**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**Pequenos roedores holocênicos do nordeste do Rio Grande do Sul:
Descrevendo comunidades e suas respostas ante as mudanças ambientais**

Paulo Ricardo de Oliveira Roth

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciências. Área de concentração: Ecologia Aplicada

**Piracicaba
2018**

Paulo Ricardo de Oliveira Roth
Bacharel em Ciências Biológicas

**Pequenos roedores holocênicos do nordeste do Rio Grande do Sul: Descrevendo
comunidades e suas respostas ante as mudanças ambientais**

Orientador:
Prof Dr. **ALEXANDRE REIS PERCEQUILLO**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ciências. Área de concentração: Ecologia Aplicada

**Piracicaba
2018**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação

DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Roth, Paulo Ricardo de Oliveira

Pequenos roedores holocênicos do nordeste do Rio Grande do Sul:
Descrevendo comunidades e suas respostas ante as mudanças ambientais /
Paulo Ricardo de Oliveira Roth . - - Piracicaba, 2018.

414p.

Tese (Doutorado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de
Queiroz". Centro de Energia Nuclear na Agricultura.

1. Sigmodontinae 2. Hystricomorpha 3. Semi-fóssil 4. Paleoambiente e
Paleoclima L. . I. Título

Dedico à minha família por me acolher quando preciso me recolher
e apoiar quando resolvo avançar.

Obrigado mãe, Paulo, Juliana, vó Marlene, vó Nita,
vô Jobim (*in memorian*) e vô Nildo (*in memoriam*)

AGRADECIMENTOS

Caso alguém me dissesse há 10 anos atrás, lá em Tapes, que em 2018 eu estaria pleiteando um título de doutor na USP, com orientação de uma das maiores referências na mastozoologia eu lamentaria: “impossível”. Porém, muitas pessoas me ajudaram de tantas formas a transformar um ideal nesta incrível realidade. A todas estas pessoas serei sempre extremamente grato. Algumas aqui eu preciso destacar.

Fiquei algum tempo escrevendo e apagando elogios às capacidades do Dr. Alexandre Reis Percequillo em proporcionar uma formação acadêmica aos seus alunos. Todos os elogios referentes a sua ética, qualidades como pesquisador e a sua orientação são muito merecidos, mas percebi que não era só isso que queria registrar. Na verdade, obrigado PC: por ser gentil em suas críticas; por me incentivar quando eu mesmo achava que não conseguiria fazer algo; por acreditar que eu pudesse fazer coisas que nunca fiz; por possibilitar que eu conhecesse bichos, lugares e pessoas que agora pra mim são inesquecíveis; por muitas vezes só me procurar mesmo pra ‘jogar uma conversa fora’ e falar sobre bandas de rock, filmes, jogo de futebol ou, só tomar um café. Obrigado por ‘pedir’ ao invés de ‘mandar’, por ‘explicar’ ao invés de ‘impor’, por procurar sempre ‘incluir’ ao invés de ‘dividir’ e até por saber pedir desculpas e por desculpar quando ocorrem diferenças. MUITÍSSIMO obrigado por tudo que aprendi contigo PC!

Ao professor Dr. Alexandre Uarth Christoff devo toda a mudança na minha vida nos últimos 10 anos. Me formei Biólogo por intermédio dele, passei a trabalhar com fauna por ação dele, conheci o que seria minha área de estudos por ele e, vislumbrei a possibilidade de um doutorado e de horizontes maiores porque ele acreditou muito antes de mim. MUITÍSSIMO obrigado meu amigo Ale! Espero por muito tempo ainda rir, brigar, concordar, divergir, falar de coisas sérias, falar besteira e, principalmente, continuar aprendendo muito contigo!

Sou muito grato também a toda a equipe do Instituto Anchietano de Pesquisas/UNISINOS, São Leopoldo, por tanta cordialidade e amizade no tempo em que pude conviver com eles. Obrigado Ivone Verardi, Marcus Beber, Rafael Corteletti, Fúlvio Arnt, Jairo Rogge e Veri Tamiozzo. Preciso agradecer sempre ao amigo Suliano Ferrasso por todas as ajudas ao “Roth andarilho”... desde pouso até comida quente. E, por fim, preciso dedicar agradecimentos especiais aos professores Pedro Ignácio Schmitz, André Luiz Jacobus (*in memoriam*) e André Rosa por todos os ensinamentos, incentivos e confiança ao permitir que eu trabalhasse com os remanescentes de roedores.

Como eu gosto de ter pertencido ao MCNU! De ter feito amigos lá que eu quero ter sempre por perto ou saber por onde andam. Muito do que aprendi em Biologia devo ao Felipe Peters, Diegão Jung, Leonardo Machado, Duda Coelho, Veridiana Betat, Alex Mesquita, Carol Pinzon, Halina Kondak, Fabi Corrêa, Rodrigo “Cabelo”, Milena Passaia, Emanuelle Pasa, Letícia Bisognin, Fernando Quintela, Viviane “Pretinha”, Andressa Gandini, Jéssica Bandeira e Jeniffer. Estendo os agradecimento aos amigos de setores vizinhos ao MCNU e que sempre foram muito legais comigo: Prof^o Marcos Machado, Aninha (secretária), Prof^a Eliane e Moisés.

Sinto muito orgulho por ter participado do LAMA, USP, Piracicaba, e por ter convivido, com pessoas extraordinárias e que me ajudaram tanto ao longo do meu projeto a entender programas, fazer análises, resolver burocracias, etc... Mas, principalmente, que estarão nas lembranças boas deste período de doc, como: viagens, churrascos, jantas, “saidinhas pra tomar uma”, conversas, cafés, risadas em geral, etc. Muito obrigado Ricardo Bovendorp, “Lelê” Godoy, Pam Brennand, Edson Fiedler, Eli Chiquito, “Napster” Libardi, Joyce Prado, Vanessa “Fitness”, Mariana “Kop”, Claudia “Pipok”, Inaê Guion, Lidiani Correa, Edgardo Rengifo, Felipe Goulart e prof. Jaime Bertolluci. Agradeço por toda a convivência e ótimos momentos também mas, em especial, por me aturar nesse final de tese a: Denise Petroni (por me alimentar e me ajudar com a organização da tese), Gerson Romão (pela ajuda com a identificação de plantas), Aninha Pavan (pelas correções no cap 4), Jeronymo Dalapicolla (por leitura e correções), Willian Meurer (por me ajudar na organização das bibliografias e por me fazer dar boas risadas nos últimos dias de tensão) e, Cláudia Martins, Nati Coelho, Anaiá Sevá, Pam (de novo!) e Guilherme Garbino (por traduções e correções). Estendo meus agradecimentos também aos amigos que fiz por intermédio do LAMA: Eti Silva & Lulu Godoy, Gi Montingelli, Rodrigo “Mineiro”, Thiago “Bolinho”, Thiago “Fuda”, Railiani, Maíza Ziviani e Rafael Yamagushi.

I am very grateful to PhD Jessica Blois for so warmly welcoming me in Merced / CA, for all the help, kindness in teaching me and for making me feel quickly included in her group. I extend my thanks to the various fun and learning moments I had with Blois Lab team. Thanks Danaan DeNeve, Gio Rapacciuolo, Robert Boria, Eric Williams, Nate Fox and Greg Mutumi.

Agradeço ao incentivo de amigos que, mesmo longe, sempre procuravam manter contato e saber “como tudo ia indo”. Obrigado Rapha “Toly”, Jaderson, Renata, Silvita, Zé Mário, Dani Marques, Jean “Barbosito” e aos três D’s (Dionivan, Dionatan e Daniel).

Muito obrigado ao professor Dr. Vitor Hugo Valiati por toda ajuda com os processos envolvidos nas extrações de DNA, pela cordialidade, atenção em ensinar e por me ceder a estrutura do Laboratório de Biologia Molecular, UNISINOS, São Leopoldo, para as tentativas de resgatar material genético dos semifosseis. Estendo meu agradecimento aos técnicos que facilitaram muito minhas atividades.

Agradeço muitíssimo a Bárbara “Tafinha” Costa e a Heloisa Allgayer por me ensinar a realizar as análises em morfometria geométrica sempre com muita paciência e atenção. E, agradeço ao Paulo Furini pelo período em que estudamos modelagem de distribuição.

Agradeço ao Laboratório de Carbono 14, CENA/ USP, Piracicaba, representado pelo Dr. Luiz Carlos Pessenda, pela parceria na realização das datações e por todo o auxílio técnico e de infraestrutura que recebi para processar minhas amostras de solo. Agradeço especialmente aos técnicos Liz e Tiago por toda ajuda.

Agradeço ao Laboratório de Microscopia Eletrônica (NAP/MEPA), ESALQ/ USP, pelo auxílio técnico e pela infraestrutura cedida para que eu realizasse imagens em MEV.

Imenso agradecimento a Mara Casarin e a Maria “Vicky” Ballester pela atenção em cuidar dos meus assuntos junto ao PPGI - EA. Agradeço a a paciência e gentileza dos funcionários da biblioteca da ESALQ pelas correções no documento final.

Obrigado aos curadores, técnicos e membros da equipe de museus abaixo citados por possibilitarem minha consultas a espécimes: Museu Nacional/ RJ; MUZUSP/ SP; Museu Paraense Emílio Goeldi/ PA; Museu de Zoologia João Moojen/ MG e MCNU/ RS.

Agradeço muitíssimo a Josi Cerveira que me acompanhou em grande parte desse período de pós graduação e a quem devo muito por esta tese. Obrigado por toda a companhia, afeto, alegrias, incentivos, conselhos, conversas, risos e compreensão.

Por fim, agradeço a minha família que, mesmo longe de ser perfeita, é a família que eu quero e que tive a sorte de ser incluído. Essa reunião “parafilética” de pessoas ocupam meus pensamentos diariamente e a elas agradeço muito por tudo o que sou e pelo que fazem por mim. Muito obrigado por todo o incentivo e carinho nos momentos bons e ruins. Obrigado mãe, Paulo, Jú, Heloisa, Rafael, Neila, Deda, Chana, Naldo, vó Marlene, vó Jobim, vó Nita, vó Nildo, Thais, Muniky, Franci, Layani, Lúcia, Neti, Batista e Gisele.

O desenvolvimento deste doutorado só foi possível graças ao apoio financeiro da FAPESP através dos processos: 2013/01851-4 (Mestrado), 2014/19126-7 (Doutorado Direto) e 2016/20693-9 (BEPE FAPESP).

“- Quem estará nas trincheiras ao teu lado?

- E isso importa?

- Mais do que a própria guerra.”

Trecho do livro “Adeus às Armas” - Ernest Hemingway

SUMÁRIO

RESUMO	12
ABSTRACT	14
CONTEXTUALIZAÇÃO DA DIVERSIDADE DE ROEDORES NA AMERICA DO SUL	17
Pequenos roedores sulamericanos: Breve histórico da origem da diversidade	17
Potencial informativo dos remanescentes de roedores: diversidade e habitats atuais e pretéritos	23
1 ABRIGOS SOB ROCHA DO ALTO RIO DOS SINOS: CONTEXTO AMBIENTAL	
E PALEOAMBIENTAL	35
Resumo	35
Abstract	36
1.1 – Introdução	37
1.2 – Materiais e Métodos	40
1.2.a – Delimitação da área de estudo	40
1.2.b - Geologia e Relevô	41
1.2.c – Clima	41
1.2.d – Coletas de amostras de solo	42
1.2.e – Análises isotópicas e datações	44
1.2.f – Vegetação e levantamento expedito da riqueza de plantas	45
1.2.g – Uso do solo	46
1.3 – Resultados e discussão	46
1.3.a - Breve histórico e composição geológica e da formação dos abrigos sob rocha	46
1.3.b – Tipos de solo	48
1.3.c – Sinais isotópicos das amostras de solo	49
1.3.d – Paisagem e Clima: Evolução no Holoceno	51
1.3.e – Contribuição dos dados isotópicos para o entendimento paleoambiental do Holoceno.....	52
1.3.f – Clima: Cenário atual	53
1.3.g – Paisagem: Cenário atual	55
1.3.h – Levantamento expedito da riqueza florística	58
1.3.i – Mudanças antrópicas na paisagem	59
2 COMUNIDADES DE PEQUENOS ROEDORES AO LONGO DO HOLOCENO NA TRANSIÇÃO	
PAMPA - MATA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL	61
Resumo	61
Abstract	63
2.1 – Introdução	65
2.2 – Materiais e Métodos	69
2.2.1.a – Área de Estudo	69
2.2.1.b – Relevô, clima e vegetação	70
2.2.2. – Amostragem	71
2.2.2.a – Fauna pretérita: Sítios arqueológicos	71
2.2.2.b – Teste da hipótese de formação da amostra pretérita por <i>Tyto furcata</i>	72

2.2.2.c – Fauna Atual: Abrigos de corujas <i>Tyto furcata</i> (Temminck, 1827)	73
2.2.3 – Limpeza e organização dos fragmentos	74
2.2.4 – Identificação das amostras pretéritas e atuais	76
2.2.5 – Biometria	77
2.2.6 – Apuração do Number of Identifiable Specimens (NISP) e Minimum Number of individuals (MNI) e da frequência dos táxons	79
2.2.7 – Datações	81
2.2.8 – Delimitação das áreas amostradas pelas corujas	82
2.2.9 – Associação entre espécies atuais e habitats preferenciais	83
2.2.10 – Análise entre espécies predadas <i>versus</i> habitats representados <i>versus</i> habitats disponíveis	84
2.2.11 Catálogo	84
2.2.11.a – Padronizações, nomenclatura e organização taxonômica	84
2.2.11.b – Pranchas de crânio de dentes	85
2.2.11.c – Organização do catálogo comentado	86
2.3 – Resultados e Discussão	87
2.3.1 – Catálogo dos táxons registrados	87
<i>Delomys</i> Thomas, 1917	88
<i>Akodon</i> Meyen, 1833	89
<i>Akodon azarae</i> (Fischer, 1829)	92
<i>Akodon</i> cf. <i>montensis</i> Thomas, 1913	93
<i>Akodon</i> cf. <i>paranaensis</i> Christoff, Fagundes, Sbalqueiro, Mattevi & Yonenaga-Yassuda, 2000	95
<i>Bibimys labiosus</i> (Winge, 1887)	96
<i>Bucepattersonius iheringi</i> (Thomas, 1896)	98
<i>Deltamys kemp</i> Thomas, 1917	99
<i>Kunsia</i> Hershkovitz, 1966	101
<i>Necromys lasiurus</i> (Lund, 1840)	103
<i>Necromys</i> cf. <i>obscurus</i> (Waterhouse, 1837)	105
<i>Oxymycterus nasutus</i> (Waterhouse, 1837)	106
<i>Oxymycterus</i> cf. <i>quaestor</i> Thomas, 1903	108
<i>Scapteromys tumidus</i> (Waterhouse, 1837)	109
<i>Thalpomys</i> Thomas, 1916	111
<i>Euryoryzomys russatus</i> (Wagner, 1848)	112
<i>Holochilus vulpinus</i> (Brants, 1827)	113
<i>Nectomys squamipes</i> (Brants, 1827)	115
<i>Oligoryzomys flavescens</i> (Waterhouse, 1837)	116
<i>Oligoryzomys nigripes</i> (Olfers, 1818)	118
<i>Pseudoryzomys simplex</i> (Winge, 1887)	120
<i>Sooretamys angouya</i> (Fischer, 1814)	123
<i>Calomys laucha</i> (Fischer, 1814)	124
<i>Juliomys ossitenuis</i> L. P. Costa, Pavan, Leite & Fagundes, 2007	126

<i>Wilfredomys cf. oenax</i> (Thomas, 1928)	127
<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	129
<i>Rattus rattus</i> Linnaeus, 1758	131
<i>Cavia aperea</i> Erxleben, 1777	132
<i>Cavia magna</i> Ximenez, 1980	135
<i>Ctenomys</i> Blainville, 1826	136
<i>Phyllomys</i> Lund, 1839	137
<i>Clyomys</i> Thomas, 1916	138
<i>Euryzygomatomys</i> Goeldi, 1901	140
<i>Dicolpomys fossor</i> Winge 1887	142
2.3.2. Amostra atual	144
2.3.2.a – Riqueza	144
2.3.2.b – NISP, MNI, frequência e tamanho dos ossos de roedores na amostra atual	145
2.3.2.c - Peso das presas predadas por <i>Tyto furcata</i>	146
2.3.2.d - Ambientes inferidos pela abundância de táxons predados	146
2.3.2.e – Proporção de ambientes nas áreas de caça das corujas	147
2.3.2.f – Correlação entre os ambientes inferidos pela abundâncias de táxons predados e a proporção de ambientes nas áreas de caça das corujas	148
2.3.3. Amostra pretérita	150
2.3.3.a Riqueza.....	150
2.3.3.b – NISP, MNI e frequência dos ossos de roedores da amostra pretérita	152
2.3.3.c – Contabilização de ossos queimados	154
2.3.3.d - Datação da amostra pretérita	155
2.4. - Discussão	156
2.4.1 – Riqueza atual	156
2.4.2 – Riqueza pretérita	159
2.4.3 – Contribuição das corujas como formadoras de amostras de fauna	162
2.4.4 – Considerações finais	166
3 PÓLEN, ISÓTOPOS E RATOS: TRÊS ABORDAGENS PARA INVESTIGAR AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NO SUL DO BRASIL	169
Resumo	169
Abstract	170
3.1 – Introdução	171
3.2 – Material e Métodos	173
3.2.a – Área de estudos	173
3.2.b – Referencial faunístico	173
3.2.c – Referencial florístico	173
3.2.d – Referencial isotópico	174
3.2.e – Categorização dos táxons de roedores em grupos ambientais	174
3.2.f – Categorização dos táxons de palinomorfos em grupos ambientais	175

3.2.g – Padronizações	176
3.2.h – Análise das evoluções faunística e florística	177
3.3 – Resultados e Discussão	178
3.3.1 – O que os roedores “contam” sobre as mudanças climáticas e ambientais?	178
3.3.1.a – Desenvolvimento de áreas abertas secas	178
3.3.1.b – Desenvolvimento de áreas abertas úmidas	181
3.3.1.c – Desenvolvimento de florestas	184
3.3.2 – Hipótese para mudanças ambientais e climáticas: Integrando as três abordagens	187
3.3.2.a – Holoceno inicial (10.000 a 8.200 anos AP)	188
3.3.2.b – Holoceno médio (8.200 a 4.200 anos AP)	189
3.3.2.c – Holoceno final (4.200 anos AP até o presente)	191
4 MORFOMETRIA LINEAR E GEOMÉTRICA EM PARTES DE CRANIO E MOLARES	
DE <i>PSEUDORYZOMYS SIMPLEX</i>	195
Resumo	195
Abstract	196
4.1 – Introdução	197
4.2 – Materiais e Métodos	200
4.2.a – Delimitação das amostras atuais e pretéritas	200
4.2.b – Preparação dos exemplares e captação das imagens ópticas e em microscopia eletrônica	201
4.2.c – Coleta e análise de dados	202
4.2.d – Morfometria Geométrica	203
4.2.e – Morfometria linear	204
4.3 – Resultados	205
4.3.a – Análises de medidas lineares	205
4.3.b – Morfometria geométrica	207
4.4. Discussão	208
4.4.a – Variações morfológicas em <i>Pseudoryzomys</i> do sul são suficientes para a caracterização de uma nova espécie?	208
4.4.b – Pistas morfológicas para o desaparecimento de <i>Pseudoryzomys</i> do sul	210
4.4.c – Pistas relacionadas a competição para explicar o desaparecimento de <i>Pseudoryzomys</i> do sul	213
REFERENCIAS	337
ANEXO	385

RESUMO

Pequenos roedores holocênicos do nordeste do Rio Grande do Sul: Descrevendo comunidades e suas respostas ante a mudanças ambientais

A preservação de remanescentes de pequenos vertebrados é um evento bastante raro porque é necessário que fatores químicos, físicos, geológicos e biológicos atuem para que frágeis ossos e dentes não sejam destruídos pela decomposição, intempéries e processos geológicos. Apesar de raros, os testemunhos deste tipo de fauna são encontrados em escavações em abrigos sob rocha do nordeste (NE) do Rio Grande do Sul (RS). Muitas espécies de micromamíferos são excelentes bioindicadores porque possuem diferentes exigências ambientais e muitas ocupam nichos bastante específicos. Os estudos destes testemunhos contribuem para o entendimento da evolução morfológica e da história biogeográfica dos grupos preservados. Noutra via, o reconhecimento de comunidades pretéritas possibilita a reunião de informações que auxiliam no entendimento da história ambiental e climática de uma região. Portanto, a disponibilidade de coleções de fósseis e semi-fósseis de comunidades de pequenos mamíferos representa uma oportunidade única para compreendermos a história do estabelecimento de atuais padrões biológicos, ecológicos, ambientais e climáticos. Com base nas amostras de comunidades pretéritas de pequenos roedores (<1Kg) do NE do RS, meus objetivos são: descrever a história holocênica do clima e paisagem que resultaram na heterogeneidade de ambientes vista hoje na região de estudo (Capítulo 1) bem como também apresentar como àquelas mudanças afetaram as comunidades de roedores ao longo dos últimos 6.200 anos (Capítulo 2); utilizar dados novos de variações ao longo do tempo de três fontes (isótopos, fauna e pólen) associando-as as hipóteses disponíveis de trabalhos em palinologia principalmente, para contar a história dos processos naturais que resultaram nas riquezas de pequenos roedores e de ambientes hoje vistas na transição leste entre Pampa e Mata Atlântica (Capítulo 3) e; investigar na morfologia de *Pseudoryzomys* do passado buscando encontrar sinais de adaptação frente as mudanças de ambiente e discutir se tais diferenças são suficientes para reconhecer nas populações extintas do sul uma nova espécie (Capítulo 4). Para caracterizar os habitats atuais e pretéritos, emprego dados de literatura, amostragem em campo de dados fisionômicos e florísticos e amostras de solo (para avaliação isotópicas), para inferir que, nas terras baixas da bacia do Sinos, até 8.600 anos AP o clima devia ser ameno e relativamente úmido possibilitando um ambiente de mistura entre plantas C3 e C4; entre 8.600 e 6.900 anos AP altas temperaturas e, provavelmente intensa pluviometria levam a um rápido domínio de campos de vegetação C4; de 6.900 a 5.600 as temperaturas se tornam mais amenas e o clima se mantém úmido fomentando os primeiros avanços de formações florestais pioneiras associadas a Mata Atlântica; após 5.600, sobretudo após 4.000 anos AP., as florestas do bioma Atlântico avançam sobre as áreas abertas e úmidas formando a paisagem em mosaico característica atual. Para descrever a diversidade pretérita, analisei 13.617 ossos (inteiros e fragmentados) de pós-cráneo e 1.716 partes cranianas e dentes de pequenos roedores, cujas idades inferidas vão desde 6.200 antes do presente até o recente e identifiquei 30 táxons. Para a descrição da diversidade atual, amostrarei sete sítios nos quais coletei cerca de 5 Kg pelotas de corujas (provavelmente o mesmo agente formador das amostras pretéritas), que resultaram em 1.595 fragmentos, que permitiram a identificação de 18 táxons distintos. Reunindo as amostras pretéritas e atuais, pude organizar um catálogo desta fauna, que reúne 33 táxons dentre os quais destaco cinco extintos localmente, *Kunsia* sp., *Clyomys* sp., *Pseudoryzomys simplex*, *Necromys* cf. *obscurus* e cf. *Thalpomys* e, uma totalmente extintas, *Dicolpomys fossor*. A fim de estabelecer cenários paleoclimáticos e descrever as alterações nestas comunidades ao longo do Holoceno (Cap. 3), eu integrei as informações sobre a diversidade de habitats e de espécies

no passado e no presente, a dados palinológicos e isotópicos, e pude estabelecer que, no geral, há razoável coerência entre os cenários de mudança paleoambientais estabelecidos em trabalhos polínicos com as interpretações que pude fazer a respeito daquelas mudanças a partir de análises de mudanças de comunidade de roedores e de oscilações isotópicas no solo. Como principal ressalva as hipóteses de mudanças Holocênicas na paisagem, argumento que toda a região de várzea entre os rios Taquari, Jacui, Caí, Sinos e Gravataí deve ter sido dominada por amplas áreas alagadas num cenário muito próximo ao Pantanal devido a presença entre os semifósseis de táxons de roedores que hoje prosperam nesse bioma e pela presença de *Blastocerus dichotomus*, o qual era predado por índios no RS e hoje possui uma população relictual na APA do Banhado Grande, RS. No Cap. 4 realizo uma abordagem relativamente inédita para Sigmodontinae onde verifico através de morfometria geométrica que o efeito de desgaste dentário é bastante diferente entre populações antigas e atuais de *Pseudoryzomys* e, associando análises morfológica lineares discuto que o conjunto de variações dever ter estreita relação com a “tentativa” da população a se manter ante a mudança de cenário e, consequentemente, de dieta.

Palavras-chave: Semi-fósseis de roedores; RS-S-327: Sangão; RS-S-395: Deobaldino Marques; Identificação crânio-dentária; Transição Pampa - Mata Atlântica.

ABSTRACT

Holocene small rodents from northeastern Rio Grande do Sul: Describing communities and yours answers to environmental changes

Small vertebrate's remnants preservation is rather rare event because is needed that specific factors occur together (chemical, physical, geological and biological) to not destroy fragiles bones and teeth by decomposition, weather and geological processes. Nonetheless, the evidences of this type of fauna are quite frequently found at rock shelters excavations at Rio Grande do Sul (RS). Many micro mammals species have different environmental requirements and occupy specific niches therefore are considered excellent bioindicators. Studies of these testimonies contribute to understanding the morphological evolution and of biogeographic history of these preserved groups. In another way, knowing past communities allows gathering a lot of information that helps understanding environmental and climatic history of a place. Therefore, the availability of fossil and semifossil collections from past small mammals communities is a odd opportunity to improve the current biological understanding of ecological, environmental and climatic patterns established along of the history. This study intends to contribute knowledge about northeast RS and about your Holocene rodent fauna. Based on past samples from small rodent communities (<1kg). The objectives of this thesis are: describe the climate and landscape Holocene history which resulted in current heterogeneity of northeast of RS (Chapter 1) as well as show how climatic and environmental changes affected rodent communities over past 6,200 years (Chapter 2); Use new data of three sources variation over time (isotopes, fauna and pollen) associating mainly with available palynology studies in order to interpret the natural processes history which resulted in small rodent richness and present environments at Atlantic Forest and Pampa transitions (Chapter 3) and; investigate past *Pseudoryzomys* morphology in order to find adaptation signs in face of environment changes and discuss whether these differences are enough to distinguish a new species in the South's extinct populations (Chapter 4). To characterize current and past habitats (Chapter 1) literature, fisionomic and floristic field sampling and soil samples (for isotopic evaluation) data are used to infer that in Sinos's basin lowlands up to 8600 years BP the climate would be moderate and relatively wet allowing a mixing environment of C3 and C4 plants; between 8,600 and 6,900 years high temperatures and probably intense rainfall lead to a domain of C4 vegetation fields. From 6,900 to 5,600 years the temperature become milder and the climat remains humid enabling the first advances of pioneer forest formations associated with Atlantic Forest. After 5,600 years especially after 4,000 years BP Atlantic biomes forests advance on open and humid areas forming the current characteristic mosaic landscape. To describe past diversity (chapter 2), 13,617 post-cranial skeleton's bones and 1,716 cranial parts and rodent teeth were analyzed. These samples have a inferred ages range from 6,200 years to present and 30 taxa were identified. To current diversity description were sample seven sites and was collected about 5 kg of owl's pellets (probably same forming agent of past samples) which 1,595 fragments were found and 18 taxa were identified. Combining present and past samples, a fauna catalog could be organized which includes 33 taxa among there are five locally extinct species (*Kunsia* sp., *Clyomys* sp., *Pseudoryzomys simplex*, *Necromys* cf. *obscurus* e cf. *Thalpomys*) and one totally extinct (*Dicolpomys fossor*). In order to establish paleoclimatic scenarios and describe the changes of these communities throughout the Holocene, information on habitat diversity, past and present species diversity, palynological and isotopic data has been integrated (Chapter 3) and it has been found that there are generally reasonable coherence between paleoenvironmental change scenarios established in previous pollen studies with the interpretations suggested by the new analysis results in rodent, pollinic and isotopic

communities presented in this work. The main exception to hypotheses for Holocene changes in landscape are that floodplain region among Taquari, Jacui, Caí, Sinos and Gravataí rivers must have been dominated by wide flooded areas very similar with Pantanal due to nowadays semi fossils rodent taxa presence and *Blastocerus dichotomus* presence (which was predated by indigenous in RS and today has a relictual population in APA do Banhado Grande, RS). In Chapter 4 was made a relatively new approach, using geometric morphometry to study Sigmodontinae. The results present that the effect of dental wear is quite diferente between past and presente populations of *Pseudoryzomys*. Associating linear morphological analyzes the set of variations should have close relation with the population's "attempt" of keep up with scenery change and, consequently, of diet changes.

Keywords: Rodent semi fossils; RS-S-327: Sangão; RS-S-395: Deobaldino Marques; Cranio-dental identification; Pampa - Atlantic Forest transition.

CONTEXTUALIZAÇÃO DA DIVERSIDADE DE ROEDORES NA AMÉRICA DO SUL

Pequenos roedores sulamericanos: Breve histórico da origem da diversidade

A Ordem Rodentia Bowdich, 1821 agrupa 42% das espécies de mamíferos, correspondendo a 2.277 espécies dentre as 5.416 conhecidas (WILSON & REEDER, 2005). Na América do Sul (AS) os roedores representam mais da metade da riqueza de mamíferos com 658 espécies válidas (PATTON *et al.*, 2015). Esta riqueza pode ser agrupada em quatro subordens (*sensu* WILSON & REEDER, 2005): *i.* Castorimorpha Wood, 1955: Representada por sete espécies cursoriais e fossoriais e “camundongos com bolsa” (*sensu* REIG, 1984) os quais habitam de matas úmidas a formações arbustivas no extremo norte e noroeste do continente (ANDERSON, 2015; HAFNER, 2015); *ii.* Sciuromorpha Brandt, 1855: Agrupando 19 espécies de esquilos arborícolas onde uma distribui-se pela Floresta Atlântica e áreas florestadas nos limites do Cerrado e Caatinga e, as demais ocupam a Amazônia (VIVO & CARMIGNOTTO, 2015); *iii.* Hystricomorpha Brandt, 1855: Com 236 espécies, amplamente distribuídas na AS e com adaptações para explorar todas as fitofisionomias em diversos estratos altitudinais (exceto extremos perenamente congelados dos Andes) (PATTON, 2015a; EMMONS & FABRE, 2018; MACHADO *et al.*, 2018) e; *iv.* Myomorpha Brandt, 1855: Reúne espécies 393 espécies nativas da família Cricetidae G. Fischer, 1817 (subfamílias Neotominae Merriam 1894, Sigmodontinae Wagner 1843 e Tylomyinae Reig 1984) e 3 espécies introduzidas com a colonização européia (Murinae Illiger, 1811). Todas estas espécies possuem hábitos de vida, dietas e funções ecológicas bastante diversificadas e, somente não ocorrem em altitudes andinas extremas (ENGEL *et al.*, 1998; PATTON, 2015b; QUINTELA *et al.*, 2014; 2017; PARDIÑAS *et al.*, 2016, CHRISTOFF *et al.*, 2016). No Brasil os roedores compõem 38,6% da riqueza de mamíferos, com espécies registradas em todos os biomas: Mata Atlântica: 99 espécies; Amazônia: 93 espécies; Cerrado: 79 espécies; Caatinga: 35 espécies; Pantanal: 26 e; Pampa: 25 espécies (PAGLIA *et al.*, 2012; PATTON *et al.*, 2015; MACHADO *et al.*, 2018; QUINTELA *et al.*, 2014; 2017; PARDIÑAS *et al.*, 2016, CHRISTOFF *et al.*, 2016).

A história da chegada, diversificação e dispersão das linhagens de roedores na AS é interessante, principalmente porque: as origens das subordens estão associadas a diferentes períodos e locais no globo, fora da AS e o continente esteve isolado desde a separação da África no Cretáceo médio [entre 92 e 100 milhões de anos (Ma) até a formação do istmo do Panamá (entre 7 e 15Ma) (OSBORNE *et al.*, 2014; MONTES *et al.*, 2015). Parece bem estabelecido que a invasão de Sciuromorpha e Geomorpha tenha ocorrido a partir da América

do Norte (AN) após a completa conexão do istmo do Panamá (MARSHALL *et al.*, 1982; REIG, 1984; PEČNEROVÁ & MARTÍNKOVÁ, 2012), enquanto que os Murinae tenham sido introduzidos acidentalmente pelos europeus ao longo do processo de colonização iniciado no século XVI (CROSBY, 2011). Entretanto, a grande diversidade, ampla distribuição e adaptação a praticamente todos os ambientes vistas para os roedores histricognatos e cricetídeos da AS tem levado os pesquisadores a investigar hipóteses que advogam entre os cenários de uma colonização recente com rápidas dispersão e diversificação ou uma colonização num período em que a AS teoricamente estava isolada associada a dispersão e diversificação mais graduais (LAVOCAT, 1980; WOOD, 1980; REIG, 1984; WYSS *et al.*, 1993).

Atualmente três hipóteses são testadas visando explicar a origem e evolução dos histricognatos na AS (= Cavimorpha Wood, 1955 *sensu* VASSALLO & ANTENUCCI, 2015):

i. Origem norte-americana: Esta hipótese ampara-se em estudos morfológicos de crânios e dentes de espécies atuais e fósseis e, tem como principais defensores os paleontólogo Albert E. Wood (WOOD, 1949; 1959; 1962; 1975; 1980) e Bryan Patterson (WOOD & PATTERSON, 1959; PATTERSON & PASCUAL, 1968). Nesta hipótese os caviomorfos descenderiam de roedores Paramyidae, linhagem que exhibe “tendências histricomorfas” e é conhecida através de fósseis do Eoceno (55.8 até 33.9 Ma) da Europa e AN e, sobretudo, do Oligoceno da AN (33.9 à 23.03 Ma *sensu* COHEN *et al.*, 2013) (WOOD, 1949; 1959). PATTERSON & PASCUAL (1968) entendiam que o mais antigo caviomorfo seria *Platypittamys* do Eoceno (56 à 33.9Ma) do México. Assumindo isto, a invasão que teria dado origem aos caviomorfos na AS ocorrera pelo norte e as similaridades morfológicas adquiridas entre as formas sulamericanas e africanas seria produto de paralelismo (WOOD, 1959; HOFFSTETTER, 1972). Entretanto, esta hipótese vem sendo confrontada em torno de dois questionamentos principais e ainda persistentes: Como os primeiros roedores cruzaram o oceano no Eoceno uma vez que o istmo do Panamá não estava formado e os mais antigos fósseis de Cavimorpha foram registrados na AS para aquele período? Por que a AN não possui roedores Hystricomorpha em seu registro atual e fóssil, sendo que as poucas formas que ocorrem atualmente descendem de migrantes do Grande Intercambio Americano (GABI *sensu* MARSHALL *et al.*, 1982)? Para a responder a primeira questão SIMPSON (1978) argumenta sobre a ideia avanços episódicos e relativamente curtos de travessia transoceânica onde espécies as espécies “saltariam” entre ilhas em um período pré-istmo. Ante a segunda questão HOFFSTETTER (1976) reconhece: “... the lack of ‘transitional series of fossils is particularly

flagrant in the hypothesis of a filiation from the North American Paramyidae and Omomyidae, respectively, to the South American Caviomorpha and Platyrrhina”.

ii. Origem africana: Trabalhos em sistemática do paleontólogo René Lavocat (e.g. LAVOCAT, 1969; 1971) discutem próximas relações entre linhagens de histicognatos africanos e sulamericanos e, sugerem e sugerem que uma rota austral deve ter existido para a colonização da AS. Com o advento das metodologias em filogenia molecular do início do séc. XX a hipótese da origem africana retomou força com a sustentação de relações mais estreitas entre Caviomorpha e os africanos Phiomorpha e com a monofilia da linhagem sulamericana o que indica um provável único evento de invasão (e.g. HUCHON & DOUZERY, 2001; BLANGA-KANFI *et al.*, 2009; ROWE *et al.*, 2010; VOLOCH *et al.*, 2013). ROWE *et al.* (2010) e VOLOCH *et al.*, (2013) indicam que os caviomorfos separaram-se dos histicognatos africanos entre 55 e 43.3Ma e esta informação está em concordância com a data do fóssil mais antigo de um representante de Caviomorpha encontrado na AS: *Cachiyacuy* datado de 41Ma no Peru (ANTOINE *et al.*, 2012). Contudo, as críticas a esta hipótese concernem principalmente a rota e aos eventos que limitariam os antecessores histicognatos na superação dos estabelecida barreira oceânica (cerca de 1.700km) que se impunha entre os continentes no período do surgimento dos caviomorfos e da deposição dos mais antigos fósseis (JANIS, 1993; WOOD, 1980; MCKENNA, 1980; ROWE *et al.*, 2010; POUX *et al.*, 2006). Uma possível rota África-Antártica e posteriormente Antártica-AS pode esclarecer o ponto fraco da hipótese de Lavocat. VIZCAÍNO *et al.* (1998) propões que a Antártica teria sido um importante centro evolutivo para os marsupiais antes destes alcançarem a Austrália. Também é amplamente aceito que a Antártida manteve-se conectada com a AS e exibia grandes e densas florestas durante o Eoceno (56 à 33.9Ma) (VIZCAÍNO *et al.*, 1998; HOULE, 1999; DECONTO & POLLARD, 2003). HOULE (1999) compila uma série de dados paleoclimáticos, geológicos e fisiológicos de pequenas espécies atuais para sugerir que uma travessia marinha utilizando balsas de vegetação (em consonância com a hipótese do *rafting* de Alfred R. Wallace) entre a África e Antártica seria factível e em eventos únicos levaria: 8 dias a 50Ma; 11 dias a 40Ma ou; 15 dias a 30Ma. Entretanto, provas práticas sobre a presença de roedores ainda não foram encontradas e enormes dificuldades técnicas se impões na busca por fósseis no continente congelado (Marcelo A. Reguero, *pers. comm.*).

iii. Origem vicariante: Após anos de debate entre defensores das duas primeiras hipóteses e com o desenvolvimento de técnicas de análise molecular KUMAR & HEDGES (1998) surgem com uma nova hipótese que defende a antiguidade de Caviomorpha e suas

relações com linhagens de roedores africanos e, além disso, dispensa a necessidade de uma rota de deslocamento para a invasão da AS. Os autores aplicaram a metodologia de *molecular clock* para 658 genes nucleares de 207 espécies de vertebrados para verificar as dicotomias para as principais linhagens. Nesta abordagem, o surgimento dos roedores Hystricognathi teria ocorrido em $109 \pm 3.2\text{Ma}$, data anterior a separação da África e da América do Sul pelo Atlântico e, portanto, sem maiores barreiras para a dispersão da nova linhagem. Também MOUCHATY *et al.* (2001) empregando o genoma mitocondrial de uma espécie africana em sua análise verificou que esta divergira de uma espécie de caviomorpha entre 86 e 100Ma. Porém, as abordagens utilizadas são criticada por não considerar uma maior taxa de evolução gênica dos roedores quando comparada aos demais mamíferos (STEPPAN *et al.*, 2004). Sendo assim, a suposta antiguidade do grupo não encontra amparo em investigações filogenéticas mais específicas para Rodentia as quais apontam o período entre 59 e 52.8Ma como o mais antigo para surgimento dos histricognatos (HUCHON & DOUZERY, 2001; STEPPAN *et al.*, 2004; ROWE *et al.*, 2010; VOLOCH *et al.*, 2013).

Em relação aos cricetídeos registrados na AS, é bem estabelecido que descendem de linhagens que povoaram as Américas Central (AC) e do Norte (AN) e, que a colonização se deu pelo norte do continente (LEITE *et al.*, 2014; PATTON, 2015b). As histórias das subfamílias Neotominae e Tylomyinae atualmente parecem melhor resolvidas e dão conta de um ingresso tardio (pós formação do istmo do Panamá) e um modesto avanço no novo território restringindo suas distribuições ao extremo noroeste do continente (REIG, 1980; 1984; PATTON, 2015c). Também as épocas de origem das duas subfamílias parecem ser bem estabelecidas com Neotominae diferenciada entre 9.4 e 8.6Ma a partir de estirpe norte-americana (SLAUGHTER & UBELAKER, 1984; ENGEL *et al.*, 1998; PARADA *et al.*, 2013) e Tylominae, grupo-irmão de Sigmodontinae, com separação sugerida entre 16.2Ma e 20.9Ma (STEPPAN *et al.*, 2004; FABRE *et al.*, 2012; VILELA *et al.*, 2014) em região ainda não determinada (D'ELIA & PARDIÑAS, 2015). Mesmo tendo uma origem contemporânea no Oligoceno inicial com os tilomíneos, os sigmodontíneos destacam-se pela história de notável sucesso na colonização da AS. Extraordinários esforços em sistemática morfológica e cariotípica promovidos a partir do séc. XX buscaram organizar a enorme diversidade e tentar entender as relações de parentesco entre as espécies de roedores (*e.g.* THOMAS, 1909; HERSHKOVITZ, 1944; 1962; 1966; 1994; HOOPER & MUSSER, 1964; GARDNER & PATTON, 1976; REIG, 1972; 1980; 1984; CARLETON, 1980; VOSS, 1988; 1993; VOSS & CARLETON, 1993; STEPPAN, 1993; 1995; MUSSER *et al.*, 1998; PERCEQUILLO, 1998; 2003). Diante de fósseis

escassos, relativamente recentes e, em grande parte, procedentes das mesmas regiões da AS (PARDIÑAS *et al.*, 2002) o reconhecimento de linhagens basais e a avaliação de hipóteses biogeográficas de sigmodontinae se mostrava uma tarefa especialmente desafiadora. Mas com a implementação dos métodos que utilizavam os genes como fonte de informação, no início dos anos 90, as propostas de filogenia e os grupamentos taxonômicos passaram a ser testadas levando a um maior consenso a respeito da organização da diversidade de Sigmodontinae (DICKERMAN, 1992; SMITH & PATTON, 1993; 1999; ENGEL *et al.*, 1998; D'ELIA, 2000; WEKSLER *et al.*, 2003; D'ELIA *et al.*, 2006; LEITE *et al.*, 2014).

Até muito recentemente era amplamente aceito que conexão por terra entre AC e AS teria completado-se entre Plioceno final e Pleistoceno inicial ou, entre 4 e 2.5Ma (SIMPSON, 1950; JACKSON & O'DEA 2013). Sob este paradigma, semelhante ao que ocorria com os estudos dos histicognatos, duas hipóteses vinham concorrendo na tentativa de reconhecer as antiguidades da origem de Sigmodontinae e da colonização da linhagem na AS:

Chegada posterior a formação do istmo - Plioceno final (após 4Ma): Esta hipótese é extremamente conservadora e ampara-se principalmente na idade dos fósseis mais antigos de três gêneros de Cricetidae registrados na AS para o Montehermosan (entre 6.8 e 4Ma) e nos indicativos geológicos vigentes que datavam a completa conexão entre as Américas (PATTERSON & PASCUAL, 1968). Esta obediência aos mencionados critérios rechaçava a possibilidade do uso de inferências indiretas que indicassem um maior fluxo entre linhagem do norte e do sul antes de 4Ma e, principalmente, que oferecesse uma explicação mais gradual para a formação da diversidade e adaptação dos cricetideos. Isto fica bastante evidente nas críticas a hipótese de Philip Hershkovitz (discutida logo mais) feitas em por PATTERSON & PASCUAL (1968: 440): “*Unlike him [Hershkovitz], we believe that it had no land connection to the south until the end of Tertiary, and that it was there [região tropical da AN] and not in unknown area of South America that many of pleistocene immigrants or their antecessors lived. The Tertiary faunal record in both continents, we repeat, permits no other conclusions. [...] Upon completion of the bridge the invaders that crossed it early would have had some 3 million years in which to become adapted to their various niches and habitats - and that was surely time enough.*”. Além dos paleontólogos Bryan Patterson e Rosendo Pascual, também defendia essa hipótese o renomado paleontólogo George G. Simpson (e. g. SIMPSON, 1940; 1950; 1969) que sugeria ainda a porção tropical da AN como um importante centro de diversificação. Esta última ideia também era trabalhada por quem divergia de PATTERSON & PASCUAL (1968) e entendia que 3Ma seria tempo insuficiente pra produzir a enorme

diversidade de Sigmodontinae desenvolvida somente após a invasão da AS. Dessa forma, alguns trabalhos sugeriam a hipótese de diversificação *ex situ* onde as principais linhagens teriam surgido na AC e ingressado na AS entre 7 e 4 Ma navegando por uma estreita faixa de mar do canal Bolívar ou por via terrestre durante um evento de baixa oceânica (*Messian Low*) (e. g. MARSHALL, 1979; JACOBS & LINDSAY, 1984).

Chegada anterior a formação do istmo - Oligoceno/Mioceno (entre 20.4 e 27.8Ma): HERSHKOVITZ (1966) reconhece a antiguidade da linhagem Cricetidae na AN [baseada em fósseis do Oligoceno (33.9 à 23Ma)] e a relativa pouca idade dos mais antigos fósseis de Cricetidae na AS [por pertencerem a formação Monte Hermoso podem ser associados ao Plioceno inicial ou, entre 5.3–3.6Ma em TOMASSINI *et al.*, (2013)]. Além disso, os fósseis sulamericanos pertenciam a gêneros vivos (*Auliscomys* e *Necromys*), portanto, linhagens derivadas que taxonomicamente tinham maior relevância no estudo de espécies relacionados (REIG, 1978). Na lacuna de no mínimo 17.7Ma entre um ponto inicial (fósseis de “Cricetinae” norte-americanos) e um final (enorme diversidade em linhagem monofilética), não existiam como provas práticas da evolução de Sigmodontinae, porém, estavam disponíveis alguns fósseis de outros grupos de vertebrados cujas as origens estariam ligadas a AN ou a AS e, os quais haviam sido encontrados ao longo das Américas em diferentes períodos (SAVAGE, 1974). Durante os anos 60 o mastozoólogo Philip Hershkovitz (e.g. HERSHKOVITZ, 1966; 1969) amadureceu sua hipótese enquanto reconhecia e organizava os registros de fósseis em grupos (os quais chamava de *strata*). Desta forma o autor, concluiu que havia deslocamento das linhagens de mamíferos em ambos os sentidos, N para S e S para N, ao longo do Oligoceno e Mioceno inicial, contrariando a ideia do GABI ter ocorrido em um período restrito e contemporâneo a completude da conexão feita pelo istmo do Panamá (SAVAGE, 1974). O papel na diversificação e biogeografia das linhagens de vertebrados na AC no período pré-istmo são sintetizados por Hershkovitz em 1966: 729 “... *Middle America must have served variously as a transition zone, a center of evolution and a staging area*”. E, prossegue o autor justificando a possibilidade das travessias marinhas admitidas também por SIMPSON (1950): “*Spread into South America was accomplished by means of over-water movements, i. e. island hopping and waifing, by swimming or fording; or passively, by shifting land connections or cutoffs.*”.

Nas últimas três décadas, graças a importantes avanços na metodologia de análises moleculares e de estimativas de tempo de divergência através de relógio molecular (entre outros métodos) e nos estudos geológicos relacionados a conexão entre as Américas, as

questões relacionadas a origem, diferenciação e biogeografia de Sigmodontinae passaram a suportar a hipótese de origens mais antigas e diversificação mais gradual *in situ*, ou seja, autóctones da AS. MACHADO *et al.* (2013) reconhece as datas de diversificação de uma série de gêneros de Oryzomini entre 3.8 e 1.5Ma. MONTES (2007) verifica que *Akodon* teria divergido de *Necromys* entre 4.2 e 3.6Ma devido a fatores orogênicos, glaciações e mudanças de vegetação. STEPPAN *et al.* (2004) e ALMEIDA *et al.* (2007) concordam com o surgimento do gênero campestre *Calomys* entre 5.9 e 3.7Ma quando os Andes atingem seu máximo soerguimento e desencadeiam o surgimento um corredor de fitofisionomias abertas ligando campos do norte e do sul da Amazônia. Como estes trabalhos, outros neste século procuraram, além de estabelecer as relações filogenéticas, datar as dicotomias dos táxons (*e. g.* RODRÍGUEZ-SERRANO *et al.*, 2008; PALMA *et al.*, 2010; FABRE *et al.*, 2012; PARADA *et al.*, 2013) compondo um contexto desconcertante a hipótese de invasão centrada no Plioceno final. Apenas a poucos anos os paradigma geológico da cronologia de eventos que levaram a conexão entre as Américas vem sendo revisado e novos dados sugerem que entre 27.8 e 20.4 a separação marinha chegou a apenas 200Km e entre 15 e 12Ma a conexão já estar concluída (MONTES *et al.*, 2012a; 2012b; 2015; COATES & STALLARD, 2013).

Como demonstrado, houve significativos avanços no conhecimento da história evolutiva e biogeográfica dos roedores na AS. No entanto, há muito que se avançar e entre as lacunas existentes, o contexto ambiental e a riqueza dos pequenos roedores do Holoceno na região sul da AS, bem como sua influência no contexto atual através das mudanças paleoambientais nos últimos milênios ainda está em aberto. Esses são os objetivos gerais desse trabalho na tentativa de melhorar nosso conhecimento sobre a fauna dos pequenos roedores em um período extremamente importante da história geológica, o Holoceno, que testemunhou o final da extinção da megafauna e importantes mudanças na composição e distribuição das comunidades de pequenos mamíferos na América do Sul (QUATROCCHIO *et al.*, 2008; HUBBE *et al.*, 2013).

Potencial informativo dos remanescentes de roedores: diversidade e habitats atuais e pretéritos

A necessidade de obter e assimilar recursos alimentares específicos reflete-se em adaptações dentárias e cranianas que são frequentemente os principais objetos de estudo em abordagens taxonômicas (HERSHKOVITZ, 1967; LANDRY JR., 1999; BERTRAND, *et al.*, 2012). Estas adaptações dentárias e cranianas dos grupos atuais têm sido fundamentais na

estruturação de hipóteses de classificação, bem como da acerca da história cladogenética e biogeográfica dos roedores (HOOPER, 1957; HERSHKOVITZ, 1962; 1993). Refinar tais hipóteses em uma larga escala temporal é uma tarefa extremamente difícil uma vez que demandaria a disponibilidade um vasto registro fossilífero como ocorre para outros grupos de grandes vertebrados (*e. g.* MATTHEW, 1926; TEDFORD *et al.*, 2009). No entanto, a preservação de partes de pequenos vertebrados ao longo de milhares de anos é um evento raro já que demanda uma série de fatores que privilegiem a conservação (*e.g.* rápido soterramento, baixa umidade, pH neutro ou pouco alcalino do solo), enquanto fatores negativos precisam ser mínimos ou inexistentes (*e. g.* solos ácidos e/ou com muita matéria orgânica, alta umidade, calor, bioturbação) (ANDREWS, 1990; 1997). O interior de cavernas, grutas e abrigos sob rocha são ambientes bastante favoráveis para formação deste tipo de registro, pois oferecem as melhores condições para a preservação de remanescentes biológicos (ANDREWS, 1997).

Em 1835, Peter Wilhelm Lund foi o pioneiro na estudo de materiais preservado em cavernas na América do Sul (PAULA-COUTO, 1950). Durante 10 anos Lund coletou em Lagoa Santa, Minas Gerais mais de 12.000 fósseis de 149 espécies entre os quais estavam 19 gêneros e 32 espécies extintas (LUNA FILHO, 2007). Suas coleções foram enviadas para a Dinamarca onde foram estudadas por inúmeros pesquisadores, mais notadamente Herluf Winge, que identificou e descreveu dezenas de espécies de mamíferos (WINGE, 1887). Lund reuniu fósseis de grutas ou “lapas” e colecionou inúmeros espécimes vivos (buscando comparar a fauna pretérita com a fauna atual, um importante aspecto conceitual e metodológico). Peter Lund descreveu dezenas de espécies, sugeriu pela primeira vez a contemporaneidade do homem com a megafauna, fomentou a pesquisa de naturalistas de diversas áreas e pôs o Brasil no cenário da Zoologia e Paleontologia mundial (PAULA-COUTO, 1950; HERMANN *et al.* 1998). Lund também contribuiu também para a Arqueologia com os achados de fósseis humanos da “raça de Lagoa Santa” e chamou a atenção para a aproximação que deveria haver entre zoólogos e arqueólogos no estudo de remanescentes biológicos em cavernas e demais habitações humanas pré-históricas (MORENO-GARCIA *et al.*, 2003; LUNA FILHO, 2007).

Nos anos 70 a arqueologia passou por uma “revitalização” passando a ter maior diálogo com linhas científicas biológicas (*e.g.* paleontologia, zoologia, botânica) na tentativa de responder as questões relacionadas às interações ecológicas do homem pré-histórico (ROSA, 2008; PEREZ, 2009). Nessa linha, STAHL (1996) reuniu conhecimentos sobre tafonomia e biologia de presas e predadores no intuito de fornecer a arqueólogos um

embasamento para interpretações de contextos ambientais pretéritos por meio da investigação de remanescentes de pequenos vertebrados, do reconhecimento de padrões em amostras e de características específicas de espécimes. Sob essa nova perspectiva surge a Zooarqueologia, para dar uma melhor compreensão das relações humanas com o ambiente a partir de relictos de fauna associados aos sítios arqueológicos (REITZ & WING, 2001). Esta nova linha passa também a dar importante aporte de material para estudos em taxonomia, filogeografia e paleoecologia (e.g. PADIÑAS *et al.*, 2002; RODRIGUES, 2008; PEREZ, 2009; FERNÁNDEZ *et al.*, 2012; HADLER *et al.*, 2013; TETA *et al.*, 2013, 2014).

Com a maior colaboração entre arqueólogos e zoólogos houve um aumento na disponibilidade de fósseis e semi-fósseis de pequenos mamíferos sul-americanos coletados em todos os países na América do Sul, sobretudo, na Argentina. Apesar da representatividade territorial do Brasil, poucos sítios fossilíferos de pequenos vertebrados foram encontrados e poucos são os espécimes pretéritos de pequenos vertebrados disponíveis para estudo (PARDIÑAS *et al.*, 2002). No Brasil, fósseis e semi-fósseis de pequenos roedores foram encontrados em cavernas de Lagoa Santa, MG (WINGE, 1887; PAULA-COUTO, 1950, 1951), em barrancas de rios do oeste da Amazônia (FRAILEY, 1986; COZZUOL, 2006; KERBER & RIBEIRO, 2011), em São Raimundo Nonato, PI (GUÉRIN *et al.*, 2002), em Parauapebas, PA (QUEIRÓZ & CARVALHO, 2008), no Parque Nacional do Ubajara, CE (OLIVEIRA, 2010; OLIVEIRA *et al.*, 2013), na Ilha de Fernando de Noronha, PE (CARLETON & OLSON, 1999), em Carnauba Dantas, RN (QUEIRÓZ & CARVALHO, 2008), na Formação Tremembé e Vale do Ribeira, SP (VUCETICH & RIBEIRO, 2003; CASTRO & LANGER, 2011), em cavernas na Serra da Mesa e sítios arqueológicos em Goiás (SCHMITZ *et al.*, 1989; SALLES *et al.*, 1999), na Serra da Bodoquena, MS (SALLES *et al.*, 2006), nas margens dos Rios Quaraí, Chuí e Arroio Touro Passo, RS (OLIVEIRA, 1992a; Milder, 2000; UBILLA *et al.*, 2008; KERBER & OLIVEIRA, 2008; KERBER *et al.*, 2014), na praia de Concheiros em Santa Vitória do Palmar, RS (BUCHMANN, 1994; RODRIGUES & FERIGOLO, 2004) e em abrigos sob rocha da Serra Gaúcha e alto Rio dos Sinos, RS (HADLER *et al.*, 2008, 2013; RODRIGUES, 2008; ROTH *et al.*, 2008; JACOBUS & ROSA, 2013). Algumas dessas amostras foram exploradas mais profundamente na busca de informações que ajudassem a compreender as mudanças climáticas e ambientais do final do Pleistoceno e Holoceno (e.g. RODRIGUES, 2008; HADLER *et al.*, 2013).

Trabalhando com semi-fósseis de roedores Hystricomorpha (oito táxons), marsupiais (sete táxons) e morcegos (oito táxons) RODRIGUES (2008) e HADLER *et al.* (2013) apresentaram uma hipótese de evolução ambiental congruente com a proposta por trabalhos

palinológicos mais recentes que relatam um Holoceno inicial e médio mais úmido e que já apresentava elementos associados a Floresta Atlântica provalvemente compondo uma paisagem em mosaico com campos predominantes (LEAL & LORSCHETER, 2007; MACEDO, 2009). Grande concordância também foi obtida quanto ao início da expansão das florestas associadas ao aumento de precipitações e maiores médias de temperaturas. Ambas as abordagens, palinológica e zoológica, identificaram uma expansão da Mata Atlântica sobre áreas de campos a cerca de 3.000 anos A.P. e determinaram que estas áreas de floresta ainda estariam se expandindo na região não fosse pela interferência antrópica (BEHLING, 2002; RODRIGUES, 2008; LEAL & LORSCHETER, 2007; MACEDO, 2009). Tais interpretações foram possíveis devido a estreita relação que muitos táxons de pequenos mamíferos possuem com certos habitats e condições ambientais, o que faz deles excelentes bioindicadores (CHRISTOFF *et al.*, 2009).

A abordagem multidisciplinar é a melhor forma de estudo dos paleoambientes e para o entendimento da sua evolução (ANDREWS, 1990; STAHL, 1996; QUATTROCCHIO *et al.* 2008; VOGLINO & PARDIÑAS, 2005). Estudos da paleofauna de pequenos mamíferos, quando aliados aos resultados de outros campos de pesquisa (e.g. palinologia, antracologia, sedimentologia) contribuem para compor o cenário paleoambiental de um período, sobretudo, quando se encontra remanescentes de espécies viventes, cuja ecologia é conhecida (MORENO-GARCIA *et al.*, 2003; PEREZ, 2009; BLOIS *et al.*, 2010). Além das adaptações relacionadas a alimentação, as diferentes espécies de roedores possuem uma série de características discretas evolutivamente selecionadas que refletem exploração de distintos nichos ecológicos (CHRISTOFF *et al.*, 2009), permitindo que várias espécies desta ordem co-existam em um mesmo habitat (SCHOENER, 1974; MALCOLM, 1995). A coexistência de espécies animais é possibilitada por fatores como: disponibilidade e tipos de recursos (MALCOLM, 1995; PINOTTI, *et al.*, 2011), estruturação vegetal e heterogeneidade ambiental (PIANKA, 1973; SCHOENER, 1974; FONSECA, 1989) e período de atividade (TICHER & ASHKENAZI, 1995). Sendo assim, ao assumirmos a similaridade entre demandas e associações ecológicas entre as espécies atuais e as espécies pretéritas proximamente relacionadas é possível o estabelecimento de uma série de hipóteses sobre antigas fitofisionomias e relações paleoambientais (RODRIGUES, 2008; HADLER *et al.*, 2008). Sendo a vegetação “o espelho do clima” (RAMBO, 1956), também é possível propor cenários paleoclimáticos a partir do estudo ecológico de espécies presentes em registros fósseis.

Além do simples registro de espécies (riqueza) também a composição da amostra é informativa e fatores como uniformidade (e.g. BLOIS *et al.*, 2010), abundância (e.g. FERNÁNDEZ *et al.*, 2012) e extinções podem ser bastante informativos (e.g. QUATTROCCHIO *et al.* 2008). As congruências temporais entre as oscilações na composição de comunidades de pequenos roedores e os registros que marcam mudanças paleoambientais reforçam interpretações e calibram os fenômenos no tempo (BLOIS *et al.*; 2010; FERNÁNDEZ *et al.*, 2012). Distúrbios ambientais fazem as densidades populacionais flutuarem agregando risco à capacidade de manutenção das populações (PIMM *et al.*, 1988). Espécies menores são associadas a taxas de crescimento (r) que lhes confere alta capacidade de recuperação demográfica. Tal estratégia confere vantagens contra a extinção apenas em altas densidades populacionais: espécies maiores possuem baixo r e menor capacidade de repovoamento, mas apresentam uma maior expectativa de vida e isto confere a suas populações melhor capacidade de resistir a períodos adversos maiores mesmo em baixas densidades (PIMM *et al.*, 1988). Portanto, extinções de pequenos mamíferos marcam eventos muito rápidos e/ou pontuais de alterações ambientais e na rede de interações com outros organismos desde que aqueles tenham sido severos o bastante para afetar criticamente suas densidades populacionais (LIDICKER JR., 1966; VUCETICH *et al.*, 2005).

Este potencial informativo que remanescentes de roedores podem fornecer passou a ser mais explorado na Europa, na década de 70 (e.g. CHALINE, 1972). O estudo das faunas de pequenos mamíferos tem ajudado a compreender, por exemplo, os períodos de chegada e os impactos humanos gerados pela instalação de colônias e da implantação de atividades agropastoris (VIGNE & VALLADAS, 1996; MORENO-GARCIA *et al.*, 2003). Na América do Sul, trabalhos de investigação de vestígios de pequenos mamíferos no intuito de compreender mudanças ambientais aparecem no final dos anos 80 e difundem-se nos anos 90 fornecendo cenários para diferentes regiões do continente (TONNI *et al.*, 1988; PARDIÑAS *et al.*, 1991; PARDIÑAS & LEZCANO, 1995). A inclusão de roedores em estudos paleoambientais sulamericanos já possibilitou, por exemplo, a identificação de períodos de transição entre climas temperados e áridos para condições úmidas no Pampa (GOMES *et al.*, 1999; VOGLINO & PARDIÑAS, 2005), migrações sulinas de táxons possibilitadas por pulsos quentes (VUCETICH *et al.*, 2005) e a descrição áreas ecotonais bastante sensíveis a oscilações climáticas (QUATTROCCHIO *et al.*, 2008). No Brasil, estudos desta natureza são escassos e os que existem são bastante recentes. Destacam-se os trabalhos de RODRIGUES (2008) e HADLER *et al.* (2013) que buscaram uma análise mais profunda da fauna de pequenos e inferiram cenários

fitofisionômicos e períodos de transições climáticas a partir de dados de pólen com as mudanças nos registros de quirópteros, pequenos marsupiais e pequenos roedores Hystricomorpha. Além das interpretações paleoambientais, HADLER *et al.* (2008) e RODRIGUES (2008) identificaram diversas espécies entre crânios e dentes retiradas do sítio RS-S-327, denominado “Sangão”. Dentre as descobertas, destacamos as presenças de: a) *Dicolpomys fossor*, espécie extinta com registro também em Lagoa Santa, MG. No RS seus registros ocorrem em níveis artificiais de escavação (NAE) com mais de 7.390 A.P. até o NAE mais superior e; b) *Clyomys riograndensis*, também extinto e descrito pela primeira vez para este sítio, que foi encontrada entre 8.800 A.P. até um período posterior a 3.730 A.P. ROTH *et al.* (2008) identificou quatro táxons para o sítio RS-S-395 “Deobaldino Marques”: *Phyllomys* sp., *Euryzygomatomys* sp., *Dicolpomys* aff. *fossor* e *Holochilus* sp. Além destes registros, existem muitos outros fragmentos de roedores sigmodontíneos (e.g. *Oxymycterus* sp., *Calomys* sp., Oryzomyini indeterminados, Akodontini indeterminados) que carecem de melhor análise e são vistos neste trabalho. Trabalhos que considerem comunidades de sigmodontíneos pretéritos para avaliação de mudanças paleoambientais não estão disponíveis no Brasil (DUTRA, 2012).

Testemunhos da fauna de roedores vem sendo investigados nos últimos anos por uma nova abordagem que certamente trará grandes avanços no entendimento das relações filogenéticas e dispersões dos táxons na AS: a abordagem molecular (HADLY *et al.*, 2003, 2004; CHAN *et al.*, 2005; BRACE *et al.*, 2015). Relacionamentos filogenéticos vem sendo utilizados para inferir histórias de dispersão das espécies (e.g. HADLY *et al.*, 2003; MACHADO *et al.*, 2013; CHIQUITO *et al.*, 2014; DALAPICOLLA, 2014) e para testar modelos de mudanças ambientais e climáticas (ex. HADLY *et al.*, 2004; THOMÉ *et al.*, 2010; TONINI *et al.*, 2013). O desenvolvimento de técnicas de extração de aDNA da última década têm obtido sucesso na recuperação de informações moleculares (HOFREITER *et al.*, 2002; HADLY *et al.*, 2003, 2004; CHAN *et al.*, 2005; BRACE *et al.*, 2015) permitindo o acesso a sequências e proporciona uma oportunidade impar de investigação da evolução das linhagens (CHAN *et al.*, 2005). Estudos filogenéticos que incorporam aDNA proporcionam também uma maior resolução da dinâmica populacional e maior compreensão das relações biogeográficas permitindo investigar se os padrões de distribuição são resultados de respostas as mudanças ambientais de populações pretéritas (MATISOO-SMITH *et al.*, 1997; HADLY *et al.*, 2004; CHAN *et al.*, 2005).

Formações campestres foram predominantes no sul do Brasil (BEHLING, 2002), contudo, as condições climáticas existentes nessa primeira fase do Holoceno ainda são

discutidas. BEHLING (2002) e BEHLING *et al.* (2004) sugerem que essas formações abertas são reflexo de um clima frio e seco que teria predominado até cerca de 5000 AP. Entretanto, LEAL & LORSCHETER (2007) e MACEDO (2009) registram elementos florísticos associado a Mata Atlântica no Holoceno inicial inferindo condições úmidas já a cerca de 8800 AP com predominância destas a partir de 6000 AP. A avaliação das proximidades filogenéticas de espécies de área aberta (em teoria habitantes mais antigos da região sul) ajuda a inferir direcionamento de dispersão e fluxo gênico (THOMÉ *et al.*, 2010). Acredito que sob a abordagem de HADLY *et al.*, 2003 que integra dados de aDNA, demandas ambientais dos táxons e as informações palinológicas sobre as mudanças ambientais seja possível produzir uma hipótese consensual sobre a evolução biológica e climática para o Holoceno no nordeste do RS.

Apresentação da tese: objetivos gerais e estrutura do trabalho

Nesta pesquisa pretendo contribuir com o conhecimento sobre a fauna holocênica de roedores do nordeste do Rio Grande do Sul, avançando um pouco mais com relação ao que foi construído por HADLER *et al.* (2008, 2013, 2016), RODRIGUES (2008), ROTH *et al.* (2008) e STUTZ (2016) na região. Meus objetivos principais foram: *i.* Descrever a diversidade de pequenos roedores e a diversidade de habitats ao longo dos últimos 6.200 anos; *ii.* Utilizar as diferentes assembléias de espécies ao longo desta escala temporal para estabelecer cenários paleoclimáticos e; Avaliar diferenças crânio-dentárias entre *Pseudoryzomys simplex* de populações atuais e extintas do sul do Brasil. O trabalho tem por objeto amostras (fragmentos ósseos e dentes) de comunidades pretéritas de pequenos roedores de dois abrigos sob rocha no nordeste do RS e partes de sínclínio da mesma fauna obtidos de egagrópilos da coruja *Tyto furcata* do mesmo contexto regional.

Duas questões centrais nortearam a pesquisas desde sua concepção: Qual foi a diversidade de pequenos roedores (< 1Kg) que habitaram a região leste da transição Pampa - Mata Atlântica, no RS, ao longo do Holoceno? E, é possível verificar evidências das mudanças climáticas apontadas por trabalhos polínicos na composição das comunidades de pequenos roedores ou até mesmo em mudanças na morfologia de táxons, mesmo em poucos milhares de anos? Destas questões maiores, algumas hipóteses para tentar responde-las surgiram e estas foram trabalhadas em quatro capítulos:

Capítulo 1 – Este é um capítulo de caracterização atual e holocênica da área de estudo. Compilo o atual status do conhecimento a respeito da formação do relevo e, dos

desenvolvimentos do clima e das formações fitofisionômicas. Como contribuição inédita, realizei coletas de solo nos terrenos baixos do montante da bacia do rio dos Sinos para análises isotópicas das variações do $\delta^{13}\text{C}$. A maior ou menor abundância de isótopo ^{13}C no solo tem relação direta com a predominância de deposição de matéria orgânica de plantas com fotossíntese C3 ou C4. Portanto, o objetivo destas análises foi verificar as oscilações dos sinais isotópicos para então inferir períodos de menores ou maiores relevâncias no ambiente de: - plantas C4 (principalmente Poacea campestres) associadas a climas que provocam maiores taxas de fotorespiração (climas quentes, secos ou não) as quais acabam enriquecendo o solo em isótopos ^{13}C e; - plantas C3 (herbáceas, lenhosas, pteridófitas, etc) as quais prosperam em climas de temperaturas amenas e sem deficiência hídrica. Seguindo trabalhos polínicos disponíveis para o NE do RS (e. g. BEHLING, 2002; LEAL & LORSCHTEITER, 2007) era esperado que a primeira metade do Holoceno fosse dominada por campos como reflexo de menores pluviometrias e marcadas estações secas e, na segunda metade víssemos uma melhoria climática que desencadearia o avanço das florestas do bioma Atlântico.

Capítulo 2 – Neste capítulo descrevo e analiso as amostras faunísticas obtidas a partir do resgate de depósitos ósseos de dois abrigos sob rocha e a partir de egagrópilos de corujas coletados em sete localidades. Amostras encontradas nos abrigos sob rocha apresentaram datas do Holoceno médio (6.218 anos AP) até o final do Holoceno tardio (1.394 anos AP). Os fragmentos cranianos, mandíbulas e dentes de pequenos roedores foram taxonomicamente identificados e comunidades foram reconhecidas para os períodos: *i.* De 6.218 a 5.466; *ii.* De 6.285 a 3.850; *iii.* De 3.831 a 3370 e; *iv.* De 2.997 a 1.394 anos AP. Organizei também as amostras de ossos de pós crânio para reconhecer os tamanhos das presas e demais características que me permitissem associar a formação dos depósitos a um ou mais predadores.

As principais ideias pré-concebidas relacionadas a amostra pretérita eram: *i.* Até a metade do Holoceno haveria a predominância de espécies campestres como *Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Cavia* spp. e *Necromys lasiurus*, a partir dos 5.000 anos surgiriam no registro espécies associadas a ambientes úmidos (e. g. *Holochilus vulpinus* e *Oxymycterus nasutus*) e espécies florestais apareceriam após 3.000 anos. Estes registros idealizados estariam em concordância com os cenários paleoambientais e paleoecológicos disponíveis e que indicam que a primeira metade do Holoceno seria de clima mais seco e dominado por campos e a partir de 5.000 anos ocorreria maior aporte de umidade e início do avanço das formações atlânticas que culminariam a partir de 3.000 anos; *ii.* Imaginava encontrar entre os

registros pretéritos apenas espécies já conhecidas para o sul do Brasil e, eventuais novos registros locais como *Reithrodon typicus* (hoje só conhecido para campos do extremo sul do Brasil e Uruguai) e uma frequência maior de espécies raras as quais poderiam se apresentar em maiores abundâncias nos antigos ambientes sem nenhum impacto humano (*e. g. Bibimys labiosus* e *Wilfredomys oenax*); *iii.* As expectativas iniciais eram de encontrar cerca de 20 espécies de sigmodontíneos que ocorrem hoje na transição Pampa - Mata Atlântica e mais alguns histicognatos que haviam sido a pouco descritos para a região de estudo; *iv.* o tipo de amostra e características da deposição sempre sugeriram que o acúmulo ósseo no interior dos abrigos sob rocha ocorrera pela atividade de corujas *Tyto furcata*.

