno Inicial), para os *taxa* classificados em gênero ou espécie.

Táxon / Estrato	HT	HM	HI
<i>Mazama</i> sp.	NISP - 17	NISP - 68	NISP - 137
	WSE - 3	WSE - 9	WSE - 13
	%WSE – 17,65	%WSE – 13,24	%WSE – 9,49
<i>Cuniculus paca</i>	-----	NISP - 9	NISP - 6
		WSE - 2	WSE - 0
		%WSE – 22,22	%WSE – 0,00
<i>Silvylagus brasiliensis</i>	-----	NISP - 7	NISP - 4
		WSE - 1	WSE - 0
		%WSE – 14,29	%WSE – 0,00
<i>Tayassu</i> sp.	NISP - 2	NISP - 1	NISP - 10
	WSE - 1	WSE - 0	WSE - 0
	%WSE – 50,00	%WSE – 0,00	%WSE – 0,00
<i>Euphractus sexcinctus</i>	-----	NISP - 1	NISP - 6
		WSE - 1	WSE - 3
		%WSE – 100,00	%WSE – 50,00
<i>Dasypus novemcinctus</i>	NISP - 5	NISP - 15	NISP - 31
	WSE - 1	WSE - 3	WSE - 4
	%WSE – 20,00	%WSE – 20,00	%WSE – 12,90

O resultado do teste qui-quadrado demonstra que não é possível refutar a hipótese de que a distribuição entre os ossos completos e fragmentados de *Mazama* sp. entre os diferentes períodos temporais da Lapa do Santo seja resultado do acaso, sem significado estatístico em relação ao grau de fragmentação ($\chi^2=1,4$; $p=0,50$; $gl=2$). Igualmente, para as espécies *C. paca* ($\chi^2=1,5$; $p=0,21$; $gl=1$), *S. brasiliensis* ($\chi^2=0,6$; $p=0,43$; $gl=1$), *E. sexcinctus* ($\chi^2=0,9$; $p=0,35$; $gl=1$) e *D. novemcinctus* ($\chi^2=0,5$; $p=0,79$; $gl=2$), o teste qui-quadrado não refutou a hipótese de que a diferença do grau de fragmentação dos elementos esqueléticos entre os três períodos temporais distintos deve-

se ao acaso. Somente para o táxon *Tayassu* sp., o teste qui-quadrado indicou haver uma diferença estatisticamente significativa no grau de fragmentação óssea entre os três períodos temporais da Lapa do Santo ($\chi^2=5,9$; $p=0,05$, $gl=2$). O teste t_s de comparação de significância de igualdade de porcentagens foi realizado aqui com o objetivo de verificar entre quais períodos temporais está essa diferença estatística no grau de fragmentação dos elementos ósseos de *Tayassu* sp. (Tabela XII).

Tabela XII. Teste t_s de comparação da abundância relativa de elementos esqueléticos completos (%WSE) entre os diferentes períodos temporais estabelecidos para o pacote fossilífero da Lapa do Santo (HT: Holoceno Tardio; HM: Holoceno Médio; HI: Holoceno Inicial). *Diferença significativa entre os Estratos.

Táxon	% WSE
<i>Tayassu</i> sp.	HT = HM ($t_s=1,3$; $p=0,20$)
	HT > HI ($t_s=2,0$; $p=0,04$)*
	HM = HI ($t_s=0,0$; $p=1,0$)

Apenas o taxa *Tayassu* sp. apresentou diferença estatisticamente significativa no grau de fragmentação de seus elementos ósseos. Essa diferença indicou que os ossos de *Tayassu* sp. depositados durante o Holoceno Tardio apresentam-se menos fragmentado que aqueles depositados durante o Holoceno Inicial.

5. Discussão

5.1 – Tafonomia e paleoambiente: o registro faunístico fóssil de Lagoa Santa

De acordo com o trabalho clássico de LAWRENCE (1971), a Paleoecologia pode ser definida como o campo científico focado nas inter-relações existentes no passado geológico entre os organismos biológicos e seu ambiente físico. A Paleoecologia, portanto, não se preocupa, *a priori*, com os processos ocorridos após a morte do organismo; esses processos, por sua vez, são o foco da Tafonomia. LAWRENCE (1971) e diversos outros paleoecólogos (e.g. ANDREWS *et al.*, 1979; DAMUTH, 1982; HADLY, 1999; WORK *et al.*, 2005) que atuaram nos últimos 35 anos, no entanto, reconhecem a Tafonomia como uma disciplina que deve, obrigatoriamente, preceder a análise paleoecológica dos remanescentes faunísticos, a fim de permitir a compreensão da influência ambiental sobre os restos orgânicos durante o intervalo entre a morte do organismo e o soterramento (bioestratinomia), bem como seus efeitos após o soterramento final (diagênese) (Figura 6).

Figura 6. Relação entre as disciplinas de Paleoeecologia e Tafonomia baseada no intervalo de tempo da história do organismo sob estudo.

Muitos anos antes de David Lawrence publicar suas idéias sobre a relação entre Paleoeecologia e Tafonomia, porém, o pesquisador dinamarquês Peter Wilhelm Lund, conhecido como o pai da Paleontologia brasileira e um pioneiro em diversas áreas do conhecimento científico, já preocupava-se com questões relacionadas à forma de acumulação dos depósitos fossilíferos (PILÓ & NEVES, 2002). Baseado em seus estudos nas cavernas da região de Lagoa Santa, Lund reconheceu cinco diferentes formas de acumulação de um conjunto faunístico fóssil em uma caverna: 1) mediada por predadores que utilizam as cavernas como tocas (inclusive o homem); 2) pela morte de animais que vivem no interior das cavernas, como os morcegos; 3) pelo carreamento de carcaças ou ossos por correntes de água para o interior das cavernas; 4) pela morte de animais que adentram as cavernas à procura de água ou abrigo, perdendo-se em seu interior; e 5) pela queda de animais em fissuras ou poços (LUND, 1845 *in* AULER *et al.*, 2006). Compreender esses processos, responsáveis pela formação do registro fossilífero, é essencial na interpretação do conjunto fóssil presente em um sítio.

Os diversos processos de acumulação, de forma geral, selecionam as espécies animais, bem como os elementos ósseos de um conjunto fossilífero. No entanto, esses

processos criam também uma “assinatura tafonômica”, que pode ser reconhecida pelas características apresentadas pelos remanescentes ósseos presentes no sítio (SIMMS, 1994; WORK *et al.*, 2005; AULER *et al.*, 2006). Assim, a análise cuidadosa dos remanescentes é capaz de indicar possíveis vieses na formação dos conjuntos fossilíferos.

O material faunístico fóssil presente no *Locus* 2 do sítio paleontológico Gruta Cuvieri apresenta-se ora como esqueletos totalmente articulados, encontrados em posição de morte, ora como partes anatômicas articuladas (e.g. pata traseira) em associação com os demais ossos do esqueleto desarticulados (Figura 7). Além desses remanescentes, há ainda a presença de grande número de ossos dispersos aleatoriamente em toda a área do *Locus*. Essa feição geral, apresentada pelos elementos depositados no sítio, indica uma acumulação mediada, principalmente, pela queda dos animais no interior do *Locus*. Ao cair no poço, alguns animais morriam imediatamente, sendo incorporados ao conjunto fóssil; outros, no entanto, sobreviviam tempo suficiente para pisotear, fragmentar e espalhar os ossos previamente depositados. Eventualmente, um esqueleto permanecia intocado, mantendo a articulação de seus elementos, em geral em um canto mais abrigado do *Locus* (porção norte).

Figura 7. Material encontrado no *Locus 2* da Gruta Cuvieri. A- Esqueleto de *Tayassu* sp. articulado; B- Pata traseira articulada de *Mazama* sp. em associação com elementos ósseos dispersos.

Dentre as demais formas de acumulação propostas por LUND (1845 in AULER *et al.*, 2006), podemos descartar a mediação de predadores na formação do registro fossilífero da Gruta Cuvieri, uma vez que não ocorre ali elementos ósseos com marcas de carnívoros, nem tampouco marcas de digestão na superfície dos ossos, ambas indicativas da ação desses animais no acúmulo fóssil (FERNÁNDEZ-JALVO, 1995). A presença de ossos polidos pela ação de água também é insignificante, embora um pequeno número de espécimes tenha apresentado algum grau de polimento. A presença reduzida dessa feição indica antes um processo de retrabalhamento pós-deposicional, tal como gotejamento, do que o carreamento de carcaças ou ossos por correntes de água, processo este incompatível com a manutenção de esqueletos articulados no interior do *Locus*. A influência de fluxo hídrico no acúmulo do depósito fossilífero no interior do poço deixaria ainda evidências de sua ação no conduto principal da Gruta. Duas sondagens ali realizadas, no entanto, evidenciaram virtual ausência de fósseis (apenas alguns poucos elementos, pertencentes a pequenos roedores), tornando improvável a possibilidade de um carreamento hídrico através do único caminho conhecido para o *Locus 2*.

