

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

Revisão taxonômica de *Morenelaphus* Carette, 1922  
(Cetartiodactyla, Cervidae): uma abordagem morfológica dentária.

Frederico Bonissoni Pêgo

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

**Orientadores:**

Prof. Dr. Leonardo dos Santos Avilla

Prof. Dr. Germán Mariano Gasparini

Rio de Janeiro  
2014



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

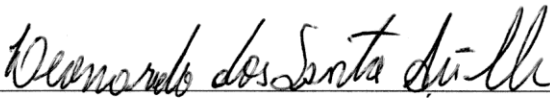
**Revisão taxonômica de *Morenelaphus Carette, 1922* (Cetartiodactyla, Cervidae):  
uma abordagem morfológica dentária.**

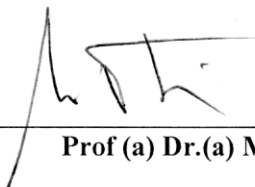
por

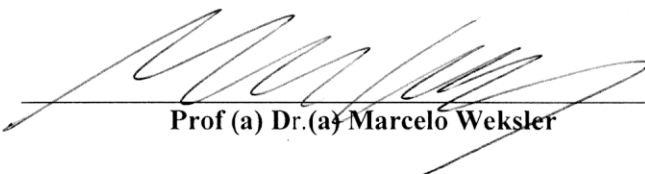
**Frederico Bonissoni Pêgo**

Dissertação de Mestrado

Banca Examinadora

  
\_\_\_\_\_  
Prof (a) Dr.(a) Leonardo dos Santos Ávilla (Orientador)

  
\_\_\_\_\_  
Prof (a) Dr.(a) Martín Ubilla

  
\_\_\_\_\_  
Prof (a) Dr.(a) Marcelo Weksler

Conceito:     A    

AGOSTO DE 2014

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

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. Leonardo dos Santos Avilla e ao Prof. Dr. Germán Mariano Gasparini, pela orientação sempre presente, com constante colaboração e discussões, pela visita e registro fotográfico de coleções e pelo suporte nos mais diversos (alguns adversos) momentos do mestrado.

À Prof. Dra. María Alejandra Alcaraz e à Prof. Dra. Carolina Saldanha Scherer, pela ajuda com bibliografia e colaborações nos primeiros trabalhos com o material da Gruta do Urso.

Ao Prof. Dr. Castor Cartelle Guerra, pela receptividade e disponibilização de dados da coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG.

Ao curador Sérgio Maia Vaz, pela receptividade e disponibilização de dados da coleção do Setor de Mastozoologia do Museu Nacional – MN/UFRJ.

À Biol. Lisiane Müller, pela ajuda com a identificação inicial do material de Cervidae e nas visitas à coleção do Museu Nacional.

Ao Prof. Dr. Leopoldo Soibelzon, pela ajuda com bibliografia.

Ao Prof. Dr. Oswaldo Baffa, pela colaboração com a datação dos materiais da Gruta do Urso citadas no presente estudo.

Ao Programa de Pós-Graduação, por acreditar na execução deste projeto e me receber como parte do seu corpo discente.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro às expedições que proveram o material do presente estudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida durante a execução do projeto.

Ao Laboratório de Mastozoologia e todos aqueles que o compuseram durante minha jornada pelo mundo acadêmico. Cada um de vocês contribuiu de maneira significativa para quem eu sou e para quem eu quero ser como cientista e como cidadão.

“A vida não começa conosco, nem termina conosco. (...)  
Na verdade somos um pouco de água numa onda muito maior.”

**(José Mujica)**

## RESUMO

Revisão taxonômica de *Morenelaphus* Carette, 1922 (Cetartiodactyla, Cervidae): uma abordagem morfológica dentária.

Frederico Bonissoni Pêgo

O Grande intercâmbio Biótico Americano propiciou o ingresso dos Cervidae à América do Sul e seu estabelecimento e irradiação na região Neotropical. Seus registros fossilíferos mais antigos são dos gêneros *Antifer* e *Epieuryceros* para o Pleistoceno Inferior da região Pampeana da Argentina. Estes fósseis, representados por galhadas e seus fragmentos, ditaram as diagnoses clássicas da maioria dos táxons fósseis de Cervidae sul-americanos. Contudo, essas estruturas podem variar morfológicamente entre os indivíduos, causando dúvidas na taxonomia do grupo. Para contribuir a um melhor entendimento da evolução do grupo, uma maior amostragem é necessária ao norte da região Neotropical. Assim, expedições paleontológicas foram realizadas à Aurora do Tocantins, estado do Tocantins, Norte do Brasil, município que inclui o terceiro maior patrimônio cárstico brasileiro, para o reconhecimento da biodiversidade pretérita. Dentre a diversidade de cervídeos, registrou-se o material dentário isolado de um Cervidae de grande porte da Gruta do Urso (CGU). Em análise morfométrica dentária comparativa, pode-se construir um gradiente dos molares de Cervidae sul-americanos atuais, do gênero extinto *Morenelaphus* e do CGU. Agrupados por tamanho, o CGU e *B. dichotomus* distinguem-se em sua morfologia dentária, pelo formato de suas fossas e conídeos e disposição de seus estilos e cristas. A partir da descrição de todos os registros de *Morenelaphus* e do CGU foi possível identificá-lo como representante do gênero. Essa contribuição descreve, pela primeira vez, a morfologia dos dentes e da mandíbula de *Morenelaphus*. Este estudo soma características morfológicas dentárias à diagnose do gênero e discute a validade taxonômica de suas espécies a partir de uma revisão de suas diagnoses anteriores, baseadas exclusivamente em galhadas. A partir da análise morfológica e morfométrica dentária de todos os espécimes, propôs-se um gênero monotípico, representado por *M. brachyceros*. Até então, o gênero fora registrado desde o Pleistoceno Médio até o Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior na Argentina, Uruguai, Paraguai e Brasil. Entretanto, a partir da datação por Spin Eletrônico de Ressonância de um dos dentes isolados de *M. brachyceros* registrados em Tocantins, este resultou na idade de  $3,8 \pm 0,5$  mil anos antes do presente. Este achado corresponde ao registro mais moderno e boreal do gênero, 350 km ao norte de Janaúba, estado do Minas Gerais. A assembléia fossilífera das cavernas estudadas no norte da região Neotropical sugere um padrão biogeográfico relacionado ao Domínio Chaquenho, uma diagonal de áreas abertas contínuas durante o Pleistoceno tardio. O registro de *M. brachyceros* no Norte do Brasil, posterior à fragmentação desta continuidade ambiental e concomitante ao Ótimo Climático do Holoceno (HCO) vai ao encontro da proposta de refúgio climático ao norte da sub-região Chaquenha, aproveitado por parte da biota Pampeana pleistocênica, de hábitos tróficos relacionados à ambientes mais úmidos.

**Palavras-chave:** Cervidae; Taxonomia; Morfologia dentária.

## ABSTRACT

Taxonomic revision of *Morenelaphus* Carette, 1922 (Cetartiodactyla, Cervidae): a dental morphological approach.

Frederico Bonissoni Pêgo

The Great American Biotic Interchange provided the entrance of Cervidae to South America and their establishment and irradiation in the Neotropic ecozone. Their older fossil records are from *Antifer* and *Epieuryceros* for the Early Pleistocene from the Pampas region of Argentina. These fossils, represented by antlers and their fragments, dictated the classic diagnoses of most fossil taxa of South American Cervidae. However, these structures may differ morphologically between individuals, causing doubts in the taxonomy of the group. To contribute to a better understanding of the evolution of the group, a larger sample is required to northern Neotropic ecozone. Therefore, paleontological expeditions were conducted to Aurora do Tocantins, state of Tocantins, northern Brazil, municipality that includes Brazil's third largest karstic patrimony, for the recognition of the ancient biodiversity. Among the diversity of cervids, it was recorded the tooth isolated material of a large size Cervidae from the Gruta do Urso (CGU). In a comparative tooth morphometric analysis, we can construct a gradient of the molars of the current South American Cervidae, the extinct genus *Morenelaphus* and CGU. Grouped by size, CGU and *B. dichotomus* can be distinguished on their tooth morphology, by the format of their fossa and conids and the disposal of their styles and crista. From the description of CGU and all records of *Morenelaphus* was possible to identify it as representative of the genre. This contribution describes, for the first time, the morphology of the teeth and jaw of *Morenelaphus*. This study adds tooth morphological characteristics to the diagnosis of the genus and discusses the taxonomic validity of their species from a revision of their previous diagnoses, exclusively based on antlers. From the tooth morphologic and morphometric analysis of all his specimens, it was proposed a monotypic genus, represented by *M. brachyceros*. Until then, the genre had registered since the Middle Pleistocene to the Late Pleistocene-Early Holocene in Argentina, Uruguay, Paraguay and Brazil. However, from the dating by Electron Spin Resonance of an isolated teeth of *M. brachyceros*, recorded in Tocantins, which resulted at the age of  $3.8 \pm 0.5$  thousand years before present. This finding corresponds to the newest and borealmost record of the genus, 350 km north of Janaúba, state of Minas Gerais. However, the dating by Electron Spin Resonance of an isolated teeth of *M. brachyceros* recorded in Tocantins, resulted at the age of  $3.8 \pm 0.5$  thousand years before present. This finding corresponds to the newest and borealmost record of the genus, 350 km north of Janaúba, state of Minas Gerais. The fossil assemblage of caves studied in northern Neotropic ecozone suggests a biogeographic pattern related to the Chaco domain, a diagonal continuous open area during the Late Pleistocene. The record of *M. brachyceros* in Northern Brazil, after the fragmentation of this environmental continuity and concomitant to the Holocene Climate Optimum (HCO), responds to the proposed climate refuge in northern Chaco sub region, availed by some of the Pleistocene Pampean biota, with trophic habits related to more humid environments.

Keywords: Cervidae; Taxonomy; Tooth morphology

## SUMÁRIO

Lista de figuras .....	8
Lista de tabelas .....	10
1 – Introdução.....	11
1.1 – Área de estudo .....	15
1.2 – Hipótese .....	16
1.3 – Objetivos .....	16
2 – Materiais e métodos .....	16
2.1 – Siglas e abreviações .....	18
3 – Resultados e discussão .....	19
3.1 – Descrição do Cervidae de grande porte reconhecido para a Gruta do Urso .....	21
3.2 – Características destacadas de seus molares superiores e inferiores .....	26
3.3 – Análise morfométrica .....	30
3.4 – Morfologia dentária comparada .....	35
3.5 – Descrição dos molares e hemimandíbulas do gênero <i>Morenelaphus</i> .	38
3.6 – Revisão e diagnose específica .....	51
3.6.1 – Diagnose de <i>Morenelaphus</i> e suas espécies por galhadas .....	52
3.6.2 – Diagnose comparativa e sinonimização de <i>Morenelaphus</i> por dentição .....	58
3.7 – Distribuição estratigráfica e geográfica de <i>M. brachyceros</i> .....	61
4 – Conclusão .....	65
5 – Referências bibliográficas .....	67
6 – Anexo único .....	73

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> – Representação do gênero <i>Eocoileus</i> .....	11
<b>Figura 2</b> – Materiais tipo de <i>Epieuryceros truncus</i> (A) e <i>Antifer ensinadensis</i> (B) .....	13
<b>Figura 3</b> – Localização da Gruta do Urso e do material fossilífero dentário de Cervidae .....	15
<b>Figura 4</b> – Morfologia e terminologia dentária de um cervídeo de grande porte .....	20
<b>Figura 5</b> – Dentes superiores isolados de Cervidae de grande porte da Gruta do Urso, Tocantins .....	27
<b>Figura 6</b> – Dentes inferiores isolados de Cervidae de grande porte da Gruta do Urso, Tocantins .....	28
<b>Figura 7</b> – Mandíbula de Cervidae de grande porte da Gruta do Urso, Tocantins, em vistas labial e oclusal .....	29
<b>Figura 8</b> – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de M2 de Cervidae .....	31
<b>Figura 9</b> – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de M3 de Cervidae .....	31
<b>Figura 10</b> – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de m2 de Cervidae .....	32
<b>Figura 11</b> – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de m3 de Cervidae .....	32
<b>Figura 12</b> – Análise de agrupamentos de M3 de Cervidae .....	33
<b>Figura 13</b> – Análise de agrupamentos de m2 de Cervidae .....	34
<b>Figura 14</b> – Análise de agrupamentos de m3 de Cervidae .....	34
<b>Figura 15</b> – Exemplos da dentição comparada de <i>B. dichotomus</i> do Museu Nacional e do CGU .....	36
<b>Figura 16</b> – Hemimandíbulas de <i>B. dichotomus</i> (A – MN 71066 e C – MN 1626) e do CGU (B – UNIRIO-PM 1070) .....	37
<b>Figura 17</b> – <i>Morenelaphus sp.</i> .....	46
<b>Figura 18</b> – <i>Morenelaphus sp.</i> (A e B) e <i>Morenelaphus cf. brachyceros</i> (C) .....	47



<b>Figura 19</b> – <i>Morenelaphus lujanensis</i> – Crânios quase completos com porções das galhadas e séries dentárias incompletas .....	48
<b>Figura 20</b> – <i>Morenelaphus</i> cf. <i>lujanensis</i> (A) e <i>Morenelaphus lujanensis</i> (B) .....	49
<b>Figura 21</b> – <i>Morenelaphus</i> sp. ....	50
<b>Figura 22</b> – Caracteres morfológicos da galhada de <i>Morenelaphus</i> .....	51
<b>Figura 23</b> – Galhadas de representantes do gênero <i>Morenelaphus</i> .....	55
<b>Figura 24</b> – Espécimes de <i>Megaloceros giganteus</i> .....	57
<b>Figura 25</b> – Curva dose-resposta da datação por Spin Eletrônico de Ressonância (ESR) do M3 direito de <i>M. brachyceros</i> UNIRIO-PM 1062 .....	61
<b>Figura 26</b> – Mapa de distribuição dos registros dentários de <i>Morenelaphus brachyceros</i> .....	62

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> – Idade e Localidade do material de <i>Morenelaphus</i> comparado, com dentição preservada .....	39
<b>Tabela 2</b> – Caracterização específica entre <i>Morenelaphus brachyceros</i> e <i>Morenelaphus lujanensis</i> .....	54
<b>Tabela 3</b> – Medidas de largura (l) e comprimento (c) de molares superiores e inferiores .....	73/74

## 1 – Introdução

Com uma história evolutiva iniciada a cerca de 20 Milhões de anos (Ma), os primeiros representantes da família Cervidae provavelmente habitavam florestas tropicais úmidas do Mioceno Inferior da Eurásia e apresentavam proto-galhadas perenes (Wilson e Mittermeier, 2011). Com o início do Mioceno Médio e a consolidação da sazonalidade climática na Eurásia, surgiram os primeiros táxons com galhadas mineralizadas e decíduas (Webb, 2000; Duarte et al., 2008; Wilson e Mittermeier 2011). A cerca de 7-8 Ma, a paisagem da Eurásia mudou, com progressiva regressão e fragmentação das florestas e difusão das pradarias. Concomitantemente, surgiram espécies de grande porte, com hábitos cursoriais e galhadas maiores e mais complexas. Ao final do Mioceno e início do Plioceno, de 3 a 6 Ma antes do presente, todas as tribos e a maioria dos gêneros atuais já compunham a diversidade de Cervidae (Wilson e Mittermeier, 2011), uma das famílias mais diversas de Cetartiodactyla terrestre (Groves, 2007). Ainda neste intervalo, a cerca de 5 Ma, os Cervidae ocuparam a América do Norte (Prothero e Schoch, 2003), onde possuem seu registro mais antigo, *Eocoileus gentryorum* (Webb, 2000), espécie relacionada a *Odocoileus* (Rafinesque, 1832). Este último com distribuição atual envolvendo as Américas do Norte, Central e do Sul (Heffelfinger, 2006) (Fig. 1).