As coletas de egagrópios de *T. furcata* tinham por objetivo permitir o reconhecimento rápido da riqueza de pequenos roedores vivos hoje no entorno dos abrigos sob rocha. A formação de uma lista de riqueza atual para a área de estudo foi complementada pela busca em coleção científica por coletas e pela pesquisa bibliográfica. Acreditando que as amostras pretéritas também foram formadas por corujas, a coleta de restos de alimentação de corujas atuais iria me permitir compor uma amostra o mais comparável possível a qual traria em si as preferências ecológicas e etológicas de predador (*i. e.* tamanhos de presa, espécies preferenciais, habitats mais explorados para encontrar certos tipos de presa, conservação diferencial de certos ossos após a digestão). Portanto, além de ajudar a conhecer a riqueza atual, a análise dos egagrópios me daria referenciais para argumentar a favor (ou contra) a hipótese de corujas terem incorporado ossos de roedores em contextos arqueológicos. O reconhecimento da riqueza atual na região de estudo foi complementado com a incorporação de registros de espécies presente em bibliografias e com a pesquisa por espécimes coletados no nordeste do RS tombados em coleção científica.

Por fim, procurei saber o quão eficiente é a amostragem que corujas *Tyto* fazem dos ambientes onde caçam. Ou seja, a abrangência territorial de certos tipos de habitats (*e. g.* florestas, campos, banhados), no território de caça, possuem influência na presença e abundância das presas que utilizam aqueles habitats? Investigando esta questão, tinha a intenção de saber até onde é possível realizar reconstruções ambientais tendo por base apenas o conhecimento da diversidade de presas em egagrópios ou depósitos ósseos realizados por corujas. A bastante tempo se conhece a preferência de titonídeos por buscarem recursos em áreas abertas (ERRINGTON, 1932) então, supunha inicialmente que espécies de campos dominariam a amostra independentemente do tamanho que as áreas abertas se apresentassem nos territórios de caça das corujas. Por outro lado, trabalhos que estudam a dieta também

atribuem as corujas comportamento oportunista (BUENO & MOTTA-JUNIOR, 2008) e relatam que elas caçam certos tipos de presas conforme suas ofertas no ambiente. Impondo-se a postura oportunista, seria possível encontrar relações entre as abundâncias das presas e mudanças (qualitativas ou quantitativas) nos habitats que àquelas espécies de presas exigem. Por sua vez, entender essas relações das corujas entre “configuração dos habitats nos territórios de caça” *versus* “habitat das espécies mais abundantes efetivamente consumidas” poderia trazer a luz interpretações ecológicas relevantes para ser aplicadas em reconstruções paleoambientais a partir de paleofauna.

Capítulo 3 – Dados isotópicos foram apresentados e discutidos no Capítulo 1, dados a respeito da fauna de roedores de abrigos sob rocha foram tema do Capítulo 2 e neste capítulo 3, re-organizo e re-analizo os dados de uma amostra de pólen coletadas no montante da bacia do rio dos Sinos por MACEDO (2009). Dispondo dos resultados das oscilações isotópicas e das mudanças nas abundâncias das espécies de roedores e de plantas realizo uma interpretação integrada das três abordagens para apresentar uma hipótese sobre as mudanças climáticas e fitofisionômicas para a bacia do Rio dos Sinos, RS. Uma vez que “a vegetação é o espelho do clima” (RAMBO, 1956) e esta possui influência direta sobre a composição isotópica do solo e viabiliza (ou não) a vida de uma série de espécies animais, é esperado que o estabelecimento de condições climáticas gerem efeitos/ oscilações nos resultados das três abordagens. Ou ainda, a identificação de mudanças em fatores climáticos feitas para um período, através de uma das abordagens, deveria ser detectada também nos resultados dos estudos dos outros dois paleoregistros (proxies). De certa forma, os resultados obtidos por duas abordagens atestariam as interpretações realizadas a partir dos resultados da terceira abordagem.

Publicações disponíveis em palinologia (Anexo 3) que discutem resultados de trabalhos com amostras de turfeiras também do nordeste do RS são considerados também nas discussões deste capítulo. As conclusões desses trabalhos são consideradas e comparadas com as conclusões advindas dos resultados inéditos deste capítulo e assim, tento compreender em maior foco como evoluíram clima e paisagem ao longo dos últimos 8000 anos.

Capítulo 4 – No último capítulo me ateno a estudar a morfologia craniana e dentária da espécie mais abundante da amostra pretérita e que, repentinamente, se extinguiu do sul do Brasil: *Pseudoryzomys simplex*. Utilizo as metodologias de morfometrias linear e geométrica para avaliar possíveis diferenças em partes ainda preservadas do sínclânio e na forma dos molares entre as populações viventes e as extintas. Mesmos sutis diferenças da área de maceração (região oclusal) dos molares de espécies herbívoras podem indicar melhor ou pior

adaptação ao consumo de plantas mais duras, fibrosas ou que contenham partículas abrasivas (LAZZARI *et al.*, 2008; CANO *et al.*, 2013; KIMURA *et al.*, 2013). Diferenças sutis nas formas dos dentes associadas a diferenças em características cranianas tem sido usualmente utilizadas para descrever novas espécies, a partir de remanescentes que muitas vezes não tem muito mais que pouco milhares de anos. Sob uma visão paleontológica, onde a distância temporal entre o fóssil o representante vivo mais próximo é de centena de milhares ou milhões de anos é parcimonioso assumir que os remanescentes tenham pertencido a entidades taxonômicas distintas. Contudo, tratando-se de remanescentes relativamente recentes, me parece que uma visão neontológica da taxonomia precisa ainda ser considerada e, ao final do capítulo, aprofundo um pouco mais sobre razões deste ponto de vista.

1 ABRIGOS SOB ROCHA DO ALTO RIO DOS SINOS: CONTEXTO AMBIENTAL E PALEOAMBIENTAL

Resumo

Aqui descrevo características atuais e holocênica da área de estudo. Compilei o status do conhecimento a respeito da formação do relevo e, dos desenvolvimentos do clima e das formações fitofisionômicas. Realizei coletas de solo nos terrenos baixos do montante da bacia do rio dos Sinos para análises isotópicas das variações do $\delta^{13}\text{C}$ e apresentar dados inéditos sobre a variação isotópica proveniente da matéria orgânica preservada no solo de 8.801 anos AP até o presente. A maior ou menor abundância de isótopo ^{13}C no solo tem relação direta com a predominância de deposição de matéria orgânica de plantas com fotossíntese C3 ou C4 e, portanto, inferir avanços e retrações de formações vegetais e, mudanças climáticas que afetaram a flora. Por fim, para contextualizar a vegetação que hoje cobre os locais onde foram feitas as coletas de solo, montei uma lista de riqueza expedita que acabou indicando amplo domínio de plantas com distribuição nos biomas Mata Atlântica e Cerrado e, com menor frequência, espécies que ocorrem no Pampa e Pantanal. Integro minhas interpretações com as realizadas principalmente em trabalhos palinológicos e, de maneira geral, para a transição leste entre Pampa e Mata Atlântica, verifico que: *i.* o Holoceno inicial apresentava condições amenas de temperatura e provável clima úmido que permitia a mistura de plantas C3 e C4; *ii.* de 8.800 a 6.900 anos AP a rápida sedimentação das margens de rios que descem do planalto indica eventos de fortes chuvas e a rápida predominância de plantas C4 aponta para um período de médias mais altas de temperatura; *iii.* entre 6.900 e 5.600 anos AP plantas C3 avançaram sobre formações campestres C4 possivelmente devido a amenização das temperaturas uma vez que as chuvas parecem ter continuado intensas provocando acelerado processo de deposição de sedimentos nas margens do rio amostrado, e; *iv.* durante o final do Holoceno médio e ao longo de todo o Holoceno tardio as plantas C3 predominaram indicando relativa constância climática. Os dados isotópicos mostraram bastante concordância com o cenário proposto em trabalhos de palinologia realizados ao longo do nordeste do Rio Grande do Sul e sugeriram que chuvas em áreas elevadas do planalto faziam importante aporte de água das planícies da Bacia do Sinos já na transição Holoceno inicial e médio.

Palavras-chave: Isótopos estáveis; Rio Rolante; Bacia do Rio dos Sinos; Paleoclima; Paleoambiente

Abstract

This is a chapter on the characterization of the study area during present and throughout the Holocene. I compiled the knowledge status regarding the formation of topographic relief and the climatic and phyto-physiognomic formations. I collected soil samples in the lowland of the Sinos river basin for isotopic analyzes of the $\delta^{13}\text{C}$ variations and present unpublished data on the isotopic variation of organic matter preserved in the soil from 8.801 years BP to the present. The abundance of ^{13}C isotope in the soil is directly related to the predominance of organic matter deposition of plants with C3 or C4 photosynthetic cycles and thus allow inferences on the advances and retractions of plant formations and climatic changes that affect the flora. Finally, to contextualize the current vegetation covering the sites where the soil collections took place, I set up a rapid list of plant species richness that indicate a broad domain of plants with distribution in the Atlantic Forest and Cerrado biomes, and, less frequently, species that occur in the Pampas and Pantanal. I did integrate my interpretations with those performed mainly in palynological works and, in general, for the eastern transition between Pampas and Atlantic Forest, I verified that: *i.* the initial Holocene presented mild conditions of temperature and probable humid climate that allowed the mixture of C3 and C4 plants; *ii.* from 8.800 to 6.900 years BP the rapid sedimentation of riverbanks descending from the plateau indicates events of heavy rains and the rapid predominance of C4 plants points to a period of higher average temperature; *iii.* between 6.900 and 5.600 years BP C3 plants advanced on C4 grassland formations possibly due to the alleviation of temperatures since the rain seems to have continued intense causing an accelerated process of sediments deposition in the banks of the sampled river, and; *iv.* during the mid- to late Holocene and throughout the Holocene C3 plants predominated indicating relative climatic constancy. The isotopic data showed quite a consistency with the scenario proposed in palynology studies carried out along the Northeast of Rio Grande do Sul state and suggested that rainfall in high plateau areas made important water supply from the plains of the Sinos Basin already in the Early–Middle Holocene transition.

Keywords: Stable isotopes; Rolante river; Sinos river basin; Paleoclim; Paleoenvironmental.

1.1 – Introdução

As nascentes do rio dos Sinos localizam-se no município de Caraá entre 700 e 900m acima do nível do mar (PETRY & SCHULZ, 2006; BIEGER *et al.*, 2010) nas escarpas do extremo sul do Planalto Meridional (AB'SABER, 1970) em região também conhecida por Formação Serra Geral (WHITE, 1908 *apud* FILHO *et al.*, 2006; GORDON JR., 1947) e por Encostas Superior e Inferior do Nordeste (MESQUITA, 1982). A bacia do rio dos Sinos está no nordeste do estado brasileiro do Rio Grande do Sul (RS) e compõe a região hidrográfica do Guaíba, se estendendo por 190 km no sentido oeste até conectar-se com o delta do rio Jacuí (BIEGER *et al.*, 2010; PRÓ-GUAÍBA, 2016).

A região a montante daquele rio é notável por sua heterogenidade paisagística exibindo campos, banhados e fragmentos de matas xerofíticas em planícies onduladas até densas florestas sazonais e ombrófilas em ingremes formações montanhosas (LINDMAN & FERRI, 1974; MESQUITA 1982). Sob diversos critérios de classificação o vale do rio dos Sinos configura-se como uma área transicional onde se encontram, por exemplo: *i.* limites sul da Mata Atlântica (*lato sensu*) e nordeste do Pampa (IBGE, 2004; ROESCH *et al.*, 2009); *ii.* limites entre formações florestais da Mata Atlântica (*stricto sensu*): Floresta Ombrófila Densa (FOD), Floresta Ombrófila Mista (FOM) e Floresta Estacional Semidecidual (FES) (IBGE, 2004); *iii.* limites entre quatro províncias biogeográficas de MORRONE (2006): Brazilian Atlantic Forest; *Araucaria angustifolia* Forest; Paraná Forest e Pampa e; *iv.* limites entre três províncias geomorfológicas de FORTES (1956): Planalto, Depressão Central e Planície Costeira.

A história da evolução fisionômica e climática do nordeste do RS é relativamente bem documentada graças a presença de importantes turfeiras que proporcionaram condições para a preservação de grãos de pólen ao longo alguns milhares de anos (MACEDO, 2009; BAUERMANN *et al.*, 2011). Estas turfeiras vem sendo investigadas por palinólogos e botânicos desde a década de 80 (ver anexo 2) e os resultados, de maneira geral, mostram que na transição do Pleistoceno para o Holoceno os ambientes eram mais secos com domínio de campos, que houve um aumento da umidade no Holoceno médio com início da substituição de campos por florestas e o estabelecimento de um clima mais quente e umido com franco avanço das florestas a entre o Holoceno médio e recente (BURJACK & MARQUES-TOIGO, 1980; ROTH & LORSCHUITTER, 1993; NEVES & LORSCHUITTER, 1995; LORSCHUITTER & DILLENBURG, 1998; NEVES, 1998; MARQUES-TOIGO *et al.*, 2002; BEHLING, 2002; BEHLING *et*

al., 2001; 2004; BAUERMANN, 2003; LORSCHTEITER, 2003; NEVES & CANCELLI, 2006; LEAL & LORSCHTEITER, 2007; ROTH & LORSCHTEITER, 2008; SCHERER, 2008; MACEDO, 2009).

Além das turfeiras, os abrigos sob rocha também têm servido de fonte de dados para a recuperação da história recente do sul do Brasil. Estas formações são raras no Brasil (PROUS, 2007) distinguem-se de outras lapas e cavidades rochosas por apresentarem também valor arqueológico (DIAS, 2003; FRIGO, 2017). No vale do Rio dos Sinos os abrigos sob rocha configuram-se como cavidades naturais em rochas areníticas da formação Botucatu ocasionadas por erosão diferencial entre as camadas localizada em uma encosta ou parede onde a altura da entrada se mostra maior que a profundidade (PARELLADA *et al.*, 1991; DIAS, 2003, FRIGO, 2017). São formações geológicas pertencentes a união pela Constituição de 1988 (Cap. II, Art. 20, X) e possuem a proteção e uso regulamentados pelo decreto 99.556 de 1º de Outubro de 1990 (PLANALTO, 1988; 1990).

Na década de 1960, Eurico T. Miller coloca o vale do Sinos no mapa da arqueologia brasileira com seus achados em abrigos sob rocha relacionados aos índios da Tradição Umu (MILLER, 1967; 1969; 1974). Os trabalhos em arqueologia que os sucederam (*e. g.* SCHMITZ, 1984; JACOBUS, 2000; DIAS, 2003), além de contribuir no entendimento das relações entre os primeiros humanos e o paleoambiente do vale do Sinos, possibilitaram a coleta de uma série de materiais de origem faunística do interior dos abrigos. Por sua vez, estes remanescentes de fauna passaram a ser estudados sob as visões zooarqueológica e paleoecológica. No primeiro enfoque o objetivo é compreender como os elementos da fauna eram incorporados à cultura dos povos indígenas e quais eram seus processos de caça e coleta e, por isso concentra-se em reconhecer espécies com maior tamanho e potencialmente cinegéticas (*e. g.* mamíferos médio e grandes, répteis, peixes) ou pequenas e de fácil captura (*e. g.* crustáceos, moluscos) (JACOBUS, 2004, 2009; ROSA, 2008, 2009; JACOBUS & ROSA, 2013). No segundo enfoque, os remanescentes de fauna são trabalhados como bioindicadores de condições climáticas e fitofisionômicas de maneira semelhante ao que fazem os palinólogos com as amostras de pólenes de turfeiras. Nesse sentido, os remanescentes de pequenos vertebrados recuperados nas escavações arqueológicas são bastante importantes. Pequenos mamíferos por exemplo, reúnem um grande número de espécies as quais possuem demandas ecológicas distintas e que possibilitam inferir condições paleoecológicas do entorno onde seus remanescentes são encontrados (ANDREWS, 1990, CHRISTOFF *et al.*, 2009; PARDIÑAS & TETA, 2013). Os trabalhos de RODRIGUES (2008), HADLER *et al.* (2008; 2009; 2010; 2013; 2016) e ROTH *et al.*, (2009) são os primeiros a relacionar os registros de espécies

encontrados nos abrigos sob rocha do sul do Brasil com os cenários paleoecológicos sugeridos pela palinologia. Aqueles autores sugerem a presença de elementos da mata Atlântica já na transição entre Holoceno inicial e médio, com a presença de grandes áreas alagadas no Holoceno médio e com condições climáticas mais tropicais durante boa parte do Holoceno.

Uma terceira abordagem para a investigação da evolução do clima ainda é inédita para a região nordeste do RS e consiste em avaliar a proporção no solo entre os isótopos estáveis do elemento carbono (C). Duas formas estáveis para C são conhecidas, ^{12}C e ^{13}C , as quais ocorrem naturalmente na atmosfera nas proporções de 98.89% e 1.11%, respectivamente (MARTINELLI *et al.*, 2009). Estas configurações dos átomos de C participam em diferentes taxas nas reações químicas de ciclos fisiológicos e da incorporação em tecidos dos seres vivos (PESSENDA *et al.*, 2005; MARTINELLI *et al.*, 2009). BENDER (1971) e SMITH & EPSTEIN (1971) comprovaram diferenças na assimilação de isótopo mais pesado ^{13}C entre plantas com ciclos fotossintéticos C3 e C4. SMITH & BROWN (1973) correlacionam o enriquecimento em ^{13}C nos tecidos de plantas a execução da fotossíntese C4. O ciclo fotossintético C4 (comum em várias espécies de gramíneas) é especialmente eficiente em ambientes em atmosferas com pouco CO_2 e em temperaturas elevada enquanto que a fotossíntese C3 ganha em eficiência em atmosferas com mais CO_2 e em temperaturas mais amenas (EHLERINGER & CERLING, 2002). Já a configuração isotópica com oito nêutrons ^{14}C , é considerada instável (C radioativo ou radiocarbono) mas também participa de reações químicas e também é constantemente incorporado aos tecidos dos organismos até a morte (PESSENDA *et al.*, 2005). ENGELKEMEIR *et al.* (1949) estimou a meia-vida de ^{14}C em 5.720 ± 42 e LIBBY *et al.* (1949) perceberam que o decaimento do radiocarbono se dava de forma constante após o cessamento de sua incorporação nos tecidos. Perceberam também que a taxa de decaimento de ^{14}C para ^{14}N poderia ser medida em estruturas/ organismos mortos até aproximadamente 50.000 anos A.P. Nos anos 50 diversos laboratórios uniformizaram seus resultados com a implantação do método de datação e estabeleceram a meia-vida do ^{14}C em 5.568 ± 30 (PESSENDA, 1998). Com a morte das plantas, seus tecidos decompostos passam a compor a matéria orgânica do solo (MOS) e carregam a proporção entre os isótopos estáveis e os radioisótopos de C que apresentavam quando vivas (PESSENDA *et al.*, 2005). Sendo assim, identificar solos enriquecidos em ^{13}C indica a incorporação de matéria orgânica provenientes de gramíneas de um ambiente aberto, mais quente e empobrecido em CO_2 . E, consequentemente, solos empobrecidos em ^{13}C derivam de uma vegetação C3 de temperaturas mais baixas e com

atmosfera com CO₂ abundante (GOUVEIA *et al.* 1997; EHLERINGER & CERLING, 2002; FELIPE *et al.*, 2016). Entre os compostos da MOS, a humina é utilizada para a medição do decaimento do radiocarbono (GOUVEIA *et al.*, 1997) uma vez que se mantém insolúvel a reagentes alcalinos e portanto tem maior probabilidade de conservar ao longo do tempo os átomos carbonos originais da que faziam parte dos tecidos das plantas (BALESDENT & GUILLET, 1992).

Neste capítulo apresento uma revisão das informações geológicas, climáticas e fitofisionômicas do Alto Rio dos Sinos (ARS). Descrevo as atuais características climáticas e fitofisionômicas a partir de revisão bibliográfica e da configuração de diagrama climático elaborado a partir de dados climáticos coletados em estação meteorológica. Contudo, o foco principal do capítulo está em comparar as evoluções das condições climáticas e fitofisionômicas (inferidas a partir de depósitos polínicos holocênicos do nordeste do RS) com, as interpretações dos resultados de análises isotópicas do solo de seis pontos do ARS.

1.2 – Materiais e Métodos

1.2.a – Delimitação da área de estudo

COMITESINOS (2013) ampara-se em relatórios técnicos voltados a gestão e conservação de recursos hídricos para dividir a bacia do Sinos em três trechos, de montante à jusante: Alto, Médio e Baixo Sinos. Este comitê divide ainda estes trechos em 21 unidades de estudo onde consideram características de relevo e geologia, padrões do uso de solo e da água, reconhecimento de sub-bacias, ocupação humana e características sócio-econômicas (mapas com boa resolução são disponibilizados em COMITESINOS, 2013: 235).

Neste trabalho delimito como área de estudo o território de 1.755,52 km² do trecho “Alto Sinos” localizado no quadrante das latitudes 29°20’S à 29°50’S e longitudes 50°10’W à 50°50’W (COMITESINOS, 2013) (Figura 1). Este território cobre total ou parcialmente os territórios dos seguintes municípios do Rio Grande do Sul, Brasil: Igrejinha, Taquara, Rolante, Riozinho, Caraá, Osório, Santo Antônio da Patrulha e São Francisco de Paula (IBGE, 2015) (Figura 2). O trecho a montante do rio dos Sinos e suas adjacências são por vezes denominados como “Alto Vale do Rio dos Sinos”, “Trecho Superior do Rio dos Sinos” e “Região Alta da Bacia”, porém não há clareza sobre as fontes e critérios utilizados para uso das denominações e, principalmente, quanto as áreas/territórios associados a elas (*e.g.* BIEGER *et al.*, 2010; DIAS, 2003, 2012; FEPAM, 2016). Para fins de padronização, vou me referir a minha área de estudo como “Alto Rio dos Sinos” (ARS) e assumo que, devido a proximidade territorial, trabalhos que utilizam aquelas denominações para designar suas áreas de estudo

tratam da mesma área que aqui assumo como ARS. Portanto, utilizarei como fonte direta de informações e para comparações também os trabalhos que se abortam o “Alto Vale do Rio dos Sinos”, “Trecho Superior do Rio dos Sinos” e “Região Alta da Bacia”.

1.2.b - Geologia e Relevô

A região de estudo localiza-se na transição do extremo leste da Depressão Central (=Depressão Periférica) com as escarpas do Planalto Meridional. A Depressão Central é caracterizada pelo domínio de sedimentos gondwânicos em amplas planícies aluviais com coxilhas sedimentares que prestam aspecto ondulado mas que não ultrapassam 200 m de elevação (Figura 3). A região das Encostas concede aspecto distinto à paisagem exibindo relevo fortemente ondulado a montanhoso, com altitudes de até 800m e profundamente desgastado pela erosão de rios (BRASIL, 1973). Pouco mais ao sul a paisagem assume características associadas a Planície Litorânea ou Costeira ou, simplesmente, Litoral (CARRARO *et al.*, 1974; MESQUITA, 1982; RIO GRANDE DO SUL, 2017). Este último surge no Quaternário após retração marinha e exibe relevo bastante plano, sem coxilhas e as maiores elevações não atingem mais do que 40 m (BRASIL, 1973).

Para compor uma síntese da história da formação paisagem física da região do ARS reuni resultados e hipóteses de compêndios em geologia (*e. g.* LEINZ & AMARAL, 1966; VILLWOCK & TOMAZELLI, 2007), mas também de publicações específicas de obras em sedimentologia (*e. g.* SCHERER, 2000; SCHERER & GOLDBERG, 2007; TOMAZELLI *et al.*, 2000; PERI *et al.*, 2016), oceanografia (*e. g.* SUGUIO *et al.*, 1985) e vulcanologia (*e. g.* RENNE *et al.*, 1992).

Utilizei como fonte de dados para criar o mapa de relevo apresentado neste capítulo (Figura 4) as camadas de curvas de nível e camadas de hidrografia disponibilizados por HASENACK & WEBER (2010) e COMITESINOS (2013).

1.2.c – Clima

A classificação climática é feita de acordo com BRASIL (1973) e PEEL *et al.* (2007). O clima da região do ARS é classificado como Cfa II2b, ou seja, clima subtropical em peneplanície sedimentar periférica com altitudes inferiores a 400m. A temperatura no mês mais quente é superior a 22°C e com médias anuais superiores a 18° C. O período de insolação anual fica entre 2200 e 2300 horas devido a alta nebulosidade e frequentes períodos de nevoeiros (BRASIL, 1973).

O ARS é classificado por SEMA (2007) como área de baixa deficiência hídrica no verão (entre 100 e 200mm de déficit na relação entre precipitação e evaporação) com média de precipitações mensais entre 140 e 160mm (BRASIL, 1973). As chuvas na região são diretamente afetadas pelo sistema de monção sulamericano mas mesmo com a interrupção anual do sistema o ARS se mantêm com altos índices pluviométricos devido a um aporte de umidade marinha (RAIA & CAVALCANTI, 2008; GARREAUD *et al.*, 2009; RAZIK *et al.*, 2013)

Um enfoque mais regionalizado do clima foi feito com a utilização da base de dados da estação metereológica 83967 localizada em Porto Alegre/ RS e disponível em INMET (2017). A base está a pouco mais de 50km à sudoeste da ARS sendo a mais próxima e com altitude semelhante a da área de estudo. Esta base de dados registra temperaturas e pluviosidade mensalmente desde janeiro de 1961. Trabalhei os dados brutos de 01/1961 à 12/2016 (55 anos) com auxílio do softwares Microsoft® Excel v.2003 e SPSS Statistics® v.20 para criação de um climograma (*sensu* WALTER & LIETZ, 1967).

BURIOL *et al.* (2007) apresenta 41 diagramas de Water-Lietz para diferentes regiões do RS com dados que climáticos coletados entre 1931 e 1960. Para comparar a variação entre as temperaturas e pluviometrias em áreas próximas do ARS editei três dos seus climogramas, para os municípios de: Porto Alegre, Taquara e São Francisco de Paula. A edição dos climogramas foi finalizada em Adobe Photoshop® CS3.

1.2.d – Coletas de amostras de solo

Entre o dias 15 e 25/7/2016 coletei mostras de solo na região do ARS para realização da análises da composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e datações por ^{14}C . Através de conversas com moradores selecionei seis locais sem histórico de alterações por atividades humanas que pudessem perturbar a deposição natural e/ ou a composição química do solo (*e. g.* plantios, pulverizações, adubações, aragem, escavações, deposições de detritos). Considerei locais inseridos em campos de pecuária onde a lotação histórica manteve-se baixa (< 0,5 indivíduo/hect) visando reduzir possíveis interferências na relação isotópica $\delta^{12}\text{C}/\delta^{13}\text{C}$ do solo ocasionada pela infiltração da urina e lixiviação de fezes (AMELUNG *et al.*, 1999). Para efeitos de comparação, dois pontos de coleta foram escolhidos em três ambientes distintos: *i.* Campo (pontos A e B); *ii.* Transição floresta-campo (C e D) e; *iii.* Floresta (E e F) (Figura 4).

As amostras foram coletadas com um trado “caneco” (Figura 5A-B), com controle em níveis artificiais de 10cm onde até a profundidade de 200cm nos pontos onde não fui impedido por camadas rochosas. Cada amostra retirada foi imediatamente acondicionada em

saco plástico etiquetado. Para evitar a contaminação, a remoção de folhas, raízes, cascalhos, etc. foi feita com instrumentos de metal limpos (facas e colheres) ou com as mãos envolvidas por sacos plásticos limpos. Na Tabela 1 são apresentadas as coordenadas geográficas dos locais de coleta das amostras de solo e algumas características do entorno.

O ponto A está inserido em campo de criação de gado em relevo pouco inclinado que margeia morros de arenito. O campo apresentou-se bastante seco, com gramíneas baixas (< 10 cm) com agrupamentos de cespitosas, algumas herbáceas e lenhosas de pequeno porte esporádicas. Capões de mata baixa flanqueiam as maiores inclinações dos morros de arenito próximos. O ponto A foi feito ao lado de um pequeno córrego (Figura 5C) que ocasionou um processo erosivo e expôs um perfil do solo. Este mostra perfil bastante argiloso até cerca de 50cm. Após torna-se uma mistura entre argila e areia e, em torno 100cm se configura mais arenoso e com muitos cascalhos.

O ponto B foi feito dentro de uma propriedade rural em um pequeno fragmento de campo isolado do gado a cerca de 50 anos para abrigar caixa-colmeia para a produção de mel (Figura 5D). O relevo é muito plano e coberto por campo úmido, próximo a um pequeno charco, com gramíneas que facilmente ultrapassavam 10cm, algumas herbáceas e lenhosas esporádicas. Destacava-se a presença de um agrupamento relictual de capim santa-fé (*Panicum prionitis*) indicativo de umidade e de pouca interferência no local de coleta.

A amostra C foi coletada na abertura de um vale suave próximo da borda da mata ciliar do arroio Grande. Esta mata possuía altura inferior a 10m, dossel fechado, com algumas lianas presentes e, esporadicamente frequentado por bovinos (Figura 5E). O terreno é relativamente plano e úmido, coberto por gramíneas baixas, algumas herbáceas e arbustos e, com capões de mata contínuos ao longo do arroio e isolados em meio aos campos vizinhos. Após a plotagem dos pontos no mapa veriquei que o ponto C ficou fora dos limites do ARS por algumas dezenas de metros. Ainda assim, decidi mantê-lo nas avaliações por estar dentro do contexto ecológico de interesse neste trabalho.

O ponto D localiza-se na abertura do íngreme vale do rio Rolante em local que abrigava um gerador de energia nos anos 1950. Este local é guardado pelo proprietário e abriga um relict da mata ciliar que nunca foi desmatado ou sofreu interferência do gado. As maiores árvores atingem cerca de 15m e mantem um dossel fechado e um ambiente úmido propício para lianas, bromeliáceas e demais epífitas. O ambiente do entorno é formado por diversas pequenas propriedades rurais produtoras de milho, verduras, cucurbitáceas e

leguminosas e, criadoras de gado, frango e porcos. Neste ponto a amostra foi coletada entre a borda da mata e o rio Rolante.

A tradagem do ponto E ocorreu próximo a margem do arroio Riozinho em local onde o vale tem maior abertura e o relevo se suaviza. A área fica no território de um camping conhecido por “Conduto”, o qual é utilizada para recreação pela população e não possui histórico de relevantes impactos e nem da presença de gado. O local exhibe uma floresta muito úmida com dossel fechado que pode alcançar 20m de altura. O extrato baixo tem a presença de muitas plântulas e epífitas e, o solo exhibe densa serrapilheira (Figura 5F).

O ponto F situa-se em encosta levemente inclinada na parte superior do vale do rio Rolante às margens da estrada de acesso à cascata do Chuvisqueiro. Não foi reconhecida a presença de limites de lotes e nem de gado. No local existe uma mata de características mais relacionadas a floresta semidecidual com dossel pouco mais aberto e árvores maiores que 20m. Um processo erosivo expôs um corte em perfil do solo mostrando uma grossa camada de matéria orgânica em decomposição, um solo argiloso escuro até 70cm e, abaixo disso, muitas rochas e cascalho.

No ARS os solos foram classificados e caracterizados de acordo com MINISTÉRIO DA AGRICULTURA (1970), BRASIL (1973) e IBGE (2002) (Tabela 2). Os mapas apresentados em MINISTÉRIO DA AGRICULTURA (1970) e IBGE (2002) foram georreferenciados e os pontos de coleta de solo foram plotados, reeditados no software QGIS® v. 2.8.5 e apresentados na Figura 6.

1.2.e – Análises isotópicas e datações

Todo o processo de preparação do solo para realização das análises foi realizado no Laboratório de C -14 (CENA/ USP) seguindo os protocolos baseados em MARTEL & PAUL (1974) e detalhados a seguir:

a) Composição isotópica $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$: *i.* Solo aglutinado em pelotas foram coletados nos sacos das diferentes camadas; *ii.* Amostras agregadas foram secas em estufa à 40° C por 48hs; *iii.* Agregados de solo foram quebrados e seu interior foi colocado em almorariz de porcelana; *iv.* Amostra foi pulverizada com uso de pilão e almofariz; *v.* Pó do solo foi triado com pinças para remoção de grânulos minerais e pequenas raízes; *vi.* Lavagem e secagem dos instrumentos e troca de luva de látex após a execução das etapas *iii* à *v* feitas para uma amostra e antes de reiniciar estas etapas para a próxima amostra; *vii.* Aproximadamente 25 mg de pó solo de camadas mais superficiais (entre 0 e 40 cm) e 50 mg de camadas profundas (entre 40 à 200 cm) foram acondicionados em capsulas de estanho e; *viii.* Envio das amostras

para análise em espectrômetro de massa. Foram analisados 46 amostras de diferentes níveis artificiais de escavação de cada um dos seis pontos de coleta (Anexo 2).

Segui BOUTTON *et al.*, (1998) para interpretar os resultados onde a amplitude de -32‰ à -22‰ equivalem ao sinal de predominância de plantas C3 e entre -17‰ à -9‰ representam a predominância de matéria orgânica originária de plantas C4. Dessa forma, valores entre -22‰ e -17‰ representam mistura entre plantas com ambos os tipos de fotossíntese. Como SAIA *et al.* (2008) assumo que diferenças menores do 4‰ abaixo de 20cm de profundidade podem estar associadas ao fracionamento isotópico decorrente da decomposição da matéria orgânica e variações atmosféricas na composição do CO₂

b) Datação radiocarbônica: *i* a *vi*. Mesmas etapas descritas para a análise isotópica; *vii*. imergir as amostras de solo em solução de água deionizada levemente ácida (HCl 0,01 M) para separação de pequenas raízes por flotação (aprox. 150g de amostra para 2l de solução); *viii*. Eliminação de ácidos fúlvicos por hidrólise em HCl 0,5 M à 80° C por 4h; *ix*. Lavagem da amostra com água deionizada até atingir o pH 5; *x*. Eliminação de ácidos húmicos por imersão da amostra em solução de água deionizada e Na₄P₂O₇/ NaOH; *xi*. Lavagem com água deionizada até atingir o pH 7; *xii*. Eliminação de resíduos de ácidos fúlvicos por hidrólise em HCl 3 M à 100° C por 12h; *xiii*. Lavagem com água deionizada até atingir o pH 5; *xiv*. Secagem a 40° C por 24h; *xv*. Moagem e peneiramento em malha de 0,2mm; *xvi*. Combustão para obtenção de CO₂; *xvii*. Envio da cápsula com CO₂ para datação por AMS no *Center for Applied Isotope Studies at the Georgia University* (CHERKINSKY *et al.*, 2015). Selecionei quatro camadas no ponto “D” para datação: 20-30cm, 80-90cm, 150-160cm e 190-200cm. Resultados das datações AMS foram calibrados em 2 sigma com Calib 7.0.2 (STUIVER & REIMER, 2014).

1.2.f – Vegetação e levantamento expedito da riqueza de plantas

Realizei pesquisa bibliográfica para compor uma descrição da fitofisionomia do ARS. Para isso utilizei classificações de três diferentes trabalhos BRASIL (1973), MORRONE (2006) e SEMA (2010).

Fiz também uma coleta de plantas na ocasião da coleta amostras de solo com objetivo de compor uma lista de riqueza expedita de vegetação e fornecer um parâmetro atual da composição entre plantas com fotossíntese C3 e C4 e, para verificar a influência dos quatro domínios fitogeográficos na região de estudo: Cerrado, Pampa, Pantanal e Mata Atlântica (REFLORA, 2017).

As espécies de plantas foram coletadas no entorno do ponto de coleta do solo num raio de cerca de 2m. Coletei galhos com folhas, exemplares inteiros (no caso de gramas e ervas) e, quando possível flores e frutos. Todo material foi presado e seco conforme IBGE (2012) para ser encaminhado para a identificação taxonômica. A identificação foi realizada com auxílio do botânico Dr. Gerson Oliveira Romão (ESALQ/ USP) e através de consultas a bibliografia e aos bancos de dados: REFLORA (2017), DARWINION (2018) e FLORARS (2018).

1.2.g – Uso do solo

Para a descrição atual do uso de solo do ARS e criação de mapa com mesmo tema capturei imagens em maior resolução disponibilizadas pelo software Google Earth Pro® v.6.2.2 e as trabalhei em QGis® v. 2.8.5. Após georreferenciar as imagens, vetorizei as áreas identificadas em áreas de: *i.* Florestas: Inclui todos os tipos de matas e silvicultura; *ii.* Campos naturais: Inclui campos de altitude com pouca interferência antrópica; *iii.* Antrópico rural: Áreas abertas loteadas predominantemente campestres e em sua maioria dedicadas a criação de gado bovino; *iv.* Antrópico urbano: Locais de concentração de residências e com infraestrutura urbana; *v.* Lavouras irrigadas: Compreende as plantações de arroz.

Dados técnicos sobre o uso do solo atual foram obtidos primariamente em relatórios técnicos recentes (COMITESINOS, 2013) disponibilizados na página do Comitê de Gerenciamento da Bacia Hidrográfica do Rio dos Sinos (<http://www.comitesinos.com.br/home>) e, por consulta a base de dados no site do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (<https://www.ibge.gov.br/>).

1.3 – Resultados e discussão

1.3.a - Breve histórico e composição geológica e da formação dos abrigos sob rocha

LEINZ & AMARAL (1966) e SCHERER, 2000 reportam que a região do ARS estava inserida durante maior parte do Mesozóico numa imensa área desértica composta por enormes dunas eólicas: o deserto Botucatu. Este deserto se estenderia por mais de 1.500.000 Km² pelo centro-oeste da Gondwana abrangendo os territórios hoje compreendidos pela costa oeste da África, Uruguai, Argentina, Paraguai, possivelmente Bolívia e, o sul e partes do centro-oeste e sudeste do Brasil (Figura 7) (BIGARELLA & SALAMUNI, 1961; SCHERER & GOLDBERG, 2007). Durante o final do Jurássico e início do Cretáceo ocorreram severas mudanças tectônicas com início da separação da África e AS e formação do oceano Atlântico (SCHERER & GOLDBERG, 2007). A intensa atividade na crosta desencadeia rupturas ao longo de onde hoje situa-se a bacia do Paraná com extravasamentos sucessivos de aproximadamente 1.5×10^6 km³ de

magma entre 136,6 e 130,8 milhões de anos atrás (RENNE *et al.*, 1992; REIS *et al.*, 2014). Estes derramamentos cobrem uma área 1.6×10^6 km² do deserto dando origem a formação basáltica da Serra Geral, comprimindo as dunas que ao longo de milhares de anos transformariam-se nas rochas areníticas da Formação Botucatu (RENNE *et al.*, 1992; SCHERER, 2000). Remanescentes do antigo deserto hoje afloram nos limites do gigantesco derramamento vulcânico e recebem denominações locais: *i.* África: Formação Twyfenfontein; *ii.* Uruguai: Formação Tacuarembó; *iii.* Argentina: Formações São Cristobal e Barranca; *iv.* Paraguai: Formação Misiones; *v.* Brasil: Formação Botucatu e, possivelmente; *vi.* Bolívia: Formação Ichoa (SCHERER, 2000; SCHERER & GOLDBERG, 2007; PEREA *et al.*, 2009; PERI *et al.*, 2016).

Os afloramentos de arenito Botucatu nas escarpas da Serra Geral no sul do Brasil exibem uma série de formações erosivas denominadas como abrigos sob rocha ou, popularmente, grutas ou tocas (Figura 8). Tratam-se de cavidades presentes em superfícies inclinadas cujos processos formadores não são bem compreendidos mas parecem estar associados a ação de ventos e, principalmente, a alta pluviosidade da região. Estas formações surgem em regiões onde o arenito fora ligeiramente silicificado tornando a rocha mais friável e suscetível ao desgaste (ARAUJO, 1992; DIAS, 2003; FRANK *et al.*, 2011). Como já comentado, estas formações possuem inestimável valor arqueológico pois serviram de abrigo aos índios da Tradição Umbu, primeiros grupos humanos a habitarem o sul do Brasil a cerca de 10.700 anos AP (MILLER, 1969; DIAS, 2003, 2012; JACOBUS, 2004; SCHMITZ, 2006). DIAS (2003) inventariou 51 abrigos sob rocha no ‘Alto vale do Rio do Sinos’ e pelos menos outros cinco próximos a esta área foram estudados por arqueólogos e paleontólogos (ROSA & JACOBUS, 2010; JACOBUS & ROSA, 2013; HADLER *et al.*, 2016) demonstrando a riqueza destas formações e potencial do ARS para as investigações arqueológicas e zoológicas.

O processo de formação da Depressão Central remonta de antes do Devoniano (419 à 359 Ma) quando região onde localizava-se o sul do Brasil na Pangea era relativamente mais alta e era fonte de sedimentos para áreas adjacentes mais baixas (HOLTZ, 2003). Com o dobramento do cratón sulamericano e o surgimento da bacia do Paraná no Devoniano gerou-se uma área de relevo deprimido e que passou a receber sedimentos de rochas daquela bacia até a transição do Triásico para Jurásico (201 Ma). Após, até cerca de 145 Ma, esta bacia sedimentar ainda seria soterrada por areias do ambiente desértico que deu origem a formação Botucatu até os derrames que deram origem ao Planalto cessarem com os processos de deposição de sedimentos. Essa sucessão de processos sedimentares aluviais e eólicos deram

origem aos terrenos baixos e levemente ondulados da Depressão Central que chega até a porção oeste da bacia do Sinos (MILANI, 1997, SCHMITT, 2015).

Já ao sul do ARS, a Planície Litorânea é formada principalmente por sedimentos, produtos de erosão, de arenitos e rochas vulcânicas associadas a bacia do Paraná que foram carregados por fluxos de água e ao longo dos anos e vêm ficando retidos próximo a costa em sistemas lagunares (Figura 9). Estas deposições do alúvio se dá em “leques” e provavelmente tiveram início no final do Plioceno (entre 2.6 e 1.8Ma) (TOMAZELLI *et al.*, 2000). Desde então, os sedimentos vem sendo retrabalhados e a planície sendo modelada por eventos de transgressão e regressão marinha ao longo do Quaternário (últimos 400.000 anos) os quais ficaram registrados pela presença de quatro sistemas de barreiras e lagoas denominadas I, II, III e IV, da mais antiga para a mais recente, respectivamente (VILLWOCK & TOMAZELLI, 1995; DILLENBURG *et al.*, 2009). As barreiras provavelmente marcam antigos limites da costa durante transgressões e infere-se que as barreiras I, II e III tenham sido formadas no Quaternário. Associa-se a formação das barreiras I, II e III a 400.000, 325.000 e a 125.000 anos. Já a barreira IV iniciou-se em 18.000 até a última máxima transgressão marinha entre 7.000 e 5.000 anos (SUGUIO *et al.*, 1985; TOMAZELLI *et al.*, 2000; BARBOZA *et al.*, 2009; DILLENBURG *et al.*, 2009; SILVA *et al.*, 2012; MEDEANIC *et al.*, 2009).

1.3.b – Tipos de solo

Os pontos de A à D representam amostras de solo podzólico (= argissolo) vermelho-amarelo (PVa9). Trata-se de um solo álico e distrófico Tb abruptico e não abruptico, ou seja, com muito baixo potencial nutricional abaixo do horizonte B ou C devido a saturação por alumínio, possui textura variante entre arenosa/argilosa, arenosa/média e média/argilosa e ocorre em relevos ondulados a fortemente ondulados. Já os pontos E e F são amostras de solo litólico eutrófico (= neossolo litólico) com A chernozêmico (Re24) com textura argilosa à fortemente argilosa e com ocorrência em relevos muito ondulados à montanhosos (IBGE, 2002, 2007; PRADO, 2017). MINISTÉRIO DA AGRICULTURA (1970) e BRASIL (1973) classificam os solos dos pontos: *i.* A, C e D como BR1 (Bom Retiro) que agrupa solos podzólicos vermelho-amarelo abrupticos com horizonte B textural e argila de atividade baixa, não hidromórfico, presente em relevo ondulado e com substrato arenítico; *ii.* B como VI (Vila) pois trata-se de brunizem avermelhado, com horizonte B textural, com argila de atividade alta, não hidromórficos, com textura argilosa, ocorrente em relevos planos e com substrato basáltico e; *iii.* E e F como C (Ciríaco) que reúne brunizens avermelhados, com horizonte B

textural e argila de atividade alta, não hidromórficos, rasos, com textura argilosa, em relevo fortemente ondulado e com substrato basáltico. O ponto C, apesar de estar localizado fora dos limites do ARS, será considerado nas análises e comparações devido a sua proximidade com a área de interesse (Figura 6).

1.3.c – Sinais isotópicos das amostras de solo

As análises de $\delta^{13}\text{C}$ mostram gradativa diminuição de carbono (C) a medida que aumenta a profundidade do solo (Figura 10A). Os valores de C disponível no solo variam de 2.76% a 1.35% nos primeiros 10 cm abaixo da liteira nos ambientes florestais dos pontos E e F, respectivamente. As menores disponibilidades de C são encontradas no ponto de ambiente transicional do ponto D entre 60 e 90cm (entre 0,4 e 0,31%). Entre os pontos campestre, as menores taxas de C no solo foram nos dois últimos 20 cm do ponto B (0.45% e 0.41%). A diminuição e estabilização do C a medida que se aumenta a profundidade no solo é esperada porque com o passar do tempo o C lábil é perdido para a atmosfera e o efeito de tamponamento das camadas superiores dificulta a incorporação de mais C orgânico (FANG *et al.*, 2005; YANG *et al.*, 2010).

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaram amplamente considerando os seis pontos, indo de -26.34‰ na camada superior do ponto E até -13.68‰ entre 150 e 160 cm no ponto D (Figura 10B). Estes valores ficaram, respectivamente, bem próximos das médias indicativas de ambientes florestais, com predominância de plantas C3 (-27‰), e de ambientes abertos e secos com plantas C4 (-13‰) (BOUTTON *et al.*, 1998). Não podem ser inferidas mudanças ambientais nos pontos “B”, “E” e “F”. Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do primeiro oscilam de -19.61‰ à -17.95‰, no E entre -24.67‰ à -26.34‰ e, no último os valores tornam-se ligeiramente empobrecidos indo de -21.07‰ à -24.84‰. Tais valores indicam que ao longo do tempo o ambiente em “B” permaneceu predominante campestre e úmido o suficiente para sustentar plantas C3 juntamente com C4. Os ambientes florestais “E” e “F” assim se mantiveram embora possam ter passado por um período pouco mais seco. Nos pontos “A”, “C” e “D” houveram mudanças ambientais consideráveis e serão comentados com um pouco mais de detalhe.

- Ponto A: Apresenta tendência de mudança diferente do registrado para os pontos “C” e “D”. Neste local percebe-se o enriquecimento do $\delta^{13}\text{C}$ indicativo do gradativo aumento de plantas C4. Ou seja, havia um predomínio de plantas C3 e ao longo do tempo este local tornou-se um ambiente de mistura entre espécies C3 e C4. Isto pode estar associado também diretamente a localização do ponto. O ponto “A” está em encosta suave de sedimentos da

erosão de uma sequência de morros de arenito e não possui rios associados a ele como ocorre nos pontos “C” e “D”. É possível que matas baixas (C3), como as existentes ainda hoje, tenham ocupado uma maior área nas bordas dessa sequência de morros em um período de grande umidade como registrado por LEAL & LORSCHTEITZ (2007) à 5000 anos A.P. Contudo, poderia ter havido algum pulso quente posterior que tenha retraído a área de mata a ponto destas não terem conseguido se restabelecer. A ideia de um evento rápido de aumento das médias de temperatura poderia ter ficado registrado no repentino enriquecimento do $\delta^{13}\text{C}$ entre as camadas 50 a 70 cm do “A”, mas também entre os níveis 20 a 50cm do “F”. O lento restabelecimento da área de mata no ponto “A” poderia se dar pela distância de cursos d’água importantes que trariam aporte arbóreo uma vez que possibilitariam o estabelecimento de matas cicliares e o pronto empobrecimento dos valores de $\delta^{13}\text{C}$.

- Pontos C e D: Sinalizam a presença de ambientes dominados por campos C4 que foram gradativamente, no “C”, ou abruptamente, no “D”, sendo ocupados por plantas com metabolismo C3. Ambas evoluções isotópicas sugerem o aporte de umidade desde o início do Holoceno Médio (7.157 anos AP, Tabela 3, Figura 10). No ponto “C” foram registrados os extremos -16.2‰ e -25.17‰ enquanto que no “D” os extremos foram de -13.68‰ e -23.99‰. Os dois pontos também estão localizados em aberturas de vales e associados a cursos d’água. A humina presente no solo do ponto D foi datada e, em associação com o sinal isotópico local, permite inferir que:

i. A cerca de 8814 anos AP a paisagem do vale do rio Rolante era de mistura entre plantas C3 e C4 e até 7157 anos AP o clima deve ter tornado-se mais quente e possivelmente mais seco possibilitando a predominância de plantas C4;

ii. Entre 6944 e 5591 anos AP se verifica um aumento do aporte de carbono nas camadas entre 90 e 160cm (Figura 10A) o que é um indicativo de regime de chuvas intenso, ou de uma época marcada por anomalias pluviométricas (MARTIN *et al.*, 1993; BOOKHAGEN *et al.*, 2005). Mais chuvas causariam enxurradas e lixiviação do solo em áreas altas, com maior transporte de material pelo vale e maior acúmulo de matéria orgânica de origem campestre. O maior aporte de chuvas no período também pode ser inferido pelo rápido crescimento do pacote sedimentar nas margens do rio Rolante que, em um pouco mais de 3.200 anos (de 8.814 a 5.591 anos AP), ganhou mais um metro de solo (BOOKHAGEN *et al.*, 2005). A primeira metade do Holoceno médio é marcada também pela rápida expansão de espécies C3;

iii. Entre 6.944 e 5.439 já se verifica a ligeira predominância de espécies C3 em proporção que vai se manter relativamente estável até a atualidade e;

iv. De 5.439 à 522 anos AP o solo da várzea do Rolante se espessa pelo menos mais 60 cm e pode ser interpretado como enfraquecimento da intensidade das chuvas ou pela presença de florestas já bem estabelecidas cujas raízes passaram a inibir os processos erosivos (MIURA *et al.*, 2015). Esta última hipótese é mais condizente com dados polínicos (LORSCHETER, 2003; LEAL & LORSCHETER, 2009).

1.3.d – Paisagem e Clima: Evolução no Holoceno

Para abordar as hipóteses de evolução paleoambiental no nordeste do RS inferidas a partir de trabalhos polínicos me parece adequada a recomendação de SCHERER (2008: 117) quando se refere as diferenças entre resultados de uma série de trabalhos: “... *distintas cronologias para o início da expansão da mata com Araucária no Planalto do sul do Brasil no Holoceno Tardio refletem as condições de cada microrregião, segundo sua compartimentação geográfica [...], não podendo ser amplamente generalizadas*”. Da mesma forma, me parece mais correto resumir separadamente as hipóteses de evolução climáticas inferidas a partir de turfeiras do topo do planalto das inferidas a partir de turfeiras de baixas altitudes no NE do RS.

- Trabalhos em altitude: SCHERER (2008) verifica um Holoceno inicial (13.000 à 11.000 anos AP) com clima bastante frio e seco e uma paisagem de semi aridez. Campos tinham a vegetação rarefeita e refúgios florestais restritos a microclimas possivelmente em vales, cursos de rios e bordas de cânions. LEONHARD (2007) concorda ao apontar a frequência muito baixa de pólenes de espécies associados a ambientes úmidos no Holoceno inicial e só detecta sinais de aumento de umidade em torno de 6.000 anos AP. BEHLING (2002) e BEHLING *et al.* (2001; 2004) também concordam com clima e vegetação do sul mais seco e com temperaturas baixas dominado por campos no Holoceno inicial e, acrescentam que a mudança para climas mais úmidos, com temperaturas mais elevadas, diminuição da estação seca e expansão de áreas florestais teria ocorrido principalmente apenas entre 3.000 e 1.500 anos AP. BEHLING (2002) interpreta que campos dominaram a paisagem devido a um clima menos chuvoso e que deveria apresentar estação seca de até três meses. Frentes frias antárticas deviam ser mais frequentes e severas e as médias anuais de temperatura seriam de 5 à 7°C menores do que as atuais.

SCHERER (2008) dá outra interpretação para seus dados e sugere um adensamento de vegetação de campo e identifica espécies pioneiras de mata já em 10.600 anos AP como

reflexo de aporte de umidade, pluviosidade e de elevação da temperatura. A autora segue relatando que entre 9.400 e 5.600 anos AP ocorre uma fase seca com diminuição de polens tanto de campo quanto de matas. Após 5.600 anos AP no planalto inicia-se a fase úmida com expansão das florestas.

- Trabalhos em baixas altitudes: LEAL & LORSCHETTER (2007) verificam aumento da umidade e da temperatura já em torno 9.000 anos quando verificam aumento de pólenes de plantas aquáticas. Em 8.800 anos A.P. as autoras detectam a migração de leste à oeste da Mata Atlântica quando registram os primeiros pólenes arbóreos entre o predomínio de pólenes de gramíneas. Entre 7.000 e 5.000 anos AP inicia-se uma fase seca e quente com a diminuição de plantas aquáticas e de espécies arbóreas (LEAL & LORSCHETTER, 2007). Esta fase só acabaria após 5.000 anos quando aumento na umidade e temperatura, que culminam em 3.000 anos, promovem expansão das florestas sobre campos. MACEDO (2009) também identifica um período mais quente e seco, com poucas precipitações e predominância de campos e sugere que entre 5.461 e 5.402 anos AP a região possa estar passando por um evento semelhante a La Niña. MARTIN *et al.* (1993), a partir de indícios em diferentes pontos da AS, propõe um modelo de um sistema semelhante ao El Niño que teria funcionado repetidamente nos últimos 5.100 anos AP e provocado fortes chuvas, sobretudo entre 3.900 e 3.600 anos AP. Este sistema aliado a máxima transgressão marinha entre 6.460 a 5.000 (VILLWOCK & TOMAZELLI, 1998; MEYER *et al.*, 2005) certamente teriam papel fundamental na mudanças das condições de umidade e, conseqüentemente, no avanço das florestas sobre os campos. Contudo, MACEDO (2009) que última transgressão que estreitou e salinizou a área entre a costa e as borda do planalto e isto poderia ter causado um retardo no avanço das áreas de Mata Atlântica. Tais efeitos só teriam desaparecido após 4.000 anos, permitindo a expressão de condições climáticas quentes e úmidas no avanço das florestas. Esta informação corrobora com o diagnóstico de RAMBO (1956) que diz que os elementos florísticos associados as ‘Florestas Ombrófilas Costeiras’ (Mata Atlântica *strictu sensu*) só teriam avançado no final do Holoceno.

1.3.e – Contribuição dos dados isotópicos para o entendimento paleoambiental do Holoceno

D’ANTONI (1983) sugere para o Holoceno inicial uma geral melhoria climática (aumento de temperatura e umidade) para o sul da AS devido a mudança na circulação das massas de ar onde o Anticiclone Polar Atlântico passa a se sobrepor ao Anticiclone Polar Pacífico. LEAL & LORSCHETTER (2007) e SCHERER (2008) também reportam um Holoceno

inicial mais úmido. Os dados apresentados aqui confirmam condições mais amenas de temperatura entre 8.644 e 8.814 possibilitando a coexistência de espécies C3 e C4.

Fases quentes e secas são identificadas para o planalto e para baixas altitudes, respectivamente, por SCHERER (2008) entre 9.400 e 5.600 e por LEAL & LORSCHTEITTE (2007) entre 7.000 e 5.000 anos AP. Este período é coincidente com as datas obtidas para a camada onde há a maior dominância de sinal isotópico relacionado a vegetação campestre C4. SAGE (2004: 352) argumenta que a fotossíntese C4 tem sido interpretada como uma adaptação para climas quentes e secos e, para a sobrevivência em atmosferas com menos CO₂. Contudo, autor discorda quanto a adaptação a aridez uma vez em ambientes secos são encontrados tantas espécies C4 quanto espécies C3. A fotossíntese C4 surge independentemente em diversas famílias de plantas (SAGE, 2004) como uma forma de compensar altas taxas de fotorespiração. A fotorespiração excessiva pode ocorrer também em situações de deficiência hídrica, salinidade e até em plantas que são submergidas, mas é principalmente, ligada a altas temperaturas e deficiência de CO₂ (EHLERINGER & CERLING, 2002; SAGE, 2004). Sendo assim, os dados de isótopos e o rápido espessamento do solo na várzea do rio Rolante entre 8.814 e 6.944 anos AP são mais coerentes com situação de rápido aumento das temperaturas, mas associado a intensas chuvas que aumentariam repetidamente o fluxo e volume do rio e acelerariam a deposição de sedimentos (BOOKHAGEN *et al.*, 2005)

Entre 6.944 e 5.591 as chuvas ainda são intensas e provocam o maior espessamento do solo no período analisado (Figura 10B), mas a situação climática passa a se tornar mais propícia para rápido avanço de plantas C3. Esta interpretação é coerente também com trabalhos polínicos para a região (MACEDO *et al.*, 2007; LEAL & LORSCHTEITTE, 2007). Também em Buenos Aires é verificado climas temperados entre 6.000 e 5.580 anos AP (QUATTROCCHIO *et al.*, 2008).

O dados isotópicos também são coerentes com trabalhos que advogam pelo estabelecimento de florestas em região de vales já entre 5.439 e 5.591 anos AP. (e. g. LORSCHTEITTE, 2003, MACEDO, 2009). E, dada a constância do sinal isotópico de domínio C3 nos últimos 5.000 anos, não há oposição as interpretações que sugerem que estas florestas teriam avançado a partir daqueles locais seguindo cursos de rios conferindo a paisagem um aspecto de mosaico (e. g. RODRIGUES, 2008).

1.3.f – Clima: Cenário atual

Sobre o marcado contraste entre florestas e campos em uma mesma localidade LINDMAN (1906: 179) surpreendia-se: “A existencia de ambas no Rio Grande do Sul pode-se

explicar; mas seu aparecimento uma ao pé da outra em alternância repetida dentro de regiões estreitas é um phenomeno tão admiravel como a figura de Janus, de rosto duplo, dos povos antigos. Quando se vê como uma vegetação florestal gigantesca, rica e variada ferve de força vital n'um e mesmo logar onde a flora campestre, pela maior parte, é modificada no sentido xerophilo, de distribuição hesitante e laxa, comprehende-se que as diversidades nas condições vitais exteriores devem ser tidas como pequenas e insignificantes em relação ás grandes diversidades na natureza dos vegetaes que ellas produzem”. Sobretudo no nordeste do Rio Grande do Sul essa paisagem em mosaico pode ainda ser encontrada em zonas rurais onde vales de encostas íngremes proporcionam guarida a remanescentes florestais e onde algumas áreas campos não foram totalmente descaracterizados pelas atividades humanas.

Para explicar a abrupta transição ou, em menor escala, a coexistência entre fitofisionomias tão distintas LINDMAN (1906) expõe seis circunstâncias inerentes a posição geográfica e ao relevo da região que contribuiriam para conservação da umidade e de temperaturas uniformes: *i*. A insolação em baixas latitudes é naturalmente mais fraca e, aliado a isto, o relevo acidentado provocaria sombreamento e menores períodos de exposição direta ao sol; *ii*. A perda de calor pela irradiação seria reduzida nos vales; *iii*. A ação dos ventos em quase todas as direções seria anulada; *iv*. A probabilidade de chuvas aumenta quanto mais altos e fortes os declives; *v*. Águas subterrâneas levariam nutrientes do alto para os gradientes inferiores do relevo enriquecendo rapidamente o solo; *vi*. A água no solo dos declives tende a se espalhar horizontalmente por uma camada menos espessa ao encontrar camadas profundas já saturadas de umidade.

ATLASSOCIOECONOMICO (2018), em seu conjunto de mapas de médias climáticas e pluviométrica (Figura 11) ajuda a destacar a complexidade climática do nordeste do RS já relatada pelo botânico Carl Lindman. SARTORI (2003) sugere que o alinhamento perpendicular das encostas do planalto constantemente bloqueia frentes polares no sentido sudoeste-nordeste e contribui para condicionamento climático mais frio da região. GARREAUD *et al.*, (2009) analisando correntes atmosféricas sulamericanas verifica um corredor de umidade que desloca-se da Amazônia para o sul e sudeste do Brasil durante o verão (Sistema Sulamericano de Monção). No inverno esse sistema de aporte de umidade amazônico é interrompido porém, o regime de chuvas se mantém devido a massas de ar úmidas que circulam no sentido anti-horário no ao longo do litoral no extremo sul do Brasil (Figura 12) e possibilitam chuvas orográficas (MORENO, 1961; GODOY *et al.*, 2017). Além desse aporte

constante de chuvas, a cada 2 à 7 anos o regime pluviométrico é intensificado diretamente por influência do El Niño - Oscilação Sul (MATZENAUER *et al.*, 2017; LU *et al.*, 2018).

As diferenças climáticas relacionadas ao relevo e influencia da orografia no regime de chuvas no ARS ficam mais evidentes quando comparamos os diagramas de Walter-Lietz de BURIOL *et al.* (2007) com dados coletados em dois pontos próximos mas em altitudes bastante distintas. Os municípios de Taquara e São Francisco de Paula estão separados por cerca de 30 Km, contudo, o primeiro está em altitude de até 100 m enquanto o segundo situa-se a pouco mais de 900 m. Na Figura 13 é possível verificar as médias de temperatura pouco maiores próximo do nível do mar e as quantidades de chuvas que chegam a ser quase duas vezes maiores na borda do planalto.

Como parâmetro de temperaturas e pluviométrico atuais utilizo os dados do INMET (2017) usados para criar o diagrama da Figura 14 o qual permitem o reconhecimento de duas estações bem marcadas: *i.* Quente e menos chuvosa, entre novembro e maio, com médias das temperaturas máximas de 25° C e médias pluviométricas abaixo de 110mm e; *ii.* Fria e chuvosa, de junho à outubro, com médias das máximas menores que 25° C e com média pluviométrica superior à 110mm. As maiores médias pluviométricas e de temperaturas mensais ocorreram em julho de 1984 (340.1mm) e fevereiro de 2012 (33.6°C), respectivamente. Já as menores médias foram registradas em abril de 1974 (0.5mm) e junho de 1988 (7.2°C). Observando as médias das décadas percebe-se um aumento gradual das temperaturas médias mensais. A média das temperaturas máximas aumentou em 1° C entre a década de 60 (24.9°C) e os últimos seis anos (25.9°C). Para as temperaturas mínimas algo semelhante acontece uma vez que as médias foram de 15.6°C nas décadas de 60 e 70 chegando a 15.1° C nos anos 80 e, nos últimos seis anos, atingiram 16.1°C. Também chove mais em média nos terrenos baixos do nordeste do RS. Nos anos 60 a média foi de 101mm enquanto que na década atual a média atingiu 130mm. As atuais características climáticas e modelos de distribuição com projeções até 2099 sustentam a hipótese de que a floresta tropical estaria em contínua expansão ao sul (SALAZAR *et al.*, 2007; LEDRU *et al.*, 2016).

1.3.g – Paisagem: Cenário atual

Três classificações podem ser encontradas para descrever o ARS: *i.* biogeográfica, *ii.* por unidade de paisagem natural e; *iii.* fitofisonômica.

Num contexto biogeográfico o ARS insere-se nos limites de duas sub-regiões e de quatro províncias segundo MORRONE (2006): *i.* Sub-região Paraná, com as províncias: a) Floresta Atlântica Brasileira; b) Floresta do Paraná; c) Floresta de *Araucaria angustifolia* e; *ii.*

Sub-região Chaco, com a província: d) Pampa (Figura 15). A província da Floresta Atlântica é associada a formação denominada também de Floresta Ombrófila Densa (FOD) que ocorre no leste no município de Maquiné e no norte de Osório (BRACK, 2006; IBGE, 2012). A Floresta do Paraná está associada as matas Estacionais Deciduais (FED) e Semideciduais (FES) sendo esta última formação distribuída no ARS ao longo de toda a porção norte montanhosa de solos basálticos eutróficos (IBGE, 2012). A área está em maior parte no domínio da FES que é caracterizada pela presença de árvores que apresentam caducifolia (exceto *Apuleia leiocarpa*) e espécies sempre verdes onde destacam-se: *Ocotea pulchella* (canela) e *Ilex paraguayensis* (erva-mate) (LEITE, 2002; QUADROS & PILLAR, 2002). Entre 20 e 50% das árvores que atingem o dossel ficam sem folhas durante os quatro meses mais frios do ano (LEITE & KLEIN, 1990; LEITE, 2002). Florestas de *A. angustifolia* ou Florestas Ombrófilas Mista (FOM) encontram-se acima de 900m de altitude no extremo norte do ARS (IBGE, 2012). E, a província do Pampa alcança o ARS em sua porção sul e compreende as planícies aluviais com até 100m e as depressões sujeitas a alagamentos o ano todo e é também classificada por IBGE (2012) como áreas de formações pioneiras com campos de influência fluvial ou lacustre. Em maior parte a matriz campestre está associada aos Campos da Depressão os quais caracterizam-se por apresentarem dois estratos de gramíneas: Um baixo composto por rizomatosas (*e. g. Paspalum* spp.) e um mais alto formado por aglomerados de cespitosas (*e. g. Schizachyrium microstachyum*) e asteráceas (OVERBECK *et al.*, 2015).

SEMA (2010) realizou o zoneamento do RS em 45 unidades de paisagem natural (UPN) delimitadas por limites físicos e com intuito de reconhecer áreas com certa homogeneidade em geomorfologia, vegetação potencial original, tipos de solo e altimetria. A área de quatro UPN's compõe o território do ARS (Figura 4): *i.* Planalto dos Campos Gerais (PM12) - vegetação característica é a Estepe Gramínea Lenhosa com floresta de galeria; campos exibem afloramentos rochosos, araucárias, banhados e turfeiras; *ii.* Floresta Estacional Semidecidual (FES) em topografia ondulada com altitude máxima de 400m (DP3) – Agrupar entre 20 e 50% de espécies arbóreas que atingem o dossel e que perdem totalmente as folhas na estação fria [médias inferiores a 15°C (IBGE, 2012)]; *iii.* FES em topografia fortemente ondulada de 400 à 1000m (PM16) – FES em contínuos nas escarpas e vales encaixados do planalto e; *iv.* FOD em topografia fortemente ondulada até 1000m (PM15) – Extremo austral da distribuição da FOD, assim chamada por estar associada a altas pluviometrias e por ter aspecto ‘denso’ pela presença e abundância de lianas lenhosas e epífitas (IBGE, 2012).

Já BRASIL (1973) classifica as florestas do ARS como ‘Mata Subtropical Alta’ e ‘Mata de Araucárias’ e, as áreas abertas como ‘Campos de Altitude’ e ‘Campos Grossos’. Os autores mencionam que a primeira é semelhante as que ocorrem em clima tropical e são compostas por espécies arbóreas, arbustivas, rasteiras e epífitas onde destacam-se: i. Arbóreas: *Peltophorum dubium* (canafístula), *Myrocarpus frondosus* (cabriúva), *Cabrilea oblongifolia* (cangerana), *Cedrela fissilis* (cedro), *Balfourdendron viedelianum* (guatambú), *Patagonula americana* (guajuvira), *Tecoma* spp. (ipê), *Cecropia* sp. (imbuia), *Inga* spp. (ingá), *Myrciaria jaboticaba* (jaboticaba), *Cordia trichotoma* (louro), *Aspidosperma australe* (piquiá), *Prunus subcoriacea* (pessegueiro do mato), *Enterolobium contortisiliquum* (timbaúva), *Phytolacea dioica* (umbu), *Piptadenia* spp. (angico), *Ocotea*, *Cryptocarya* e *Nectandra* sp. (canelas); ii. Arbustivas: *Sorocea ilicifolia* (cincho), *Chusquea* spp. (crissiuma), *Guettarda uruguensis* (veludo), *Urera baccifera* (urtigão), *Actinostemon concolor* (larangeira do mato), *Trichilia elegans* (pau de ervilha), *Piper* spp. (pariparoba) e *Genoma schottiana* (uricana); iii. Rasteiras: *Mikania* sp. (guaco), *Aristolochia* sp. (milhomens), *Cissampelus* sp., *Smilax* sp. (salsaparrilha) e *Bignonia* sp., *Clytostoma* sp., *Cuspidaria* sp., *Paullinia* sp., *Serjania* sp., *Urvillea* sp. e *Acacia* sp (cipós e leguminosas) e; iv. Epífitas: *Cattleya* sp., *Oncidium* sp., *Tillandsia* sp. e *Vriesia* sp.

As matas de Araucária ou FOM ocorrem em fragmentos no ARS em São Francisco de Paula e são típicas de clima mais temperado e de altitudes elevadas onde destaca-se no estrato mais elevado o pinheiro *Araucaria angustifolia* e pouco abaixo apresentam-se árvores e arbustos tortuosos e ramificados de Anacardiáceas, Mirtáceas, Lauráceas e Compostas. Destacam-se também o *Podocarpus lambertii* e a *Mimosa scabrella* ambas endêmicas do Brasil, típicas do planalto e que compõe estrato arbóreo de 10 à 20 m (RODERJAN *et al.*, 2002; REFLORA, 2017). O aspecto esbranquiçado desta formação é conferido pela abundante presença de epífitas, líquens e musgos que benficiam-se da alta umidade (BRASIL, 1973).

Os campos de altitude formam a matriz da paisagem acima de 900m no clima mais temperado do extremo norte do ARS. Os gêneros mais comuns desta formação são espécies da família Poacea: *Andropogon*, *Schyzachyrium*, *Bothriochloa* e *Trachypogon*. São comuns também as Paniceae: *Axonopus*, *Paspalum* e *Panicum*; algumas espécies de crescimento hibernar dos gêneros: *Bromus*, *Festuca*, *Agrostis*, e *Poa*; e ainda a leguminosa *Trifolium riograndense*. Originalmente os Campos Grossos possuem cobertura do solo inferior a 60% com composição de espécies muito uniforme e baixa riqueza de gramíneas onde predominam

Paspalum notatum (capim forquilha) no estrato rasteiro com emergências da cespitosa *Aristida pollens* (barba de bode) e esporádicas leguminosas (BRASIL, 1973).

Em geral, a paisagem atual pode ser caracterizada por um mosaico entre campos secos e úmidos e fragmentos de florestas associadas a cursos d'água, encostas e vales (LEITE & KLEIN, 1990). Hoje também encontra-se grandes áreas impactadas por atividades econômicas, principalmente, a orizicultura e a pecuária (COMITESINOS, 2013).