Falta considerar o motivo da presença desses animais no interior da Gruta. Ainda de acordo com LUND (1845 in AULER *et al.*, 2006), os *taxa* mais prováveis de serem incorporados ao depósito fóssil de uma caverna são aqueles que vivem comumente em seu interior. Entre os *taxa* identificados no conjunto fossilífero do *Locus 2* não há presença de Chiroptera, únicos mamíferos habitantes incontestes do interior de cavidades. Animais que eventualmente adentram as cavidades a procura de abrigo e água são mais comuns entre os mamíferos e podem explicar a presença dos espécimes incorporados ao conjunto fossilífero analisado. Ao contrário do proposto originalmente por LUND (1845 in AULER *et al.*, 2006), no entanto, dificilmente esses indivíduos

perderam-se no interior da Gruta Cuvieri, tendo em vista a simplicidade da caverna. Além disso, alguns *taxa* presentes no registro, tais como *Tayassu* sp., visitam freqüentemente cavernas maiores e mais complexas, encontrando novamente a saída (observação pessoal). Feitas essas considerações, podemos admitir a queda nos poços dos animais que entraram esporadicamente na caverna em busca de abrigo ou água como a forma mais importante de incorporação dos espécimes no conjunto fóssil do *Locus* 2 da Gruta Cuvieri. Vale notar ainda que, analisando o material presente no *Locus* 3, HUBBE (2008) encontrou as mesmas feições tafonômicas gerais apresentadas pelo material presente no *Locus* 2, concluindo igualmente pela queda dos animais como o principal mediador na formação do sítio fossilífero.

Definido o principal modo de acumulação dos elementos ósseos é necessário analisar o tipo de viés que esse processo pode causar na formação do conjunto fóssil. A formação de um conjunto fossilífero pela queda de animais em fissuras pode restringir o tamanho dos animais representados nesse registro, dependendo do tamanho da abertura do poço (SIMMS, 1994). A representatividade do registro fossilífero em relação à comunidade faunística da qual deriva ficaria, assim, comprometida, podendo distorcer as informações paleoambientais obtidas a partir desse conjunto fóssil.

A Gruta Cuvieri apresentava, originalmente, duas entradas distintas, permitindo, em tempos pretéritos, a entrada de megamamíferos, tais como o tigre-dentes-de-sabre *Smilodon populator* (*Locus* 2; 10.790 ± 60 anos A.P.; BETA 234519) e a preguiça-terrestre *Catonix cuvieri* (*Locus* 1; 9.990 ± 40 anos A.P.; BETA 165398) (HUBBE, 2008). Atualmente, porém, a maior das duas entradas da Gruta encontra-se colapsada (Figura 3), existindo somente uma pequena abertura de 1,5 metros de altura por 1 metro de largura que dá acesso ao interior da cavidade. Embora de proporções modestas, essa abertura é ainda suficiente para permitir a entrada até mesmo do maior mamífero

brasileiro vivente, a anta (*Tapirus terrestris*), presente entre os remanescentes ósseos do *Locus* 2. Podemos concluir assim que não parece ter havido restrição devido ao tamanho corporal na formação do conjunto fossilífero da gruta, eliminando, portanto, este viés deposicional.

Após estas considerações acerca da formação do conjunto fóssil paleontológico analisado neste trabalho, a única ressalva que merece ser feita está relacionada à ausência de Carnívora no registro do *Locus* 2 da Gruta Cuvieri nos últimos 5.250 anos. A explicação para esse fato recai, provavelmente, na posição ocupada por esses animais na cadeia trófica, a qual os torna menos abundantes no ambiente do que suas presas, diminuindo, assim, as chances de serem fossilizados (ANDREWS *et al.*, 1979). A ausência desses animais no registro fóssil, porém, não compromete a reconstrução paleoambiental, uma vez que os herbívoros, por serem mais diretamente dependentes da vegetação dominante no entorno, são melhores indicadores das condições pretéritas existentes (DINCAUZE, 2000).

No sítio arqueológico Lapa do Santo, a acumulação do registro faunístico fóssil foi mediada pelos primeiros habitantes do carste de Lagoa Santa, que utilizaram o abrigo como área de habitação e ali consumiam sua caça. Diversos indícios presentes nos ossos faunísticos corroboram a ação de predadores humanos como a principal forma de acumulação do conjunto fóssil no sítio. Em uma análise tafonômica detalhada realizada para os ossos de *Mazama* sp., foi constatado que aproximadamente 22% deles apresentavam marcas de corte, enquanto cerca de 3% apresentavam-se queimados, como consequência dos processos de preparação dos animais para o consumo (BISSARO JR., 2008). Além disso, a geomorfologia do abrigo, plano e mais elevado do que seu entorno, dificulta o carreamento de elementos ósseos por fluxo hídrico, bem como impossibilita a ação dos demais processos propostos por LUND (1845 *in* AULER *et al.*,

2006) para a formação do conjunto fossilífero. Devemos considerar apenas como contribuição secundária à formação do depósito fóssil da Lapa do Santo a entrada de animais doentes que eventualmente morreram no local, incorporando-se ao conjunto dos remanescentes ósseos de origem antrópica, como sugerido por SIMMS (1994).

A acumulação faunística fóssil mediada por humanos, embora possa apresentar um viés relacionado às preferências de caça, possibilita ampla representação da comunidade faunística existente em uma região, segundo TOLEDO *et al.* (1999). Como notado por esses autores em análise zooarqueológica realizada em duas grutas localizadas na Serra dos Carajás, a presença de uma grande variedade de *taxa*, a ampla variação no tamanho corporal e a grande distinção em relação à locomoção (terrestre, arbóreo, aéreo) e à alimentação (herbívoros, carnívoros) entre as espécies predadas pelos humanos que ocuparam os sítios, sugerem certo grau de plasticidade nas escolhas de caça. O trabalho de KIPNIS (2002), sobre estratégias de subsistência das sociedades forrageadoras do Brasil Central durante o final do Pleistoceno e o Holoceno, corrobora a idéia de versatilidade alimentar das primeiras populações forrageadoras do Brasil Central e conclui que o modelo do Forrageamento Ótimo⁴ explica em grande parte, sua dieta diversificada. Portanto, a exploração dos recursos faunísticos reflete a diversidade dos animais na paisagem ao longo dos diferentes períodos analisados. Dessa forma, assim como na Gruta Cuvieri, a forma de acumulação do conjunto fóssil da Lapa do Santo não parece influenciar a análise paleoambiental realizada neste trabalho.

Após a deposição do conjunto fossilífero, os diversos elementos ósseos estão sujeitos a modificações químicas, físicas e biológicas, as quais levam a perdas de componentes minerais e orgânicos (KOS, 2003). LYMAN (1994) sugere quatro principais processos tafonômicos pós-deposicionais que podem afetar o conjunto faunístico fóssil:

---

⁴ Um conjunto de regras, incluindo a amplitude de dieta, pelas quais os organismos maximizam a assimilação de alimentos por unidade de tempo ou minimizam o tempo necessário para suprir suas necessidades alimentares (RICKLEFS, 2001).

desarticulação, dispersão, fossilização e modificação mecânica. Juntos, esses processos podem produzir mudanças na proporção relativa dos elementos ósseos presentes, alterar sua posição relativa e afetar sua integridade (AULER *et al.*, 2006).

No *Locus* 2 da Gruta Cuvieri, o principal processo tafonômico pós-deposicional que está agindo parece ser a modificação mecânica dos elementos ósseos, causada, principalmente, pelo pisoteio dos ossos depositados no *Locus* por animais que caíam posteriormente. O aumento na abundância relativa das peças não identificadas (NUSP), no Estrato 2, totalizando mais da metade dos elementos ósseos encontrados (Tabela II), é um forte indicativo de alteração mecânica das peças presentes no conjunto fossilífero, dificultando sua identificação.

A análise da variação na abundância relativa de WSE (Tabelas V e VI) mostra que, no Estrato 2, *Mazama* sp. apresenta sua menor porcentagem de elementos esqueléticos inteiros. Esse dado sugere que a diminuição significativa na abundância relativa do NISP de *Mazama* sp., entre 3.000 e 5.000 anos A.P. (Tabela III), pode ser considerada mais como evidência da ação de processos tafonômicos, que fragmentaram os ossos mais intensamente durante esse período, impossibilitando a identificação dos elementos presentes, do que de alterações paleoambientais. A análise de fragmentação sugere, ainda, que o aumento significativo na abundância relativa de *Mazama* sp. e *C. paca* durante o Holoceno Tardio também está relacionada a processos tafonômicos, uma vez que é exatamente no Estrato 1 que a porcentagem de WSE apresenta os valores mais altos (Tabelas V e VI). Já *Tayassu* sp. apresenta um padrão inverso, com os ossos mais fragmentados presentes no Estrato 1, enquanto aqueles mais completos concentram-se, principalmente, no Estrato 3. De qualquer forma, assim como para *Mazama* sp. e *C. paca*, esses dados sugerem que a variação dos valores de NISP para

Tayassu sp. refletem diretamente processos tafonômicos de fragmentação diferencial entre os Estratos, e não variação na abundância dos *taxa* no paleoambiente.

Portanto, a análise concomitante da variação de abundância relativa do NISP e da variação de abundância relativa de WSE desses três *taxa*, demonstra haver uma relação inquestionável entre fragmentação e total de elementos identificados para cada táxon comprovando a afirmação de KLEIN & CRUZ-URIBE (1984) de que o NISP é muito sensível à fragmentação óssea.