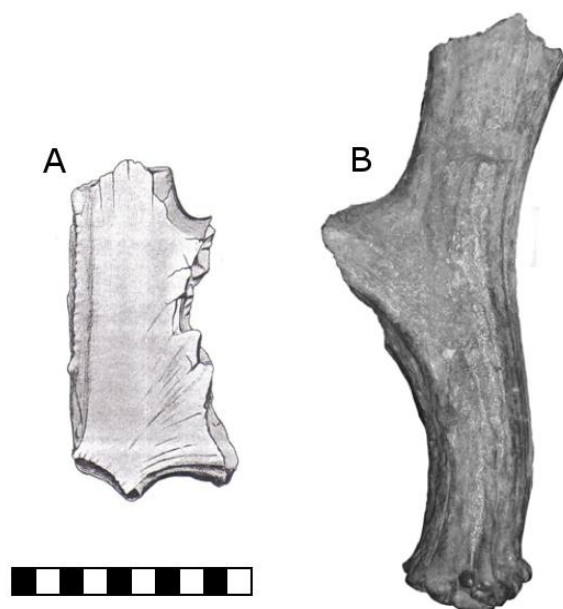
**Figura 1 – Representação do gênero *Eocoileus*.** Ilustração de Randall Babb, extraída de Heffelfinger (2006).

O soerguimento do Istmo do Panamá, datado aproximadamente em 3 Ma antes do presente (Plioceno Superior/Pleistoceno Inferior; Webb, 1978, 2006; Woodburne, 2010), resultou na ligação terrestre dos continentes americanos. Esta ponte intercontinental abriu uma rota de migração dupla entre as Américas do Norte e do Sul, pela qual seus táxons puderam se dispersar ou ampliar suas distribuições geográficas. Este evento biogeográfico, conhecido como Grande Intercâmbio Biótico das Américas (GIBA) teve grande influência na evolução e composição da fauna de mamíferos neotropicais (Jones e Hasson, 1985; Stehli e Webb, 1985; Woodburne, 2010), incluindo os cervídeos do Novo Mundo, diversificados na região Neotropical. Desde então, o grupo apresentou uma rápida radiação adaptativa durante o Pleistoceno, ocupando nichos ecológicos diversos, incluindo ambientes abertos (Eisemberg, 1984 *apud* Duarte, 1997) e, distribui-se atualmente na América do Sul em seus biomas tropicais e subtropicais (Wilson e Mittermeier, 2011).

Embora os estudos de sistemática filogenética de Cervidae tenham sido realizados com diversas abordagens, incluindo morfologia (Merino et al., 2005), isoenzimas (Smith et al., 1986), citogenética (Duarte e Merino, 1997), e sequenciamento de DNA (Gilbert et al., 2006), suas hipóteses são conflitantes e induzem interpretações evolutivas incertas (Duarte et al., 2008). Gilbert et al. (2006) sugere que a tribo Odocoileini é um grupo monofilético dividido em dois clados que teriam ocupado a região Neotropical em momentos distintos. A segunda irradiação, ocorrida no início do Pleistoceno, composta por *M. americana* (Erxleben, 1777) e *Odocoileus*, discute a validade do gênero *Mazama* (Rafinesque, 1817), resultado de uma convergência evolutiva. Duarte et al. (2008) reitera a proposição de um gênero polifilético ao apresentar características morfológicas corpóreas (pelagem, tamanho e galhadas) homoplásticas e cariótipo distinto.

Com isso, a evolução e taxonomia dos Odocoileini permanece em parte desconhecida (Webb, 2000). Entre táxons atuais e extintos, a família Cervidae diversificou-se na América do Sul em 12 gêneros (Grubb, 2005): *Mazama*, *Odocoileus*, *Ozotoceros* (Ameghino, 1891), *Blastocerus* (Gray, 1872), *Pudu* (Gray, 1852), *Hippocamelus* (Leuckart, 1816), *Antifer* (Ameghino, 1889), *Epieuryceros* (Ameghino, 1889), *Morenelaphus* (Carette, 1922), *Paraceros* (Ameghino, 1889), *Amalgaceros* (Hoffstetter, 1952) e *Charitoceros* (Hoffstetter, 1963), sendo os dois últimos extintos e

exclusivos dos Andes (Guérin e Faure, 2009). Os registros mais antigos correspondem a espécimes de *Antifer* e *Epieuryceros* da Argentina, coletados em depósitos sedimentares atribuídos ao Pleistoceno Inferior (Ensenadense) da província de Buenos Aires (Menegaz, 2000; Alcaraz, 2010). Os espécimes que os representavam, assim como os primeiros registros de cervídeos sulamericanos publicados por Lund (1842), eram majoritariamente compostos por galhadas e seus fragmentos, e foram os materiais utilizados nas caracterizações de suas espécies (Fig. 2). Não obstante, estes apêndices ósseos eram considerados os principais elementos diagnósticos do grupo (Bagnalasta, 1980 *apud* Gonzalez et al., 2014) e ainda apresentam a maior parte de caracteres morfológicos utilizados nos estudos atuais de taxonomia dos Cervidae (Alcaraz, 2010).



**Figura 2 – Materiais tipo de *Epieuryceros truncus* (A) e *Antifer ensenadensis* (B).** A – Fragmento de galhada. Material tipo MACN-Pv 1114, perdido. Ilustração extraída de Ameghino, 1889. Lâmina XXXVIII, fig 1. B – Fragmento de galhada direita. Material tipo MLP 9-44. Modificado de Alcaraz (2010). Escala: 10 cm.

Em grande parte dos cervídeos, as galhadas são renovadas anualmente, sendo um dos tecidos animais de crescimento mais rápido conhecido (Prothero e Schoch, 2003). O crescimento das galhadas está diretamente associado aos níveis hormonais, dieta e maturidade do indivíduo (Duarte, 1997). Tipicamente, em machos maduros, as galhadas crescem com maior robustez e número de bifurcações a cada ano (Prothero e Schoch, 2003). Além disso, Markusson e Folstad (1997) apontam a relação entre a assimetria das galhadas em renas, *Rangifer tarandus* L. 1758, e tensões ambientais e

de saúde, como carga parasitária. A soma destes fatores amplifica o espectro de variação intra-específica e pode causar super-estimação de espécies e caracteres taxonomicamente válidos.

Apesar da abundância de galhadas e seus fragmentos, parte do registro fóssilífero de cervídeos sul-americanos é composto exclusivamente de material dentário isolado, não identificável pelas diagnoses dos táxons extintos (Menegaz, 2000; Alcaraz, 2010). Há, com isso, uma clara necessidade de ampliar as diagnoses dos cervídeos neotropicais extintos pela inclusão da morfologia dentária de suas espécies, e, conseqüentemente, o número de caracteres morfológicos disponíveis ao entendimento da taxonomia e sistemática do grupo.

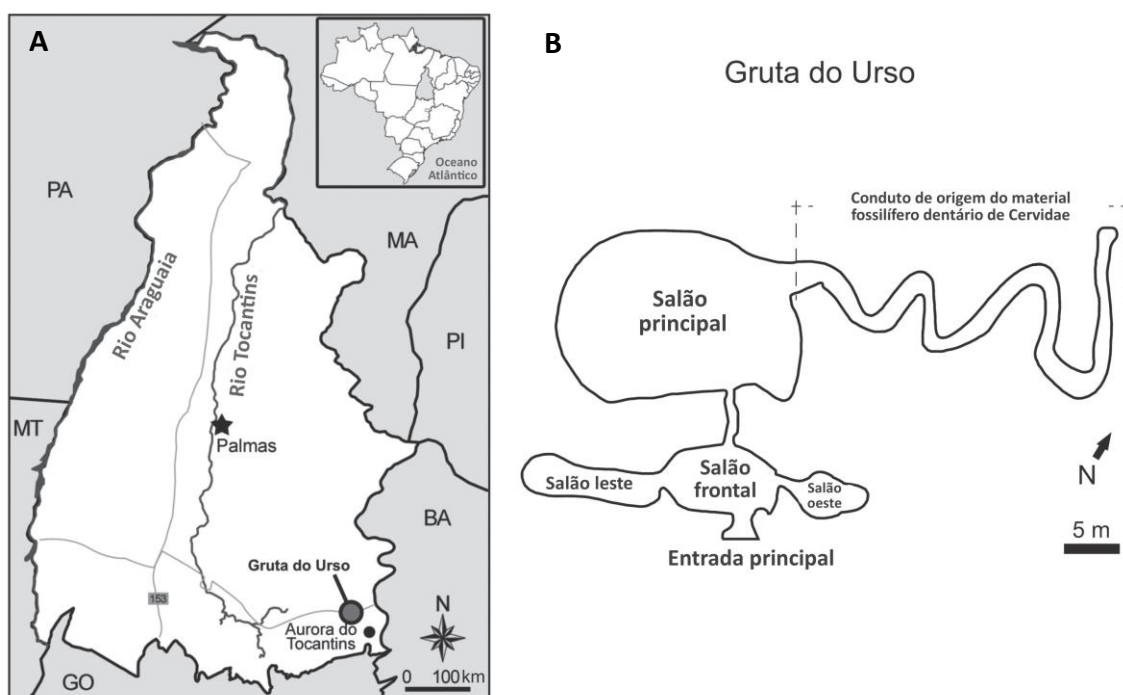
Enquanto a diversidade dos Cervidae neotropicais é bem conhecida para o Pleistoceno do sul da América do Sul (Patterson e Pascual, 1968), o norte do continente carece de registros fóssilíferos, de esforço de coleta e de identificação. Dentre seus gêneros extintos, *Antifer* foi recuperado em depósitos do Pleistoceno Inferior ao Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior (Ensenadense-Lujanense) da Argentina e apenas no Pleistoceno Superior do sul do Brasil, Uruguai e Chile. *Epieuryceros* foi encontrado somente no Pleistoceno Inferior ao Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior (Ensenadense-Lujanense) da Argentina. *Paraceros* foi descrito para o Pleistoceno Médio e Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior (Bonaerense-Lujanense) da Argentina e Pleistoceno Superior do Uruguai. *Morenelaphus* foi encontrado no Pleistoceno Médio e Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior (Bonaerense-Lujanense) da Argentina, e Pleistoceno Superior do Uruguai, Paraguai e sul e sudeste do Brasil (Alcaraz, 2010; Gonzalez et al., 2014).

Neste sentido, o Laboratório de Mastozoologia da UNIRIO realizou expedições em cavernas de maciços cársticos na região Norte do Brasil, em parceria com a Sociedade Brasileira de Espeleologia (SBE) e o Grupo Dolina de Espeleologia. Essas, realizadas nos anos de 2009, 2011, 2012, 2013 e 2014, com o suporte financeiro do Conselho Nacional de desenvolvimento Científico e Tecnológico (401812/2010-3, Edital MCT/CNPq nº32/2010 – Fortalecimento da Paleontologia Nacional/Edital 32/2010), resultaram em grande diversidade de registros fóssilíferos de mamíferos e forneceram material para o presente estudo.

## 1.1 – Área de estudo

Atualmente o município de Aurora do Tocantins é majoritariamente ocupado por áreas abertas e úmidas (Veredas/Cerrado), onde o período seco estende-se de maio a setembro e o período úmido de outubro a abril, com média de precipitação anual de 1.600 mm (Oliveira Filho et al., 2001).

A Gruta do Urso ( $12^{\circ}35'0.08''S$ ,  $46^{\circ}30'58.39''O$ ) é uma caverna calcária com depósitos sedimentares de um maciço cárstico localizado no município de Aurora do Tocantins, estado do Tocantins, Brasil (Fig. 3). Os maciços cársticos da região de Aurora do Tocantins compõem a Província espeleológica do Grupo Bambuí, detentor do maior número de cavernas do Brasil (Zampaulo e Ferreira, 2009). A geologia da área de estudo ainda é pouco conhecida (para maiores detalhes ver Avilla et al., 2013 e Hsiou et al. 2013).



**Figura 3 – Localização da Gruta do Urso e do material fossilífero dentário de Cervidae.** A – Estado do Tocantins, norte do Brasil. Estrela – Palmas (capital); Círculo preto – município de Aurora do Tocantins; Círculo cinza – Localização da Gruta do Urso ( $12^{\circ}35'0.08''S$ ,  $46^{\circ}30'58.39''O$ ). B – Diagrama esquemático da Gruta do Urso, apresentando em destaque o conduto de origem do material fossilífero dentário de Cervidae. Modificado de Hsiou et al. (2013). Escalas 100 km e 5 m.

## 1.2 – Hipótese

A morfologia dos molares de Cervidae apresenta um complexo de caracteres relevantes aos estudos taxonômicos e sistemáticos do grupo.

## 1.3 – Objetivos

Identificar caracteres diagnósticos dentários através da análise morfométrica e morfológica dos molares de um Cervidae de grande porte registrado na Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, estado do Tocantins, Brasil. Comparar estes espécimes com espécies viventes e extintas de Cervidae sul-americanos, e assim, contribuir ao conhecimento da taxonomia e sistemática do grupo. Atualizar sua distribuição geográfica e temporal na América do Sul. Propor um cenário paleoambiental para a região de entorno da caverna de estudo e entender a importância do táxon identificado na compreensão das mudanças climático-ambientais ocorridas na transição Pleistoceno-Holoceno no Brasil.

## 2 – Materiais e métodos

Todo o material dentário do Cervidae de grande porte da Gruta do Urso encontra-se depositado na coleção de Mamíferos fósseis do Laboratório de Mastozoologia da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO-PM).

Seus espécimes foram descritos quanto à morfologia de seus molares superiores e inferiores. A terminologia adotada para a descrição dos espécimes foi adaptada dos trabalhos de Hershkovitz (1982), Scherer et al. (2007) e Heywood (2010). A prancha com a morfologia e terminologia dentária proposta pode ser observada na sessão de resultados. A fim de identificar seu posicionamento quanto ao tamanho e robustez de seus molares isolados, conduziu-se uma análise morfométrica comparativa do comprimento e largura dos molares superiores e inferiores do Cervidae de grande porte encontrado na Gruta do Urso, de 5 espécies viventes – *Blastocerus dichotomus* (Illiger, 1815), *Ozotoceros bezoarticus* (Linneo, 1758), *Odocoileus virginianus*



(Zimmermann, 1780), *Mazama americana* (Erxleben, 1777) e *M. gouazoubira* (Fischer, 1814) – tombados na coleção do Setor de Mastozoologia do Museu Nacional – MN/UFRJ e de um gênero extinto – *Morenelaphus* (Carette, 1922), tombados na coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG, na *Division de Paleontología de Vertebrados* do *Museo de La Plata*, no *Museo Provincial de Ciencias Naturales de Villa Escolar*, no *Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* e no *British Museum Geology Department* – NHM (Anexo único).