1.3.h – Levantamento expedito da riqueza florística

Imediatamente associados a pontos de coleta de solo foram registrados 56 táxons de 32 famílias de plantas, entre as quais foi possível chegar a nível específico para 46 (Tabela 4). As riquezas por ambiente de coleta (ver item 1.2.c) foram: *i.* campestre – 21 táxons (A = 10 e B = 13) com *Sida acuta* (guanxuma) e *Axonopus fissifolius* (grama) ocorrerem em comum em ambos os campos “A” e “B”; *ii.* Transição campo/ mata – 23 táxons (C = 16 e D = 9) com *S. acuta* e *Senegalia poliphylla* (angico-branco) ocorrendo nos pontos “C” e “D” e; *iii.* Floresta – 19 táxons (E = 10 e F = 12) com *Axonopus obtusifolius* (grama), *Oxalis linarantha* (trevo) e *Piper regnelli* (pariparoba) ocorrendo em comum entre os pontos florestais. As espécies de *Axonopus* e *Paspalum* dominam a paisagem campestre e, juntamente com *Aristida* sp. e *Chloris* sp., foram os únicos táxons identificados que realizam fotossíntese C4 (SAGE, 2004). *A. obtusifolius* e *S. acuta* foram as espécies mais comuns ocorrendo em quatro pontos, sendo a gramínea a única espécie a ocorrer nos três ambientes amostrados. Apenas uma espécie exótica foi encontrada: *Murraya paniculata* (murta).

Todas as espécies nativas registradas na área de estudo possuem ocorrência na Mata Atlântica sendo 13 (28%) exclusivas desta região fitogeográfica: *Anemopaegma prostratum*, *Bauhinia forficata*, *Byrsonima niedenzuiana*, *Doryopteris pentagona*, *Geophila macropoda*, *Lastreopsis effusa*, *Leandra australis*, *Lepismium cruciforme*, *Mollinedia schottiana*, *Oxalis linarantha*, *Philodendron appendiculatum*, *Rhipsalis teres* e *Thamniopsis langsdorffii*. Dentre estas, *G. macropoda* ocupa formações estacionais e, *D. pentagona*, *L. effusa* e *O. linarantha* ocorrem preferencialmente em florestas muito úmidas. Portanto, a presença dessas quatro caracteriza também a transição entre florestas estacionais e florestas ombrófilas.

Na riqueza expedita verifiquei que 30 espécies (65%) também ocorrem no Cerrado, 12 (26%) também ocorrem no Pampa e 10 (22%) também são registradas no Pantanal. Apenas duas espécies de asteráceas são compartilhadas somente pela Mata Atlântica e Pampa e representam a área de transição entre os biomas: *Baccharis articulata* e *Xanthium strumarium*. Enquanto que 14 espécies são compartilhadas pelo Cerrado e Mata Atlântica:

Axonopus obtusifolius, *Bactris setosa*, *Casearia decandra*, *Cupania vernalis*, *Faramea montevidensis*, *Garcinia gardneriana*, *Lippia pusilla*, *Miconia albicans*, *M. hyemalis*, *Piper gaudichaudianum*, *P. regnelli*, *Rumohra adiantiformis*, *Sida acuta* e *Trichilia claussoni*.

1.3.i – Mudanças antrópicas na paisagem

A colonização europeia na região do ARS teve início entre os anos de 1730 e 1750 d.C., mais precisamente onde hoje encontra-se o município de Santo Antônio da Patrulha e, foi bastante fomentada pela instação de uma guarda ou patrulha para a cobrança de impostos sobre as tropas de gado que seguiam para São Paulo (NEIS, 1975). De início a vocação local era a pecuária e criação de muare realizados nos campos úmidos ao sudoeste do ARS (NEIS, 1975). A partir da primeira metade do século XIX as várzeas de rios também passaram a ser utilizadas para orizicultura (BESKOW, 1984).

As áreas urbanas na bacia do Rio dos Sinos cresceram cerca de 265% nos últimos 42 anos passando a abranger 471 km². As maiores expansões ocorreram em municípios do baixo Rio dos Sinos onde o crescimento das manchas urbanas foi de até 200% elevando o número de habitantes da bacia para 1.376.811 em 2010 (COMITESINOS, 2013). No ARS habitam cerca 68.800 pessoas (5% do total da bacia) que se distribuem em parte nos cerca de 17.4 km² de áreas urbanas e, noutra parte nos cerca de 1.056 km² de áreas rurais colonizadas. O restante da área do ARS é ocupado por lavouras de arroz (18.6 km²), silvicultura (36.5 km²), matas nativas (617.4 km²) e por banhados e/ ou campos úmidos (9.5 km²) (Figura 16) (COMITESINOS, 2013). Grande parte das áreas de campo em planície é utilizada para criação de gado de corte e leiteiro cujo rebanho em 2015 era de cerca de 24.000 cabeças apenas nos territórios dos municípios de Rolante, Riozinho e Caraá (IBGE, 2017).

2 COMUNIDADES DE PEQUENOS ROEDORES AO LONGO DO HOLOCENO NA TRANSIÇÃO PAMPA - MATA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL

Resumo

Neste capítulo descrevo e analiso as amostras faunísticas pretéritas e atuais de pequenos roedores (<1Kg) da transição leste entre Pampa e Mata Atlântica. As primeiras foram recuperadas de depósitos ósseos de dois abrigos sob rocha (RS-S-327: Sangão e RS-S-395: Deobaldino Marques) e as amostras atuais foram obtidas de egagrópilas de *Tyto furcata* em sete localidades no entorno daqueles abrigos. Do estudo de 1.716 fragmentos de crânios e dentes soltos determinei a presença de 30 táxons distintos nas amostras pretéritas: *Akodon* sp., *A. azarae*, *Bibimys* sp., *Brucepattersonius* sp., *Calomys laucha*, *Cavia aperea*, *C. magna*, *Clyomys* sp., *Ctenomys* sp., *Delomys* sp., *Deltamys kempi*, *Dicolpomys fossor*, *Euryoryzomys russatus*, *Euryzygomatomys* sp., *Holochilus vulpinus*, *Juliomys ossitenuis*, *Kunsia* sp., *Mus musculus*, *Necomys lasiurus*, *N. cf. obscurus*, *Oligoryzomys flavescens*, *O. nigripes*, *Oxymycterus nasutus* *O. cf. quaestor*, *Phyllomys* sp., *Pseudoryzomys simplex*, *Scapteromys tumidus*, *Sooretamys angouya*, cf. *Thalpomys* e *Wilfredomys cf. oenax*. Quatro hoje só ocorrem em ambientes da diagonal seca sulamericana: *Clyomys* sp., *Kunsia* sp., *P. simplex* e cf. *Thalpomys*. Um só ocorre hoje restrito as margens do delta do Plata: *N. cf. obscurus*. E um está totalmente extinto e também ocorria na região de Lagoa Santa, MG, no Pleistoceno final: *D. fossor*. Para comparar com esta riqueza do passado compus uma lista de riqueza atual a partir de 1.595 partes de crânios identificados de egagrópilas e através de revisão bibliográfica e consulta a coleção de mamíferos do MCNU. Nesta lista de riqueza atual 26 táxons foram registrados: *A. azarae*, *A. cf. montensis*, *A. cf. paranaensis*, *Bibimys labiosus*, *Brucepattersonius iheringi*, *C. laucha*, *C. aperea*, *Ctenomys lami*, *C. minutus*, *Delomys dorsalis*, *D. kempi*, *E. russatus*, *H. vulpinus*, *J. ossitenuis*, *Kannabateomys amblyonyx*, *M. musculus*, *N. lasiurus*, *Necomys squamipes*, *O. flavescens*, *O. nigripes*, *O. nasutus*, *O. quaestor*, *Phyllomys* sp., *Rattus rattus*, *S. angouya* e *Thaptomys nigrita*. A lista de riqueza é uma das maiores já obtidas, considerando apenas pequenos roedores, e só é menor que listas obtidas em expedições em rios Amazônicos e para as encostas do planalto paulista, no Bioma Atlântico. A dieta de corujas nesta região estudada (cerca de 3.700 Km²) também está entre as mais diversas e, do estudo das egagrópilas, pude identificar 16 espécies nativas e duas exóticas. Esta notável riqueza em uma área relativamente pequena certamente está relacionada a diversidade de habitats e de formações fitofisionômicas que convergem na região (Descrita no capítulo anterior). Com a oportunidade de observar diversos crânios inteiros e fragmentados e de pesquisar uma série de caracteres diagnósticos durante o processo de identificação dos remanescentes, acabei compondo um sucinto catálogo com 33 táxons de pequenos roedores que pode auxiliar os próximos estudantes a identificar fragmentos ósseos e dentes de roedores de pequeno porte. Investiguei também características associadas a composição óssea nas egagrópilas, tamanho das presas e a capacidade de *T. furcata* em “amostrar” o ambiente. Nesta abordagem verifiquei que: *i.* as aves predam majoritariamente espécimes bastante pequenos (60% dos fêmures mediam entre 1 e 3 cm); *ii.* os maiores indivíduos predados possuíam massa corporal entre 218 e 235 g; *iii.* a disponibilidade de diferentes ambientes (em Km² de cobertura de solo) afeta a composição de espécies predadas; *iv.* alterações no território de ambientes preferenciais de caça de *T. furcata* afetam com maior magnitude a abundância de espécies predadas daqueles ambientes e; *v.* avanços, retrações e proporções de cobertura de diferentes ambientes podem ser inferidos a

partir de depósitos ósseos antigos e atuais de *T. furcata*. Por fim, verifiquei através: *i.* do estudo de características na composição óssea dos depósitos pretéritos; *ii.* da tafonomia dos remanescentes no contexto dos sítios; *iii.* da proporção de espécimes queimados e; *iv.* da ecologia das presas e possíveis predadores que, é muito provável que foram majoritariamente *T. furcata* que compuseram os depósitos ósseos dentro dos abrigos sob rocha, ao longo dos últimos 6218 anos AP. A participação humana na incorporação de ossos de pequenos roedores no interior dos abrigos deve ter se restringido a espécies de *Cavia*, contudo, as informações obtidas neste estudo não foram suficientes para determinar esta relação de predação dos índios Umbu (habitantes esporádicos dos abrigos sob rocha) sobre populações do pequenos roedor.

Palavras-chave: Riqueza de roedores; Abrigo sob rocha; *Tyto furcata*; Espécies predadas versus disponibilidade ambiental; Catálogo crânio-dentário

Abstract

At this chapter there are the description and analyses of past and currently faunal samples of small rodents (< 1kg) from eastern transition between Pampa and Atlantic Rain Forest. Past samples were collected from bony deposits of two rock shelters (RS-S-327: Sangão and RS-S-395: Deobaldino Marques), and currently samples were collected pellets of barn owl (*Tyto furcata*) at seven localities around those shelters. Studying 1,716 fragments of skulls and loose teeth, I determined the presence of 30 distinct taxa in the past samples from the following species of rodents: *Akodon* sp., *A. azarae*, *Bibimys* sp., *Brucepattersonius* sp., *Calomys laucha*, *Cavia aperea*, *C. magna*, *Clyomys* sp., *Ctenomys* sp., *Delomys* sp., *Deltamys kemp*, *Dicolpomys fossor*, *Euryoryzomys russatus*, *Euryzygomatomys* sp., *Holochilus vulpinus*, *Juliomys ossitenuis*, *Kunsia* sp., *Mus musculus*, *Necromys lasiurus*, *N. cf. obscurus*, *Oligoryzomys flavescens*, *O. nigripes*, *Oxymycterus nasutus* *O. cf. quaestor*, *Phyllomys* sp., *Pseudoryzomys simplex*, *Scapteromys tumidus*, *Sooretamys angouya*, cf. *Thalpomys* and *Wilfredomys* cf. *oenax*. Presently, four of these taxa occur only in areas of the dry diagonal biomes of South America, such as *Clyomys* sp., *Kunsia* sp., *P. simplex* e cf. *Thalpomys*. One taxa currently inhabits the banks of delta of Plata River, *N. cf. obscurus*. Another species is extinct, with records from Lagoa Santa (Minas Gerais) on late Pleistocene, namely *D. fossor*. To compare this past richness with current diversity, I assessed 1,595 skull fragments recovered from owl pellets, but also data from the literature and from specimens deposited at the *Museu de Ciências Naturais da Universidade Luterana do Brasil* (MCNU). This list comprises 26 taxa, such as: *A. azarae*, *A. cf. montensis*, *A. cf. paranaensis*, *Bibimys labiosus*, *Brucepattersonius iheringi*, *C. laucha*, *C. aperea*, *Ctenomys lami*, *C. minutus*, *Delomys dorsalis*, *D. kemp*, *E. russatus*, *H. vulpinus*, *J. ossitenuis*, *Kannabateomys amblyonyx*, *M. musculus*, *N. lasiurus*, *Nectomys squamipes*, *O. flavescens*, *O. nigripes*, *O. nasutus*, *O. quaestor*, *Phyllomys* sp., *Rattus rattus*, *S. angouya* and *Thaptomys nigrita*. This represent on the most diverse assemblages of small mammals, being surpassed only by lists obtained in expeditions in Amazonian rivers and of the slopes of the São Paulo plateau in the Atlantic Rain Forest Biome. The owl diet of these study area (around 3,700km²) is also among the most diverse, as from the pellets sampling it was possible to identify 16 native species and two exotic species. This noteworthy richness in one area relatively small certainly is related to both the diversity of habitats and to the phytophysiognomic formations which converge in the region (described in the previous chapter). With the opportunity to observe several undamaged and fragmented skulls and to investigate a series of diagnostic characters during the identification process of the rodent remnants, I was able to elaborate a catalog with 33 taxa of small rodents. Thus, I aim to provide valuable information for future researchers to identify bone fragments and teeth of small rodents. I also investigated features associated to the composition of the bones in owl pellets, size of their preys and the ability of *T. furcata* as the agent that produced this sampling of the rodents of the environment. In this approach I was able to establish that: *i.* These owls do prey predominantly fairly small specimens (60% of the femurs measured had between 1 and 3 cm); *ii.* The largest individuals that fall prey to owls had body mass between 218 and 235g; *iii.* The availability of different environments (in Km² of soil cover) affects the composition of the preyed species; *iv.* Alterations in the territory of preferential hunting environments of *T. furcata* affect with greater magnitude the abundance of preyed species of those environments, and; *v.* advances, retractions and coverage ratios of different environments can be inferred from ancient and current bone deposits of *T. furcata*. Finally, some issues permitted identified that is most likely to have

been *T. furcata* that composed the bony deposits within the rock shelters, over the last 6,218 years BP. These issues refer to: *i.* study of characteristics in the bone composition of the past deposits; *ii.* taphonomy of the rodent remains in the context of the sites; *iii.* The proportion of burned specimens; *iv.* Prey ecology and its possible predators. Certainly humans can had participation in the incorporation of bones of small rodents inside the shelters must have been restricted *Cavia* species. However, the information obtained in this study was not sufficient to determine this relationship of predation of the Umbu human indigenous (sporadic inhabitants of shelters under rock) on small rodent populations.

Keywords: Richness list of rodents; Rock shelters; *Tyto furcata*; Preyed species *versus* environmental availability; Cranium and dental catalogue

2.1 – Introdução

“Se é muitas vezes difícil diferenciar estas espécies pelo conjunto dos caracteres exteriores, ainda mais penosa se torna esta distinção quando se dispõe apenas de fragmentos de seu esqueleto.” Peter Wilhelm Lund in LUND (1950).

A transição entre os biomas Mata Atlântica e Pampa ocorre ao longo das escarpas do Planalto Meridional (AB’SABER, 1970), dos terrenos acidentados da formação Serra Geral (WHITE, 1908 *apud* FILHO *et al.*, 2006; GORDON JR., 1947) até as margens norte da Depressão Central e da Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul (RS). Destaca-se nesta região a complexidade fitofisionômica e as paisagens em mosaico encontradas na porção oriental do estado do RS (LINDMAN & FERRI, 1974). Além do encontro entre o Planalto (> 900m) e planícies e dos entre biomas florestais e campestres, ocorrem nesta região ainda cinco formações florísticas associadas a Mata Atlântica (Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Estacional Decidual, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Densa e Restingas; *sensu* IBGE, 2004) e ambientes abertos associados ao Pampa como campos secos (estepes) gramíneo-lenhosos, campos úmidos associado a várzeas e sistemas de banhados e lagoas (MARCHIORI, 2004; SEMA, 2010; IBGE, 2012; OVERBECK *et al.*, 2015).

A história do desenvolvimento daquelas diferentes formações vegetais e do clima que possibilitou os avanços e retrações destes ambientes começou a ser estudada na década de 80 com o trabalho de BURJACK & MARQUES-TOIGO (1980) a partir da identificação taxonômica de grãos de pólen preservados em sedimentos de uma turfeira. A partir de então muitas outras turfeiras foram encontradas na região (Anexo 3) as quais possibilitaram trabalhos semelhantes àquele e que hoje compõe um valioso acervo que reconstitui os eventos climáticos que produziram a riqueza florística no ecótono Mata Atlântica - Pampa (*e. g.* ROTH & LORSCHUITTER, 1993; NEVES & LORSCHUITTER, 1995; LORSCHUITTER & DILLENBURG, 1998; NEVES, 1998; BEHLING *et al.*, 2001; 2004; BEHLING, 2002; BEHLING & PILAR, 2007; MARQUES-TOIGO *et al.*, 2002; BAUERMANN, 2003; MEYER *et al.*, 2005; LEAL & LORSCHUITTER, 2007; LEONHARDT, 2007; MACEDO *et al.*, 2007; SCHERER, 2008; MACEDO, 2009; ver também capítulo anterior).

Uma visão paleoambiental que integre também elementos da fauna neste contexto pré-histórico também tem sido possível para a região graças a contingências geológicas. O

Planalto Meridional formou-se sobre uma antiga área desértica entre Jurásico e Cretáceo de maneira que, atualmente, ao longo do limite sul do gigantesco derramamento magmático, são encontrados trechos de afloramentos sedimentares oriundos de antigas dunas eólicas cobertas pelas resistentes rocha basálticas (RENNE *et al.*, 1992; SCHERER, 2000). A ação da erosão agiu mais severamente sobre as friáveis rochas sedimentares formando mais de 50 de cavidades nas encostas íngremes dos morros que, devido sua relevância arqueológica, são denominados abrigos sob rocha (ARAUJO, 1992; DIAS, 2003; FRANK *et al.*, 2011). Estas estruturas foram frequentadas por grupos humanos e animais desde o Holoceno inicial os quais acabaram descartando restos de seus alimentos no interior dos abrigos (DIAS, 2003; RODRIGUES, 2008; ROTH *et al.*, 2008; JACOBUS & ROSA, 2013). Como as cavernas, estas estruturas funcionam como cápsulas do tempo por reunirem condições físicas para a preservação mesmo de estruturas biológicas delicadas ao longo de milhares de anos (ANDREWS, 1990; 1997). Devido a estas características, escavações arqueológicas em abrigos sob rocha puderam resgatar milhares de fragmentos ósseos e dentes de pequenos vertebrados, principalmente pequenos mamíferos (roedores e marsupiais), e estes passaram a ser objeto de estudo a cerca de 10 anos (HADLER *et al.*, 2008, 2009, 2010; RODRIGUES, 2008; ROTH *et al.*, 2008).

Pequenos mamíferos compõem grande parte da dieta de corujas Tytonidae (MAGRINI & FACURE, 2008; BUENO & MOTTA-JUNIOR, 2008) e estas naturalmente utilizam abrigos rochosos para descansar e nidificar (TAYLOR, 1994) o que as coloca como importantes formadoras de depósitos ósseos de pequenos vertebrados (TCHERNOV, 1968; ANDREWS, 1990). Corujas possuem um funcionamento digestivo peculiar onde as presas ingeridas não são completamente digeridas no estômago e estruturas mais resistentes como ossos, pelos, penas e proteções de quitina precisam ser regurgitados na forma de uma pelota compacta, denominada egagróplia, que geralmente é depositada em seus abrigos (SICK, 1997). A coruja *T. furcata* é uma rapinante noturna que pode pesar entre 475g (machos) e 566g (fêmeas) e que preda preferencialmente pequenos roedores em áreas abertas (CORNELL LAB, 2015). Esta coruja consegue abater e consumir presas com até 300g (GLUE, 1974) tendo, portanto, capacidade para compor um registro de riqueza muito amplo para a maioria das famílias, como: i. Cricetidae (com a exceção talvez de adultos de *Kunsia*, *Gyldenstolpia*, *Holochilus*, *Lundomys* e *Nectomys*, que em geral são maiores que 300g conforme BONVICINO *et al.*, 2008; GONÇALVES *et al.*, 2015; VOSS, 2015a); ii. Muridae (excetuando-se adultos de *Rattus norvegicus*, de acordo com ARMITAGE, 2004); iii. Caviidae, como jovens de *Galea* e *Cavia* (BELLOCQ, 1998); iv. Ctenomyidae, como os jovens de *Ctenomys* (TREJO & LAMBERTUCCI,

2007) e; v. Echimyidae, como jovens de diversos gêneros (e. g. BAGLAN & CATZEFLIS, 2014; BUENO & MOTTA-JUNIOR, 2008). DIAS (2003) sugere que a acumulação de ossos de pequenos mamíferos no sítio RS-S-327, no nordeste do RS, tenha ocorrido devido a atividades de corujas e ROTH *et al.* (2008) concorda chamando a atenção para ocorrência da maior concentração de material ósseo sob patamares da borda superior da abertura do abrigo RS-S-395, na mesma região que o sítio anterior, que serviriam ao abrigo de *T. furcata*.

Pequenos roedores em geral são fundamentais para o funcionamento de ecossistemas. Além de serem recurso alimentar para a manutenção de populações de predadores são também dispersores de sementes (e. g. SUNYER *et al.*, 2013) e fungos (e. g. FRANK *et al.*, 2009), polinizadores (e. g. BICCARD & MIDGLEY, 2009), aeradores e incorporadores de nutrientes ao solo (e. g. ZHANG *et al.*, 2003; THORP, 1949) e controladores de populações de invertebrados (RATE, 2009). Roedores são o grupo mais diversificado de mamíferos e diversas pequenas espécies podem coexistir numa mesma área por exigirem nichos ecológicos bastante específicos (HODARA *et al.*, 2000; NAXARA *et al.*, 2009; PINOTTI *et al.*, 2011). São na grande maioria r-estrategistas (*sensu* MACARHUR & WILSON, 1967) e por isso as densidades de suas populações são sensíveis a fatores extrínsecos (STENSETH, 1978). Entre esses fatores destaca-se a disponibilidade de alimentos cuja abundância ou escassez produz rápida respostas nas densidades populacionais (GONZALEZ *et al.*, 2000; NAXARA *et al.*, 2009). Por todas essas características os roedores vem sendo utilizados como bioindicadores de qualidade de ambientes atuais (e. g. DOUGLASS, 1989; GALETTI *et al.*, 2015) e para inferir condições paleoambientais e paleoecológicas (e. g. CHALINE, 1972, 1977; VIGNE & VALLADAS, 1996; BLOIS *et al.*, 2010; PARDIÑAS & TETA, 2013)

O zoólogo e professor brasileiro João Moojen, em meados do século 20, já chamava a atenção para a utilização dos fragmentos ósseos de roedores, principalmente encontrados em regurgitos de corujas: “*Um dos maiores auxiliares do colecionador é a coruja vulgarmente conhecida pelo nome de rasga-mortalha, coruja-de-igreja ou suindara [...]. Alimentando-se quase exclusivamente de pequenos mamíferos, a suindara consegue apanhar espécies muito variadas, superando os mais experimentados coletores.*” (MOOJEN, 1943). A taxonomia da diversidade brasileira e o conhecimento sobre as demandas ecológicas das espécies precisaram avançar muito nos últimos 50 anos para que também os fragmentos de pequenos roedores pudessem ser utilizados como fonte de informações, como já era feito em outros países (e. g. CHALINE, 1972; GLUE, 1974; MORTON & MARTIN, 1979; JAKSIC & YÁÑEZ, 1979; SCHLATTER *et al.*, 1980). Descrições mais detalhadas dos táxons, principalmente dos seus

crânios e dentes, aliada a padronizações nas descrições qualitativas e quantitativas (*e. g.* HERSHKOVITZ, 1967, 1994; REIG, 1977; PATTERSON & WOOD, 1982; WAHLERT, 1985; VOSS, 1988, 1991, 1993; EMMONS & VUCETICH, 1998; LEITE, 2003; PERCEQUILLO, 2006) e a associação entre morfologia das estruturas e a adaptação destas as necessidades ecológicas (*e.g.* VORONTZOV, 1960, 1979; VOSS, 1988; VERZI, 2002; BECERRA *et al.*, 2012) passaram a facilitar para os novos pesquisadores o reconhecimento das entidades taxonômicas, seus modos de vida e habitats que elas representam. Em outra via, os trabalhos ecológicos cresceram em número e se dedicavam em reconhecer os fatores ecológicos que afetam as comunidades de roedores em diferentes ambientes (*e. g.* ALHO *et al.*, 1986; VIEIRA & MONTEIRO-FILHO, 2003; PARDINI *et al.*, 2005; VIEIRA & PALMA, 2005; UMETSU & PARDINI, 2006; VIEIRA *et al.*, 2006; PÜTTKER *et al.*, 2008). Soma-se a este contexto o crescimento das coleções científicas do Brasil que aumentaram seus acervos e passaram a ter disponível uma maior representatividade da diversidade de roedores (BEZERRA, 2012). Este avanço científico certamente viabilizou a utilização de esqueletos fragmentados de pequenos vertebrados, vindos de excretas de predadores ou depósitos sedimentares, também como fonte de dados para: *i.* Conhecer hábitos de caça e ambientes que os predadores mais utilizam (*e. g.* MOTTA-JÚNIOR & TALAMONI, 1996; MOTTA-JUNIOR & ALHO, 2000; SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2004; BUENO & MOTTA-JUNIOR, 2006); *ii.* Complementar listas de riqueza (*e. g.* BONVICINO & BEZERRA, 2003; SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007; PETERS *et al.*, 2010; 2013); *iii.* Comentar a conservação de ambientes (*e. g.* SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007; LEMOS *et al.*, 2015; MANCINI *et al.*, 2018) e; *iv.* Inferir condições ambientais pretéritas (*e. g.* SALLES *et al.*, 2006; RODRIGUES, 2008; ROTH *et al.*, 2008).

Neste capítulo me proponho a apresentar a riqueza de pequenos roedores (<1Kg) atual e Holocênica da porção leste da transição entre Mata Atlântica e Pampa. Partindo do estudo de remanescentes ósseos e dentes provenientes de egagrópilos atuais da coruja *Tyto furcata* e de depósitos soterrados no interior de dois abrigos sob rocha procuro contribuir para as respostas das seguintes questões: Quantas espécies ocorrem atualmente e ocorreram no passado nesta região? A riqueza dos roedores foi alterada com a perda de áreas de campo ou aumentou com o avanço das florestas no Holoceno final? A incorporação de restos de roedores no contexto arqueológico dos abrigos é realmente devido a ação somente de corujas? Até que ponto é válido relacionar as abundâncias das espécies predadas por *T. furcata* com a composição ambiental da sua área de caça? Com o propósito de responder a essas questões, elaborei um catálogo comentado contemplando todos os táxons registrados nas amostras

atuais e pretéritas. Neste catálogo apresento as principais características diagnósticas das amostras, identificadas em nível de gênero e espécie, além de pranchas fotográficas dos crânios (espécimes inteiros de coleções científicas e dos fragmentos presentes nas amostras atuais e pretéritas) e dentes. Com base neste catálogo discuto a riqueza atual e pretérita desta região, comparando esta diversidade com outros estudos dessa e de outras regiões do Brasil e América do Sul.

2.2 – Materiais e Métodos

2.2.1.a – Área de Estudo

O objetivo deste estudo é acessar a riqueza e abundância de pequenos roedores viventes ao longo da região ecotonal do NE do RS e compará-la com amostras das comunidades de roedores obtidas a partir de escavações arqueológicas nas terras baixas do vale do Sinos. Uma vez que GEISE *et al.* (2004) e MOREIRA *et al.* (2008) verificaram que a composição das comunidade de mamíferos se altera em um gradiente altitudinal, sobretudo, acima de 400m, o primeiro critério para delimitação da área de estudo foi delimitar ao norte o limite de 400 m de altitude, omitindo as partes mais altas da Serra Geral.

Ao longo do reconhecimento da área do entorno dos abrigos sob rocha e do estudo teórico das formações fitofisionômicas que compõe o Alto Rio dos Sinos (ARS) verifiquei a presença de: *i.* florestas estacionais (ao norte); *ii.* florestas ombrófilas sem araucárias (ao leste próximo a encostas); *iii.* fragmentos de matas baixas xerofíticas semelhante a restingas em campos de solo arenoso (principalmente na margem esquerda do Sinos); *iv.* campos bem drenados (formando a matriz do entorno dos abrigos sob rocha) e; *v.* campos inundáveis e banhados. Sabendo disso, para compor a riqueza regional, resolvi considerar registros (em bibliografia e coletas depositadas em coleção científica) feitos: *i.* mais ao oeste, abrangendo uma área maior de florestas estacionais; *ii.* mais ao leste, abrangendo uma maior área de FOD e Restingas e; *iii.* mais ao sul, abrangendo campos, maiores capões de mata semelhante a restinga e banhados. Portanto, o segundo critério para limitar a área de interesse deste capítulo foram os territórios políticos dos municípios do entorno do vale do Rio dos Sinos: Araricá, Caraá, Glorinha, Igrejinha, Maquiné, Nova Hartz, Osório, Parobé, Riozinho, Rolante, Santo Antônio da Patrulha, Sapiranga, Taquara e Três Coroas. Dessa forma, a area de interesse deste capítulo ficou inserida no quadrante delimitado pelas latitudes 29.3°S e 30.1°S e longitudes 50°O e 51.2°O (Figura 17), exibindo uma área de cerca de 3.700 Km². Uma descrição detalhada da área se encontra no Capítulo 1 desta tese.

2.2.1.b – Relevo, clima e vegetação

A região estudada localiza-se no nordeste do Estado do Rio Grande do Sul (RS) e cobre parte da Encosta da Serra e o extremo leste da Depressão Central (FORTES, 1959; MESQUITA, 1982) e, em menor abrangência, a transição entre a escarpa sul do Planalto Merional em periplanície sedimentar associada a região à montante do Rio dos Sinos (LEMOs *et al.*, 1973; MESQUITA, 1982). A topografia consiste em planície levemente ondulada com a presença de eventuais colinas com faces escarpadas e algumas montanhas que podem exceder a 350m de altura (DIAS, 2003). São formados por rochas vulcânicas associadas com a formação da Serra Geral (FRANK *et al.*, 2009) e foram escavadas principalmente por ação fluvial ao ponto de expor rochas areníticas basais da Formação Botucatu (SCHERER, 2000).

O clima é temperado com verões quentes sem deficiência de chuvas ('Cfa' pela classificação de Koppen-Geiger) (LEITE, 2002; BERED *et al.*, 2007; PEEL *et al.*, 2007). LEMOs *et al.* (1973) classifica a região como 'Cfa-II2b', ou seja, clima subtropical, com temperaturas nos meses mais quentes acima de 22°C e com médias anuais acima de 18° C. As médias das temperaturas máximas ficam em torno de 23° e 25° C, a média das mínimas fica em torno de 13° C e a média anual estabelece-se entre 15° e 20° C (MORENO, 1961; LEITE, 2002). As médias pluviométricas anuais ficam entre 1320 and 1420mm (MORENO, 1961). A classificação de LEMOs *et al.* (1973) também refere-se ao período de ensolação que fica em torno de 2200 and 2300 hours por ano devido aos longos períodos de atmosfera nublada ou com neblina.

SEMA (2010) classifica e caracteriza detalhadamente o complexo fitofisionômico do RS em Unidades da Paisagem Natural (UPN) e sete destas podem ser encontradas na área de interesse. Aqui eu as simplifico em 'florestas' e 'áreas abertas' como segue :

i. Florestas (*Forests*, nas figuras e diagramas apresentados nos resultados): Inclui três tipos de UPN (tons verdes na Figura 17). Compreende as formações do bioma Mata Atlântica. Abrangem os vales úmidos em encostas cobertas por floresta ombrófila densa (FOD) e por florestas estacionais semidecíduais (FES). Estas cobrem as encostas íngremes da Serra Geral em altitudes de 0 a 1000m altitude (aqui consideramos registros feitos até 400 m).

ii. Áreas Abertas (*Open areas*, nas figuras e diagramas apresentados nos resultados): Inclui quatro tipos de UPN (tons amarelados e pastéis da Figura 17). Compreendem aos campos do bioma Pampa do oeste, sul e sul-sudeste da área de estudo. A oeste, ao longo da base da serra o terreno é ondulado indo de 0 a 400 m e tem a presença de morros isolados flanqueados por matas baixas e xerófitas. Ao sul e sudoeste o solo é mais arenoso, o terreno

mais plano e coberto por campos secos ou úmidos quando associados a lagoas ou banhados. No sul também há uma área associada a antigas linhas de paleodunas onde o relevo é mais ondulado e coberto por matas baixas de influencia da FES e em contato com a estepe gramíneo lenhosa onde chama atenção a presença de grupos de *Butia capitata*. Na planície costeira (< 50 m) ocorrem sistemas de lagoas e banhados em campos arenosos cobertos por vegetação pioneira e fragmentos de matas de restinga.

2.2.2. – Amostragem

2.2.2.a – Fauna pretérita: Sítios arqueológicos

A região é bem conhecida pela Arqueologia devido ao importante número de abrigos sob rocha criados pela erosão das rochas areníticas da Formação Botucatu e que foram utilizados ao longo do Holoceno por povos indígenas (MILLER, 1969; SCHMITZ, 1987; DIAS, 2003, 2012; ROSA, 2009; BUENO *et al.*, 2013; HADLER *et al.*, 2013). DIAS (2003:73) registrou a localização de 50 desses abrigos sob rocha na região do Alto Vale do Rio dos Sinos. Neste estudo tive acesso ao material resgatado em dois sítios:

a) RS-S-327: Sangão (29°46'21"S/ 50°33'44"W; Figuras 2, 17 e 18) - O arqueólogo André L. Jacobus cedeu-me cerca de 5 kg de material de origem orgânica (conchas, ossos, garras, etc.), ainda não estudados e previamente separados de sedimentos em campo. Estes estiveram armazenados no Museu Arqueológico do Rio Grande do Sul (MARSUL), Taquara, RS, desde suas coletas. RODRIGUES (2008) trabalhou com uma parte do material deste sítio, especificamente das quadrículas D13, E12, E13, F16, G9 e parte da F8. Deste sítio analisei os materiais de três quadrículas de 1 x 1m: E8, F8 e G8 (Figuras 19 e 20). A primeira foi escavada em abril de 2000, em níveis artificiais de escavação (NAE, mas daqui em diante somente 'nível' ou 'níveis') de 10cm até 1m de profundidade; a segunda quadrícula foi escavada parcialmente também em abril de 2000 e retomada entre 1 e 31 de julho de 2001, sendo escavada em NAE de 5cm até a profundidade de 50cm. A quadrícula G8 foi escavada em níveis de 5cm até a profundidade de 40 cm também entre 1 e 31 de julho de 2001 (Figuras 19 e 20).

b) RS-S-395, Deobaldino Marques (29°45'37"S/ 50°29'7"W; Figura 2, 17 e 18) - A escavação ocorreu de 18 a 21 de fevereiro de 2000. O material analisado encontrava-se sob a guarda do MARSUL até 2008. Em 2008 o material foi transferido para a curadoria do Instituto Anchieta de Pesquisas (IAP), São Leopoldo, RS, que por sua vez, emprestou o material para a realização deste projeto. Duas quadrículas foram previamente trabalhadas em ROTH *et al.* (2008): C3 e C7D7 (Figuras 19 e 20). A primeira foi escavada junto à parede leste

e teve dimensões de 100x100x70cm com níveis de 10cm. A C7D7 foi escavada a cerca de 4m da C3 e teve as dimensões de 100x200x100cm, controlada em níveis de 10cm (Figuras 19 e 20). Os remanescentes provenientes desses dois abrigos sob rocha compuseram minhas amostras pretéritas.

2.2.2.b – Teste da hipótese de formação da amostra pretérita por *Tyto furcata*

Trabalhos com acúmulos de ossos em contextos de grutas e cavernas geralmente não se aprofundam em questões relacionadas aos processos de incorporação dos espécimes àqueles contextos (QUEIROZ & CARVALHO, 2008). Todavia, aceitar a hipótese de que o depósito estudado foi feito por apenas um agente facilita o reconhecimento de padrões na composição da amostra, nas características dos espécimes e na distribuição destes no local (GIFFORD-GONZALEZ, 2018: 255-263). Uma vez reconhecido o agente, é possível delimitar a “área amostrada” da qual a riqueza recuperada poderia ser proveniente.

Para testar esta hipótese de formação exclusiva por corujas Tytonidae e avaliar a possibilidade de colaboração de outros agentes na formação da amostra é preciso caracterizá-la mais detalhadamente. Por isso, busquei:

- Estabelecer a frequência de partes ósseas:

Os ossos de pós-crânio de roedores (úmeros, vértebras, fêmures, tíbias, etc.) dos níveis foram contados e suas frequências foram obtidas pela fórmula: $F = (n \times 100) / N$, onde n = parte óssea de roedor e N = somatório de todas as partes ósseas de um nível da quadrícula. Em seguida, classifiquei as partes ósseas pareáveis mais numerosas e melhor conservadas (fêmur, tíbia e úmero, principalmente) em categorias de tamanho pelo comprimento total (CTF = Comprimento total do fêmur; CTT = Comprimento total da tíbia e; CTU = Comprimento total do úmero (Figura 25A): de 0 a 1cm, de 1 a 2cm, de 2 a 3cm, de 3 a 4cm e de 4 a 5cm. Para os fêmures considerei também a fusão ou não da epífise distal como critério para o agrupamento em categorias (ou seja, poderia obter no mesmo nível um conjunto de fêmures de 1 a 2cm sem fusão de epífises e outro de 1 a 2cm com fusão de epífise). Para facilitar esse processo utilizei uma bandeja com marcações de intervalos de 1cm (Figura 25B); Partes de ossos quebrados, cujo comprimento total não pode ser tomado, foram agrupados na categoria “quebrados”. Adotei o mesmo procedimento para os demais ossos longos, como úmeros, fêmures e tíbias das amostras atuais pontos A, C e E (Tabela 6). Fiz isso para avaliar se suas distribuições nas categorias de tamanho seria a mesma que a verificada para a amostra pretérita.

- Contabilizar os ossos queimados

Ossos queimados totalmente ou parcialmente (Figura 26) foram considerados e suas frequências entre os demais ossos sem indícios de queima foram calculadas com a fórmula: $Fq = (nq \times 100) / Ne$ onde, nq = Número de ossos queimados e Ne = Número total de do mesmo tipo de osso no nível.

- Estimar um peso máximo para os roedores predados

Medi com paquímetro digital com precisão de 0.01mm, os comprimentos totais de fêmures e tíbias de indivíduos depositados no MCNU (Anexo 9) de duas espécies de roedores cujos adultos podem atingir mais 300g mas que até então só se conhece a predação de indivíduos jovens, potencialmente com menos de 300g: *H. vulpinus* (ver PETERS *et al.*, 2010; 2013) e *Nectomys squamipes* (encontrado neste estudo e apresentado nos resultados). Todas as estruturas medidas possuíam epífises fusionadas. Fiz a associação entre o tamanho dos ossos e o peso dos espécimes registrado em suas etiquetas e utilizei esses valores para encontrar um coeficiente de regressão linear (ZAR, 1984) pelo software BioEstat® 5.3 (AYRES *et al.*, 2007). As equações encontradas para estimativa da massa daqueles roedores foram:

Para tíbias de *H. vulpinus* = $\log Y - 3.92(\log X) - 4.05$ ($r^2=0.88$, $p<0.0001$ e $n=10$);

Para fêmures de *H. vulpinus* = $\log Y - 3.11(\log X) - 2.6$ ($r^2=0.9$, $p<0.0001$ e $n=10$);

Para tíbias de *N. squamipes* = $\log Y - 3.6(\log X) - 3.53$ ($r^2=0.9$, $p<0.0002$ e $n=9$) e;

Para fêmures de *N. squamipes* = $\log Y - 2.913(\log X) - 2.237$ ($r^2=0.91$, $p<0.0001$ e $n=10$).

2.2.2.c – Fauna Atual: Abrigos de corujas *Tyto furcata* (Temminck, 1827)

Tendo determinado que a amostra pretérita foi formada por corujas do gênero *Tyto*, inciei a amostragem da fauna atual, empregando o mesmo método amostral: uso de pelotas de corujas para acessar a diversidade atual na área. Por meio de entrevistas com moradores da região, fui informado da existência de sete construções (galpões de maquinário agrícola, galpão abandonado, outrora empregado para estoque de fumo, galpão de secagem e armazenamento de arroz e quatro campanários de igrejas) que poderiam estar sendo utilizadas como abrigo diurno de corujas e poderiam conter depósitos de suas egagrópilas. As coletas desse material, integro e desintegrado (formando um substrato), ocorreram entre 18 e 26 de setembro de 2013 e o armazenamento foi feito em sacos plásticos identificados com a coordenada e data do local de coleta. Os dados dos pontos de coleta de egagrópilas são apresentados na Tabela 6. Os remanescentes provenientes dos egagrópilas de *T. furcata* dos sete pontos compuseram minhas amostras atuais.

2.2.3 – Limpeza e organização dos fragmentos

2.2.3.a – Amostras pretéritas

Os fragmentos de roedores estavam agrupados em sacos plásticos, cada um representando o nível da quadrícula em que foram encontrados (Figura 22A). Cada saco possuía uma etiqueta com informações que permitiam situar o material no local que foi resgatado: Sítio arqueológico, número da quadrícula e nível. Todos os fragmentos encontravam-se bastante sujos e alguns apresentavam concreções de sedimentos. Todos os espécimes foram limpos com pinceis macios mantendo-se a atenção na preservação dos espécimes e de suas informações de procedência. Algumas maxilas e mandíbulas ainda apresentam dentes fixados, porém, havia muitos dentes soltos o que exigiu uma maior atenção no processo de triagem.

Algumas dúvidas quanto a organização original surgiram e não puderam ser sanadas e por isso algumas considerações precisam ser feitas: *i.* O nível de 10 a 15cm da quadrícula F8 não foi encontrado e não obtive nenhuma informação nos registros arqueológicos quanto a presença de remanescentes de pequenos roedores neste nível; *ii.* Encontrei três grupos de materiais associados a quadrícula C3 com as seguintes informações em suas etiquetas: “RS-S-395 / C3 / 00-10cm”, “RS-S-395 / C3 / 10-20cm” e “RS-S-395 / C3 / 00-20cm”. Espécimes pertencentes a este último grupo não podiam ser divididos entre os dois primeiros níveis, por isso, para efeitos de análise decidi reunir esse materiais como pertencentes a um único nível de 20cm de profundidade: “RS-S-395 / C3 / 00-20cm”; *iii.* Na quadrícula C7D7 encontrei 201 partes de crânio que não estavam associadas a nenhum nível (grupo “RS-S-395 / C7D7 / 00-100cm”). Considerei estes espécimes apenas em análises que tratem de comparações entre quadrículas e sítios.

Apenas partes de crânio e dentes foram utilizados para identificação taxonômica. As três primeiras etapas de trabalho descritas abaixo são pertinentes aos materiais provenientes do sítio RS-S-327: Sangão os quais nunca tiveram nenhum tipo de tratamento após a escavação. As demais etapas foram aplicadas também ao material do sítio RS-S-395:

Triagem: Os fragmentos de roedores foram separados dos demais materiais e sedimentos (Fig. 23B);

Limpeza: Concreções e sedimentos foram removidos por instrumentos delicados a fim de não causar danos a superfície óssea (BERWICK, 1975) como: palitos, escovas e pincéis (Figura 22D e E);

Separação de “morfo-grupos”: Os espécimes foram analisados sob lupa (Figura 22C) e estereomicroscópio com aumento mínimo 5x. Após esta fase, agrupei os espécimes em grupos de semelhança morfológicas (morfo-grupos) para que a atividade de identificação taxonômica posterior fosse facilitada;

Identificação taxonômica prévia: Os caracteres morfológicos que serviram para agrupar as peças em morfo-grupos foram buscados em atividade de comparação daqueles com espécimes de coleções científicas. Consultei espécimes do Museu de Ciências Naturais da Universidade Luterana do Brasil (MCNU) em Canoas, RS; do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN), RJ e; do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), SP. Consultei bibliografias taxonômicas para o reconhecimento de caracteres morfológicos diagnósticos que permitissem a identificação taxonômica dos remanescentes.

Tombamento: As informações de resgate e identificação de cada fragmento de crânio de dentes foram anotadas em um livro tomo específico do IAP. Todos os fragmentos tombados ganharam o número do registro, com acrônimo “IAP”, escrito em caneta nanquim 0.05mm. Dentes soltos foram colocados em tubos e estes receberam os números dos registros de tomo dos espécimes que armazenavam.

Armazenamento: Os morfo-grupos de cada nível foram organizados em bandejas e tubos com tampa de rosca. As bandejas foram fechadas com as peças envolvidas em algodão (Figura 22F e G).

2.2.3.b - Amostras atuais

Pelotas de coruja foram trabalhadas no Laboratório de Mamíferos da USP (LAMA) seguindo as seguintes etapas:

i. Triagem: Coloquei as pelotas individualmente em álcool 70% para evitar suspensão de partículas e esporos durante o manuseio, para facilitar a desagregação e para esterilizar a massa compactada. Mesmo o material de pelotas desmanchadas, que formavam um substrato nos pontos de coleta, foi lavado em um recipiente com álcool 70%. Após a passagem pelo álcool, desmanchei manualmente os egagrópilos tomando cuidado para não fragmentar crânios usando pinças para retirada de partes ósseas e dentes. Pelotas desmanchadas e lavadas em álcool foram passadas em peneira e os restos de vertebrados selecionados com pinça.

ii. Secagem: Partes de vertebrados ainda úmidas pelo álcool foram secas em estufa a 40° C.

iii. Limpeza: Partes ósseas e dentes de roedores foram selecionadas e limpas com pinças e agulhas para retiradas de pêlos e restos de tecidos.

iv. Tombamento: As informações do ponto de coleta e identificação de cada fragmento de crânio e dentes foram anotadas em um livro tombo específico. Todos os fragmentos tombados ganharam o número do registro, com acrônimo “PRR” (do nome do coletor), escrito em caneta nanquim 0.05mm.

Armazenamento: Os espécimes das amostras atuais foram organizados em bandejas com tampa (organizadores plásticos para itens de costura e pesca) e tubos com tampa de rosca. As bandejas foram fechadas com as peças envolvidas em algodão (Figura 22F e G).

2.2.4 – Identificação das amostras pretéritas e atuais

Os fragmentos pretéritos inicialmente reunidos em morfo-grupos (item anterior) e as partes de crânio e dentes provenientes de egagrópilos de coruja foram comparados com crânios de espécimes identificados e depositados nas coleções do MCNU e MZUSP. Em estereomicroscópio, características dentárias também foram analisadas considerando as mudanças ocasionadas por desgaste dentário. Neste processo, os táxons que apresentaram maiores semelhanças morfológicas passaram para uma etapa de pesquisa bibliográfica. Priorizei a consulta a trabalhos originais de descrição dos táxons para reunir informações qualitativas e quantitativas que possibilitassem a identificação das entidades taxonômicas. Incluí também nesta busca os trabalhos posteriores de revisão taxonômica onde procurei caracteres que por ventura não tenham sido destacados nos textos originais de descrição. Portanto, utilizei as informações de bibliografia aliada a análise descritiva dos fragmentos para o estabelecimento das identificações taxonômicas. Fragmentos que apresentaram semelhanças com partes homólogas de algum táxon, mas que não apresentaram caracteres suficientes para uma identificação taxonômica segura são apresentados sob o status de “*conferatum*” (a conferir) e o táxon que me pareceu ser mais semelhante é mostrado precedido pela abreviatura “cf.”.

Além disso, realizei três abordagens para o levantamento das espécies ocorrentes na região de interesse: i. Pesquisa bibliográfica: Busquei em artigos e livros por registros com menos de 50 anos de espécies de pequenos roedores capturados em Santo Antônio da Patrulha e nos seguintes municípios vizinho: Rolante, Taquara, Glorinha, Viamão, Capivari do Sul, Osório, Caraá, Riozinho, Igrejinha, Parobé, Nova Hartz, Araricá, Sapiranga, Campo Bom, Novo Hamburgo, Gravataí, Alvorada e Maquiné; ii. Consulta a coleção zoológicas: Busquei na coleção de mamíferos do MCNU, Canoas, RS, por espécimes coletados na área de

interesse (delimitada em 2.2.a) em coleções zoológicas espécimes coletados a menos de 50 anos nos municípios citados e; *iii*. Análises de egagrópilos: Táxons identificados através de restos de alimentação de corujas complementaram a lista de riqueza atual.

2.2.5 – Biometria

Alguns espécimes foram medidos sob lupa com paquímetro digital com precisão de 0.01mm para melhor precisão de suas identificações. Selecionei sete medidas de PERCEQUILLO (2003) que não considerassem marcos na caixa craniana, arco zigomático e basicrânio já que estas regiões não estão disponíveis em todos os espécimes pretéritos e na grande maioria dos espécimes provenientes de egagrópilos. Para os antigos adaptei as medidas transversais ao sentido do crânio. Assumi espelhamento morfológico de partes ósseas entre os lados esquerdo e direito (perfeita bilateralidade), então aferi a menor medida do marco relacionado a medida até a sutura sagital. Por exemplo, medidas como LFI ou LPP estarão representadas como LFI/2 e LPP/2, respectivamente. Assim, para estimar a medida total como as apresentadas em PERCEQUILLO (2003), será preciso multiplicá-la por dois. Este critério valerá apenas para partes sem quebras nas suturas sagitais.

Algumas outras medidas utilizadas por PARDIÑAS *et al.* (2013) e outras inspiradas por MATISOO-SMITH & ALLEN (2001) foram trazidas para este trabalho. Partes que ainda mantinham a região do palato (ou parte desta), maxilas e mandíbulas (principalmente quando apresentavam dentes fixados) foram as que melhor possibilitaram a identificação e registro taxonômico nas amostras e, devido a isso estabeleci mais 4 medidas: CSA, CSm, Lm1 e CSa. Outras três medidas foram criadas: duas medidas mandibulares com base nos landmarks 8 e 9 e, 10 e 12 utilizados por ZELDITCH *et al.* (2008), Cdi, DCC e DCA, e uma utilizada para a identificação dos fragmentos de *Necromys* spp., ACM. Abaixo apresento a descrição das 17 medidas biométricas (Figura 23) realizadas:

LFI – Largura do forame incisivo: Distancia entre as bordas dos forames incisivos no nível da sutura premaxilar-maxilar;

LFI/2 - Distância entre a borda de um dos forames incisivos no nível da sutura premaxilar-maxilar até a sutura entre vômeres;

CFI – Comprimento do forame incisivo: distância máxima entre o extremo anterior e posterior do forame incisivo;

LPP – Largura da ponte palatina: Distância máxima entre as bordas dos alvéolos dos M1 ao nível dos protocones;

LPP/2 - Distância máxima entre as bordas dos alvéolos dos M1 ao nível dos protocones;

CPP – Comprimento da ponte palatina: Menor distância entre a borda posterior do forame incisivo até a borda anterior da fossa mesopterigoidea;

LPZ – Largura da placa zigomática: Menor distância entre as bordas anterior e posterior da placa zigomática;

LM1 - Distância entre a margem labial do paracone e a margem lingual do protocone na altura do mais amplo perímetro dos dentes (linha das gengivas) dos M1.

Cdi – Comprimento do diastema inferior: Distância entre as borda anterior da primeira raiz do m1 e a borda posterior do i;

DCA – Distância côndilo-angular: Distância entre a borda posterior da superfície de articulação do processo condilar e o ponto de curvatura mais distal do processo angular;

DCC - Distância côndilo-coronóide: Menor distância entre a borda anterior da superfície de articulação do processo condilar e o processo coronoide;

ACM – Altura do corpo mandibular: Distância entre a borda dos alvéolos e a margem ventral da mandíbula no nível do protoconídeo do m1;

CSM – Comprimento da série molar superior: Distância entre a face anterior do M1 e a face posterior do M3 quando ainda firmemente fixados e tomando por base o nível da linha da gengiva;

CSm – Comprimento da série molar inferior: Distância entre a face anterior do m1 e a face posterior do m3 quando ainda firmemente fixados e tomando por base a linha das gengivas;

Lm1 - Distância entre a margem labial do protoconídeo e a margem lingual do metaconídeo na altura da linha das gengivas dos m1.

CSA – Comprimento da série alveolar superior: Maior distância entre a borda anterior do alvéolo primeira raiz do M1 e a margem posterior do alvéolo da última raiz do M3;

CSa – Comprimento da série alveolar inferior: Maior distância entre a borda anterior do alvéolo primeira raiz do M1 e a margem posterior do alvéolo da última raiz do M3;

Análises comparativas utilizando estas medidas foram realizadas no software IBM® SPSS v. 20 e BioEstat 5.0.

2.2.6 – Apuração do *Number of Identifiable Specimens* (NISP) e *Minimum Number of individuals* (MNI) e da frequência dos táxons

Após a identificação das espécies, estabeleci o número de espécimes identificáveis, Number of Identifiable Specimens (NISP), e o número mínimo de indivíduos, Minimum Number of individuals (MNI), a fim de poder estabelecer as frequências da presença destes nas amostras atuais e pretéritas. Segui MARSHALL & PILGRAM (1993) para contabilizar o NISP e o MNI das amostras. NISP é a simples contagem de espécimes identificáveis de um único táxon. O MNI deriva do NISP e o seu objetivo é mostrar o mais numeroso elemento de um táxon ou, a menor quantidade possível de indivíduos de um táxon que poderia ter produzido a quantidade de elementos encontrados em uma amostra (veja também GIFFORD-GONZALES, 2018).

NISP e MNI foram estimados em duas esferas na amostra pretérita. Para a amostra pretérita estabeleci um NISP e MNI com o esqueleto pós-craniano para espécimes da ordem Rodentia a fim de avaliar quantos indivíduos foram predados para produzir as amostras. E, também estabeleci um NISP e MNI considerando apenas partes cranianas e dentes após as identificações taxonômicas apropriadas. Para os fragmentos das amostras atuais estabeleci o NISP e MNI apenas com partes de crânio e dentes após as devidas identificações taxonômicas.

Ossos do pós-crânio (somente na amostra pretérita): Os ossos do pós-crânio de roedores foram separados dos demais pequenos vertebrados com a consulta de esqueletos inteiros de espécies de pequenos mamíferos tombados na coleção do MZUSP. Ossos de peixes, aves, répteis, anfíbios, morcegos e marsupiais foram retirados da amostra e armazenados separadamente. Para obtenção do NISP e MNI considerei a ordem Rodentia, uma vez que não separei os ossos das famílias Cricetidae, Muridae, Echimyidae, Caviidae e Ctenomyidae.

Para chegar ao MNI com pós-crânio de Rodentia segui os seguintes critérios: *i.* Considerei apenas ossos longos (*i. e.* úmeros, fêmures e tíbias) e chatos [*i. e.* escápulas

(“omoplatas”) e pélvis] que puderam ser pareados com seus respectivos bilaterais; *ii*. Cada nível foi tratado independentemente, ou seja, desconsidere a possibilidade de haver ossos de um mesmo indivíduo em diferentes níveis; *iii*. Não considere os espécimes do agrupamento “RS-S-395 - C7D7 – 0-100”; *iv*. Pareei as estruturas ósseas direitas e esquerdas em categorias de tamanho, à saber: 0 a 1cm sem epífise; 0 a 1cm com epífise fusionada; 1 a 2cm sem epífise; 1 a 2cm com epífise fusionada; 2 a 3cm sem epífise; 2 a 3cm com epífise fusionada; 3 a 4cm sem epífise; 3 a 4cm com epífise fusionada; 4 a 5cm sem epífise e 4 a 5cm com epífise fusionada) (Figura 25B ilustra a separação de fêmures direitos e esquerdos sem epífises (ainda sem agrupamento por tamanho); *v*. Quando quebrados, considere partes proximais e distais, anotando o maior valor destas para os lados direito e esquerdo (*i. e.*, numa situação onde estivesse organizando fêmures e obtivesse 20 partes proximais e 10 distais direitas e, 10 partes proximais e 15 distais esquerdas registraria apenas 20 fêmures direitos e 15 esquerdos); *vi*. As quantidades de peças direitas e esquerdas obtidas pela contagem de estruturas quebradas foram somadas às quantidades de ossos direitos e esquerdos de outras categorias de tamanho visando equalizar (*i. e.* igualar as quantidades entre os lados); *vii*. Para finalmente obter o MNI de um tipo de osso, somei a quantidade de pares em cada categoria de tamanho com, as quantidades de lados direitos e esquerdos que não foram aproveitadas na equalização das categorias e somei apenas a maior quantidade de espécimes, direita ou esquerda, em cada categoria de tamanho e; *viii*. O valor de MNI do nível foi o maior valor de contagem de uma estrutura óssea obtido após a realização deste processo.

O NISP e MNI Partes do crânio e dentes (feito para amostras pretéritas e atuais): O NISP foi apurado pela simples contagem de partes ósseas e dentes associadas a um determinado táxon e de um mesmo nível. O MNI também foi apurado delimitado aos táxons e aos níveis seguindo os critérios: *i*. Considerei maxilas e mandíbulas, quebradas e inteiras, edentulas ou não; *ii*. Pontos de coleta de egagrópilos foram tratados independentemente e não houve separação por pelota de um ponto (*i. e.* todos os espécimes vindos de pelotas coletadas de um ponto foram agrupados); *iii*. Na amostra pretérita cada nível foi tratado independentemente (*i. e.* desconsidere a possibilidade de haver de ossos de um mesmo indivíduo em diferentes níveis); *iv*. Fragmentos com dentes ainda fixados e dentes soltos foram agrupados em duas categorias de acordo com as classes de desgaste dentário (feito somente na amostra pretérita) (ver tópico 2.2.j.); *v*. Dentes soltos também foram identificados quanto suas posições nas séries superiores e inferiores e, posteriormente, foram associados à fragmentos que apresentassem ausência de dente nesta posição (feito somente para amostras

pretéritas); *vi*. Crânios inteiros (material de egagrópilos) e conjuntos formados por uma maxila direita e esquerda associadas a uma mandíbulas direita e uma esquerda da mesma classe de desgaste foram considerados como um indivíduo; *vii*. Partes excedentes (que sobraram na etapa anterior, “*vi*”) voltaram a ser pareadas e os conjuntos mais numerosos de maxilas e mandíbulas, direitas ou esquerdas, foi somado ao número de indivíduos obtido na etapa “*vi*”.

As frequências foram obtidas considerando apenas o MNI dos táxons por nível sendo calculadas pela fórmula: $F = (N_{\text{táxon}} / N_{\text{total}}) \times 100$, onde, $N_{\text{táxon}}$ = MNI de táxons e; N_{total} = Somatório dos MNI dos táxons associado ao mesmo nível.

2.2.7 – Datações

DIAS (2003) disponibilizou sete datas para o sítio RS-S-327: Sangão de diferentes quadrículas. Destas, apenas uma foi obtida numa quadrículas estudada aqui: nível de 15 a 20cm da F8. O sítio RS-S-395: Deobaldino Marques nunca foi datado. Para ter uma interpretação mais precisa, datei níveis de quadrículas nas quais foram obtidas minhas amostras.

Separei pedaços de carvão que estavam em meio aos fragmentos nos diferentes níveis. No Laboratório de Carbono 14 do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) da USP, Piracicaba/ SP, realizei a limpeza manual com pinças e agulhas para remoção de partículas na superfície dos carvões. Posteriormente, realizei uma limpeza química, na qual os fragmentos ficaram em solução de HCl a 4% e 60° C, de 2hs a 4hs. A partir daí segui GOUVEIA *et al.* (1997) para preparação e datação dos carvões: *i*. Lavagem com água destilada até obter pH de 6,5; *ii*. Secagem em estufa e queima a 700 °C por cerca de uma hora sob vácuo em linha de síntese de benzeno; *iii*. Captura do CO₂ emitido e resfriamento a -180° C com N líquido; *iv*. Reação do CO₂ com lítio metálico (3g/LCO₂) a 700°C para formar carbeto de lítio (LiC₂); *v*. Adição de água destilada para dar início a hidrólise e formação do acetileno (C₂H₂); *vi*. Purificação e remoção da umidade do acetileno com sua passagem por uma coluna de ascarite e pentóxido de fósforo; *vii*. Formação de benzeno pela trimerização do acetileno em contato com um catalisador a 90° C por 2 horas; *viii*. Coleta do benzeno em um "trap" e resfriamento a -180°C sob vácuo; *ix*. Diluição em tolueno com a adição de 3ml de benzeno e 0,5 ml de solução cintiladora contendo PPO e POPOP; *x*. Eliminação do efeito de fosforescência com o descanso da solução em ambiente escuro por 4 horas; *xi*. Análise da solução em espectrômetro de cintilação líquida de baixo nível de radiação de fundo, Tri-Carb Packard 1500, por um período de 3000 minutos, em intervalos de 100 minutos; *xii*. Tratamento estatístico dos dados

de maneira que os valores superiores a 3 desvios padrão (3s) relativos a distribuição normal foram descartados.

No sítio RS-S-395 não encontrei carvões, sendo assim, selecionei três amostras de ossos de pós-crânio de roedores da quadricula C7D7 para extração do colágeno e detecção do ^{14}C por *Accelerator mass spectrometry* (AMS). A preparação e análise relacionada a esta metodologia foi terceirizada ao *Center for Applied Isotope Studies at the Georgia University* (CHERKINSKY *et al.*, 2015). Resultados das datações por espectrometria de cintilação líquida e por AMS foram calibradas em 2 sigma com Calib 7.0.2 (STUIVER & REIMER, 2014).

2.2.8 – Delimitação das áreas amostradas pelas corujas

T. furcata pode se afastar até 3.2 km do seu abrigo para caçar (DEVKAR, 2009; NIJMAN & ALIABADIAN, 2013). Seguindo a ideia de CONTOLI (1975), usei aquela distância como raio para estabelecer áreas circulares no entorno dos sete pontos utilizados como abrigos pelas corujas (Tabela 6, Figura 17). O tamanho das áreas foram 31.94 km² cada uma, mas aqui as considero com 32 Km². Assumo também que as corujas podem explorar igualmente qualquer ambiente dentro de suas áreas de caça e que apenas delas vieram todas as presas das amostras de roedores atuais.

Imagens de satélite feitas entre 7/2/2015 a 12/7/2017 foram obtidas através do Google Earth Pro® v.6.2.2. As imagens foram georreferenciadas no software QGis Desktop® v.2.8.5., os pontos de coleta dos egagrópilos foram plotados e, a partir deles, estabeleci áreas circulares com 3.2 Km de raio.

Trabalhando com as imagens aumentadas fiz um mapeamento do uso e ocupação do solo onde verifiquei ser possível classificar visualmente seis tipos de ambiente dentro das áreas de caça das corujas: *i.* Florestas: Florestas primárias e secundárias foram aqui agrupadas, bem como pequenas áreas de silvicultura as quais não podiam ser claramente distinguidas; *ii.* Campos: Inclui áreas abertas naturais ou não, com cobertura baixa de gramíneas e geralmente utilizados na pecuária, além de antigas áreas de plantio abandonadas; *iii.* Campos úmidos e banhados: Áreas abertas visivelmente mais úmidas do que os da categoria anterior e geralmente associados a lagoas e pequenos cursos d'água; *iv.* Plantações de arroz: Facilmente reconhecidas na imagem pela uniformidade, coloração e pela delimitação por canais de irrigação e estradas de acesso; *v.* Urbanos e fazendas: Inclui casas, galpões, jardins, pátios, ruas e qualquer outra construção humana e; *vi.* Lagoas: Porções naturais de água ou criadas como reservatório ou para desedentação do gado. Delimitei manualmente as áreas destas categorias com camadas vetoriais em QGis Desktop®

2.2.9 – Associação entre espécies atuais e habitats preferenciais

Reuni informações sobre os tipos de habitat que as espécies de roedores ocupam do sul do Brasil de maneira semelhante ao realizado por ALHO (2005: 43). Numa primeira etapa agrupei as espécies em uma lista analítica (Tabela 7) em cinco categorias de ambientes, de acordo com as descrições dos hábitos preferenciais destas espécies com base na literatura (e em minha experiência de captura destas na região sul do Brasil): *i.* Campos secos: Considerei áreas abertas bem drenadas, com ou sem afloramentos rochosos, coberta por gramíneas e impactadas ou não pelo gado; *ii.* Campos úmidos e banhados: Incluí espécies registradas em ambientes abertos, com predominância de gramíneas ervas, com solo muito úmido ou alagado, geralmente associado com cursos d'água e lagoas; *iii.* Florestas preservadas: Reúne registros feitos em áreas de reserva florestal ou áreas florestais descritas como úmidas com densa serrapilheira e sub-bosque e, com dossel fechado; *iv.* Bordas, matas arbustivas e florestas impactadas: Agrupa registros de espécies em vegetação de regeneração (*e. g.* capoeiras), transições entre ambientes abertos e matas e, matas descritas como impactadas pela ação do homem (*i. e.* com pouco sub-bosque, estreita camada de serrapilheira e dossel aberto). *v.* Plantações e áreas peri-urbanas: Compila registros de espécies feitos em áreas de plantação de grãos principalmente e, registros feitos próximo a habitações humanas.

Para fazer as análises de associação táxon - ambiente ainda precisaria re-definir a lista analítica em uma listagem sintética para poder comparar as frequências de espécies predadas dentro dos grupos ambientais com a disponibilidade territorial dos diferentes ambientes dentro das áreas de caça. Desta forma, da lista analítica gerei a lista sintética com os grupamentos seguintes:

- Aberto e seco - Reúne espécies que ocorrem com frequência em paisagens abertas (incluindo campos e plantações de grãos, sobretudo, imediações de lavouras de arroz) e/ ou possuem maior parte das suas áreas de distribuição (*sensu* PATTON *et al.*, 2015) sobrepostas as áreas de biomas predominante abertos (*i. e.* Cerrado e Pampa). Mesmo as espécies agrupadas aqui podendo ocorrer em áreas abertas úmidas, no interior enxarcado de lavouras de arroz e em bordas de mata, são nestes ambientes registradas esporadicamente ou em menor frequência. Portanto, reúno neste grupo *Akodon azarae*, *Cavia aperea*, *Calomys laucha*, *Necomys lasiurus* e *Oligoryzomys flavescens*.

- Aberto e úmido - Reúne espécies que dependem ou são com mais frequência capturados em ambientes enxarcados ou alagados em meio a densa cobertura de gramíneas ou

utilizando canais de irrigação no interior de lavouras de arroz. Reúno neste grupo *Deltamys kemp*, *Holochilus vulpinus* e *Oxymycterus nasutus*.

- Florestais - Reúne espécies que ocorrem com maior frequência em áreas arborizadas e com cobertura de dossel e/ ou possuem maior parte das suas áreas de distribuição (*sensu* PATTON *et al.*, 2015) sobreposta a área do bioma florestal Mata Atlântica. Mesmo podendo as espécies aqui agrupadas ocorrer em áreas abertas úmidas, em bordas ou próximo a lavouras, são registrados em menor frequência nestes ambientes. Reúno neste grupo *Akodon paranaensis*, *Akodon montensis*, *Bibimys* sp., *Brucepattersonius iheringi*, *Juliomys* sp., *Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys nigripes* e *Phyllomys* sp.

- Urbanos - Reúne as espécies exóticas *Mus musculus* e *Rattus rattus*.

2.2.10 –Análise entre espécies predadas *versus* habitats representados *versus* habitats disponíveis

As análises de correlação entre as abundâncias das espécies predadas nos grupos ambiental foram realizadas para testar a existência de correlação entre mudanças nas áreas dos ambientes e a composição de espécies predadas. Tais análises foram feitas em linguagem R no ambiente do RStudio v.1.1.4 utilizando os pacotes ‘ca’ para análise de correspondência (GREENACRE *et al.*, 2016) e ‘plyr’ para composição do resultado (HADLEY, 2016). Para análise de correlação canônica utilizei o pacote ‘CCA’ (GONZELEZ & DJEAN, 2009) onde executei a função não regularizada.

2.2.11 Catálogo

2.2.11.a – Padronizações, nomenclatura e organização taxonômica

O arranjo taxonômico que utilizei para os roedores sulamericanos segue PATTON *et al.* (2015) e GONÇALVES *et al.* (2018). Para as descrições estou empregando, REIG (1977), HERSHKOVITZ (1993) e PERCEQUILLO (2006), para nomenclatura dos dentes de Myomorpha (Cricetidae: Sigmodontinae); LEITE (2003), VUCETICH & VERZI (1991), CARVALHO & SALLES (2004); IACK-XIMENES *et al.* (2005) para a nomenclatura dos dentes de Hystricomorpha (Echimyidae); WAHLERT (1985) para forâmens cranianos e; VOSS (1988), PERCEQUILLO (1998), MENG *et al.* (2003), CARVALHO & SALLES (2004), WEKSLER (2006) para caracteres ósseos. Considerei os padrões de desgaste dos molares para estabelecimento das classes etárias de acordo com VOSS (1991) para Sigmodontinae e PATTON & ROGERS (1983) e LEITE (2003) para Hystricomorpha; considere indivíduos de Sigmodontinae com desgaste 1 a 2 como jovens, com desgaste 3 como adultos e com desgastes 4 a 5 como adultos velhos (VOSS,

1991). Para Echimyidae, considerei os indivíduos com desgaste de 1 a 7 como jovens, 8 e 9 como adultos e 10 como velhos (PATTON & ROGERS, 1983; LEITE, 2003).

2.2.11.b – Pranchas de crânio de dentes

Um espécime adulto de cada um dos táxons identificados neste trabalho (tanto nas amostras pretéritas quanto nas atuais) foi selecionado para ser fotografado em vistas dorsal, ventral e lateral. Busquei crânios em melhor estado de conservação possível em coleções científicas e realizei a limpeza desses com solução de hipoclorito de sódio (NaClO) 2%. Os crânios foram submersos na solução por cerca de 5min. e, logo após, com pinças e agulhas, realizei a retirada de restos de tecidos e demais partes moles que ainda estavam presentes. A ação corrosiva do NaClO foi interrompida com submersão dos crânios em álcool 70% por 5min. Também selecionei espécimes em três estágios de desgaste dentário (de acordo com os critérios estabelecidos acima). Os dentes também foram submetidos ao contato com o NaClO e suas limpezas ocorreram sob lupa com o auxílio de agulhas muito finas (*e. g.* agulhas para aplicação de insulina). O enxague foi feito com álcool 70%.