Já as espécies *S. brasiliensis*, *E. sexcinctus* e *D. novemcinctus* não apresentaram diferenças significativas no grau de fragmentação entre os três Estratos. Entre essas espécies, apenas o tatu *E. sexcinctus* apresentou variação significativa no valor de abundância relativa do NISP entre os Estratos, com menor abundância durante o Holoceno Terminal. Não houve para essa espécie, no entanto, variação na abundância relativa do MNI (Tabela III). Uma vez que essa discrepância entre os resultados indicados pelo NISP e pelo MNI não pode ser atribuída à fragmentação diferencial entre os Estratos, como observado para *Mazama* sp., *C. paca* e *Tayassu* sp., acredito que a diminuição significativa da abundância relativa do NISP de *E. sexcinctus* no Holoceno Tardio é real, e não foi refletida pelo MNI devido ao pequeno número mínimo de indivíduos presente em cada intervalo temporal.

A fim de permitir a comparação dos processos tafonômicos pós-deposicionais entre os dois sítios estudados, a variação da porcentagem de WSE foi também analisada para o material faunístico da Lapa do Santo (Tabelas XI e XII). Apenas *Tayassu* sp. apresentou uma diferença significativa no grau de fragmentação entre os três períodos definidos para o pacote fossilífero do sítio. Segundo o teste estatístico, esse táxon apresenta abundância relativa de elementos ósseos completos significativamente maior no Holoceno Tardio, quando comparado ao Holoceno Inicial (Tabela XII). Essa

diferença, porém, não se refletiu na capacidade de identificação dos elementos, a qual influencia a variação de abundância relativa do NISP (Tabela IX).

Por outro lado, as espécies *S. brasiliensis* e *C. paca* foram as únicas que apresentaram variação significativa da abundância relativa do NISP (Tabela IX), sem, contudo, apresentarem diferenças no grau de fragmentação entre os períodos temporais que pudesse explicar essa variação. Dois cenários distintos podem ser propostos para explicar esses resultados: 1) como observado para a espécie *E. sexcinctus* no sítio Gruta Cuvieri, não podemos descartar que a variação apontada pelo NISP indique realmente uma alteração da abundância dessas espécies no ambiente, ainda que essa variação não tenha sido evidenciada pelo MNI devido ao pequeno número mínimo de indivíduos presentes; 2) a incidência diferencial de outros processos tafonômicos sobre os elementos ósseos dessas duas espécies entre os distintos períodos tampouco pode ser descartada. Na Lapa do Santo, os processos tafonômicos pós-deposicionais a que estão sujeitos os remanescentes faunísticos ali depositados apresentam maior complexidade do que no sítio paleontológico devido à influência das atividades humanas sobre eles, aumentando, assim, a chance de que os índices quantitativos mais suscetíveis a ação de tais processos (como o NISP) apareçam distorcidos. Entre os quatro principais processos tafonômicos pós-deposicionais sugeridos por LYMAN (1994) e citados acima, todos puderam ser observados, em diferentes graus de incidência, no conjunto faunístico da Lapa do Santo.

Dessa forma, de acordo com o primeiro cenário, os dados paleoambientais disponíveis para a Lapa do Santo indicam maior abundância relativa das espécies *S. brasiliensis* e *C. paca* durante o Holoceno Médio em relação aos períodos anterior (Holoceno Inicial) e posterior (Holoceno Tardio) (Tabela IX). Ambas as espécies relacionam-se a ambientes úmidos e florestados e indicam a presença de matas e corpos

da água no limite da área de caça das populações humanas responsáveis pela formação do conjunto fóssil. A espécie *S. brasiliensis* habita tipicamente regiões de transição entre bosques e áreas mais abertas ou bordas de cursos d'água, bem como de zonas alagadas (REIS *et al.*, 2006), pois associam-se fortemente a ambientes úmidos, podendo, inclusive, apresentar um declínio sazonal nas estações secas (EISENBERG & REDFORD, 1999). Segundo GARGAGLIONI *et. al* (1998), em estudo conduzido na Estação Ecológica do Jataí, *S. brasiliensis* foi encontrado preferencialmente em áreas de mata galeria (60%) e em cerradão (24,2%), não ocorrendo em áreas abertas. Em trabalho posterior na mesma região, CIOCHETI (2008) corroborou a preferência da espécie por fitofissionomias florestais, assim como MARES *et al.* (1989) em levantamento no cerrado do Brasil Central e JOHNSON *et al.* (1999) em seu trabalho de revisão de levantamentos ecológicos existentes para as principais espécies de mamíferos do Cerrado. Já a espécie *C. paca* apresenta forte associação com ambientes úmidos, sendo restritas a habitats florestais, principalmente próximos à água, onde escavam suas tocas na parte seca dos barrancos (OLIVEIRA & BONVICINO, 2006). Quando perseguidas, buscam refúgio na água, pois são excelentes nadadoras (EISENBERG & REDFORD, 1999). Comparando a abundância de diversas espécies de mamíferos de médio e grande porte entre as diferentes fisionomias do sudeste do Pantanal, TROLLE (2003) registrou a presença dessa espécie somente na mata galeria. Diversos estudos realizados nos remanescentes de cerrado brasileiro atribuem a presença da paca nesse bioma exclusivamente à existência de matas galerias (FONSECA & REDFORD, 1985; CARTELLE, 1999; JOHNSON *et al.*, 1999; MARINHO-FILHO *et al.*, 2002; RODRIGUES *et al.*, 2002). RODRIGUES *et al.* (2002) explicam ainda a baixa abundância dessa espécie, bem como a ausência de *S. brasiliensis* no cerrado do Parque Nacional das Emas (GO) pelo fato de

98% de sua área ser composta por vegetação aberta, o que afastaria animais associados a ambientes de vegetação mais densa.

Esse cenário de maior umidade ambiental durante o Holoceno Médio é apenas parcialmente corroborado pela variação significativa encontrada para os valores do índice de diversidade durante os três períodos definidos para a Lapa do Santo (Tabela X). De acordo com essa análise, a diversidade taxonômica observada durante o Holoceno Tardio é menor do que aquela encontrada para o Holoceno Médio, porém, esta última não se diferencia da diversidade encontrada durante o Holoceno Inicial. Assim, seria possível concluir que houve uma diminuição na diversidade existente no paleoambiente durante os últimos 3.000 anos, indicando um clima mais severo, porém, nenhuma alteração ambiental que afetasse a composição faunística entre o Holoceno Inicial e o Médio. No entanto, a queda do índice de diversidade no período mais recente do registro fóssil do sítio arqueológico pode estar indicando apenas uma diminuição na importância alimentar da caça para os grupos horticultores ceramistas que passaram a habitar o sítio, diminuindo tanto sua intensidade (como pode ser observado pelos valores de NISP e MNI totais – Tabela VIII) quanto sua variedade.

O segundo cenário proposto para explicar a variação significativa da abundância relativa do NISP sem, contudo, apresentar variação significativa da abundância relativa do MNI para as espécies *S. brasiliensis* e *C. paca* considera esses resultados enviesados por processos tafonômicos, que reconhecidamente afetam os valores do NISP. Nesse caso, as informações paleoambientais utilizadas seriam aquelas advindas do cálculo do MNI e indicariam, portanto, relativa estabilidade ambiental nos últimos 10.000 anos, na região de Lagoa Santa. Tal estabilidade indica que não ocorreram mudanças ambientais de magnitude suficiente para afetar a abundância dos *taxa* presentes na região desde o Holoceno Inicial. Essa homogeneidade ambiental também foi evidenciada pela análise

da paleofauna das grutas do Gavião e do Pequiá, na Serra dos Carajás, região norte do Brasil (TOLEDO *et al.*, 1999).

Entre os dois cenários acima, o segundo parece-me mais verossímil, uma vez que é corroborado por resultados independentes, além de ser mais isento em relação a distorções tafonômicas. Novamente, portanto, a utilização do MNI em detrimento do NISP, para a análise paleoambiental, mostrou-se mais adequada.

Os resultados paleoambientais da Gruta Cuvieri, por sua vez, nos mostram um período de estabilidade entre 5.250 anos A.P. e 3.000 anos A.P., com aumento da umidade desde então. No primeiro período, a presença de *Mazama* sp., *C. paca*, *S. brasiliensis*, *Tayassu* sp. e as duas espécies de tatu, *D. novemcinctus* e *E. sexcinctus*, indicam um ambiente em mosaico, com presença de áreas abertas e matas mais densas, provavelmente restritas a fundos de vales e bordas de corpos d'água.

Como já descrito acima, *C. paca* e *S. brasiliensis* são dependentes da existência de áreas mais úmidas, com mata fechada, que permitam sua presença no ambiente. O gênero *Mazama* sp. é representado, na região, por duas espécies distintas (LEITE & COSTA, 2002), de morfologias esqueléticas muito semelhantes (dificultando sobremaneira sua identificação específica), porém, com ecologias bastante diferentes. *Mazama gouazoubira* mostra preferências por habitats abertos e/ou secundários, com afinidade por zonas secas. Em matas úmidas essa espécie é substituída por *Mazama americana*, a qual prefere bosques úmidos e ambientes primários (REDFORD & EISENBERG, 1992; EMMONS, 1997; FERRARI, 2005). *M. americana* é a espécie da família Cervidae com hábitos mais estritamente florestais. Habita áreas de matas densas e de umidade elevada (J. M. B. DUARTE e A. KOESTER, comunicação pessoal), estando ausente em áreas de vegetação muito aberta, como nos campos; ou em áreas muito secas, como a Caatinga. Alimenta-se principalmente de frutas, mas não são

considerados exigentes (EISENBERG & REDFORD, 1999; REIS *et. al*, 2006). Já a espécie *M. gouazoubira* é mais plástica no que se refere ao uso de habitats, podendo ser avistada tanto em áreas florestadas quanto em áreas mais abertas (REIS *et. al*, 2006). Apesar das diferenças ecológicas existentes entre as duas espécies, a reprodução no grupo responde positivamente ao incremento na precipitação, já tendo sido usada como indicador paleoambiental (BYERS *et. al*, 2005).