Para a realização das medições, utilizou-se paquímetro digital de 0,01 mm de precisão. O estudo comparativo morfométrico foi conduzido a partir de uma análise de agrupamentos através do programa de análise estatística Past 2.17c (Hammer et al., 2001). Utilizou-se a Medida de Similaridade de Gower e mantiveram-se os valores padrões (*default*) do programa estatístico. Posteriormente os espécimes dentários foram comparados morfologicamente a espécimes atuais de *B. dichotomus*, tombados na coleção do Setor de Mastozoologia do Museu Nacional – MN/UFRJ (Anexo único), e aos registros fossilíferos do gênero *Morenelaphus* (Carette, 1922), de semelhança morfológica aparente. Por não apresentarem descrição de sua morfologia dentária, todos espécimes dentários do gênero *Morenelaphus* foram descritos segundo a morfologia e terminologia dentária adotada no presente estudo.

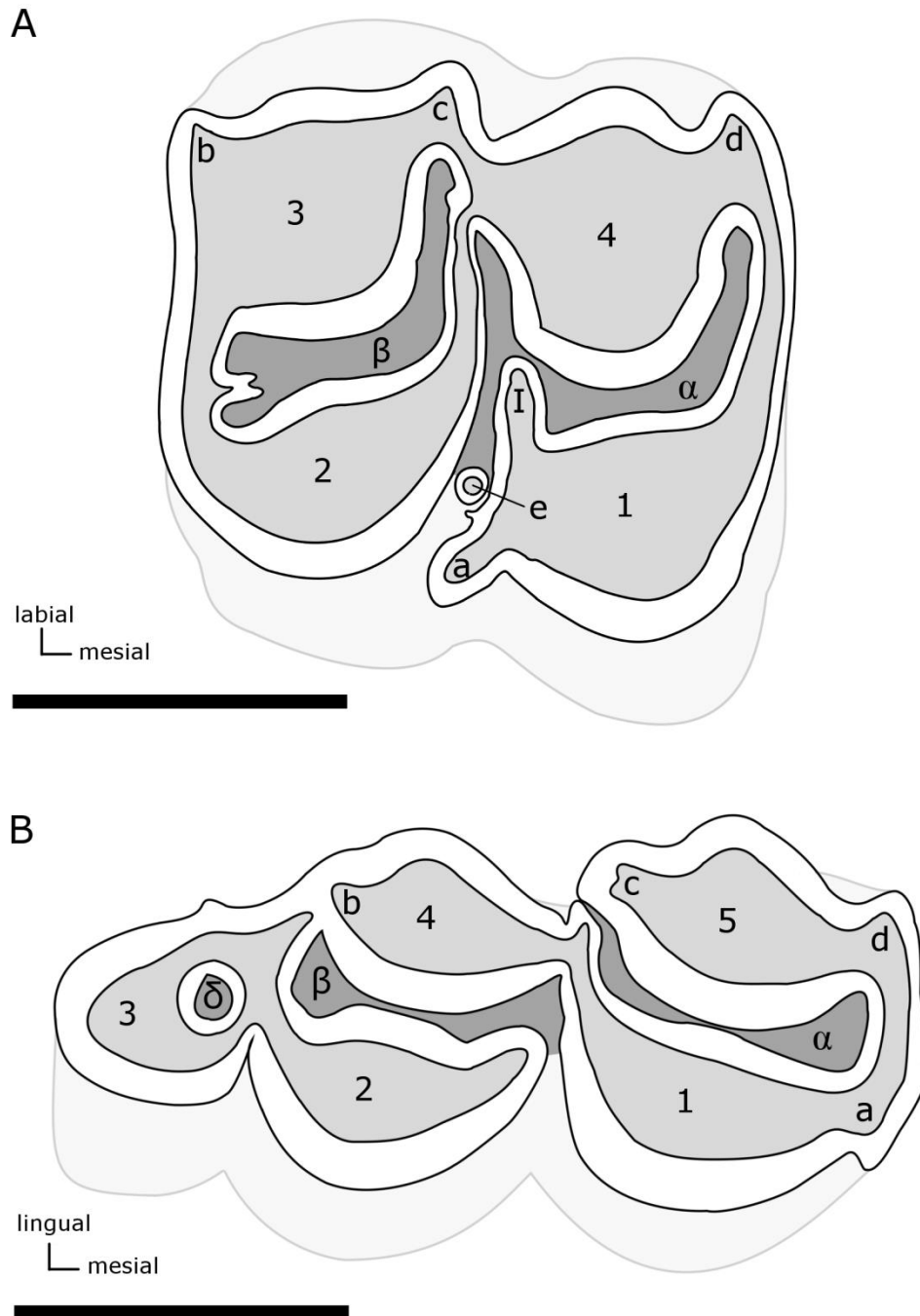
A metodologia de datação do sedimento incrustado ao material dentário, da dentina e do esmalte, por *Spin* Eletrônico de Ressonância (ESR), está de acordo com a descrita em Avilla et al. (2013). Datações por ESR (Ikeya, 1993) vem sendo utilizadas com sucesso para datar amostras fossilíferas de sistemas cársticos (Kinoshita et al., 2005) e dentição de megafauna (Baffa et al., 2006; Kerber et al., 2011), mostrando-se adequadas ao presente estudo. As idades estão definidas de acordo com a cronoestratigrafia/geocronologia proposta por Cione e Tonni (1999, 2005): Ensenadense (Pleistoceno Inferior), Bonaerense (Pleistoceno Médio), Lujanense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior) e Platense (Holoceno, anterior ao séc. XVI).

## 2.1 – Siglas e abreviações:

Ma – Milhões de anos; UNIRIO-PM – Coleção de mamíferos fósseis do Laboratório de Mastozoologia da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Brasil; MN – Coleção do setor de Mastozoologia do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil; MCL – Coleção Paleontológica do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Brasil; MACN – *Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina*; MLP – *Division de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina*; PVE-F – *Museo Provincial de Ciencias Naturales de Villa Escolar, Formosa, Argentina*; BMNH - *British Museum Geology Department, Londres, Inglaterra*; CTES-PZ – *Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina*; MUFyCA – *Museo Florentino y Carlos Ameghino de Rosario, Rosario, Santa Fe, Argentina*; GU – Gruta do Urso; CGU – Cervidae de grande porte da Gruta do Urso; BD – *Blastocerus dichotomus*; MSP – *Morenelaphus sp.*; MA – *Mazama americana*; MG – *M. gouazoubira*; OB – *Ozotoceros bezoarticus*; OV – *Odocoileus virginianus*; M1 – primeiro molar superior; M2 – segundo molar superior; M3 – terceiro molar superior; m1 – primeiro molar inferior; m2 – segundo molar inferior; m3 – terceiro molar inferior; PR – primeira ramificação; SR – segunda ramificação; TR – terceira ramificação; QR – quarta ramificação.

### 3 – Resultados e discussão

Dentre a diversidade de Cervidae encontrada nas cavernas de Aurora do Tocantins, 14 espécimes destacaram-se por sua robustez e tamanho avantajados diferenciados (Fig. 5, 6 e 7). Estes, compostos exclusivamente de material dentário isolado e uma mandíbula, podem ser classificados como representantes de Cervidae por apresentarem selenedontia – cones, conidos, fossas e fossidas em formato de meia lua – com molares de coroa baixa e raízes proeminentes, infundíbulo duplo, cíngulos e cingulidos e um estreitamento acentuado da coroa acima da proeminência dos cíngulos, de modo que a área de oclusão desgastada é menor que as medidas máximas da coroa (Vaughan et al., 2000; Hillson, 2005; Ungar, 2010; Fig. 5 e 6). Por apresentarem exclusivamente material dentário, estes espécimes precisam ser diagnosticados através de um estudo morfométrico e morfológico dentário. Entretanto existem poucos trabalhos que agregam caracteres morfológicos dentários à classificação e taxonomia dos Cervidae a nível específico (eg. Hershkovitz, 1982; Vislobokova, 2013). Os cervídeos são comumente diagnosticados por seu tamanho corpóreo, pelagem, distribuição (Duarte, 1997) e, sobretudo no registro fossilífero, por suas galhadas (Alcaraz, 2010). O presente estudo propõe os modelos morfológicos e de terminologia dentária apresentados abaixo (Fig. 4), a partir de dois espécimes coletados e adaptando as propostas em Hershkovitz (1982), Scherer et. al (2007) e Heywood (2010). Em seguida, o material referido de um cervídeo de grande porte da Gruta do Urso é descrito quanto a morfologia dentária de seus molares superiores e inferiores.



**Figura 4 – Morfologia e terminologia dentária de um cervídeo de grande porte.** Terminologia adaptada de Hershkovitz (1982), Scherer et. al (2007) e Heywood (2010). Ilustração original. A) Molar superior (UNIRIO-PM 1058): 1 – protocone; 2 – hipocone; 3 – metacone; 4 – paracone; a – endóstilo; b – metástilo; c – mesóstilo; d – parástilo; e – protocônulo; I – crista pós-protocone;  $\alpha$  – fossa do trígon;  $\beta$  – fossa do tálon; e B) Molar inferior (UNIRIO-PM 1065): 1 – protoconido; 2 – hipoconido; 3 – hipoconulido; 4 – entoconido; 5 – metaconido; a – protostilido; b – entostilido; c – metastilido; d – parastilido;  $\alpha$  – fossida do trigonido;  $\beta$  – fossida do talonido;  $\delta$  –fossida do pós-talonido. Escala: 1 cm.

### 3.1 – Descrição do Cervidae de grande porte reconhecido para a Gruta do Urso

#### SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Cetartiodactyla Montgelard, Catzeflis & Douzery, 1997

Ruminantia Scopoli, 1777

Pecora Linneo, 1758

Cervoidea Simpson, 1931

Cervidae Gray, 1821

**Material referido:** UNIRIO-PM 1058 – M2 direito; UNIRIO-PM 1059 – M3 direito; UNIRIO-PM 1060 – M1 direito incompleto; UNIRIO-PM 1061 – M1 direito incompleto; UNIRIO-PM 1062 – M3 direito incompleto; UNIRIO-PM 1063 – M2 esquerdo incompleto; UNIRIO-PM 1064 – p3 e p4 direitos; UNIRIO-PM 1065 – m3 direito; UNIRIO-PM 1066 – m2 direito; UNIRIO-PM 1067 – m3 esquerdo; UNIRIO-PM 1068 – m1 direito incompleto; UNIRIO-PM 1069 – Hemimandíbula direita; UNIRIO-PM 1070 – Hemimandíbula esquerda; UNIRIO-PM 1071 – M1 esquerdo incompleto (Fig. 5, 6 e 7).

**Localidade:** Gruta do Urso (GU), município de Aurora do Tocantins, Tocantins, Norte do Brasil, (12°35'0.08"S; 46°30'58.39"O).

**Descrição:** Dentes molares superiores:

**UNIRIO-PM 1058** – molar superior direito completo isolado, de grande robustez e tamanho, com pequeno fragmento maxilar, com desgaste moderado, sendo possível delimitar precisamente o esmalte e a dentina exposta. Apresenta cones bem definidos, com cristas mais altas que a dentina exposta, onde o comprimento labial-lingual do lóbulo metacone-hipocone é levemente menor que o lóbulo paracone-protococone. Em comparação aos demais molares coletados, podemos reconhecê-lo como um M2 direito. O protocone apresenta uma crista pós-protococone, um protocônulo acessório e um endóstilo bem desenvolvidos. O endóstilo liga-se ao hipocone na altura média da coroa e ao protocone na altura da oclusão. Em sua face labial, os estilos (metástilo, mesóstilo e parástilo) são bem definidos e em sua face lingual, com exceção do

endóstilo, são ausentes. Estas características dos estilos se repetem para todos os demais molares, quando não fragmentados. A fossa do tálon apresenta forma de “J”, com sua porção distal projetada lingualmente com uma leve bifurcação. A fossa do trígon liga-se a face lingual, entre o protocone e o hipocone (Fig. 5).

**UNIRIO-PM 1063** – M2 esquerdo incompleto isolado. Apresenta a mesma morfologia e descrição do UNIRIO-PM 1058, salvo as limitações de sua fragmentação (Fig. 5).

**UNIRIO-PM 1059** – molar superior direito completo isolado, com desgaste moderado e estruturas visíveis. Apresenta cones bem definidos, com cristas mais altas que a dentina exposta, onde o comprimento lábio-lingual do lóbulo metacone-hipocone é relativamente menor que o lóbulo paracone-protocone em relação ao M2 descrito. Em comparação aos demais molares coletados, suas proporções o classificam como um M3 direito. O protocone apresenta crista pós-protocone e endóstilo bem desenvolvidos. Em sua face labial, os estilos (metástilo, mesóstilo e parástilo) são bem definidos. As fossas ligam-se em sua porção mais labial, entre o metacone e o paracone. A fossa do tálon apresenta formato de “U”, com sua porção distal bifurcada com leve projeção lingual. Apesar de apresentar coroa levemente mais alta que o M2 UNIRIO-PM 1058, resultante de um menor desgaste, a inclinação da superfície interna da fossa do tálon aparenta preservar o formato de “U”, inclusive em condições de maior desgaste (Fig. 5).

**UNIRIO-PM 1062** – M3 direito incompleto isolado. Apesar do maior desgaste e fragmentação, apresenta retração da crista lingual do hipocone à altura do endóstilo, fusionado ao protocone e fossa do tálon em formato de “U”, com sua porção distal consideravelmente menor que do M3 UNIRIO-PM 1059. Tais características sustentam sua classificação como M3 direito (Fig. 5).

**UNIRIO-PM 1060 e UNIRIO-PM 1061** – molares superiores direitos incompletos isolados, com desgaste acentuado e estruturas parcialmente visíveis. Apresentam cones bem definidos e cristas desgastadas e fragmentadas, sobretudo em suas bordas distais e mesiais. Apesar da fragmentação de um dos cones superiores em cada espécime, o comprimento lábio-lingual do lóbulo metacone-hipocone aparenta ser mais próximo ao do lóbulo paracone-protocone, se comparado aos demais molares. Suas proporções entre os demais permitem reconhecê-los como M1 direito. Apresenta um endóstilo bem desenvolvido e o protocone liga-se ao hipocone onde estaria a crista

pós-protococone. Esta ligação entre os cones da face lingual separa em dois o sulco existente entre os lóbulos, formando uma crista de esmalte estendida lábio-lingualmente entre as fossas e os cones labiais. As fossas encontram-se completamente isoladas. A fossa do trígon está bem reduzida, enquanto a fossa do tálon apresenta formato de “J”, com sua porção distal sem bifurcação. O M1 UNIRIO-PM 1061, com um desgaste um pouco mais acentuado, apresenta a fossa do trígon mais reduzida e a porção distal da fossa do tálon voltada lingualmente (Fig. 5).

**UNIRIO-PM 1071** – M1 esquerdo incompleto isolado. Esse apresenta o mesmo desgaste, morfologia e descrição do M1 UNIRIO-PM 1060, salvo as limitações de sua fragmentação (Fig. 5).