As fotografias de crânios foram feitas em estativa com uso de máquina Canon® EOS 50D e lente macro ultrasonic de 100mm. Os crânios foram posicionados sobre massa de modelar tomando como critério, para fotos dorsais e ventrais, a melhor planificação horizontal possível da face oclusal dos molares e o melhor posicionamento vertical do plano sagital dos espécimes. Para as fotos da vista lateral, procurei alinhar o plano sagital dos espécimes com o plano mais horizontal possível evitando que estrutura ficasse mais inclinada para esquerda ou direita (Figura 24). As imagens de dentes foram feitas com máquina Canon® EOS 1000D acoplada em estereomicroscópio Zeiss® Discovery V 2.0. Em todas as fotos procurei estabelecer o máximo alinhamento horizontal dos planos oclusais das séries molares. A montagem das pranchas foi realizada com o Adobe Photoshop® CS3 tomando como critérios: alinhamento vertical das suturas entre os nasais e interparietal (vista dorsal); alinhamento vertical da sutura entre vômeres e palatina (vista ventral); alinhamento horizontal dos planos oclusais dos molares superiores e inferiores (vista lateral). Procurei sempre fotografar o lado direito dos espécimes, contudo, quando esta vista encontrava-se danificada fotografei o lado esquerdo e usei o recurso de espelhamento da imagem disponível no software.

Para a montagem das pranchas cranianas segui o modelo apresentado em VOSS (1991: 42). Para a configuração das pranchas de dentes selecionei três indivíduos de cada espécie, quando possível, sendo um jovem, um adulto e um velho.

2.2.11.c – Organização do catálogo comentado

Cada táxon listado teve reunidas informações importantes sobre a espécie, como caracteres diagnósticos, amostras estudada, sítio atual e pretérito, informações sobre distribuição geográfica e pranchas das espécies. Estes tópicos são:

Caracteres observados: Compilo as informações que permitiram a identificação do táxon através dos elementos disponíveis, *i. e.*, as informações são relacionadas as partes que restaram após a fragmentação (*e. g.* placas zigomáticas, região do palato, maxilas, mandíbulas e dentes). Eventualmente, crânios mais íntegros estão disponíveis, mesmo quando predados por corujas, e para estes apresento descrições mais completas onde associo características relatadas em bibliografia e observações pessoais.

Comentários sobre a identificação (Presente para alguns táxons): Relato algumas observações que fiz ao longo das identificações. Também registro algumas dúvidas que tive e os critérios que utilizei para tomar minhas decisões.

Prancha: Apresento pranchas fotográficas de crânios e dentes superiores e inferiores em três estágios de desgaste de espécimes adultos identificados e tombados em coleções.

Distribuição: Apresento uma descrição das áreas onde o táxon ocorre. A fonte de dados básica foi a última compilação de informações sobre roedores do continente (PATTON *et al.*, 2015) mas eventualmente, considere as áreas de distribuição descritas em trabalhos mais recentes ou focados no táxon em questão (*e. g.* CHEREM & FERIGOLO, 2012; CHRISTOFF *et al.*, 2016).

Habitat e ecologia: Descrevo o tipo de ambiente, os itens alimentares, o modo de deslocamento e demais fatores ecológicos que julguei relevantes e que ajudam a entender também os ambientes presentes no passado, dos períodos em que a amostra dos abrigos sob rocha foi formada.

Material semi-fossil: Relaciono os espécimes das amostras pretéritas identificados associando sítio, quadrícula e níveis.

Material atual: Relaciono os espécimes das amostras atuais associando como os pontos de coleta

Datação: Informo os períodos aos quais os táxons das amostras pretéritas foram associados.

2.3 – Resultados e Discussão

O estudo de pelotas de coruja atuais forneceu 1.595 (=NISP) partes de crânio, mandíbulas e dentes. A partir destes estimei que 673 (=MNI) foram consumidos e nesta amostra atual identifiquei 18 táxons distintos (Tabela 10). A riqueza de pequenos roedores pretéritos foi identificada a partir de 1.716 (=NISP) remanescentes que representam no mínimo 970 indivíduos (=MNI) depositados nos abrigos. Além desses, outros 13.617 ossos de pós-crânio de roedores também foram resgatados e compuseram a amostra pretérita. A partir da amostra pretérita total foram identificados 30 táxons distintos de pequenos roedores (Tabela 17).

2.3.1 – Catálogo dos táxons registrados

Foram identificados 33 táxons distintos considerando fragmentos das amostras pretéritas e remanescentes atuais de presas de *T. furcata*. Destes, 16 foram encontrados exclusivamente na amostra pretérita (*Brucepattersonius* sp., *Cavia magna*, *Ctenomys* sp., *Clyomys* sp., *Delomys* sp., *Dicolpomys fossor*, *Euryoryzomys russatus*, *Euryzygomatomys* sp., *Kunsia* sp., *Necromys* cf. *obscurus*, *Oxymycterus quaestor*, *Pseudoryzomys simplex*, *Scapteromys tumidus*, *Sooretamys angouya*, cf. *Thalpomys* e *Wilfredomys oenax*), dois registrados apenas na amostra proveniente de egagrópilas atuais (*Nectomys squamipes* e *Rattus rattus*) e 15 presentes em ambas [*Akodon* spp. (dois morfotipos claramente distintos na amostra atual), *A. azarae*, *Bibimys* sp., *Calomys laucha*, *Cavia aperea*, *Deltamys kempi*, *Holochilus vulpinus*, *Juliomys ossitenuis*, *Mus musculus*, *Necromys lasiurus*, *Oligoryzomys flavescens*, *O. nigripes*, *Oxymycterus nasutus* e *Phyllomys* sp.]. Destes 33 táxons, um está extinto (*D. fossor*) e cinco não possuem registro atual para a região sul do Brasil (*Clyomys* sp., *Kunsia* sp., *N.* cf. *obscurus*, *P. simplex* e cf. *Thalpomys*).

Ordem Rodentia Bowdich, 1821
 Subordem Myomorpha Brants, 1855
 Infraordem Myodonta Schaub, in Grassé and Dekeyser, 1955
 Superfamília Muroidea Illiger, 1811
 Família Cricetidae G. Fischer, 1817
 Subfamília Sigmodontinae Wagner, 1843
Incertae sedis
Delomys Thomas, 1917
Delomys sp.

Caracteres observados: Rosto longo e estreito com superfície dos nasais bastante plana; presença de tubo rostral avançando a frente dos pequenos incisivos; reentrância zigomática bem definida. Placa zigomática larga com margem anterior reta ou ligeiramente côncava; margem anterodorsal da placa bastante curvada. Forame incisivo ocupa mais de 70% do comprimento do diastema, mas não ultrapassa o nível da borda anterior do M1; palato largo e curto, sem cristas, sulcos e destacados forames posterolaterais; fossa mesopterigoidea larga com margem anterior reta ou bicôncava e que ultrapassa o nível da borda posterior do M3. Mandíbula curta; processo coronóide bastante curvo e com altura semelhante a atingida pelo processo condiloide; processo capsular do incisivo inferior discreto.

Incisivos pequenos, lisos e opistodontes; molares braquidontes e bunodontes; cúspides pareadas; flexos(-ídeos) reentrantes e profundos; flexo(-ídeo) anteromediano estreito e orientado lingualmente; mesolofo (-ídeo) bem desenvolvido; ectolofídeo sempre presente no m1 e nem sempre distinto no m2; molares superiores com três raízes e inferiores com duas (Figura 28).

Comentários sobre a identificação: Os crânios de *D. dorsalis* e *D. sublineatus* são muito semelhantes e buscar a identificação taxonômica a partir de poucos fragmentos seria uma tarefa muito complicada. Atualmente apenas *D. dorsalis* possui registros no RS enquanto que a distribuição mais ao sul de *D. sublineatus* limita-se nas florestas costeiras no nordeste de Santa Catarina (VOSS, 2015b). Devido a atual distribuição parece-me parcimonioso afirmar que os fragmentos encontrados junto ao registro arqueológico estejam mais proximamente associado à espécie *D. dorsalis* até que novas informações permitam melhor identificação

Distribuição: *D. dorsalis* ocorre de Misiones (Argentina) passa pelo norte do Rio Grande do Sul e distribui-se pelas montanhas do sudeste até Minas Gerais. *D. sublineatus*

ocorre no Estado de Santa Catarina e distribui-se pelas montanhas costeiras até o Espírito Santo (VOSS, 2015b).

Habitat e Ecologia: As espécies do gênero são cursoriais ou possivelmente escansoriais e habitam florestas úmidas do nível do mar até 2700m (CADEMARTORI *et al.*, 2005; 2008; VOSS, 2015b). *D. dorsalis* no sul do habitam matas de Araucaria e seus fragmentos onde ocorrem em baixas densidades populacionais ao longo do ano (DALMAGRO & VIEIRA, 2005). Demandam uma densa cobertura vegetal com pelo menos 2m de altura e um micro habitat com abundante presença de estruturas que possam servir de abrigo como troncos e buracos (DALMAGRO & VIEIRA, 2005; VOSS, 2015B). Esta espécie ocorre com *Akodon montesis* no mesmo habitat em fragmentos de FOM (DALMAGRO & VIEIRA, 2005; CADEMARTORI *et al.*, 2008). Alimentam-se de frutas e sementes e, em menor quantidade fungos e invertebrados (VIEIRA *et al.*, 2006).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 674; * RS-S-395: C3 - 0 à 20cm: 203; - 20 à 30cm: 1253; * RS-S-395: C7D7 - 10 à 20cm: 167, 1085, 1086; - 20 à 30cm: 894, 898, 899; - 30 à 40cm: 1171; - 40 à 50cm: 1228; - 0 à 100cm: 1585, 1586.

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Um espécime entre o presente e 3850 anos AP; Doze espécimes datados entre 1394 a 2997 anos AP.

Tribo Akodontini Vorontsov 1959

Akodon Meyen, 1833

Akodon sp.

Caracters observados: Rostro intermediário (não é proporcionalmente tão longo e estreito quanto *Oxymycterus* e *Bucepattersonius* e não tão curto quanto o visto em *Necomys* e *Bibimys*); nasais mais ou tão longos quanto os frontais e, anteriormente ultrapassam o plano dos incisivos; região interorbital estreita, transversalmente convexa e sem exibir cristas supraorbitais (como é visto em *Necomys*). Premaxilar não projetado anteriormente, sem formar um tubo rostral (“trumpet”); placa zigomática relativamente estreita e baixa, mas com borda anterior vertical, reta ou levemente côncava a qual conecta-se em suave curva com a borda anterodorsal inclinada e reta. Forame incisivo amplo e longo, com margem posterior alcançando o protocone de M1; palato largo, longo e relativamente liso; borda anterior da fossa mesopterigoídea não ultrapassa o nível da face posterior dos M3 e mostra-se mais estreita que a fossa parapterigóídea. Mandíbula alongada com medida da altura abaixo do m1

inferior ao comprimento do seu diastema; cristas massetéricas discretas; processo coronoide de altura similar ao condilar, afilado e bastante curvado; extremidade do processo angular geralmente estabelecido num nível muito próximo a borda posterior o côndilo; cápsula alveolar pouco projetada mais similar a uma dobra na superfície óssea.

Incisivos opistodontes (nunca proodontes); séries molares superiores paralelas e estreitas; molares apresentam hipsodontia tubercular e padrão onde cúspides labiais e linguais são elevadas (“*crested*”) ou com uma linha de cúspides pouco mais baixa (“*bi-level*”), perceptível apenas em espécimes com pouquíssimo desgaste; com o desgaste tornam-se planos e superfície de dentina exposta forma uma superfície côncava; cúspides dos molares superiores em pares opostos ou levemente alternados. Flexo anteromediano centralizado no procíngulo, reentrante e persistente mesmo com moderado desgaste; anterolofo bem definido, orientado posteriormene e por vezes unido a um paraestilo; paraflexo e metaflexo profundos, reentrantes e curvados posteriormente em M1 e M2; proto- e hipoflexos amplos e transversais em M1; mesolofo curto (com o desgaste conecta-se via paralófulo ao paracone e rapidamente coalesce totalmente ao paracone); fusão mesolofo-paracone define a formação da mesofosseta, com mesoflexo pouco reentrante em vista oclusal e lateral; extremidade distal do posterolofo não alcança margem labial dos molares e, com desgaste moderado se funde ao metacone; enterolofo e enteroestilo ausentes; M3 muito reduzido e com formato cilíndrico à subtriangular; M1 com quatro raízes; molares inferiores com duas raízes (REIG, 1987). Molares inferiores com cúspides arredondadas e fortemente alternadas; procíngulídeo do m1 bem definido por um metaflexídeo reentrante e exibindo um flexídeo anteromediano centralizado e persistente mesmo com moderado desgaste; protoestilídeo e cingulídeo anterolabial (labiolofulídeo *sensu* HERSHKOVITZ, 1993) geralmente presentes; proto- e anteroflexídeo normalmente vestigiais ou ausentes; mesolofídeo quase completamente fusionado ao entoconídeo, persistindo somente sua porção distal anteriormente orientada; ectolofídeo e ectoestilídeo geralmente presentes em m1, ocasionalmente em m2 e raramente em m3; hipoflexídeo amplo e transversal; meso- e posteroflexídeos estreitos, reentrantes e curvados anteriormente, sobretudo no m1; em3 relativamente grande, mas pouco menor que o m2; m3 em forma de “S” mesmo com moderado desgaste, mas adquire uma forma de “B” em desgaste mais severo;

Comentários sobre a identificação: Atualmente, na área de estudo ocorrem quatro espécies de *Akodon*: i. *A. azarae* - menor e passível de distinção dos demais congêneres; ii. *A. montensis* - pouco maior, mas com grande sobreposição em medidas cranianas com seus

congêneres sendo, portanto, reconhecida de forma segura pela ausência de vesícula biliar, por seu cariótipo e mitogenoma e; *iii. A. paranaensis* e *A. reigi* - ambas crípticas e indistinguíveis considerando morfologia crânio-dentária e cariotípica e, sendo determinadas apenas por diferenças no gene CytB e por distribuição geográfica (GONZALEZ *et al.*, 1998; CHRISTOFF, 1997; CHRISTOFF *et al.*, 2000; PARDIÑAS *et al.*, 2015).

O alto grau de fragmentação dos espécimes semi-fósseis foi uma barreira na tentativa de reconhecer para o passado a presença de *A. montensis*, *A. paranaensis*, *A. reigi* ou outras espécies com distribuição próxima (*e. g.*, *A. cursor*). Tal determinação poderá ocorrer futuramente com o avanço nas técnicas de extração de DNA antigo. Por outro lado, alguns espécimes das amostras antigas e atuais puderam ser associados a *A. azarae* seguindo a observância de um conjunto de caracteres disponíveis na literatura e por comparação com exemplares de coleções. Já na amostra recente, obtida pela triagem das pelotas de corujas, foi possível obter partes mais inteiras do crânio de indivíduos de *Akodon* e, utilizando espécimes com maior desgaste dentário (portanto, presumivelmente mais velhos), pude reconhecer indivíduos semelhantes a *A. montensis* e indivíduos pouco semelhantes a esta espécie, os quais assumi como *A. cf. paranaensis* por terem distribuição conhecida para a região (PARDIÑAS *et al.*, 2015). Critérios para a distinção entre *A. cf. montensis* e *A. cf. paranaensis* são discutidos a seguir.

Distribuição: O gênero agrupa 38 espécies que distribuem ao longo da costa oeste do continente sulamericano acompanhado as formações andinas do sudoeste da Colômbia, leste do Peru e Bolívia, norte do Chile, todo o território do Paraguai e ingressam na Argentina onde estabelecem seu limite austral no norte da província de Santa Cruz. A distribuição do gênero segue pela costa leste do continente com a ocupação do leste e nordeste da Argentina, todo o território do Uruguai e, ingressa no Brasil com registros em toda a região sul, porção sul das regiões centro-oeste e sudeste e, a partir daí passa a acompanhar os limites costeiros do bioma Atlântico até o Estado da PB. No contexto da ampla distribuição de *Akodon*, seus representantes parecem preterir os regiões tropicais internos da AS associados à Amazônia e a diagonal seca (Cerrado e Caatinga), exceto por uma espécie do Brasil central até o momento determinada apenas como *Akodon* 2n = 10 (PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Habitat e Ecologia: Espécies do gênero ocupam uma ampla gama de habitats abertos e fechados, secos e úmidos, desde a Puna, Páramo, florestas montanas tropicais e subtropicais, campos do Pampa, vales secos andinos, platôs semidesérticos da Patagônia e formações

arbustivas associadas ao Cerrado. São espécies cursoras, majoritariamente noturnas e com especialização para uma dieta omnívora (PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 10 à 20cm: 825; - 20 à 30cm: 834; * RS-S-327: F8 - 15 à 20cm: 809; * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 378; - 20 à 25cm: 438, 439; * RS-S-395: C7D7 - 10 à 20cm: 1303, 1304, 1306 à 1309, 1311, 1328, 1333, 1337; - 20 à 30cm: 1222, 1266, 1267, 1268, 1271, 1272, 1273, 1277, 1279, 1280; - 30 à 40cm: 1170; - 40 à 50cm: 1214, 1215, 1216, 1213; - 50 à 60cm: 1153 à 1158; - 0 à 100cm: 1665 à 1668.

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1309, 1310, 1312 à 1315, 1318 à 1322, 1324, 1326 à 1329, 1692; * Igreja Monjolo (Ponto C): 1282; * Entrepelados (Ponto F): 312, 313, 314; * Galpão Caraá (Ponto G): 34, 35, 1686.

Datação: Dez espécimes entre 1394 à 1566 anos AP; Vinte e um fragmentos entre 1566 à 2997 anos AP; Quatro do presente à 2997 anos AP; Um fragmento entre 5466 à 5752 anos AP; Um remanescente entre 5752 à 6218 anos AP; Um espécime do período entre 3850 à 6285 anos AP; Um entre o presente e 3370 anos AP; Dois espécimes do intervalo entre 3644 e 3831 anos AP.

Akodon azarae (Fischer, 1829)

Caracteres observados: Crânio delicado e com rosto mais curto proporcionalmente que as demais espécies de *Akodon*; região interorbital estreita e com bordas arredondadas. Placa zigomática estreita, levemente inclinada e com bordas anterodorsal curva e anterior reta. Forame incisivo longo e largo sobretudo na região da sutura premaxilar-maxilar; borda posterior do forame incisivo alcança o nível dos protocones; palato largo; fossa mesopterigoidea estreita e com margens anteriores que podem chegar ao nível da borda posterior dos M3. Mandíbula curta com processo coronóide largo e falciforme que pode ultrapassar a altura do côndilo; cápsula alveolar não projetada.

Incisivos estreitos e opistodontes; M2 pouco maior do que a metade do M1; M3 subtriangular e com cerca da metade do comprimento do M2; flexo anteromediano persistente desaparecendo apenas com muito desgaste; extremo labial do anterolofa conecta-se com pouco desgaste ao paracone; mesolofa curto que coalesce com pouco desgaste ao paracone. m2 pouco menor que m1 e m3 pouco menor que o m2; flexídeo anteromediano persistente; mesolofídeo curto e coalescente com o entoconídeo (Figura 29).

Comentários sobre a identificação: Apesar de lembrar morforlogicamente seus congêneres, *A. azarae* possui tamanho menor e estrutura bem mais delicada sendo possível a

identificação dos fragmentos mesmo com simples comparação visual. Destaca-se o formato proporcionalmente mais estreito da fossa mesopterigóidea quando comparado com espécimes, mesmo jovens, de *A. montensis* e *A. paranaensis*

Distribuição: Ocorre do sul do Paraguai, nordeste e leste da Argentina (até o sul da província de Buenos Aires), no extremo sul do Brasil (SC e RS) e em todo o território do Uruguai (PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Habitat e Ecologia: Habita predominantemente ambientes abertos como campos bem drenados (com ou sem a presença de arbustos, arvoretas e vegetação xerofítica), campos úmidos, banhados, ambientes alagadiços próximo a rios e lagos, bordas de matas ripárias e de plantações (HODARA *et al.*, 2000; BUSCH *et al.*, 2001; PAISE & VIEIRA, 2006; GÓMEZ-VILLAFANE *et al.*, 2012; SPONCHIADO *et al.*, 2012). É uma espécie cursorial, ativa a noite e eventualmente ao dia, que se abriga e constrói seus ninhos em sistemas de tocas subterrâneas e em sua dieta incluem invertebrados, folhas, sementes e frutos (HODARA *et al.*, 1997; BETAT, 2012; PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 20 à 30cm: 833; - 50 à 60cm: 843; * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 616, 627, 629, 630, 661, 681, 682, 724, 723, 770, 771, 772; - 15 à 20cm: 802, 805, 812; - 25 à 30cm: 237; * RS-S-327: G8 - 20 à 25cm: 436, 437; - 25 à 30cm: 462, 483, 484; - 35 à 40cm: 512, 513, 528; * RS-S-395: C3 - 20 à 30cm: 1250; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1028, 1029; - 10 à 20cm: 1305, 1310, 1329, 1332, 1339, 1351, 1353, 1356; - 20 à 30cm: 1265, 1274, 1275, 1281, 1283; - 30 à 40cm: 1169; - 50 à 60cm: 1146, 1147; - 0 à 100cm: 1660, 1661, 1662, 1663, 1664.

Material Atual: * Igreja do Monjolo (Ponto C): 1663; * Silo abandonado (Ponto D): 1288 e; * Açoita cavalo (Ponto E): 1248 à 1267, 1269 à 1275;

Datação: Dois fragmentos do presente à 1394 anos AP. Oito entre 1394 à 1566 anos AP. Sete entre 1566 à 2784 anos AP. Dois entre 2784 à 2979. Cinco entre o presente e 2997 anos AP. Doze espécimes do presente à 3850 anos AP. Cinco do período entre 3370 à 3831 anos AP. Três fragmentos datados entre 3475 à 3831 anos AP. Um espécime associado ao período entre 5466 à 5916 e um entre 5916 à 6218 anos AP. Quatro associados ao intervalo de 3850 à 6285 anos AP.

Akodon cf. montensis Thomas, 1913

Caracteres observados e comentários sobre a identificação: Exibe os caracteres cranianos e dentários apresentados para a identificação do gênero, mas é críptica a outras duas

espécies com amplas distribuições no bioma Atlântico e com as quais ocorre em simpatria: *A. cursor*, que habita porção central e norte do referido bioma, muito similar em tamanho e cuja a identificação só é segura com a avaliação cariotípica, genética e pela verificação da presença da vesícula biliar e; *A. paranaensis*, que ocupa principalmente a porção do extremo sul e sudoeste das formações Atlânticas e também distingue-se de *A. montensis* com a avaliação da microestrutura dos pêlos-guarda, cariotípica, genética e pela verificação da presença da vesícula biliar (SILVEIRA *et al.* 2013; PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Contudo, CHRISTOFF (1997) verifica que *A. montensis* difere de *A. paranaensis* por apresentar região interorbital mais larga e série molar superior pouco mais curta e curta e larga. Sendo assim, foi possível reconhecer em poucos espécimes íntegros da amostra atual e com molares muito desgastados (indivíduos velhos), regiões interorbitais com largura superior a 4.9mm, valor este apontado por CHRISTOFF (1997) como limite superior da largura interorbital de *A. paranaensis*. Entretanto, outras medidas tomadas nesses indivíduos com interorbital mais largo ficaram em intervalos de sobreposição entre as espécies não possibilitando maior embasamento das determinações taxonômicas. Devido a todas as questões que impõe dificuldades a identificação dessas espécies crípticas, optei por manter os espécimes associados à *A. montensis* como cf. (Figura 30).

Distribuição: Ocorre em toda a porção sul da Mata Atlântica indo do sul do Paraguai, província de Misiones (Argentina) e ingressando no Brasil onde ocupar o norte do RS, SC, PR, sul do MS, SP, RJ e sul de MG (PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Habitat e Ecologia: Habita contínuos, fragmentos e bordas de florestas ombrófilas e sazonais em diferentes estados de conservação (CADEMARTORI *et al.*, 2008; PÜTTKER *et al.* 2008; UMETSU & PARDINI, 2006) Eventualmente, podem ser registrados também em campos alagáveis, próximo à manguezais, agroecossistemas, silvicultura de *Eucalyptus* spp. e próximo a construções rurais (GRAIPEL *et al.*, 2001; PAISE & VIEIRA, 2006; UMETSU & PARDINI, 2006). GOODIN *et al.* (2009) verificou associação de *A. montensis* com cobertura florestal pouco densa e cobertura vegetal próximo ao solo bastante densa. HORN (2005) verificou que *A. montensis* atua como importante dispersor de sementes.

Material Semi-Fóssil: Alto grau de fragmentação dos semifósseis não permitiu identificação específica

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1197, 1306; * Igreja Monjolo (Ponto C): 1276, 1277, 1280, 1281.

Datação: Material identificado procente apenas da amostra atual.

Akodon cf. *paranaensis* Christoff, Fagundes, Sbalqueiro, Mattevi & Yonenaga-Yassuda, 2000

Caracteres observados e comentários sobre a identificação: A espécie reúne todos os caracteres cranianos e dentários apresentados para a identificação do gênero. Morfológicamente é críptica com outras três espécies com amplas distribuições na região sul do Brasil e com as quais ocorre em simpatria: *i. A. cursor*: Distingui-se por ser um pouco maior do que *A. paranaensis* e por diferenças na microestrutura de pêlos, no cariótipo e na genética; *ii. A. montensis*: Distingui-se de *A. paranaensis* por ser um pouco maiores e por diferenças na microestrutura de pêlos, cariótipo, genética e, pela verificação da presença ou não da vesícula biliar e; *iii. A. reigi*: Até o momento parece indistinguível de *A. paranaensis* sob critérios morfológicos e cariotípicos (ambos com $2n = 44$), mantendo-se a distinção entre espécies aparentemente amparada por estudos filogenéticos do *cytB* e por seus registros históricos de coletas (*A. paranaensis* sendo coletado dentro dos limites do bioma Mata Atlântica *lato sensu* e *A. reigi* associado as áreas abertas do Pampa (GONZÁLES *et al.*, 1998; CHRISTOFF *et al.*, 2000; SMITH & PATTON, 2007; GEISE *et al.*, 2001; PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Como mencionado no processo de identificação de *A. montensis*, a alta fragmentação dos espécimes pretéritos impôs obstáculos para a determinação específica de remanescentes associados à *Akodon*. E, como atualmente não existem coletas de *A. cursor* e *A. reigi* para a região da Bacia dos Sinos, assumi que apenas *A. paranaensis* e *A. montensis* seriam passíveis de registros na amostra atual. Para reconhecer esses táxons utilizei o intervalo de medidas da região interorbital apresentado em CHRISTOFF (1997) em crânios íntegros provenientes de egagrópilos. Para o autor, indivíduos com alto desgaste dentário de *A. paranaensis* possuem uma largura interorbital com entre 4.5 e 4.9mm enquanto que indivíduos de *A. montensis* em mesmo estágio de desgaste dentário não raramente apresentam valores superiores à 5mm (Figura 31).

Neste trabalho optei por manter os registro de *A. paranaensis* como “*conferatum*”, devido: *i.* as questões que impõe dificuldades a identificação dessas espécies crípticas, sobretudo, *A. paranaensis* e *A. reigi* que até então não tiveram suas morfologias comparadas numa mesma análise; *ii.* devido a falta de clareza no conhecimentos dos limites austrais da distribuição de *A. paranaensis* e boreais para *A. reigi* e; *iii.* a ocorrência conjunta de fitofisionomias associadas tanto a Mata Atlântica quanto ao Pampa dentro da área aqui estudada.

Distribuição: Ocorre no extremo sul da Mata Atlântica indo do sudeste do Paraguai, florestas de Misiones (Argentina) e ingressando no Brasil onde ocupa o norte do RS e planície litorânea, SC, sul e sudeste PR, e florestas costeiras de SP (PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Habitat e Ecologia: Habita contínuos, fragmentos e bordas de florestas ombrófilas e sazonais em diferentes estados de conservação e, eventualmente, podem ser registrados também entre densa vegetação associada à banhados e em agroecossistemas na transição entre os biomas Mata Atlântica e Pampa (CHRISTOFF *et al.*, 2000; CASELLA & CÁCERES, 2006; SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007). Os indivíduos de *A. paranaensis* são cursores e possuem dieta animalívora-onívora com o consumo de insetos, aranhas, crustáceos, miriápodes e até vertebrados e, por outro lado consomem também matéria vegetal, frutos e sementes (CASELLA & CÁCERES, 2006).

Material Semi-Fóssil: Alto grau de fragmentação dos semifosseis não permitiu identificação específica.

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1302, 1687; * Silo abandonado (Ponto D): 1238;

Datação: Material identificado procedente apenas da amostra atual.

Bibimys Massoia, 1979

Bibimys labiosus (Winge, 1887)

Caracteres observados: Tubo rostral curto; processo gnático projetado à frente dos incisivos; região interorbital estreita na porção anterior alargando-se na porção posterior; presença de discretas cristas supraorbitais. Placa zigomática vertical com borda anterior reta e ínfima área de borda anterodorsal; forame incisivo longo e largo com margem posterior chegando ao nível dos protocones; palato largo; fossa mesopterigóide estreita com borda anterior não ultrapassando a face posterior do M3. Mandíbula curta com reentrâncias sigmóide e angular pouco profundas; projeção cápsular inconspícua.

Incisivos estreitos e opistodontes; séries molares superiores ligeiramente divergentes anteriormente; molares hipsodontes, com uma linha de cúspides plana e outra elevada (“*terraced*”) e com tendências a tornarem-se planos; cúspides em pares opostos e arredondadas; flexos anteromedianos discretos; mesolofos curtos e que estabelecem uma conexão medial ou distal com paracone e, em maior desgaste, coalescem totalmente com estas cúspides; metaflexo profundo e fortemente curvado; anterolofos do M2 destado e persistente;

M3 reduzido e cilíndrico; flexídeo anteromediano discreto; mesolofídeo curto e que estabelecem uma conexão medial ou distal com o entoconídeo; m1 com presença de um labiolofulídeo que tende a conectar-se com o protoconídeo fechando o protoflexídeo e formando uma ilha redonda; flexídeos linguais retos e ligeiramente orientados anteriormente; posterolofídeo destacado e persistente; m3 com quase o tamanho do m2 que tende a tomar forma retangular com o desgaste (Figura 32).

Comentários sobre a identificação: É possível assumir que os indivíduos provenientes de egagrópilos pertençam a *B. labiosus*, única espécie do gênero com registro no RS. Provavelmente os espécimes antigos também pertençam a esta mesma espécie, contudo, futuramente é preciso analisar indivíduos de outras espécies para confirmar a associação a *B. labiosus* uma vez que, no passado, outras espécies de *Bibimys* também podem ter ocorrido na área de estudo. Por exemplo, *B. torresi* hoje restringe-se a ilhas do delta do Paraná, no limite das províncias de Buenos Aires e Entre Rios, mas seus remanescentes foram encontrados em pontos da Argentina relativamente distantes (TETA *et al.*, 2014).

Distribuição: *B. labiosus* é endêmico do Brasil e suas coletas são concentradas entre os estados do Paraná e Minas Gerais (GRAZZINI *et al.*, 2015); contudo, sua distribuição aceita numa área contínua ao longo do bioma Mata Atlântica e sua transição com o Cerrado, do norte do RS até o sul de MG (PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Habitat e Ecologia: Ocorre em formações fechadas naturais da FOM e em formações florestais de mistura de elementos da Mata de Araucárias com a FES e pode utilizar também matas em recuperação em estágios iniciais de sucessão e áreas de silvicultura de *Pinus elliotti* (GRAZZINI *et al.*, 2015). PAGLIA *et al.* (1995) relata ainda a coleta de um indivíduo de *B. labiosus* (*Scapteromys labiosus* no trabalho original) em um campo de plantio de *Melinis minutiflora* (Poaceae) abandonado próximo a área de silvicultura com *Eucalyptus* spp., também abandonada e uma mata secundária associada a FES. Informações sobre sua dieta e hábitos não escassos, contudo, suas capturas com pitfall sugerem que *B. labiosus* seja uma espécie predominantemente noturna, cursora e que vasculha o folhiço (PAGLIA *et al.*, 1995; BONVICINO *et al.*, 2008; BRAGA *et al.*, 2008; GRAZZINI *et al.*, 2015). BRAGA *et al.* (2008) analisou o conteúdo estomacal de dois indivíduos e encontrou maior composição de material vegetal como sementes e frutos, bem como folhas de gramíneas e de dicotiledôneas e, em menor proporção, restos de artrópodes.

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 10 à 20cm: 818; - 20 à 30cm: 835; - 50 à 60cm: 839, 846; * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 591, 609, 610, 615, 663, 669, 680, 685, 756; - 15

à 20cm: 811; 30 à 35cm: 256; * RS-S-327: G8 - 10 à 15cm: 405; - 15 à 20cm: 410; - 25 à 30cm: 467, 468; - 35 à 40cm: 507, 508, 509, 526; * RS-S-395: C3 - 20 à 30cm: 1241, 1242; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1035; - 10 à 20cm: 1044, 1058, 1059, 1060, 1061, 1062, 1063; - 20 à 30cm: 830, 877, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 947, 948; - 30 à 40cm: 1196; - 60 à 70cm: 103; - 90 à 100cm: 186; - 0 à 100cm: 1679 à 1694.

Material Atual: * Galpão Evaristo (Ponto B): 1212, 1213, 1214.

Datação: Um espécime do presente à 1394 anos AP; Sete espécimes do período de 1394 à 1566 anos AP; Dezoito entre 1566 e 2997 anos AP; Dezesesseis entre o presente e 2997 anos AP; Oito fragmentos do período de 3370 à 3831 anos AP; Nove espécimes entre o presente e 3850 anos AP; Dois remanescentes entre 3850 e 6285 anos AP; Um espécime entre 5466 à 5752 anos AP; Um fragmento entre 5752 e 5916 anos AP.; Dois espécimes entre 5916 e 6218 anos AP.

Brucepattersonius Hershkovitz, 1998

Brucepattersonius iheringi (Thomas, 1896)

Caracteres observados: Rosto estreito e alongado; tubo rostral presente (não tão longo quanto em *Oxymycterus*); região interorbital larga com margens arredondas e com porção anterorbital inflada. Placa zigomática baixa, estreita, inclinada e com bordas anterodorsal e anterior suavemente curvadas; conexão entre a borda anterior da raiz maxilar dorsal da placa zigomática com a borda dorsal da placa zigomática ocorre anteriormente ao nível da margem anterior dos M1 (diferentemente de *Oxymycterus nasutus*) (Figura 64E). Forame incisivo longo e largo, sobretudo em sua porção posterior; margem posterior do forame incisivo ultrapassa o nível da face anterior do M1; palato largo; fossa mesopterigoidea larga e com margem anterior que alcança o nível da borda posterior dos M3. Mandíbula delicada e alongada; processo coronóide pouco curvado podendo ser mais alto do que o côndilo; cápsula alveolar não projetada.

Incisivos estreitos e opistodontes; molares crestados com cúspides ligeiramente alternadas na série superior e alternadas na série inferior; séries molares superiores divergem um pouco anteriormente; flexo anteromediano discreto; flexos labiais profundos e fortemente curvados para trás; M1 com presença de anterolofo e mesolofo discretos e voltados posteriormente; M2 com anteroflexo largo e curto; M3 reduzido e cilíndrico; com o desgaste, o mesolofo coalesce com o metacone; procingulídeo estreito e com anteroflexídeo discreto; m1 com protolofídeo e mesolofídeo bastante curtos; m1 anterolofídeo labial curto; m1 e m2

com mesolofídeo que tende a se conectar ao metaconídeo; ectoestilídeo presente as vezes em m1e m2 (Figura 33).

Comentários sobre a identificação: As diferenças entre as espécies deste gênero são muito sutis e os raros fragmentos da amostra não exibem muitos dos caracteres necessários para uma identificação mais precisa. Porém, é provável que os indivíduos provenientes de egagrópilos pertençam a *B. iheringi*, única espécie do gênero com registro no RS (VILELA *et al.*, 2015). Análises moleculares são recomendadas para a confirmação específica dos fragmentos pretéritos aqui reconhecidos como *B. iheringi*.

Distribuição: Ocorre de Missiones, Argentina até o litoral do sul do Brasil, atravessando o Estado de SC e o norte do RS (VILELA *et al.*, 2015). JUNG & CHRISTOFF (2003) situam a distribuição mais austral de *B. iheringi* para a transição entre as encostas do Planalto Meridional, a Depressão Central e a Planície Costeira no RS.

Habitat e Ecologia: Está associado, sobretudo, as FOM acima de 1000m do Planalto Meridional, em matas primárias e com pouca influência antrópica (JUNG & CHRISTOFF, 2003; CADEMARTORI *et al.*, 2008; VILELA *et al.*, 2015). Contudo, *B. iheringi* também tem sido registrado em regiões de FED, FES e FOD e, provavelmente, trata-se de um táxon endêmico da porção sul do bioma Atlântico (JUNG & CHRISTOFF, 2003). É uma espécie noturna, cursora à semi-fossorial, que explora a densa camada de serrapilheira a procura de pequenos invertebrados dos quais se alimenta (CHRISTOFF *et al.*, 2009).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 765, 766, 767, 768, 769; * RS-S-395: C3 - 30 à 40cm 1229 (cf. *Bucepattersonius*) e; * RS-S-395: C7D7 - 10 à 20cm: 1372, 1373, 1375 / 1374, 1376, 1377, 1378 (cf. *Bucepattersonius*); - 40 à 50cm: 1217.

Material Atual: * Igreja Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1303, 1307, 1691; * Galpão Evaristo (Ponto B): 1209, 1210, 1211; * Igreja Monjolo (Ponto C): 1332 à 1336; * Galpão Caraá (Ponto G): 26.

Datação: Sete remanescentes entre 1394 à 1566 anos AP; Dois remanescentes do período entre 1566 à 2997 anos AP e; Cinco fragmentos entre o presente e 3850 anos AP.

Deltamys Thomas, 1917

Deltamys kempi Thomas, 1917

Caracteres observados: Rosto curto e afilado anteriormente; região interorbital ampla, transversalmente côncava e com margens arredondadas. Placa zigomática estreita, reta e com

pouca ou nenhuma borda anterodorsal. Forame incisivo longo, extremidades afiladas e com borda posterior alcançando o nível do procíngulo; palato largo e longo; fossa mesopterigoidea estreita e com margens anteriores não alcançando o nível da face posterior do M3. Mandíbula alongada, estreita e com diastema mais curto do que o comprimento do m1 e m2 somados; processo coronóide pouco curvo e podendo ser mais alto que o côndilo; cápsula alveolar pouco projetada; reentrância angular profunda e arredondada.

Incisivos ortodontes ou ligeiramente opistodontes; molares com moderada hipsodontia tubercular, *crested*, uniformemente estreitos e com cúspides pareadas; flexos linguais reentrantes e fortemente curvados posteriormente; procíngulo(-ídeo) discreto (mais que a condição vista nos demais Akodontíneos); flexo anteromediano estreito e posicionado medialmente; anterolofos reduzidos ou ausentes no M2; mesolofos curtos e perceptíveis apenas com pouco desgaste porque coalesce com o paracone; M3 bastante reduzido e subtriangular; protoflexídeo discreto em m1; mesolofídeos curtos e perceptíveis apenas com pouco desgaste porque coalesce com o entoconídeo; flexídeos linguais fortemente voltados para frente em m1 e m2; posterolofídeo curto em m1 e m2 (Figura 34).

Distribuição: Ocorre em terrenos baixos do RS ao longo do litoral, entorno da Lagoa dos Patos e avança pelo bioma Pampa no território do Uruguai até o entorno do delta do Rio da Plata (PARDIÑAS & TETA, 2015).

Habitat e Ecologia: Habita campos úmidos ou alagáveis, banhados e bordas de matas de galeria geralmente cobertos por densa camada de gramíneas e vegetação arbustiva (GÓMEZ-VILLAFANE *et al.*, 2012; PARDIÑAS & TETA, 2015). QUINTELA *et al.* (2013) registrou também a presença de *D. kempí* em ambientes costeiros como campo com dunas e matas de restinga, mas sugere que isto pode ter sido possível pela proximidade dessas formações com ambientes de campos alagadiços próximos. São ativos à noite e, apesar de viver em ambientes alagáveis, não exibem adaptações para a natação mas sim para cavar e buscar pequenos invertebrados que fazem parte da sua dieta. Exames em estômagos de *D. kempí* encontraram também sementes e folhas de gramíneas (PARDIÑAS & TETA, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-395: C7D7 - 20 à 30cm: 875 e 892.

Material Atual: * Igreja Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1297 à 1301, 1304, 1305, 1308, 1316, 1317, 1323, 1330, 1688, 1689, 1690; * Galpão Evaristo (Ponto B): 1290, 1291, 1292, 1295, 1296; * Igreja Monjolo (Ponto C): 1662 e; * Silo Abandonado (Ponto D): 1284 à 1287, 1289.

Datação: Dois remanescentes associados ao período entre 1566 à 2784 anos AP.

Kunsia Hershkovitz, 1966

Kunsia sp.

Caracteres observados: Placas zigomáticas largas e com altura mediana; ampla margem anterodorsal presente curvando-se bruscamente no encontro com a margem anterior da placa que é reta à levemente convexa. Forame incisivo estreito e longo e pode ultrapassar a margem anterior do M1; palato longo e largo; borda da fossa mesoptergóide alcança mas não ultrapassa o nível da borda posterior do M3. Mandíbula bastante robusta, alta e curta em vista lateral; processo coronóide fortemente curvado posteriormente e com altura próxima a do côndilo; reentrâncias sigmóide e angular rasas; extremidade do processo angular ultrapassa o nível da margem posterior do côndilo; processo capsular do incisivo inferior moderadamente desenvolvido.

Incisivos ortodontes ou ligeiramente opistodontes; molares exibem hipsodontia coronal sendo terraceados quando pouco desgastados e planos em desgaste severo; cúspides principais dos molares superiores em pares opostos e arredondadas; procíngulo mais estreito que a largura entre paracone e protocone; M3 possui formato cilíndrico; cúspides principais dos molares inferiores alternadas; procíngulídeo reduzido e arredondado; flexídeo anteromediano raso e desaparece rapidamente com o desgaste; m1 e m2 com mesolofídeo longo e entoflexídeo estreito e raso; mesmo com moderado desgaste o entoflexídeo desaparece e o mesolofídeo coalesce totalmente com o entoconídeo, restando apenas uma pequena projeção de esmalte (Figura 67 - 3); presença de protoconulídeos associados com os protolofídeos no m1 e m2; m1 com três raízes (Figura 35).

Comentários sobre a identificação: Agrupa os maiores sigmodontíneos sulamericanos, portanto, fragmentos ósseos e dentes destacam-se pelo tamanho num primeiro momento. PARDIÑAS *et al.* (2008) realizam uma ampla revisão do gênero *Kunsia* onde analisaram 49 espécimes atuais ou fósseis depositados em diversas coleções do mundo. Neste trabalho descreveram o gênero *Gyldenstolpia* e elevaram as subespécies *K. fronto fronto*, *K. f. chacoensis* e *K. f. planaltensis* agrupando-as ao novo gênero como *G. fronto*, *G. chacoensis* e *G. planaltensis*, respectivamente. Apenas a espécie maior *K. tomentosus* permaneceu sob o gênero original. Os autores apresentam tabelas onde comparam as diferentes expressões de caracteres observados em *Gyldenstolpia* spp., *Kunsia fronto* e *Scapteromys* spp. (PARDIÑAS *et al.*, 2008: 554). Na tentativa de identificar o gênero e espécie a qual pertenciam os poucos fragmentos encontrados na amostra procurei mapear os estados dos caracteres de

Gyldenstolpia e *Kunsia* (Tabelas 8 e 9). Apenas dois fragmentos apresentaram características associadas a *Gyldenstolpia* (IAP-333 e IAP-546), contudo, nesses só era possível avaliar um caráter. Os demais espécimes apresentaram tanto características descritas para *Kunsia* como para *Gyldenstolpia*. Por exemplo, em alguns fragmentos (exceto em IAP-38) verifiquei que a margem posterior do forame incisivo alcança o nível dos paracones do M1 (estado 2 para o caráter “a” na Tabela 8) que é visto em *Gyldenstolpia*, contudo, exibem também o fechamento do metaflexo em M1 desgastados (estado 1 para o caráter “d” na Tabela 8) o que é apontado apenas para *Kunsia*.

A mesma dúvida quanto a determinação taxonômica surgiu ao avaliar mandíbulas e dentes inferiores. Dos 14 espécimes que conservavam ao menos três caracteres que poderiam levar a uma identificação taxonômica, apenas cinco (IAP-22, IAP-25, IAP-28, IAP-36 e IAP-210) apresentarem expressões de caracteres exclusivas de *G. planaltensis* (Tabela 9). Os demais fragmentos apresentaram misturas de caracteres que deveriam ser encontradas somente em *Gyldenstolpia* ou somente em *Kunsia*. Mais ainda, o espécime IAP-613 apresentou característica não verificada em PARDIÑAS *et al.* (2008) relacionada ao posicionamento do mesolofídeo em *Kunsia* e *Gyldenstolpia*. Nesse espécime o mesolofídeo é, em vista oclusal, transversal ao plano do dente, condição apontada apenas para *Scapteromys* no referido trabalho (Figura 67 - 3).

HADLER *et al.* (2016) reportam a identificação de 29 fragmentos associados à *Gyldenstolpia* e 5 identificados como *Kunsia tomentosus* encontrados em sítio arqueológico no nordeste do RS e datados do Holoceno. Os autores não puderam avançar na identificação de *Gyldenstolpia* alegando que a determinação entre as espécies baseia-se principalmente em características presentes no crânio e que não foram preservadas. Já a identificação de *Kunsia tomentosus* se deu por maiores dimensões do m2 e dos alvéolos, número de raízes no m1 e, por julgarem inexistente o mesolofídeo em um único m2 desgastado.

A falta de clareza na determinação dos caracteres associados a *Kunsia* e a *Gyldenstolpia* quando avaliam-se os espécimes pretéritos da região sul foi determinante para que eu optasse por manter o uso do nome *Kunsia* neste trabalho. Penso que apenas com uma avaliação integrada dos espécimes, com mais informações sobre as variações intraespecíficas, mudanças ontogenéticas e modificações relacionadas ao desgaste dentário, será possível determinar qual (ou quais) foram as entidades taxonômicas que habitaram o extremo sul do Brasil.

Distribuição: *Kunsia* distribui-se pelo norte e leste da Bolívia e, no Brasil ocorrem do norte de RO, passando por MT, GO, sul do TO e leste de MG. Um registro de *K. tomentosus* feito por Hershkovitz (1966: 110) para o Rio Uruguai, sem maiores detalhamentos, sugere uma possível distribuição disjunta entre os Estados de SC e RS. *G. fronto* é conhecida por fósseis encontrados em Lagoa Santa/ MG e por um indivíduo capturado no início do século XX na província do Chaco, na Argentina. PARDIÑAS & BEZERRA (2015) consideram que *G. fronto* possa estar extinto. *G. planaltensis* é restrito ao Cerrado do Brasil com registros no DF e MT.

Habitat e Ecologia: *Kunsia* ocorre em habitats abertos, em campos tropicais e savanas associados a diagonal seca sulamericana. Acredita-se que consomem raízes de gramíneas, outros tipos de vegetação e artrópodes (BEZERRA, 2015). *Gyldenstolpia* apresenta adaptações que sugerem uma vida em ambientes palustres como campos alagáveis e próximo a banhados (PARDIÑAS & BEZERRA, 2015). Ambos os gêneros agupam espécies de hábitos fossoriais à semifossoriais e suas capturas são bastante raras o que impede maiores informações sobre a sua biologia (BEZERRA, 2015; PARDIÑAS & BEZERRA, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 10 à 20cm: 816; * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 611, 613, 731, 732, 733; - 45 à 50cm: 580 (cf. *Kunsia*); * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 333; - 20 à 25cm: 440, - 35 à 40cm: 545, 546, 547; * RS-S-395: C3 - 30 à 40cm: 1230; - 40 à 50cm: 210; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 22; - 10 à 20cm: 23 à 26, 28, 37, 38, 168; - 20 à 30cm: 29, 30; - 30 à 40cm: 31, 1506; - 50 à 60cm: 32, 39; - 60 à 70cm: 33; - 90 à 100cm: 34, 35, 36, 181 182.

Datação: Um espécime no período do presente à 1394 anos AP; Oito entre 1394 à 1566 anos AP; Quatorze fragmentos entre 1566 e 2997 anos AP; Um registro entre o presente e 3370 anos AP; Cinco remanescentes entre o presente e 3850 anos AP; Quatro fragmentos entre 3644 à 3831 anos AP; Um possível registro para o período de 3850 à 6285 anos AP; Um registro para o período de 5466 à 5752.

Necromys Ameghino, 1889

Necromys lasiurus (Lund, 1840)

Caracteres observados: Nasais curtos; interorbital em forma de ampolheta; cristas supraorbitais bem marcadas e divergentes posteriormente. Placa zigomática larga e com altura média; margem anterodorsal descentente com curva suave no encontro com a borda anterior

da placa zigomática. Forame incisivo relativamente longo e com borda posterior alcançando o protocone de M1; palato largo e longo; borda anterior da fossa mesopterigoidea não ultrapassa a margem posterior do M3 (alcançando o M3 apenas em indivíduos jovens); perfurações posterolaterais palatinas pequenas. Mandíbula relativamente curta e delicada; processo coronoide curvo, igual ou ultrapassando o processo condiloide; processo capsular do incisivo inferior pouco proeminente.

Incisivos ortodontes; molares com cúspides elevadas (“crested”) ligeiramente alternadas nos superiores e visivelmente alternadas nos inferiores; padrão geral dos molares é simplificado; flexo anteromedial discreto presente em poucos espécimes; M1 e M2 apresentam mesolofo curto e que coalesce com paracones; flexo anteromediano discreto presente em poucos espécimes; m1 e m2 com mesolofídeo curto e que coalesce com o entoconídeos (Figura 36).

Distribuição: Distribui-se ao longo da diagonal seca sulamericana, nos limites orientais do bioma Amazônico, em todo território do bioma Atlântico até o Pampa onde alcança o sul do Delta do Rio da Plata. Este território passa por quase todo o território do Brasil (excetuando a Amazônia e sul do RS), sul da Bolívia, maior parte do Paraguai e, norte e leste da Argentina. Essa ampla distribuição parece ser limitada pelo rio Uruguai e Rio da Plata e os registros da espécie não ocorrem nas proximidades da margem esquerda desse contínuo fluvial (PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Habitat e Ecologia: Ocupa principalmente ambientes aberto e bem drenados como campos limpos a campos densamente cobertos por gramíneas, arbustos, arvoretas e espécies xerofíticas, bordas de plantações e bordas de matas (VIEIRA *et al.*, 2005; SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007; PARDIÑAS *et al.*, 2015). Em menor frequência podem ser capturados também em campos úmidos, florestas secundárias, ripárias e em recuperação e, próximo a ambientes antrópicos (UMETSU & PARDINI, 2006; LIMONGI *et al.*, 2013; PARDIÑAS *et al.*, 2015). Alimentam-se de partes verdes de plantas, sementes, raízes e invertebrados (TALAMONI *et al.*, 2008) que buscam no chão dos ambientes em todos os períodos do dia (dia, crepúsculo e noite) (CAMARGO *et al.*, 2008; PARDIÑAS *et al.*, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 50 à 60cm: 842; - 60 à 70cm: 217, 861; * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 778, 780, 782; - 5 à 10cm: 592 à 597, 608, 612, 632, 675, 693, 694, 695, 696, 728; - 15 à 20cm: 799, 808, 809; - 45 à 50cm: 571; * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 335, 341; - 5 à 10cm: 395, 396; - 15 à 20cm: 373, 411; - 20 à 25cm: 460, 461, 462; - 30 à 35cm: 503, 504, 505; * RS-S-395: C3 - 20 à 30cm: 1240, 1503, 1504; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm:

1032, 1033; - 10 à 20cm: 1045, 1046, 1047, 1054, 1055, 1056, 1057, 1084, 1323, 1324, 1326, 1327; - 20 à 30cm: 866, 869, 870, 871, 872, 873, 895, 945, 970, 971; - 40 à 50cm: 1210; - 50 à 60cm: 1105, 1108; - 60 à 70cm: 194; - 90 à 100cm: 188; - 0 à 100cm: 1635 à 1653.

Material Atual: * Igreja Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1196, 1198 e; * Igreja Monjolo (Ponto C): 1199, 1278, 1279.

Datação: Dois espécimes do presente à 1394 anos AP; Doze espécimes do período de 1394 à 1566 anos AP; Dezoito fragmentos do intervalo de 1566 à 2997 anos AP; Dezenove espécimes do período entre o presente até 2997 anos AP; Quatro do presente à 3370 anos AP; Oito fragmentos entre 3370 à 3831; Dezoito fragmentos do presente à 3850 anos AP; Quatro remanescentes datados entre 3850 à 6285 anos AP; Um espécime com entre 5916 à 6218 anos AP e; Dois fragmentos com mais de 6218 anos AP.

Necromys cf. obscurus (Waterhouse, 1837)

Caracteres observados: Mandíbula curta, robusta e com processo coronoide ligeiramente curvado para trás; projeção capsular bem desenvolvida e posicionada abaixo da reentrância sigmoide; procíngulo do M1 em forma de leque em vista oclusal.

Comentários sobre a identificação: CALLIGARI & PARDIÑAS (2000), PARDIÑAS *et al.* (2015) e G.S. Libardi (com. pes.) indicam que *Necromys obscurus* é maior que *N. lasiurus*, o que foi evidenciado pelo comprimento da serie molar e altura da mandíbula em minha amostra (Figuras 37 a 40). Segundo PARDIÑAS *et al.* (2015), as outras espécies de *Necromys* com tamanho similar ou maiores que *N. obscurus* estão distribuídas no Chaco e na Amazônia, distante da área conhecida de distribuição de *N. obscurus*, no delta do Rio da Prata.

Identifiquei fragmentos com características do gênero *Necromys*, mas com porte visivelmente maior. As medidas ACM (Figura 37), CSa (Figura 38) e Lm1 (Figura 39) sugerem pertencer a uma espécie significativamente maior do que *N. lasiurus*. Essa distinção também surge quando comparo os fragmentos associados a *N. cf. obscurus* a *N. lasiurus* da amostra antiga e com exemplares atuais coletados nos Estados do PE, SP e MG. Na Figura 40 apresento quatro PCAs considerando: *i.* apenas medidas associadas ao crânio e dentição superior de indivíduos jovens; *ii.* apenas medidas associadas ao crânio e dentição superior de indivíduos adultos; *iii.* apenas medidas associadas a mandíbula e dentição inferior de indivíduos jovens e; *iv.* apenas medidas associadas a mandíbula e dentição inferior de indivíduos adultos. Nas quatro análises os dois primeiros componentes explicaram mais de 80% da variação e as medidas que mais influenciaram foram LPZ e ACM (82.1%, LPZ –

0,29; 80.2%, LPZ – 0,21; 84.5%, ACM – 0,22 e; 88.8%, ACM – 0,283 e CSA – 0,28, respectivamente).

Neste momento, concordo com STUTZ (2016) e associo os maiores e mais robustos fragmentos de *Necromys* a *N. obscurus*. Também parece mais parcimonioso manter a identificação como *N. obscurus* devido a proximidade geográfica com a atual distribuição conhecida da espécie e pela presença no passado de mais amplas áreas de habitat similar ao hoje ocupado por populações de *N. obscurus* no Uruguai: campos úmidos e charcos distribuídos em zona costeira (ver próximo Capítulo). Contudo, nesse momento mantemos a identificação da espécie na amostra como “cf.” até que novas análises possam ser feitas considerando mais medidas e exemplares de *N. obscurus* depositados em coleções fora do Brasil.

Distribuição: Possui distribuição disjunta, habitando área sul e sudeste do Uruguai e no leste da província de Buenos Aires, Argentina (GALLIARI & PARDINAS, 2000).

Habitat e Ecologia: *N. obscurus* é uma espécie cursora, com tendência a fossorialidade e, predominantemente diurna. Habita campos úmidos próximos a lagoas e cursos d’água e, nesses ambientes, pode ser capturado entre afloramentos rochosos (GONZÁLEZ & LANFRANCO, 2010; PARDIÑAS *et al.*, 2015). Alimenta-se de plantas, sementes e invertebrados, com destaque para besouros e grilos (ELLIS *et al.*, 1998; GONZÁLEZ & LANFRANCO, 2010).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 779; - 5 à 10cm: 662, 678, 727, 754; - 15 à 20cm: 800; - 30 à 35cm: 257; * RS-S-327: G8 - 20 à 25cm: 463; - 30 à 35cm: 283; - 35 à 40cm: 514; * RS-S-395: C7D7 - 10 à 20cm: 1048, 1049, 1050, 1052, 1325, 1501; - 20 à 30cm: 867, 874, 876, 940, 946, 1276; - 50 à 60cm: 1109; - 0 à 100cm: 1654 à 1658.

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Seis espécimes entre 1394 à 1566 anos AP; Sete com idade de 1566 à 2997 anos AP; Cinco fragmentos associados ao período do presente à 2997 anos AP; Cinco fragmentos do presente à 3850 anos AP; Três remanescentes do período entre 3370 à 3831 anos AP e; Dois espécimes entre camadas de 3850 à 6285 anos AP.

Oxymycterus Waterhouse, 1837

Oxymycterus nasutus (Waterhouse, 1837)

Caracteres observados: Rosto longo e estreito formando um longo tubo nasal; ossificação prenasal confere um formato agudo a porção distal dos nasais; região interorbital mais larga que os nasais, com bordas arredondadas e porção anterior inflada. Placa zigomática

estreita inclinada e com borda anterior curva; conexão entre a borda anterior da raiz maxilar dorsal da placa zigomática com a borda dorsal da placa zigomática ocorre na mesma linha ou posteriormente ao nível da margem anterior dos M1 (diferentemente de *Brucepattersonius*) (Figura 64D); forames incisivos longos e com margem posterior alcançando o nível dos protocones; palato largo e curto; fossa mesopterigoidea larga e com borda anterior alcançando a face posterior do M3. Mandíbula longa, delgada, com ramo baixo (m3 visíveis em vista lateral; em geral o ramo mandibular oculta o m3 em vista lateral); processo capsular do incisivo inferior ausente; processo coronóide afilado, bastante curvado e geralmente mais alto que o côndilo.

Incisivos opistodontes; molares com moderada hipsodontia tubercular, linhas de cúspides elevadas e de tamanho similar (“*crested*”) e pareadas; M1 com cerca do dobro do comprimento do M2 que, por sua vez, tem cerca do dobro do comprimento do M3; M1 com procíngulo largo e com flexo anteromediano persistente; M1 com anterolofópeo pequeno e que coalesce com o paracone formando uma ilha alongada interna; M1 e M2 com mesolofos curtos e que coalescem medialmente com o paracone, passando a serem identificados apenas por uma pequena projeção de esmalte nas margens labiais dos molares; M3 reduzido e cilíndrico; série molar inferior com conídeos em pares alternados; m1 com procíngulídeo dividido por um flexídeo anteromediano centralizado ou deslocado labialmente; anterolofídeo e protolofídeo curtos, baixos e orientados posteriormente; m1 e m2 com mesolofídeos curtos e que coalescem medialmente com o entoconídeo dando origem a pequenas projeções de esmalte nas margens labiais dos molares; m1 e m2 com ectolofídeo curto e anteriormente orientado; posterolofídeo longo (mais desenvolvido do que em *Brucepattersonius*); m3 com porção posterior bastante reduzida (Figura 41).

Distribuição: Ocorre no sul do bioma Atlântico em altitudes de até 1700m até as planícies do Pampa passando por uma faixaa leste dos Estados brasileiros do PR, SC e RS até o Uruguai (OLIVEIRA & GONÇALVES, 2015).

Habitat e Ecologia: Habitam ambientes abertos e úmidos próximo a banhados, lagoas e cursos d’água, contudo, evitam ambientes alagáveis (PAISE & VIEIRA, 2006; OLIVEIRA & GONÇALVES, 2015). São cursoriais e semi-fossoriais e em seus ambientes buscam durante o dia e crepúsculo por seu alimento: oligoquetos, artrópodes e gastrópodes. Sua dieta ainda pode ser complementada por matéria vegetal (PAISE & VIEIRA, 2006; BONVICINO *et al.*, 2008).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 10 à 20cm: 819, 820; * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 774, 775; - 15 à 20cm: 801; - 40 à 45cm: 567; * RS-

S-327: G8 - 15 à 20cm: 416; - 20 à 25cm: 445; - 25 à 30cm: 471, 481; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 21, 1471, 1472, 1473, 1474; - 10 à 20cm: 1330, 1331, 1380, 1450, 1451, 1452, 1453, 1454, 1455, 1456, 1457; - 20 à 30cm: 1284, 1286, 1289, 1291, 1292, 1294, 1295, 1296, 1297, 1299, 1301; - 0 à 100cm: 1603, 1604, 1624, 1625, 1626, 1627, 1628, 1629, 1630, 1631, 1632, 1633, 1634;

Material Atual: * Igreja Monjolo (Ponto C): 1331; * Galpão Caraá (Ponto G): 25, 27, 28, 29.

Datação: Cinco fragmentos do presente à 1394 anos AP; Onze do período entre 1394 à 1566 anos AP; Onze remanescentes associados a camadas de 1566 à 2997 anos AP; Treze espécimes do presente à 2997 anos AP; Quatro do período de 3370 à 3831 anos AP; Nove do presente à 3850 anos AP; Dois do período entre 3850 à 6285 anos AP; Dois espécimes associados ao intervalo de 5466 à 5752 anos AP.

Oxymycterus cf. *quaestor* Thomas, 1903

Caracteres observados: tubo rostral proeminente; região interorbital com bordas arredondadas. Placa zigomática estreita, baixa e com suave curvatura no encontro das bordas anteriores e anterodorsal. Forame incisivo longo com bordas posteriores alcançando nível do protocone do M1; margem anterior da fossa mesopterigoidea atinge o nível da borda posterior dos M3. Mandíbula longa, estreita e, em vista lateral, o m3 não fica oculto pelo ramo mandibular ascendente; reentrância sigmóide rasa; processo capsular baixo e alongado.

Incisivos opistodontes; molares com cúspides elevadas, de tamanho similar e pareadas na série superior e, alternadas na inferior; flexos amplos; flexo anteromediano muito discreto ou ausente nos M1; anterolofo longo no M2; mesolofo curto e posteriormente orientado; flexídeos amplos; flexídeo anteromediano persistente com desgaste nos m1; protolofídeo presente e orientado posteriormente; mesolofídeo curto e anteriormente orientado; ectolofídeo curto presente (Figura 42).

Comentários sobre a identificação: Na comparação dos fragmentos que identifiquei como *Oxymycterus*, houve uma notável diferença de tamanho. Associei os fragmentos menores a *O. nasutus* e os maiores a *O. quaestor*, por ser esta uma espécie de maior tamanho e robustez e ocorrer na área amostrada neste estudo. Porém, até que a inclusão de mais espécimes de *O. quaestor* de coleções possam ser acrescentados em análises morfométricas vou manter a identificação daqueles fragmentos como *O. cf. quaestor*.

Distribuição: Ocorre de Missiones, Argentina e sudeste do Paraguai passando pelo norte do RS, SC e PR até o oeste e sul de SP. Uma população isolada também foi localizada na Serra dos Órgão, RJ (OLIVEIRA & GONÇALVES, 2015).

Habitat e Ecologia: São espécies que habitam o chão úmido de florestas tanto em formações primárias bem preservadas quanto bordas e matas em regeneração (GRAIPEL *et al.*, 2006; OLIVEIRA & GONÇALVES, 2015). Vivem em baixas densidades quando comparadas a outros roedores com os quais co-habitam. Detalhes sobre a ecologia desta espécie não estão disponíveis, contudo, sua morfologia crânio-dentária e dos membros indicam que *O. quaestor* seja majoritariamente animalívoro e possa desenvolver hábitos semi-fossoriais (HERSHKOVITZ, 1994; CHRISTOFF *et al.*, 2009).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 45 à 50cm: 569; * RS-S-395: C7D7 - 10 à 20cm: 1381; - 20 à 30cm: 1270, 1290, 1297, 1298; - 0 à 100cm: 1605.

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Um remanescente entre 1394 à 1566 anos AP; Quatro espécimes localizados entre camadas de 1566 à 2997; Um entre o presente e 2997 anos AP; Um fragmento pertencente ao período de 3850 à 6285 anos AP.

Scapteromys Waterhouse, 1837

Scapteromys tumidus (Waterhouse, 1837)

Caracteres observados: Rosto afilado, com extremidade anterior arredondada; cápsulas nasolacrimais infladas; reentrâncias zigomáticas amplas e profundas; ossos lacrimais conspícuos; região interorbital estreita e com bordas arredondadas. Placas zigomáticas largas e fortemente projetadas lateralmente, ampla borda anterodorsal com abrupta curvatura para juntar-se a borda anterior reta. Forame incisivo longo com borda posterior alcançando ou não o procíngulo do M1; palato plano, sem sulcos, largo e longo; borda anterior da fossa mesopterigoidea não ultrapassa a margem posterior do M3. Mandíbula relativamente baixa e alongada; processo coronoide levemente curvo e de mesma altura que o processo condilar; projeção capsular do incisivo inferior desenvolvida e posicionada logo abaixo do processo coronoide.

Incisivos ortodontes ou ligeiramente opistodontes; molares terraceados em jovem tendendo a tornarem-se planos em adultos; cúspides principais arredondadas, em pares opostos na série superior e fortemente alternados na inferior; M1 com anteroflexo presentes,

discretos e mediais desaparecendo com mesmo em pouco desgaste; flexos labiais amplos e muito profundos, persistentes com desgaste e curvados posteriormente; mesolofo longo, fundido ao paracone com pouco desgaste restando apenas uma pequena projeção de esmalte labial e orientada posteriormente; M3 pequeno e cilíndrico cujo flexo labial origina uma conspícua fossa central; procingulídeo reduzido em m1; anteroflexídeo presente, discreto e medial o qual desaparece logo com desgaste; m1 e m2 com flexídeos labiais amplos e muito profundos, persistentes com desgaste e curvados posteriormente; mesolofídeo longo e que logo coalesce ao entoconídeo com pouco desgaste dando origem a uma pequena projeção de esmalte lingual, margem do entoconeídeo e orientada anteriormente; discreto anterolofulídeo no m2; presença de ectoestilídeo confere, com o desgaste, uma formatação aguda a margem do hipoconídeo; posterolofídeo tende a desaparecer com o desgaste e confere ao m2 um formato de “S” (Figura 43).

Comentários sobre a identificação: Recentemente foi descrito uma nova espécie de *Scapteromys* com distribuição que chega próxima a área estudada (QUINTELA *et al.*, 2013). *S. meridionalis* é uma espécie pouco menor e que é de difícil distinção da espécie mais amplamente distribuída no RS: *S. tumidus*. O fragmento localizado não permitiu o reconhecimento da espécie, mas de acordo com a ecologia sugiro que o fragmentos pertença a *S. tumidus*, já que *S. meridionalis* até o momento só foi registrado em campos de altitude em associação com bordas de mata de araucária.

Distribuição: Ocorre desde a margem esquerda do Rio da Plata, na maior parte do território do Uruguai até as planícies do Pampa e litoral do RS no sul do Brasil (QUINTELA *et al.*, 2014).

Habitat e Ecologia: *S. tumidus* mostra-se tanto um ótimo nadador quanto escalador, capacidades necessárias para um habitante de banhados e planícies sazonalmente inundáveis associadas a lagos e cursos d’água. É ativo a noite e no crepúsculo quando caça oligoquetas, hirudíneos, insetos, aranhas e moluscos e, complementa sua dieta com plantas e alguns frutos (BARLOW, 1969; D’ELIA & PARDIÑAS, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 687.

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Espécime associado ao período do presente à 3850 anos AP.

Thalpomys Thomas, 1916

cf. *Thalpomys*

Caracteres observados: Molares terraceados, moderadamente hipsodontes e com topologia oclusal simplificada; molares inferiores com cúspides alternadas e subtriangulares; m1 com procingulídeo bastante reduzido e agudo com um formato geral triangular; flexídeo anteromediano ausente; flexídeos do m1 muito amplos; mesolofídeo destacado e orientado anteriormente; posterolofídeo curto.

Comentários sobre a identificação: As duas espécies desse gênero (*T. cerradensis* e *T. lasiotis*) são endêmicas do Cerrado atualmente e não possuem registro conhecido para o sul do Brasil. Contudo, outras táxons associadas ao Cerrado já foram confirmadas com ocorrência pretérita para o sul: *Clyomys* sp., *Dicolpomys fossor*, *Kunsia* sp. e *Pseudoryzomys simplex*. Os poucos fragmentos de mandíbula possuem o tamanho e a forma apresentados por HERSHKOVITZ (1990), contudo, devido a raridade de coletas recentes e da indisponibilidade de espécimes nas coleções consultadas não foi possível confirmar a identificação por comparação (Figura 63 - 3).

Distribuição: Ambas as espécies do gênero distribuem-se no centro do Brasil ao longo dos territórios de RO, MS, MT, GO, DF, TO, MG, oeste da BA e norte de SP (PARDIÑAS & TETA, 2015).

Habitat e Ecologia: Ocorre em ambientes abertos e semi-abertos bem drenados do bioma Cerrado cobertos por gramíneas, arbustos, arvoretas e vegetação xerofítica e, parecem não frequentar matas de galeria. Eventualmente *T. lasiotis* fora capturado também em campos úmidos (campos de murundus). Possuem dieta onívora e locomoção cursorial (DIETZ, 1983; MARES *et al.*, 1986; HERSHKOVITZ, 1990). Também a reprodução de *T. lasiotis* parece associada ao aporte de umidade com a concentração das atividades reprodutivas em meio a estação chuvosa (CARVALHO *et al.*, 2007).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 776; * RS-S-395: C7D7 - 20 à 30cm: 1293; - 0 à 100cm: 1590, 1591, 1592.

Material Atual: Não encontrado

Datação: Uma mandíbula datada de 1566 à 2997 anos AP; Três remanescentes do presente à 2997 anos AP; Um do presente à 3850 anos AP;

Tribo Oryzomyini Vorontsov, 1959

Euryoryzomys Weksler, Percequillo & Voss, 2006

Euryoryzomys russatus (Wagner, 1848)

Caracteres observados: Rosto longo e afilado distalmente; reentrâncias zigomáticas estreitas e profundas; região interorbital estreita em sua porção anterior e mais ampla em sua porção posterior; cristas supraorbitais estreitas e divergentes posteriormente. Placas zigomáticas largas, altas, com borda anterodorsal destacada e com curvatura abrupta ligeiramente projetada no ponto de união com a borda anterior; borda anterior da placa zigomática reta ou levemente côncava. Forame incisivo relativamente curto com borda posterior distante do alvéolo de M1; palato largo e longo; fossa mesopterigoidea relativamente estreita e com borda anterior arredondada e distante da borda posterior dos M3; perfurações posterolaterais palatinas presentes no nível palato ou em rasa depressão entre fossa mesopterigoidea e M3. Mandíbula robusta e curta com processos coronóide e condilóide de alturas semelhantes; reentrâncias sigmóide e angular rasas; processo capsular do incisivo inferior desenvolvido e posicionado abaixo da reentrância sigmoide.