Assim como *Mazama* sp., *Tayassu* sp. também apresenta duas espécies com distribuição conhecida para a região, *Tayassu tajacu* e *Tayassu pecari* (LEITE & COSTA, 2002). Ambas são amplamente distribuídas, em simpatria, desde os Estados Unidos até o norte da Argentina, porém, embora presentes em uma ampla variedade de habitats, a espécie *T. pecari* parece estar ausente na caatinga brasileira, suportando apenas as partes sazonalmente secas do sul da América do Sul (EISENBERG & REDFORD, 1999; TIEPOLO & TOMAS, 2006). Tanto *T. tajacu* como *T. pecari* são onívoros, alimentando-se principalmente de raízes, tubérculos, sementes e invertebrados. *T. pecari*, contudo, apresenta preferência para uma dieta frugívora, fato que lhe confere uma grande importância na manutenção e na estruturação de comunidades florestais (TIEPOLO & TOMAS, 2006).

As duas espécies de tatus existentes no registro fóssil de Lagoa Santa, apontam igualmente para um mosaico de habitats de vegetação aberta e fechada na região, durante o Holoceno. O tatu-galinha *D. novemcinctus* habita uma ampla variedade de habitats, desde florestas decíduas até florestas tropicais, ocorrendo também em ambientes áridos como os Llanos da Venezuela e da Colômbia e a caatinga brasileira (EISENBERG & REDFORD, 1999). REDFORD (1994), porém, reportou que, no Cerrado, essa espécie favorece áreas úmidas, como as matas de galeria. Alimenta-se principalmente de invertebrados, mas pode consumir material vegetal, vertebrados

pequenos, ovos e carniça (EISENBERG & REDFORD, 1999; MEDRI *et al.*, 2006). Já o tatu-peba *E. sexcinctus* habita formações de vegetação aberta, como as savanas, e bordas de florestas, usando primariamente habitats secos e de altitude (EISENBERG & REDFORD, 1999). Devido à ausência de áreas de vegetação aberta, propícias para a existência de *E. sexcinctus*, essa espécie não ocorre na Floresta Amazônica nem tampouco na Mata Atlântica (REDFORD & FONSECA, 1986; MARINHO-FILHO & REIS, 1989; CARTELLE, 1999). Segundo FONSECA & REDFORD (1985), *E. sexcinctus* pertence a um grupo de espécies de mamíferos que raramente ou mesmo nunca usam o habitat da mata galeria no Cerrado. Ainda de acordo com esses autores, para essas espécies, a presença das matas galerias representa tão somente um refúgio para seus predadores e, portanto, um lugar a ser evitado. Em um levantamento realizado no Parque Nacional das Emas (GO), *E. sexcinctus* foi avistado 41 vezes, todas em ambientes abertos (campo, cerrado típico e cerrado ralo) (RODRIGUES *et al.*, 2002), corroborando os dados da revisão da ecologia de mamíferos do Cerrado realizada por MARINHO-FILHO *et al.* (2002).

Desde 3.000 anos A.P., o surgimento da espécie *T. terrestris*, no registro faunístico do *Locus* 2 da Gruta do Cuvieri pode constituir evidência de um pequeno incremento da umidade na região, nesse período. A espécie *T. terrestris* estava presente no registro fóssil da Gruta Cuvieri no *Locus* 3, há 12.390 ± 50 anos A.P. (BETA 202778), porém, desapareceu do registro durante todo o início do Holoceno, até aproximadamente 2.050 anos A.P. (Tabela I). *T. terrestris*, da ordem Perissodactyla, o maior mamífero terrestre vivente nos Neotrópicos, é adaptado a áreas florestais onde há água permanentemente disponível (ALHO, 1982; EISENBERG & REDFORD, 1999; SEKIAMA *et al.*, 2006) e, no Cerrado, é encontrado em florestas perto de rios e lagos (matas galerias, p.ex.) ou próximos a áreas alagadas (veredas, p.ex.) (COSTA *et al.*, 1981 *in* KIPNIS, 2002). Utiliza os corpos d'água para se refrescar, para livrar-se de

ectoparasitas e também para se refugiar em situações de perigo. Esse animal pode mergulhar e permanecer embaixo da água quando há predador nas proximidades (SEKIAMA *et al.*, 2006).

A diminuição da abundância do tatu-peba *E. sexcinctus* nesse período, corrobora a indicação sugerida pela presença de *T. terrestris*. Como descrito acima, *E. sexcinctus* habita áreas de vegetação aberta, as quais parecem ter sofrido uma diminuição durante o Holoceno Tardio. O aumento da umidade no período mais recente registrado no conjunto fóssil do *Locus 2* da Gruta Cuvieri, no entanto, deve ter sido discreto, uma vez que este não se refletiu na variação dos índices de riqueza, equitabilidade e diversidade (Tabela IV).

De forma geral, os mamíferos habitantes das regiões neotropicais não são considerados bons indicadores ambientais, por apresentarem certa plasticidade ecológica e não serem, em sua maioria, endêmicos de apenas um bioma específico. Esses animais, contudo, respondem à matriz vegetal dominante na paisagem e somente ocupam vegetação muito diferente da preferencial caso um pequeno fragmento dessa segunda fisionomia vegetal apareça entremeadado à vegetação dominante (M. DE VIVO, comunicação pessoal). Contudo, quando a paisagem vegetal é grandemente modificada por severas alterações climáticas ou pela ação antrópica, as populações de mamíferos respondem com alteração em sua abundância relativa.

Atualmente, além do clima, o impacto antrópico sobre a paisagem têm determinado a abundância dos *taxa* na região. A fragmentação dos remanescentes florestais para pastagens e cultivos tem aumentado as áreas de vegetação aberta, influenciado a distribuição das espécies (HERRMANN *et al.*, 1998). Entre os *taxa* analisados, somente *S. brasiliensis*, *D. novemcinctus* e *E. sexcinctus* são ainda relativamente comuns na região (TROLLE *et al.*, 2007). Esses *taxa* beneficiaram-se do

aumento da área de vegetação esparsa, com exceção de *S. brasiliensis*, o qual pode ter conseguido manter-se em pequenas matas galerias remanescentes devido ao seu pequeno porte, ou pode ainda ter-se beneficiado da diminuição da abundância de seus predadores. A caça excessiva, praticada tanto para alimentação quanto para combater o consumo de frutos e hortaliças por esses animais, no entanto, pode colocá-los em perigo de extinção, como já vem ocorrendo no Estado do Paraná (REIS *et al.*, 2006). As espécies *C. paca* e *Mazama* sp. ocorrem em baixas densidades, enquanto as duas espécies do gênero *Tayassu* e a espécie *T. terrestris* estão localmente extintas (TROLLE *et al.*, 2007).

5.2 – Comparação das informações faunísticas, botânicas e arqueológicas aplicadas na reconstrução paleoambiental de Lagoa Santa

A análise de diversos estudos palinológicos realizados ao longo das últimas décadas na região do Brasil Central tem gerado opiniões bastante divergentes a respeito da evolução da paisagem desde o final do Pleistoceno, como mostrado na Introdução deste estudo. Baseados em sua interpretação desses dados palinológicos, juntamente com a análise de dados arqueológicos existentes para o Brasil Central, especialmente para a região de Lagoa Santa, Araújo *et al.* (2005; 2006) explicam as evidências de uma possível diminuição da ocorrência da ocupação humana entre 7.000 e 2.000 anos A.P., como consequência do estabelecimento de um clima muito árido para permitir a ocupação humana na região. A fim de gerar informações complementares advindas de um maior número de fontes alternativas que testem a validade dessa hipótese, diversos estudos paleoambientais têm sido realizados no âmbito do projeto temático “Origens e

micro-evolução do homem na América: uma abordagem paleoantropológica” (FAPESP Procs. 99/06070-7 e 04/01321-6), os quais serão brevemente discutidos aqui, comparando-se os resultados já gerados com aqueles apresentados neste trabalho.

Além dos remanescentes faunísticos fósseis, duas outras fontes principais já começaram a gerar informações sobre o paleoambiente de Lagoa Santa: vestígios micro-botânicos e restos macro-botânicos. No primeiro caso, DE OLIVEIRA & RACZKA (no prelo) reanalisaram o registro polínico da Lagoa dos Olhos, localizada no município de Lagoa Santa, aumentando o número de datações AMS com o intuito de refinar a resolução cronológica da análise polínica. Os autores, contudo, não encontraram evidências de um clima mais seco durante o Holoceno Médio ou qualquer outra alteração na vegetação local que pudesse explicar a ausência de assentamentos humanos nessa época, na região (RACZKA *et al.*, 2008).