#### Dentes molares inferiores:

**UNIRIO-PM 1065** – molar inferior direito completo isolado de grande porte, com desgaste moderado, inserido em fragmento mandibular, sendo possível delimitar precisamente o esmalte e a dentina exposta. Apresenta cones bem definidos, com cristas mais altas que a dentina exposta, onde o comprimento lábio-lingual do lóbulo entoconido-hipoconido é levemente menor que o lóbulo metaconido-protococonido. Apresenta hipoconulido com fossida do pós-talonido presente e isolada, podendo ser facilmente classificado como um m3 direito. Em sua face labial, apresenta protostilido e o mesostilido é ausente (entre os cones labiais, relativo ao endóstilo dos molares superiores). Esta estrutura pode ser observada em parte dos molares inferiores coletados. Em sua face lingual, apresenta entostilido, metastilido e parastilido bem desenvolvidos. Apresenta uma leve dobra de esmalte na face lingual do hipoconulido. A fossida do trigonido apresenta delicado formato de “U”, é delgada e liga-se a face lingual entre o entoconido e o metaconido. A fossida do talonido, de morfologia semelhante, liga-se a sulco da face labial entre o protococonido e o hipoconido. As cristas labiais do protococonido e do hipoconido apresentam forma arredondada (Fig. 6).

**UNIRIO-PM 1067** – m3 esquerdo completo isolado, inserido em fragmento mandibular, apresenta a mesma morfologia e descrição do m3 UNIRIO-PM 1065, salvo as limitações de seu desgaste e fragmentação moderadamente distintos (Fig. 6).

**UNIRIO-PM 1066** – molar inferior direito completo isolado robusto, inserido em fragmento mandibular, com desgaste moderado, sendo possível delimitar

precisamente o esmalte e a dentina exposta. Apresenta cones bem definidos, com cristas mais altas que a dentina exposta, onde o comprimento lábio-lingual do lóbulo entoconido-hipoconido é levemente menor que o lóbulo metaconido-protoconido. A ausência de hipoconulido, encaixe com o m3 UNIRIO-PM 1065 e semelhança morfológica aos segundos molares da mandíbula da Gruta do Urso, permitem reconhecê-lo como um m2 direito. Em sua face labial, apresenta protostilido bem desenvolvido e mesostilido isolado dos cones labiais. Em sua face lingual, apresenta entostilido, metastilido e parastilido bem desenvolvidos. Tanto a fossida do trigonido quanto a fossida do talonido apresentam morfologia semelhante a dos m3, apesar de isoladas entre os cones (Fig. 6).

**UNIRIO-PM 1068** – molar inferior direito incompleto, isolado e robusto, inserido em fragmento mandibular, com desgaste acentuado e estruturas parcialmente visíveis. Seus cones não estão bem definidos, com cristas parcialmente desgastadas ou fragmentadas, sobretudo em suas bordas distal e mesial e em suas fossidas. O estado de sua fragmentação impede avaliar a existência de estilidos em sua face mesial (protostilido e parastilido). Apesar do desgaste e fragmentação, é possível observar proporções semelhantes aos demais molares inferiores, onde o comprimento lábio-lingual do lóbulo entoconido-hipoconido aparenta ser mais próximo ao do lóbulo metaconido-protoconido. Como observado nas hemimandíbulas, descritas a seguir, se comparado aos demais molares inferiores quanto a seu tamanho e desgaste, com muita dentina exposta, este pode ser classificado como um m1 direito. Em sua face labial, o mesostilido está presente, ligando-se ao hipoconido na altura média da coroa e ao protoconido na altura da oclusão. Em sua face lingual, apresenta entostilido e metastilido pouco desenvolvidos, se comparados aos demais molares inferiores. A fossida do trigonido está completamente desgastada e ausente. A fossida do talonido está muito desgastada, reduzida a uma crista em curva fechada, delgada e isolada, separando a dentina exposta do hipoconido e do entoconido (Fig. 6).

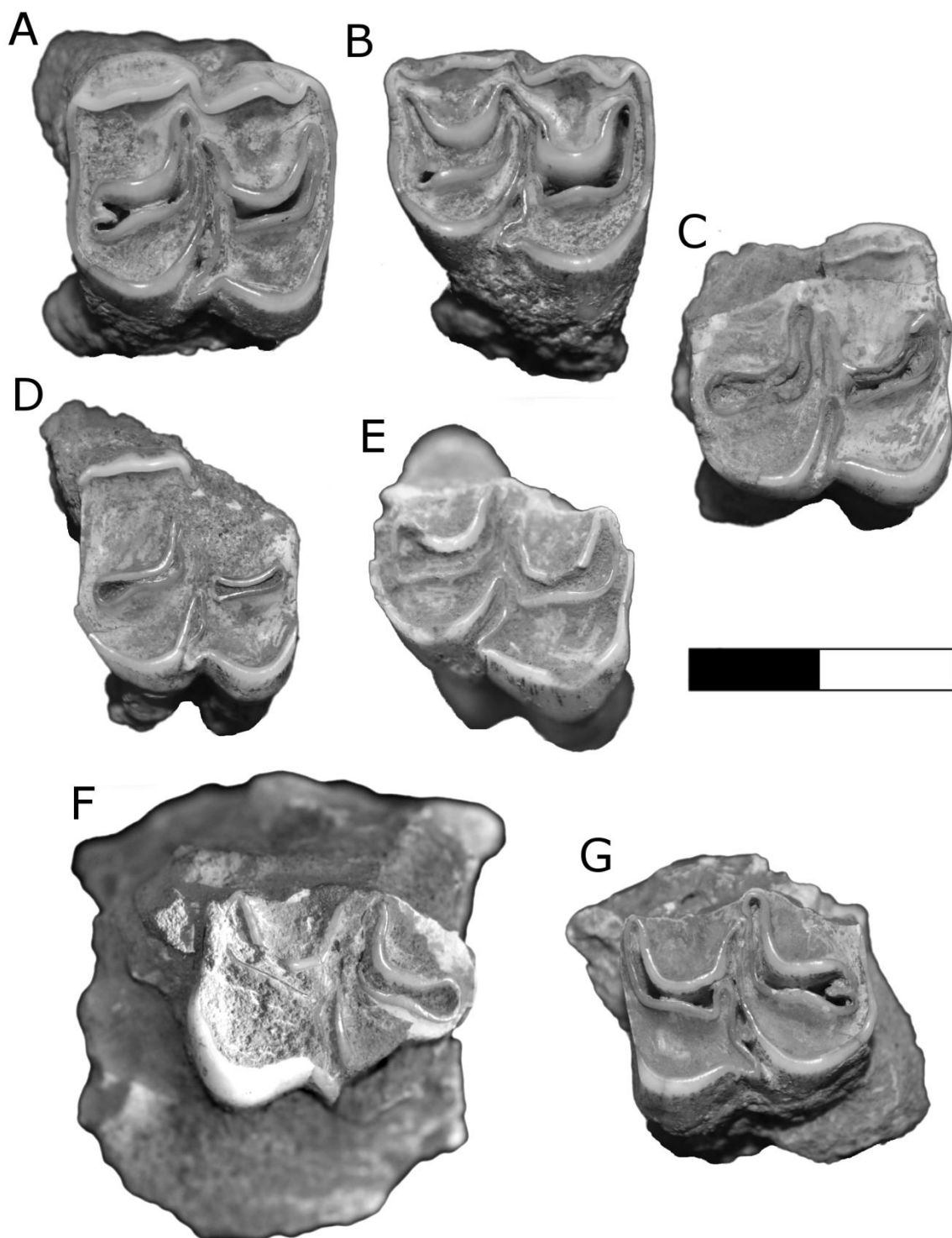


### Mandíbula:

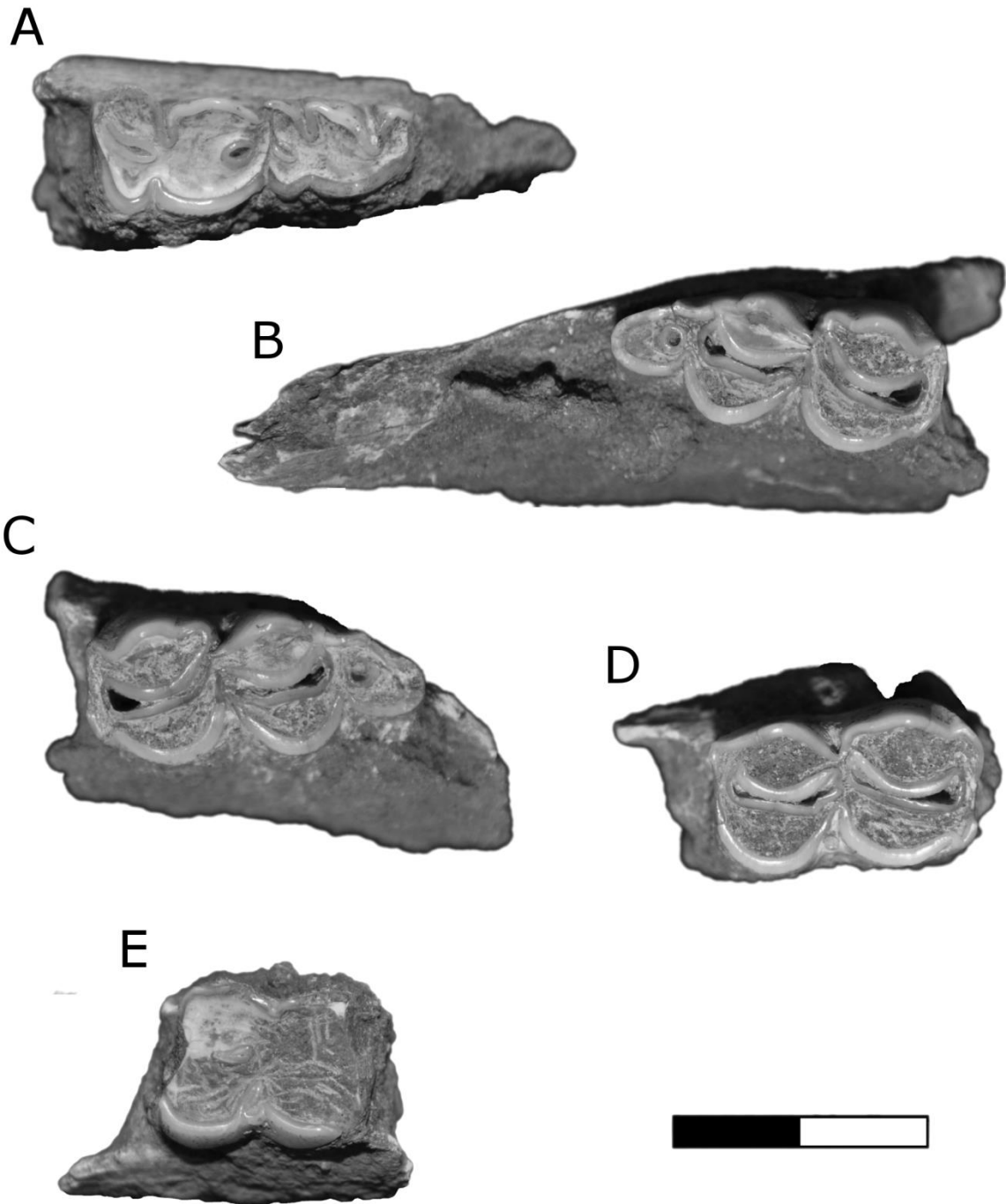
**UNIRIO-PM 1069 e UNIRIO-PM 1070** – Hemimandíbula direita e hemimandíbula esquerda com séries dentárias molariformes completas, ramo mandibular fragmentado e sínfise mandibular complementar, representando a mandíbula de um mesmo indivíduo. Seus molariformes apresentam desgaste acentuado com visível diferenciação no decorrer da série dentária, onde o maior desgaste pode ser observado no m1, m2 e no p4. Seus m3 apresentam morfologia semelhante aos m3 isolados, com algumas diferenças relacionadas ao desgaste acentuado em relação ao m3 isolados UNIRIO-PM 1065 e UNIRIO-PM 1067, como uma crista de esmalte vestigial da fossida do pós-talonido da hemimandíbula esquerda, um metastilido pouco desenvolvido e fossidas isoladas entre os cones em ambas hemimandíbulas. Há, entretanto, um mesostilido presente, isolado dos conídeos labiais, demonstrando ser uma característica variável aos terceiros molares inferiores da espécie. A hemimandíbula UNIRIO-PM 1070 apresenta pequeno estilido entre o hipoconídeo e o hipoconúlido de seu m3 incomum aos demais m3. Seus m2 e m1 apresentam desgaste muito acentuado, onde a dentina exposta domina a face oclusal. Seus cones não estão bem definidos, com cristas de esmalte parcial ou totalmente desgastadas, sobretudo nas bordas distal e mesial e nas fossidas dos m2 e em toda face oclusal dos m1. Apesar do estado de fragmentação, o m2 da hemimandíbula esquerda preserva cristas de esmalte vestigial para ambas as fossidas e ambos m2 apresentam um mesostilido pouco desenvolvido, semelhante aos m2 isolados. É possível observar proporções semelhantes aos demais molares inferiores, onde o comprimento lábio-lingual do lóbulo entoconídeo-hipoconídeo aparenta ser mais próximo ao do lóbulo metaconídeo-protoconídeo. O m1 da hemimandíbula direita apresenta uma pequena crista de esmalte em sua face lingual e o desgaste acentua-se no decorrer do comprimento lábio-lingual, sendo mais acentuado em sua face labial. Esta condição se repete para o m1 da hemimandíbula esquerda. Não é possível avaliar a existência dos demais estilidos tanto em face lingual quanto labial, sobretudo nos m1 (Fig. 7).