Incisivos opistodontes; molares com cúspides altas e de altura semelhante, pareadas nos molares superiores e ligeiramente alternadas nos inferiores; M1 com procíngulo com face anterior achatada e sem flexo anteromediano; fossa arredondada central persistente no procíngulo; anterolofos conspicuos e orientados posteriormente; paraflexo e metaflexo estreitos e suavemente curvados posteriormente em M1; protoflexo e hipoflexo do M1 mais largos, retos e transversais; mesolofos desenvolvidos, fundidos labialmente ao paracone; M1 com mesofosseta relativamente curta e mais profunda em sua porção interna; M2 com duas ilhas de esmalte, mesofosseta e parafosseta (ou uma mesofosseta labial e uma medial); M3 com cerca da metade do tamanho do M2, subtriangular e com paraflexo persistente e três fossas com origens nos meso-, meta- e hipoflexos; M1 sem raiz acessória labial; série molar inferior com cúspides labiais ligeiramente triangulares e linguais arredondados; m1 com procíngulídeo arredondado, sem flexídeo anteromediano e exibindo fossetídeo central persistente; cingulídeo labial desenvolvido, orientado posteriormente, fundido ao protoconídeo e formando um protofossetídeo; ectoestilídeo baixo presente em m1 e m2 em poucos espécimes; mesolofídeo desenvolvido (em alguns espécimes, com pequeno desgaste se funde ao entoconídeo; m3 com tamanho semelhante ao do m2; posteroflexídeo do m3 fechado em sua porção externa mesmo com pouco desgaste (Figura 44).

Distribuição: A espécie é endêmica do bioma Atlântico, portanto, distribui-se das florestas de Misiones (Argentina), sul do Paraguai e porção norte do RS até o estado da Bahia em uma faixa que acompanha o litoral do Brasil. No nordeste ocorre em enclaves florestais úmidos denominados “brejos” (PÜTTKER *et al.*, 2013; PERCEQUILLO, 2015),

Habitat e Ecologia: É uma espécie cursorial que habita formações florestais relativamente preservadas perenifólias e florestas estacionais associadas a Mata Atlântica (PERCEQUILLO, 2015; BOVENDORP *et al.*, 2017). Sua presença parece estar relacionada a densa e úmida camada de matéria orgânica no solo (NAXARA *et al.*, 2009) onde busca artrópodes e material vegetal para sua alimentação (BOVENDORP *et al.*, 2017).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1036; - 20 à 30cm: 891, 1012, 1013; - 30 à 40cm: 1172, 1173; - 40 à 50cm: 1227; - 50 à 60cm: 1113 (cf. *Euryoryzomys*); - 0 à 100cm: 1588.

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Um fragmento recente do presente à 1394 anos AP; Sete entre 1566 à 2997 anos AP e; Um espécime entre o presente à 2997 anos AP.

Holochilus Brandt, 1835

Holochilus vulpinus (Brants, 1827)

Caracteres observados: Rosto largo e curto; reentrâncias zigomáticas largas e profundas; região interorbital muito estreita, sobretudo, anteriormente; cristas supraorbitais bem desenvolvidas; placa zigomática larga, altas, com projeção anterodorsal aguda (“espinho”) e com margem anterior côncava que alcançam as cápsulas nasolacrimais; forame incisivo curto, estreito, margens posteriores afinadas não alcançam a face anterior do M1; palato longo, estreito e com crista medial; presença de sulcos (depressões) nas laterais da região postero palatal com perfurações palatinas de médias a grandes; fossa mesopterigoidea relativamente estreita e com margem anterior não chegando ao nível da borda posterior dos M3. Mandíbulas robustas; processo coronóide com face anterior vertical, largo, pouco curvo e mais baixo que o processo condilóide; processo capsular do incisivo inferior bastante projetadas; linha massetérica bem marcada.

Incisivos opistodontes; molares planos, moderadamente hipsodontes, com cúspides em pares opostos da série superior e ligeiramente alternados na inferior; M1 com procíngulo não dividido (sem flexo anteromediano); procíngulo achatado antero-dorsalmente; flexos labiais

retos e oblíquos e flexos linguais retos e transversos; mesolofó vestigial ou ausente; M3 com mesmo comprimento, ou pouco menor, que o M2; paraflexo e hipoflexo de M3 conectados em pouco e desgaste; m1 com procíngulídeo não dividido (sem flexídeo anteromediano); m1 com procíngulídeo subtriangular e com profunda fosseta oval e central; metaflexídeo e protoflexídeo são conectados em pouco desgaste; mesolofídeo vestigial ou ausente; composição entre conídeos, murídeos de esmalte e posterolofídeo conferem formato de “E” ao m2 em vista oclusal; m3 pouco menor que m2 e em formato de “S” em vista oclusal (Figura 45).

Distribuição: Recentemente as relações filogenéticas entre as espécies de *Holochilus* e suas distribuições foram revisadas (D’ELIA *et al.*, 2015; PRADO, 2017) e estes estudos demonstraram que as populações do sul e litoral sudeste do Brasil pertencem a *H. vulpinus* e não a *H. brasiliensis* como até recentemente aceito (GONÇALVES *et al.*, 2015). Sendo assim, a distribuição de *H. vulpinus* passou a ser delimitada entre as planícies pampeanas do leste e norte da Argentina, Uruguai e extremo sul do Brasil passando pelo sul do Paraguai e seguindo pela porção sul e central do bioma Atlântico (PRADO, 2017).

Habitat e Ecologia: Possuem adaptações para a vida semi-aquática como pelagem densa, pés grandes com franjas natatórias e membranas interdigitais e cauda longa e grossa para efetuar movimentos ondulatórios que auxiliam a propulsão na água (CHRISTOFF *et al.*, 2009; CARRIZO *et al.*, 2014). Portanto, vivem em ambientes alagáveis e/ ou próximos a cursos d’água e lagos inseridos, predominantemente, em formações abertas (HERSHKOVITZ, 1955). São ativos a noite e possuem uma dieta herbívora onde as espécies do gênero consomem plantas aquáticas, ripárias e cultivadas (e.g. milho, cana-de-açúcar, arroz, banana e cacau; TAYLOR, 1972; WEIR & VIVAS, 1988; MARTINO & AGUILERA, 1989; 1993; GONÇALVES *et al.*, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 50 à 60cm: 841 // 857 (cf. *Holochilus*); * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 697; - 15 à 20cm: 189, 797; * RS-S-327: G8 - 30 à 35: 346 (cf. *Holochilus*); * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1022, 1023, 1024, 1025 // 1466 (cf. *Holochilus*); - 10 à 20cm: 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 170, 171, 1064, 1065, 1312; - 20 à 30cm: 944, - 40 à 50cm: 118; - 50 à 60cm: 119; - 0 à 100cm: 1581 (cf. *Holochilus*);

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 20, 593A à 599A, 600 à 688, 851 à 958, * Galpão Evaristo (Ponto B): 795 à 829; * Igreja Monjolo: (Ponto C): 959 à 994, 1656, 1657; * Silo abandonado (Ponto D): 830 à 850, 1681, 1682 (lote com 25 espécimes); *

Açoita Cavalo (Ponto E): 530, 531, 532; * Entrepelados (Ponto F): 315 à 326, 367, 793, 794;
 * Galpão Caraá (Ponto G): 21, 22, 23, 24.

Datação: Cinco espécimes do presente à 1394 anos AP; Doze fragmentos entre 1394 à 1566 anos AP; Três registros entre 1566 à 2997 anos AP; Um espécimes entre 0 e 2997 anos AP; Um do presente à 3850 anos AP; Um espécime de 3370 à 3831 anos AP; Dois do período de 3850 à 6285 anos AP e; Dois espécimes associados ao período de 5916 à 6218 anos AP.

Nectomys Peters, 1861

Nectomys squamipes (Brants, 1827)

Caracteres observados: Rosto largo e curto; reentrâncias zigomáticas profundas; região interorbital estreita ampliando-se posteriormente; cristas supraorbitais bem desenvolvidas e divergentes posteriormente. Placa zigomática alta, larga, com margem anterodorsal inclinada e suavemente curva na junção com a margem anterior. Forame incisivo curto, largo e com margens posteriores que não alcançam a face anterior do M1; palato plano, sem depressões, largo e longo; fossa mesopterigoidea relativamente larga e com margem anterior distante da borda posterior do M3; perfurações posterolaterais palatinas múltiplas presentes em profundas depressões palatinas. Mandíbula robusta, processo coronóide discreto e mais baixo que o processo condilóide; projeção capsular do incisivo inferior ausente ou pouco projetada; reentrâncias sigmóide e angular rasas;

Incisivos opistodontes; molares braquidontes; terraceados em pouco desgaste e planos com mais desgaste; cúspides principais arredondadas e pareadas; M1 com procíngulo arredondado e não dividido por flexo anteriomediano; M1 com anterolofo longo, porção labial fundida à margem labial do procíngulo; M1 com paraflexo e metaflexo oblíquos; M1 com protoflexo e hipoflexo mais largos e curtos, retos e orientados transversalmente; M1 com mesolofo transversal, largos e longos; mesolofo do M1 e M2 com pouco a moderado se funde labialmente ao paracone formando uma mesofosseta alongada; posterofofseta bastante persistente em todos os molares; M2 com anterolofo largo e longo; M3 exibe pequeno e persistente posterofofo; m1 sem flexídeo anteromediano; procíngulídeo arredondado e sem vestígio de flexídeo anteromedial; procíngulídeo com fosseta alongada ou duas arredondadas remanescentes do anteroflexídeo lingual; destacado prolongamento labial do procíngulídeo (com possível origem em vestígios de um protolofídeo e/ ou anterolofídeo labial) conecta-se protoconídeo e com desgaste severo fecha o protoflexídeo e forma um protofossetídeo; m1 e

m2 com posteroflexídeo longo e largo; m3 com tamanho similar ao do m2 e em formato de “B” com flexídeos linguais coalescidos em suas porções externas mesmo em pouco desgaste; M1 e m1 possuem raízes acessórias e m2 e m3 possuem duas raízes (Figura 46).

Distribuição: A distribuição tem grande sobreposição com o território da Mata Atlântica indo do sudeste do Paraguai, Misiones (Argentina) e, no Brasil, do norte do RS passando por uma faixa litorânea até o RN. Sua distribuição avança um pouco pelo território do Cerrado no interior do Brasil devido ao contínuo de matas ripárias que cortam a vegetação xerofítica daquele bioma (BONVICINO & WEKSLER, 2015)

Habitat e Ecologia: São espécies semiaquáticas e florestais e por isso são encontradas em ambientes úmidos ao longo de cursos d’água no interior de florestas primárias até matas ripárias em regeneração (ERNEST & MARES, 1986; SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007; HONORATO *et al.*, 2015). São noturnos e alimentam-se de fungos, folhas, frutos, invertebrados até pequenos vertebrados (CRESPO, 1982).

Material Semi-Fóssil: Não encontrado.

Material Atual: * Galpão Evaristo (Ponto B): 1206, 1207, 1208.

Datação: Encontrado apenas no material atual.

Oligoryzomys Bangs, 1900

Oligoryzomys flavescens (Waterhouse, 1837)

Caracteres observados: Crânio delicado (mais do que *O. nigripes*); nasal afilado; sutura nasofrontal não ultrapassa os lacrimais; reentrâncias zigomáticas moderadas; região interorbital muito estreita com formato de “ampulheta”; bordas supraorbitais arredondadas, sem cristas. Placa zigomática estreita com borda anterior reta ou ligeiramente côncava e com borda anterodorsal muito pequena ou inexistente. Forame incisivo longo e estreito (relativamente mais estreito do que em *O. nigripes*); bordas posteriores do forame incisivo penetram entre as séries molares, ultrapassando a face anterior do M1 mesmo em indivíduos velhos; palato plano (sem depressões), longo e largo; borda anterior da fossa mesopterigoidea distante da margem posterior do M3. Mandíbula curta com processo coronóide falciforme e com altura semelhante a do processo condilóide; projeção capsular do alvéolo do incisivo inferior pouco projetada; comprimento do processo angular chega ao nível da borda posterior do côndilo; reentrâncias sigmóide e angular rasas.

Incisivos superiores estreitos e opistodontes; séries molares superiores paralelas e mais estreitas e curtas do que em *O. nigripes*; molares braquidontes, com cúspides pareadas,

elevadas e de tamanho semelhante; flexos labiais estreitos e curvados posteriormente; flexos linguais largos e transversos; M1 com procíngulo geralmente dividido por flexo anteromediano, em posição medial ou mais labial; M2 com metade do comprimento do M1 e M3 pouco mais longo que a metade do comprimento do M2; M1 com estilo anteromedial presente em alguns espécimes; molares superiores sem protoestilo; M1 com anterolofo longo e estreito; M2 e M3 com anterolofo longo e largo; mesolofo longos e estreitos podendo conectar-se medialmente ao paracone, formando uma longa e estreita mesofosseta; posterolofo longos e largos; M3 com forma subtriangular ou de trapézio-retângulo; molares inferiores com cúspides alternados; molares inferiores com comprimentos semelhantes onde m2 é pouco menor que m1 e, m3 é pouco menor que m2; m1 com flexídeo anteromediano, medial ou labial, contudo, por vezes pode ser ausente; m1 com anterolofídeo desenvolvido; proto- e hipoconídeo triangulares em m1 e m2; mesolofídeo presente e com desgaste se funde ao entoconídeo; cingulídeo lingual, estreito e baixo, ao longo da margem labial, fechando a abertura do protoflexídeo e do hipoflexídeo; m3 com forma de “B” com flexídeos linguais fechando-se cedo e com hipoflexídeo permanecendo aberto; duas grandes raízes nos molares inferiores, uma anterior e outra posterior (Figura 47).

Distribuição: Possui ampla distribuição na AS tendo o limite sul da sua distribuição na província de Buenos Aires passando pelo norte e nordeste da Argentina, Uruguai e sul do Paraguai e no Brasil, onde ocorre em toda a região sul, sudeste de SP e de MG, RJ, ES e extremo sul da BA (WEKSLER & BONVICINO, 2015).

Habitat e Ecologia: Ocorrem em diferentes fitofisionomias como bordas de florestas bem conservadas e em regeneração, matas de galeria, silviculturas, campos úmidos, imediações de banhados e lagoas, áreas antrópicas rurais e, predominantemente, em ambientes abertos secos como campos limpos à fisionomias com densa cobertura arbustiva, arvoretas e espécies xerofíticas (PAISE & VIEIRA, 2006; UMETSU & PARDINI, 2006; CADEMARTORI *et al.*, 2008; SPONCHIADO *et al.*, 2012; WEKSLER & BONVICINO, 2015). SPONCHIADO *et al.* (2012) verificou correlação positiva da espécie com ambientes com cobertura arbórea esparsa ou inexistente. Cultivos de grãos como arroz e milho em zonas subtropicais parecem beneficiar as populações de *O. flavescens* os quais passam a ocupar bordas suas bordas em alta densidade, mas consumindo os grãos produzidos em quantidades menores que outras espécies com *M. musculus* e *A. azarae*, por exemplo (BUSCH *et al.*, 1997; ELLIS *et al.*, 1998). Possui movimentação escansorial, hábitos noturnos e consome matéria vegetal, grãos e alguns invertebrados (ELLIS *et al.*, 1998).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 10 à 20cm: 817, 824; * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 607, 617, 618, 619, 620, 625, 626, 631, 652, 664, 677, 684, 722, 729, 750, 751, 752, 757; - 15 à 20cm: 798; - 20 à 25cm: 232; - 40 à 45cm: 566; * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 336, - 5 à 10m: 394; - 20 à 25cm: 430, 432, 434, 435; - 25 à 30cm: 465, 485 à 491; - 30 à 35cm: 350, 500; - 35 à 40cm: 515 à 520, 535, 536; * RS-S-395: C3 - 10 à 20cm: 199; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1480, 1491, 1499; - 10 à 20cm: 1417 à 1433; - 20 à 30cm: 923 à 928, - 30 à 40cm: 1159 à 1162; - 40 à 50cm: 1199, 1200; - 60 à 70cm: 196; - 0 à 100cm: 1525 à 1528, 1533 à 1538.

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1222, 1227 à 1231, 1234, 1237, 1238, 1240, 1242, 1245, 1346 à 1355, 1373 à 1393, 1415 à 1468, 1475 à 1504, 1530 à 1533, 1634, 1635, 1637, 1638, 1639, 1641 à 1649, 1694 (lote com 20 crânio e 10 maxilas); * Galpão Evaristo (Ponto B): 1505, 1506, 1542, 1550, 1551, 1552; * Igreja Monjolo (Ponto C): 1664 (lote com 7 crânios, 13 maxilas e 34 mandíbulas); * Silo abandonado (Ponto D): 1553, 1554, 1555, 1557, 1558, 1559, 1561 à 1589, 1593 à 1607, 1609 à 1613, 1615, 1617, 1618; * Açoita Cavalo (Ponto E): 378, 404, 415 à 421, 423, 425, 427, 429, 430, 432 à 439, 441 à 465, 467 à 476, 478, 480, 483, 486, 487, 489, 491, 492, 495, 496, 513, 542, 543, 547, 549, 576, 582 à 586, 591 à 595, 599, 560A, 562A, 564A à 576A, 578A à 581A; * Entrepelados (Ponto F): 159, 160, 162, 163, 165 à 174, 176 à 181, 188 à 217, 219, 222, 223, 224, 226, 227, 228, 230, 231, 232, 234 à 237, 241, 242, 244, 246, 247, 249, 251, 252, 255, 258, 259, 261, 263 à 268, 270 à 274, 277 à 283, 285, 287, 289 à 296, 298, 300, 301, 302, 304 à 311, 370, 1667 (lote com 8 maxilas); * Galpão Caraá (Ponto G): 38, 39, 42, 43, 44, 47, 54, 55, 1683, 1684, 1685.

Datação: Três fragmentos do presente à 1394 anos AP; Dezoito remanescentes entre 1394 à 1566 anos AP; Treze entre 1566 à 2997 anos AP; Dez espécimes do período entre 2997; Dois espécimes do presente à 3370 anos AP; Dezoito remanescentes do presente à 3850 anos AP; Vinte e dois entre 3370 à 3831 anos AP; Três entre 3850 e 6285 anos AP; Dois fragmentos associados ao períodos entre 5466 à 5752 anos AP.

Oligoryzomys nigripes (Olfers, 1818)

Diagnose: Crânio muito semelhante a *O. flavescens*, mas maior e robusto. Placa zigomática estreita com pequena borda anterodorsal, abrupta curvatura no encontro com a borda anterior que é reta. Forame relativamente mais largo do que em *O. flavescens*, com

bordas posteriores que não ultrapassam o nível da face anterior do M1 em indivíduos velhos. Mandíbula com processo capsular do incisivo inferior bem desenvolvido.

Séries molares mais largas e longas do que em *O. flavescens*; estilo anteromediano geralmente ausente; m1 com flexídeo anteromediano geralmente presente, medial ou labial (Figura 48).

Distribuição: Possui ampla distribuição que vai do Uruguai, Misiones (Argentina) e sul do Paraguai e, ingressando no Brasil, ocorre em toda a região sul, maior parte do sudeste, sul de MS e litoral do nordeste, até o RN (WEKSLER & BONVICINO, 2015).

Habitat e Ecologia: *O. nigripes* é capturado em florestas primárias e secundárias da Mata Atlântica e em matas baixas do Cerrado (CADEMARTORI *et al.*, 2008; WEKSLER & BONVICINO, 2015; VADELL *et al.*, 2017). PÜTTKER *et al.*, (2008) verificou que a espécie possui associação com formações vegetais que apresentam baixo dossel e denso sub-bosque e isto pode ajudar a explicar a abundância de capturas de *O. nigripes* em áreas de transição de campo para floresta, formações arbustivas com arvoretas esparsas (e.g. Capoeiras) e matas em regeneração (UMETSU & PARDINI, 2006; SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007). Em menor frequência também podem ser capturados em áreas mais abertas como campos úmidos e próximos a charcos e, em campos bem drenados com densa cobertura de bromélias terrestres (PAISE & VIEIRA, 2006; SPONCHIADO *et al.*, 2012). A espécie também pode frequentar ambientes fortemente antropizados como áreas de plantio de *Eucalyptus* spp., construções em zonas rurais e áreas de cultivo (UMETSU & PARDINI, 2006; SCHEIBLER & CHRISTOFF *et al.*, 2007; VADELL *et al.*, 2017). VADELL *et al.* (2017) verificou ainda que as populações de *O. nigripes* possuem uma alta capacidade de recuperação após eventos de grande mortandade de indivíduos. Por fim, esses pequenos roedores possuem locomoção escansorial, hábitos noturnos e alimentam-se de partes verdes de plantas, raízes, frutas, pequenas sementes e, por vezes, alguns invertebrados (VIEIRA *et al.*, 2006; TALAMONI *et al.*, 2008; PÜTTKER *et al.*, 2008; BONVICINO *et al.*, 2016).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 20 à 30cm: 830; - 50 à 60cm: 847 à 851, 853, 854, 855; * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 777, 781, 788; - 5 à 10cm: 648, 649, 665, 666, 668, 671, 676, 679, 683, 686, 725, 730, 753; - 15 à 20cm: 804, 813, 814, 815; - 20 à 25cm: 233, 234; - 25 à 30cm: 226; - 30 à 35cm: 255; * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 376, 377; - 15 à 20cm: 412, 413; - 20 à 25cm: 426 à 429, 431, 433; - 25 à 30cm: 466; - 35 à 40cm: 538, 539; * RS-S-395: C3 - 20 à 30cm: 1243; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1481 à 1490, 1492 à 1498; - 10 à 20cm: 1359 à 1365, 1382 à 1416, 1448, 1449; - 20 à 30cm: 903 à 922, 1005, 1006; - 30 à

40cm: 1163 à 1168; - 40 à 50cm: 1201 à 1204, 1208, 1211; - 50 à 60cm: 1114, 1115, 1119 à 1124; - 60 à 70cm: 197, 198; - 90 à 100cm: 189; - 0 à 100cm: 1524, 1529 à 1532, 1539 à 1580, 1659.

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1221, 1223 à 1226, 1232, 1233, 1235, 1236, 1239, 1241, 1243, 1244, 1246, 1247, 1356 à 1372, 1394 à 1414, 1469 à 1474, 1520 à 1527, 1529, 1534, 1633, 1636, 1640, 1693 (lote com 12 crânios); * Galpão Evaristo (Ponto B): 1507 à 1519, 1535 à 1541, 1543 à 1549, 1650, 1651, 1652, 1653 (lote com 2 maxilas e 10 mandíbulas); * Igreja Monjolo (Ponto C): 1619 à 1632, 1665 (lote com 6 crânios, 7 maxilas e 26 mandíbulas); * Silo abandonado (Ponto D): 1556, 1560, 1590, 1591, 1592, 1608, 1614, 1616, 1669 à 1677; * Açoita Cavalo (Ponto E): 422, 424, 426, 428, 431, 440, 466, 477, 479, 481, 482, 484, 485, 488, 490, 493, 494, 497, 499 à 506, 508 à 512, 514 à 518, 538 à 541, 544, 545, 546, 548, 550, 574, 575, 577 à 581, 588, 589, 596, 597, 598, 561A, 563A; * Entrepelados (Ponto F): 158, 161, 164, 175, 182 à 185, 218, 220, 221, 225, 229, 233, 238, 240, 243, 245, 248, 250, 253, 254, 256, 257, 260, 262, 275, 276, 284, 286, 288, 297, 303; * Galpão Caraá (Ponto G): 36, 37, 40, 41, 45, 46, 48 à 53, 56 à 62.

Datação: Sete do presente à 1394 anos AP; Quarenta e quatro fragmentos do período de 1394 à 1566 anos AP; Quarenta e seis fragmentos em camadas datadas entre 1566 à 2997 anos AP; Quarenta e oito espécimes entre o presente e 2997 anos AP; Dois associados ao período do presente à 3370 anos AP; Onze fragmentos de 3370 à 3831 anos AP; Dezesesseis do presente à 3850 anos AP; Oito remanescentes entre 3850 e 6285 anos AP; Nove fragmentos entre 5466 à 6218 anos AP.

Pseudoryzomys Hershkovitz, 1962

Pseudoryzomys simplex (Winge, 1887)

Caracteres observados: Rosto curto; região nasal mais larga do que o ponto de maior estreitamento na região interorbital. Forame infra-orbital amplo; placa zigomática larga com margem anterior reta ou côncava e apresentando um pequeno e agudo espinho zigomático (semelhante a *Holochilus*). Forame incisivo longo, pouco mais largo na região da sutura premaxilar-maxilar e com extremidade posterior alcançando o procíngulo do M1; palato longo, com discreta crista medial e depressões laterais; perfurações postero-palatinas presentes em depressões; margem anterior da fossa mesopterigoidea não atinge o nível da margem posterior dos M3. Mandíbula curta; processo coronóide forte com borda anterior bem

vertical; extremidade do processo angular posicionado abaixo ou ligeiramente posterior ao nível do processo condilóide; processo capsular conspícuo posicionado abaixo ou logo após a base do processo coronóide.

Incisivos superiores lisos, opistodontes e com esmalte amarelo-alaranjado. Molares superiores tetralofodontes, com coroas de média altura, *crested* ou *bi-level* e, com cúspides pareadas nos molares superiores; cúspides do molares superiores ligadas por lofos transversos; M1 com procíngulo comprimido antero-posteriormente, com discreta constrição medial, devido a presença flexo anteromediano débil (apenas em dentes recém eclodidos); M1 e M2 com mesolof desenvolvido, mas curto, não alcançando a margem do molar; mesoestilos geralmente presentes, mas pequenos; procíngulo conecta-se a porção interna do protocone por muro anterior media e muito estreito; posterolof reduzido percebido em dentes com pouco desgaste. Molares inferiores com cúspides ligeiramente alternadas; discreto flexídeo anteromediano percebido apenas em pouco desgaste; ilha de esmalte oval presente no procíngulídeo do m1; anterolofídeos e mesolofídeos ausentes; cíngulídeo anterolabial presente em m1 e m2 e discreto em m3; posterolofídeos medianos ou curtos. M1 com até quatro raízes; M2 e M3 com três raízes; m1 com quatro raízes sendo duas principais, anterior e posterior e duas pequenas mediais posicionadas lado a lado; m2 e m3 possuem duas pequenas raízes pareadas anteriormente e uma grande e oval posteriormente; em vista oclusal da mandíbula, a alternância de um alvéolo grande precedido por dois pequenos forma um padrão “0808080”; além de *Pseudoryzomys*, este padrão foi observado somente em *Calomys*.

Distribuição: O gênero *Pseudoryzomys* possui ampla distribuição no continente relacionada as formações da diagonal seca sulamericana: Florestas tropicais sazonais secas, Chaco, Cerrado e Caatinga. Populações deste táxon vem sendo encontradas também em enclaves de ambientes aberto na Amazônia oriental e austral (VOSS, 2015). Portanto, distribuem-se do leste e centro da Bolívia, nordeste da Argentina, oeste do Paraguai até o Brasil, passando pelas regiões centro-oeste, sudeste e nordeste. Ainda no Brasil parecem ocorrer de forma disjunta da distribuição principal no sudeste do AM e no AP (PRADO & PERCEQUILLO, 2013; VOSS, 2015). Apesar da ampla distribuição no continente VOSS & MYERS (1991) e VOSS (2015) chamam a atenção para a raridade das capturas dessa espécie utilizando armadilhas tradicionais e mencionam que a maior parte do conhecimentos relacionado a distribuição se deve ao estudo de regurgitos de corujas.

Nossa amostra pretérita de *Pseudoryzomys* sugere uma distribuição mais ampla na região subtropical do continente e sustentam que a espécie era especialmente abundante sul no

Brasil e leste da Argentina e que a extinção do táxon na região ocorrera muito recentemente, em até 200 anos AP (SCHEIFLER *et al.*, 2012; TETA *et al.*, 2014; HADLER *et al.*, 2016) (Figura 49).

Habitat e Ecologia: *P. simplex* é uma espécie semi-aquática com adaptações para a natação (VOSS & MYERS, 1991; BONVICINO *et al.*, 2008) e, supostamente herbívora uma vez que exhibe topologia simplificada dos molares e possui relações filogenéticas próximas com espécies predominante herbívoras pastadoras: *Holochilus* spp. e *Lundomys molitor* (HERSHKOVITZ, 1962; VOSS & CARLETON, 1993; PRADO, 2017). As poucas coletas em campo desta espécie ocorreram em savanas alagadas, banhados, veredas e várzeas de rios densamente cobertas por gramíneas (VOSS & MYERS, 1991; VOSS, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 10 à 20cm: 279, 280, 281; - 20 à 30cm: 285; - 40 à 50cm: 219; - 50 à 60cm: 286; * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 783, 784; - 5 à 10cm: 598 à 606, 643 à 647, 698, 637 à 642; - 15 à 20cm: 264, 275, 807; - 20 à 25cm: 228 à 231, 239; - 25 à 30cm: 224, 225, 238; - 30 à 35cm: 244 à 250; - 35 à 40cm: 239; - 45 à 50cm: 276, 277, 278; * RS-R-327: G8 - 0 à 5cm: 287 à 291, 334; - 10 à 15cm: 262, 265, 266, 267; - 15 à 20cm: 307 à 314, 372, 420; - 20 à 25cm: 260, 261, 268 à 273, 425; - 25 à 30cm: 259, 312; - 30 à 35cm: 282, 284; - 35 à 40cm: 263, 292, 293, 294, 296 à 306, 342, 343, 344, 603; * RS-S-395: C3 - 20 à 30cm: 328, 329; - 30 à 40cm: 330, 331; - 40 à 50cm: 216, 1238; - 50 à 60cm: 209; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 40, 41, 42, 318, 1479; - 10 à 20cm: 43 à 55, 315, 316, 862, 1042, 1043, 1097, 1321; - 20 à 30cm: 56 à 69, 863, 864, 865, 943, 1003, 1004, 1007, 1505; - 30 à 40cm: 70 à 75, 319 à 322, 1193; - 40 à 50cm: 76 à 87, 323, 1205, 1207; - 50 à 60cm: 88 à 96, 324, 325, 326, 1125, 1148; - 60 à 70cm: 97 à 102, 104, 195, 1101; - 80 à 90cm: 105, 106; - 90 à 100cm: 107, 108, 409; - 0 à 100cm: 1258 à 1262, 1520 à 1523;

Material Atual: Não possui registros atuais para a região sul do Brasil.

Datação: Cinco do presente à 1394 anos AP; Vinte fragmentos entre 1394 e 1566 anos AP; Oitenta e dois entre 1566 e 2997 anos AP; Nove entre o presente e 2997 anos AP; Seis do presente à 3370 anos AP; Vinte e três entre o presente e 3850 anos AP; Cinquenta e três fragmentos associados a 3370 até 3831 anos AP; Vinte e dois remanescentes entre 3850 e 6285 anos AP; Três espécimes entre 5466 à 5752 anos AP; Três entre camadas datadas de 5752 à 6218 anos AP.

Sooretamys Weksler, Percequillo & Voss, 2006

Sooretamys angouya (Fischer, 1814)

Caracteres observados: Rosto longo e largo; região interorbital estreita e com constrição medial (forma de ampulheta) com bordas arredondadas e sem cristas supraorbitais; processos lacrimais discretos, mas evidentes; reentrâncias zigomáticas largas e profundas. Placa zigomática larga, alta, com margem anterodorsal inclinada e anterior reta, ou levemente côncava e, no ponto de união destas, ocorre em curvatura abrupta. Forame incisivo longo, largo, margem posterior alcança o alvéolo de M1; palato longo, largo, sem excrescência; palato com perfurações posteropalatais palatinas grandes; fossa mesopterigoidea estreita, borda anterior que atinge a face posterior do M3. Mandíbula robusta, processo coronoide discreto e mais baixo que o processo condilóide; processo capsular do incisivo inferior alongado em direção ao condilo e pouco projetado; reentrâncias sigmóide e angular rasas.

Incisivos opistodontes. Molares superiores braquidontes, cristados e com cúspides pareadas; procíngulo comprimido antero-posteriormente, com fosseta anterior persistente e podendo apresentar um raso flexo anteromedial central; anterolofo longo e estreito; paraflexo e metaflexo fortemente curvados para trás; protoflexo e hipoflexo largos e perpendiculares; mesolofo longo, com conexões mediais de esmalte com o paracone; metaflexo e posteroflexo podem aparecer conectados e delimitando o metacone no M1 e M2; M3 subtriangular, com cerca da metade do comprimento do M2 e que mantém entre três e cinco fossas mesmo com desgaste. Molares inferiores com cúspides pareadas a ligeiramente alternadas; cingulídeo labial conectado ao protoconídeo e com desgaste severo fecha o protoflexídeo; anterolofídeo longo, conectado medialmente ao metaconídeo, isolando a porção interna do metaflexídeo em uma fosseta; labiolofulídeo discreto; protoconídeo e hipoconídeo triangulares; cingulídeo anterolabial conspícuo no m2 e um pouco mais discreto no m3; metaflexídeo e mesoflexídeo (em pouco desgaste) conectados e isolam o metaconídeo enquanto que os entoflexídeo e posteroflexídeo isolam o entoconídeo; m3 pouco maior que a metade do m2, com porção posterior reduzida e com flexídeos linguais fechados em suas porções externas mesmo com pouco desgaste (Figura 50).

Distribuição: A espécie é endêmica do bioma Atlântico e ocorre em florestas de terras baixas até as distribuídas em serras e encostas do nordeste da Argentina, sudeste do Paraguai passando pelo Brasil pelos Estados do sul, MS, SP, RJ, ES e sul de MG (CHQUITO *et al.*, 2014; PERCEQUILLO *et al.*, 2015).

Habitat e Ecologia: *S. angouya* é uma espécie arborícola à escansorial, noturna e que vivem em formações florestais ombrófilas e estacionais desde matas primárias bem preservadas até fragmentos, formações em recuperação e próximo a bordas (UMETSU & PARDINI, 2006; CADEMARTORI *et al.*, 2008). Possui uma dieta herbívora complementada pelo consumo de invertebrados (BOVENDORP *et al.*, 2017).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 785; - 5 à 10cm: 672, 673, 690, 691, 692; - 15 à 20cm: 796; - 20 à 25cm: 232 (cf. *Sooretamys*); * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 332, 374, 375 (cf. *Sooretamys*); * RS-S-395: C3 - 20 à 30cm: 1239; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1026, 1027; - 10 à 20cm: 166, 1021, 1087, 1088, 1089, 1090, 1092, 1093, 1094; - 20 à 30cm: 890, 929, 930, 949, 950 // 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937 (cf. *Sooretamys*); - 30 à 40cm: 1174; - 40 à 50cm: 1212; - 50 à 60cm: 1149, 1150; - 90 à 100cm: 187; 0 à 100cm: 1582, 1583, 1584, 1589.

Material atual: Não encontrado.

Datação: Dois espécimes do presente à 1394 anos AP; Nove entre 1394 e 1566 anos AP; Dezoito entre 1566 e 2997 anos AP; Quadro fragmentos pertencentes ao período do presente até 2997 anos AP; Três partes do presente à 3370 anos AP; Seis do presente à 3850 anos AP; Dois espécimes associados ao período de 3850 à 6285.

Tribo Phyllotini Vorontsov, 1959

Calomys Waterhouse, 1837

Calomy laucha (Fischer, 1814)

Caracteres observados: Rosto curto e afilado; reentrâncias zigomáticas profundas; região interorbital com estreitamento próximo a sutura naso-frontal e alargamento posterior; cristas supra orbitais discretas e divergentes. Placa zigomática estreita, reta ou ligeiramente côncava e com margem anterodorsal ausente ou reduzida. Forame incisivo muito longo e largo, com margem posterior chegando ao nível dos protocones do M1; palato largo, longo com forames posteropalatais pequenos e laterais à fossa mesoptergoidea; fossa mesoptergoidea estreita e com margem anterior não alcançando o nível da face posterior do M3. Mandíbula curta e delicada; processo coronóide longo, falciforme e que pode atingir a mesma altura do côndilo; reentrâncias sigmóide e angular bastante profundas; capsula alveolar pouco projetada.

Incisivos opistodontes. Molares braquidontes, cristados e com cúspides pareadas na série superior e ligeiramente alternadas na inferior; procíngulo é a região mais estreita do

dente e são divididos por flexo anteromediano centralizado; estilo anteromediano presente; mesolofó ausente; cíngulo externo é perceptível nas aberturas dos flexos como uma conexão periférica baixa e estreita de esmalte que conecta as cúspides principais; M3 cilíndrico e com cerca da metade do comprimento do M2; procíngulídeo é a região mais estreita do dente e são divididos por flexídeo anteromediano centralizado; estilídeo anteromediano presente as vezes; mesolofídeo ausente; cíngulídeo externo é perceptível nas aberturas dos flexídeos como uma conexão baixa e estreita de esmalte que conecta as cúspides principais; m1 com duas raízes principais (anterior e posterior) e uma ou duas acessórias entre as principais; m2 e m3 com duas pequenas raízes pareadas anteriormente e uma maior posteriormente; em vista oclusal da mandíbula, a alternância de um alvéolo grande precedido por dois pequenos forma um padrão “0808080” similar a *P. simplex* (Figura 51).

Comentários sobre a identificação: *C. laucha* ocorre em simpatria com *C. tener* nas planícies do nordeste do RS (HAAG *et al.*, 2007; QUINTELA *et al.*, 2014). QUINTELA *et al.*, 2014 registrou o raro *C. tener* para cerca de 40km à sudoeste da região do Médio e Alto Rio dos Sinos. Ambas espécies possuem tamanhos semelhantes (BONVICINO *et al.*, 2008) e possuem morfologias cranianas e dentárias igualmente similares o que torna a distinção taxonômica uma tarefa difícil, sobretudo, dispondo apenas de fragmentos ósseos e dentes. Porém, neste momento assumo a identificação da totalidade dos fragmentos como pertencentes a *C. laucha* por perceber em alguns espécimes a presença de uma reentrância sigmóide pouco mais profunda do que o que pode ser encontrada em indivíduos de *C. tener* (SALAZAR-BRAVO, 2015; QUINTELA *et al.*, 2014) e uma fossa mesopterigoídea mais estreita (pers. obs). O incremento de análises morfométricas quantitativas e até mesmo genéticas podem vir a confirmar num próximo momento também o registro de *C. tener* para amostra pretérita.

Distribuição: Ocorre do sudeste da Bolívia até o sul da província de Buenos Aires (Argentina) passando pelo Paraguai, norte e nordeste da Argentina e pelos estados de SC e RS (Brasil) (SALAZAR-BRAVO, 2015).

Habitat e Ecologia: Habita terras baixas principalmente em ambientes abertos bem drenados como campos limpos e com cobertura de arbustos, vegetação xerofítica e arvoretas esparças (HERSHKOVITZ, 1962; YAHNKE, 2006; HAAG *et al.*, 2007; QUINTELA *et al.*, 2013; SALAZAR-BRAVO, 2015). Suas populações parecem se beneficiar ocupando agroecossistemas na zona subtropical da América do Sul (MILLS *et al.*, 1991; BUSCH *et al.*, 1997; 2001; HODARA *et al.*, 2000. Eventualmente é também capturado em campos úmidos com densa

cobertura de gramíneas próximo a cursos d'água, lagos e banhados e, em bordas de mata (SPONCHIADO *et al.*, 2012). *C. laucha* é uma espécie noturna, cursora e que se alimenta de partes verdes de plantas, grãos e invertebrados (VILLAFANE *et al.*, 1994; ELLIS *et al.*, 1998).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 50 à 60cm: 845; * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 614, 628, 670, 699, 700, 701, 702, 703, 726; * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 379, 380, 384; - 20 à 25cm: 446; - 25 à 30cm: 464; - 30 à 35cm: 501; - 35 à 40cm: 510, 511.

Material Atual: * Igreja Monjolo (Ponto C): 1220; * Silo abandonado (Ponto D): 1219; * Entrepelados (Ponto F): 186, 187, 368, 369, 371, 1668.

Datação: Três do presente à 3370 anos AP; Nove remanescentes do presente à 3850 anos AP; Cinco entre procedentes de 3370 e 3831 anos AP; Um fragmento de 5916 à 6218 anos AP.

Tribo Wiedomyini Reig, 1980

Juliomys E. M. González, 2000

Juliomys ossitenuis L. P. Costa, Pavan, Leite & Fagundes, 2007

Caracteres observados: Rosto curto; nasais mais largos próximos a sutura fronto-nasal; região interorbital bastante estreita com bordas paralelas e sem cristas supraorbitais. Placa zigomática estreita com borda anterior vertical, reta e que conecta-se, na maioria das vezes, diretamente na raiz anterior do arco zigomático. Forame incisivo longo e com bordas posteriores que não ultrapassam o nível da margem anterior dos M1. Palato curto e largo; fossa mesopterigoide em formato de lira com borda anterior ultrapassando o nível da borda posterior do M3. Mandíbula curta; processo coronoide discreto e mais baixo do que o processo condiloide; processo capsular do incisivo inferior bem desenvolvido; incisivos ortodontes ou opistodontes; molares superiores e inferiores braquidontes, com cristas de mesma altura e pareadas a levemente alternadas; flexo(-ídeo) anteromedial estreito podendo estar orientado lingualmente; enterostilo ou ligação de esmalte entre protocone e hipocone geralmente presente no M1 e M2; ectoestilídeo presente em todos molares as vezes associado a um discreto ectolofídeo; cingulídeo anterolabial presente em m2 e m3 (Figura 52).

Comentários sobre a identificação: Espécimes encontrados apresentavam em sua maioria conspicuo ectoestilídeo e alguns também um discreto ectolofídeo, características associadas a *J. ossitenuis* e *J. ximenezi* (CHRISTOFF *et al.*, 2016). Contudo os fragmentos não permitiram a distinção entre ambas espécies. Aqui assumo relacionar os espécimes a *J. ossitenuis* devido a distribuição atual da espécie que conhecidamente ocorre nas florestas das

escarpas do planalto enquanto que *J. ximenezi* até o momento possui registros apenas para fragmentos de FOM sobre o Planalto Meridional (SARTI, 2016; CHRISTOFF *et al.*, 2016).

Distribuição: Ocorre somente no Brasil nos Estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro, no leste e sudeste de São Paulo, Paraná e Santa Catarina e, norte e nordeste do Rio Grande do Sul (SARTI, 2016).

Habitat e Ecologia: O gênero *Juliomys* reúne espécies arborícolas endêmicas do bioma Mata Atlântica (COSTA *et al.*, 2007; GONZÁLEZ *et al.*, 2015a). A espécie *J. ossitenuis* habita FOD e FES contínuas e bem conservadas preferencialmente em altitudes superiores a 800m onde pode ser capturada em armadilhas suspensas em cipós e lianas e, por vezes, no chão em armadilhas do tipo *pitfall* (COSTA *et al.*, 2007). Dados sobre dieta e reprodução permanecem indisponíveis.

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 650, 755; G8 - 5 à 10cm: 393 (cf. *Juliomys*); - 35 à 40cm: 534 (cf. *Juliomys*); * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1477, 1478; - 10 à 20cm: 1095, 1096, 1431, 1434, 1435, 1436, 1438, 1439, 1440, 1441, 1442, 1443, 1444, 1445, 1446, 1447; - 20 à 30cm: 893, 900, 901, 902; - 30 à 40cm: 502, 1194; - 50 à 60cm: 1118.

Material Atual: * Igreja do Açoita Cavalo (Ponto E): 498, 507, 529.

Datação: Dois espécimes entre o presente e 3850 anos AP.; Dois espécimes foram identificados como cf. *Juliomys* entre camadas datadas do presente à 3370 e entre 3475 à 3831 anos AP. Dezoito espécimes associados a camadas do presente até 1566 anos AP. e; Sete espécimes datados entre 1566 à 2997 anos AP.

Wilfredomys Ávila-Pires, 1960

Wilfredomys cf. *oenax* (Thomas, 1928)

Caracteres observados: Rosto curto; reentrância zigomática rasa e estreita; região interorbital estreita e com margens que convergem suavemente em direção a sutura frontonasal; rasa depressão na sutura frontonasal; cristas supraorbitais ausentes. Placas zigomáticas estreitas com borda anterior reta e com curta e curva margem anterodorsal. Forame incisivo relativamente largo e muito longo alcançando o nível dos protocones dos M1; palato curto e largo; borda anterior da fossa mesopterigoidea alcança o nível da margem anterior do M3; perfurações posterolaterais palatinas presentes entre a fossa mesopterigoidea e o M3.

Incisivos ortodontes; molares com coroas baixas e cúspides pareadas e arredondadas; flexo anteromediano persistente e orientado lingualmente definindo um anterocone lingual

bem menor do que o labial; anterolofo geralmente presente em M1 e M2; mesolofo estreito e baixo; enteroestilo e enterolofo por vezes expressos como uma estreita linha de esmalte entre o proto- e hipocône em M1 e M2; flexídeo anteromediano persistente e orientado lingualmente definindo um anteroconídeo lingual bem menor do que o labial; mesolofídeos estreito e baixos; cingulídeo anterolabial presente em m2 e m3 persistente mesmo com desgaste; discretos ectolofídeos e ectoestilídeos presentes em m1 e m2 (Figura 53).

Comentários sobre a identificação: Mantive a incerteza quanto a determinação da espécie, apesar do gênero ser monotípico, porque os espécimes que dispunha na amostra eram partes muito pequenas ou dentes soltos. Algumas poucas características como presença e posição de estruturas dentárias e mesmo o tamanho similar permitiram associação a *Wilfredomys* ou, mais remotamente, a um *Juliomys* com porte maior do que *J. pictipes*.

Distribuição: A distribuição de *W. oenax* está associada ao bioma Pampa no sul do Brasil e centro-norte do Uruguai onde limita-se a nordeste a costa da Lagoa dos Patos, a oeste com o rio Uruguai e ao sul aos departamentos de Artigas, Cerro Largo, Durazno, Rivera, Tacuarembó, Treinta y Três e Florida (BRANDÃO, 2015; GONZÁLEZ *et al.*, 2015b). Algumas publicações (*e. g.* BONVICINO *et al.*, 2008; GONZÁLEZ *et al.*, 2015b) representam a distribuição de *W. oenax* também no bioma Atlântico forma contínua indo do nordeste do RS, seguindo pela costa sul e sudeste do Brasil até sul do SP. Contudo, BRANDÃO (2015) sugere que uma ampla distribuição no bioma Atlântico advenha de problemas na identificação taxonômica de espécimes morfológicamente semelhantes a *W. oenax* coletados no começo do século XX e hoje reconhecidamente associados a gêneros distintos como *Juliomys* e *Wiedomys*. Os raros registros de *W. oenax* no bioma Atlântico vêm de coletas realizadas a mais de 70 anos nos municípios de Curitiba/ PR e Ubatuba/ SP (BRANDÃO, 2015) e de remanescentes pré-históricos resgatados numa caverna de Apiaí/ SP (CASTRO & LANGER, 2011). Portanto, *W. oenax* pode atualmente estar extinto no bioma ou estar restrito ao dossel das matas onde os métodos usuais de coleta são pouco eficientes (BRANDÃO, 2015).

Habitat e Ecologia: *W. oenax* é uma espécie arborícola que habita matas ripárias com presença considerável de epífitas e onde podem utilizar como abrigo ninhos abandonados de aves como o Furnariidae *Anumbius annumbi* (GONZÁLEZ *et al.*, 2015b). São ativos a noite e alimentam-se de partes verdes de plantas e frutos de *Lithraea molleoides* (GONZÁLEZ *et al.*, 2015b).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 651; * RS-S-395: C3 - 30 à 40cm: 1263 (cf. *Wilfredomys*) * RS-S-395: C7D7 - 50 à 60cm: 1111 (cf. *Wilfredomys*) e; 0 à 100cm: 1593 (cf. *Wilfredomys*).

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Um M1 direito isolado em camada que pode datar do presente até 3850 anos AP. e; Três dentes isolados similares a *Wilfredomys* foram associados ao período entre o presente e 2997 anos AP.

Família Muridae Illiger, 1811

Subfamília Murinae Illiger, 1811

Mus Linnaeus, 1758

Mus musculus Linnaeus, 1758

Caracteres observados: Região nasal curta; região interorbital estreita na sua porção anterior e mais larga na porção posterior; presença de cristas supraorbitais bem desenvolvidas, divergentes posteriormente. Placa zigomática com borda anterior ligeiramente convexa terminando, na maioria dos espécimes, em um pequeno e arredondado processo ósseo na união com a maxila. Forame incisivo longo e largo com borda posterior podendo chegar ao nível do hipoflexo do M1; palato largo; fossa mesopterigoidea estreita e com borda anterior que não chega ao nível da borda posterior dos M3. Mandíbula delicada e curta; processo coronóide em forma de acúleo levemente curvo e que pode ultrapassar a altura do côndilo; cápsula alveolar pouco proeminente; plano dos alvéolos inferiores é levemente côncavo em vista lingual da mandíbula.

Incisivos bastante opistodontes; M1 alongado, ocupando cerca da metade do comprimento da série; molares superiores apresentam linhas transversais em forma de chevron formadas por três cones (um grande central e dois menores nas laterais) interligados por muros de esmalte; cúspide antero-interna dos molares superiores deslocada posteriormente; M3 muito reduzido; m2 com cerca de 2/3 do tamanho do m1 e, m3 com a metade do tamanho do m2; possuem conúlídeos principais pareados e em forma de gota em vista oclusal conectadas a um curto e estreito muro de esmalte; flexídeos labiais e linguais profundos que se encontram na porção medial dos dentes (Figura 54).

Distribuição: É uma espécie de origem asiática e que tornou-se cosmopolita não ocorrendo apenas no continente Antártico (MUSSEY *et al.*, 2016). Seu sucesso e ampla

distribuição se deve muito a relação comensal que estabeleceu com os grupos humanos quando passou a acompanhar seus movimentos pelo globo (MACHOLÁN 1999; MUSSEY *et al.*, 2016). Na América do Sul foi introduzido após a colonização europeia no início do século XVI e hoje são mais frequentemente encontrados nas periferias do continente em suas zonas tropical e subtropical (MUSSEY *et al.*, 2016). Na região do médio e alto Rio dos Sinos a introdução dos roedores Muridae devem estar associadas ao estabelecimento de “roças e casas” após 1740 nas proximidades do posto do cobrança de impostos (conhecidos por “registro” ou “guarda” e, mais tarde, “patrulha”) da Coroa Portuguesa sobre tropas de gado que utilizavam a rota serrana (“Estrada Real” ou “Caminho Real do Viamão” para Sorocaba e Minas Gerais (NEIS, 1975; ANTONELLI, 2014; PROSINOS, 2017)

Habitat e Ecologia: Vivem em associação com os humanos em áreas urbanas e rurais onde ocupam casas, galpões, locais de armazenamento de grãos e áreas de plantio (MACHOLÁN, 1999; BUSCH *et al.*, 2001; UMETSU & PARDINI, 2006). Suas capturas também são possíveis em campos e capoeiras (SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007) e em bordas de fragmentos de mata (Pers. obs.). São ativos principalmente à noite e em ambientes naturais predam invertebrados (aranhas, larvas de lepidópteros, larvas e adultos de dípteros e oligoquetos) e complementam suas dietas com partes de plantas, frutos e sementes (COPSON, 1986; SHIELS, 2013). Em ambientes antrópicos adaptam suas dietas de acordo com a disponibilidade, qualidade química e nutricional e habilidade competitiva com outros animais que co-existem no ambiente (SHIELS, 2013).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: G8 - 35 à 40cm: 506; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1030, 1031, - 10 à 20cm: 1098, 1099, 1100, 1703 à 1711.

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1118 à 1153, 1528; * Galpão Evaristo (Ponto B): 1654 (lote com 94 mandíbulas), 1655 (lote com 13 crânios e 27 maxilas); * Igreja Monjolo (Ponto C): 1154 à 1195, 1658, 1659, 1660; * Silo Abandonado (Ponto D): 1217, 1218, 1678, 1679, 1680; * Açoita Cavalo (Ponto E): 374 à 377, 379, 390 à 403, 405 à 408, 410, 534, 537, 551, 552, 554, 556, 557, 562, 567, 568, 569, 571, 573, 1268; * Entrepelados (Ponto F): 372, 373, 409, 411 à 414, 533, 535, 553, 555, 558 à 561, 563 à 566, 570, 572, 1666; * Galpão Caraá (Ponto G): 63 (lote com 13 mandíbulas), 64 à 82.

Datação: Nove mandíbulas encontradas na camada RS-S-395: C7D7 - 10 à 20cm foram datadas isoladamente e se mostraram recentes, com no máximo 70 anos de idade. Por outro lado, um conjunto de ossos de pós-crânio da mesma camada mostraram que esta estaria associada ao período de 1394 à 1566 anos AP. Esta incongruência entre datas mostram que

alguns remanescentes da camada superficial sofreram movimentação entre as camadas. Na região de estudo, fragmentos *M. musculus* que podem ter no máximo a mesma idade da colonização europeia na região (cerca de 270 anos), sendo assim, os raros espécimes incorporados as camadas mais antigas devem ter sofrido alguma ação de movimentação vertical pós-deposicional (HOFMAN, 1986) possivelmente pela atividade de animais escavadores como formigas, roedores e tatus.

Rattus Fischer, 1803

Rattus rattus Linnaeus, 1758

Caracteres observados: Crânio robusto (maior do que de *M. musculus* e menor do que de *R. norvegicus*); caixa craniana arredondada e ampla; parietal e os interparietais margeados por crista que forma uma linha temporal; apresenta crista mediana occipital como ponto mais posteriormente protetado do crânio. Forame incisivo proporcionalmente longo e largo (mas não tanto quanto o de *M. musculus*), com margens laterais mais largas mais posteriormente; margem posterior do forame incisivo ultrapassa ligeiramente o nível dos alvéolos anteriores dos M1 palato largo; margem da fossa mesopterigoidea não alcança o à linha da margem do M3. Mandíbula robusta e com processo coronoide em forma de acúleo; cápsula alveolar pouco destacada.

Incisivos ortodontes ou opistodontes, com superfícies lisas e alaranjadas. Molares superiores possuem padrão de Murinae onde apresentam três lofos em forma de chevron formados por três cúspides (uma grande central e duas menores nas laterais); M1 à M3 com tres lofos; coroa do M1 inclinada posteriormente; com o uso os lofos dos molares superiores deixam de ser bem marcados e tornam-se conectados nas margens; m1 com 3 lofídeos de larguras semelhantes e um posterior menor e elíptico; m2 com três lofídeos e m3 com 2 lofídeos; com o desgaste os lofídeos deixam de ser bem marcados e tornam-se conectados; M1 e m1 possuem 5 raízes, M2 e m2 possuem 4 raízes e, M3 e m3 possuem 3 raízes (Figura 55).

Distribuição: São cosmopolitas e distribuíram-se com as movimentações humanas (GILLESPIE, 2004; KRYSTUFEK *et al.*, 2016). Originaram-se provavelmente no sul da Ásia entre 5 e 3.5 Ma. de anos e na Américas chegaram com a colonização européia no início do século XVI (STEPPAN *et al.*, 2004; ATKINSON, 1985).

Habitat e Ecologia: Em ambientes naturais alimentam-se majoritariamente de matéria vegetal como folhas de gramíneas e sementes e, complementam a dieta com o consumo de oligoquetos e artrópodes (COPSON, 1986). Como *M. musculus*, *R. rattus* prosperaram em com a relação comensal que estabeleceram com os humanos principalmente devido a algumas características ecológicas que apresentam: i. Dieta omnívora que abrange uma ampla gama de recursos; ii. atividade noturna; iii. exploram ambientes abaixo e acima do solo; iv. poucos predadores efetivos em ambientes antrópicos; v. alta fecundidade e curto período de maturidade sexual e; ampla espectro tolerância para condições de temperatura (SHIELS & PITT, 2014).

Material Semi-Fóssil: Não encontrado.

Material Atual: * Igreja Monjolo (Ponto C): 1115, 1116, 1117, 1661; * Silo Abandonado (Ponto D): 1112, 1113, 1114; * Açoita Cavalo (Ponto E): 519, 520; * Galpão Caraá (Ponto G): 33.

Datação: Espécimes encontrados apenas na amostra atual.

Subordem Hystricomorpha Brandt, 1855

Infraordem Hystricognathi Tullberg, 1899

Superfamília Caviioidea G. Fischer, 1817

Família Caviidae G. Fischer, 1817

Subfamília Caviinae G. Fischer, 1817

Cavia Pallas, 1766

Cavia aperea Erxleben, 1777

Caracteres observados: Nasais largos e curtos (relativamente mais curtos do que em *C. magna*); região interorbital ampla com sutil constrição medial. Forames incisivos diminutos; palato estreito e curto; sulco largo e raso acompanha a sutura entre maxilas, entre os molares; fossa mesopterigóidea em formato triangular posicionada entre os M3. Mandíbula longa, estreita e com condição de hystricognatia pouco perceptível; processos coronoide e condilar baixos e de tamanho semelhante; processo angular longo e que ultrapassa bastante o plano dos côndilos; cápsula alveolar longa e estreita que define um longo sulco labial.

Incisivos estreitos, opistodontes ou ligeiramente ortodontes e com esmalte branco. Molariformes convergem fortemente anteriormente; pré-molares e molares euhipselodontes e planos; molariformes superiores com tamanhos semelhantes e divididos medialmente por profundo e largo flexo lingual; porção anterior desses molariformes estreita, perpendicular e

porção posterior em forma de cunha com flexo labial relativamente mais estreito e profundo do que em *C. magna* e que define um prolongamento posterior arredondado; molariformes inferiores também com tamanho semelhante e divididos totalmente por um flexídeo oblíquo e largo; porção anterior do pm4 subtriangular com prolongamento labial afilado e, porção posterior do pm4 muito semelhante a porção posterior dos m1, m2 e m3; molares inferiores com porção anterior estreita e oblíqua ao sentido do dente e; porção posterior em forma de cunha exibindo flexídeo lingual oblíquo e que quase conecta-se ao flexídeo labial (Figura 56).

Comentários sobre a identificação: Sobretudo, foi fundamental para a distinção dos remanescentes pretéritos o detalhamento entre as características dentárias de *C. aperea* e *C. magna* feito em CHEREM & FERIGOLO (2012) que apontam que: *i.* fenda (=flexo) terciária externa dos molares superiores pouco mais profunda do que a condição vista em *C. magna*, principalmente, no M3; *ii.* o prolongamento de esmalte anterior a fenda terciária é mais desenvolvido em *C. aperea* e; *iii.* presença de uma suave constrição na base do prolongamento posterior a fenda terciária em *C. aperea*, principalmente no M3 (Figura 69 - 1 a 4). Também as tíbias de Caviidae são facilmente distinguíveis dos demais roedores de tamanho similar presentes nas amostras porque aqueles ossos não apresentarem fusão com a fíbula (DUNNUM, 2015). Futuramente estas identificações podem ser conferidas com análises morfométricas e genéticas.

Distribuição: *C. aperea* possui uma ampla e disjunta distribuição na AS. No extremo norte do continente, do centro da Colômbia passando pela Venezuela, Guianas, Suriname e norte do Brasil. Ao sul do bioma Amazônico tem seu limite sul a província de Buenos Aires passando pelo norte e nordeste da Argentina,, Uruguai, Paraguai, Bolívia e sul do Peru indo para o leste passando pelo sul, centro-oeste e sudeste do Brasil, avançando ainda, ao norte deste país, pela costa até o Estado do RN. As populações viventes no sul do Brasil são associadas a subespécie *C. a. pamparum* (DUNNUM, 2015).

Habitat e Ecologia: São ativas durante o dia e no crepúsculo, cursoras e habitam principalmente, ambientes abertos secos mas também podem ser registrados em campos úmidos e bordas de matas de galeria (ALHO *et al.*, 1986; DUNNUM, 2015). Não escavam, mas criam galerias entre a densa vegetação e procuram não se afastarm muito de seus abrigos (DUNNUM, 2015). A espécie parece ser estritamente pastadora alimentando-se principalmente de partes verdes de gramíneas e inflorescências (DUNNUM, 2015). Atualmente, *C. aperea* e *C. magna* ocorrem em simpatria, mas não existem trabalhos que comparem as abundâncias dessas espécies na região de estudo e nem em áreas próximas. Potencialmente *C. aperea*

ocorre em maior densidade por habitar tanto ambientes secos e quanto úmidos e demandam menor área de vida enquanto que *C. magna* está restrita a ambientes méxicos próximos a cursos e corpos d'água (XIMENES, 1980; ADRIAN & SACHSER, 2011; DUNNUM, 2015) Além disso, *C. aperea* é mais prolífica do que *C. magna* tendo até 4 ninhadas por ano com geralmente 2 filhotes que nascem após 62 dias de gestação em média (ASHER *et al.*, 2004; WESTBERG, 2011).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 10 à 20cm: 821, 822, 823 (*Cavia* sp.); - 20 à 30cm: 831; - 30 à 40cm: 221 (*Cavia* sp.); - 40 à 50cm: 218 (*Cavia* sp.); * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 786, 787, 789, 794 (*Cavia* sp.); - 5 à 10cm: 743 à 749 (*Cavia* sp.); - 15 à 20cm: 582, 583, 584, 590 (*Cavia* sp.); - 25 à 30cm: 222, 223 (*Cavia* sp.); - 30 à 35cm: 252, 253 (*Cavia* sp.); - 45 à 50cm: 570 (*Cavia* sp.); * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 337 à 340 (*Cavia* sp.); - 5 à 10cm: 389, 390, 391 (*Cavia* sp.); - 10 à 15cm: 398 // 399, 400, 402 (*Cavia* sp.); - 15 à 20cm: 423 (*Cavia* sp.); - 20 à 25cm: 453 à 459 (*Cavia* sp.); - 25 à 30cm: 495 à 499 (*Cavia* sp.); - 30 à 35cm: 1502 // 351 à 354 (*Cavia* sp.); - 35 à 40cm: 557 à 565 (*Cavia* sp.); * RS-S-395: C3 - 0 à 20cm: 201, 202 // 200 (*Cavia* sp.); - 10 à 20cm: 204 (*Cavia* sp.); - 20 à 30cm: 1247, 1248; - 30 à 40cm: 1233 // 1231, 1232, 1234 (*Cavia* sp.); - 40 à 50cm: 212B, 213, 214 // 212A (*Cavia* sp.); - 50 à 60cm: 207, 208 // 205, 206 (*Cavia* sp.); * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 1014, 1021 // 1015 à 1020 (*Cavia* sp.); - 10 à 20cm: 1078, 1079, 1081, 1082, 1083 // 1066 à 1077, 1080 (*Cavia* sp.); - 20 à 30cm: 953, 954, 955 // 951, 952, 956 à 969 (*Cavia* sp.); - 30 à 40cm: 1183, 1184, 1186 à 1192 // 1177 à 1180, 1182, 1185, 1191 (*Cavia* sp.); - 40 à 50cm: 1218, 1219 // 1220 à 1226 (*Cavia* sp.); - 50 à 60cm: 1139 à 1145 // 1126 à 1138 (*Cavia* sp.); - 60 à 70cm: 192, 193 (*Cavia* sp.); - 70 à 80cm: 191 // 190 (*Cavia* sp.); - 80 à 90cm: 180 (*Cavia* sp.); - 90 à 100cm: 179, 183, 184, 185 (*Cavia* sp.); - 0 à 100cm: 1602 (*Cavia* sp.).

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1215, 1216.

Datação: Quatro do presente à 1394 anos AP; Três do presente à 1566 anos AP; Dezenove de 1394 à 1566 anos AP; Oitenta e sete espécimes entre o 1566 à 2997 anos AP; Um espécime entre o presente e 2997 anos AP; Onze remanescentes do presente à 3850 anos AP; Sete espécimes do presente à 3370 anos AP; Trinta e um remanescentes do período entre 3370 à 3831; Nove fragmentos entre 3850 à 6285 anos AP; Três entre 5466 à 5752 anos AP e; Três fragmentos do período entre 5752 à 6218 anos AP.

Cavia magna Ximenez, 1980

Caracteres observados: Crânio robusto (maior que *C. aperea*); nasais largos, longos e quadrados; região interorbital ampla com bordas paralelas; fossas massetéricas mais amplas e ocupando maior área do pré-maxilar; sulco estreito e profundo acompanha a sutura entre maxilas, entre os molares. Mandíbula longa e estreita; processo angular longo e estreito (mais do que em *C. aperea*); projeção capsular do incisivo inferior longo e estreito, definindo um longo sulco labial.

Incisivos largos (mais que em *C. aperea*), ortodontes ou ligeiramente proodontes; flexo labial da porção posterior (=fenda terciária) dos molares mais raso, principalmente no M3 onde não passa de uma concavidade da parede de esmalte em vista oclusal; prolongamento de esmalte anterior a fenda terciária é menos desenvolvido do que em *C. aperea*; ausência de constrição na base do prolongamento posterior a fenda terciária conferindo um formato mais triangular (Figura 69 - 1 a 4).; porção entre os flexídeos labial e lingual relativamente mais estreita no molariformes inferiores (Figura 57).

Distribuição: Ocorre na faixa litorânea do Uruguai passando pelo sul do Brasil, pelos Estados do RS e SC (DUNNUM, 2015).

Habitat e Ecologia: Vivem em ambientes abertos méxicos próximos a cursos d'água, lagoas e banhados e mudam de território a medida que o nível da água sobe e, quando o nível desce, procurando logo por locais recém drenados (KRAUS *et al.*, 2003). São herbívoros, cursores à semiaquáticos, constroem conjutos de túneis entre a densa vegetação, apresentam hábitos crepusculares, demandam as maiores áreas de vida quando comparadas a *C. aperea* e *C. intermedia* e, podem formar grupos de alimentação para reforçar a vigilância contra predadores (ADRIAN & SACHSER, 2011; DUNNUM, 2015). *C. magna* recentemente foi categorizada como “vulnerável” em avaliação regional do seu estado de conservação (FZB, 2014). *C. magna* tem até 3 ninhadas por ano com 1 filhote (eventualmente 2) que nascem após cerca de 64 dias (XIMENES, 1980; KRAUS *et al.*, 2005)

Material Semi-Fóssil: * RS-S-395: C3 - 40 à 50cm: 211; * RS-S-395: C7D7 - 30 à 40cm: 1175, 1176.

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Três fragmentos associados a camadas datadas entre 1566 à 2784 anos AP.

Família Ctenomyidae Lesson, 1842

Ctenomys Blainville, 1826*Ctenomys* sp.

Caracteres observados: Região nasal curta e larga; região interorbital com margens relativamente paralelas e com largura semelhante a da região nasal. Forame incisivo muito pequeno em posição medial do diástema; palato estreito e curto. Mandíbula histricognata curta e forte; processo coronóide longo e reto ultrapassando a altura do côndilo; ramo angular muito defletido formando uma área quase horizontal ao plano craniano e projetando o processo angular para além do nível do côndilo.

Incisivos proodontes, largos e com esmalte alaranjado. Molariformes superiores e inferiores euhypsodontes muito simplificados e em forma de ‘fígado’; molariformes superiores convergem anteriormente de maneira sutil; gradual diminuição de tamanho do PM4 (maiores) ao M3 (arredondado); pm4, m1 e m2 de tamanho semelhante, mas m3 é cilíndrico e vestigial (Figura 58).

Comentários sobre a identificação: Através dos raros fragmentos na amostra pretérita é muito improvável que se consiga identificar, considerando-se apenas a morfologia, a qual espécie (ou espécies) pertencem. A delimitação das 63 espécies conhecidas para o gênero atualmente ocorre em grande parte pelo estudo da grande variabilidade cromossômica sendo a diferenciação morfológica baseada muitas vezes na avaliação de sutis diferenças de caracteres externos e cranianos (FERNANDES *et al.*, 2007; FORNEL, 2010; FREITAS *et al.*, 2012). Atualmente, cinco espécies podem ser encontradas no RS: *C. torquatus*, *C. flamarioni*, *C. ibicuensis*, *C. lami*. e *C. minutus*. Estas duas últimas são as que possuem suas áreas de distribuição atuais sobrepostas com a região dos sítios arqueológicos (FERNANDES *et al.*, 2007; BIDAÚ, 2015).

Distribuição: O gênero agrupa 63 espécies que distribuem-se pelas formações abertas da porção sul da AS do flanco leste da cordilheira dos Andes (exceto por *C. fulvus*, *C. maulinus* e *C. opinus*) até o litoral Atlântico ao sul do bioma Mata Atlântica e; do extremo sul (com a distribuição de *C. magelanicus*) até o limite norte no oeste do Cerrado (distribuição de *C. rondoni*) (BIDAÚ, 2015).

Habitat e Ecologia: No geral, *Ctenomys* agrupa espécies de vida subterrânea, que ocupam solos bem drenados em ambientes abertos de campos limpos e campos com cobertura

arbustiva e vegetação serofítica, de hábitos diurnos e, possuem dieta herbívora onde consomem partes aéreas e subterrâneas de plantas (BIDAU, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 20 à 30cm: 829; * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 795; - 15 à 20cm: 589; - 30 à 35m: 251; * RS-S-327: G8 - 0 à 5cm: 381; - 30 à 35cm: 347, 348; - 35 à 40cm: 367.

Material Atual: Não encontrado.

Datação: Um fragmento entre camadas datadas de 5466 e 6218 anos AP; Um espécime do presente à 3850 anos AP; Dois remanescentes do período entre 3850 à 6285 anos AP; Um fragmento do presente à 3370 anos AP; Três espécimes entre camadas datadas do período de 3370 à 3831 anos AP.

Família Echimyidae Gray, 1825
Subfamília Echimyinae Gray, 1825
Phyllomys Lund, 1839
Phyllomys sp.

Caracteres observados: Rosto curto; região interorbital larga, sobretudo posteriormente, com margens retas e com crista supraorbital. Palato curto; fossa mesopterigoidea triangular com margem anterior no nível da face anterior do M3. Mandíbula histricognata; processo coronóide triangular mais baixo que o côndilo; processo angular afilado ultrapassando o plano do côndilo; região ventral da mandíbula angulosa por vezes exibindo uma projeção posterior a sínfise.

Incisivos opistodontes ou ligeiramente ortodontes. Molariformes protohipsodontes, planos e com tamanhos semelhantes; molariformes superiores formados por quatro lofos, retos e separados por três flexos profundos que cruzam os dentes; pm4 pentalofofonte e molares trilofodontes; anterolofídeo e neolofídeo conectados labialmente e formam uma área triangular; neoflexídeo se fecha após muito desgaste e forma uma ilha central na porção anterior do pm4; pm4 com metalofídeo persistentemente isolado e só se conecta aos lofídeos vizinhos por estreitas pontes mediais em situação de severo desgaste; hipolofídeo e posterolofídeo de pm4 separados por profundo metaflexídeo, mas conectados labialmente; molares inferiores com tamanho semelhante exibindo lofídeos em forma de “chevron”; molares inferiores exibindo profundos meso-, meta- e hypoflexídeos que, em vista oclusal conferem um formato de “3”; anterolofídeo do m1 persiste isolado e, somente com severo desgaste conecta-se por um murídeo medial ao hipolofídeo; anterolofídeo de m2 e m3

conecta-se ao hipolofídeo por um estreito murídeo medial mesmo com moderado desgaste (Figura 59).