Um total de cinco zonas ecológicas foram definidas por RACZKA *et al.* (2008) e DE OLIVEIRA & RACZKA (no prelo), baseadas nos 40 *taxa* vegetais numericamente mais importantes no registro polínico da Lagoa dos Olhos. Entre essas, aquelas que compreendem o período analisado neste trabalho são as zonas 2 (entre 12.600-5.500 anos A.P.), 3 (entre 5.500-3.000 anos A.P.) e 4 (entre 3.000 anos A.P. - presente). Para a transição Pleistoceno/Holoceno, os dados polínicos sugerem uma redução nos níveis de precipitação, porém, insuficiente para eliminar a vegetação florestal do entorno do sítio palinológico. Intensa flutuação climática, possivelmente associada com variação sazonal, parece explicar melhor o padrão florístico então existente, caracterizado por um mosaico cerrado/floresta tropical. Entre 5.500-3.000 anos A.P., a umidade ambiental sofreu um aumento gradual, indicado pelo progressivo aumento do nível da água na lagoa. No período seguinte, a ecozona 4 revela uma paisagem de cerrado associado a floresta sazonal, com altos níveis de umidade presentes no paleoambiente.

Ainda em fase de coleta de dados, um segundo trabalho de Marco Raczka, realizado no Ribeirão da Mata, limite sul da APA Carste de Lagoa Santa, apresenta igualmente resultados preliminares que indicam a existência de um mosaico cerrado/floresta tropical, entre 4.990 e 5.870 anos A.P. (M. RACZKA, comunicação pessoal). Os perfis A e B da coluna sedimentar do Ribeirão da Mata, já analisados até o momento, são caracterizados por uma contribuição significativa de grãos de pólen de elementos arbóreos/arbustivos. Entre esses elementos, a presença dos gêneros *Araucária*, *Myrsine* e *Hedyosmum* indicam a existência de florestas úmidas e relativamente frias durante o Holoceno Médio. Já os componentes herbáceos presentes no diagrama polínico podem indicar tanto clima seco quanto a presença de vegetação úmida. As razões $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ das amostras datadas nos perfis A e B do Ribeirão da Mata, porém, apontam para o predomínio de vegetação florestal. Os resultados dos trabalhos micro-botânicos realizados até o momento são, portanto, semelhantes àqueles sugeridos pelos remanescentes faunísticos analisados aqui e reforçam a idéia de um ambiente com áreas de vegetação aberta e áreas de mata presentes desde o início do Holoceno.

Contudo, DE OLIVEIRA & RACZKA (no prelo) propõem uma perturbação do equilíbrio ecológico da fauna local, induzida pela extrema flutuação ambiental entre o início do Holoceno e 3.600 anos A.P., como uma hipótese alternativa para explicar o “Hiato do Arcaico”. Os autores acreditam que essa perturbação gerou incertezas e dificuldades nas atividades de subsistência da população humana local, impossibilitando sua permanência na região, durante o período. O presente estudo, porém, não corrobora essa hipótese, uma vez que foi possível evidenciar claramente a manutenção da estrutura da comunidade de mamíferos nos últimos 10.000 anos.

Entre os estudos paleoambientais realizados a partir dos vestígios macro-botânicos do Ribeirão da Mata, apenas os lenhos fósseis já geraram dados que podem

ajudar a caracterizar o ambiente predominante nos últimos 3.000 anos, na região (G. FREIRE, comunicação pessoal). Além desse, o estudo, em andamento, da anatomia ecológica das folhas subfósseis presentes no sítio ainda trará contribuições para a compreensão do paleoclima holocênico da região (NAKAMURA & CECCANTINI, 2008).

Os *taxa* lenhosos preservados no sedimento do Ribeirão da Mata foram identificados e a comunidade fóssil obtida foi relacionada, através de uma análise de agrupamento, com outras 35 listas florísticas brasileiras atuais, publicadas na literatura. De acordo com essa análise, o conjunto vegetal fóssil apresentou maior similaridade com vegetações florestais, principalmente florestas semidecíduas e matas de galeria dos estados de Minas Gerais e São Paulo, que ocorrem em áreas com disponibilidade hídrica na maior parte do ano. Essas fisionomias são atualmente bastante comuns em Lagoa Santa e indicam que a vegetação presente na região durante o Holoceno Tardio era muito similar à vegetação hoje predominante no local (FREIRE & CECCANTINI, 2008). Mais uma vez, os dados botânicos corroboram os dados faunísticos obtidos neste estudo ao indicar o estabelecimento da paisagem atual desde 3.000 anos A.P.

Assim, nenhum dos trabalhos paleoambientais que vêm sendo realizados no âmbito do projeto temático parecem corroborar o déficit hídrico como causa da diminuição da ocupação humana na região de Lagoa Santa durante o Holoceno Médio. Estando esse hiato arqueológico bem estabelecido espacial e temporalmente, cabe aos diversos estudiosos dos sítios da região sugerir novas hipóteses para explicar o comportamento das primeiras populações humanas, por hora, ainda incompreendido.

6. Conclusões

De acordo com MADSEN *et al.* (2001), três fatores contribuem para prover um cenário coerente, compreensivo e consistente das principais mudanças paleoambientais registradas em um sítio faunístico fóssil: 1) um rigoroso controle estratigráfico empregado durante as escavações; 2) um extensivo uso de datações radiocarbônicas que forneçam um quadro cronológico confiável e 3) um extensivo programa para identificar e escavar sítios relativamente não-contaminados por forrageadores humanos. Dentre esses fatores, apenas o terceiro não está presente em ambos os sítios analisados neste estudo e, ainda assim, nem todos os estudiosos do paleoambiente a partir da análise da fauna pretérita concordariam com o critério 3 (e.g. TOLEDO *et al.*, 1999). Além do mais, a detalhada análise tafonômica dos remanescentes depositados no sítio arqueológico Lapa do Santo minimizam as possíveis distorções causadas pelos forrageadores humanos durante o acúmulo do material fossilífero. Portanto, os resultados obtidos neste estudo podem ser considerados confiáveis para a reconstituição paleoambiental de Lagoa Santa durante todo o Holoceno, como comprovam as comparações realizadas com os resultados obtidos pela análise dos vestígios micro e macro-botânicos da região.

Por serem menos sensíveis que as espécies vegetais, as espécies animais não são capazes de detectar pequenas flutuações climáticas que não causem severas alterações na fisionomia vegetal dominante, o que impossibilita a detecção de oscilações climáticas de intensidade reduzida. Uma vez que nenhuma alteração ambiental capaz de afetar a composição da comunidade faunística de Lagoa Santa foi aqui detectada, torna-se plausível afirmar que, de forma geral, parece ter havido estabilidade ambiental na região desde o início do Holoceno até cerca de 3.000 anos A.P., quando ocorreu um adensamento da vegetação na paisagem local. Essa expansão das matas é claramente

indicada pela diminuição da abundância relativa da espécie de tatu *E. sexcinctus*, habitante de habitats de vegetação aberta, e pelo surgimento, no registro fóssil do *Locus* 2 da Gruta Cuvieri, da espécie *T. terrestris*, o maior mamífero terrestre Neotropical dependente de ambiente úmidos.

O estabelecimento das condições climáticas atuais a partir de 3.000 anos coincide com o pico de ocupação humana na região de Lagoa Santa durante este período, podendo potencialmente ter influenciado esse adensamento populacional. Por outro lado, a ausência de mudanças ambientais severas que tenham afetado a fauna pretérita da região durante o Holoceno Inicial e Médio, exclui a hipótese de variação ambiental como responsável pela diminuição dos vestígios arqueológicos nos sítios locais entre 7.000 e 2.000 anos A.P. Novas hipóteses precisam, assim, serem propostas e testadas, a fim de gerar melhor compreensão quanto ao padrão comportamental das primeiras populações humanas a habitar o continente americano.

7. Referências

- AB'SÁBER, A. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais Quaternários. **Paleoclima** 3:1-19.
- ALHO, C.J.R. 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits, p. 143-166. *In*: A. MARES & H.H. GENOWAYS (Eds.). **Mammalian biology in South America: a symposium held at the Pymatuning Laboratory of Ecology, May 10-14, 1981**. University of Pittsburgh, Série de Publicações Especiais, 539p.
- ANDREWS, P. 2005. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 241:572-589.
- ANDREWS, P.; LORD, J.M.L. & EVANS, E.M.N. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. **Biological Journal of the Linnean Society** 11:177-205.
- ARAÚJO, A.G.M.; NEVES, W.A.; PILÓ, L.B. & ATUI, J.P.V. 2005. Holocene dryness and human occupation in Brazil during the “Archaic Gap”. **Quaternary Research** 64:298-307.
- ARAÚJO, A.G.M.; PILÓ, L.B.; NEVES, W.A. & ATUI, J.P.V. 2006. Human occupation and palaeoenvironmental in South America: expanding the notion of an “Archaic Gap”. **Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia** 15/16:3-35.
- AULER, A.S. 1999. **Karst evolution and palaeoclimate of eastern Brazil**. Bristol, Faculty of Science - University of Bristol. Tese de doutorado, 269p.
- AULER, A.S.; PILÓ, L.B.; SMART, P.L.; WANG, X.; HOFFMANN, D.; RICHARDS, D.A.; EDWARDS, R.L.; NEVES, W.A. & CHENG, H. 2006. U-series dating and taphonomy of quaternary vertebrates from Brazilian caves. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 240:508-522.