### **3.2 – Características destacadas de seus molares superiores e inferiores**

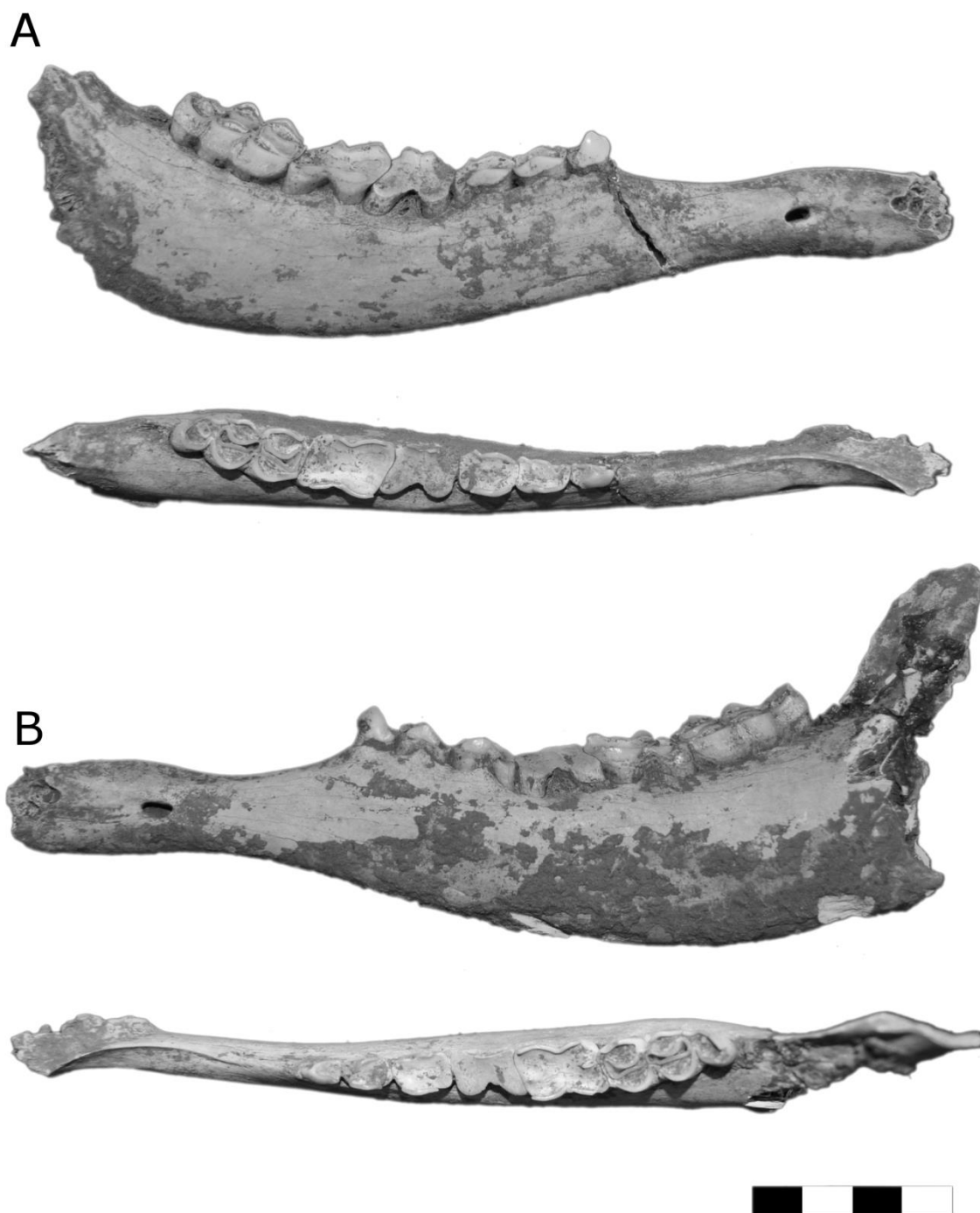
Pela repetição de M1 e M3 direitos, atribui-se necessariamente ao registro a presença de mais de um indivíduo. A partir da descrição do material referido é possível atribuir suas características morfológicas variáveis e constantes. A presença do protocônulo é exclusiva dos M2 descritos até então. O formato das fossas do tálon dos molares superiores apresenta relação direta com o desgaste dentário, contudo preserva características fundamentais à distinção dos molares de uma mesma série dentária. Seu formato define necessariamente os limites, forma e a separação dos cones distais, preservando nos M3, mesmo em condições de maior desgaste, a claro formato de “U” para a fossa do tálon e a selenodontia de seus metacones em comparação aos demais molares. De forma geral, quanto maior o desgaste, mais isoladas e reduzidas serão as fossas e mais fusionados e maiores serão os cones. A condição de apresentar o endóstilo ou mesostilido isolados de seus respectivos cones está relacionada ao nível de desgaste dentário, onde molares mais desgastados apresentam estilos e estilidos fundidos às cristas de seus cones e conidos. A presença de endostilo é uma característica constante de seus molares superiores enquanto o mesostilido é uma característica variável de seus molares inferiores. Não há regularidade quanto ao nível de desgaste de molariformes em uma mesma hemimandíbula quando comparada a seu par, demonstrando não haver padrão de desgaste claro dentro de um único indivíduo.



**Figura 5 – Dentes superiores isolados de Cervidae de grande porte da Gruta do Urso, Tocantins:** A) UNIRIO-PM 1058 – M2 direito completo; B) UNIRIO-PM 1059 – M3 direito completo; C) UNIRIO-PM 1060 – M1 direito incompleto; D) UNIRIO-PM 1061 – M1 direito incompleto; E) UNIRIO-PM 1062 – M3 direito incompleto; F) UNIRIO-PM 1071 – M1 esquerdo incompleto e G) UNIRIO-PM 1063 – M2 esquerdo incompleto. Escala: 2 cm.



**Figura 6 – Dentes inferiores isolados de Cervidae de grande porte encontrados da Gruta do Urso, Tocantins: A) UNIRIO-PM 1064 – p3 e p4 direitos completos; B) UNIRIO-PM 1065 – m3 direito completo; C) UNIRIO-PM 1067 – m3 esquerdo completo; D) UNIRIO-PM 1066 – m2 direito completo e E) UNIRIO-PM 1068 – m1 direito completo. Escala: 2 cm.**

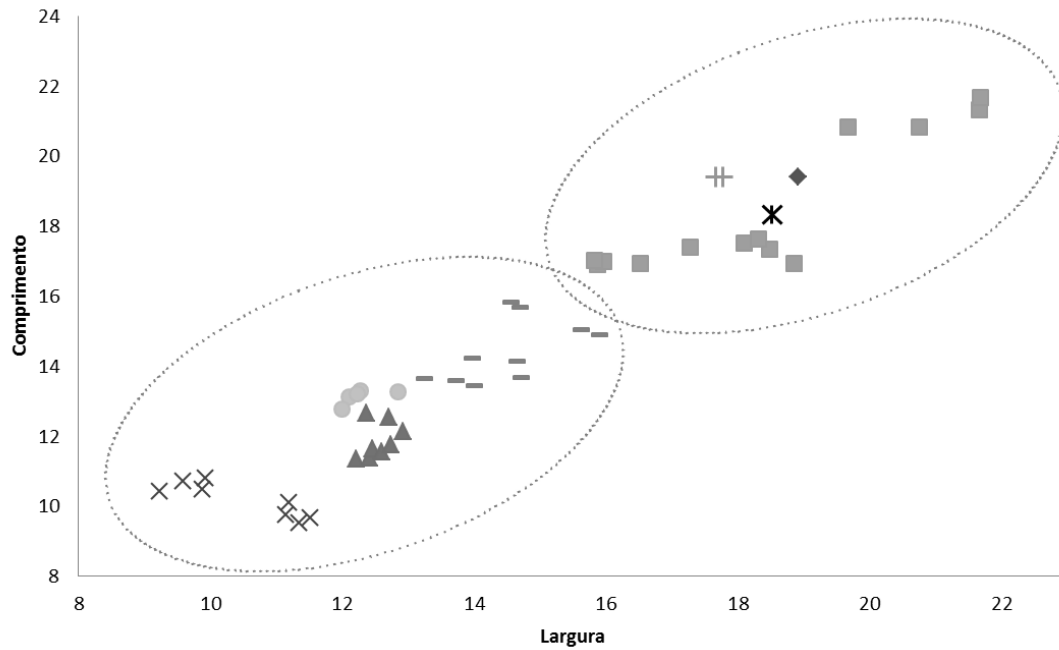


**Figura 7 – Mandíbula de Cervidae de grande porte da Gruta do Urso, Tocantins, em vistas labial e oclusal: A) UNIRIO-PM 1069 – Hemimandíbula direita com série dentária p e m completa e B) UNIRIO-PM 1070 – Hemimandíbula esquerda com série dentária p e m completa. Escala: 4 cm.**

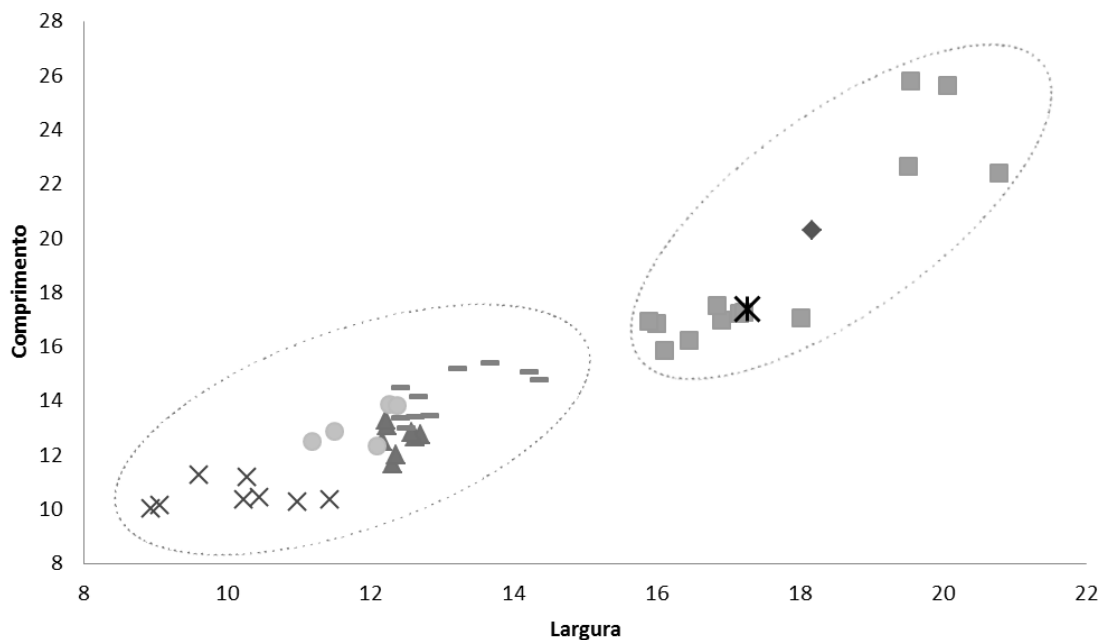
### 3.3 – Análise morfométrica

Conduziu-se uma análise morfométrica comparativa do comprimento e largura de molares superiores e inferiores do Cervidae de grande porte da Gruta do Urso (CGU), 5 espécies viventes – *Blastocerus dichotomus* (Illiger, 1815), *Ozotoceros bezoarticus* (Linneo, 1758), *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780), *Mazama americana* (Erxleben, 1777) e *M. gouazoubira* (Fischer, 1814) – tombados na coleção do Setor de Mastozoologia do Museu Nacional - MN/UFRJ – e espécimes de um gênero extinto – *Morenelaphus* (Carette, 1922) – tombados na coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG, na *Division de Paleontología de Vertebrados* do *Museo de La Plata*, no *Museo Provincial de Ciencias Naturales de Villa Escolar*, no *Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* e no *British Museum Geology Department* – NHM. Tendo em vista a fragmentação dos primeiros molares superiores e inferiores do material fossilizado, a análise ateu-se aos segundos e terceiros molares superiores e inferiores (Fig. 8, 9, 10 e 11). As medidas foram realizadas a partir das maiores larguras e comprimentos da coroa, buscando reduzir o erro proveniente de diferentes níveis de desgaste oclusal (Anexo único). Utilizou-se paquímetro digital de 0,01 mm de precisão.

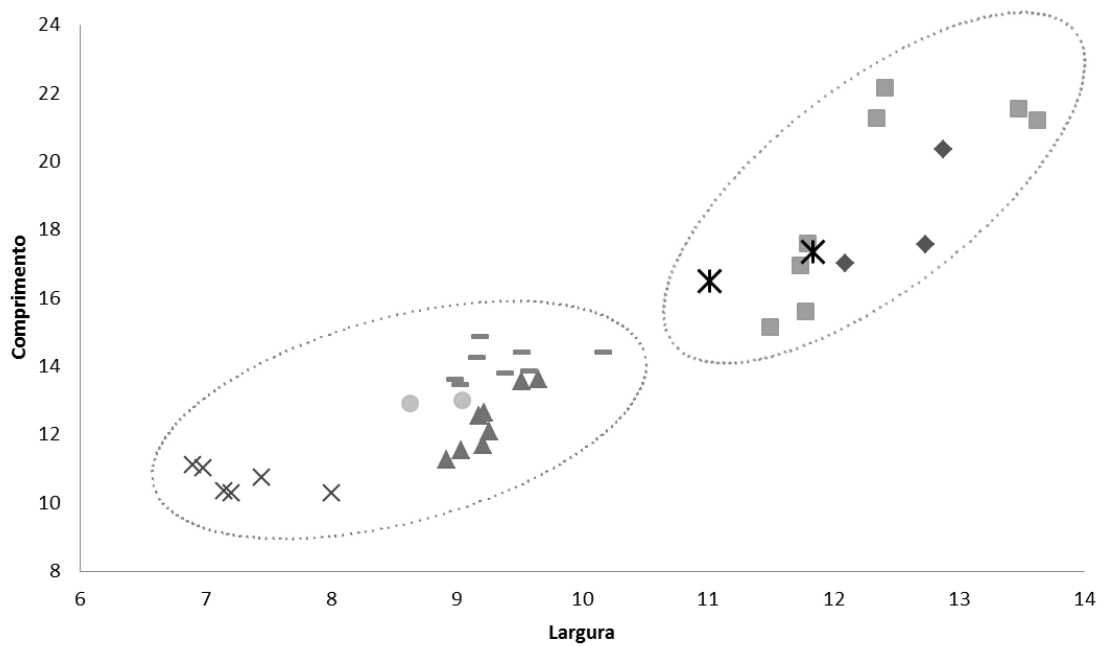
A seguir são apresentadas graficamente as relações entre comprimento e largura dos segundos e terceiros molares superiores e inferiores dos táxons analisados e do CGU.



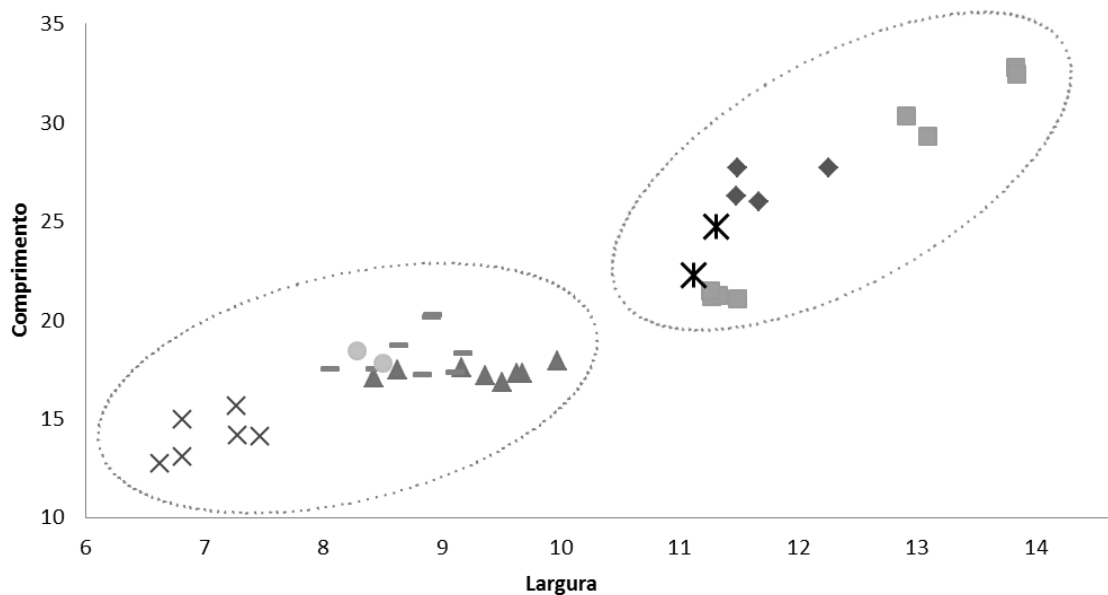
**Figura 8 – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de M2 de Cervidae.** CGU (losango), *Blastocerus dichotomus* (quadrado), *Morenelaphus lujanensis* (soma), *Morenelaphus sp.* (asterisco), *Mazama americana* (triângulo), *Mazama gouazoubira* (xis), *Ozotoceros bezoarticus* (traço) e *Odocoileus virginianus* (círculo). Grupo inferior à esquerda: espécimes de pequeno e médio porte; Grupo superior à direita: espécimes de grande porte. Medidas em mm.