Comentários sobre a identificação: Três espécies possuem ocorrência no RS: *P. dasythrix*, *P. medius* e *P. sulinus*. Estas são muito semelhantes morfologicamente e, dispondo apenas de fragmentos e dentes isolados não foi possível avançar além da classificação de gênero. As três espécies mencionadas para o RS ocorrem em simpatria na região do Médio e Alto Rio dos Sinos e, provavelmente estas já ocorriam na região no Holoceno médio. Portanto, os testemunhos encontrados devem pertencer a uma, ou as três espécies com ocorrência atual.

Distribuição: As espécies de *Phyllomys* ocupam formações ombrófilas e sazonais do bioma Atlântico e florestas ripárias que ingressam nas formações do Cerrado e da Caatinga (LEITE & LOSS, 2015; MACHADO *et al.*, 2018).

Habitat e Ecologia: As espécies de *Phyllomys* são arborícolas, noturnas e herbívoras que ocupam desde matas primárias contínuas até fragmentos, áreas de borda e matas secundárias (PAGLIA *et al.*, 1995; LEITE, 2003; LEITE & LOSS, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 20 à 30cm: 832; * RS-S-327: F8 - 5 à 10cm: 704 à 710; - 15 à 20cm: 585; * RS-S-327: G8 - 5 à 10cm: 387; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 120 à 126; - 10 à 20cm: 127 à 132, 134, 136, 1037; - 20 à 30cm: 135 à 141; - 30 à 40cm: 142 à 147, 1195; - 40 à 50cm: 148 à 157; - 50 à 60cm: 158 à 163; - 90 à 100cm: 164.

Material Atual: * Igr. Nsa. Sra. Aparecida (Ponto A): 1200 à 1205.

Datação: Sete fragmentos do presente a 1394 anos AP; Nove entre 1394 e 1566 anos AP; Trinta e um remanescentes entre 1566 e 2997 anos AP; Um fragmento do presente até 3370 anos AP; Sete do presente à 3850 anos AP; Um remanescente do intervalo entre 3850 à 6285 anos AP; Um fragmento associado ao período de 5466 à 6218 anos AP.

Subfamília Eumysopinae Rusconi, 1935

Clyomys Thomas, 1916

Clyomys sp.

Caracteres observados: Rosto muito curto e quadrado; região interorbital larga com bordas frisadas, paralelas na metade anterior e divergentes na metade posterior. Forame incisivo curto e estreito; palato estreito e curto; fossa mesopterigóidea estreita, triangular e que ultrapassa o nível da face posterior do M2. Mandíbula curta, histricognata, com processo

coronóide curvo e pouco mais alto que o côndilo; área ventral da mandíbula uniformemente curvada.

Incisivos proodontes ou ortodontes. Molariformes protohipsodontes, planos, com três lofos e três lofídeos; molariformes com tamanhos semelhantes, exceto M3 e m3, que são menores; molariformes superiores cilíndricos com face posterior reta em PM4, M1 e M2; presença de dois flexos labiais (para- e mesoflexo) e um lingual (hipoflexo); hipoflexo e paraflexo separados por um muro medial estreito; mesoflexo em PM4, M1 e M2 fecham-se precocemente com o desgaste dando origem a pequenas fossas ovais; protolofo do M3 muito reduzido ou vestigial; molariformes inferiores com dois flexídeos linguais (meso- e metaflexídeo) e um labial (hypoflexídeo) conferindo um formato de “3” em vista oclusal; porção anterior do pm4 com grande fosseta central resultado do fechamento do mesoflexídeo; porção anterior do pm4 não apresenta vestígio da presença de neofídeo o que confere uma porção anterior mais curta e arredondada do que o visto em *Euryzygomatomys*; molares inferiores com face anterior reta; mesoflexídeo fecha-se precocemente em m1 e m2 dando origem a pequenas fossetas ovais; metaflexídeo e hipoflexídeo separados por estreito murídeo medial (ectolofídeo); molares superiores com grande raiz lingual e duas menores labiais (Figura 60).

Comentários sobre a identificação: HADLER *et al.* (2008) encontraram fragmentos de crânio e dentes associados a *Clyomys*, datados entre 3730 e 9430 anos AP, em dois sítios arqueológicos no RS: *i.* RS-TQ-58 em Montenegro, a cerca de 100km à oeste do alto Rio dos Sinos e; *ii.* RS-S-327, sítio também estudado neste trabalho. No referido trabalho, HADLER e colaboradores (2008) descrevem uma nova espécie, *C. riograndensis*, que distingui-se dos seus congêneres vivos [*C. laticeps* e *C. bishopi* - contudo o último foi sinonizado posteriormente (BEZERRA & BONVICINO, 2015)] por apresentar: menor tamanho; diástema curto; forame incisivo mais estreito, elíptico e limitado em mais da metade do seu comprimento pela pré-maxila; presença de protuberância ao lado do PM4 formada pelo fundo do alvéolo do incisivo; tuberosidade massetérica pouco desenvolvida; ausência de um flange lateral associado ao canal do nervo infraorbital; forame mandibular mais próximo do côndilo; M3 reduzido e; menor persistência do metafossete. Não foram apresentadas análises quantitativas comparando exemplares da espécie viva com os fragmentos associados a espécie nova e com remanescentes encontrados na província de Buenos Aires (Argentina) (VUCETICH *et al.*, 1997). Neste trabalho não houve a oportunidade para consultar os espécimes estudados em HADLER *et al.* (2008) e em VUCETICH *et al.*, (1997). Também os

raros fragmentos que pude associar a *Clyomys* não possibilitaram a observância dos caracteres diagnósticos de *C. riograndensis*. Desta forma, optei por manter os espécimes associados a *Clyomys* em nível genérico até que novas análises possam ser feitas.

Distribuição: Populações atuais de *Clyomys* ocorrem do leste do Paraguai e ingressam no Brasil onde ocorrem nos Estados do MS, sul do MT, GO, sul do TO, norte do PR, SP, MG e oeste da BA (BEZERRA & BONVICINO, 2015).

Habitat e Ecologia: *C. laticeps* é a única espécie vivente do gênero e ocupa fitofisionomias abertas e secas do Chaco e Cerrado que vão de campos limpos à savanas tropicais com densa cobertura de gramíneas e arbustos. Trata-se de uma espécie semifossorial, diurna, herbívora e que exerce papel de dispersora de sementes de algumas espécies de palmeiras (BEZERRA & BONVICINO, 2015; MARINHO-FILHO, 2016).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 20 à 30cm: 828; * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 793; - 5 à 10cm: 734, 735, 736, 741; - 30 à 35cm: 258.

Material Atual: Não registrado.

Datação: Um fragmento em camada datada do período de 5752 à 5916 anos AP; Cinco fragmentos do presente à 3850 anos AP e; Um espécime do período de 3835 à 6285 anos AP.

Euryzygomatomys Goeldi, 1901

Euryzygomatomys sp.

Caracteres observados: Rosto curto e quadrado; região interorbital larga com bordas frisadas, e que divergem posteriormente. Palato estreito e curto; fossa mesopterigoidea larga, triangular com extremidade anterior que alcança o nível da face anterior do M3. Mandíbula curta, histricognata, com processo coronóide curvo e bem mais alto que o côndilo; área ventral da mandíbula uniformemente curvada.

Incisivos largos e proodontes. Molariformes protohipsodontes, planos e com três lofos e lofídeos, exceto o pm4 que é tetralofodonte; molariformes superiores cilíndricos com face posterior reta em PM4, M1 e M2; molariformes superiores com dois flexos labiais (para- e mesoflexo) e um lingual (hipoflexo); hipoflexo e paraflexo são separados por um muro medial estreito; mesoflexo fecha-se precocemente com o desgaste dando origem a uma fossa alongada. Molares inferiores com dois flexídeos linguais (meso- e metaflexídeo) e um labial (hypoflexídeo) (conferindo uma forma de “3” em vista oclusal) e todos tendem a permanecer abertos mesmo com desgaste; molares inferiores com face anterior reta; pm4 exibe um

neolofídeo muito curto (evidente com pouco desgaste) que conecta-se ao anterolofídeo formando uma fosseta anterior redonda; meso- e metaflexídeos e hypoflexídeo separados por um estreito murídeo medial (ectolofídeo) (Figura 61).

Comentários sobre a identificação: HADLER *et al.* (2008; 2016) identificaram fragmentos do extinto *E. mordax* provenientes de sítios arqueológicos localizados nos municípios de Montenegro e Harmonia respectivamente, a cerca de 100km e 80km a oeste da minha área de estudo. Os espécimes de Montenegro foram datados entre 7250 e 9430 anos AP. enquanto que os de Harmonia ficaram entre 3000 e 8430 ano AP. Os autores distiguem *E. mordax* do congêneres vivente e com distribuição atual para a região de Montenegro, *E. spinosus*, observando sutis diferenças: na forma do forame incisivo, posição da tuberosidade massetérica, condições de proeminência lateral da bainha dos incisivos superiores e o pouco desenvolvimento ou ausência de um flange lateral associado ao canal do nervo infraorbital. Infelizmente, nenhum dos fragmentos encontrados possibilitaram a avaliação desses caracteres. Originalmente, não foram descritas mandíbulas para *E. mordax*, cuja localidade-tipo é Lagoa Santa, MG (WINGE, 1887). HADLER *et al.* (2008) registra também mandíbulas associadas ao gênero *Euryzygomatomys* no mesmo contexto em que havia encontrado partes de sínclânio de *E. mordax*. Logo, os autores associam as mandíbulas ao sínclânio e descrevem pela primeira vez o que devem ser as mandíbulas de *E. mordax*, utilizando espécimes de *E. spinosus* para realizar a correlação morfológica. Neste trabalho não houve a oportunidade para consultar os espécimes encontrados em Montenegro e Harmonia e, nem os espécimes originalmente associados a *E. mordax*. Desta forma, optei por manter os espécimes associados a *Euryzygomatomys* em nível genérico até que novas análises possam ser feitas.

Distribuição atual: A área de distribuição de *E. spinosus* possui grande sobreposição a porção sul do bioma Atlântico onde ocorre de Missiones (Argentina) e sul do Paraguai ingressando no Brasil onde distribui-se do norte do RS até o ES e sul de MG (BONVICINO & BEZZERRA, 2015).

Habitat e Ecologia: *E. spinosus* é uma espécie predominantemente florestal mas que pode ser capturada em florestas contínuas ou fragmentadas, em matas ripárias, em bordas e em áreas de silvicultura de *Pinus* spp. (GONÇALVES *et al.*, 2007; BONVICINO & BEZZERRA, 2015). É ativa a noite, possui hábitos semi-fossoriais e alimenta-se de partes de plantas (BONVICINO & BEZZERRA, 2015).

Material Semi-Fóssil: * RS-S-395: C7D7 - 10 à 20cm: 1041.

Material Atual: Não registrado.

Datação: Apenas uma mandíbula direita edentula semelhante à *Clyomys* sp., mas com tamanho maior e mais robusta foi encontrada em camada datada entre 1394 e 1566 anos AP.

Dicolpomys Winge, 1887

Dicolpomys fossor Winge 1887

Caracteres observados: Diastema superior reto e inclinado, em vista lateral (mais do que o visto em *Clyomys* e *Euryzygomatomys*); sutura premaxilar-maxilar mais anterior do que a base do arco zigomático (quando comparada a *Clyomys* e *Euryzygomatomys*); sutura premaxila-maxilar divide o forame incisivo na metade da seu comprimento. Mandíbula com processos coronóide e condilóide baixos (mais do que em *Clyomys*); cristas massetéricas pouco desenvolvidas (menos do que em *Clyomys* e *Euryzygomatomys*); processo capsular do incisivo inferior discreta e próxima do côndilo; forame mandibular muito próximo do côndilo; margem do processo angular fortemente defletida formando uma fossa massetérica ampla; fossa retromolar estreita e profunda.

Incisivos com superfície anterior laranja escuro. Molariformes inferiores e superiores com coroas altas, planas e com protohipsodontia coronal; PM4, M1 e M2 com tamanhos semelhantes e M3 um pouco menor; hipoflexo mais persistente ao desgaste do que o mesoflexo (ou mesofosseta) e ambos separados por um estreito muro medial conferindo aos molariformes superiores, em vista oclusal, um formato de “8” comprimido antero-posteriormente; metafosseta muito efêmera; porção labial do hipoflexo orientada anteriormente em M1 e M2; mesoflexo transversal ou orientado anteriormente; metafosseta rasa e desaparece cedo com o uso. Molariformes inferiores com pm4 à m3 com hipoflexídeo mais persistente do que o mesoflexídeo e ambos separados por um estreito murídeo medial conferindo um formato de “8” comprimido antero-posteriormente; aberturas desses flexídeos coalescem com o uso e dão origem a dois fossetídeos; metafossetídeo muito efêmero ou inexistente nos molariformes inferiores; pm4 maior, pouco mais complexo do que os molares e em vista oclusal e possui uma forma um pouco mais estreita e alongada; m1 e m2 com tamanhos semelhantes e m3 um pouco menor; m3 menor por apresentar porção posterior reduzida; molariformes com raízes pouco profundas; pm4 possui duas raízes principais, uma anterior e outra maior posterior com duas raízes acessórias muito pequenas entre elas; molares possuem três raízes sendo duas pequenas paralelas anteriores e uma grande posterior; raízes do pm4 e m1 não causam dilatação óssea no lado lingual da mandíbula e; raízes do m3

também não dilatam região óssea posterior ao rol de molares e sobre o alvéolo do incisivo (Figura 70 - 7 e 8).

Comentários sobre a identificação: WINGE (1887) descreveu o gênero e espécie a partir de mandíbulas e dentes inferiores em Lagoa Santa, MG. Passados 121 anos HADLER *et al.* (2008) afirmam terem encontrado também partes do crânio de *D. fossor* em abrigos sob rocha no sul do Brasil. Com base nestas descrições, observei os caracteres acima listados.

Distribuição atual: Espécie é considerada extinta (HADLER *et al.*, 2008; VERZI *et al.*, 2016).

Habitat e Ecologia: A morfologia das mandíbulas e a implantação dos incisivos indica que a espécie deve ter apresentado hábitos fossoriais (VERZI & OLIVARES, 2006; VERZI *et al.*, 2013). VUCETICH & VERZI (2002) discutem a associação, entre os roedores histicognatos, da presença de dentes pentafodontes e braquidonte com a exploração de ambientes florestais e o oposto, a associação entre a simplificação dentária e maior altura das coroas dentárias com a exploração de alimentos mais abrasivos em ambientes abertos e secos. Sendo assim, assim é possível sugerir também que a espécie possuía uma dieta estritamente herbívora.

Material Semi-Fóssil: * RS-S-327: E8 - 20 à 30cm: 827; - 50 à 60cm: 840; * RS-S-327: F8 - 0 à 5cm: 791; - 5 à 10cm: 737, 738, 739, 740, 742; - 15 à 20cm: 810; - 35 à 40cm: 242; * RS-S-327: G8 - 15 à 20cm: 371; - 25 à 30cm: 370; - 35 à 40cm: 549; * RS-S-395: C3 - 30 à 40cm: 1235; * RS-S-395: C7D7 - 0 à 10cm: 110; 10 à 20cm: 2 à 6, 1038, 1039, 1040; - 20 à 30cm: 1, 7, 8, 977; - 30 à 40cm: 9, 10, 11; - 40 à 50cm: 12, 1206; - 50 à 60cm: 13 à 18, 1104; - 60 à 70cm: 19; - 70 à 80cm: 20; - 0 à 100cm: 1257.

Datação: Material de Lagoa Santa, MG, está associado a transição do Pleistoceno tardio e Holoceno (HADLER *et al.*, 2008). Fragmentos coletados em abrigos sob rocha em Santo Antônio da Patrulha, RS foram associados a camadas datadas entre 8800 anos AP. e estiveram em camadas superiores a datada em 3730 anos AP (HADLER *et al.*, 2008). Os remanescentes estudados aqui foram associados aos seguintes períodos: Um entre o presente e 1394 anos AP; Um entre o presente e 2997 anos AP; Oito entre 1394 e 1566 anos AP; Dezenove entre 1566 e 2997 anos AP; Três do período entre 3370 à 3831 anos AP; Seis do presente a 3850 anos AP; Dois espécimes do intervalo entre 3850 e 6285 anos AP; Dois entre 5752 e 6218 anos AP.

2.3.2. Amostra atual

2.3.2.a – Riqueza

O estudo de pelotas de coruja forneceu 1.595 (=NISP) partes de crânio, mandíbulas e dentes. A partir destes se estimou que 673 (=MNI) foram consumidos. Nesta amostra identifiquei 18 táxons distintos (Tabela 10) sendo *Akodon* cf. *montensis*, *A.* cf. *paranaensis*, *Nectomys squamipes*, *Rattus rattus* confirmados apenas para a amostra atual. Possivelmente, *A. paranaensis* e *A. montensis* também estão na amostra pretérita, mas não foi possível identificá-los devido a fragmentação e ausência de dentes nos espécimes identificados apenas como *Akodon* sp. *R. rattus* é uma espécie exótica e sinantrópica que chegou na AS com a colonização europeia. E, *N. squamipes* é um roedor semi-aquático, florestal e aqui é feito o primeiro registro de predação dessa espécie por *T. furcata* para a AS.

O ponto A foi fonte de mais de 30% dos espécimes e possibilitou a identificação de 12 táxons distintos dentre os quais *Cavia* sp., que foi encontrada exclusivamente neste local representada por fragmentos de crânio de um indivíduo bastante jovem. Outros táxons que também podem ser considerados raros na dieta das corujas na região de estudo são: i. *N. squamipes*, representado por um indivíduo jovem capturado no ponto B; ii. *J. ossitenuis*, representado por um espécime encontrado apenas no ponto E; iii. *B. labiosus*, representado por um indivíduo encontrado no ponto B; iv. *N. lasiurus*, encontrado apenas nos pontos A e C representado por um indivíduo em cada ponto e; v. *A. azarae*, registrado por dois espécimes procedentes dos pontos C e G. As espécies mais abundantes encontrados na amostra atual mudaram bastante quando comparadas com as da amostra pretérita. Foram elas: *O. flavescens* (MNI = 215, 31.9%), *H. vulpinus* (MNI = 164, 24.4%), *M. musculus* (MNI = 119, 17.7%), *O. nigripes* (MNI = 110, 16.3%) e *D. kempfi* (MNI = 16, 2.4%).

As pesquisas bibliográficas (Tabela 11) e a consulta a coleção científica do MCNU (Tabela 12) permitiu o registro de mais de 25 locais de registro na área de estudo (Figura 17). Estes registros complementam a lista de riqueza atual com o registro de mais oito espécies: *C. lami*, *C. minutus*, *D. dorsalis*, *E. russatus*, *O. quaestor*, *K. amblyonyx*, *S. angouya* e *T. nigrita*. Os pontos de 1 a 6 foram os mais associados a bacia do Sinos, na base da Serra Geral onde a cobertura predominante é feita pela FES. Nesses pontos foram registrados: *Akodon montensis*, *Brucepattersonius iheringi*, *Delomys dorsalis*, *Necromys lasiurus*, *Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys flavescens*, *O. nigripes*, *Sooretamys angouya* e *Thaptomys nigrita*.

O ponto 7 foi o único inserido na área de estepe gramíneo lenhosa e nele foi registrado *C. lami*. O ponto 8 está em uma área classificada como de domínio da FES mas hoje está

convertida em campos e neles também ocorre *C. lami*. Sete pontos (9 a 12 e de 14 a 16) estão inseridos com a área de predominância de banhados, lagoas e vegetação de restinga na planície costeira. Neste contexto foram registrados: *C. aperea*, *C. lami*, *C. minutus*, *D. kempi*, *E. russatus*, *K. amblyonyx*, *O. flavescens*, *O. nigripes* e *S. angouya*. As presenças de *E. russatus*, *K. amblyonyx* e *S. angouya* nesta matrix aberta se deve a coletas em sequências de pequenos fragmentos florestais ('capões de mata'). No ponto 13 foi registrado *C. minutus* em campos arenosos.

Nove localidades (17 a 25) se situaram em locais de domínio de FOD, onde quatro (17 a 20) no encontro da Serra Geral com as planícies úmidas da costa. Neste contexto foram registrados: *A. montensis*, *B. iheringi*, *K. amblyonyx*, *N. lasiurus*, *O. flavescens*, *O. nigripes*, *Oxymycterus quaestor* and *Rattus rattus*. Cinco pontos (21 a 25) estão no interior do vale do rio Maquiné e nestes locais ocorrem: *A. azarae*, *A. montensis*, *B. iheringi*, *D. dorsalis*, *E. russatus*, *H. vulpinus*, *M. musculus*, *O. flavescens*, *O. nigripes*, *R. rattus*, *S. angouya* and *T. nigrita* (FREITAS 1997, 2007; BETAT, 2012; ESTRELA & FREITAS, 2013).

Com a lista de riqueza atual completa (Tabela 13) verifica-se, portanto, a ocorrência de 26 táxons de pequenos roedores na área de estudo. Destas, apenas *K. amblyonyx*, *N. squamipes*, *T. nigrita*, *R. rattus* e uma das espécies de *Ctenomys* (*C. lami* ou *C. minutus*) não foram registradas na amostra pretérita. Entre todas, apenas duas são classificadas em alguma categoria de ameaça: i. *C. lami* sob a categoria 'em perigo (Endangered - EN)' nas listas regional e brasileira and; ii. *C. minutus* sob a categoria 'vulnerável (vulnerable - VU)' na lista vermelha brasileira (FZB, 2014; MMA, 2014). Cabe destacar também que a região de estudo abrange as localidades-tipo de: *B. iheringi* (= *Oxymycterus iheringi* Thomas 1896), *C. minutus* (Nehring, 1887), *D. dorsalis* (*Hesperomys dorsalis* Hensel, 1872) and *E. russatus* (= *Hesperomys laticeps* var. *intermedia* Leche 1886 (ÁVILA-PIRES, 1987; BIDAÚ, 2015; PERCEQUILLO, 2015; TETA *et al.*, 2015; VILELA *et al.*, 2015; VOSS, 2015).

2.3.2.b – NISP, MNI, frequência e tamanho dos ossos de roedores na amostra atual

A amostra atual foi composta por 1.595 espécimes representados por crânios inteiros ou fragmentados. Esta amostra foi composta pela captura e deposição de, no mínimo, 673 indivíduos de 18 táxons distintos. Os pontos com maior acúmulo de roedores predados foram: i. Ponto A com MNI = 242 (36%); ii. Ponto B com MNI = 93 (13.8%); iii. Ponto C com MNI = 85 (12.6%); iv. Ponto F com MNI = 73 (10.8%); v. Ponto E com MNI = 69 (10.3%); vi. Ponto D com MNI = 68 (10.1%) e; vii. Ponto G com MNI = 43 (6.4%) (Tabela 10).

Os ossos pareáveis mais numerosos encontrados nos egagrópios nos pontos A, C e E foram úmeros (n=43), fêmures (n=301) e tíbias (n=326) (Tabela 14). As categorias que reuniram ossos de tamanho entre 1 e 3cm agruparam mais de 60% dos espécimes indicando maior predação sobre presas de pequeno porte. Tanto fêmures quanto tíbias indicaram um valor de MNI bastante semelhante (165 e 169, respectivamente) o que sugere que estes ossos são os que melhor se conservam após a digestão da *T. furcata*.

2.3.2.c - Peso das presas predadas por *Tyto furcata*

Para verificar o tamanho das maiores presas de *T. furcata* na região eu utilizei os ossos longos obitidos no ponto A. Neste local foram identificados 205 espécimes de *H. vulpinus*, espécie de maior porte da amostra. Considerei também nas estimativas de regressão as medidas de *N. squamipes*. Esta espécie também pode atingir mais de 300 g (BONVICINO *et al.*, 2008) e teve ocorrência confirmada para a região (Tabela 10). Mesmo não tendo identificado *N. squamipes* no ponto A, assumi que alguns dos ossos longos encontrados nas pelotas desse ponto também pudessem pertencem a esta espécie. De qualquer forma, os maiores fêmures e tíbias encontrados no ponto A foram todos associados a indivíduos com massa inferior a 300g, portando, abaixo do peso limite de presas de *T. furcata* segundo GLUE (1974) (Tabela 15). Verifiquei que para um indivíduo de *H. brasiliensis* exceder a 300g seus fêmures e tíbias devem ter mais do que 42,9mm e 46,2mm, respectivamente. Para *N. squamipes* somente fêmures com mais 41,5mm e tíbias com mais de 46,6mm poderiam se associadas a indivíduos com mais de 300g, fora da capacidade de captura por *T. furcata*.

2.3.2.d - Ambientes inferidos pela abundância de táxons predados

A tabela 16 e Figura 71 apresentam uma aproximação de como as corujas amostram seus territórios de caça. Os resultados sugerem que estas predadoras exploram com mais frequências as formações abertas (81.1% das presas) preterindo florestas (18.9%). As formações abertas e bem drenadas proveram a maior parte das presas (33.9%), principalmente, devido a alta frequência de *O. flavesceus* que representou 1/3 de todos os indivíduos predados. Campos úmidos, banhados e vegetação associada a lagoas vem logo após na preferência de exploração das corujas e destes ambientes úmidos vieram 28.2% dos roedores, quase todos (25%) pertencentes a *H. vulpinus*. Áreas urbanas são frequentadas e forneceram 19% dos itens consumidos. Por fim, apesar de agrupar a maior riqueza taxonomica, o grupo de espécies florestais representou pouco menos (18.9%) que as espécies exóticas na dieta das corujas.

Os pontos A e D tiveram as maiores representatividades de espécies de áreas abertas secas e úmidas. As corujas dos pontos E e F exploram principalmente as áreas abertas e secas. Ambientes urbanos e peridomiciliares são fontes de recurso principalmente para as espécies dos pontos B e G. O ponto C é o que parece ter os ambientes mais equitativamente explorados em toda a área; também é o único ponto onde as corujas exploram formações pouco mais densas, provavelmente, áreas de borda e matas impactadas, ambientes em que *O. nigripes* se beneficia o que explicaria a maior abundância desta espécie no ponto C.

2.3.2.e – Proporção de ambientes nas áreas de caça das corujas

Considerando que a área de caça das corujas é de 32 Km² é possível afirmar que elas amostraram 5.5% da área de estudo (205.2 Km², considerando as sobreposições – Figure 18). No mapa da Figura 72 podemos reconhecer como as áreas de caça das corujas diferem entre suas cobertura de solo ou composições de ambientes.

De maneira geral, existe a predominância de ambientes abertos (exceto pelo ponto E), principalmente de campos secos. Importante também é a influência do rio dos Sinos que cria grandes áreas úmidas nas suas margens as quais vem sendo convertidas em lavouras de arroz. Fica claro também a característica interiorana da região com pequenas áreas residenciais por vezes concentradas em comunidades que se dedicam a pequenas plantações e ao cuidado de campos de pecuária ou, por fazendas dedicadas a orizocultura. Maiores áreas florestadas ficaram localizadas em locais onde o relevo é mais acidentado (Pontos B, E e G).

O ponto E é o que melhor se enquadra hoje na definição ‘paisagem em mosaico’ com alternância de campos naturais e fragmentos de floresta estacional. Apesar de não incluir um rio de destaque, possui vários pequenos cursos que interligam pequenos charcos na área central mais baixa. A comunidade de Açoita Cavalo é composta por cerca de 30 casas no centro da área onde existe uma pequena igreja utilizada como abrigo por *T. furcata* (nestas áreas, pouco gado foi visto e as plantações são de subsistência).

A composição das áreas A, D e F foi a que se mostrou mais homogênea, com grandes áreas de campo bastante pastejados e fragmentos pequenos e esparsos de matas baixas. Esta região ainda guarda grandes áreas úmidas e banhados com densa vegetação de gramíneas, arbustos e arvoretas sombreados por esparsos jerivás (*Syagrus romanzoffiana*). Tais ambientes aparentemente são relictos do que era a área de várzea do rio dos Sinos antes da conversão em lavouras de arroz.

A área de caça C foi a que se mostrou mais equilibrada entre os tamanhos das áreas naturais com 34.9% da área coberta por campos secos, 23.1% por matas e florestas e 22.7% por campos úmidos e banhados. Este local também foi o que teve as maiores áreas de banhados preservados associados ao curso do rio.

Os locais mais a leste B e G apresentaram as menores áreas de campos bem drenados e são locais que se destacam pela produção de arroz e pelo plantio comercial de *Eucalyptus* sp. A região G ainda inclui boa parte da área urbana do município de Caraá.

2.3.2.f – Correlação entre os ambientes inferidos pela abundâncias de táxons predados e a proporção de ambientes nas áreas de caça das corujas

As análises de correlação (Figura 74) sugerem que o aumento ou diminuição das áreas de cobertura dos ambientes dentro das áreas de atuação de *T. furcata* tiveram reflexo direto na abundância de indivíduos de táxons que utilizam aqueles ambientes. Ou seja, as proporções de táxons predados teve forte correlação positiva com a composição ambiental das áreas de caça. Destaca-se a utilização das áreas urbanas e peridomiciliares pelas corujas. Locais com maiores áreas residenciais e mais construções foram também as com maiores frequências de predação dos sinantrópicos *M. musculus* e *R. rattus*. A correlação foi forte entre os pontos analisados ($r = 0.826$) onde mesmo sutis aumentos nas áreas antrópicas provocam forte aumento na frequência de predação de espécies exóticas (Figuras 75 e 76). Zonas antrópicas oferecem fartos recursos para espécies de roedores exóticos, em especial para o prolífico *M. musculus* (BALLENGER, 1999). Como consequência, as densidades destes roedores acabam sendo bastante altas próximo a aglomerações residenciais humanas, o que atrai predadores silvestres. *T. furcata* pode modular sua estratégia de caça de ‘ativa’ (com a captura de maior número de indivíduos de menor porte onde estes são mais abundantes) para ‘passiva’ (com captura de poucos espécimes de maior porte quando encontra local de disponibilidade desse tipo de presa) (ARRUDA & MOTTA-JUNIOR, 2008). Dotadas de sentidos adaptados a caça na total escuridão e para localizar a presa em meio a vegetação, ambientes iluminados, abertos e com muita oferta de presas como as áreas urbanas representam uma excelente oportunidade de alimentação com pouco esforço. Este caráter oportunista do predador (HAWBECKER, 1945; MOTTA-JUNIOR & ALHO, 2000) acaba ficando bastante claro na exploração dos pontos B e G onde uma área urbana um pouco maior (comparada as demais aqui analisadas) passou a ser explorada com bastante intensidade.

Bastante correlacionadas também foram: *i.* maiores densidades de táxons que exigem mais cobertura vegetal com maior participação da cobertura ambiental categorizada como

‘Florestas’ ($r = 0.785$) e; *ii.* maiores densidades de presas que habitam áreas abertas com a maior participação da cobertura ambiental categorizada como ‘Aberto e seco’ ($r = 0.781$).

As áreas B, E e G foram as que tiveram as maiores coberturas florestais na área de estudo. Estas áreas tiveram também importante composição de táxons categorizados como florestais, contudo, ocorrendo a disposição de áreas urbanas, corujas tendem a explorá-las em detrimento de áreas mais densamente cobertas por vegetação (ver B e G na Figura 75). Não havendo áreas urbanas, ou sendo estas muito pequenas (ponto E), matas e florestas passam a ser mais igualitariamente explorados como os demais ambientes naturais.

Ambientes abertos e secos tiveram maior influência na paisagem nos pontos D e F e foram mais utilizadas como fonte de recursos pelas corujas dos pontos E e F. A substituição do ponto D pelo ponto E nesta correspondência pode ter uma explicação mais pontual e relacionada aos hábitos das presas e a oferta destas. No ponto E a coruja predou quase exclusivamente espécies do gênero *Oligoryzomys*. Tanto *O. flavescens* quanto *O. nigripes* são bastante tolerantes a alteração de suas áreas naturais, beneficiando-se em ambientes alterados e em bordas de matas e de plantios (BUSCH *et al.*, 1997, 2001; SPONCHIADO *et al.*, 2012). É possível que neste local o predador esteja explorando uma densidade maior daquelas espécies dada pela maior extensão (quando comparadas as demais áreas com pouca área urbana: A, C, D, F) de ambientes transicionais entre matas e campos. Já a ‘opção’ da coruja do ponto D em explorar áreas úmidas mesmo tendo maiores extensões de campos secos pode ser explicada pela alta frequência da predação de *H. vulpinus*. Espécies do gênero beneficiam-se em lavouras de arroz onde alimentam-se do cultivo e utilizando os canais de irrigação para o desloamento (TAYLOR, 1972; WEIR & VIVAS, 1988; MARTINO & AGUILERA, 1989; 1993; GONÇALVES *et al.*, 2015). Com a presença de grandes áreas de cultivo de arroz nas proximidades do ponto D é provável que as corujas tenham maior vantagem com a estratégia passiva do ‘senta-e-espera’ (ARRUDA & MOTTA-JUNIOR, 2008) nas imediações de canais de irrigação onde presas maiores que as usuais encontradas nos campos ficam expostas e levam mais rapidamente a saciedade.

Entre os ambientes analisados, a correlação foi um pouco menos clara entre as disponibilidade de ambientes aberto e úmidos e a utilização destes como fonte de recurso (Figura 76). Contudo, ainda assim foi forte e positiva com $r = 0.705$ (Figura 74). Estes ambientes abertos e úmidos foram explorados de forma diferencial pelas corujas dos pontos A e D. Como o comentado a pouco para o ponto D, o predador do ponto A também deve encontrar nas lavouras de arroz a oportunidade de encontrar presas maiores que economizem

o gasto energético de patrulhar grandes áreas de campo para encontrar presas pequenas eventuais. Neste sentido, lavouras de arroz acabam representando o oposto estratégico na exploração quando comparado com as áreas urbanas. Nesta última as corujas encontram facilidade de localização e abundância de pequenas presas enquanto que em lavouras tem aumentada a probabilidade de encontro e de vulnerabilidade de presas maiores.

O área do ponto C acabou se mostrando como uma espécie de “ponto controle” onde a contribuição das categorias foram bastante equitativas enquanto mantida a separação entre ambientes ‘aberto e úmido’ e ‘lavouras de arroz’ (Figura 75, gráfico de barras). Contudo, desconsiderando aquela distinção, ambientes abertos úmidos predominam (Figura 75, análise de correspondência). Nesta situação de heterogeneidade entre ambientes naturais e antrópicos as corujas optaram por explorar as formações abertas (dada a frequência de *O. flavescens*), áreas urbanas (dada a frequência de roedores exóticos) e bordas e formações alteradas (dada a frequência de *O. nigripes*), claramente evitando áreas abertas e úmidas. Uma possível explicação pode ter relação com o estado de conservação das formações associadas a várzea do rio dos Sinos. Neste setor do rio, onde situa-se o ponto C, suas várzeas ainda não foram amplamente convertidas em lavouras de arroz e as formações vegetais associadas ainda guardam boa conservação. Tais formações se apresentam com um estrato inferior muito denso de gramíneas e arbustos coberto por árvores de baixa estatura que formam uma entremeada cobertura de galhos (Figura 73, *ii.*). Sem a exposição que as lavouras de arroz causam nessas formações as espécies de roedores cursores, semi-fossoriais e semi-aquáticos encontram-se quase inacessíveis a predação das corujas.

2.3.3. Amostra pretérita

2.3.3.a Riqueza

A riqueza de pequenos roedores pretéritos foi identificada a partir de 1.716 remanescentes que representam no mínimo 970 indivíduos depositados nos abrigos (Tabela 18). Além desses, outros 13.617 ossos de pós-cranio de roedores também foram resgatados e compuseram a amostra pretérita (Tabela 19).

A partir da amostra pretérita total foram identificados 30 táxons distintos de pequenos roedores. Entre estes destaco: *i.* os táxons que não possuem ocorrência atual para o sul do Brasil, como: *Clyomys* sp., *Kunsia* sp., *Necromys* cf. *obscurus*, cf. *Thalpomys* e *Pseudoryzomys simplex* e o extinto *Dicolpomys fossor*, cujos exemplares foram encontrados também em Lagoa Santa, MG (WINGE, 1887). Com exceção de *D. fossor* e *N. cf. obscurus*, os demais possuem seus representantes mais próximos vivos em áreas da diagonal seca

sulamericana. Populações de *N. obscurus* atualmente estão restritas a campos úmidos próximos ao delta do Plata (PATTON *et al.*, 2015).

O sítio RS-S-327: Sangão reuniu 654 partes crânio-dentárias e apresentou MNI de 374 (38.1% e 38.6% do total, respectivamente) oriundos de 26 táxons distintos sendo *Ctenomys* sp., *Clyomys* sp., *S. tumidus* e *C. laucha* registrados apenas neste abrigo. Já no sítio RS-S-395: Deobaldino Marques foram encontrados 1.062 fragmentos crânio-dentários de, pelo menos 596 indivíduos (61,9% e 61.4%, respectivamente). Neste último abrigo estiveram representados 26 táxons sendo *C. magna*, *Euryzygomatomys* sp., *D. kempi* e *E. russatus* encontrados somente neste sítio. Os táxons mais abundantes na amostra pretérita foram: *P. simplex* (MNI = 114, 11.8%), *O. nigripes* (MNI = 106, 10.9%), *Cavia* sp. (MNI = 88, 9.1%), *O. flavescens* (MNI = 55, 5.7%) e *N. lasiurus* (MNI = 46, 4.7%).

A ocorrência de muitos táxons de pequenos roedores era desconhecida para o Holoceno do sul do Brasil era até poucos anos. Em 2008, a Dra. Patrícia Hadler Rodrigues apresenta sua tese onde registra pela primeira vez *Clyomys riograndensis* (sp. nov.), *Dicolpomys fessor*, *Euryzygomatomys mordax* (sp. nov.) e *Phyllomys* sp, além de marsupiais e quirópteros. Antes de RODRIGUES (2008) a fauna pré-histórica de roedores era representada por poucos remanescentes descobertos isoladamente, pertencentes aos seguintes táxons: *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Myocastor coypus*, *Cavia* sp., *Cavia magna*, *Ctenomys* sp., Dolichotinae indet. e *Microcavia* sp. (BOMBIN, 1976; MENTZ-RIBEIRO *et al.*, 1989; OLIVEIRA, 1992; OLIVEIRA & LAVINA, 2000; BUCHMANN, 2002; QUEIROZ, 2004; RODRIGUES & FERIGOLO, 2004, 2005; UBILLA *et al.*, 2007). ROTH *et al.* (2008) reitera os registros holocênicos de *Phyllomys* sp., *Euryzygomatomys* sp. e *D. fessor* e, apresenta o primeiro Sigmodontinae, *Holochilus* sp. HADLER *et al.* (2009) acrescenta mais quatro registros de sigmodontíneos: *Akodon* sp., *Oryzomys* sp., *Oxymycterus* sp. e *Reithrodon auritus*.

O incremento ao conhecimento da riqueza de roedores pré-histórica do sul do Brasil seria retomado em com a apresentação em congresso (ROTH *et al.*, 2014) de uma lista preliminar dos táxons de roedores identificados nos abrigos RS-S-327: Sangão e RS-S-395: Deobaldino Marques. Nesta lista foram apresentados 18 registros inéditos de Sigmodontinae: *A. azarae*, *Bibimys* cf. *labiosus*, *Brucepattersonius* sp., *Calomys* cf. *laucha*, *Delomys* sp., *Deltamys kempi*, *Euryoryzomys* cf. *russatus*, *Holochilus vulpinus* (=brasiliensis), *Juliomys* sp., cf. *Kunsia*, *Necromys* cf. *lasiurus*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oxymycterus nasutus*, *Pseudoryzomys simplex*, *Scapteromys* cf. *tumidus*, *Thaptomys nigrita* e *Wilfredomys oenax*. A confirmação da identificação desses táxons (exceto de *T. nigrita*) está

na Tabela 18. Na edição seguinte do congresso STUTZ *et al.* (2015) também divulga uma lista dos remanescentes de Sigmodontinae identificados para os sítios RS-TQ-58: Garivaldino Rodrigues e RS-C-61: Adelar Pilger. Nesta constavam as confirmações de *B. labiosus* e *Kunsia tomentosus* e, como novidades foi apresentado *Gyldenstolpia* sp. e *Scapteromys meridionalis*.

HADLER *et al.* (2016) e STUTZ (2016) apresentam os últimos registros para a fauna de roedores pré-histórica do sul do Brasil onde confirmam: *Akodon* sp., *Bibimys labiosus*, *Calomys* sp., *Cavia* sp., *Clyomys riograndensis*, *Delomys* sp., *Dicolpomys fossor*, *Euryzygomatomys mordax*, *Gyldenstolpia* sp., *Holochilus* sp., *Juliomys* sp., *Kunsia tomentosus*, *Necromys* sp., *Oligoryzomys* sp., *Oxymycterus* sp., *Phyllomys* sp., *Pseudoryzomys simplex*, *Scapteromys meridionalis*, *Sooretamys angouya* e *Wilfredomys oenax*. Como novidade STUTZ (2016) registra fragmentos de *Necromys* associados a *N. obscurus*.

Neste trabalho, contribuo confirmando a presença de uma entidade associada a *Necromys* na qual, independentemente, também associei a *A. obscurus*. Reintegro os registros já apresentadas em ROTH *et al.* (2014) de: *Brucepattersonius* sp., *Deltamys kempi*, *Euryoryzomys russatus*, *Holochilus vulpinus*, *Juliomys ossitenuis*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes*, *Scapteromys tumidus*. E, apresento como novidade os registros de *Oxymycterus* cf. *quaestor* e cf. *Thalpomys* cujos fragmentos seguirão sendo estudados para melhor determinação taxonômica.

2.3.3.b – NISP, MNI e frequência dos ossos de roedores da amostra pretérta

A estimativa de MNI por partes de crânio identificados mostrou que foram depositados 374 indivíduos nas quadrículas do “Sangão” e 596 nas quadrículas do sítio “Deobaldino” (Tabela 18). Já as estimativas de MNI de Rodentia estimadas por elementos totais mostrou que as amostras do abrigo RS-S-327: Sangão foram compostas por 990 indivíduos enquanto que do abrigo RS-S-395: Deobaldino foi composta por 702 indivíduos (Tabela 19). Apesar do abrigo RS-S-327: Sangão ter um maior depósito de indivíduos isso não se refletiu no número de partes cranianas as quais foram encontradas em maior número no abrigo RS-S-395: Deobaldino que recebeu menos indivíduos de roedores. Não encontrei referencial que justificasse uma aparente perda excessiva de partes de crânio naquele primeiro abrigo. RODRIGUES (2008) trabalhou com parte do material do abrigo Sangão, especificamente com as quadrículas D13, E12, E13, F8, F16 e G9. Da quadrícula F8 (única em comum entre o presente trabalho e o da autora) foram estudados apenas poucos

fragmentos de Hystricomorpha [*Clyomys* sp. (NISP = 1), *D. fessor* (NISP = 3), *Phyllomys* sp. (NISP = 10), *Ctenomys* sp. (NISP = 6), *Cavia* sp. (NISP = 3)] e não são suficientes para explicar falta de partes cranianas para o abrigo Sangão.

A quadrícula C7D7 destacou-se por apresentar a maior quantidade de restos de roedores (34,6%), maior MNI (39%) e maior número de fragmentos de crânios e dentes conservados (59%) (Figura 78). Esta quadrícula esteve posicionada logo abaixo de plataformas rochosa e uma pequena escavação provocadas por erosão no teto do abrigo. Esses ‘nichos’ na rocha parecem ideais para o abrigo de predadores voadores (Figura 79).

A quadrícula C3 do RS-S-395: Deobaldino foi a mais pobre em fragmentos e também a que teve o maior índice fêmures quebrados (44.4%). TERRY (2004) sugere que o maior número de partes quebradas é indicativo de deposição secundária uma vez que partes menores são mais leves e facilmente movidas por ventos ou outros agentes. Também a posição no sítio reforça esta ideia. A quadrícula C3 está junto da parede sudeste e está abrigada por uma face rochosa que se inclina a poucos metros do chão sobre o local escavado (Figura 79). Isso reforça a ideia que o local recebeu matéria de outra área fonte, provavelmente do local da quadrícula C7D7, portanto, justifica-se trabalhar com o conjunto de dados de ambos os locais (ANDREWS, 1990; TERRY, 2004) .

Não pude acessar o interior do abrigo RS-S-327: Sangão devido sua abertura estar a mais de 2,5 m de altura na encosta rochosa e por haver um córrego (“Sangão” que dá nome ao abrigo) aos pé da parede (Figura 8 e 80). Contudo, o croqui deste sítio (Figura 19) mostra que as quadrículas estão em zona medial da estrutura. Na visita que fiz, mesmo não dispondo de equipamentos para acessar o interior do abrigo, foi perceptível a presença de arvoretas próximo da entrada e de árvores próximo da abertura que lançam galhos para dentro do abrigo. Inclusive, nesta ocasião, o encontro com uma coruja *Bubo virginianus* descansando próximo da entrada do abrigo deu um vislumbre de que realmente o acúmulo de ossos de pequenos vertebrados poderia ter sido feito pela ação de rapinantes noturnos Tytonidae e Strigidae (Figura 80).

Fêmures foram as estruturas mais abundantes nos níveis E8, C3 e C7D7. Nas quadrículas F8 e G8 do sítio “Sangão” os fêmures foram a segunda estrutura anatômica mais abundante ficando atrás das vértebras. Vértebras tiveram uma acumulação incomum no nível 5 a 10cm da quadrícula F8. Este nível de 5 cm acumulou mais de 77% das vértebras encontradas em toda a quadrícula (Anexo 5). Fêmures também foram os ossos que melhor se conservaram (Tabela 19 e 21 e, Figuras 80 e 81) e, dentre os 40 níveis analisados, em apenas

oito não foram os melhores ossos para a estimativa do MNI. As exceções ocorreram nos níveis 30 a 40cm e 40 a 50cm da quadrícula E8 (estimados por tíbias), 5 a 10cm e 15 a 20cm da F8 (estimado por úmeros e partes de crânio, respectivamente), 30 a 40cm, 50 a 60cm e 60 a 70 da C3 (as primeiras por partes de crânio e a última por pélvis) e 90 a 100cm da C7D7 (estimado por partes de crânio). Fêmures entre 1 e 2cm de comprimento sem epífises predominaram nas quadrículas E8, F8, G8 e C7D7 (Tabela 20, Figura 81). A grande frequência de ossos quebrados na amostra antiga (Figura 82) era esperada devido ao processo de sedimentação e pelo pisoteio de povos indígenas que utilizaram os abrigos (DIAS, 2003).

2.3.3.c– Contabilização de ossos queimados

Registrei 469 ossos com sinais de queima na amostra. Destes, 324 (69.2%) estavam depositados no sítio Sangão e 145 (30.8%) no sítio Deobaldino (Tabelas 21 a 23). Comparando com a amostra total dos sítios a frequência de peças queimadas parece bastante baixa: 3.3% para o sítio Sangão e 2.6% para o Deobaldino. Ainda se considerarmos as amostras por quadrícula teremos baixa proporção onde a maior abundância de ossos queimados foi de 4.8% registrado para a quadrícula E8 (Tabela 21). Entretanto, observando-se as frequências de ossos queimados ao longo dos níveis destaca-se a concentração registrada no nível de 20 a 30cm da quadrícula E8 e nos níveis entre as profundidades de 25 a 50cm da quadrícula F8. Nestas camadas as frequências de ossos com marca de queima variou entre 15 e 23.9%. Esta pontualidade no aumento da frequência de partes queimadas me parece condizente com a criação de fogueiras eventuais em períodos em que os grupos humanos utilizavam o abrigo, causando queima em ossos abaixo ou próximos da fonte de calor.

Remanescentes queimados indicam eventos de ocupação humana e são importantes marcadores cronológicos quando integrados com informações de estudos arqueológicos (ROSA, 2009; ANDREWS, 1990). Também podem indicar períodos onde o depósito tenha sofrido maior interferência (*e. g.* pisoteio, manipulação, afugentamento dos predadores responsáveis pelo depósito). Além disso, podem indicar a incorporação de fauna distinta da predada por outros animais (ROSA, 2009). Por exemplo, um maior número de partes de crânio de *Cavia* sp. com sinais de queima misturadas a amostra antiga foi encontrado. Considerando apenas partes de crânio taxonomicamente identificadas verifiquei que: *i. Clyomys* sp., *S. angouya* e *H. vulpinus* tiveram apenas um fragmento queimado cada (5.6%); *ii. Phyllomys* sp. e *Kunsia* sp. apresentaram apenas três remanescentes queimados cada (11.1%); *iii. D. fossor* teve cinco fragmentos com marcas de queima (9.3%); *iv. Cavia* sp. apresentou 12 partes queimadas (22.2%) e; todas os demais fragmentos queimados pertencentes a táxons de menor

porte compuseram 51.9% do total de partes cranianas queimadas. Portanto, pouco mais de 1/5 dos espécimes queimados pertenceram a apenas um dos 30 táxons identificados (Figura 83).

Já a baixa frequência de peças queimadas indicar uma menor probabilidade de interferência ao longo da deposição dos espécimes (ANDREWS, 1990; REITZ & WING, 2001). Não havendo interferência humana os fatores que poderiam causar deposição secundária dos espécimes restringem-se a ação de ventos, chuvas, bioturbação, etc., cuja probabilidade de interferência destes no ambiente protegido dos abrigos sob rocha provavelmente não deve ter tido um impacto tão severo (ANDREWS, 1990).

2.3.3.d - Datação da amostra pretérita

DIAS (2003) obteve 7 datas para o sítio RS-S-327: Sangão através de datações radiocarbônicas em fragmentos de carvão encontrados nos níveis de cinco quadrículas: F8, 15 a 20cm – 3730+/-60 anos AP (2 sigmas = 3900 a 4250); G9, 20 a 25cm – 3940+/-40 anos AP (2 sigmas = 4480 a 4510 e 4260 a 4440); F16, 25 a 30cm – 4610+/-140 anos AP (2 sigmas = 4860 a 5610); D13, 25 a 30cm – 4160+/-100 anos AP (2 sigmas = 4420 a 4870); D13, 35 a 40cm – 4710+/-40 anos AP (2 sigmas = 5520 a 5580 e 5310 a 5480); D13, 45 a 50cm – 7390+/-40 anos AP (2 sigmas = 8150 a 8330) e; E13, 60 a 65cm – 8800+/-40 anos AP (2 sigmas = 9680 a 9930 e 10080 a 10110).

Optei por tentar estabelecer uma maior precisão cronológica para a deposição da minha amostra pretérita. Por isso, datei especificamente alguns níveis de quadrículas estudadas aqui. Os resultados são apresentados nas Tabelas 24 e 25 e Figura 83. As novas datas permitem compor um quadro cronológico mais completo para o abrigo RS-S-327: Sangão e que, de certa forma, contraria a afirmação de DIAS (2003: 147) que diz que o sítio Sangão apresenta “baixo índice de perturbação pós-deposicional”. A quadrícula F8 mostrou datas que variam 6285 a 3850 anos AP as quais se mostram sem uma sequência entre cronologia e deposição. Inversões são comumente ocasionadas por animais escavadores que alteram a sequência natural da deposição misturando os materiais entre as camadas (DIAS, 2003; 136). DIAS (2003) relata a presença de dois túneis de tatu passando entre as quadrículas E8 e F8 e provavelmente as datas e materiais da quadrícula F8 foram bastante afetados pela bioturbação.

A quadrícula E8 ficou marcada pela presença de uma data que remete a período inicial da ocupação dos índios Umbu no sul do Brasil: 13.460 anos AP (SOUZA & OKUMURA, 2018). Todas as novas datas obtidas para o sítio Sangão foram possíveis pela coleta de vários pequenos fragmentos de carvão inseridos entre sedimentos e ossos nos níveis. Para as

camadas datadas foram reunidos pedaços de carvão da seguinte forma: *i.* 26.28g para E8 - 10 a 20cm; *ii.* 11.02 g para E8 - 50 a 60cm; *iii.* 39.5g para F8 - 10 a 15cm; *iv.* 22.48g para F8 - 30 a 35cm; *v.* 14g para F8 - 45 a 50cm; *vi.* 43.95g para G8 - 10 a 15 cm e; *vii.* 33.95 para G8 - 35 a 40 cm. Mas no nível E8 - 30 a 40cm foi encontrado um único pedaço de carvão de 1.82g que só pode ser datado por espectrometria de aceleração de massa (*sensu* SANTOS *et al.*, 1999) (Anexo 10). As demais datas obtidas pela composição de pequenas porções de carvão que proporcionam uma ‘data média’ entre eles como resultado e sabendo disso é seguro dizer que os materiais da quadrícula E8 estão num pacote sedimentar do final do Holoceno médio (6218 a 5466 anos AP). Entretanto o pequeno pedaço de carvão de 12000 anos colocou um impasse: Aceitar que todo o material da quadrícula E8 fora misturado? Ou aceitar que o carvão fora movido de camadas inferiores para cima no estrado? Acabamos entendendo que esta última possibilidade seria a mais provável e assumindo que, como THULMAN (2012), partículas muito pequenas são facilmente movidas verticalmente no solo pela ação de formigas, cupins, besouros e outros pequenos invertebrados.

Para a quadrícula G8 não são relatados indícios de bioturbação e as datas do pacote sedimentar deste local (3831 a 3370 anos AP) remete ao início do Holoceno final. No material obtido do sítio RS-S-395: Deobaldino não foram encontrados carvões e a única matéria orgânica passível de datação era o colágeno presente no interior dos ossos. O radiocarbono presente no colágeno de uma composição de diversos ossos de pós-crânio de roedores indicou que os espécimes foram depositados entre 2997 e 1394 anos AP.

Mandíbulas do exótico *M. musculus* encontradas nas camadas superficiais das quadrículas G8 e C7D7 foram datadas para verificar se as datas eram contemporâneas a colonização europeia ou mais antigas, como indicava as datas dos níveis em que estavam inseridas. As datações por AMS da mistura de nove mandíbulas mostrou que teriam não mais de 70 anos.

2.4. - Discussão

2.4.1 – Riqueza atual

O estabelecimento da quantidade de espécies (riqueza) que habita uma determinada região é requisito básico para a determinação da diversidade (MORRIS *et al.*, 2014) e, consequentemente, para todas as demais análises ecológicas, avaliações de medidas protetivas para espécies e comunidades e, planejamentos de recuperação e manutenção de ecossistemas (VANE-WRIGHT *et al.*, 1991; SILVEIRA *et al.*, 2010; GOTELLI & CHAO, 2013). Regiões heterogêneas em condições físico-químicas de solo, clima e topografia podem exibir

heterogeneidade fitofisionômica e maior diversidade de espécies vegetais (LENZA *et al.*, 2015). Como consequência da heterogeneidade ambiental (clima, relevo e vegetação, principalmente), comumente em regiões de gradientes (BELL *et al.*, 2000; MOREIRA *et al.*, 2008), expressam-se maiores diversidades faunísticas. É provável que tal complexidade seja fator principal para justificar a presença de 55.3% (n=26) da riqueza de roedores do RS numa área (Figura 17) que representa apenas 1.3% do território total do Estado (Anexo 17).

O número de espécies de pequenos roedores habitantes da transição Pampa - Mata Atlântica aqui estudada (26 espécies - Tabela 13) se mostra semelhante ou superior ao observado em uma série de inventários realizado em biomas reconhecidamente megadiversos e prioritários a conservação (*e. g.* Amazônia, Mata Atlântica) e em “hotspots” de diversidade (*e. g.* Cerrado e FOD) (MYERS *et al.*, 2000; BROOKS *et al.*, 2006). Na Amazônia os inventários com maior riqueza de roedores de pequeno porte apresentaram entre 11 e 35 espécies: no Rio Juruá, AM/AC: 35 espécies (quatro esquilos, 14 equimídeos e 17 cricetídeos; PATTON *et al.*, 2000); Estado do Amapá: 26 espécies (dois esquilos, sete equimídeos e 17 cricetídeos; SILVA *et al.*, 2013); Vale do rio Jarí, entre o PA e AP: 16 espécies (LEITE, 2006); Paracou, Guiana Francesa: 17 táxons (VOSS *et al.*, 2001); RESEX Chico Mendes e ESEC Rio Acre, AC: 13 espécies (ABREU-JR *et al.*, 2016); Cabeceiras dos rios Jaurú e Cabaçal, MT: Fragmentos de floresta abrigam 13 espécies (SANTOS-FILHO *et al.*, 2012); Parque Nacional das Montanhas do Tumucumaque, AP: 11 espécies (SILVA, 2008); Saül, Guiana Francesa: 11 táxons de pequenos roedores (MAUFFREY *et al.*, 2007).

Para o Chaco, destaca-se o inventário de YAHNKE *et al.* (1998) o qual compila registros para: Defensores Del Chaco, Paraguai: 19 espécies e Teniente Enciso, Paraguay: 16 espécies. No Cerrado inventários registram entre 7 e 18 espécies de pequenos roedores: Lagoa Santa, MG: 18 táxons distintos (BORONI *et al.*, 2018); Parque Nacional da Emas, GO: 15 espécies (RODRIGUES *et al.*, 2002); Parque Nacional do Rio Doce, MG: Pelo menos 14 táxons distintos (STALLINGS *et al.*, 1991); Sudoeste da BA: 12 táxons diferentes (BONVICINO & BEZERRA, 2003); Estação Ecológica da Serra da Araras, MT: 12 espécies (SANTOS-FILHO *et al.*, 2012); Serra da Mesa, GO: Ao menos 11 táxons distintos (CARMIGNOTTO, 1999); Médio rio Araguaia, PA: 9 táxons (ROCHA *et al.*, 2011); Parque Estadual do Rio Preto, MG: com 7 espécies (LESSA & PAULA, 2014). Pouco trabalhos de inventário de pequenos roedores ainda são disponíveis para a Caatinga. Os que tive acesso são para: *i.* PARNA do Catimbau, PE: Sete espécies (GEISE *et al.*, 2010) e; *ii.* Rio Vaza-Barris SE/BA: 12 espécies (MANCINI *et al.*, 2018).

Na Mata Atlântica os inventários de riqueza dão conta de 13 a 35 espécies de roedores de pequeno porte.: Planalto Atlântico de SP: 35 espécies (ROSSI, 2011); EEB em Bananal, SP: 22 roedores (ABREU-JR., 2013); PARNA do Itatiaia, entre MG e RJ: 22 espécies (GEISE *et al.*, 2004); Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, SC: 20 espécies (CHEREM *et al.*, 2011); Parque Nacional da Serra dos Órgãos, RJ: 17 espécies (OLIFIERS *et al.*, 1996); Reserva Valle Del Cuña, Argentina: 17 espécies (CIRIGNOLI *et al.*, 2011); Rio da Várzea, RS: 17 espécies (PETERS *et al.*, 2010); Parque Estadual do Desengano, RJ: 15 espécies (MODESTO *et al.*, 2008); matriz de fragmentos FED e agroecossistemas em Venâncio Aires, RS: 15 táxons (SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2004); Reserva Florestal de Morro Grande, SP: 14 táxons (PARDINI & UMETSU, 2006); Cerro Cora, Paraguai: 14 espécies (YAHNKE *et al.*, 1998) e; matriz de FED e FOM no oeste de SC: 13 espécies (CHEREM & KAMMERS, 2008).

No Pampa levantamentos de riqueza para pequenos roedores encontram 7 a 18 espécies: Província de Buenos Aires: 18 espécies (FERNÁNDEZ *et al.*, 2012); Estação Ecológica do Taim, RS: Nove espécies (SPONCHIADO, 2011); Parque do Espinilho, RS: Sete espécies (SPONCHIADO, 2011); Matas de restinga do litoral do RS: Sete espécies (QUINTELA *et al.*, 2013).

Inventários de fauna feitos em áreas de transição entre biomas brasileiros são menos frequentes. Em área de gradiente entre formações amazônicas e de Cerrado destacam-se: LACHER & ALHO (2001) que registraram 13 espécies e ROCHA *et al.* (2011) que identificaram 14 táxons de pequenos roedores. Em transição entre Cerrado, Mata Atlântica e Amazônia forma registrados 12 espécies (CÁCERES *et al.*, 2008). Na transição entre Floresta Atlântica e Cerrado, LEMOS *et al.* (2015) registraram 11 espécies entre áreas abertas e em matas do PARNA de Jurubatiba, RJ, LESSA *et al.* (1999) identiificaram 13 táxons entre fragmentos de matas e formações abertas em Viçosa, MG e, TALAMONI *et al.* (2000) reconheceram 13 táxons no sudeste de SP.

O levantamento de riqueza feito aqui para a região leste da transição Pampa-Mata Atlantica (aliando a identificação de ossos pelotas de corujas, bibliografia e pesquisa em coleção) permitiu o registro de 26 táxons e é superado em número de espécies de roedores de pequeno porte, para os inventários do Planalto Atlântico de SP (ROSSI, 2011) e para o Rio Juruá, AM/AC (PATTON *et al.*, 2000). Contudo, ambas as áreas inventariadas foram muito maiores do que a delimitada por mim (cerca de 3700Km²). ROSSI (2011) compilou dados inéditos e registros de bibliografia para uma área com 17% do território de SP (i. e. > 400000Km²). PATTON *et al.* (2000) realizaram coletas em diversos pontos nas margens do rio

Juruá, ao longo de cerca de 1.000 Km. Sob esta perspectiva, é possível dizer que a região de estudo deste capítulo hoje abriga uma das maiores riquezas reconhecidas no Brasil para a fauna de roedores com menos de 1kg (Cricetidae + Echimyidae + Ctenomyidae + Caviinae). Apenas a riqueza obtida a partir dos egagrópilos já apresenta um resultado notável, com 16 táxons distintos, uma vez que, em compilação de uma série de trabalhos com pelotas de várias partes do mundo, HEISLER *et al.* (2016: 98) divulgaram que a maior riqueza inferida pela abordagem foi de 16 táxons.

Ao considerar também as distribuições geográficas das espécies em PATTON *et al.* (2015), é possível inferir que potencialmente ainda ocorrem na região estudada pelo menos mais nove espécies: *Guerlinguetus brasiliensis*, *Calomys tener*, *Scapteromys tumidus*, *Wilfredomys oenax*, *Phyllomys dasythryx*, *P. medius*, *P. sulinus*, *Cavia magna*, *Euryzygomatomys spinosus*. Caso estas espécies tenham suas ocorrências confirmadas em inventários futuros, a riqueza de pequenos roedores nesta região (a qual chegaria 34 espécies) poderá ser comparável a de regiões reconhecidamente megadiversas.

Os resultados na investigação da riqueza de pequenos roedores neste capítulo se devem à utilização de remanescentes presentes nos egagrópilos. Sem este material, seria possível registrar somente 20 espécies. Isto reforça novamente a importância de empregar egagrópilos para complementar de estudos de fauna (BONVICINO & BEZERRA, 2003; SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2004). O acesso a informações faunísticas utilizando egagrópilos como fonte de informações representa uma rota de pesquisa incomparavelmente menos dispendiosa em recursos financeiros, energéticos e de tempo. HEISLER *et al.* (2016) apresentam resultados de comparações entre inventários realizados com armadilhas convencionais e que utilizaram também levantamentos de riqueza através pelotas de corujas e concluíram que as aves conseguem amostragens das comunidades iguais ou superiores. Contudo, me parece importante ressaltar que o referido trabalho utiliza trabalhos com pelotas de 14 espécies de corujas diferentes, de 16 países diferentes e desenvolvidos principalmente em formações abertas. Corujas *Tyto furcata*, apesar de caçarem oportunisticamente espécies de acordo com suas abundâncias no ambiente, ainda assim, por vezes demonstram forte preferência por caçar em formações abertas (LEVEAU *et al.*, 2006; BUENO & MOTTA JUNIOR, 2008).

2.4.2 – Riqueza pretérita

Nas cavernas de Lagoa Santa/ MG foram resgatados fósseis do final do Pleistoceno e do Holoceno de 27 táxons distintos de Sigmodontinae, um Sciuridae, quatro Caviinae e nove

espécies de Echimyidae (WINGE, 1887; BORONI *et al.*, 2018). Na amostra formada Peter W. Lund foram reconhecidas muitas novas espécies e os fósseis até hoje são considerados em estudos taxonômicos e biogeográficos (*e. g.* EMMONS & VUCETICH, 1998; WEKSLER *et al.*, 2006; PARDIÑAS *et al.*, 2008, 2015). Mesmo tendo passado mais de 160 anos da descoberta do conjunto de cavernas e da recuperação dos remanescentes das faunas de mamíferos de pequeno, médio e grande porte, as amostras de Lund continuam sendo a mais diversa coleção faunística do Pleistoceno e Holoceno recuperada numa única localidade da América do Sul (Winge 1887). O Brasil ainda conta com outras jazidas fossilíferas importantes para as pesquisas da fauna de roedores (listadas na introdução deste documento), nas quais foram recuperados importantes remanescentes de 56 táxons (1 Sciuridae, 36 Cricetidae, 19 Hysthricomorpha de pequeno porte) (Anexo 18).

Outra importante coleção provém de grutas, cavernas e demais depósitos da Província de Buenos Aires, Argentina, onde já foram encontradas pelo menos 34 localidades fontes de fósseis e semifósseis de pequenos roedores do Oligoceno ao Holoceno (PARDINAS *et al.*, 2002; PARDIÑAS & TETA, 2011). Dentre estas destacam-se: Cueva Tixi: 9 espécies encontradas (MAZZANTI & QUINTANA, 1997; KERBER *et al.*, 2011); Bajo San Jose: 7 táxons (PARDIÑAS & DESCHAMPS, 1996); La Bellaca: 4 espécies (TETA *et al.*, 2004); Arroyo Seco 2: 3 táxons (GOMEZ, 1999); e Farola Monte Hermoso: onde foram encontrados os fósseis dos dois mais antigos cridetídeos sulamericanos, datados entre 5.4 to 3.5 Ma, como *Auliscomys formosus* e *Necromys bonapartei* (PARDIÑAS *et al.*, 2002). A Argentina ainda se destaca pela presença de outros sítios fossilíferos distribuídos ao longo do seu território tais como: Paraná, Entre-Rios (CIONE *et al.*, 2000); Gran Barranca, Chubut (VUCETICH & KRAMARZ, 2003; VUCETICH *et al.*, 2010); Santa Cruz Formation, Santa Cruz (ARNAL & VUCETICH, 2014); e Puesto Estancia La Costa, Patagonia (VIZCAÍNO *et al.*, 2010). Dos depósitos fossilíferos argentinos foram até o momento resgatados testemunhos de pelo menos 121 táxons de roedores de pequeno porte (54 Cricetidae e 67 Hysthricomorpha) (fontes nos Anexos 19 e 20).

Os demais sítios sulamericanos estão amplamente distribuídos no continente (PARDIÑAS *et al.*, 2002). Espécimes de diferentes táxons de Cricetidae e Hysthricomorpha de pequeno porte (Octodontidae+Echymyidae+ Ctenomyidae+Caviinae) foram encontrados da seguinte maneira: Bolívia - 20 táxons (10 Cricetidae e 10 Hysthricomorpha); Chile - 14 táxons (9 Cricetidae e 5 Hysthricomorpha); Equador - 8 táxons de cridetídeos; Peru - 8 táxons (2 Cricetidae e 6 Hysthricomorpha); Uruguai - 8 táxons (5 Cricetidae e 3 Hysthricomorpha); Venezuela - 8 táxons (6 Cricetidae e 2 Hysthricomorpha) (fontes nos Anexos 19 e 20).

Dentro deste contexto, a riqueza de pequenos roedores depositada no interior dos dois abrigos estudados ao longo dos últimos 10.000 anos foi ainda mais surpreendente. Apenas através deste trabalho foi possível reconhecer 30 táxons (22 Cricetidae, 1 Muridae e 7 Hystricomorpha) (Tabela 18). Mas aliando estes registros aos feitos também por trabalhos anteriores chega-se a pelo menos 32 táxon (Anexo 21). E, com o presente trabalho, 14 táxons foram confirmados pela primeira vez: *Bucepattersonius* sp., *Deltamys kemp*i, *Necomys lasiurus*, *Oxymycterus* cf. *quaestor*, *Oxymycterus nasutus*, *Scapteromys tumidus*, cf. *Thalpomys*, *Euryoryzomys russatus*, *Holochilus vulpinus*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes*, *Calomys laucha*, *Juliomys ossitenuis* e *Mus musculus*.

Os materiais e informações reunidos em pouco mais de 10 anos de pesquisas com microfauna de vertebrados preservada nos abrigos sob rocha do NE do RS já apresentam uma oportunidade impar para o entendimento de questões biogeográficas das espécies, relacionamentos filogenéticos e dinâmicas entre comunidades e mudanças ambientais. A coleção disponível da região é sem duvidas uma das mais ricas da AS, contudo, ainda é preciso avançar bastante na capacidade de identificar os fragmentos e dentes isolados. A maioria das medidas morfométricas (e. g. VOSS, 1991: 15) usuais utilizadas em análises discriminantes é mais difícil de ser empregada com os espécimes pretéritos, dada sua natureza fragmentária. Identificações taxonômicas dos fragmentos acabam demandando um conhecimento profundo sobre variação interespecífica mas também sobre variação intraespecífica e variação ontogenética. Estes só podem ser adquiridos com muito tempo e a análise conjunta do maior número possível de espécimes, pretéritos e atuais. Portanto, integrar cada vez mais o conhecimento sobre a morfologia dos táxons representados em amostras de fragmentos me parece fundamental. E, nesse sentido, acredito que abordagens investigativas como a morfometria geométrica (para comparações dos fragmentos e dentes isolados pretéritos com espécimes atuais) e análises genéticas de DNA antigo deverão ser de imensa ajuda.

DIAS (2003) identificou 51 abrigos sob rocha apenas no vale dos sinos. Destes, em apenas 18 foram realizadas escavações ou prospecções (RS-S-): 264 (Toca do Sino), 265 (Campestre I), 284 (Carvalho), 285 (Passo da Forquilha I), 287 (Ps. da Forquilha II), 288 (Ps. da Forquilha III), 289 (Monte Serrat I), 290 (Monte Serrat II), 327 (Sangão), 337 (Monjolo), 358 (Toca Grande), 359 (Aterrado), 360 (Marinbomdo), 361 (Mato da Toca), 395 (Deobaldino Marques), 417 (Dirceu Oliveira), 418 (Petroglifo) e 419 (Jair Oliveira). Neste cenário, me parece que ainda muito há de ser descoberto e toda a região de afloramentos do

arenito Botucatu representa uma oportunidade para acessarmos o passado do homem, fauna e ambiente.