- AVERY, D.M. 1982. Micromammals as palaeoenvironmental indicators and an interpretation of the Late Quaternary in the southern Cape Province, South Africa. **Annals of the South African Museum** **85**:183-374.
- AVERY, D.M. 2004. Size variation in the common mole rat *Cryptomys hottentotus* from southern Africa and its potential for palaeoenvironmental reconstructions. **Journal of Archaeological Science** **31**:273-282.
- BAKER, P.A.; SELTZER, G.O.; FRITZ, S.C.; DUNBAR, R.B.; GROVE, M.J.; TAPIA, P.M.; CROSS, S.L.; ROWE, H.D. & BRODA, J.P. 2001. The history of South America precipitation for the past 25,000 years. **Science** **291**:640-643.
- BARBERI, M.; SALGADO-LABOURIAU, M.L. & SUGIUI, K. 2000. Paleovegetation and paleoclimate of “Vereda de Águas Emendadas”, Central Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** **13**:241-254.
- BARNOSKY, A.D.; HADLY, E.A. & BELL, C.J. 2003. Mammalian response to global warming on varied temporal scales. **Journal of Mammalogy** **84** (2):354-368.
- BAUERMANN, S.G.; MACEDO, R.B.; BEHLING, H.; PILLAR, V. & NEVES, P.C.P. 2008. Dinâmicas vegetacionais, climáticas e do fogo com base em palinologia e análise multivariada no Quaternário Tardio do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia** **11**(2):87-96.
- BEHLING, H. 1995. A high resolution Holocene pollen record from Lago do Pires, SE Brazil: vegetation, climate and fire history. **Journal of Paleolimnology** **14**:253-268.
- BEHLING, H. 1998. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Paleobotany and Palynology** **99**:143-156.

- BEHLING, H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **177**:19-27.
- BEHLING, H. & LICHTÉ, M. 1997. Evidence of dry and cold climate conditions at glacial times in tropical southeastern Brazil. **Quaternary Research** **48**:348-358.
- BEHLING, H. & NEGRELLE, R.R.B. 2001. Tropical Rain Forest and climate dynamics of the Atlantic lowland, Southern Brazil, during the Late Quaternary. **Quaternary Research** **56**:383-389.
- BEHLING, H.; BAUERMANN, S.G. & NEVES, P.C.P. 2001. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** **14**:631-639.
- BEHRENSMEYER, A.K. & KIDWELL, S.M. 1985. Taphonomy's contribution to paleobiology. **Paleobiology** **11**:105-119.
- BEHRENSMEYER, A.K.; KIDWELL, S.M. & GASTALDO, R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. *In*: D.H. ERWIN & S.L. WING (Eds.). Deep time-paleobiology's perspective. **Supplement to Paleobiology** **26**(4):103-147.
- BERBERT-BORN, M.L. 2002. Carste de Lagoa Santa, MG – Berço da paleontologia e da espeleologia brasileira, p. 415-430. *In*: C. SCHOBENHAUS; D.A. CAMPOS; E.T. QUEIROZ; M. WINGE & M. BERBERT-BORN (Eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília, DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP).
- BERGQVIST, L.P.; ABUHID, V.S. & DEL GIUDICE, G.M.L. 2000. Mamíferos, p. 595-623. *In*: I.S. CARVALHO (Ed.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro, Editora Interciência, XIV+628p.

- BISSARO JR., M.C. 2008. **Tafonomia como ferramenta zooarqueológica de interpretação: viés de representatividade óssea em sítios arqueológicos, paleontológico e etnográfico.** São Paulo, Universidade de São Paulo. Dissertação de mestrado, 102p.
- BUSH, M.B. & DE OLIVEIRA, P.E. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. **Biota Neotropica** 6(1):1-20.
- BUSH, M.B.; SILMAN, M.R. & LISTOPAD, C.M.C.S. 2007. A regional study of Holocene climate change and human occupation in Peruvian Amazonia. **Journal of Biogeography** 34:1342-1356.
- BUTZER, K.W. 1972. **Environment and Archeology.** London, Methuen & Co Ltd., 524p.
- BYERS, D.A.; C.S. SMITH & J.M. BROUGHTON. 2005. Holocene artiodactyl population histories and large game hunting in the Wyoming Basin, USA. **Journal of Archaeological Science** 32: 125-142.
- CARTELLE, C. 1994. **Tempo passado: mamíferos fósseis em Minas Gerais.** Belo Horizonte, Editora Palco, 132p.
- CARTELLE, C. 1999. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil, p. 27-46. *In*: J.F. EISENBERG & K.H. REDFORD (Eds.). **Mammals of the Neotropics, The Central Neotropics, Volume 3.** Chicago, The University of Chicago Press, 609p.
- CIOCHETI, G. 2008. **Uso de habitat e padrão de atividade de médios e grandes mamíferos e nicho trófico de lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*), onça-parda (*Puma concolor*) e jaguatirica (*Leopardus pardalis*) numa paisagem agroflorestal, no estado de São Paulo.** São Paulo, Universidade de São Paulo. Dissertação de mestrado, 78p.

- COLINVAUX, P.A. 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. **Global Ecology and Biogeography Letters** 7:95-96.
- COLINVAUX, P.A.; DE OLIVEIRA, P.E.; MORENO, J.E.; MILLER, M.C. & BUSH, M.B. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. **Science** 274(5284):85-88.
- COLINVAUX, P.A.; DE OLIVEIRA, P.E. & BUSH, M.B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. **Quaternary Science Reviews** 19:141-169.
- CROFT, D. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). **Diversity and Distributions** 7:271-287.
- DAMUTH, J. 1982. Analysis of the preservation of community structure in assemblages of fossil mammals. **Paleobiology** 8(4):434-445.
- DAVIS, S.J.M. 1987. **The Archaeology of Animals**. New Haven, Yale University Press, 226p.
- DEGUSTA, D. & VRBA, E. 2005. Methods for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid phalanges. **Journal of Archaeological Science** 32:1099-1113.
- DE OLIVEIRA, P.E. 1992. **A palinological record of Late Quaternary vegetational and climatic change in southeastern Brazil**. Ohio, Ohio State University, Columbus. Dissertação de mestrado, 134p.
- DE OLIVEIRA, P.E.; BARRETO, A.M.F. & SUGUIU, K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian Caatinga; the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 152:319-337.

- DE OLIVEIRA, P.E.; BEHLING, H.; LEDRU, M.P.; BARBERI, M.; BUSH, M.; SALGADO-LABOURIAU, M.L.; GARCIA, M.J.; MEDEANIC, S.; BARTH, O.M.; BARROS, M.A. & SCHEEL-YBERT, R. 2005. Paleovegetação e Paleoclimas do Quaternário do Brasil, p. 145-154. *In*: C.R.G. SOUZA; K. SUGUIO; A.M.S. OLIVEIRA & P.E. DE OLIVEIRA (Org.). **Quaternário do Brasil**, Ribeirão Preto, Holos Editora, 378p.
- DE OLIVEIRA, P.E. & RACZKA, M.F. Holocene vegetation and climate during the early human settlements in Brazil: wide climatic oscillations induced occupation patterns. **Journal of Biogeography**, no prelo.
- DE TOLEDO, M.B. & BUSH, M.B. 2007. A mid-Holocene environmental change in Amazonian savannas. **Journal of Biogeography** **34**:1313-1326.
- DINCAUZE, D.F. 2000. **Environmental Archaeology – Principles and Practice**. Cambridge, Cambridge University Press, 587p.
- DUTRA, G.M.; HORTA, L.S. & BERBERT-BORN, M.L.C. 1998. Levantamento espeleológico. *In*: **APA Carste de Lagoa Santa – Patrimônio Espeleológico, Histórico e Cultural**. Belo Horizonte, CPRM/IBAMA, 71p., anexos e mapas (Série APA Carste de Lagoa Santa, volume III).
- DUTRA, T.L. 2000. Paleoecologia, p. 145-154. *In*: I.S. CARVALHO (Ed.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro, Editora Interciência, XIV+628p.
- EISENBERG, J.F. & REDFORD, K.H. (Eds.) 1999. **Mammals of the Neotropics – The Central Neotropics, Volume 3**. Chicago, The University of Chicago Press, 609p.
- EMMONS, L.H. 1997. **Neotropical rainforest mammals: a field guide**. Chicago, The University of Chicago Press, 307p.
- FAUNMAP WORKING GROUP: GRAHAM, R.W.; LUNDELIUS JR., E.L.; GRAHAM, M.A.; SCHROEDER, E.K.; TOOMEY III, R.S.; ANDERSON, E.; BARNOSKY, A.D.; BURNS, J.A.; CHURCHER, C.S.; GRAYSON, D.K.; GUTHRIE, R.D.; HARRINGTON, C.R.;

- JEFFERSON, G.T.; MARTIN, L.D.; McDONALD, H.G.; MORLAN, R.E.; SEMKEN JR., H.A.; WEBB, S.D.; WERDELIN, L. & WILSON, M.C. 1996. Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations. **Science** **272**:1601-1606.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 1995. Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **114**:167-195.
- FERRARI, C.A. 2005. **Abundancia, uso del habitat y horarios de actividad de la corzuela roja (*Mazama americana*) e La corzuela enana (*M. nana*) em La Selva Paranaense**. Monografia de graduação. Argentina, Universidad Nacional de Mar del Plata, 41p.
- FERRAZ-VICENTINI, K.R. & SALGADO-LABOURIAU, M.L. 1996. Palynological analysis of a palm swamp in Central Brazil. **Journal of South America Earth Sciences** **9**(3/4):207-219.
- FLYNN, J.J.; WYSS, A.R.; CROFT, D.A.. & CHARRIER, R. 2003. The Tinguiririca fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new Earliest Oligocene South American Land Mammal “Age”. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **195**:229-259.
- FONSECA, G.A.B. & REDFORD, K.H. 1985. The mammals of IBGE’s Ecological Reserve, Brasília, and an analysis of the role of gallery forests in increasing diversity. **Revista Brasileira de Biologia** **44**(4):517-523.
- FREIRE, G.Q. & CECCANTINI, G.C.T. 2008. **O uso de análise de agrupamento na caracterização da paleovegetação de Lagoa Santa, no Holoceno Tardio, baseada na identificação de lenhos subfósseis**. In: XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos, Florianópolis, p.79.