**Figura 9 – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de M3 de Cervidae.** CGU (losango), *Blastocerus dichotomus* (quadrado), *Morenelaphus sp.* (asterisco), *Mazama americana* (triângulo), *Mazama gouazoubira* (xis), *Ozotoceros bezoarticus* (traço) e *Odocoileus virginianus* (círculo). Grupo inferior à esquerda: espécimes de pequeno e médio porte; Grupo superior à direita: espécimes de grande porte. Medidas em mm.



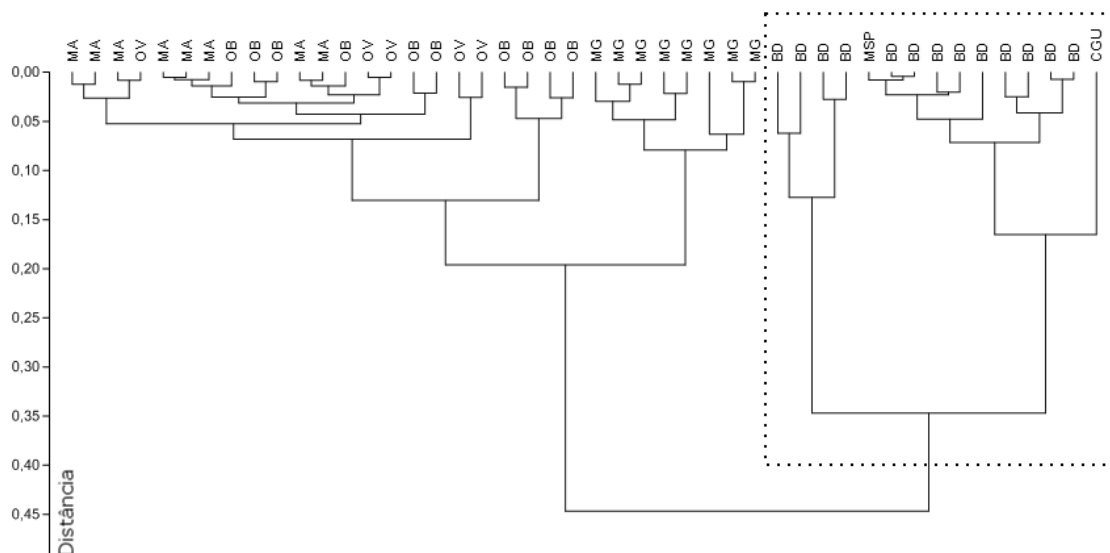
**Figura 10 – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de m2 de Cervidae.** CGU (losango), *Blastocerus dichotomus* (quadrado), *Morenelaphus sp.* (asterisco), *Mazama americana* (triângulo), *Mazama gouazoubira* (xis), *Ozotoceros bezoarticus* (traço) e *Odocoileus virginianus* (círculo). Grupo inferior à esquerda: espécimes de pequeno e médio porte; Grupo superior à direita: espécimes de grande porte. Medidas em mm.



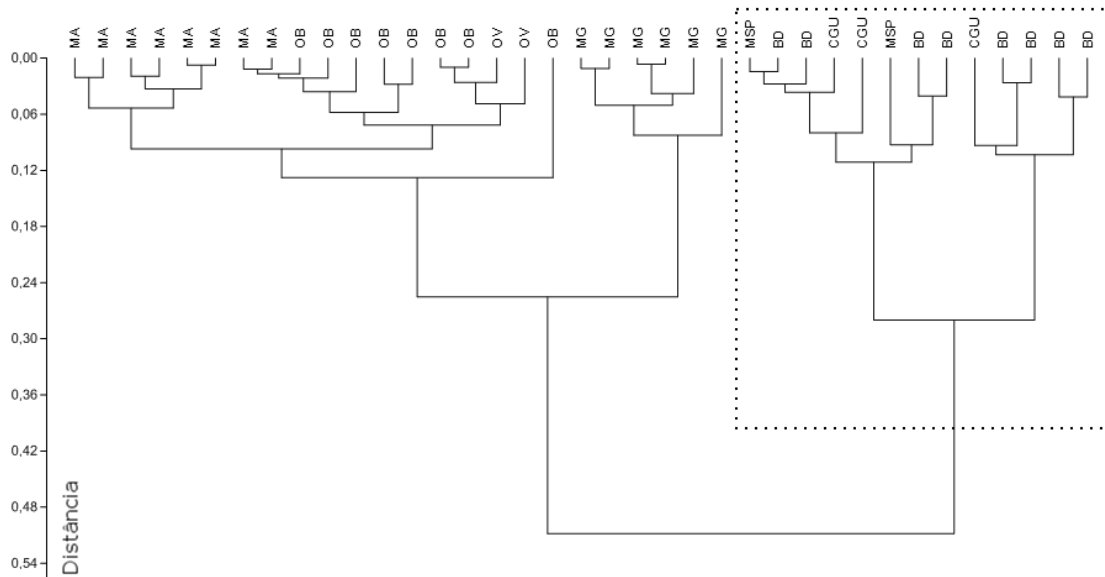
**Figura 11 – Relação de comprimento (ordenada) por largura (abscissa) de m3 de Cervidae.** CGU (losango), *Blastocerus dichotomus* (quadrado), *Morenelaphus sp.* (asterisco), *Mazama americana* (triângulo), *Mazama gouazoubira* (xis), *Ozotoceros bezoarticus* (traço) e *Odocoileus virginianus* (círculo). Grupo inferior à esquerda: espécimes de pequeno e médio porte; Grupo superior à direita: espécimes de grande porte. Medidas em mm.



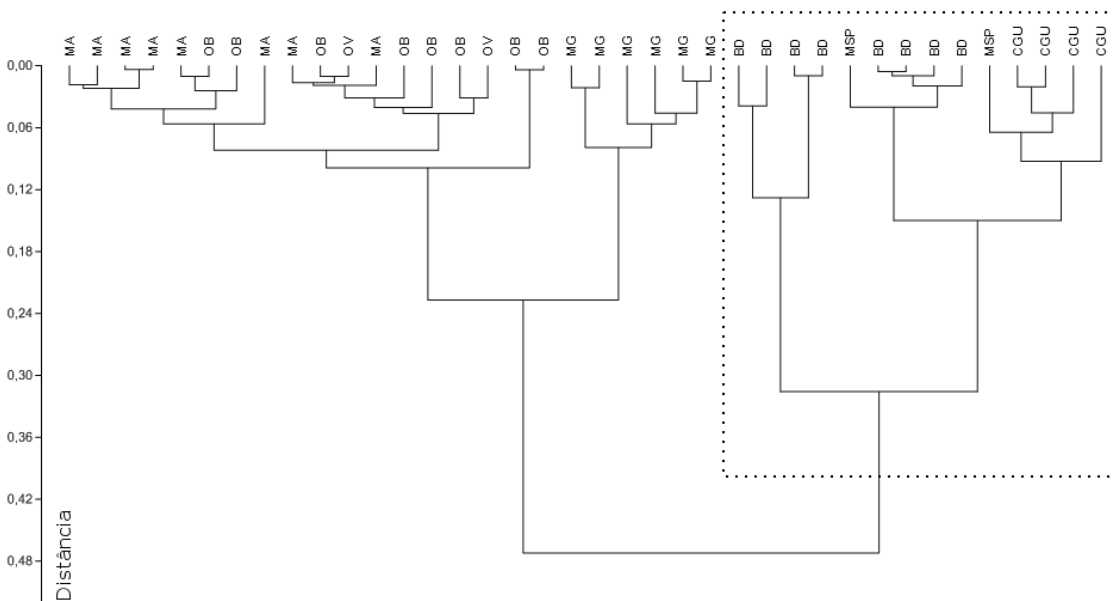
É possível distinguir nos gráficos representados anteriormente, sem análise estatística, que os espécimes do material referido não fragmentados encontram-se inseridos dentro dos limites de medidas do *B. dichotomus*, e próximos aos espécimes de *Morenelaphus*. Desta forma, são identificados como indivíduos de grande porte, destacando-se das demais espécies analisadas, cervídeos de pequeno ou médio porte (Duarte, 1997). A partir da análise de agrupamentos, evidenciou-se dois grupos para os M3, m2 e m3 – o grupo dos cervídeos de pequeno e médio porte, e dos cervídeos de grande porte. O material dentário do Cervidae de grande porte encontrado na Gruta do Urso (CGU) agrupou-se aos espécimes de *B. dichotomus* e *Morenelaphus sp.*, semelhante ao representado nos gráficos de relação entre comprimento e largura (Fig. 12, 13 e 14).



**Figura 12 – Análise de agrupamentos de M3 de Cervidae.** Medida de similaridade de Gower e algoritmo por grupos pareados. Coeficiente de correlação cofenética (Coph.corr.): 0,7871 e distância mínima (MinY): -0,4915. CGU, *Blastocerus dichotomus* (BD), *Morenelaphus sp.* (MSP), *Mazama americana* (MA), *Mazama gouazoubira* (MG), *Ozotoceros bezoarticus* (OB) e *Odocoileus virginianus* (OV). Em destaque, os Cervidae de grande porte agrupados.



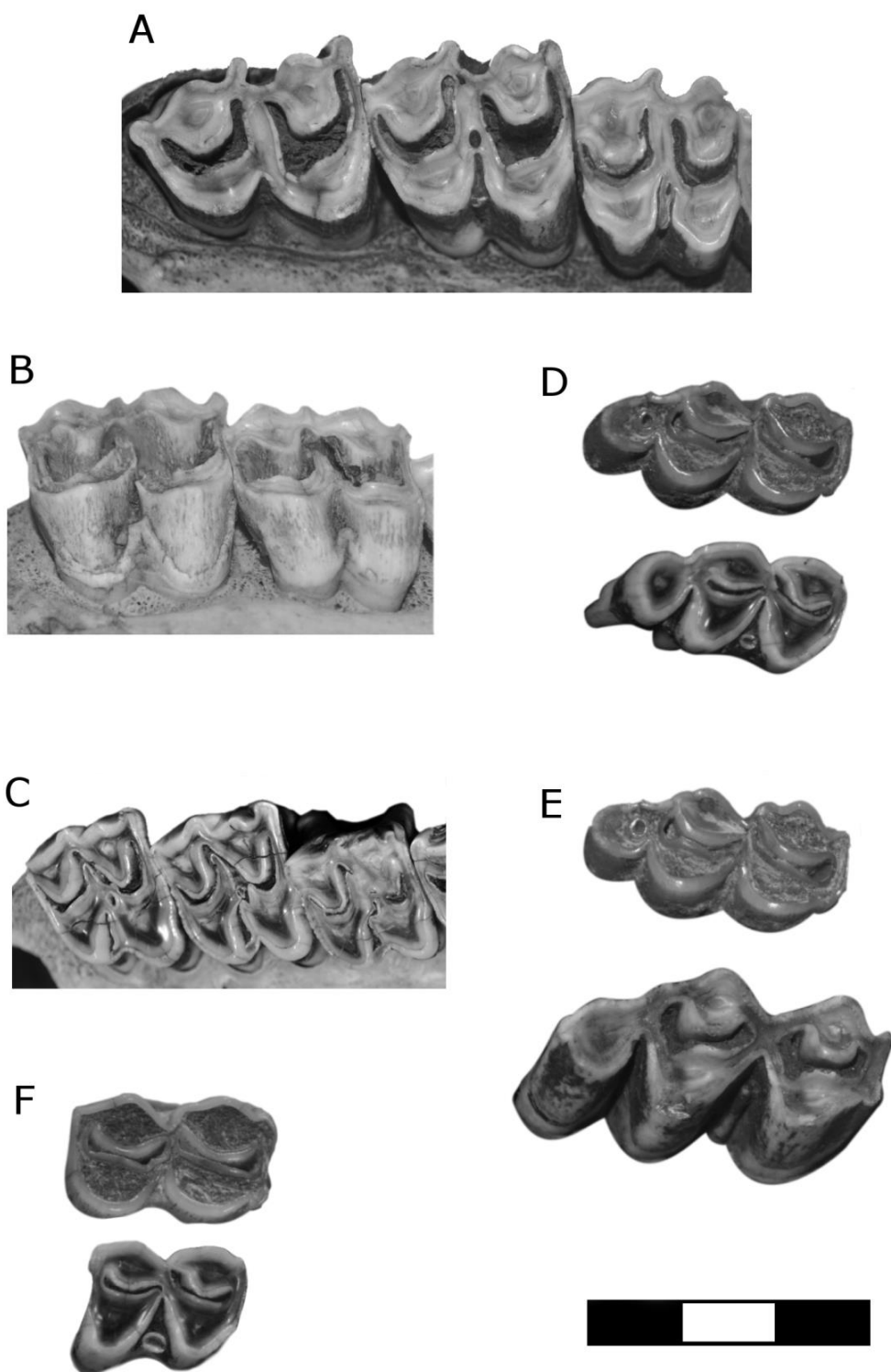
**Figura 13 – Análise de agrupamentos de m2 de Cervidae.** Medida de similaridade de Gower e algoritmo por grupos pareados. Coeficiente de correlação cofenética (Coph.corr.): 0,814 e distância mínima (MinY): -0,5591. CGU, *Blastocercus dichotomus* (BD), *Morenelaphus sp.* (MSP), *Mazama americana* (MA), *Mazama gouazoubira* (MG), *Ozotoceros bezoarticus* (OB) e *Odocoileus virginianus* (OV). Em destaque, os Cervidae de grande porte agrupados.



**Figura 14 – Análise de agrupamentos de m3 de Cervidae.** Medida de similaridade de Gower e algoritmo por grupos pareados. Coeficiente de correlação cofenética (Coph.corr.): 0,7859 e distância mínima (MinY):-0,5192. CGU, *Blastocercus dichotomus* (BD), *Morenelaphus sp.* (MSP), *Mazama americana* (MA), *Mazama gouazoubira* (MG), *Ozotoceros bezoarticus* (OB) e *Odocoileus virginianus* (OV). Em destaque, os Cervidae de grande porte agrupados.

### 3.4 – Morfologia dentária comparada

Ao comparar a morfologia dentária do material da Gruta do Urso aos espécimes de *B. dichotomus*, de tamanho semelhante e aproximados pela análise de agrupamentos, é possível distinguir algumas características importantes. Mesmo quando possuem desgaste acentuado, todos molares superiores dos espécimes de *B. dichotomus* apresentam fossas do tálon em formato de “U”, observado apenas nos M3 do material da Gruta do Urso (Fig. 15A). Quando presente, o endóstilo dos molares superiores liga-se ao protocone e ao hipocone na altura média da coroa, de forma distinta a do material referido (Fig. 15B). Quando o desgaste é acentuado, tal característica se traduz pela ligação do endóstilo ao protocone na altura da oclusão e pela interrupção do sulco entre os cones linguais (Fig. 15C). Quanto aos molares inferiores, é possível observar a ausência da fossida do pós-talonido no hipoconulido em alguns m3 de *B. dichotomus*, característica presente em todos exemplares do material da GU (Fig. 15D e E). Os protoconidos e hipoconidos dos molares inferiores de *B. dichotomus* apresentam formato de “V”, com suas porções labiais mais agudas, enquanto os espécimes do material da GU apresentam protoconidos e hipoconidos em formato de “U”, com suas porções labiais mais arredondadas (Fig. 15D, E e F). Quando comparadas morfologicamente, a porção do diastema das hemimandíbulas do material da GU apresentam-se mais curta e robusta, em contraponto aos espécimes de *B. dichotomus*, que apresentam diastema longo e delgado (Fig. 16). Como observado por Menegaz (2000), “em linhas gerais a mandíbula de *Morenelaphus* é curta e forte, de um tamanho similar a de *B. dichotomus* porém muito mais robusta, aparentando relacionar-se com um hábito trófico mais generalizado que o de *B. dichotomus*, de tendência marcadamente pastadora”.