2.4.3 – Contribuição das corujas como formadoras de amostras de fauna

As corujas Tytonidae podem ser consideradas entre os animais nativos mais úteis para os homens por controlar de maneira muito eficiente as populações de roedores e, conseqüentemente, amenizar os danos a saúde pública e prejuízo econômicos que estes podem ocasionar (MAGRINI & FACURE, 2008; KAN et al., 2014). Além disso, as potencialidades do estudo e coleção de espécimes obtidos por corujas ainda não parecem devidamente exploradas no Brasil. Entre as importâncias de coletar, identificar e compor coleções de fragmentos de pelotas estão: *i*. Aumentar o número de amostras de espécies raras e de difícil captura por métodos convencionais [*e. g.* *Holochilus “brasiliensis”* (SCHEIBLER & CHRISTOFF, 2007); *Pseudoryzomys simplex* (PARDIÑAS et al., 2004)]; *ii*. Aumentar a possibilidade do registro de novas ocorrências e expansões de distribuição, conseqüentemente, ajudar no entendimento das demandas ecológicas das espécies predadas (PETERS et al., 2013); *iii*. Possibilitar avaliação de mudanças na estrutura das comunidades mediante ao acompanhamento continuado (*e. g.* LYMAN & LYMAN, 2003; PEÑA et al., 2003) e; *iv*. Servir de fonte para acesso de material genético (TABERLET & FUMAGALLI, 1996; ROCHA et al., 2015). Por tudo isso, é de se lamentar que estas aves ainda sejam perseguidas na região estudada sob justificativas de crenças pessoais ou simplesmente porque “fazem sujeira”. Medidas simples para manter a harmonia na convivência entre aves e humanos aliada ao esclarecimento da população sobre os benefícios dos serviços ambientais que as corujas prestam tem mostrado uma série de benefícios a sociedade em diversos países (MEYROM et al., 2009; PAZ et al., 2013; WENDT & JONHSON, 2017).

Neste capítulo explorei um outro legado da atividade de corujas: a composição de depósitos ósseos no interior de formações rochosas as quais funcionam como ‘cápsulas do tempo’ para o acesso de informações ecológicas no passado (ANDREWS, 1990). TERRY (2004) encontrou padrões em deposições de corujas (como “*predator-specific signatures*”) analisando características dos ossos, na tafonomia dos regurgitos e na dispersão pós-deposicional dos ossos das presas e verificou que a distribuição dos ossos apresenta um padrão bimodal onde os ossos mais densos são frequentes numa zona interior e ossos mais leves ou muito fragmentados são mais frequentes em zona exterior e que as frequências de

fragmentação aumentam a medida que as pelotas se desmancham e os ossos se tornam dispersos.

As escavações que resgataram as amostras estudadas seguiam critérios arqueológicos e não visavam investigar a origem da formação do depósito ósseo, sendo assim, não é possível confirmar a primeira conclusão de TERRY (2004). Por outro lado, uma aproximação pode ser feita devido as características do sítio Deobaldino, da posição das quadrículas escavadas e das frequências de ossos fragmentados entre as quadrículas. Apesar de atualmente não haver qualquer indício da utilização do sítio por corujas ou outro predador isso facilmente pode ser atribuído a constante presença de humanos e animais domésticos nas proximidades. Mas chama a atenção a presença de uma grande toca logo acima de onde foi escavado a quadrícula C7D7 e onde as maiores concentrações ósseas foram encontradas. Em uma situação pretérita, com uma cobertura florestal mais densa a ponto de tornar o abrigo mais sombreado e protegido de chuvas e ventos, a configuração erosiva logo acima da C7D7 seria o local ideal até para nidificação de corujas *Titonidae* (TAYLOR, 1994; *pers. obs.*). Sendo assim, o local da C7D7 estaria na zona interna da deposição dos egagrópilos e as regiões no entorno, segundo TERRY (2004), deveriam apresentar maiores frequências de ossos quebrados e/ou estruturas leves. E, isto é verificado com a análise do material procedente da quadrícula C3. Esta não poderia receber pelotas por queda direta por estar próximo da parede do abrigo onde existe uma proeminência rochosa que se inclina sobre ela. Qualquer material depositado no local da C3 deveria ser transportado horizontalmente no chão do abrigo. Mais ainda, justamente como indicado por TERRY (2004), C3 mostrou característica de pertencer a zona externa de deposição com maior frequência de estruturas leves e suscetíveis ao transporte. As características internas do sítio Sangão não puderam ser conferidas mas observando a composição das amostras (*i. e.* frequência de ossos preservados, frequência de tamanho dos ossos, frequência de quebra e frequência de presas noturnas) pude verificar valores muito semelhantes que permitem sugerir que em ambos os sítios o agente formador deve ter sido o mesmo.

Num segundo momento, tentei refutar a hipótese de os depósitos terem sido feitos por corujas *Tytonidae* e para isto busquei formar uma amostra de referência atual e local para comparar com características vistas nas amostras pretéritas. A primeira ação seria definir o tamanho máximo das presas de *T. furcata*. Encontrar qualquer osso de roedor inteiro, de espécie noturna, que não apresentasse sinais de processamento humano e que indicasse que o indivíduo possuía mais de 300g (GLUE, 1974) falsearia imediatamente a hipótese de um só

agente formador. Contudo, todos os espécimes encontrados nas amostras se mostraram condizentes com a hipótese de predação por *Tyto* spp.

Portanto, até então, as informações obtidas por análises diretas das amostras não puderam refutar a hipótese da ação de corujas na formação da amostra. Somando a isto, os dados ecológicos de *T. furcata* indicam esta como a espécie mais provável por ter depositado os ossos no interior dos sítios. Contudo, é preciso considerar também a participação da *Bubo virginianus*. Trata-se de uma coruja de maior porte (entre 1.380 e 1.800 g) e que também preda predominantemente pequenos mamíferos (DUKE *et al.*, 1973; MARTI & KOCHERT, 1996). Esta coruja é capaz de capturar presas com massas entre 2 e 1800g (CROMRICH *et al.*, 2002) e no RS há registro de um crânio de um jovem de *Lepus europaeus* inserido numa de suas pelotas (PETERS *et al.*, 2009). Como o presenciado no sítio Sangão, costumam utilizar galhos de árvores para descanso e para construção de seus ninhos, mas também podem fazer ninhos em bordas de penhascos (CORNELL LAB, 2015). Caçam principalmente a noite e, em algumas regiões da América do Norte, podem continuar em atividade pela manhã (CORNELL LAB, 2015). Mesmo maior, *B. virginianus* possui uma área de caça menor do que o registrado para *Tyto*: 11,15Km² e 32,17Km², respectivamente (BENNETT & BLOOM, 2005; DEVKAR, 2009).

Um ponto que não pode ser esclarecido diz respeito a participação de humanos na composição das deposições ósseas. Sob um ponto de vista energético, despender tempo na caça de roedores não parece vantajoso, contudo, mesmo pequenos roedores vêm sendo relatados como item suplementar na dieta de povos indígenas (SHAFFER, 1992; HENSHILWOOD, 1997; ANDRADE & BOSCHÍN, 2015). MEDINA *et al.* (2011) verificou que espécies entre 200 e 700g de Caviidae e Ctenomyidae (de atividade diurna) eram regularmente caçados e consumidos por índios patagônicos e, isto podia ser inferido pela frequência de mandíbulas e partes de crânio com marcas de corte e sinais de alteração térmica (principalmente em porções distais do esqueleto apendicular). Comparando-se ao total de táxons identificados, uma frequência pouco maior de ossos do crânio de *Cavia* sp. mostraram-se queimados totalmente ou parcialmente. Em nenhum foi encontrado marcas de corte. Outras seis espécies grandes, mas que ainda assim teriam um tamanho não restritivo a captura por *T. furcata* (*i. e.* *Clyomys* sp. *S. angouya*, *H. vulpinus*, *Kunsia* sp., *Phyllomys* sp. e *D. fossor*), também apresentaram um número pouco mais elevado de ossos queimados. Mesmo a soma da frequência de ossos queimados dos sete maiores representantes do registro é maior do que a frequência de peças queimadas de todos os demais táxons de espécies muito pequenas. Em

meu entendimento, com as abordagens realizadas não foi possível diferenciar a configuração encontrada nas amostras do que haver-se-ia de esperar como resultado da construção de fogueiras sobre (ou próximas) dos depósitos ou, até mesmo, do uso de egagrópilos secos como combustível. As altas temperaturas alteram a composição óssea e a resistência ao remover umidade e desnaturar moléculas orgânicas como o colágeno (STINER *et al.*, 1995; KALSBECK & RICHTER, 2006). Assim, quanto menor a estrutura, menor sua resistência ao aumento de temperaturas, mais fragilizada torna-se após um evento de queima e mais suscetível torna-se ao desaparecimento após a sedimentação. Neste contexto onde muitos vieses são possíveis, a “sobrevivência” diferencial de alguns ossos queimados estaria relacionada apenas a resistência inerente ao tamanho maior em relação aos demais, as quais, em maior parte, devem ter desaparecido após eventos de queima. Como resultado disso, uma configuração das abundâncias semelhante a obtida na Figura 82 seria esperada, onde as frequências de ossos queimados dos táxons diminuiriam a medida que o porte dos táxons também diminui.

Em favor da hipótese do consumo de roedores por índios Umbu existe o fato da maior abundância de *Cavia* sp. do depósito pretérito e a diferença de períodos de atividade entre presas e predador. Na amostra atual e em outras publicações (*e. g.* LEVEAU *et al.*, 2006; LEMOS *et al.*, 2015; MANCINI *et al.*, 2018) indivíduos de *Cavia* se mostram como presas eventuais. Porém, estiveram bem representadas nos contextos arqueológicos indicando depósito por um predador diurno. Por outro lado, o uso deste argumento para defender a presença de *Cavia* na dieta indígena é insuficiente quando se constata que *Tyto* pode eventualmente assumir um comportamento de caça mais matutino ou crepuscular (BUNN, 1969; DEVKAR, 2009) podendo então preda presas maiores e diurnas como *Cavia* e *Ctenomys*. Fragmentos de *D. fossor* também estiveram bem representados, mas por se tratar de uma espécie extinta, não há informações sobre o seu provável período de atividade. O gênero *Dicolpomys* é alocado como grupo irmão de *Euryzygomatomys* e *Clyomys* (VERZI *et al.*, 2013) sendo primeira noturna e a segunda mais ativa durante o dia (BONVICINO & BEZERRA, 2015; MARINHO-FILHO, 2016).

Por todo o relatado e até que novas informações possam ser obtidas, não é possível confirmar que os índios Umbu incorporavam pequenos roedores em suas dietas. Por outro lado, os indícios de que corujas Tytonidae foram os principais agentes na formação dos depósitos parecem mais consistentes. Assim, é razoável assumir que as espécies presentes nas amostras foram capturados (pelo menos em maior parte) dentro de um território de cerca de

32km² no entorno dos sítios, território este que é o mais amplo conhecido para atuais *T. furcata* (DEVKAR, 2009).

2.4.4 – Considerações finais

Procurei neste capítulo também testar a eficiência das corujas como “amostradoras” do ambiente. ANDREWS (1990) alerta que inferências diretas entre a composição de espécies na dieta não reflete a real diversidade das áreas onde as corujas caçam porque estas deverão sub-amostrar as espécies diurnas, irão priorizar a captura por espécies dentro de uma amplitude de tamanho corporal específica e as espécies possuem preferências por caçar em certos tipos de ambientes e até mesmo se adaptam para caçar prioritariamente algumas espécies.

Dessa forma, procurei uma abordagem possível para utilizar as espécies representadas nos depósitos ósseos também como bioindicadores. Não sendo recomendados para aferir as estruturas das paleocomunidades ANDREWS (1990), busquei investigar a possibilidade de utilizar as amostras para também ajudar a descrever paisagens e fitofisionomias do passado e, consequentemente, aferir condições paleoclimáticas. Dentro da abordagem metodológica que propus obtive resultados bastante interessantes os quais mostram que mudanças na paisagem (*i. e.* na área de cobertura de formações florísticas/ambientes) tem correlação direta com mudanças na representatividade ambiental representada pelos táxons predados. Ou seja, se um ambiente X se faz predominantemente presente na área coruja 1, mas possui menor relevância territorial na área da coruja 2 é possível inferir que presas habitantes do ambiente X estarão melhor representadas na dieta da coruja 1. Porém, isso não é o mesmo que afirmar que as diferentes abundâncias das presas que habitarem os ambientes X, Y e Z estão refletindo na mesma medida as áreas que os ambientes X, Y e Z ocupam nos territórios das corujas. Variações no tamanho de ambientes preferenciais das corujas das corujas (*i.e.* ou com grande densidade de presas, ou que oferecem melhor oportunidade de captura de presas maiores) afetam com maior intensidade as abundâncias de presas associadas àqueles ambientes preferenciais. Por exemplo, na área da coruja 1, sendo o ambiente X predominante e o ambiente Y muito reduzido mas preferencial, é possível que as abundâncias de presas associadas a X e Y sejam equivalentes na dieta da coruja 1. Por outro lado, na área da coruja 2, havendo uma pequena redução na cobertura do ambiente X para que Y ganhe um pouco mais de espaço é possível inferir que na dieta da coruja 2 as presas que habitam o ambiente Y serão mais abundantes que as presas do ambiente X. Nesta situação a preferência da predadora determina a magnitude da variação. Em suma, a partir da variação das abundâncias das presas e conhecendo os ambientes que elas ocupam na paisagem, é possível detectar

avanços e retrações dos ambientes dentro dos territórios de caça das corujas. Contudo, inferir a importância territorial dos ambientes (i. e. reconstruir a paisagem) exige conhecer as preferências de caça do predador.

O resultados obtidos a partir das análises de correlação entre abundância de presas *versus* cobertura de solo nas áreas de caça de *T. furcata* e, principalmente, as interpretações feitas a respeito comportamento de predação serão aplicadas agora no Capítulo 3. A partir do conhecimento das exigências ecológicas das espécies predadas ao longo do Holoceno e com melhor entendimento dos “critérios” usados pelos agentes coletores tento dar mais uma camada interpretativa para testar hipóteses de evolução paleoambiental e, eventualmente, acrescentar detalhes nessas histórias que outras abordagens não sejam capazes de detectar.

3 PÓLEN, ISÓTOPOS E RATOS: TRÊS ABORDAGENS PARA INVESTIGAR AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NO SUL DO BRASIL

Resumo

Neste capítulo integro informações isotópicas (Capítulo 1) e os dados relativos a mudanças nas comunidades de roedores ao longo do Holoceno (Capítulo 2) com informações paleoambientais inferidas a partir da re-organização e novas análises de uma base de dados de polínicos no mesmo contexto dos abrigos sob rocha. Integrando as interpretações feitas a partir das mudanças nos sinais isotópicos e na representatividade de ambientes inferida pela abundância de espécies de roedores e de plantas tive por objetivo compreender como clima, fauna e flora evoluíram em interação ao longo dos últimos 6.000 anos no nordeste do RS. Em grande parte foi possível verificar concordâncias entre o que cada proxy (paleoregistros, *i. e.* isótopos estáveis na matéria orgânica do solo, frequências de táxons de roedores dos depósitos ósseos e frequências de espécies de plantas representadas no registro polínico) sugeria a respeito do clima e das mudanças na vegetação. De maneira geral, para os últimos 6.000 anos das terras baixas no nordeste do RS, é possível inferir que: *i.* Ambientes abertos e bem drenados estiveram sempre bem representados; *ii.* áreas abertas úmidas ocupavam, entre 6.000 e 4.000 anos AP, territórios bastante mais amplos do que é visto atualmente; *iii.* A maior riqueza e registros de táxons que hoje só ocorrem em formações abertas e úmidas da diagonal seca sulamericana aliada ao registro de *Blastocerus dichotomus* em sítios arqueológicos e formando população relictual próximo a área de estudo, sugerem que àquelas amplas áreas úmidas e o clima do Holoceno médio apresentariam forte semelhança ao que é visto hoje no Pantanal; *iv.* Amplas áreas abertas úmidas poderiam ser mantidas pela contribuição de rios que coletariam grandes volumes de chuvas em calhas e vales no Planalto e conduziriam a água para as planícies de alagamentos que estão sob o paralelo 30 no RS; *v.* Entre 6.200 e 3.400 anos AP a diversidade de roedores de matas é baixa e os polens de espécies florestais são pouco abundantes indicando que formações associadas a Mata Atlântica deveriam ainda ser modestas no final do Holoceno médio; *vi.* áreas abertas úmidas passam gradativamente a diminuir após 4000 anos, sobretudo no último milênio, determinando a extinção de espécies de roedores associados a este ambiente; *vii.* Após 4.000 anos AP formações florestais passam a substituir as áreas abertas úmidas na paisagem e entre 3.000 e 1.400 a riqueza de espécies florestais pela primeira vez supera a de formações abertas secas e a de formações abertas úmidas. As minhas interpretações a respeito das mudanças paleoambientais no NE do RS parecem dialogar bem com outras interpretações feitas em trabalhos polínicos com amostras de turfeiras da região. Pequenas variações na cronologia dos eventos são consideradas normais e inerentes ao fatores locais. Contudo, elementos que sugerem forte relevância de áreas úmidas no cenário paleoambiental na região não vinham sendo detectados ou ressaltados em trabalhos polínicos anteriores.

Palavras-chave: Proxy paleoambiental; Paleocomunidades de roedores; Holoceno médio e final; Áreas abertas e úmidas do sul; Transição Pampa - Mata Atlântica.

Abstract

In this chapter I integrate isotopic information (Chapter 1) and the data related to changes in rodent communities throughout the Holocene (Chapter 2) with paleoenvironmental information inferred from reorganization and new analysis of a pollen database in the same rock shelters context. Integrating interpretations made from changes in isotopic signal and environments representativeness inferred by the abundance of rodent species and plants I aimed to understanding how climate, fauna and flora evolved in interaction during the last 6.000 years in the northeastern of Rio Grande do Sul state. My results suggests a high concordance between each proxy (paleorecord, *i.e.*, stable isotopes of soil organic matter, frequency of rodent taxa and plant species represented in the pollinic record). Generally, for the last 6.000 years on the lowlands of northeastern Rio Grande do Sul, it is possible to infer that: *i.* Well drained and open environments were always well represented; *ii.* Open and moist areas occupied, between 6.000 and 4.000 years BP, wider spaces than presently; *iii.* The greatest diversity that occurs only nowadays in open and moist areas of the south american dry diagonal along with the presence of *Blastocerus dichotomus* in archaeological sites and in a relictual population near the study site, suggest that the open moist areas during the mid Holocene climate would show strong resemblance to what is seen today in Pantanal; *iv.* Wide open and moist areas could be maintained by the contribution of rivers that would collect a great amount of the rain on the slopes of Serra Geral and discharge it into the valleys in the plateau and would conduct the water to flood plains that lay underneath the parallel 30 at the RS state; *v.* Between 6.200 and 3.400 years BC the diversity of forest rodents is low and the pollen of forest plants are little abundant showing that formations associated with the Atlantic Rainforest should still be modest by the time of mid Holocene; *iv.* Open moist areas start to slowly decay after 4.000 years BP, mainly in the last millennium, assuring the extinction of rodent species linked to this environment; *vii.* After 4.000 years BP forest formations begin to substitute open moist areas in the landscape and between 3.000 and 1.400 years BP the richness of forest species overtakes for the first time those from the open dry areas and open moist areas. My interpretations regarding paleoenvironmental changes in the northeastern of RS state seem to work well with other interpretations made by pollinic studies with samples from bogs and swamps on this region. Small variations in the chronology of the events are considered normal and intrinsic to local factors. Nonetheless, elements that suggest strong relevance of moist areas in the paleoenvironmental scenario in the region had not been detected or taken in account by previous pollen studies.

Keywords: Paleoenvironmental proxy; Paleocommunity of rodents; Middle and late Holocene; Southern open and wet areas; Pampa - Atlantic Rain Forest transition.

3.1 – Introdução

Fatores climáticos lentamente modelam, direta e indiretamente, a paisagem e os seres vivos. Reflexos das mudanças nas temperaturas médias, regimes pluviométricos e sistemas atmosféricos, por exemplo, vem sendo identificados e relatados independentemente por diversos ramos da ciência [*e. g.* geoquímica (RUBINIĆ *et al.*, 2015), sedimentologia (MARTIN *et al.*, 1993), espeleologia (CALAFORRA *et al.*, 2008; CHENG *et al.*, 2013), glaciologia (ANDERSEN *et al.*, 2004), oceanografia (MORNER, 1995), antracologia (SCHEEL-YBERT *et al.*, 2003)]. No Brasil a palinologia em especial tem se mostrado referência na investigação da história paleoclimática a partir do estudo da evolução na composição florística dos biomas: Amazônia (*e. g.* LEDRU *et al.*, 2001; ABSY *et al.*, 2014), Pantanal (*e. g.* BECKER *et al.*, 2017), Cerrado (*e. g.* FERRAZ-VICENTINI & SALGADO-LABOURIAU, 1996; CASSINO *et al.*, 2015), Caatinga (*e. g.* MEDEIROS *et al.*, 2018), Mata Atlântica (*e. g.* LEDRU *et al.*, 2009; PESSENDA *et al.*, 2009) e Pampa (*e. g.* EVALDT *et al.*, 2014).

De forma análoga aos depósitos polínicos, conjuntos de fósseis e de semifósseis de pequenos vertebrados tem se mostrado valiosos para compreender aspectos paleoecológicos de várias regiões do mundo e, a partir destes, ajudar a entender o desenvolvimento de fatores climáticos [África (*e. g.* AVERY, 1982, 1988; THACKERAY, 1987; STOETZEL *et al.*, 2011), Europa (*e. g.* CHALINE, 1977; VIGNE & VALLADAS, 1996; HOLM & SVENNING, 2014; SOCHA, 2014; ROYER *et al.*, 2016), Ásia (*e. g.* KERSTEN, 1992; PATNAIK *et al.*, 2008; MEIJER, 2014), Oceania (*e. g.* JANKOWSKI *et al.*, 2016), América do Norte (*e. g.* DENNISTON *et al.*, 1999; BLOIS *et al.*, 2010; BARNOSKY *et al.*, 2011), América Central (*e. g.* CRUZ *et al.*, 2016). A América do Sul possui um notável conjunto de depósitos fossilíferos de pequenos vertebrados (PARDIÑAS *et al.*, 2002) os quais passaram a ser utilizados como bioindicadores no final dos anos 70 (*e. g.* CIONE, 1978; TONNI & FIDALGO, 1978) e difundiram-se a no final da década de 80 e início de 90 (*e. g.* TONNI *et al.*, 1988; SIMONETTI, 1989; PARDIÑAS & LEZCANO, 1995; PARDIÑAS & DESCHAMPS, 1996). Apesar da extensão territorial, no Brasil ainda poucos depósitos de pequenos vertebrados foram descobertos (ver Introdução do documento) e, entre estes, em poucos foi possível recuperar uma cronologia de deposição que permitesse associar os dados ecológicos das espécies a interpretações paleoclimáticas e paleoambientais. Devido a estas dificuldades, apenas no século XXI pesquisas voltadas a investigação dos desenvolvimentos do clima e ambiente no Brasil tem considerado também nas suas interpretações os dados ecológicos dos grupos mais diversos da fauna encontrados em jazigos fossilíferos (HADLER *et al.*, 2013)

A abordagem multidisciplinar é a melhor forma de estudo do paleoambiente e para o entendimento da sua evolução (ANDREWS, 1990; STAHL, 1996; QUATTROCCHIO *et al.* 2008; VOGLINO & PARDIÑAS, 2005). Contudo, é preciso conhecer minimamente as virtudes e fragilidades das abordagens. A utilização de remanescentes da fauna como fonte de informações paleoambientais exige a identificação de processos tafonômicos e a identificação do agente formador do depósito ósseo (FERNÁNDEZ-JALVO *et al.*, 2016). No capítulo anterior abordei a utilização de diferentes ambientes, como fontes de recursos, por *Tyto furcata* que vivem hoje na região dos sítios arqueológicos RS-S-327: Sangão e RS-S-395: Deobaldino Marques. Para amostras semifósseis resgatadas desses sítios, verifiquei que as massas dos indivíduos, a integridade das partes ósseas e, as características das deposições e dos contextos dos abrigos indicou que foram também corujas Tytonidae as agentes formadoras principais dos depósitos. Por fim, verifiquei também que *T. furcata* realiza uma excelente amostragem dos ambientes que integram sua área de caça onde: *i.* amostram tanto formações fechadas quanto abertas; e; *ii.* mudanças na composição da cobertura do solo geram mudanças diretamente correlacionadas nas abundâncias dos ambientes representados pelas presas. Em contraponto, as predadoras certamente impossibilitam interpretações que se propõem relacionar de maneira direta, em reconstruções paleoambientais, as abundâncias das presas com a representatividade dos ambientes em cenários hipotéticos. As corujas mostram preferência por caçar em áreas abertas e identificam locais com maiores densidades populacionais de presas (ou onde são mais fáceis de capturar), passando estes locais a ter maior importância na sua alimentação independente da representatividade que a área possui no ambiente. Em outras palavras, é fundamental conhecer a ecologia populacional das presas, o comportamento de caça do predador e dispor de dados de outros paleoregistros (*proxies*) para a formação de hipóteses mais robustas em reconstruções paleoclimáticas e paleoambientais (FERNÁNDEZ-JALVO *et al.*, 2016; GIFFORD-GONZALEZ, 2018: 263).

Neste capítulo reúno dados de três *proxies* disponíveis para a região do alto rio dos Sinos. O primeiro foi abordado no Capítulo 1: composição isotópica do solo. O segundo estudado no capítulo anterior: depósito ósseo de pequenos roedores de dois abrigos sob rocha. E neste, re-organizo uma base de dados polínica com fim que esta apresente padrões mais claros relacionados as expansões e retrações de alguns ambientes. O objetivo é apresentar de forma integrada os resultados das variações do estudo das três fontes de dados e discuti-las dentro de um cenário de mudanças no clima e fitofisionomias para o NE do RS, já estabelecidos por outros trabalhos polínicos.

3.2 – Material e Métodos

3.2.a – Área de estudos

Mantenho o foco na região nordeste do Rio Grande do Sul mas neste capítulo abrangendo também áreas a oeste, nos deltas dos rios Taquari, Jacuí e Caí em terras altas do Planalto (Figura 84).

3.2.b – Referencial faunístico

Utilizo a base de dados de roedores da amostra pretérita obtidas nos abrigos sob rocha RS-S-327: Sangão e RS-S-395: Deobaldino Marques e identificadas no capítulos anterior. Optei por não considerar neste capítulo a composição taxonômica obtida na quadrícula F8 do abrigo Sangão devido esta apresentar pouca definição na sua cronologia, provavelmente devido a bioturbação.

Sendo assim, considereei como referencial para as comunidades faunísticas no tempo as amostras pretéritas das quadrículas: E8 (6218 a 5466 anos AP); G8 (3831 a 3370 anos AP) e; C3 + C7D7 (2997 a 1394 anos AP) (Figura 83).

3.2.c – Referencial florístico

MACEDO (2009) trabalhou em uma turfeira localizado no município de Santo Antônio da Patrulha (29°44'45''S, 50°32'56''O, altitude 37 m) distante a apenas 3.2 Km a NE do abrigo Sangão e a 6.3 Km a NO do abrigo Deobaldino. Neste trabalho o autor realizou sondagem entre 13 e 115 cm de profundidade com coleta de material controlada a cada 3 cm (35 camadas) e obteve uma amostra com 95 palinomorfos sendo: 18 Fungi; 4 Algae; 1 *Incertae sedis*; 3 Bryophyta; 10 Pteridophyta; 4 Gimnospermas; 55 Angiospermas. Os grupos taxonômicos identificados foram classificados como: *i.* vegetação de banhado; *ii.* fragmentos florestais; *iii.* componentes epífitos; *iv.* pteridófitos de interior de mata; *v.* elementos herbáceos de borda de mata; *vi.* pteridófitos de borda de mata.

MACEDO (2009) ainda obtem três datações por AMS: - 4730 ± 50 anos AP para 115 cm; - 4245 ± 25 anos A.P para 55cm e; - 107.03 ± 50 anos A.P para 13 cm de profundidade. Sua análise de agrupamento considerando a composição da amostra (CONISS) permitiu ainda o reconhecimento de cinco fases onde centra suas interpretações e descrições das mudanças paleoclimáticas: SAP-I (5461-5443 anos AP); SAP-II (5443-5402 anos AP); SAP-III (5402-4955 anos AP); SAP-IV (4955-4402 anos AP) e; SAP-V (4402-137 anos AP).

A riqueza taxonômica dos palinomorfos, a proximidade da fonte de informação, a relativa contemporaneidade dos dados palinológicos com os dados de fauna e a organização e

didatismo na apresentação dos dados foram determinantes da escolha da base de MACEDO (2009) como um referencial direto da composição fitofisionômica e, como um proxy local das condições climáticas das planícies do ARS. Portanto, digitalizei totalmente os dados brutos (em Microsoft® Excel) do autor para integrá-los em novas análises.

3.2.d – Referencial isotópico

Utilizo as informações isotópicas obtidas através do solo coleta realizada no ponto D (29°37'51"S, 50°29'37"O, altitude 30 m) (Figuras 4 e 10). Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e a datação radiocarbônica das camadas foram apresentados na Tabela 3 onde foi estabelecido quatro marcos na variação isotópica no tempo: Mistura entre plantas C3 e C4 (8814 a 8644 anos AP); Predominância de C4 (7157 a 6944 anos AP); Predominância de C3 (5591 a 5439 anos AP) e; Estabelecimento de condições atuais (522 a 465 anos AP).

As interpretações das oscilações isotópicas seguem PESSENDA *et al.* (2005) onde $\delta^{13}\text{C}$ da matéria orgânica proveniente de plantas C3 pode oscilar entre -32 a -22‰ enquanto que esses valores estando entre -17 e -9‰ são interpretados como provenientes de plantas C4. Valores entre o intervalo -22 e -17 ‰ são considerados como resultado de um ambiente de mistura de plantas C3 e C4. Aqui as interpretações dos isótopos feitas no Capítulo 1 serão consideradas novamente para avaliar o contexto climático que gerou mudanças nas comunidades de roedores representadas na amostras utilizadas como ‘referencial faunístico’ e na composição florística local representada na amostra utilizada como ‘referencial florístico’.

3.2.e – Categorização dos táxons de roedores em grupos ambientais

Como apresentado no capítulo anterior (item 2.2.o), organizei uma lista analítica associando táxons de roedores a ambientes onde foram registrados / capturados (Tabela 7). A partir desta compilação bibliográfica foi possível entender quais os ambientes onde os táxons ocorrem com mais frequência e grau de sobreposição de suas distribuições geográficas a biomas predominantemente abertos (*i. e.* Pampa e Cerrado) ou predominantemente florestados (*i. e.* Mata Atlântica).

Com estas informações agrupei também os táxons das amostras pretéritas em três grupos que sintetizam bastante as demandas ecológicas mas que possibilitam um ponto de partida para interpretar como mudanças no clima e na paisagem causam oscilações nas comunidades de pequenos roedores. Os grupos foram os seguintes:

- Áreas abertas: Reúne espécies que ocorrem com frequência em paisagens abertas sem a exigência de alta umidade do solo ou da presença de cursos ou corpos d’água. Ou

ainda, que possuem maior parte das suas áreas de distribuição (*sensu* PATTON *et al.*, 2015) sobrepostas as áreas de biomas predominante abertos. Portanto, reúno neste grupo *Akodon azarae*, *Cavia aperea*, *C. magna*, *Calomys laucha*, *Clyomys* sp., *Ctenomys* sp., *Dicolpomys fossor*, *Necromys lasiurus*, *N. cf. obscurus*, *Oligoryzomys flavescens* e *cf. Thalpomys*.

- Áreas abertas úmidas: Reúne espécies que dependem ou são com mais frequência capturados em ambientes enxarcados ou alagados em meio a densa cobertura de gramíneas. Reúno neste grupo *Deltamys kempi*, *Holochilus vulpinus*, *Kunsia* sp. *Oxymycterus nasutus*, *Pseudoryzomys simplex* e *Scapteromys tumidus*.

- Florestas: Reúne espécies que ocorrem com maior frequência em áreas arborizadas e com cobertura de dossel e/ ou possuem maior parte das suas áreas de distribuição (*sensu* PATTON *et al.*, 2015) sobreposta a área do bioma florestal Mata Atlântica. Mesmo podendo as espécies aqui agrupadas ocorrer em áreas abertas úmidas, em bordas ou próximo a lavouras, são registrados em menor frequência nestes ambientes. Reúno neste grupo *Akodon* sp. (exceto *A. azarae*), *Bibimys* sp., *Brucepattersonius* sp., *Delomys* sp., *Euryoryzomys russatus*, *Euryzygomatomys* sp., *Juliomys ossitenuis*, *Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oxymycterus* cf. *quaestor*, *Phyllomys* sp., *Sooretamys angouya* e *Wilfredomys oenax*.

As abundâncias relativas dos táxons dentro dos grupos ambientais foi calculada em cada um dos três períodos (E8, G8 e C3+C7D7) pela fórmula:

$$Fr = (n_{\text{taxon}} / N_{\text{taxa}}) * 100$$

onde,

n_{taxon} = Somatório do MNI de um táxon e;

N_{taxa} = Somatório do MNI de todos os táxons de um período.

3.2.f – Categorização dos táxons de palinórfos em grupos ambientais

Revisei e atualizei a nomenclatura das plantas identificadas em MACEDO (2009) utilizando bases de dados on-line, como o Catalogue of Life (<http://www.catalogueoflife.org/col/details/species>), Flora Digital (<http://www.ufrgs.br/fitoecologia/florars/>) e Flora do Brasil (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/PrincipalUC/PrincipalUC.do#CondicaoTaxonCP>). Após revisão, pesquisei também sobre os aspectos ecológicos das espécies vegetais representadas pelos 95 palinórfos reconhecidos nas mesmas bases citadas e em BAUERMANN (2003). Neste processo, pude reconhecer os ambientes de 55 táxons e a partir daí

procurei fazer algo semelhante ao aplicado aos roedores, classificando os grupos taxonômicos vegetais em categorias ambientais com as quais possuem mais estreita relação. Optei por manter quatro categorias ambientais para agrupar espécies que predominam nos referidos ambientes:

- Áreas abertas e secas: Reúne espécies com ocorrência em campos, estepes, savanas e demais denominações aplicadas a ambientes com solos bem drenados, dominados por gramíneas e herbáceas e cuja a cobertura arbustiva e arbórea é inexistente ou escassa.

- Áreas úmidas abertas: Reúne espécies que dependem de ambientes com pouca ou nenhuma cobertura arbórea e muito úmidos a alagados. Portanto, prosperam em campos úmidos, várzeas, charcos, pântanos, banhados e imediações de corpos d'água.

- Florestas estacionais/bordas e sucessionais: Reúne espécies associadas as florestas estacionais (FED e FOD) em seu interior ou nas suas transições com ambientes abertos. Inclui também plantas que ocorrem em matas secas e baixas reconhecidas como formações de estágios iniciais de sucessão, capoeiras e restingas.

- Florestas úmidas: Agrupa espécies associadas as florestas ombrófilas (FOD e FOM) e que prosperam em ambientes úmidos e sombreados do interior dessas formações.

Os agrupamentos podem ser conferidos na Tabela 26.

3.2.g – Padronizações

Hipóteses sobre a relação entre aumento ou diminuição da abundância com crescimento/avanço ou redução/regressão das áreas de cada tipo de vegetação são comuns em estudos palinológicos (*e.g.* BEHLING, 2002; QUATROCCHIO *et al.*, 2008). Obviamente, muitos fatores deposicionais ou pós-deposicionais podem afetar a configuração dos depósitos de pólen (REITZ & WING, 2001). Do mesmo modo, vieses podem ser incorporados em análises, principalmente, devido a peculiaridades na ecologia dos organismos envolvidos na formação das amostras. Por exemplo, espécies vegetais produzem quantidades distintas de pólen e possuem habilidades de dispersão distintas (PRENTICE, 1985); espécies de corujas possuem comportamentos de caça distintos (TETA *et al.*, 2014) e a fisiologia da assimilação de carbono também varia entre as espécies vegetais (MARTINELLI *et al.*, 2009). Portanto, é uma tarefa extremamente difícil reconhecer a ocorrência e medir a magnitude desses vieses para saber como eles afetam nossa interpretação. Por esse motivo sigo em geral uma ideia de neutralidade, em termos de eventos particulares, exceto quando é possível identifica-los ou supor sua ocorrência com certo grau segurança.

Seguindo essa linha, interpretações apresentadas a partir dos resultados das análises de pólen considero a relação direta entre aumento/ diminuição das frequências de táxons nos grupos ambientais com o avanço/retração dos ambientes que os grupos representam. Também assumo que a deposição de matéria orgânica foi constante e que o sinal isotópico não foi afetado ao longo do tempo.

Já para amostra pretérita considero as informações obtidas no capítulos anterior onde: *i.* as características da amostra sugerem que corujas Tytonidae foram responsáveis pela formação dos depósitos ósseos; *ii.* apesar das corujas claramente exibirem preferências de caça e os ambientes não serem explorados conforme as áreas que cobrem, alterações nas abundâncias de presas foram positivamente correlacionadas com alterações nas áreas dos ambientes que as presas ocupam e; *iii.* mesmo sendo questionável que indivíduos de *Cavia* da amostra pretérita tenham sido incorporados aos sítios também por corujas mantive-as integradas na análise até que novas evidências tafonômicas possam ser obtidas para os sítios.

3.2.h – Análise das evoluções faunística e florística

A organização e análises foram realizadas em linguagem R em ambiente RStudio® v.1.1.4 utilizando *script's* e pacotes direcionados.

As bases de roedores de dados polínica foram padronizadas e abundâncias relativas foram encontradas permitindo comparações entre os níveis de coleta CAO *et al.* (2007). A organização e padronização foi executada no padrão para uso do pacote 'tidyverse' (WICKHAM, 2017).

Para a padronização da abundância nas amostra de roedores e índices de diversidade utilizei os pacotes 'plyr' (WICKHAM, 2016) e 'vegan' (OKSANEN *et al.*, 2018). A padronização da amostra foi feita pelo método de rarefação onde a variância das comunidades rarefeitas torna-se mais relacionada à proporção de rarefação do que ao tamanho da amostra (PhD. Jessica Blois, *pers. comm.*). Desta forma, o MNI dos táxons foi convertido na média de 1000 repetições da montagem de *dataframes* de comunidades aleatoriamente rarefeitas (CHAO *et al.*, 2014). Sobre essas médias foram estimados os índices de diversidade de Shannon (SHANNON, 1948) e PIE (HURLBERT, 1971) e, também a uniformidade da diversidade pelo índice de Pielou (CARLO & PETER, 2001).

Análises de grupamento CONISS (GRIMM, 1987) foram feita com método euclidiano objetivando identificar limites marcados por mudanças significativas na configuração das comunidades vegetais. Para identificar esses grupamentos utilizei os pacotes 'plyr' (WICKHAM, 2016), 'Rioja' (JUGGINS, 2018) e 'vegan' (OKSANEN *et al.*, 2018).

As datas obtidas por MACEDO (2009) foram re-calibradas em OxCal versão 4.3 (<https://c14.arch.ox.ac.uk/oxcal/OxCal.html>) para definição da cronologia das mudanças na composição de pólen.

3.3 – Resultados e Discussão

A Tabela 27 apresenta a riqueza com amostras padronizadas índices, de diversidade (Shannon e Pielou) e equitabilidade (*Probability of Interspecific Encounter* - PIE) para as comunidades de roedores nos últimos 6.200 anos. A riqueza ficou entre 16 e 22 espécies com desvio padrão entre 1.7 e 2. A diversidade se mostrou bastante alta com H' entre 2.5 e 2.9 e Pielou entre 0.9 e 0.95 (onde 1 representa espécies igualmente abundantes). Consequentemente, a equitabilidade (PIE) também se mostrou elevada: entre 0.92 e 0.96.

A Figura 85 condensa os resultados das análises de frequências de ambientes inferidas através dos táxons de roedores, da variação isotópica no solo e da variação na abundância de ambientes inferidas a partir do registro polínico. A figura resume também num diagrama esquemático as principais interpretações de trabalhos polínicos executados no nordeste do RS e é apresentada juntamente aos gráficos para fomentar comparações entre os resultados dos gráficos e informações já publicadas e debatidas. Outras saídas gráficas das análises estão nos anexos 13 a 15.

3.3.1 – O que os roedores “contam” sobre as mudanças climáticas e ambientais?

3.3.1.a. – Desenvolvimento de áreas abertas secas

Os táxons típicos de áreas abertas secas foram os mais abundantes em minha amostra datada entre 6.218–3.370 anos AP. O resultado também é congruente com os resultados de isótopos e, principalmente, com os dados palinológicos. Parece seguro supor que até 6.000 anos AP as condições de umidade e/ ou temperatura não permitissem o desenvolvimento de grandes áreas com predominância de plantas C3 e uma maior riqueza de roedores pastadores e granívoros seria esperada. O registro palinológico evidenciou que áreas de campos bem drenados eram relativamente constantes ao longo do Holoceno médio e tardio. Como reflexo disso, se a comunidade de roedores associadas a este ambiente se apresenta em elevada abundância e também com maior riqueza (Figuras 85*i.* e 86*i.*).

Durante os três períodos é destaca a presença do gênero *Cavia* sp. Esse gênero é amplamente distribuído na América do Sul, e é composto por roedores diurnos a crepusculares que ocorrem primariamente em áreas abertas (*e. g.* campos) e ocasionalmente em bordas de florestas e imediações de áreas abertas e úmidas (DUNNUM, 2015). Duas

espécies foram representadas nas amostras: *Cavia aperea* e *C. magna*. Ambas ocorrem hoje na região, mas a segunda espécie aparece no registro apenas mais recentemente, onde foi identificada a partir de raros fragmentos. Contudo, é importante ressaltar que não é possível saber ao certo se os indivíduos de *Cavia* foram incorporados ao sítio da mesma maneira que os outros roedores. Indícios sugerem que a formação do depósito de ossos foi devido a atividade de corujas suindaras (Tytonidae). A atual representante vivente, *T. furcata*, pode utilizar cavernas, grutas e outras cavidades rochosas como abrigo, as frequências dos tamanhos das presas (inferida pelo tamanho dos fêmures) é semelhante entre as amostras pretéritas e atuais, a massa das presas ficou abaixo do limite conhecido de sua capacidade de captura e, a maioria dos táxons predados é ativa à noite passíveis de serem encontradas pela coruja (ver Capítulo 2). A representatividade alta de *Cavia* na dieta das suindaras é um fato atípico (Figura 86i.) uma vez que os estudos com pelotas evidenciam que o roedor raramente é predado. É possível que populações humanas, que também habitavam os abrigos rochosos se alimentassem de *Cavia* e tenham descartado os restos no chão da caverna. Embora exista essa incerteza, eu incluí o material de *Cavia* nas análises junto aos roedores pequenos e noturnos porque não é possível saber se o material estava depositado esparsamente no chão do local ou se estavam concentrados próximos às pelotas (*i. e.* se pertencem ou não a mesma fonte ou deposição primária). Além disso, não é possível estimar se no passado a densidade e disponibilidade de *Cavia* como presa era maior do que no presente, ou se a espécie apresentava um padrão de atividade mais noturno. Por exemplo, DEL HOYO *et al.* (1999) registraram que suindaras eventualmente caçam durante o dia o que levaria a maior sobreposição com o período de atividade conhecido das *Cavia* e poderia levar a uma maior participação desta na dieta dos titonídeos.

Foram registrados dois táxons extintos associados à diagonal das formações secas da América do Sul (PRADO & GIBBS, 1993): *Clyomys* sp. e *Dicolpomys fessor*. A ecologia do gênero *Clyomys* é conhecida apenas para uma espécie, *C. laticeps*, que ocorre nas áreas abertas do Chaco e do Cerrado (BEZERRA & BONVICINO, 2015). HADLER *et al.* (2008) descreveram uma nova espécie para o gênero (*C. riograndensis*) com base em material do contexto da minha área de estudo e que foi datado entre 9.430–3.730 anos AP. Esses registros mais austrais para o gênero levam a duas hipóteses: *i.* a espécie extinta de *Clyomys* seria adaptada a condições temperadas (PARUELO *et al.*, 2001), como as atuais e teria desaparecido por outros fatores não associados diretamente ao clima ou; *ii.* o NE do Rio Grande do Sul possuía um clima mais quente, similar à zona tropical do presente, concordando com

VUCETICH *et al.* (1997). A presença de *Dicolpomys fessor* reforça a segunda hipótese, pois a mesma espécie ocorria mais ao norte, em Lagoa Santa (Minas Gerais) onde foi associada à transição Pleistoceno-Holoceno (WINGE, 1887). OLIVEIRA (1992a) sugere que entre 13.685–6.000 anos AP o clima em Minas Gerais era estacional com extensão da estação seca e resfriamento reduzido. Essa transição foi marcada pela substituição de uma paisagem mista (florestas de *Podocarpus* e savanas com *Caryocar*) por áreas predominantemente abertas de savanas. Em minha área de estudo, *D. fessor* permanece até o Holoceno tardio enquanto que *Clyomys* desaparece no Holoceno médio. O resultado sugere que *D. fessor* se extinguiu no sul do Brasil mais tardiamente do que no sudeste (entre 2997 a 1394 anos AP). Enquanto isso, a população de *Clyomys*, que persistiu até após 3730 anos AP (HADLER *et al.*, 2008), deve ter se mantido em baixa densidades e por isso não foi registrado em minha amostra no Holoceno final.

Ao longo do Holoceno, as densidade de *Akodon azarae*, *Calomys laucha* e *Necromys lasiurus*, três espécies típicas de áreas abertas (*sensu* PARDINAS *et al.*, 2015; SALAZAR-BRAVO, 2015), tiveram frequências oscilantes na comunidade. No Holoceno médio os resultados indicam que *A. azarae* e *N. lasiurus* tiveram um tamanho populacional similar entre 6.218–3.370 anos (Figura 86i.). Nesse período, a abundância de *C. laucha* aumentou, enquanto que as de *A. azarae* e *N. lasiurus* diminuíram constantemente até o início do Holoceno tardio. Provavelmente essas mudanças são um reflexo tardio de um breve período seco por volta de 4.000 anos AP, expressado pelo avanço das áreas de campos e regressão de florestas e formações abertas e úmidas. *Calomys laucha* é mais tolerante a ambientes abertos e secos que *A. azarae* e *N. lasiurus*, que se adaptam melhor a vegetações densas em fitofisionomias transicionais entre florestas e campos (BUSCH *et al.*, 1997; VIEIRA *et al.*, 2005). Portanto, seria esperado que a regressão das áreas florestadas reduzisse as áreas de bordas e consequentemente impactasse as populações de *A. azarae* e *N. lasiurus*. Contrariamente, o aumento das áreas florestadas levaria ao aumento das áreas de bordas afetando positivamente as populações dessas duas espécies e deslocando as populações de *C. laucha*. E, isto poderia explicar as abundancias vistas entre 2.997 e 1.394 anos AP para as três espécies (Figura 86i.).

Finalmente, destaco a evolução das populações de *Oligoryzomys flavescens* no local de estudo. Tais populações eram pouco representadas durante o Holoceno médio, apresentaram um forte crescimento na transição do Holoceno médio e tardio e um subsequente declínio relacionado ao avanço das florestas após 3.000 anos AP. Como *C.*

laucha, *O. flavescens* também prospera em áreas abertas e secas e sofre desvantagem competitiva quando compartilha áreas de bordas com *A. azarae* (BUSCH & KRAVETZ, 1992). Entretanto, nos últimos 3000 anos, *Oligoryzomys flavescens* acaba ultrapassando os outros roedores de áreas abertas e se torna conspicuamente abundante. O sucesso recente de *O. flavescens* muito provavelmente é associado à conversão de florestas em campos abertos após a colonização humana da região e, principalmente após a implementação do cultivo de arroz (BUSCH & KRAVETZ, 1992; BUSCH *et al.*, 1997).

A identidade precisa dos poucos espécimes provisoriamente identificados como *Thalpomys* demanda a análise de uma boa série de *Thalpomys* viventes, o que não pude fazer até o momento. Sendo os espécimes realmente confirmados como pertencentes àquele gênero, será corroborada a hipótese de que o sul do Brasil teria apresentado vegetação e clima similar ao da diagonal seca sulamericana.

3.3.1.b – Desenvolvimento de áreas abertas úmidas

Os dados palinológicos (Figura 85iii. e Anexo 15) indicam que campos úmidos e áreas alagadas foram os tipos de ambiente que mais tiveram sua área reduzida no Holoceno médio e tardio. O período entre 6.300 e 5.500 anos AP foi marcado por mudança climática rápida, maior umidade e substituição da vegetação, como é demonstrado pelo sinal isotópico na Figura 85ii. Após 4.000 anos AP ocorreu a gradativa substituição da vegetação C3 de áreas úmidas abertas por vegetação C3 associada a florestas. Esse evento explicaria a estabilidade de $\delta^{13}\text{C}$ na humina do solo e a inversão da abundância de polen de campos úmidos por polens de florestas durante os últimos 4000 anos. De maneira contrária, a abundância de roedores de áreas abertas úmidas não oscilou. Possivelmente as corujas responsáveis pelos depósitos antigos mantiveram a preferência pela caça de espécies de áreas abertas (CORNELL LAB, 2015), sobretudo, explorando populações de áreas úmidas concentradas em áreas cada vez menores.

Dois táxons localmente extintos, *Kunsia* sp. e *Pseudoryzomys simplex* também fazem novamente uma ligação entre a atual diagonal das formações abertas da América do Sul e a paisagem historicamente presente no Holoceno do sul do Brasil. O primeiro gênero foi recentemente revisado por PARDIÑAS *et al.* (2008) que dividiram as espécies em dois gêneros: *Kunsia* e o gênero novo *Gyldenstolpia*. Em minha amostra encontrei apenas fragmentos de maxilas, palatos e mandíbulas, os quais poucos espécimes possuíam dentes associados e impossibilitando a separação entre os gêneros. Atualmente, o conhecimento sobre *Kunsia tomentosus* e das espécies de *Gyldenstolpia* fósseis e subfósseis é baseado em poucos

espécimes coletados nas cavernas de Lagoa Santa (MG) e em abrigos rochosos no NE do Rio Grande do Sul (PARDINAS *et al.*, 2008; HADLER *et al.*, 2016). As espécies de *Kunsia* são fossoriais e ocorrem em campos tropicais, savanas, formações arbustivas, palustres e planícies alagáveis (MARINHO-FILHO *et al.*, 2002; PARDINAS *et al.*, 2008; PARDINAS & BEZERRA, 2015). Material testemunho de *Kunsia* foi encontrado nos níveis mais antigos e no início do Holoceno tardio, mas nenhum registro foi encontrado entre 3.831 e 3.370 anos AP, período onde os pólenes de espécies florestais foram mais abundantes que os de áreas úmidas abertas. Os resultados sugerem que a expansão das florestas teria ocorrido pela substituição destas áreas abertas úmidas e que as populações de *Kunsia* podem ter sofrido uma desvantagem competitiva quando restritos a menores áreas.

Indivíduos de *Pseudoryzomys simplex* foram os mais abundantes nas amostras pretéritas (11.8%), especialmente no intervalo 3.831–3.370, quando aproximadamente um quinto dos roedores (18.5%) pertenciam a essa espécie. Atualmente os registros dessa espécie são amplamente distribuídos pelas áreas abertas tropicais e subtropicais do Chaco, Cerrado e Caatinga, incluindo relictos de áreas abertas no NE Amazônico (VOSS, 2015). Mas suas coletas são raras e a maioria é provenientes de pelotas de corujas (VOSS & MYERS, 1991; VOSS, 2015). Tal raridade pode indicar que as populações atuais são relictos e de uma distribuição mais ampla que iria do norte do Brasil até a província de Buenos Aires na Argentina, ocorrendo também na Bolívia e Paraguai (TETA *et al.*, 2014; HADLER *et al.*, 2016). A atual distribuição de *P. simplex* engloba áreas alagadas e savanas com densas matas de galeria, como buritizais, e regiões de arbustos espinhosos e campos com solo de baixa permeabilidade. Como o gênero proximamente relacionado, *Holochilus*, *P. simplex* também é uma espécie herbívora com adaptações para vida semi-aquática (VOSS & MYERS, 1991). Por isso, poderia supor que a espécie adaptar-se-ia bem a mudanças climáticas que trouxessem aumento da pluviosidade. Esse dado ecológico explicaria o crescimento populacional observado num primeiro momento (3831 a 3370 anos AP), quando os dados palinológicos sugerem um aumento na umidade e intensificação da pluviosidade (LEAL & LORSCHETER, 2007; MACEDO, 2009). Entretanto, no momento subsequente, o clima mais úmido teria levado ao avanço das florestas sobre as áreas abertas úmidas, pressionando as populações que dependem desse tipo de habitat. O golpe final para o desaparecimento de uma das espécies mais comuns registradas no Holoceno médio e tardio pode ter sido a competição por recursos com *Holochilus vulpinus*. Ambas espécies possuem nicho ecológico similar, e portanto é esperada a ocorrência de intensa competição interespecífica. (CAVENDER-BARES *et al.* 2009).

Necromys obscurus é maior que *N. lasiurus*, o que foi evidenciado pelo comprimento da serie molar e altura da mandíbula em minha amostra. Segundo PARDIÑAS *et al.* (2015), as outras espécies de *Necromys* com tamanho similar ou maiores que *N. obscurus* possuem a distribuição no Chaco e Amazônia, significativamente distante do delta do Rio da Prata onde *N. obscurus* ocorre. É necessário, portanto, analisar espécimes de *N. obscurus* depositados em coleções no Uruguai e Argentina para confirmar a identificação. Se de fato os espécimes corresponderem a *N. obscurus*, o vale do rio dos Sinos terá sido o limite mais boreal da distribuição da espécie.

Somente três espécies associadas a áreas abertas úmidas persistiram na área de estudo nos últimos 6.200 anos AP: *Oxymycterus nasutus*, *Deltamys kemp*i e *Holochilus vulpinus*. A primeira espécie é menos hidrofílica que *D. kemp*i e *H. vulpinus* e por esse motivo *O. nasutus* é encontrado em áreas com cobertura densa de gramíneas em paludes ao redor de lagos, em pântanos e margens de rios (BARLOW, 1969; OLIVEIRA & GONÇALVES, 2015). Tanto *O. nasutus* como *D. kemp*i são animalívoros e de hábito fossorial ou semi-fossorial, mas a segunda espécie, embora não possua adaptações morfológicas para o nado, parece ter mais tolerância a terrenos alagáveis e usa mais frequentemente bordas de mata (OLIVEIRA & GONÇALVES, 2015; PARDINAS & TETA, 2015). Portanto, a ecologia dessas espécies dá pistas para explicar suas abundâncias e é congruente com as suposições feitas aqui sobre a pluviosidade e mudanças ambientais sugeridas pelos estudo palinológicos. Considerando as abundâncias de polens de ambientes úmidos é plausível que amplas áreas de pântanos existissem no período de 6.218 a 5.466 anos AP mas a pluviosidade não era suficiente para inundar as regiões periféricas onde populações de *Oxymycterus nasutus* prosperavam e atingiram suas maiores densidades. A intensificação das chuvas no começo do Holoceno tardio fez com que os campos se alagassem dando vantagem as espécies melhor adaptadas a um ambiente mais aquático, como *P. simplex*. Com o clima quente e úmido do Holoceno tardio florestas avançaram sobre as planícies alagadas e campos secos em terras baixas tornaram-se novas planícies alagadas, como é sugerido pela oscilação polínica entre 2.400 e 1.400 anos AP. A substituição dos campos de gramíneas por florestas e o resultante aumento das bordas foi vantajoso para as populações de *Deltamys kemp*i, que aparecem pela primeira vez no registro nesse período.

De maneira similar ao que ocorreu com a comunidade de roedores de área abertas secas, é possível ver uma mudança severa na diversidade de áreas abertas úmidas no tempo atual. Seguramente, a colonização humana que teve início no século 18 em Santo Antonio da

Patrulha (NEIS, 1975), contribuiu para a atual configuração da comunidade de roedores de áreas abertas úmidas. A pecuária extensiva pode ter tido um papel importante na retração de espécies, como sugerido por TETA *et al.* (2014), mas no momento não é possível estimar a população de bovínos durante o início da colonização da região. De fato, o que parece ter sido mais severo para comunidade de roedores da região foi o impacto da conversão das planícies dos rios em plantações de arroz, as quais foram implementadas na metade do século 19 (BESKOW, 1984), as quais parecem ter sido benéficas para as populações de *Holochilus vulpinus*. As espécies de *Holochilus* se alimentam de brotos de arroz e se locomovem através do canais de irrigação, podendo algumas vezes ser uma ameaça ao cultivo (MARTINO, 1989; MARTINO & AGUILERA, 1993; EIRIS & BARRETO, 2009). TETA *et al.* (2014) também chamam atenção para o fato da expansão de *Holochilus* ter sido facilitada pelo clima mais quente entre os séculos IX e XIII. PRADO (2017) identificou uma estabilidade de condições climáticas ideais para manter populações de *H. vulpinus* pelos últimos 21.000 anos ao longo de lagos, pântanos e planícies alagadas encontradas desde os Pampas úmidos (província de Buenos Aires), delta do rio da prata e planície costeira do Rio Grande do Sul. Assim, PRADO (2017) sugere que as mudanças climáticas desde o Último Máximo Glacial não foram suficientes para alterar as áreas úmidas abertas localizadas ao longo da distribuição de *H. vulpinus*. Por esse motivo, diferente de TETA *et al.* (2014) que sugerem uma expansão dos roedores aquáticos ligada à temperatura, me parece que a intensificação do regime pluvial no Holoceno médio e tardio pode ter tido uma significância maior por possibilitar a expansão de campos de gramíneas alagados que teriam se interconectado na paisagem (SMITH & MAYLE, 2018).

3.3.1.c. – Desenvolvimento de florestas

Estudos publicados que utilizaram registros de pólen e de restos de animais já evidenciaram o avanço das florestas substituindo as formações abertas, formando uma paisagem de mosaico durante o Holoceno médio e tardio (HADLER *et al.*, 2013). Entretanto, as cronologias dessas expansões florestais e as hipóteses climáticas que as desencadearam variam com os locais onde os polens são coletados (SCHERER, 2008). A comunidade de roedores amostrada sugere a presença de elementos faunísticos Atlânticos na comunidade de roedores já no período de 6.218 a 5.466 anos AP. Entre 3.831 e 3.370 anos AP, roedores relacionados a formações florestais são escassos, possivelmente devido a fatores inerentes ao comportamento do predador uma vez que não são registrados notáveis diminuições no registro polínico associado a florestas. No começo do Holoceno tardio a comunidade de roedores responde à expansão florestal sugerida pelo registro palinológico e as espécies de

formações Atlânticas se tornam mais abundantes que as de áreas abertas secas, que até então predominavam. Finalmente, de maneira similar ao que foi observado para ambientes abertos, a configuração da comunidade de roedores florestais atual também é caracterizada pela perda da riqueza e predominância de uma única espécie (Figura 86).

Apenas três táxons estão presentes na comunidade de roedores florestais nos dois períodos mais antigos analisados aqui: *Phyllomys* sp., *Bibimys labiosus* e *Oligoryzomys nigripes*. Embora a presença desses roedores indique a influência do bioma Atlântico, a ecologia generalista e a resiliência desses táxons não nos permite fazer inferências sobre a presença ou ausência de florestas bem estabelecidas nos sítios estudados. As espécies de *Phyllomys* são herbívoras, arborícolas e endêmicas da Mata Atlântica (LEITE, 2003) e são encontradas em enclaves de florestas ombrófilas densas e bordas de fragmentos de mata secundária (LEITE & LOSS, 2015). Espécies do gênero inclusive já foram registradas ocupando forros de habitações próximas a áreas de florestas (obs. pess.). *Bibimys labiosus* é um pequeno roedor cursorial que se alimenta de insetos, sementes e folhas presentes na serapilheira de florestas primárias e matas em recuperação (BRAGA *et al.*, 2008; GRAZZINI *et al.*, 2015). Também é capturada em áreas de silvicultura de *Pinus elliotti* (GRAZZINI *et al.*, 2015). A terceira dessas espécies, *Oligoryzomys nigripes*, é talvez a mais generalista de minha amostra e foi associada neste estudo à mata Atlântica por possuir grande parte de sua distribuição coincidente com os limites do bioma da Mata Atlântica *lato sensu* (TABARELLI *et al.*, 2010; WEKSLER & BONVICINO, 2015). Além disso, a abundância dessa espécie parece ser positivamente correlacionada com intensa pluviosidade e indivíduos são capturados mais frequentemente em bordas, matas em regeneração ou simplesmente em ambiente que oferecem proteção contra predadores (PUTTKER *et al.*, 2008; ANTUNES *et al.*, 2009; SPONCCHIADO *et al.*, 2012; WEKSLER & BONVICINO, 2015; VADELL *et al.*, 2017). *O. nigripes* é uma espécie escansorial comumente capturada no solo onde forrageia por sementes de gramíneas, plantas e insetos (MYERS & CARLETON, 1981; ANTUNES *et al.*, 2009).

O registro desses três táxons no período entre 6.218 e 3.370 anos AP, pode indicar um momento mais moderado da expansão de áreas florestadas primeiro com o estabelecimento de grandes áreas com desenvolvimentos de formações sucessionais da Mata Atlântica. SIMINSKI *et al.* (2011) estimaram que o processo de sucessão pode durar até 60 anos, e reconhecem quatro estágios no processo: arbustivo, árvores baixas, arbóreo e arbóreo avançado. Esses quatro estágios são similares à floresta ombrófila densa, floresta ombrófila mista e floresta estacional semidecídua. Comparando esses dados sucessionais com a comunidade de roedores

florestais, assumimos que *O. nigripes* e *B. labiosus* se beneficiaram com as novas oportunidades ecológicas (explicando suas abundâncias na Figura 86) que surgiram com a transformação gradual das áreas alagadas em formações arbustivas e depois em capoeiras (*sensu* EITEN, 1972). RODRIGUES (2008) relata que a expansão das florestas ocorreu após 6.000 anos AP, porém os dados mostrados aqui mostram que o processo inicial de desenvolvimento florestal já estava presente próximo a 6.200 anos AP. Nesta data, áreas com o terceiro estágio de sucessão já teriam que estar estabelecidas para abrigar populações de *Phyllomys* sp. cujos indivíduos eventualmente se expõe a predação ao transitarem entre áreas arbóreas e zonas de matas baixas semelhantes a capoeiras.

Após 3.000 a expansão deve ter sido mais acelerada, mas os dados faunísticos indicam que florestas bem estabelecidas já estavam presentes acompanhado as planícies do alto Sinos Rio dos Sinos, como reposta ao clima mais quente e úmido (LEAL & LORSCHETER, 2007; MACEDO, 2009; HADLER *et al.*, 2013). O desenvolvimento de florestas leva a um aumento expressivo da riqueza (Figura 86) e abundância (Figura 85) de roedores associados à Mata Atlântica, e sete táxons típicos deste ambiente são registrados pela primeira vez entre 2.997 e 1.394 anos AP: *Juliomys ossitenuis.*, *Sooretamys angouya*, *Delomys* sp. *Euryoryzomys russatus*, *Oxymycterus* cf. *quaestor*, *Brucepattersonius* sp. e *Euryzygomatomys* sp.

TETA *et al.*, (2014) identificaram características em comunidade de roedores que indicam perturbações ambientais: redução na riqueza, diminuição do tamanho dos indivíduos e dominância de espécies oportunistas com diminuição/ desaparecimento dos especialistas. Essas três características ficam bastante claras neste trabalho se compara as composições das comunidade antigas com a atual nos três tipos de ambientes (Figura 86). Quatro espécies não estão presentes em áreas abertas secas na atualidade: cf. *Thalpomys*, *Ctenomys* sp., *Clyomys riograndensis*, e *D. fossor*. Três desaparecem de áreas abertas úmidas: *Pseudoryzomys simplex*, *Kunsia* sp. e *Necromys* cf. *obscurus*. Cinco táxons não possuem registros recentes para região de ação das corujas: *Euryzygomatomys* sp., *Oxymycterus* cf. *quaestor*, *Euryoryzomys russatus*, *Delomys* sp. e *Sooretamys angouya*. Entre as espécies presentes na área no passado, sete (58.3%) possuíam mais que 100g de massa média quando adulto: *Ctenomys* sp., *Clyomys* sp., *Kunsia* sp., *Euryzygomatomys* sp., *E. russatus* e *S. angouya*. Muito provavelmente os indivíduos de *D. fossor* no passado pesavam mais que 100 g de massa, pois as mandíbulas recuperadas são comparáveis em comprimento às de *Euryzygomatomys* sp. Dentre os 16 táxons nativos atualmente presentes na área, apenas 4 (26,7%) possuem mais de 100g de massa: *Cavia* sp., *Holochilus vulpinus*, *Nectomys*

squamipes e *Phyllomys* sp. Além disso, apenas três espécies são responsáveis por mais de 85% da abundância nas respectivas comunidades: *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes* e *Holochilus vulpinus*. Muito provavelmente os distúrbios ambientais que originaram essa hiper-dominância dessas espécies devem-se as mudanças antrópicas, principalmente desmatamento e plantação de culturas de subsistência iniciada no meio do século 18 (NEIS, 1975; THOMAS, 1976). Outro efeito da colonização foi a uniformização das planícies alagáveis, como a já mencionada implementação da monocultura de arroz no começo do século 19 e o estabelecimento da pecuária. Populações de ambas espécies de *Oligoryzomys* se beneficiam quando em áreas de ecótono entre campos e florestas, assim como em áreas em regeneração e clareiras (WEKSLER & BONVICINO, 2015). É necessário destacar também que *O. flavescens* and *O. nigripes* prosperam em sistema agrários e *Holochilus vulpinus* poderia se beneficiar em plantações de arroz, como acontece com as espécies congêneras na América do Sul tropical (MARTINO, 1989; BUSH *et al.*, 1997; EIRIS & BARRETO, 2009; WEKSLER & BONVICINO, 2015).

3.3.2 – Hipótese para mudanças ambientais e climáticas: Integrando as três abordagens

Os resultados apresentados aqui estão relacionados aos relevos baixos da alta bacia do rio dos Sinos e extrapolações da conclusões precisam levar em conta peculiaridades ambientais e climáticas. Contudo, isso não invalida o amparo em propostas que descrevem a evolução da paisagem e do clima feitas por outros autores em outros locais do NE do RS (*e. g.* BEHLING, 2002; BEHLING *et al.* 2004; LEAL & LORSCHETER, 2007) uma vez que tendências e padrões gerais na mudança do clima devem ter tido abrangências maiores apesar dos efeitos daquelas poderem ter ocorrido em diferentes magnitudes e em cronologias um pouco diferentes. A presença da barreira constituída pelo limite sul do planalto meridional (com elevações superiores as 1.000 m) retém massas de ar do sul e do oceano, produzindo faixas distintas com médias pluviometrias diferentes e agrega uma complexidade a mais as interpretações nos estudos paleoambientais.

Procurei integrar as informações a respeito das demandas ecológicas da comunidades de roedores, dos resultados das análises de pólen e das composições isotópicas do solo. Contudo, as interpretações precisam ser muito interdisciplinares e muitas vezes o processo tornam-se inevitavelmente dedutivo. A seguir procuro resumir minhas interpretações e considerações para três momentos no tempo, utilizando a divisão do Holoceno de WALKER *et al.* (2012).

3.3.2.a. – Holoceno inicial (10.000 a 8.200 anos AP)

O início do Holoceno é caracterizado por uma mudança no padrão de circulação das massas de ar passando o sul da AS a ser afetado pelo Anticiclone Polar Atlântico sobre o Anticiclone Polar Pacífico e isto resultou em mais umidade e temperaturas mais altas para o sul do Brasil (D'ANTONI, 1983; SCHERER, 2008). Na Figura 85 a condição mais úmida e de temperaturas mais amenas me parece evidenciada no sinal $\delta^{13}\text{C}$ o qual indicou um ambiente de mistura entre plantas C3 e C4. Condições climáticas mais extremas que levassem a maiores taxas de fotorespiração (SAGE, 2004) produziriam um sinal de $\delta^{13}\text{C}$ mais positivo. Esta condição mista a aproximadamente 9.000 anos AP me parece devido a presença de campos com gramíneas C4 (campos secos) e locais com gramíneas C3 (campos úmidos) os quais podem ter suas importâncias melhor avaliadas através do registro polínico com o avanço na identificação morfológica dos grãos de pólen comumente identificados apenas como Poacea.

SCHERER (2008) e LEAL & LORSCHETER (2007) consideram que no Holoceno inicial já existia uma paisagem em mosaico, com uma matriz de campos contendo poucos fragmentos florestais concentrados em áreas úmidas, como por exemplo próximo a rios. Com base em meus dados, entretanto, não foi possível confirmar a existência de paisagem de mosaico ao longo das planícies da bacia do Rio dos Sinos. Os dados isotópicos vem de um vale e, do sedimento coletado a apenas cerca de 5 metros da margem do rio Rolante. Devido a sua posição próxima a um curso d'água e numa condição de relevo que poderia reter um micro clima, seria esperado encontrar um sinal mais condizente com a presença de florestas estabelecidas, mas isto não ocorreu.

LORSCHETER (2003) e LEAL & LORSCHETER (2007) sugerem que o aumento da umidade há 8.800 anos AP na face leste das escarpas teria possibilitado o avanço da floresta Atlântica *stricto sensu*, no sentido leste-oeste da planície costeira. Entretanto, mesmo estando próximo da costa, o sinal isotópico no vale do rio Rolante não é condizente com um avanço continental prematuro da floresta Atlântica, sugerindo que esse avanço teria sido menos expressivo ou localizado apenas em estreitas faixas da costa e no sentido norte-sul ao longo dos vales profundos dos rios Antas, Taquari e Caí, que cortam o planalto nordeste e atingem a planície maior do rio Jacuí. Nesse cenário, elementos florestais se tornam predominantes em regiões estudadas pelas autoras e seriam isolados.

3.3.2.b – Holoceno médio (8.200 a 4.200 anos AP)

Na transição entre o Holoceno médio e tardio (8,000–6,000 anos AP) as temperaturas deviam ser mais elevadas e as condições climáticas mais secas, com a predominância de campos que produziram um sinal de $\delta^{13}\text{C}$ maior que -17‰ , mesmo num vale. LEAL & LORSCHETER (2007) associaram essa expansão de gramíneas a períodos mais secos e quentes, que caracterizaram a transição do Holoceno inicial para o médio. BEHLING (2002) e BEHLING *et al.* (2004) também identificaram que naquela transição ocorreu uma fase mais quente, e argumentam que as temperaturas mais altas estavam associadas a condições mais secas do que no Holoceno inicial. A presença de gêneros típicos do Cerrado, como *Clyomys*, distribuídos na área de estudo, dá suporte à ideia de que as condições climáticas foram em algum período mais similares à observada hoje na diagonal das formações abertas da AS. Em menor escala, mas digno de nota, chamou a atenção no levantamento expedido de flora (ver Capítulos 1) o fato de que, na transição Pampa-MA, ocorrem mais espécies com distribuição em comum entre o Cerrado e a MA. Certamente, o aprofundamento nesta questão florística atual no intento de investigar similaridades entre as riquezas entre os biomas pode trazer discussões interessantes.