- FUNDAÇÃO BIODIVERSITAS 1996. **Lista das Espécies Ameaçadas de Extinção da Fauna do Estado de Minas Gerais**. Conselho Estadual de Política Ambiental – COPAM.
- GARGAGLIONI, L.H.; BATALHÃO, M.E.; LAPENTA, M.J.; CARVALHO, M.F.; ROSSI, R.V. & VERULI, V.P. 1998. Mamíferos da Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, São Paulo. **Papéis Avulsos de Zoologia** 40(17):267-287.
- GOUVEIA, S.E.M.; PESSENDA, L.C.R.; ARAVENA, R.; BOULET, R.; SCHEEL-YBERT, R.; BENDASSOLI, J.A.; RIBEIRO, A.S. & FREITAS, H.A. 2002. Carbon isotopes in charcoal and soils in studies of paleovegetation and climate changes during the Late Pleistocene and the Holocene in the southeast and centerwest regions of Brazil. **Global and Planetary Change** 33:95-106.
- GRAYSON, D.K. 2000. Mammalian responses to Middle Holocene climatic change in the Great Basin of the western United States. **Journal of Biogeography** 27:181-192.
- HADLER, P.; VERZI, D.H.; VUCETICH, M.G.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A.M. 2008. Caviomorphs (Mammalia, Rodentia) from the Holocene of Rio Grande do Sul state, Brazil: systematics and paleoenvironmental context. **Revista Brasileira de Paleontologia** 11(2):97-116.
- HADLY, E.A. 1999. Fidelity of terrestrial vertebrate fossils to a modern ecosystem. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 149:389-409.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science** 165(3889):131-137.
- HAFFER, J. & PRANCE, G.T. 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biológica. **Estudos Avançados** 16(46):175-206.

- HERRMANN, G.; KOHLER, H.C.; DUARTE, J.C. & CARVALHO, P.G.S. 1998. Meio Biótico. *In: APA Carste de Lagoa Santa – Meio Biótico*. Belo Horizonte, CPRM/IBAMA, 86p., anexos e mapas (Série APA Carste de Lagoa Santa, volume II).
- HOFFECKER, J.F.; POWERS, W.R. & GOEBEL, T. 1993. The colonization of Beringia and the peopling of the New World. *Science* **259**:46-53.
- HOLZ, M & SIMÕES, M.G. 2002. **Elementos Fundamentais de Tafonomia**. Porto Alegre, Editora da Universidade/UFRGS, 231p.
- HUBBE, A. 2008. **Contextualização taxonômica, tafonômica e morfométrica dos remanescentes ósseos da megamastofauna da Gruta Cuvieri (MG), um sítio paleontológico do Pleistoceno Tardio**. São Paulo, Universidade de São Paulo. Dissertação de mestrado, 141p.
- IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. 1993. **Mapa de vegetação do Brasil**, escala 1:5 000 000.
- JOHNSON, M.A.; SARAIVA, P.M. & COELHO, D. 1999. The role of gallery forests in the distribution of Cerrado mammals. *Revista Brasileira de Biologia* **59**(3):421-427.
- KAUFMAN, D. 1998. Measuring archaeological diversity: an application of the jackknife technique. *American Antiquity* **63**(1):73-85.
- KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; VUCETICH, M.G.; CARLINI, A.A.; MAZZONI, M.M.; RE, G.H.; HEIZLER, M. & SANDEMAN, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **96**(23):13235-13240.
- KIPNIS, R. 1998. Early hunter-gatherers in the Americas: perspectives from central Brazil. *Antiquity* **72**(277):581-592.
- KIPNIS, R. 2002. **Foraging societies of eastern central Brazil: an evolutionary ecological study of subsistence strategies during the Terminal Pleistocene and**

- Early/Middle Holocene.** Michigan, The University of Michigan. Tese de doutorado, 620p.
- KIPNIS, R. & SCHEEL-YBERT, R. 2005. Arqueologia e Paleoambiente, p. 52-74. *In:* C.R.G. SOUZA; K. SUGUIO; A.M.S. OLIVEIRA & P.E. DE OLIVEIRA (org.) **Quaternário do Brasil.** Ribeirão Preto, Holos Editora, 378p.
- KLEIN, R.G. & CRUZ-URIBE, K. 1984. **The Analysis of Animal Bones from Archeological Sites – Prehistoric Archeology and Ecology.** Chicago, University of Chicago Press, 266p.
- KOS, A.M. 2003. Characterisation of post-depositional taphonomic processes in the accumulation of mammals in a pitfall cave deposit from southeastern Australia. **Journal of Archaeological Science** **30**:781-796.
- LAM, Y.M. & PEARSON, O.M. 2005. Bone density studies and the interpretation of the faunal record. **Evolutionary Anthropology** **14**:99-108.
- LANARI, C.U. 1909. Ossadas humanas fósseis encontradas numa caverna calcarea das vizinhanças de Mocambeiro. **Annaes da Escola de Minas** **11**:15-35.
- LAWRENCE, D.R. 1971. The nature of paleoecology. **Journal of Paleontology** **45**(4):593-607.
- LEDRU, M.P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. **Quaternary Research** **39**:90-98.
- LEDRU, M.P.; BRAGA, P.I.S.; SOUBIÈS, F.; FOURNIER, M.; MARTIN, L.; SUGUIO, K. & TURCQ, B. 1996. The last 50,000 years in the Neotropics (southern Brazil): evolution of vegetation and climate. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **123**:239-257.

- LEDRU, M.P.; SALGADO-LABOURIAU, M.L. & LORSCHUITTER, M.L. 1998. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B. P. **Review of Palaeobotany and Palynology** **99**:131-142.
- LEDRU, M.P.; MOURGUIART, P.; CECCANTINI, G.; TURCQ, B. & SIFEDDINE, A. 2002. Tropical climates in the game of two hemispheres revealed by abrupt climatic change. **Geology** **30**(3):275-278.
- LEITE, Y.L.R. & COSTA, L.P. 2002. Peter Wilhelm Lund e a fauna de mamíferos do Vale do Rio das Velhas. **O Carste, Edição Especial** **14**:32-41.
- LYMAN, R.L. 1994. **Vertebrate Taphonomy - Cambridge Manuals in Archaeology**. Cambridge, Cambridge University Press, 524p.
- MADSEN, D.B.; RHODE, D.; GRAYSON, D.K.; BROUGHTON, J.M.; LIVINGSTON, S.D.; HUNT, J.; QUADE, J.; SCHMITT, D.N. & SHAVER III, M.W. 2001. Late Quaternary environmental change in the Bonneville basin, western USA. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **167**:243-271.
- MARES, M.A.; BRAUN, J.K. & GETTINGER, D. 1989. Observations on the distribution and ecology of the mammals of Central Brazil. **Annals of Cornegie Museum** **58**:1-60.
- MARINHO-FILHO, J.; RODRIGUES, F.H.G. & JUAREZ, K.M. 2002. The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history, p. 266-284. *In*: P.S. OLIVEIRA & R.J. MARQUIS (org.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**, New York, 398p.
- MARINHO-FILHO, J.S. & REIS, M.L. 1989. A fauna de mamíferos associada às matas de galeria. *In*: L.M. BARBOSA (coord.). **Anais do Simpósio sobre Mata Ciliar**, Campinas: Fundação Cargill, p. 43-60.
- MARKGRAF, V. 1989. Paleoclimates in Central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. **Quaternary Science Review** **8**:1-24.

- MARTIN, L.; BERTAUX, J.; CORRÈGE, T.; LEDRU, M.P.; MOURGUIART, P.; SIFEDDINE, A.; SOUBIÈS, F.; WIRRMANN, D.; SUGUIO, K. & TURCQ, B. 1997. Astronomical forcing of contrasting rainfall changes in Tropical South America between 12,400 and 8,800 cal yr BP. **Quaternary Research** **47**:117-122.
- MEDRI, I.M.; MOURÃO, G. & RODRIGUES, F.H.G. 2006. Ordem Xenarthra, p.71-99. *In*: N.R. DOS REIS; A.L. PERACCHI; W.A. PEDRO & I.P. LIMA (Eds.). **Mamíferos do Brasil**, Londrina, 437p.
- MONTUIRE S. 1999. Mammalian faunas as indicators of environmental and climatic changes in Spain during the Pliocene-Quaternary transition. **Quaternary Research** **52**:129-137.
- MONTUIRE, S. & MARCOLINI, F. 2002. Palaeoenvironmental significance of the mammalian faunas of Italy since the Pliocene. **Journal of Quaternary Science** **17**(1):87-96.
- NAKAMURA, C. & CECCANTINI, G.C.T. 2008. **Folhas subfósseis do Ribeirão da Mata: mais uma fonte de evidências para compreensão paleoclimática holocênica da região de Lagoa Santa – Minas Gerais.** *In*: XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos, Florianópolis, p. 154.
- NEVES, W.A. & PILÓ, L.B. 2003. Solving Lund's dilemma: new AMS dates confirm that humans and megafauna coexisted at Lagoa Santa. **Current Research in the Pleistocene** **20**:57-60.
- NEVES, W.A. & PILÓ, L.B. 2008. **O Povo de Luzia**. São Paulo, Editora Globo, 334p.
- NÚÑEZ, L.; GROSJEAN, M. & CARTAJENA, I. 2002. Human occupations and climate change in the Puna de Atacama, Chile. **Science** **298**:821-824.