**Figura 15 – Exemplos da dentição comparada de *B. dichotomus* do Museu Nacional e do CGU. A – M1, M2 e M3 direitos de MN 1626; B – M2 e M3 direitos de MN 756; C – M1, M2 e M3 direitos de MN 71066; D – UNIRIO-PM 1065 e m3 de MN 71066; E – UNIRIO-PM 1065 e m3 de MN 1626; F – UNIRIO-PM 1066 e m2 de MN 71066. Escala: 3 cm.**

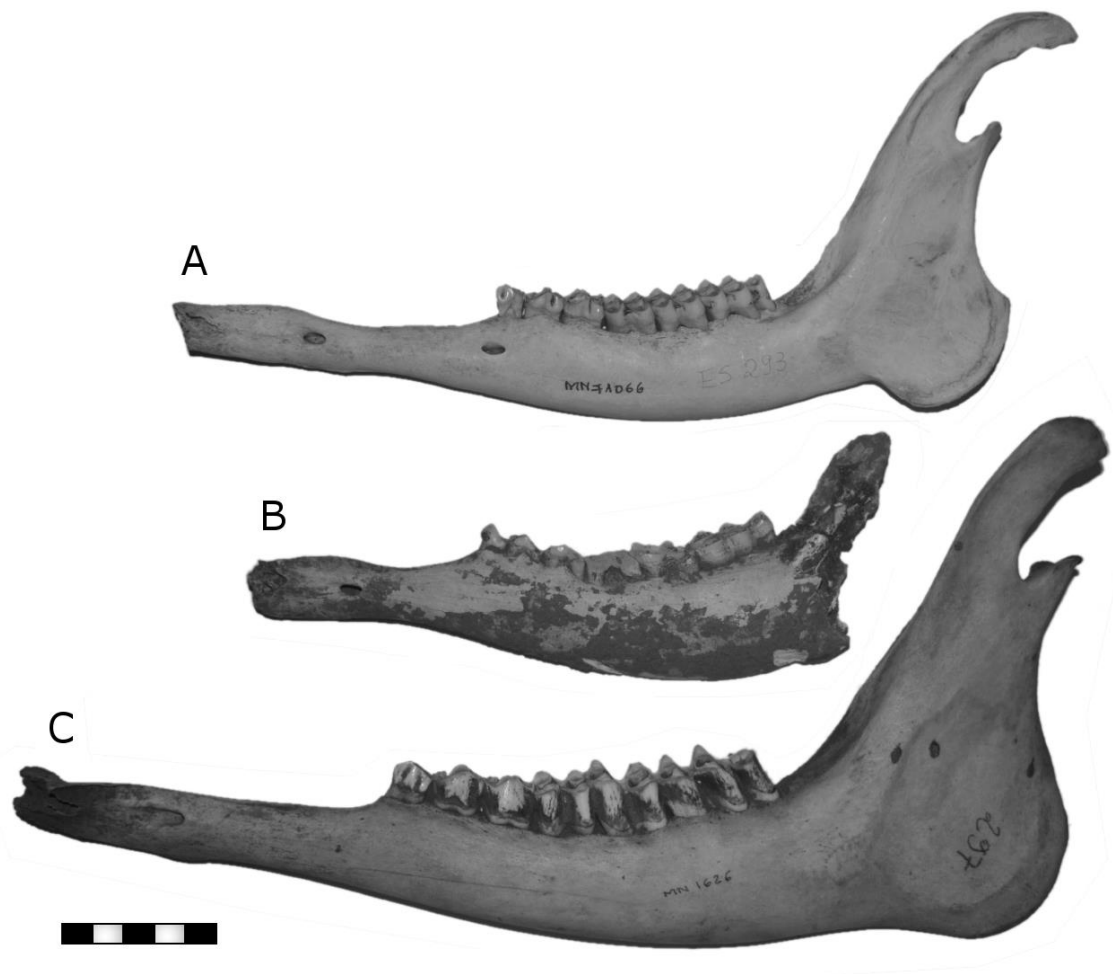


Figura 16 – Hemimandíbulas de *B. dichotomus* (A – MN 71066 e C – MN 1626) e do CGU (B – UNIRIO-PM 1070). Material alinhado na altura da base do hipoconulido do m3. Escala: 5 cm.

Na busca por um táxon sul-americano que compartilhasse características morfológicas com o material da Gruta do Urso, encontraram-se semelhanças com o gênero *Morenelaphus*, Odocoileini extinto, de tamanho semelhante e aproximado pela análise de agrupamentos. Dentre a diversidade de espécimes de *Morenelaphus* que possuem material dentário, apenas quatro foram descritos e dois publicados quanto sua morfologia dentária. Em Alcaraz (2010), os espécimes MACN 11722, MLP 63-V-31-1, MLP 9-10 e PVE-F 26 foram descritos quanto a sua morfologia dentária, sem resolução taxonômica específica e não publicados, mas com informações interessantes à diferenciação dos molariformes de uma mesma série dentária. Enquanto isso, Cartelle (1989) publicou dois espécimes, MCL 1696 e MCL 1710, tombados na Coleção

Paleontológica do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, associados a um fragmento de galhada e não descritos quanto sua morfologia dentária. Os demais espécimes MLP 52-X-1-66 e MLP 86-VI-23-81, tombados no Museo de La Plata, não foram descritos ou publicados.

Desta forma, descreveram-se no presente estudo os molares superiores e inferiores de todos os espécimes dentários atribuídos ao gênero *Morenelaphus*, a fim de se registrar seguramente o táxon, fornecer subsídios ao entendimento da taxonomia e morfologia dentária do grupo em questão e possuir recursos para a identificação do material estudado. Quando coincidentes, as características morfológicas diagnósticas de *Morenelaphus* e do material da Gruta do Urso foram destacadas. O presente estudo conta com a primeira descrição da dentição inferior e das hemimandíbulas atribuídas ao gênero.

### 3.5 – Descrição dos molares e hemimandíbulas do gênero *Morenelaphus*

#### SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Odocoileinae Pocock, 1923

Odocoileini Simpson, 1945

*Morenelaphus* Carette, 1922

**Material de *Morenelaphus* comparado:** MCL 1670 – Hemimandíbula esquerda; MCL 1696 – M1 esquerdo; MCL 1710 – P3 direito (Fig. 17); MLP 94-II-1-54 – Hemimandíbula esquerda; MLP 52-X-1-66 – M2 direito incompleto e M3 direito; MLP 86-VI-23-81 – C1: M3 esquerdo incompleto, C2: M3 direito incompleto e C3: M1 direito incompleto (Fig. 18); MLP 63-V-31-1 – Crânio incompleto com galhadas e séries dentárias incompletas; MLP 9-10 – Crânio incompleto com galhadas e séries dentárias incompletas (Fig. 19); PVE-F 26 – Porção maxilar com série dentária direita completa e esquerda incompleta; MACN 11722 – Crânio incompleto com galhadas e séries dentárias incompletas (Fig. 20); BMNH 5960 – Hemimandíbula esquerda (Fig. 21).

**Tabela 1 – Idade e Localidade do material de *Morenelaphus* comparado, com dentição preservada.** Modificado de Alcaraz (2010), Cartelle (1989) e dos registros de tomo das coleções visitadas. Lujanense sensu Cione e Tonni (1999, 2005).

Taxonomia	Tombo	Idade	Localidade
<i>Morenelaphus sp.</i>	MCL 1670	Pleistoceno Superior Holoceno Inferior	Janaúba, Minas Gerais, Brasil
<i>Morenelaphus sp.</i>	MCL 1696	Pleistoceno Superior Holoceno Inferior	Janaúba, Minas Gerais, Brasil
<i>Morenelaphus sp.</i>	MCL 1710	Pleistoceno Superior Holoceno Inferior	Janaúba, Minas Gerais, Brasil
<i>Morenelaphus sp.</i>	MLP 94-II-1-54	Pleistoceno Superior	Cascada del Paleolama, Quequén Salado, província de Buenos Aires, Argentina
<i>Morenelaphus sp.</i>	MLP 52-X-1-66	Pleistoceno Superior Holoceno Inferior	Arroyo Cululú, província de Santa Fe, Argentina
<i>Morenelaphus cf. brachyceros</i>	MLP 86-VI-23-81	Lujanense Nível Eólico	Centinela del Mar, província de Buenos Aires, Argentina
<i>Morenelaphus lujanensis</i>	MLP 63-V-31-1	Formação Pampeano	Rio Quequén Salado, Partido de Coronel Dorrego, província de BA, Argentina
<i>Morenelaphus lujanensis</i>	MLP 9-10	Formação Pampeano	Província de Buenos Aires, Argentina
<i>Morenelaphus cf. lujanensis</i>	PVE-F 26	Pleistoceno Superior	Rio Bermejo, Villa Escolar, província de Formosa, Argentina
<i>Morenelaphus lujanensis</i>	MACN 11722	Formação Pampeano	Rio Carcarañá, Rosário, província de Santa Fé, Argentina
<i>Morenelaphus sp.</i>	BMNH 5960	Formação Pampeano	Argentina

### Descrição:

#### Dentes molares superiores:

**MCL 1696** (*Morenelaphus sp.*) – molar superior esquerdo incompleto isolado, com desgaste moderado e estruturas visíveis. Apresenta cones bem definidos, com cristas mais altas que a dentina exposta. Este material foi tombado e publicado como um M1, sem descrição de sua morfologia. A relação entre os lóbulos lábio-linguais não é passível de medição, dada a fragmentação do metacone. Apesar desta fragmentação, a retração da crista lingual do hipocone à altura do endóstilo sugere tratar-se de um M3. O protocone apresenta crista pós-protocone e endóstilo bem desenvolvidos. As fossas ligam-se em sua porção mais labial, entre o metacone e o paracone. A fossa do tálon apresenta formato de “U”, com sua porção distal bifurcada com leve projeção lingual. Desta forma, assemelha-se em todas suas características morfológicas aos M3 da

Gruta do Urso UNIRIO-PM 1059 e UNIRIO-PM 1062, podendo ser atribuídos a indivíduos de uma mesma espécie (Fig. 17).

**MLP 86-VI-23-81– C1** (*Morenelaphus* cf. *brachyceros*) – M3 esquerdo incompleto isolado, apresenta morfologia e descrição semelhante ao MCL 1696, salvo as limitações de sua fragmentação, desgaste e preservação. Apesar do desgaste mais acentuado, onde suas fossas estão isoladas e os cones (protocone, metacone e paracone) ligam-se na porção labial da oclusão, preserva o formato da fossa do tálon em “U” com projeção lingual, crista pós-protocone e endóstilo bem definidos e as proporções e posição de seus cones semelhantes aos demais M3, podendo ser atribuído à mesma espécie (Fig. 18).

**MLP 86-VI-23-81– C2** (*Morenelaphus* cf. *brachyceros*) – molar superior direito incompleto isolado, com desgaste acentuado e estruturas parcialmente visíveis. Seus cones são bem definidos, porém, suas cristas encontram-se no mesmo nível de oclusão que a dentina exposta. A relação entre os lóbulos lábio-linguais não é passível de medição, dada a fragmentação do paracone. Apesar desta fragmentação, a retração da crista lingual do hipocone à altura do endóstilo sugere tratar-se de um M3. O endóstilo encontra-se fundido ao hipocone à altura em que estes se ligariam no espécime referido UNIRIO-PM 1059, de menor desgaste, isolando a fossa do trígono da face lingual. Ainda é possível distinguir a crista pós-protocone, evidenciando uma distinta relação entre os M3 e os M1 quanto a ligação dos cones linguais em condições de alto desgaste. Os espécimes UNIRIO-PM 1060 e UNIRIO-PM 1061, M1 de desgaste semelhante, apresentam ligação acima do endóstilo, preservando esta estrutura. A fossa do tálon, apesar de reduzida, apresenta formato de “U”, com sua porção distal bifurcada com leve projeção lingual. Desta forma, pode-se atribuir este como representante de desgaste acentuado de mesma espécie dos demais M3 descritos (Fig. 18).

**MLP 86-VI-23-81– C3** (*Morenelaphus* cf. *brachyceros*) – M1 superior direito incompleto isolado, com desgaste acentuado e estruturas parcialmente visíveis. Em comparação aos M1 da Gruta do Urso UNIRIO-PM 1060 e UNIRIO-PM 1061, seus cones linguais estão pouco definidos e os labiais completamente fusionados. Suas cristas estão desgastadas e fragmentadas, sobretudo em suas bordas distal e mesial. O comprimento lábio-lingual do lóbulo metacone-hipocone aparenta ser mais próximo



ao do lóbulo paracone-protocône, se comparado aos demais molares. Apresenta endóstilo ligado ao protocône e todos os cones estão ligados na porção média do dente. Esta condição é até então exclusiva deste espécime, dado seu desgaste, mas contribui ao entendimento do desenvolvimento morfológico das fossas e cones em diferentes níveis de desgaste. As fossas encontram-se completamente isoladas e muito reduzidas. A fossa do tálon apresenta forma linear, paralela as faces lingual e labial, dado o desgaste acentuado. É possível concluir que o maior desgaste e expansão do metacone ocupa a porção labial-mesial da fossa do tálon, determinando sua forma. Desta forma, pode-se atribuir este como representante de desgaste acentuado de mesma espécie dos demais M1 descritos (Fig. 18).

**MLP 52-X-1-66** (*Morenelaphus sp.*) – M2 e M3 direitos incompletos, com desgaste moderado e estruturas visíveis. O M3 apresenta morfologia e descrição muito semelhante a dos demais M3 descritos até então, sobretudo aos espécimes UNIRIO-PM 1059 e MCL 1696. Dentre suas diferenças, apresenta menor desgaste que os demais, estilos labiais um pouco mais proeminentes e um pequeno ponto de esmalte anexo ao hipocone, de pouca expressão, em posição semelhante aos protocônulos observados no material da GU. Já o M2 apresenta uma morfologia incomum aos M2s UNIRIO-PM 1058 e UNIRIO-PM 1063. Sua crista pós-protocône encontra-se fusionada ao hipocone, o protocônulo está ausente e o endóstilo apresenta forma distinta, com projeção lingual acentuada. A ausência do protocônulo demonstra ser uma característica variável dos molares de *Morenelaphus*. O protocône está fragmentado, impossibilitando conhecer a relação de suas cristas com o endóstilo. Seus cones labiais (metacone e paracone) apresentam menor desgaste em relação aos M2, de forma que suas fossas ligam-se entre os cones labiais e a fossa do tálon preserva o formato de “U”, característico de quaisquer molariformes de baixo desgaste. Apesar das diferenças observadas no M2, o M3 sustenta sua classificação comum aos *Morenelaphus* descritos até então (Fig. 18).

**MLP 9-10** (*Morenelaphus lujanensis*) – Crânio incompleto com galhadas e séries dentárias incompletas. Apresenta molares com pouco desgaste, cones reduzidos com cristas pouco recortadas e fossas muito amplas, ligadas entre si e à face lingual entre o protocône e o hipocone. Apresenta o menor nível de desgaste de todo material

dentário representante do gênero, onde todas as fossas dos molares preservam o formato de “U” e suas cristas de esmalte são pouco recortadas (Fig. 19).