A informações de LEAL & LORSCHETER (2007), BEHLING (2002) e BEHLING *et al.* (2004) vem de regiões relativamente distantes da estudada por mim. Portanto, um evento de ampla escala parece mesmo ter ocorrido ao longo da primeira metade do Holoceno médio, sendo detectado em sítios deposicionais localizados em diferentes contextos. Apesar disso, as espécies de roedores associadas a campos úmidos resistiram chegando a segunda metade do Holoceno médio, bem como as espécies associadas a formações sucessionais. O evento que marcou a transição do Holoceno inicial e médio deve ter retraído muito matas e campos úmidos mas esses resistiram e voltariam a se expandir rapidamente a partir da segunda metade do Holoceno médio

A importância que as áreas abertas e úmidas adquiriram no final do Holoceno médio é evidenciada pela manutenção de oito espécies estreitamente associadas a essas fisionomias. Ocorrem *P. simplex* (também registrado por HADLER *et al.*, 2016), *Kunsia* sp., *Oxymycterus nasutus* e *Holochilus vulpinus*. Nos próximos períodos outros táxons surgem: *Deltamys kempi*, *Necromys* cf. *obscurus* e, segundo HADLER *et al.* (2016) também *Gyldenstolpia* sp. e *Scapteromys meridionalis*. Essa riqueza contrasta com as apenas três espécies desse tipo de hábitat registradas em pelotas de coruja atuais. Além de roedores pequenos, restos de outros mamíferos associados a ambientes pantanosos foram encontrados nos sítios Sangão e

Deobaldino: *Lutreolina crassicaudata*, *Hydrochoerus hydrochaeris* e *Myocastor coypus* (MONTEIRO-FILHO & DIAS, 1990; JACOBUS & ROSA, 2013; PATTON *et al.*, 2015; HADLER *et al.*, 2016). Entretanto, o registro mais interessante do Holoceno do NE do Rio Grande do Sul é o do cervídeo *Blastocerus dichotomus*, nos sítios RS-TQ-58, RS-LN-96, RS-LN-62 and RS-AS-01 (ROSA, 2009; JACOBUS & ROSA, 2013; ROGGE, 2013; SCHMITZ & RAUPP, 2013; RICKEN *et al.*, 2016). Essa espécie é o maior cervídeo sul-americano e requer amplas áreas alagadas para viver, e assim como *P. simplex*, *Gyldenstolpia* sp. e *Kunsia* sp., parece ter suas populações atuais concentradas no Chaco, Pantanal e nos campos úmidos no noroeste do Cerrado (TIEPOLO *et al.*, 2010; PRIST *et al.*, 2014; PATTON *et al.*, 2015). Uma pequena população do cervo do Pantanal está hoje restrita a APA do Banhado Grande, a menos de 50 Km da minha área de estudo (ETCHELAR, 2017). Devido as evidências faunísticas, considero plausível que os rios que fazem calhas no planalto forneceram um suprimento de água ininterrupto para um sistema complexo de áreas alagadas que abrangiam, ao menos, os deltas dos rios Taquari e Caí indo em direção leste e alagando planícies ao longo do paralelo 30° atingindo até o a bacia do Rio dos Sinos. Durante o período mais quente no Holoceno médio essa região no sul do Brasil poderia ter assumido uma paisagem similar à vista hoje no Pantanal brasileiro (JUNK *et al.*, 2006).

No final do Holoceno médio também ocorria a transgressão marítima, onde o oceano atlântico avançou sobre o continente até aproximadamente 5.000 anos AP, quando o maior nível foi registrado [aproximadamente 5 metros acima do nível atual (VILLWOCK & TOMAZELLI, 2007)]. LORSCHETTER (2003) apresenta que por volta de 4.000 anos AP o mar chegava até a margem nordeste da Lagoa dos Patos, permitindo nesta região a deposição de restos de Dynophyceae e Foraminifera. A ainda mais estreita proximidade do mar com os contrafortes do planalto devia criar uma zona costeira ainda mais úmida do que visto hoje (FOSS *et al.*, 2017), fomentando a rápida expansão das matas ombrófilas de leste à oeste. Por volta de 5.000 anos AP, os estudos palinológicos nas bordas do Planalto corroboram essa ideia (BEHLING, 2002; MACEDO, 2009; SCHERER, 2008).

Esse grande aporte de umidade da segunda metade do Holoceno médio tem reflexo na notável abundância de táxons categorizados como florestais mas que em menor foco provavelmente estão indicando a expansão da vegetação típica de estágios sucessionais iniciais, com arbustos e herbáceas C3 seguidos de árvores de pequeno porte. Essa densificação e, principalmente, estratificação da vegetação explicaria o empobrecimento de $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 85ii) e a abundância dos táxons oportunistas *Oligoryzomys nigripes* and *Bibimys*

sp. (Figura 86). O registro de *Phyllomys* sp. reforça também a presença de fragmentos florestais para o período. Nesse caso, diferente do cenário da primeira metade do Holoceno médio, matas ripárias deveriam estar estabelecidas e, a partir destas e ao redor de banhados, deveriam irradiar densas formações arbustivas úmidas (Figura 73ii.).

Além do cenário geral sugerido, dois eventos rápidos no final do Holoceno médio podem ser evidenciados com base no registro polínico: um pulso de umidade por volta de 5.200 anos AP, seguido de um pulso de seca, com pico por volta de 4.900 anos AP. O primeiro evento pode ter relação com as previsões dos modelos de MARTIN *et al.* (1993) que sugerem um período de algumas décadas, ocorridos nos últimos 5.100 anos AP, onde se apresentaram anomalias pluviométricas e mudanças no padrão dos ventos, similares ao El Niño dos dias de hoje. No sul brasileiro, tais eventos anômalos teriam causado ainda mais chuvas, o que explicaria a substituição de campos secos por campos úmidos e a subsequente expansão de florestas. Após esse pulso de umidade, o registro palinológico (Figura 85iii.) sugere a ocorrência de um período seco um pouco mais longo, que explicaria a retração de ambientes úmidos e expansão de campos de gramíneas secos. Infelizmente a comunidade de roedores amostrada em meu estudo não oferece um testemunho desse período de seca, e curiosamente não obtive indício de tal seca através de minha análise isotópica. A assinatura isotópica apenas mudaria se a vegetação de plantas C3 (árvores e demais lenhosas) fosse substituída por plantas C4 (maioria das gramíneas) (PESSENDA *et al.*, 2005) e talvez o pulso seco entre 5.100 e 4.900 anos AP tenha apenas provocado a substituição de florestas por matas xerofíticas ou formações arbustivas (*i. e.* com baixa frequência de gramíneas C4) e nesta situação o método isotópico não apresentaria oscilação. Integrando as conclusões de MARTIN *et al.* (1993) sobre as condições similares ao El Niño com a oscilação observada no registro palinológico (Figura 85iii.), parece-me que o final do Holoceno médio foi caracterizado por uma intensa e duradoura Oscilação Sul. O El Niño e a La Niña são eventos complementares e constiutem a Oscilação Sul (PHILANDER, 1985), ocorrendo atualmente em intervalos irregulares que variam entre 3 a 8 anos e hoje duram até 2 anos (RASMUSSEN & CARPENTER, 1982). É possível que os eventos de Oscilação Sul no Holoceno médio eram mais frequentes e/ ou duradouros.

3.3.2.c – Holoceno final (4.200 anos AP até o presente)

Na transição entre o Holoceno médio para o final, o registro polínico sugere uma rápida expansão das áreas úmidas abertas e uma queda severa nos campos secos. E, logo após o ápice da expansão (em torno de 4200 anos AP), as áreas abertas e úmidas sofrem uma

redução severa e iniciam um processo gradativo de redução que durará os próximos 4.000 anos, atingindo as menores áreas nos últimos séculos (Figura 85iii). A análise isotópica mostra que nesse período os valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaram somente de -23,19‰ a 23,99‰ até o presente. Esse sinal baixo provavelmente relaciona-se ao aumento de áreas úmidas, já que os polens relacionados a espécies de áreas abertas praticamente desaparecem.

Após 4.000 anos AP o clima se torna mais quente e úmido e o principal efeito desse fenômeno é o aumento expressivo de florestas na paisagem (MACEDO, 2009) que devem ter avançado principalmente sobre áreas de campos úmidos. Os abrigos rochosos nos quais foram coletadas as amostras de roedores estão inseridos em montes de arenitos ao longo da bacia do Rio dos Sinos, e estão alguns quilômetros distantes do relevo acidentado dos contrafortes do planalto meridional. Portanto, existe a possibilidade que a distância entre as localidades de pólen e dos abrigos explique a composição das comunidades de roedores (entre 3831 e 3370 anos AP) exibindo poucos táxos florestais e destoando dos resultados polínicos.

Os dados sobre a abundância de roedores após 3.000 anos AP obtidos neste estudo concordam com LEAL & LORSCHETER (2007), que sugerem um aumento de temperatura e umidade, com base em dados palinológicos. Essas condições climáticas promoveram a expansão de florestas tanto no planalto (BEHLING, 2002; BEHLING *et al.*, 2004) quanto no nível do mar (BAUERMANN, 2003; MACEDO, 2009). Nas terras baixas HADLER *et al.*, (2008, 2013) reforçam que o avanço florestal sobre a matriz campestre seguia os cursos dos rios conferindo a paisagem um padrão em mosaico. As consequências dessa mudança ambiental drástica aparecem na composição da comunidade de roedores, quando pela primeira vez os táxons de florestas foram mais predados que os de áreas abertas úmidas e abertas secas (Figura 85i.). Além do aumento na abundância, também é observado um aumento na riqueza de espécies, com o aparecimento de: *Juliomys* sp., *Sooretamys angouya*, *Delomys* sp., *Euryoryzomys russatus*, *Oxymycterus* cf. *quaestor*, *Bucepattersonius* sp. e *Euryzygomatomys* sp. Somados à *Oligoryzomys nigripes*, *Bibimys* sp. e *Phyllomys* sp., que já eram registrados desde 6218 anos AP, a riqueza de espécies associadas à floresta Altântica ultrapassa a de áreas abertas úmidas e abertas secas.

Embora seja registrada no registro polínico uma grande diminuição dos campos úmidos e pântanos, a proporção de indivíduos habitantes destas áreas não sofre um grande declínio na amostra. Mesmo a riqueza de roedores não parece ter sido afetada pela expansão florestal até pelo menos 1400 anos AP e seis táxons se mantiveram até essa data: *Holochilus vulpinus*, *Deltamys kempi*, *Oxymycterus nasutus*, *Pseudoryzomys simplex*, *Kunsia* sp. e

Necromys cf. *obscurus*. Para as três últimas, o período entre 2997 e 1394 anos AP representa o desfecho de suas existências na região. Sendo corujas as agentes de formação das amostras semifósseis e considerando serem elas Tytonidae, é plausível supor que a abundância de espécies de áreas abertas e úmidas possa ter sido afetado por um viés relacionado as preferências de caça. No Capítulo 2 as corujas variaram suas estratégias de caça entre: *i.* capturar um número maior de indivíduos em locais com alta densidade de presas (áreas urbanas) ou *ii.* explorar áreas de fácil detecção de presas maiores (lavouras de arroz). Passando os campos úmidos e banhados a ocupar áreas cada vez mais restritas talvez estes tenham também passado a representar também uma melhor oportunidade de encontro de presas com médias de tamanho maior, reunidas em lugares cada vez mais restritos e em fitofisionomias de mais fácil detecção do que em formações florestais.

Extinções também foram registradas entre os roedores de áreas abertas secas. Entre 3.800–1.400 anos AP, três taxons desaparecem do contexto do vale dos Sinos: *Ctenomys* sp., *D. fossor* e cf. *Thalpomys*. Espécies de *Ctenomys* deslocaram-se ao sul e hoje são registrados em campos arenosos geralmente em coxilhas suaves e bem drenadas (Figura 17). Já *Clyomys* sp. e *D. fossor* desapareceram totalmente do sul do Brasil e os motivos para isto devem estar mais relacionados a mudanças em fatores climáticos do que com a perda de habitat. *Clyomys* sp. e *D. fossor* estão extintos atualmente e sua ecologia é apenas inferida com base nas espécies filogeneticamente próximas por via comparações fenotípicas com táxons similares (no caso limitadas a características craniais e dentárias). Espécies viventes de *Clyomys* (*C. laticeps*) possuem hábitos semifossoriais e ocorrem em áreas abertas não alagáveis no Chaco paraguaio e no Cerrado brasileiro (BEZERRA & BONVICINO, 2015). HADLER *et al.* (2008) sugere que também *D. fossor* tenha exibido hábitos fossoriais devido a profunda implantação de seus incisivos [medida pela proximidade do forame mandibular com o côndilo (VERZI & OLIVARES, 2006)]. Espécies fossoriais demandam terrenos bem drenados e com a porosidade do solo mantida para estabilidade das taxas de O₂ no interior dos túneis (MACNAB 1966). A intensificação do regime de chuvas causaria compactação e principalmente, aumentaria a umidade dos solos causando dificuldades para as espécies fossoriais em manter a temperatura interna e as trocas de gases nas galerias (MILLER, 1943; MCNAB, 1966).

4 MORFOMETRIA LINEAR E GEOMÉTRICA EM PARTES DE CRÂNIO E MOLARES DE *PSEUDORYZOMYS SIMPLEX*

Resumo

Este é um capítulo que visa comparar mudanças na morfologia craniana e na forma dos molares entre espécimes atuais e pretéritos de *P. simplex*. Verifiquei se as diferenças reconhecidas em observações são estatisticamente significativas através de análises em morfometria linear (ML) e por morfometria geométrica (MG). Compus um banco de dados (BD) de medidas lineares em crânios e mandíbulas de 25 espécimes de *P. simplex* de coleções brasileiras (cerca de 40% dos espécimes disponíveis no mundo para consulta) e, para formar a coleção do passado, compus um BD de medidas lineares ainda possíveis em 93 fragmentos dos depósitos dos dois abrigos sob rocha (Capítulo 2). Para as análises de morfometria geométrica, compus BD de coordenadas cartesianas, representando marcos anatômicos na forma periférica, em imagens de primeiros molares superiores (M1) e inferiores (m1) de 22 espécimes atuais e 43 remanescentes dos Holoceno médio e final. Os resultados da ML indicaram um desenvolvimento ontogenético pouco usual em espécimes do passado (uma vez que quando comparados aos espécimes atuais), nos quais as dimensões cranianas dos adultos (espécimes com maior desgaste dentário) não apresentaram diferenças significativas quando comparadas com as dimensões dos espécimes jovens (com menor desgaste dentário); a maioria destas dimensões representam setores do crânio que dependem de estimulação da musculatura mastigatória para adequado desenvolvimento ontogenético e exibem consistente variação ao longo da vida destes roedores. Já os resultados das análises em MG mostraram que os molares com pouco ou nenhum desgaste (indivíduos jovens) são significativamente diferentes entre populações do passado e presente e, que o desgaste não afetava dentes das populações do passado enquanto hoje o desgaste afeta severamente o formato dos molares das populações atuais. O efeito do desgaste em populações atuais leva a forma mais estreita, vista em jovens, para um formato bastante semelhante aos arredondados e posteriormente alargados M1 de populações pretéritas. Eu discuto neste capítulo se as diferenças morfológicas são suficientes para reconhecer as populações extintas como uma nova espécie ou são apenas uma expressão derivada de fatores ambientais num contexto de rápida mudança de clima e ambiente. Discuto ainda se as diferenças morfológicas poderiam estar relacionadas a prováveis mudanças de dieta em *P. simplex* do sul do Brasil, em função de perda de habitats e substituição de vegetação ocorridas após 4.000 anos AP (Capítulo 3).

Palavras-chave: Mudança de dieta; Desgaste dentário; Efeitos da mudança ambiental; Diferenças ontogenéticas; Mecânica mastigatória

Abstract

This is a chapter which aim to compare the changes of cranial morphology and shape of molars among current and extinct populations specimens of *Pseudoryzomys simplex*. I intend to test if the observed qualitative differences are statistically significative employing linear and geometric morphometric analysis. I assembled a dataset (DB) with sincranium measurements of 25 specimens of *P. simplex* housed in Brazilian colleitions (about 40% of total specimens deposited in collections from the world). To assemble the past sample, I composed a BD of linear measurements (still possible) of 93 fragments from deposits of the two rock shelters (Chapter 2). And, for geometrics morphometrics analysis, a DB was elaborated with cartesian coordinates, representing anatomical landmarks on the periphery of the molar, on imagesn of first upper and lower molars of 22 current specimens and 43 remaining specimens from middle and late Holoceno. The results of linear morphology suggesting, to extinct population, an abnormal ontogenetic development of sincranium in parts that need of impulse of mastigatory muscular system to correct development. The geometric morphometric analysis results showed that molars with little or no wear (young individuals) are significantly different between extinct and current populations. The effect of wear on current populations leads the teeth from a narrow shape (seen in young) to a shape quite similar to preterit specimens which are rounded and with extended posterior region. I discuss on this chapter if the morphological differences are enough to recognize extinct populations as a new species or are just an expression derived from environmental factors in a context of rapid climate change and environment. Here these results are also discuted under the perspective that the variation in shape and size probable have been associated with diet changes, which in turn were caused by loss of habitats and replacement of vegetation occurred after 4,000 years ago (Chapter 3).

Keywords: Diet changes; Dental wear; Environmental changes effects; Ontogenic differences; Mastigatory engineer

4.1 – Introdução

“Os dentes possuem uma importância desproporcional para a morfologia dos vertebrados quando se considera sua contribuição para a massa corpórea. [...] Primeiramente, sua durabilidade converteu-os em uma parte significativa do registro fóssil. Em segundo lugar são tão adaptáveis que a dieta da maioria dos animais pode ser avaliada a partir dos seus dentes. Em terceiro lugar, a grande variação de detalhes estruturais entre os grupos de vertebrados combinada com a relativa estabilidade estrutural dentro dos grupos faz com que os dentes apresentem inestimável importância para a sistemática” (HILDEBRAND, 1995: 113)

A distribuição das espécies de roedores é determinada por vários fatores históricos e por suas diferentes demandas ecológicas (PASCUAL *et al.*, 2002). Entre estas, talvez a necessidade de capturar e processar os alimentos seja a que mais produziu traços crânio-dentários ao longo da evolução das linhagens e, que hoje permite aos paleontólogos, zooarqueólogos e taxonomistas reconhecer a identidade dos táxons mesmo quando dispõem apenas de fragmentos de crânio e dentes (HERSHKOVITZ, 1962, 1967; ANDREWS, 1990; LANDRY JR., 1999; CHRISTOFF *et al.*, 2009; BERTRAND, *et al.*, 2012). A mais acurada descrição daqueles traços tem permitido também inferências sobre aspectos da ecologia, evolução e biogeografia histórica dos roedores na AS (HOOPER, 1957; HERSHKOVITZ, 1962, 1993; BENTON & HARPER, 2009).

Apesar da simplificação numérica na dentição que as espécies da Ordem Rodentia enfrentaram com a diminuição do número de incisivos, a perda de caninos e redução ou perda de pré-molares, os pré-molares e molares destas espécies ganharam em complexidade em: *i.* estruturas microscópicas no esmalte dos incisivos (*e. g.* organização tridimensional dos prismas de esmalte “*schmelzmuster*”, padrão de deposição e entrecruzamento dos prismas de esmalte “bandas de Hunter-Schreger”) e; *ii.* estruturas macroscópicas (*e. g.* diversificados padrões de dobras do esmalte, alturas e planificação das coroas, adição de estruturas de esmalte e diferentes padrões de inserção das raízes até a ausência delas em dentes euhiposodontes) (STEHLIN & SCHAUB, 1951; HERSHKOVITZ, 1967; KOENIGSWALD *et al.*, 1994;

HUNTER & JERNVALL, 1995; KOENIGSWALD & KALTHOF, 2007). No escopo da superfamília Muroidea, VOROTZOV (1960) reconhece que o sucesso do grupo pode ter ocorrido pela capacidade das espécies deste grupo se alimentar tanto de alimentos muito calóricos, mas raros ou de difícil obtenção (*e. g.* sementes, invertebrados), quanto de alimentos pouco calóricos, mas abundantes (partes vegetativas de plantas). Este autor ainda afirma que essa capacidade decorre da variedade morfológica exibida pelos molares.

Certamente os dentes exibem relativa estabilidade estrutural, como mencionado por HILDEBRAND (1995), o que nos possibilita associá-los às diferentes linhagens e aos diferentes hábitos alimentares. Por outro lado, UNGAR (2010: 218) chama atenção a ubíqua homoplasia na forma dos dentes, ou seja, algumas formas aparecem e desaparecem em algumas linhagens, um aspecto que causa algumas dificuldades para os taxonomistas no estabelecimento das relações entre os grupos. Um exemplo disso é a associação entre espécies de pastadores de formações abertas da subfamília Sigmodontinae com hipsodontia coronal e tetralofodontia (HERSHKOVITZ, 1962; 1967). O estabelecimento desta associação por vezes levou a estruturação de grupamentos parafiléticos como a classificação de *Reithrodon*, *Euneomys* e *Pseudoryzomys* como Phyllotini (D'ELIA, 2003: Tab. 1). Somente com o emprego de um maior número de caracteres morfológicos (VOSS & CARLETON, 1993) e marcadores moleculares foi possível verificar que os dentes destas espécies assemelharam-se com formas vistas em filotíneos pastadores devido a convergência ou paralelismo (MACHADO *et al.*, 2013; PARADA *et al.*, 2013; PARDIÑAS *et al.*, 2015). Sendo assim, os dentes são estruturas que também respondem a pressões adaptativas e a alterações nos ambientes, certamente, porque estas vão impor aos indivíduos a utilização de novos recursos ou a utilização mais eficiente de recursos. Ciente disso, HOOPER (1957) foi pioneiro em buscar descrever criteriosamente a mínima variação dentária entre espécies relacionadas dentro do gênero *Peromyscus* e verificou que: “*There is no reason to believe that in their evolution they are any more plastic or any more stable than some other cranial parts*”.

O desenvolvimento metodológico computacional voltado a morfometria durante os anos 80 trouxe consigo todo um avanço teórico e filosófico para o uso das novas abordagens investigativas nos campos da biologia (MONTEIRO & REIS, 1999). Como fruto desta integração se estabeleceu nos anos 90 uma escola de Morfometria Geométrica [*Geometric Morphometrics* (GM)], como disciplina com o objetivo de descrever a variação na forma e no tamanho de estruturas biológicas (*e. g.* ossos, conchas, órgãos, asas) e com a capacidade de detectar mesmo sutis variações intra-específicas (BOOKSTEIN, 1989; 1991; ROHLF & MARCUS,

1993). Rapidamente a metodologia começou a ser aplicada para mensurar as variações em sínclanos (*e. g.* AUFRAY *et al.*, 1996; FORNEL, 2005; CORDEIRO-ESTRELA *et al.*, 2008; HAUTIER *et al.*, 2012; COSTA, 2013; ALVARADO-SERRANO *et al.*, 2013), mandíbulas (*e. g.* BARČIOVÁ, 2009; HAUTIER *et al.*, 2012) e dentes de roedores (*e. g.* JANZEKOVIC & KRYSTUFEK, 2004; MACHOLÁN, 2006; CANO *et al.*, 2013; KIMURA *et al.*, 2013; BORONI *et al.*, 2017). Dentre estes merecem destaque os trabalhos de CANO *et al.* (2013) e KIMURA *et al.* (2013). No primeiro, os autores buscaram avaliar a forma externa do M1 em 85 gêneros da família Muridae, comparando três tipos de dieta: herbívora, omnívora e animalívora. Com o estabelecimento da relação forma/dieta, eles buscaram inferir a dieta de táxons fósseis. No segundo, foi estudada a forma periférica e tamanho do M1 de espécies fósseis com uma dieta herbívora em amostras obtidas ao longo de uma escala temporal de 14.1 Ma até 6.5 Ma, em uma linhagem de Muridae. Neste trabalho, os autores buscaram: *a.* testar uma proposta filogenética e, *b.* entender a relação entre mudança de forma e uma dieta mais rica em plantas C3 ou C4. Em ambos os trabalhos ficou claro que a forma dos dentes varia entre diferentes dietas e ao longo do tempo para um melhor aproveitamento de diferentes recursos alimentares e que é possível testar a proximidade filogenética de táxons relacionados.

Visto as potencialidades da GM, decidi investigar a forma dos molares do gênero *Pseudoryzomys* pelos seguintes motivos: *i.* Os espécimes associados a *P. simplex* foram os mais abundantes nas amostras antigas de ambos os sítios arqueológicos estudados; *ii.* Possuem uma interessante oscilação em sua abundância ao longo do tempo, provavelmente ligada ao aumento da umidade entre 3800 e 3300 anos AP e forte diminuição entre 3000 e 1300 anos AP (ver capítulo anterior); *iii.* foram extintos a poucas centenas de anos no sul do continente e os motivos para isso vem sendo debatidos (TETA *et al.*, 2014; HADLER *et al.*, 2016); *iv.* populações viventes da AS só ocorrem ao norte do paralelo 25°, exceto por populações no centro do Paraguai e extremo nordeste da Argentina; *v.* registros fósseis indicam uma distribuição notavelmente muito ampla que iria de Buenos Aires (TETA *et al.*, 2014) até o centro do Estado do Piauí (NEVES, 2017) e; *vi.* análises exploratórias para distinguir diferenças morfológicas (apresentadas também nesse capítulo) mostraram diferenças significativas em medidas de tamanho entre populações antigas e atuais. *P. simplex* é uma espécie predominantemente herbívora, de hábitos semi-aquáticos e que habita ambientes abertos úmidos e sazonalmente alagados (VOSS, 2015). Suas capturas são bastante ocasionais e isto tem dificultado o estudo de aspectos ecológicos da espécie (VOSS & MYERS, 1991; PARDIÑAS *et al.*, 2004). Possui próxima relação filogenética com *Holochilus*, outra

linhagem da tribo Oryzomyini, também herbívoro e que ocupa ambientes alagados em fisionomias abertas (MACHADO *et al.*, 2013).

Os espécimes antigos de *P. simplex* exibem perceptíveis diferenças morfológicas na as séries dentárias superiores e inferiores, em comparações com amostras recentes desta espécie. Neste capítulo objetivo mensurar a diferença na forma periférica dos primeiros molares entre os espécimes de *P. simplex* do presente e do passado e a partir disto: *i.* verificar se a forma dos molares difere significativamente entre populações do norte e extintas populações do sul e; *ii.* discutir se as formas e as alterações nestas poderiam estar relacionadas a diferenças ambientais e, conseqüentemente, nas dietas entre ambas populações.

4.2 – Materiais e Métodos

4.2.a – Delimitação das amostras atuais e pretéritas

Exemplares de *P. simplex* são muito difíceis de serem coletados (PARDIÑAS *et al.*, 2004) sendo raros em coleções brasileiras e internacionais. Verifiquei via publicações (e.g. VOSS, 1991, PARDIÑAS *et al.*, 2004) e consultas à plataforma VertNet® (<http://vertnet.org/>) que existem apenas 57 espécimes com crânio e dentes disponíveis para consulta em doze instituições de cinco países (Tabela 27). Não sendo este um trabalho de revisão ampla para o gênero, optei por utilizar os espécimes das coleções do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e Museu de Zoologia João Moojen (MZUFV). Considerando apenas estas, utilizei 44% dos espécimes já coletados e integralmente preservados. Portanto, minha amostra atual foi delimitada em 22 crânios íntegros do MPEG de espécimes coletados no norte do Brasil cedidos por empréstimo para as análises em GM e 25 espécimes (22 do MPEG mais 3 da MZUFV) utilizados para análises discriminantes (Tabela 28). As informações de coleta foram obtidas a partir das etiquetas associadas aos espécimes.

Para compor a amostra pretérita selecionei nas amostras dos sítios arqueológicos 114 remanescentes (partes do crânio, mandíbulas e dentes soltos) de *P. simplex*. Utilizei 43 espécimes nas análises em GM e 93 espécimes puderam ter ao menos uma medida registrada (ver 3.2.c) para a composição dos gráficos scatterplot e de barras de erro padrão (Tabela 29).

Em ambas as amostras eu classifiquei os espécimes em dois grupos etários, jovem e adulto, baseado no padrão de desgaste dentário de VOSS (1991: 16) e na sugestão de PRADO & PERCEQUILLO (2011), que não encontram restrição no agrupamento de espécimes com classes 3, 4 e 5 em análises de variação morfológica relacionada a distribuição das populações. No primeiro grupo (jovem) reuni os espécimes com dentes com desgaste 1 ou 2. Já os dentes associados ao padrão de desgaste 3, 4 e 5 foram classificados como ‘adulto’.

4.2.b – Preparação dos exemplares e captação das imagens ópticas e em microscopia eletrônica

Fragmentos de crânio com primeiros molares superiores (M1) e inferiores (m1) ou M1 e m1 isolados foram selecionados e limpos sob lupa com pincéis macios e agulhas. Para a tomada de imagens por microscopia eletrônica de varredura (MEV), os espécimes foram fixados em *stubs* de metal com adesivo feito com esmalte cosmético incolor misturado com grafite em pó (para manter a condutividade elétrica entre o espécime e o *stub*). Com o adesivo seco, os espécimes foram metalizados com ouro no *sputtering* Baltec® SCD 050 e examinados em microscópio eletrônico, modelo LEO 435 VP, no Núcleo de Apoio a Pesquisa em Microscopia Eletrônica Aplicada à Pesquisa Agropecuária (NAP/ MEPA) da ESALQ/USP. O software de controle do aparelho aplica automaticamente uma escala de 1 mm calibrado na altura da coroa dos molares.

Cada espécime teve duas imagens tomadas independentemente (em momentos diferentes e com re-fixação no *stub*). A remoção dos espécimes do *stub* ocorreu com imersão deste por cerca de 5 min. em acetona comercial (C₃H₆O). Estas coletas independentes de imagens e marcação de *landmarks* e *semilandmarks* são importantes para a realização do teste de repetibilidade, com o propósito de quantificar a variação relacionada ao posicionamento do espécime no momento da tomada da imagem, e diferenciá-la da variação fenotípica intrínseca dos espécimes (VISCOSI & CARDINI, 2011; ALVARADO-SERRANO *et al.*, 2013). Ou seja, o teste avalia estatisticamente a capacidade do amostrador de manter um padrão da coleta dos marcos anatômicos evidenciando descuidos do posicionamento do espécime (VISCOSI & CARDINI, 2011).

A captura de imagens dos espécimes recentes ocorreu através de fotografia convencional com o uso de máquina Canon® Ds 126191 acoplada à ocular de estereomicroscópio Zeiss® Discovery V20 com capacidade de ampliação de até 150x. Os crânios e mandíbulas foram fixados com massa de modelar de maneira que expusessem a vista oclusal dos M1 e m1 da forma mais horizontal possível (Figura 24). Fotografei preferencialmente os molares direitos. Com o propósito de aumentar o tamanho amostral, fiz imagens de molares esquerdos e as inverti no Adobe Photoshop® CS3. A escala foi tomada com régua fixada no nível das coroas dos molares. Como realizado com as imagens em MEV, duas fotografias independentes (em momentos diferentes e com re-fixação no suporte com massa de modelar) foram feitas de cada espécime também para distinção entre variações fenotípicas e variações ligadas a preparação da amostra.

4.2.c – Coleta e análise de dados

Landmarks (ou marcos anatômicos) são locais reconhecíveis na superfície de espécimes e estruturas as quais estão ligadas as nossas explicações sobre processos biológicos (MONTEIRO & REIS, 1999: 12). Segundo BOOKSTEIN (1991), os marcos anatômicos podem ser de três tipos: Tipo I (Justaposição de tecidos) - Ponto no espaço onde três estruturas se encontram (*e. g.* suturas ósseas); Tipo II (Máxima curvatura ou outros processos morfogenéticos locais) - Extremos de processos e invaginações (*e. g.* pontos de inserção de músculos) e; Tipo III (Pontos extremos) - Maior distância que pode ser medida numa estrutura como diâmetros, extremidades de centroides e interseção de segmentos entre marcos. *Semilandmarks* são utilizados para analisar locais de pontos homólogos juntamente com curvas e superfícies em duas ou três dimensões (GUNZ & MITTEROECKER, 2013).

Defini os *landmarks* seguindo KIMURA *et al.* (2013) ou seja, tomei por referência extremidades e aberturas de flexos e flexídeos (Figura 89):

- a) M1: 1 - Extremidade da face anterior;
- 2 - Abertura do protoflexo, na margem periférica e no ponto de máxima curvatura;
- 3 - Abertura do hipoflexo, na margem periférica e no ponto de máxima curvatura;
- 4 - Extremo distal do posterolofo;
- 5 - Abertura do metaflexo, no topo do mesoestilo e;
- 6 - Abertura do paraflexo, no topo do estilo anterolabial.
- b) m1: 1 - Extremidade da face anterior;
- 2 - Abertura do protoflexídeo, sobre o cingulídeo em sua porção medial;
- 3 - Abertura do hipoflexídeo, no topo do ectoestilídeo;
- 4 - Extremo distal do posterolofídeo;
- 5 - Extremo lingual do entoflexídeo e;
- 6 - Extremo lingual do entoflexídeo.

O *landmark* 1 pode ser considerado como do tipo III por marcar a face mais anterior dos molares, mas os demais (2 a 6) são do tipo II por priorizar máximas curvaturas, extremidades de formações e topo de estruturas. Os *semilandmarks* foram usados para melhor definição dos contornos se deu aos pares entre os *landmarks* (exceto entre os pontos 3 e 4)

sempre marcados de forma equidistante aos *landmarks* vizinhos e sempre na linha periférica do dente. Os *semilandmarks* foram numerados de 7 à 19 e são apresentados na Figura 89.

Utilizei o software RStudio v. 1.0.136 e o pacote Geomorph para R (ADAMS *et al.*, 2015) para realizar o posicionamento dos *landmarks* e *semilandmarks* e para a realização dos testes de repetibilidade.

Sendo assim, ao final da coleta de dados para as análises em GM, foram criadas quatro bases de dados com coordenadas dos *landmark's* e *semilandmark's* para cada um dos oito grupos de dentes listados:

- i. Molares antigos, inferiores e com desgaste de 1 à 2 (jovens);
- ii. Molares antigos, inferiores e com desgaste de 3 à 5 (adultos);
- iii. Molares atuais, inferiores e de jovens;
- iv. Molares atuais, inferiores e de adultos;
- v. Molares antigos, superiores e de jovens;
- vi. Molares antigos, superiores e de adultos;
- vii. Molares atuais, superiores e de jovens e;
- viii. Molares atuais, superiores e de adultos.

4.2.d – Morfometria Geométrica

As análises multivariadas foram executadas na plataforma R, onde realizou-se uma MANOVA (*sensu* CAREY, 1998) para comparar as médias dos pontos dos procrustes com 1000 permutações em cada um dos oito grupos de dentes. Para os resultados da MANOVA considerou-se $\Pr(>F) > 0.05$ = similar e $\Pr(>F) < 0.05$ = distinto. Testes de pareamento entre os grupos (“*Pairwise*” *sensu* DAVID, 1988) com 1.000 permutações foram realizados para avaliar a variância dos procrustes.

Para a análise de componentes principais (PCA) segui WOLD *et al.* (1987). Os escores de PCA em todos os grupos foram verificados e as coordenadas que definem a forma mostraram-se significativamente correlacionados sob o critério de distância mínima de procrustes pela superposição destes em dois conjuntos de dados ($r=0.95$, $p=0.001$ por 1000 permutações).

As configurações dos landmarks foram escalonadas para o tamanho do centróide da unidade e sobrepostos para minimizar a soma das diferenças dos quadrados nos landmarks correspondentes entre cada amostra e configuração média pela análise generalizada de Procrustes de ROHLF & SLICE (1990). As formas sobrepostas foram projetadas

ortogonalmente ao plano tangente, no qual a configuração média é um ponto tangente ao espaço da forma. Escores parciais da deformação (variáveis de forma não uniforme) e um componente de forma uniforme foram calculados usando $\alpha = 0$ na equação para a matriz de peso. Para as saídas gráficas foi utilizado os pacotes de R devtools v. 1.12.0 (WICKHAM *et al.* 2018) e ggbiplot (VU, 2011).

4.2.e – Morfometria linear

Apesar de fragmentados, foi possível tomar algumas medidas lineares em partes do crânio e mandíbulas de *P. simplex* presentes na amostra antiga e compará-los com as mesmas medidas tomadas em espécimes atuais. Segui PERCEQUILLO (2003) e ABREU-JR (2014) para selecionar as seguintes medidas (Figura 88): largura da ponte palatina (LPP), largura da placa zigomática (LPZ), comprimento da série alveolar superior (CSA) e comprimento da série alveolar inferior (CSa). A medida de largura da ponte palatina (LPP) precisou ser estimada assumindo perfeita simetria bilateral para os crânios. Assim, em alguns fragmentos multipliquei por dois a menor reta entre a linha da sutura medial do palato e a borda do alvéolo do M1 na altura do protocone. Para as mandíbulas, criei três medidas para confirmar minhas observações de o tamanho do diastema, o tamanho e formato do processo coronóide e, o comprimento do processo angular eram diferentes entre espécimes atuais e pretéritos:

a. Comprimento do diástema inferior (Cdi) = Medida da distância entre a margem superior lingual do alvéolo do incisivo inferior até a margem anterior do alvéolo anterior do m1;

b. Distância côndilo-coronóide (DCC): Medida da reta entre a extremidade distal do processo coronóide a margem anterior da superfície do côndilo (delimitada por discreta crista óssea);

c. Distância côndilo-angular (DCA): menor distância entre a margem posterior da superfície do côndilo até a extremidade do processo angular (Ver figura 88).

As medidas foram tomadas sob lupa com paquímetro digital com precisão de 0.01mm. Na matriz de medidas mantive agrupadas as medidas de espécimes: *i.* Atuais e jovens; *ii.* Atuais e adultos; *iii.* Pretéritos e jovens e; *iv.* Pretéritos e adultos. Utilizei as análises de *scatterplot* e de barras de erro padrão com intervalo de confiança de 95% do software IBM SPSS Statistics 19. A edição dos gráficos foi feita em Adobe Photoshop ® CS3.

4.3 – Resultados

4.3.a – Análises de medidas lineares

As Figuras 91 e 92 mostram medidas diretamente relacionadas ao comprimento da série molar. Os comprimentos das séries alveolares (CSA e CSa) não se mostraram significativamente diferentes entre os indivíduos de populações atuais e extintas. Considerando os espécimes atuais, houve esperada sobreposição dos intervalos de medidas entre espécimes jovens e adultos uma vez não se verifica em Sigmodontinae a condição de euhypsodontia em molares (D'ELIA & PARDIÑAS, 2015). Tal condição de crescimento contínuo da coroa causa também a expansão dos alvéolos. O sutil crescimento das medidas de comprimentos entre jovens e adultos deve estar relacionada ao processo de erupção dos molares onde é observado que à medida que os indivíduos crescem também as raízes vão se expondo e ajustando suas fixações nas maxilas e mandíbulas. Poucos foram os espécimes jovens e antigos passíveis da realização das medidas CSA (n=3) e CSa (n=4). Um maior número de espécimes jovens certamente possibilitaria uma comparação etária mais clara.

As Figuras 93 e 94 mostram medidas relacionadas ao tamanho dos crânios dos indivíduos, sobretudo, ao volume de suas cavidades orais. LPP e Cdi mostraram tendências similares. Enquanto que nos espécimes atuais verifica-se um claro crescimento do crânio, com ausência de sobreposição entre as medidas para LPP e Cdi entre jovens e adultos, o mesmo não é verificado com os espécimes antigos. Espécimes antigos adultos possuem as dimensões de LPP e Cdi bastante sobrepostas a de indivíduos jovens e, mostram-se significativamente menores do que os indivíduos adultos da amostra atual. Estes resultados claramente indicam: *i.* Indivíduos adultos das populações extintas do sul possuíam cavidades orais (e possivelmente a estrutura craniana no geral) menores do que os indivíduos adultos das populações atuais e; *ii.* Ou os indivíduos adultos das populações extintas não apresentavam diferença significativa de tamanho da cavidade oral com os indivíduos jovens, ou os dentes de *P. simplex* do sul do Brasil desgastavam-se mais rapidamente e enviesaram minha classificação etária. Portanto, mesmo com aparente similaridade nas dimensões das séries molares (inferidos pelos CSA e CSa), os espécimes antigos possuíam volumes das cavidades orais significativamente menores ao visto nos espécimes atuais.

As três medidas mais relacionadas à mecânica da mastigação, LPZ, DCA e DCC, também apresentaram variações significativas entre populações viventes de *P. simplex* e as antigas populações do sul. Para a primeira medida era esperado a diferença entre jovens e adultos em ambas as amostras devido ao desenvolvimento ontogenético que desencadeia uma

ampliação da placa zigomática (PRADO & PERCEQUILLO, 2011). As medidas DCA e DCC estão relacionadas diretamente ao tamanho e forma, respectivamente, do processo angular e do processo coronóide e, por sua vez, o desenvolvimento destas estruturas é bastante relacionado a intensidade do uso da musculatura associada (WASHBURN, 1946; MOORE, 1965; ROT-NIKCEVIC *et al.*, 2007; ZELDITCH *et al.*, 2008). De qualquer forma, também é de se esperar que os processos mandibulares também se desenvolvessem com o crescimento tornando as medidas DCA e DCC significativamente distintas entre jovens e adultos. Contudo, alguns aspectos dessas medidas mostraram-se inesperados.

As medidas de LPZ (Figura 95) levando em conta apenas os jovens mostram pouca sobreposição indicando que os espécimes antigos teriam naturalmente músculos associados (masseter lateral ou profundo) mais fortes já que a área para a inserção destes mostra-se mais ampla (WOOD 1965; COX & JEFFERY, 2011). Contudo, àquela indicação não se sustenta quando são avaliadas as medidas de LPZ para os adultos. A variação da LPZ nos espécimes antigos mostra-se perfeitamente sobreposta a variação encontrada em adultos de *P. simplex* viventes. A forte variação ontogenética craniana entre jovens e adultos nas populações atuais, já sugerida pelo LPP, Cdi e LPZ, é novamente indicada nas análises de DCA. As variações em LPZ e DCA podem ser relacionadas a utilização e desempenho do masseter lateral (WOOD 1965; COX & JEFFERY, 2011). Este é um importante músculo da mastigação dos Myomorpha e está bastante relacionado ao movimento propalinal da mandíbula (KESNER, 1980; COX *et al.*, 2012). Em sua porção anterior o masseter lateral se fixa na placa zigomática e posteriormente liga-se na lateral da mandíbula até a extremidade do processo angular (WOOD 1965; COX & JEFFERY, 2011). Sua contração contribui na movimentação, posicionamento e força para a oclusão dos incisivos e, a verificação de áreas de inserção maiores são indícios de um maior volume muscular (KESNER, 1980). Infelizmente poucas foram as mandíbulas remanescentes que exibiam um processo angular intacto. Apenas uma para cada grupo etário puderam ter medidas a DCA e seus valores foram superiores ao intervalo de confiança da variação registrada para as populações atuais.

A variável DCC dos espécimes antigos foi significativamente maior porque estes exibiam processos coronóides mais baixos e menos curvos do que os presentes em mandíbulas dos espécimes recentes. Muito da variação na forma e tamanho do processo coronóide depende da utilização do músculo temporal, chegando este até mesmo a desaparecer caso o referido músculo seja avariado (WASHBURN, 1946). O temporal é o principal músculo ativado para o fechamento da mandíbula e um dos principais contribuintes

em força para a oclusão dos incisivos (COX & JEFFERY, 2011). Indivíduos jovens e adultos exibiram a variabilidade de DCC com alguma sobreposição, principalmente, entre os indivíduos antigos do sul do Brasil. Como a DCC relaciona o desenvolvimento de duas estruturas da mandíbula (processos condilar e coronóide) é esperado que um crescimento alométrico da mandíbula mantenha uma certa constância na medida. Porém, como mencionado, a utilização do músculo temporal modifica o coronóide e incute variabilidade em DCC (WASHBURN, 1946; MOORE, 1965; ROT-NIKCEVIC *et al.*, 2007; ZELDITCH *et al.*, 2008). Sob esta lógica é possível sugerir que a ação do temporal em populações atuais é mais efetiva do que o visto nos indivíduos antigos, os quais exibiram uma variação de DCC bastante sobreposta entre as classes etárias.

4.3.b – Morfometria geométrica

A MANOVA indica que os espécimes pretéritos não exibem alteração na forma dos primeiros molares ao longo de suas vidas, ou seja, o desgaste não afeta a forma dos m1 e M1. Sendo assim, o fator etário é irrelevante para as demais análises e os espécimes dos grupos “i” e “ii” puderam ser reunidos em um único grupo “m1 antigo” enquanto que os espécimes dos grupos “v” e “vi” foram reunidos em “M1 antigo”. Por outro lado, o desgaste parece ter um papel importante na conformação dos molares dos espécimes atuais. Tanto os m1 quanto os M1 tiveram as formas significativamente alteradas pelo desgaste quando foram comparados os indivíduos jovens e adultos (Tabela 30) e, por isso, a classificação para os espécimes atuais (grupos *iii*, *iv*, *vii* e *viii*) foi mantida nas análises subsequentes.

Os resultados da MANOVA comparando molares das populações pretéritas e atuais mostram que os M1 são significativamente diferentes em suas formas. Enquanto a forma dos m1 fica dentro do intervalo onde assumimos que não há diferença na forma. Portanto, independentemente do desgaste os M1 de *P. simplex* possuem formas periféricas diferentes entre populações extintas e viventes (Tabela 31). O teste de *pairwise* apresentou os seguintes escores para a variância dos procrustes nos grupos: - M1 antigo = 0.0017; - M1, jovem e atual = 0.0023 e; - M1, adulto e atual = 0.0015. Já os escores das diferenças absolutas entre as variâncias e os valores de P no *pairwise* entre os grupos são apresentados na Figura 98. Esta figura mostra os M1 antigos possuem forma significativamente diferente do M1 de espécimes jovens da população atual ($P = 0.074$). Também foi significativa a diferença na forma associada ao desgaste na amostra atual onde M1 de indivíduos adultos mostrou-se mais semelhantes ao M1 das populações extintas ($P = 0.697$) do que aos jovens de suas próprias populações ($P = 0.06$). Estas diferenças de forma são melhores representadas no resultado da

PCA o fica mais claro que a medida que os M1 dos indivíduos atuais vão se desgastando eles vão ficando mais semelhantes aos M1 dos *P. simplex* representados na amostra semifóssil.

A PCA (Figura 99) apresenta a distinção entre as formas de M1 antigos (jovens + adultos), M1 jovens atuais e M1 adultos atuais. Como já sugerido pela MANOVA e testes de *pairwise*, o desgaste afeta severamente a forma periférica dos M1 nas populações atuais. O PCA mostra que quase não ocorre sobreposição entre as variações da forma periférica do M1 entre as classes etárias de *P. simplex* viventes. Além disso, mostra que a medida que os espécimes viventes crescem seus M1 vão se desgastando e se tornando semelhantes aos dos indivíduos da população extinta.

A forma média dada pelo estabelecimento de retas entre os centróides de cada marco torna visual a relativa estabilidade na forma entre os m1 e M1 e as alterações nos limites dentários causadas pelo desgaste em populações viventes (Figuras 100 e 101). Destaco: *i.* as alterações no procingulídeo dos m1 que nos indivíduos antigos tende a tornar-se mais largo com o desgaste enquanto que nos espécimes viventes a tendência foi inversa; *ii.* a presença desde os jovens de uma área postero-labial maior dada por um posterolofo mais longo nos M1 dos espécimes antigos; *iii.* aumento da área postero-labial em espécimes atuais apenas em espécimes adultos e; *iv.* alargamento do M1 com o desgaste nos espécimes atuais sobretudo na margem lingual e na região do paraflexo.

4.4. Discussão

4.4.a – Variações morfológicas em *Pseudoryzomys* do sul são suficientes para a caracterização de uma nova espécie?

Os resultados das análises morfológicas apresentados neste capítulo indicam significativas diferenças entre indivíduos de *P. simplex* atuais, do norte, e extintos do sul. Caso estivessem disponíveis ou fossem analisados apenas partes cranianas de espécimes adultos poderia ter interpretado de que tratavam-se de entidades taxonômicas distintas onde as populações antigas teriam menor porte (ver Figuras 93 e 94). Contudo, abrangendo um pouco mais a busca e incorporando também os jovens (*i. e.* considerando portanto o processo ontogenético), aquela primeira interpretação poderia ser totalmente falseada. Agora, verificando que os jovens possuem dimensões de áreas do crânio muito semelhantes, passaria a ser razoável interpretar que os espécimes pertencem a mesma espécie onde o desenvolvimento do crânio das populações atuais se dá em outro ritmo ou obedecendo a outros estímulos fisiológicos ou ambientais.

Além disso, estudar e identificar fragmentos ósseos de pequenos roedores irá cada vez mais exigir que os pesquisadores procurem abordagens e métodos diferentes, buscando alternativas para a sistemática com espécies atuais, para as quais estão disponíveis espécimes inteiros e, muitas vezes, organizados em amplas amostras. Por exemplo, entre as medidas utilizadas apenas LPZ (BZP ou ZPW em inglês) é usual em trabalhos de taxonomia e sistemática (e. g. VOSS, 1988, 1991; PATTON & SILVA, 1995). Tivesse utilizado neste trabalho apenas LPZ para auxiliar na descrição das diferenças, uma terceira alternativa de interpretação seria possível: as amostras de *P. simplex* do passado eram maiores do que as amostras atuais, contudo, estas últimas possuem uma taxa de crescimento mais acelerada (Figura 95).

Os três exemplos de interpretação expostos são simples, mas ao meu ver ilustram bem a problemática de se trabalhar com taxonomia de grupos tão diversos quanto roedores, morcegos e marsupiais tendo como objeto de estudo apenas partes dos seus corpos. Para vários táxons daqueles grupos o espectro da variabilidade morfológica intraespecífica vem sendo descritos e sendo relacionados, principalmente, ao gênero (e. g. XIA & MILAR, 1987; ÁSTUA, 2010), desenvolvimento ontogenético (e. g. PRADO & PERCEQUILLO, 2011; BORNHOLDT *et al.*, 2008) e questões biogeográficas (e. g. REIS *et al.*, 2002; LIBARDI & PERCEQUILLO, 2016; VALLADARES-GÓMEZ *et al.*, 2017; PAVAN *et al.*, 2018). SIMPSON (1943) resume o exposto : “[...] *is impossible to consider criteria for recognition of a taxonomic group without having a reasonably clear idea of the nature of such a group.*”

No contexto da Paleozoologia, onde as entidades representadas por fósseis estão separadas por centenas de milhares de anos de seus parentes mais próximos viventes, é plausível reconhecer novas espécies mesmo a partir de pequenas diferenças. Contudo, os remanescentes do final do Pleistoceno e Holoceno mantem-se na esfera da Neozoologia e deve-se prezar pela parcimônia na distinção das entidades taxonômicas. Neste sentido, o máximo de informações deve ser recuperado do “mínimo” de amostras para discriminar novas espécies. Por isso, é recomendável o uso de diferentes métodos e abordagens para a compor um quadro o mais amplo possível de informações que permitam a decisão de delimitar uma nova espécie. Entre essas abordagens destacam-se: extração e análises com DNA antigo (e. g. HADLY *et al.*, 2004; BRACE *et al.*, 2015), morfometria geométrica (e. g. KIMURA *et al.*, 2013; HAUTIER *et al.*, 2009), descrição microestrutural dos dentes (e. g. KOENIGSWALD *et al.*, 1987, 2007), avaliação do microdesgaste e padrões de mastigação (e. g. LAZZARI *et al.*, 2008) e paleomodelagem de distribuição (e. g. FORMOSO *et al.*, 2015)

Neste capítulo foram utilizadas as abordagens em morfologia linear e morfometria geométrica sendo várias diferenças significativas reconhecidas. Entretanto, todos os espécimes pretéritos vem de um período de franca alteração ambiental onde a plasticidade fenotípica de *P. simplex* deveria estar sendo testada. Todas as mudanças puderam ser explicadas numa perspectiva de diferenças de dieta entre populações do norte e do sul, sobretudo, pela possível mudança de recursos alimentícios inerentes a mudança fitofisionômica que ocorrera no Holoceno final. Abordagens genéticas e de modelagem paleodistribuição estão sendo desenvolvidas para dar melhor entendimento sobre a validade de considerar as populações sul como uma nova espécie e também para investigar os fatores que modificaram tanto a biogeografia recente do gênero. Para isto será fundamental incorporar na amostra pretérita indivíduos de outras regiões onde o gênero também se extinguiu, como Buenos Aires (TETA *et al.*, 2014), e indivíduos de período anterior ao analisado, quando supostamente os ambientes de *P. simplex* passavam por suposta estabilidade

4.4.b – Pistas morfológicas para o desaparecimento de *Pseudoryzomys* do sul

BEECHER & CORRUCINI (1981) e MYERS *et al.*, (1996) investigam que fatores ambientais, principalmente, a consistência física dos alimentos podem afetar o desenvolvimento do aparato mastigatório e criar problemas na oclusão em mamíferos. Os autores relatam que ratos que passam a ser submetidos a dietas com alimentos macios podem apresentar estreitamento do arco dental maxilar provavelmente devido a uma redução no uso de músculos mastigatórios e aumento da tensão muscular dirigida anormalmente. O processo de deformação óssea é causado pela desarmonia de tensões musculares semelhante ao descrito para a respiração oral (BEECHER & CORRUCINI, 1981) onde ocorre a perda de tonacidade na musculatura orofacial com subdesenvolvimento e abaixamento da mandíbula (PAUL & NANDA 1973; HARARI *et al.*, 2010). Indícios de que esse estreitamento do arco dentário e possivelmente toda uma atrofia da musculatura associada a mastigação foram encontrados na população pretérita de *P. simplex*.

O estreitamento do arco maxilar parece ter se instaurado nos indivíduos de *P. simplex* e foi detectado pelas medidas de LPP. Na Figura 93 fica claro que indivíduos jovens das populações pretéritas e atuais possuem dimensões de palato semelhantes. Contudo, apenas entre os indivíduos atuais podemos perceber um desenvolvimento do palato associado ao crescimento dos indivíduos. Conforme o sugerido por PAUL & NANDA (1973), fatores

ambientais que estimulem o desenvolvimento da musculatura (*i. e.* utilização rotineira de forças para a mastigação de alimentos para o qual a espécie está adaptada) são fundamentais para o equilíbrio das tensões entre músculos internos e externos e para possibilitar um crescimento harmonioso do rosto. Entre os indivíduos do passado fica indicado que eles não atingiam um adequado desenvolvimento da cavidade oral (ver também diferenças em Cdi, Figura 94) e a lagura do palato se mostrou significativamente mais estreita, consequentemente, o arco dentário maxilar como um todo devia ser mais estreito do que o visto nos representantes modernos.

Detalhes sobre a dieta de *Pseudoryzomys* não são conhecidos mas infere-se que são pastadores devido a topologia de seus dentes e pela proximidade filogenética com outros dois gêneros pastadores: *Holochilus* e *Lundomys* (HERSHKOVITZ, 1962; VOSS & CARLETON, 1993; PRADO, 2017). Contudo, diferente destes, *Pseudoryzomys* parece adaptar-se melhor a formações abertas, com predominância de flora xerofítica, em climas menos úmidos e temperaturas mais elevadas, haja visto que grande parte da sua distribuição está sobreposta a diagonal seca sulamericana (*i. e.* Chaco, Cerrado e Caatinga) (PRADO & GIBBS, 1993; VOSS, 2015). Neste contexto, é possível inferir que *Pseudoryzomys* tenha se adaptado a explorar vegetação mais fibrosa ou outros itens vegetais mais duros que, além de nutrir, demanda força necessária para triturá-los e para estimular o pleno desenvolvimento craniomandibular.

A forma e o padrão de desgaste diferenciado nos molares entre populações antigas e atuais (Figura 99) de *Pseudoryzomys* provavelmente está relacionada também a diferenças na dieta entre as populações. O formato dos dentes dos jovens de populações é mais estreito e mantem por certo tempo cúspides elevadas o que condiz com uma dieta mais onívora (CANO *et al.*, 2013; LAZZARI *et al.*, 2008). Com o desgaste, a topologia dos dentes torna-se mais plana e a área oclusal mais alargada similar a um padrão predominantemente herbívoro (CANO *et al.*, 2013). Tal mudança de forma pode ser uma estratégia para evitar a competição tão acirrada pelos mesmos tipos de recursos entre gerações da mesma espécie onde, jovens com mais frequência poderiam buscar mais ativamente incorporar proteínas animais e energia de sementes enquanto que os adultos poderiam assumir uma postura mais passivas e territorialista, podendo se manter com a vegetação abundantes em seus habitats. A mudança de forma se dá por um desgaste pouco mais oblíquo ao sentido do plano oclusal (Figuras 100 e 101) (MACHOLAN *et al.*, 2006). Já os dentes das populações extintas do sul não exibem mudança da forma sugerindo um padrão de desgaste mais uniforme e transversal ao plano oclusal (MACHOLAN *et al.*, 2006). Além disso, o formato periférico dos molares é desde os

jovens já mais condizente a uma dieta herbívora. Todas as questões e associações vem sendo discutidas para grupos não sulamericanos (*e. g.* MACHOLAN *et al.*, 2006; LAZZARI *et al.*, 2008; RENAUD *et al.*, 2011; CANO *et al.*, 2013).

Compilando e relacionando estas pistas relativas a morfologia com as informações de mudanças paleoambientais (ver Capítulo 3), faz sentido sugerir que a substituição da flora ocorrida no final do Holoceno médio exigiu mudança de dieta por parte de *Pseudoryzomys*. Neste período, a vegetação típica de ambientes abertos e clima mais quente e/ou seco passaria a ser substituída por uma flora mais higrófila adaptada aos maiores regimes de chuvas. As gerações ainda expressariam toda base muscular, óssea e dentária nas idades iniciais como uma herança adaptativa de tempos onde o clima era mais seco e a dieta mais dura, contudo, em nova situação passaram a se alimentar de itens mais tenros cada vez mais abundantes os quais não exigiriam mais os mesmos estímulos físicos que levavam os indivíduos a terem rostos e maxílabas mais desenvolvidas (MYERS *et al.*, 1996).

Nesta hipótese as populações de *Pseudoryzomys* do sul da AS teriam condensado em poucos milhares um processo similar ao que vem ocorrendo com os humanos desde o desenvolvimento da agricultura entre 12500 e 10200 anos AP (PINHASI *et al.*, 2008). As populações humanas vem mudando sua dieta e cada vez mais incorpora itens mais macios, tenros e fluidos os quais exigem muito menos da biomecânica de mastigação que tem efeitos notáveis na morfologia das mandíbulas tais como: *i.* estreitamento do ramo mandibular e; *ii.* alteração da forma e tamanho do processo coronóide (PINHASI *et al.*, 2008; KATZ *et al.*, 2017). A verificação de menores mandíbulas para *P. simplex* do sul pode ser inferida por meio dos resultados expostos na Figura 94 onde se verifica tamanhos do diástema significativamente mais curtos. Sob este contexto, também poderia se explicar a conservação da forma dos molares das populações antigas ao longo da ontogenia uma vez que, com menores pressões das forças laterais na mastigação o desgaste daria-se mais uniformemente (MACHOLAN *et al.*, 2006; LAZZARI *et al.*, 2008).

Finalmente, indicativos da interrupção do desenvolvimento da musculatura mastigatória podem encontrados pelo constância anormal na largura da placa zigomática (Figura 95) que sustenta o masseter lateral (COX & JEFFERY, 2011) e pela atrofia do processo coronóide, indicada pela maior distância do processo condilar (Figura 97) e, que demanda de estímulo do músculo temporal para se desenvolver normalmente (WASHBURN, 1946).

Essa proposta de alteração de dieta com consequências registradas na morfologia óssea e dentária dos *Pseudoryzomys* pretéritos demanda agora de espécimes mais antigos que

os analisados aqui para ser testada. Demanda também de trabalhos que associem dieta, forma e padrões de desgaste para testar e aprofundar as inferências aqui realizadas. Espécimes do Holoceno inicial ou anteriores, que porventura venham a ser encontrados em contextos arqueológicos no sul da AS, precisarão ser incorporados em análises morfológicas para dar mais clareza a história biogeográfica recente da espécie.

4.4.c – Pistas relacionadas a competição para explicar o desaparecimento de *Pseudoryzomys* do sul

No tópico anterior discuti a possível mudança de dieta de *P. simplex* como tentativa de persistir em um ambiente cada vez mais dominado por florestas e por um clima mais chuvoso e ameno. Campos úmido rodeados por formações abertas de domínio de gramíneas e xerofítica vão perdendo espaço a partir dos 4.000 anos AP e passam a exigir que *P. simplex* se adapte a novos ambientes e explore novos recursos. Associando as demandas ecológicas atuais da espécie (descritas em VOSS, 2015) e os dados polínicos trabalhados no capítulo anterior é possível imaginar que ao longo do Holoceno médio no NE do RS condições de clima e vegetação semelhante as vistas no Pantanal e planícies úmidas do Cerrado viessem gradativamente dando lugar a formações pioneiras e florestais, restringindo cada vez mais as áreas alagadas e/ou alagáveis. Num primeiro momento *P. simplex* resiste e até prospera chegando a dominar amplamente a comunidade associada a ambientes aberto e úmidos entre 3.831 e 3.370 anos AP (Figura 86ii.). Contudo, as condições ambientais cada vez mais deixavam de ser as ideais para *P. simplex* e passavam a ser as ideais para *Holochilus vulpinus*.

Sob o princípio de exclusão competitiva de Gause (HARDIN, 1960) (i) se populações de duas espécies exploram os mesmos recursos, (ii) se ocupam o mesmo território e, se (iii) uma das espécies possui vantagem, mesmo que pequena, que permita melhor desempenho reprodutivo do que a outra espécie, a espécie que reproduz mais acabará por excluir a outra. *Pseudoryzomys* e *Holochilus* são gêneros irmãos e apresentam hábitos semiaquáticos. O segundo alimenta-se de folhas e talos de gramíneas principalmente e uma dieta semelhante é inferida para *Pseudoryzomys* devido a sua semelhança crânio-dentária. Porém, *Holochilus* é uma espécie maior e típica da região sul da AS (VOSS, 2015; GONÇALVES *et al.*, 2015). Apesar de não ser possível compor um quadro gradual de acompanhamento das variações nas abundâncias das espécies antigas e, portanto, não é possível maior clareza se abundância de uma cresce em sobre a diminuição da outra, penso ser razoável deduzir que a competição com *Holochilus* pode ter influenciado severamente o desaparecimento de *P. simplex* da porção sul do continente.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base nas amostras de comunidades pretéritas e atuais e em diversos métodos analíticos:

- Foi descrita a diversidade de habitats ao longo do Holoceno, que em sua fase inicial apresentava condições amenas de temperatura e provável clima úmido que permitia a mistura de plantas C3 e C4. A partir de 8.800 até 6.900 AP houve uma rápida predominância de plantas C4, que aponta para um período de médias mais altas de temperatura. Entre 6.900 e 5.600, houve um avanço das plantas C3 sobre formações campestres C4, possivelmente devido a amenização das temperaturas uma vez que as chuvas parecem continuar intensas provocando acelerado processo de deposição de sedimentos nas margens do rio amostrado. Durante o final do Holoceno médio e ao longo de todo o Holoceno tardio as plantas C3 predominam indicando relativa constância climática. Os dados isotópicos mostram bastante concordância com o cenário proposto em trabalhos de palinologia realizados ao longo do nordeste do RS e sugerem chuvas em áreas elevadas do planalto faziam importante aporte de água das planícies da Bacia do Sinos já na transição Holoceno inicial e médio.

- Foi apresentada a riqueza de espécies atuais e pretéritas e as correlacionei com a diversidade dos habitats presentes na área. Dessa forma, determinei a presença de 30 táxons distintos nas amostras pretéritas, sendo que quatro destes táxons hoje só ocorrem em ambientes da diagonal seca sulamericana: *Clyomys* sp., *Kunsia* sp., *Pseudoryzomys simplex* e cf. *Thalpomys*; um atualmente está restrito às margens do delta do Plata: *N.* cf. *obscurus*; e um está totalmente extinto, com registros pretéritos na região de Lagoa Santa, MG, no Pleistoceno tardio: *D. fossor*. Estabeleci uma lista de riqueza atual com 26 táxons. As listas de riqueza são das maiores já obtidas, considerando apenas pequenos roedores, e a lista atual só é menos diversa que listas obtidas em expedições em rios Amazônicos e para as encostas do planalto paulista, no Bioma Atlântico. Relacionando as ecologias de presas e corujas e, as abundancias de espécies predadas em diferentes pontos pude verificar que a disponibilidade de diferentes ambientes (em Km² de cobertura de solo) afeta a composição de espécies predadas, que alterações no território de ambientes preferenciais de caça de *T. furcata* afetam com maior magnitude a abundância de espécies predadas daqueles ambientes e que avanços, retrações e proporções de cobertura de diferentes ambientes podem ser inferidos a partir de depósitos ósseos antigos e atuais de *T. furcata*. Por fim, verifiquei que foram majoritariamente espécimes de *T. furcata* que compuseram os depósitos ósseos dentro dos abrigos sob rocha, ao longo dos últimos 6.218 anos AP. A participação humana na incorporação de ossos de

pequenos roedores no interior dos abrigos deve ter se restringido a espécies de *Cavia*, contudo, as informações obtidas neste estudo não foram suficientes para determinar esta relação de predação dos índios Umbu (habitantes esporádicos dos abrigos sob rocha) sobre populações e pequenos roedores.

- Informações sobre isótopos estáveis na matéria orgânica do solo foram relacionados as frequências de táxons de roedores dos depósitos ósseos e as frequências de espécies de plantas representadas no registro polínico (3 proxies) ao longo do Holoceno e foi possível verificar concordâncias entre o que cada proxy sugeria a respeito do clima e das mudanças na vegetação. De maneira geral, para os últimos 6000 anos das terras baixas no nordeste do RS, é possível sugerir que a maior riqueza e registros de táxons que hoje só ocorrem em formações abertas e úmidas da diagonal seca sulamericana aliada ao registro de *Blastocerus dichotomus* em sítios arqueológicos e formando população relictual próximo a área de estudo, seriam um indicativo que no Holoceno médio esta área apresentaria semelhança com o atual Pantanal. Meus resultados ainda sugerem que entre 6.200 e 3.400 anos AP a diversidade de roedores de matas é baixa e os polens de espécies florestais são pouco abundantes indicando que formações associadas a Mata Atlântica deveriam ainda ser modestas no final do Holoceno médio. Mas que após 4.000 anos AP formações florestais passam a substituir as áreas abertas úmidas na paisagem e entre 3.000 e 1.400 a riqueza de espécies florestais pela primeira vez superam a de formações abertas secas e a de formações abertas úmidas. As minhas interpretações a respeito das mudanças paleoambientais no NE do RS parecem dialogar bem com outras interpretações feitas em trabalhos polínicos com amostras de turfeiras da região. Pequenas variações na cronologia dos eventos são consideradas normais e inerentes aos fatores locais. Contudo, elementos que sugerem forte relevância de áreas úmidas no cenário paleoambiental na região não vinham sendo detectados ou ressaltados em trabalhos polínicos anteriores.

- Eu analisei a variação morfológica de uma das espécies mais comuns no Holoceno médio e que atualmente está extinta no Sul do Brasil: *Pseudoryzomys simplex*. Os resultados mostraram que as diferenças morfológicas encontradas entre populações atuais e pretéritas podem ser explicadas sob um ponto de vista de plasticidade fenotípica ante as variações paleoambientais do Holoceno final no nordeste do RS. Comparando o desenvolvimento ontogenético das populações atuais e das extintas verifiquei indicativos de pouco desenvolvimento da biomecânica mastigatória e consequente falta de diferenciação da região do rosto e mandíbula entre jovens e adultos. Tal efeito pode ter sido ocasionado pela

incorporação de alimentos menos abrasivos na dieta, provavelmente, plantas mais higrófilas e tenras que chegaram com a mudança para um clima mais chuvoso e de temperaturas amenas.

Figura 1 – Localização da bacia do rio dos Sinos (ponto amarelo na AS) e suas divisões em baixo (cinza escuro), médio (cinza claro) e alto Rio dos Sinos (laranja). Em azul claro: Curso principal do Rio dos Sinos. Modificado de COMITESINOS (2013: 235).

Figura 2 – Localização da região do alto Rio dos Sinos (ARS) inserida no contexto dos limites políticos dos municípios do nordeste do Rio Grande do Sul (Legenda na figura).

Figura 3 - Mapa do Rio Grande do Sul mostrando suas províncias geomorfológicas (Legenda no mapa) (Modificado de RIO GRANDE DO SUL, 2017). Localização do ARS indicada pelo ponto amarelo.

Figura 4 – Mapa do Alto Rio dos Sinos apresentando relevo em curvas de nível de 50m e apresentando distribuição das unidades de paisagem de SEMA (2010) e pontos de coleta de amostras de solo utilizadas na análise isotópica (coordenadas dos pontos na Tabela 1). Legendas na figura.

Tabela 1 – Pontos de coleta de amostras de solo na área do Alto Rio dos Sinos.

Pontos	Coordenadas	Municípios	Ambientes	Altitudes	Prof. Máx.
A	29°39'45"S - 50°42'54"O	Taquara	Campo	+/- 60m	130cm
B	29°45'30"S - 50°27'34"O	Santo Antônio da Patrulha	Campo	+/- 40m	90cm
C	29°45'13"S - 50°45'38"O	Taquara	Transição	+/- 40m	200cm
D	29°37'51"S - 50°29'37"O	Rolante	Transição	+/- 30m	200cm
E	29°39'04"S - 50°26'50"O	Riozinho	Floresta	+/- 110m	70cm
F	29°34'57"S - 50°26'13"O	Riozinho	Floresta	+/- 130m	70cm

Figura 5 – **A:** Trado “caneco” utilizado para coleta de solo em diferentes profundidades; **B:** Coleta no ponto “C” com haste extensível de 2,5 m permitiu coletar solos em até 2 m de profundidade; **C:** Coleta em campo (Ponto “A”) onde foi possível registrar também o perfil do solo; **D:** Ambiente de campo do ponto “B”; **E:** Ambiente de transição entre campo e mata ciliar no ponto “C”; **F:** Ambiente florestal do ponto “E”.

Figura 6 – Mapa mostrando os tipos de solo encontrados na região do Alto Rio dos Sinos (Legenda na figura). Linhas representam curvas de nível de relevo (cinza claro = 100m à cinza escuro = 900m). Modificado de IBGE, 2002.

Tabela 2 – Classificação e características do solo nos locais de coleta de amostras.

Pontos		Classificação		Relevo	Substrato	Textura
*		**		**		
A	PVa9	BR1	Argissolo Vermelho-Amarelo	Ondulado	Arenito	
B	PVa9	VI	Brunizem Avermelhado	Plano	Basalto	
C	PVa9	BR1	Argissolo Vermelho-Amarelo	Ondulado	Arenito	
D	PVa9	BR1				
E	Re24	C				