- OLIVEIRA, J.A. & BONVICINO, C.R. 2006. Ordem Rodentia, p.347-406. *In*: N.R. DOS REIS; A.L. PERACCHI; W.A. PEDRO & I.P. LIMA (Eds.). **Mamíferos do Brasil**, Londrina, 437p.
- PARIZZI, M.G.; SALGADO-LABOURIAU, M.L. & KOHLER, H.C. 1998. Genesis and Environmental History of Lagoa Santa, Southeastern Brazil. **The Holocene** 8(3):311-321.
- PATRUS, M.L.R.A. 1998. Estudos Hidrológicos e Qualidade das Águas de Superfície. *In*: **APA Carste de Lagoa Santa – Meio Físico**. Belo Horizonte, CPRM/IBAMA, 58p., anexos e mapas (Série APA Carste de Lagoa Santa, volume I).
- PAULA COUTO, C. 1975. Mamíferos fósseis do Quaternário do sudeste brasileiro. **Boletim Paranaense de Geociências** 33:89-132.
- PILÓ, L.B. & NEVES W.A. 2002. A coexistência do homem com os grandes mamíferos extintos e a origem do homem no Novo Mundo, segundo Peter Wilhelm Lund (1801 – 1880). **CRONOS: Revista de História** 5:29-41.
- PINTO, O.M.O. 1952. Súmula histórica e sistemática da ornitologia de Minas Gerais. **Arquivos de Zoologia** 8:1-51.
- RACZKA, M.F.; DE OLIVEIRA, P.E.; FREIRE, G.Q.; NAKAMURA, C.; MELO JR., J.C.F. & CECCANTINI, G.C.T. 2008. **Mudanças paleoambientais quaternárias na Lagoa dos Olhos – MG, Brasil: estudo do ambiente durante a época das primeiras ocupações humanas**. *In*: XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos, Florianópolis, p. 171.
- REDFORD, K.H. 1994. The Edentates of the Cerrado. **Edentata** 1(1);4-10.
- REDFORD, K.H. & EISENBERG, J.F. (Eds.) 1992. **Mammals of the Neotropics – The Southern Cone, Volume 2**. Chicago, The University of Chicago Press, 424p.

- REDFORD, K.H. & FONSECA, G.A.B. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. **Biotropica** **18**(2):126-135.
- REIS, N.R.; FILHO, H.O. & SILVEIRA, G. 2006. Ordem Lagomorpha, p. 149-152. *In*: N.R. DOS REIS; A.L. PERACCHI; W.A. PEDRO & I.P. LIMA (Eds.). **Mamíferos do Brasil**, Londrina, 437p.
- REITZ, E.J. & WING, E.S. 2001. **Zooarchaeology**. Cambridge, Cambridge University Press, 475p.
- RICKLEFS, R.E. 2001. **A Economia da Natureza**. Rio de Janeiro, Editora Guanabara Koogan, 503p.
- RODRIGUES, F.H.G.; SILVEIRA, L.; JÁCOMO, A.T.A.; CARMIGNOTTO, A.P.; BEZERRA, A.M.R.; COELHO, D.C.; GARBOGINI, H.; PAGNOZZI, J. & HASS, A. 2002. Composição e caracterização da fauna de mamíferos do Parque Nacional das Emas, Goiás, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **19**(2):589-600.
- RODRIGUES-FILHO, S.; BEHLING, H.; IRION, G & MÜLLER, G. 2002. Evidence for lake formation as a response to an inferred Holocene climatic transition in Brazil. **Quaternary Research** **57**:131-137.
- RODRÍGUEZ, J. 1999. Use of cenograms in mammalian palaeoecology. A Critical Review. **Lethaia** **32**:331-347.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L. 1997. Late Quaternary paleoclimate in the Savannas of South America. **Journal of Quaternary Science** **12**(5):371-379.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L.; CASSETI, V.; FERRAZ-VICENTINI, K.R.; MARTIN, L.; SOUBIÈS, F.; SUGUIO K. & TURCQ, B. 1997. Late Quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **128**:215-226.

- SALGADO-LABOURIAU, M.L.; BARBERI, M.; FERRAZ-VICENTINI, K.R. & PARIZZI, M.G. 1998. A dry climatic event during the Late Quaternary of tropical Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology** 99:115-129.
- SEKIAMA, M.L.; I.P. LIMA & V.J. ROCHA. 2006. Ordem Perissodactyla, p.277-282. *In*: N.R. DOS REIS; A.L. PERACCHI; W.A. PEDRO & I.P. LIMA (Eds.). **Mamíferos do Brasil**, Londrina, 437p.
- SERVANT, M.; MALEY, J.; TURCQ, B.; ABSY, M.L.; BRENAC, P.; FOURNIER, M. & LEDRU, M.P. 1993. Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. **Global and Planetary Changes** 7:25-40.
- SIFEDDINE, A.; ALBUQUERQUE, A.L.S.; LEDRU, M.P.; TURCQ, B.; KNOPPERS, B.; MARTIN, L.; MELLO, W.Z.; PASSENAU, H.; DOMINGUEZ, J.M.L.; CORDEIRO, R.C.; ABRÃO, J.J. & BITTENCOURT, A.C.S.P. 2003. A 21,000 cal years paleoclimatic record from Caçó Lake, northern Brazil: evidence from sedimentary and pollen analyses. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 189:25-34.
- SIMMS, M.J. 1994. Emplacement and preservation of vertebrates in caves and fissures. **Zoological Journal of the Linnean Society** 112:261-283.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1969. **Biometry: The principles and practice of statistic in biological research**. São Francisco, W.H. Freeman and Company, 395p.
- SOUBIÈS, F.; SUGUIU, K.; MARTIN, L.; LEPRUN, J.C.; SERVANT, M.; TURCQ, B.; FOURNIER, M.; DELAUNE, M. & SIFEDDINE, A. 1991. The Quaternary lacustrine deposits of the Serra dos Carajás (state of Pará, Brazil) – ages and other preliminary results. **Boletim IG-USP, Publicação Especial** 8:223-243.
- STEVAUX, J.C. 2000. Climatic events during the Late Pleistocene and Holocene in the Upper Parana River: correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. **Quaternary International** 72:73-85.

- STINER, M.C. 1994. **Honor among Thieves: a Zooarchaeological Study of Neanderthal Foraging Ecology**. Princeton, Princeton University Press, 448p.
- TIEPOLO, L.M. & W.M. TOMAS. 2006. Ordem Artiodactyla, p.283-304. *In*: N.R. DOS REIS; A.L. PERACCHI; W.A. PEDRO & I.P. LIMA (Eds.). **Mamíferos do Brasil**, Londrina, 437p.
- TOLEDO, P.M.; MELO, C.C.S.; MORAES-SANTOS, H.M.; DINIZ, F.M. & OLIVEIRA, M.F. 1999. Paleoecology of the Serra dos Carajás mammalian fauna. **Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science** **51**(3/4):311-317.
- TOUGARD, C. & MONTUIRE, S. 2005. Pleistocene paleoenvironmental reconstructions and mammalian evolution in South-East Asia: focus on fossil faunas from Thailand. **Journal Quaternary Science** **25**:126-141.
- TROLLE, M. 2003. Mammal survey in the southeastern Pantanal, Brazil. **Biodiversity and Conservation** **12**:823-836.
- TROLLE, M.; BISSARO JR., M.C. & PRADO, H.M. 2007. Mammal survey at a ranch of the Brazilian Cerrado. **Biodiversity and Conservation** **16**(4):1205-1211.
- TURCQ, B.; PRESSINOTTI, M.M.N. & MARTIN, L. 1997. Paleohydrology and paleoclimate of the past 33,000 years at the Tamanduá River, Central Brazil. **Quaternary Research** **47**:284-294.
- UBILLA, M.; PEREA, D.; AGUILAR, C.G. & LORENZO, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from Northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. **Quaternary International** **114**:129-142.
- VANZOLINI, P.E. 1992. Paleoclimas e especiação em animais da América do Sul tropical. **Estudos Avançados** **6**(15):41-65.

- WORK, P.T.; SEMKEN, H.A. & BAKER, R.G. 2005. Pollen, plant macrofossils and microvertebrates from Mid-Holocene alluvium in east-central Iowa, USA: comparative taphonomy and paleoecology. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **223**:204-221.
- YALDEN, D.W. 1982. When did the mammal fauna of the British isles arrive? **Mammal Review** **12**:1-57.