**MLP 63-V-31-1** (*Morenelaphus lujanensis*) – Crânio incompleto com galhadas e séries dentárias incompletas. Molariformes com desgaste variado e estruturas bem visíveis. Seus M3 apresentam um endóstilo mais alongado em direção ao hipocone, responsável pelo isolamento das fossas interligadas em relação à face lingual. Apresenta um cômulo bem desenvolvido, de posição semelhante ao protocômulo presente apenas nos M2s UNIRIO-PM 1058 e UNIRIO-PM 1063, gerado pela fusão da crista de esmalte do endóstilo à crista pós-protocone. As demais características morfológicas estão de acordo com os M3 já descritos. Seus M2s apresentam desgaste mais acentuado do que nos M2s UNIRIO-PM 1058 e UNIRIO-PM 1063. O M2 direito apresenta desgaste acentuado das estruturas entre os cones linguais, apresentando protocone e hipocone fusionados onde estariam a crista pós-protocone e o protocômulo. O M2 esquerdo apresenta desgaste um pouco menos acentuado, onde o endóstilo encontra-se fusionado ao protocone e ao protocômulo e a crista pós-protocone está preservada. Não há regularidade quanto ao nível de desgaste dos molares respectivos em uma mesma maxila, demonstrando não haver padrão de desgaste claro dentro de um único indivíduo, assim como nas hemimandíbulas complementares UNIRIO-PM 1069 e UNIRIO-PM 1070. Ambos M1 apresentam níveis de desgaste e morfologia idêntica ao espécime MLP 86-VI-23-81 (C3), relativos a espécimes de maior desgaste de *Morenelaphus* (Fig. 19).

**PVE-F 26** (*Morenelaphus cf. lujanensis*) – Fragmento do osso maxilar com série dentária direita completa e esquerda incompleta. Molares com desgaste reduzido se comparados aos demais espécimes analisados, exceto MLP 9-10. Seus M3 e M2 apresentam cones reduzidos com cristas ainda pouco recortadas e fossas amplas, ligadas entre si e à face lingual entre o protocone e o hipocone. Os estilos da face labial correspondem precisamente aos demais molares analisados. O M3 apresenta endóstilo reduzido, isolado no protocone, situado ao nível médio da coroa. A crista pós-protocone está presente. Os M2 apresentam protocone com crista pós-protocone e endóstilo fusionado ao protocone bem desenvolvidos. O protocômulo está ausente. Não há indicativos de que esta estrutura estaria presente neste espécime se seu desgaste fosse acentuado. Como nos demais molares com pouco desgaste, seus M2 e

M1 preservam fossas do tálon em formato de “U”, atribuída no cervídeo de grande porte da GU a seus M3, mais desgastados. Seus M1 apresentam o maior nível de desgaste, como observado até então em molares de uma mesma série dentária. Apresenta um endóstilo bem desenvolvido e o protocone liga-se ao hipocone onde estaria a crista pós-protocone. Esta ligação entre os cones da face lingual separa em dois o sulco existente entre os lóbulos, formando uma crista de esmalte estendida lábio-lingualmente entre as fossas e os cones labiais. Estas características são idênticas às observadas nos M1 UNIRIO-PM 1060 e UNIRIO-PM 1061 (Fig. 20).

**MACN 11722** (*Morenelaphus lujanensis*) – Crânio incompleto com galhadas e séries dentárias incompletas; Material mais completo atribuído à espécie *Morenelaphus lujanensis*. Molariformes com desgaste variado, apresentando a maior irregularidade de desgaste na série dentária entre os espécimes estudados. Apresenta M3 e M2 com desgaste moderado, com cones bem definidos e cristas mais altas que a dentina exposta, contrapondo ao M1. Apesar de um desgaste menor, seus M3 apresentam morfologia idênticas a dos M3 da Gruta do Urso UNIRIO-PM 1059 e UNIRIO-PM 1062, MCL 1696 (*Morenelaphus sp.*), MLP 52-X-1-66 (*Morenelaphus sp.*) e MLP 86-VI-23-81 (*Morenelaphus cf. brachyceros*), atribuídos no presente estudo a indivíduos de uma mesma espécie. Os M2 apresentam protocone ligado ao hipocone através do desgaste da crista pós-protocone e endóstilo bem desenvolvido, fusionado ao protocone. O protocôculo está ausente. O M1 apresenta desgaste acentuado, com seus cones linguais pouco definidos e labiais completamente fusionados. Suas cristas estão desgastadas e fragmentadas, sobretudo em suas bordas distal e mesial. O comprimento lábio-lingual do lóbulo metacone-hipocone aparenta ser mais próximo ao do lóbulo paracone-protocone, se comparado aos demais molares. Essa condição se repete para todos molares superiores, onde a diferença entre estes comprimentos se estreita do M3 ao M1. Todos seus cones estão ligados na porção média do dente. As fossas encontram-se completamente isoladas e muito reduzidas. A fossa do tálon apresenta forma linear, paralela as faces lingual e labial. Estas condições se repetem para os espécimes MLP 86-VI-23-81 – C3 (*Morenelaphus cf. brachyceros*) e MLP 63-V-31-1 (*Morenelaphus lujanensis*), de desgaste muito semelhante (Fig. 20).

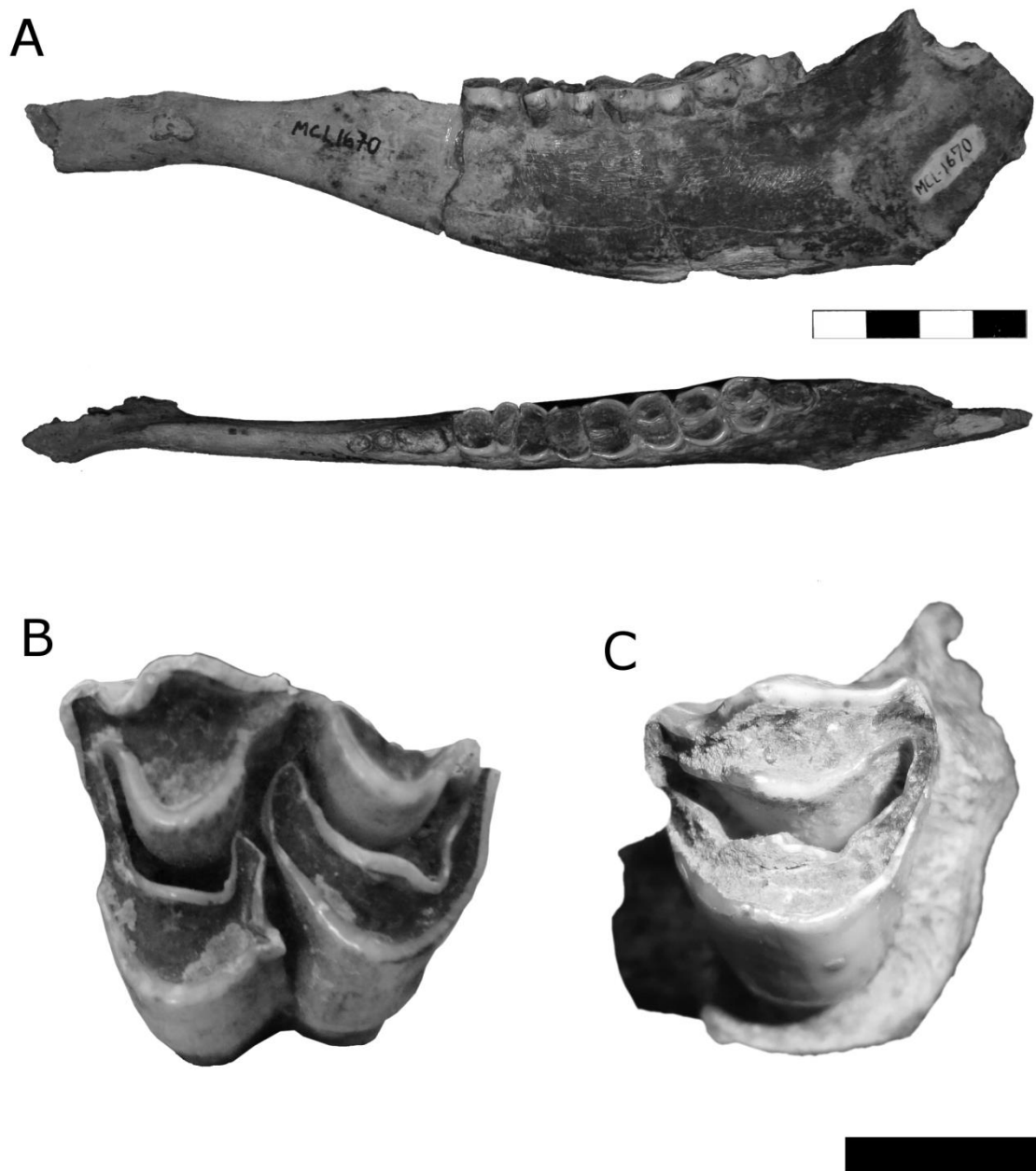
### Hemimandíbulas:

**MCL 1670** (*Morenelaphus sp.*) – Hemimandíbula esquerda, robusta, com série dentária molariforme incompleta, com p2 e p3 ausentes e ramo mandibular fragmentado. Apesar de seus molariformes apresentarem menor desgaste que UNIRIO-PM 1069 e UNIRIO-PM 1070, a área de oclusão com maior desgaste se mantém sobre o m1 e o p4. No m3, o mesostilido está ausente e o protostilido pouco desenvolvido. A ausência do mesostilido confirma ser uma característica variável aos m3 do gênero. O metastilido está presente. O parastilido e o entostilido estão presentes, apesar de fragmentados. O hipoconulido está completamente fragmentado, impossibilitando conhecer a existência da fossida pós-talonido. Tanto a fossida do trigonido quanto a fossida do talonido encontram-se bem reduzidas e isoladas. O m2 apresenta desgaste acentuado, com todos conidos fundidos na porção média do dente e fossidas reduzidas e isoladas. Entretanto, ainda é possível delimitar o esmalte e a dentina exposta e definir os cones. Em sua face lingual, apresenta entostilido e parastilido pouco desenvolvidos e metastilido ausente. Em sua face labial apresenta mesostilido fusionado ao protoconido. O m1 apresenta desgaste muito acentuado, onde a dentina exposta domina a face oclusal. Seus cones não são definidos, com cristas de esmalte totalmente desgastadas nas bordas distal e mesial e ausência completa de suas fossidas. O único estilido preservado é o mesostilido, fusionado ao protoconido. É possível observar proporções semelhantes aos demais m1 descritos no presente trabalho. A irregularidade de desgaste observada nas hemimandíbulas UNIRIO-PM 1069 e UNIRIO-PM 1070 pode ser aqui observada, sobretudo quanto a diferença de desgaste entre os molares de uma mesma série dentária. A acentuada diferença entre os molares da mandíbula referida pode estar relacionada a uma dieta mais abrasiva à preferência da região de oclusão do m1 e p4 para a mastigação (Fig. 17).

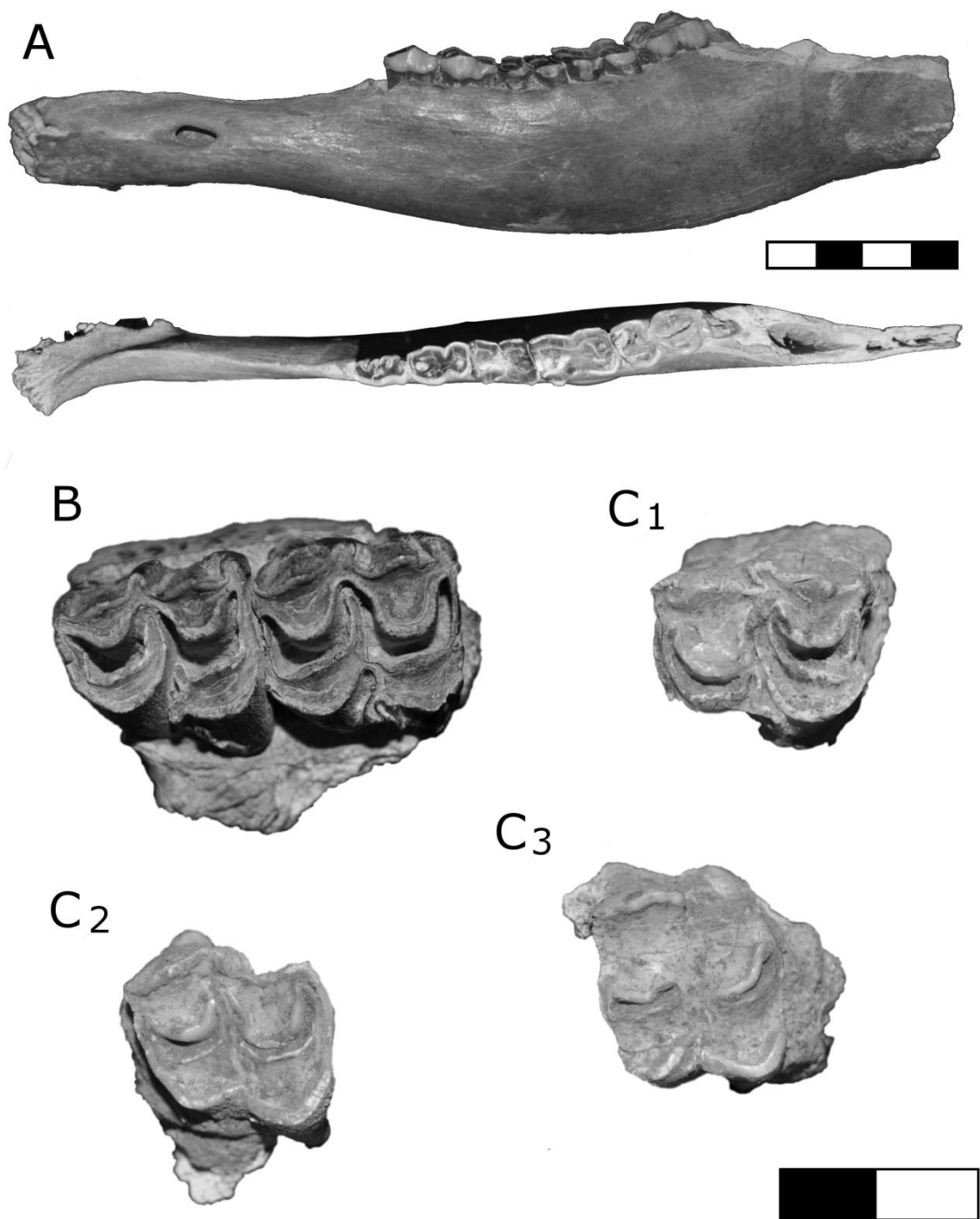
**MLP 94-II-1-54** (*Morenelaphus sp.*) – Hemimandíbula esquerda, robusta, com série dentária molariforme incompleta, com p2 ausente e ramo mandibular fragmentado. Desgaste acentuado, morfologia e descrição semelhantes a hemi-mandíbula UNIRIO-PM 1070, salvo as limitações de sua fragmentação, preservação e ausência do mesostilido do m3 (Fig. 18).

**BMNH 5960** (*Morenelaphus sp.*) – Hemimandíbula esquerda, robusta, com série dentária molariforme incompleta, com p2 ausente e ramo mandibular fragmentado.

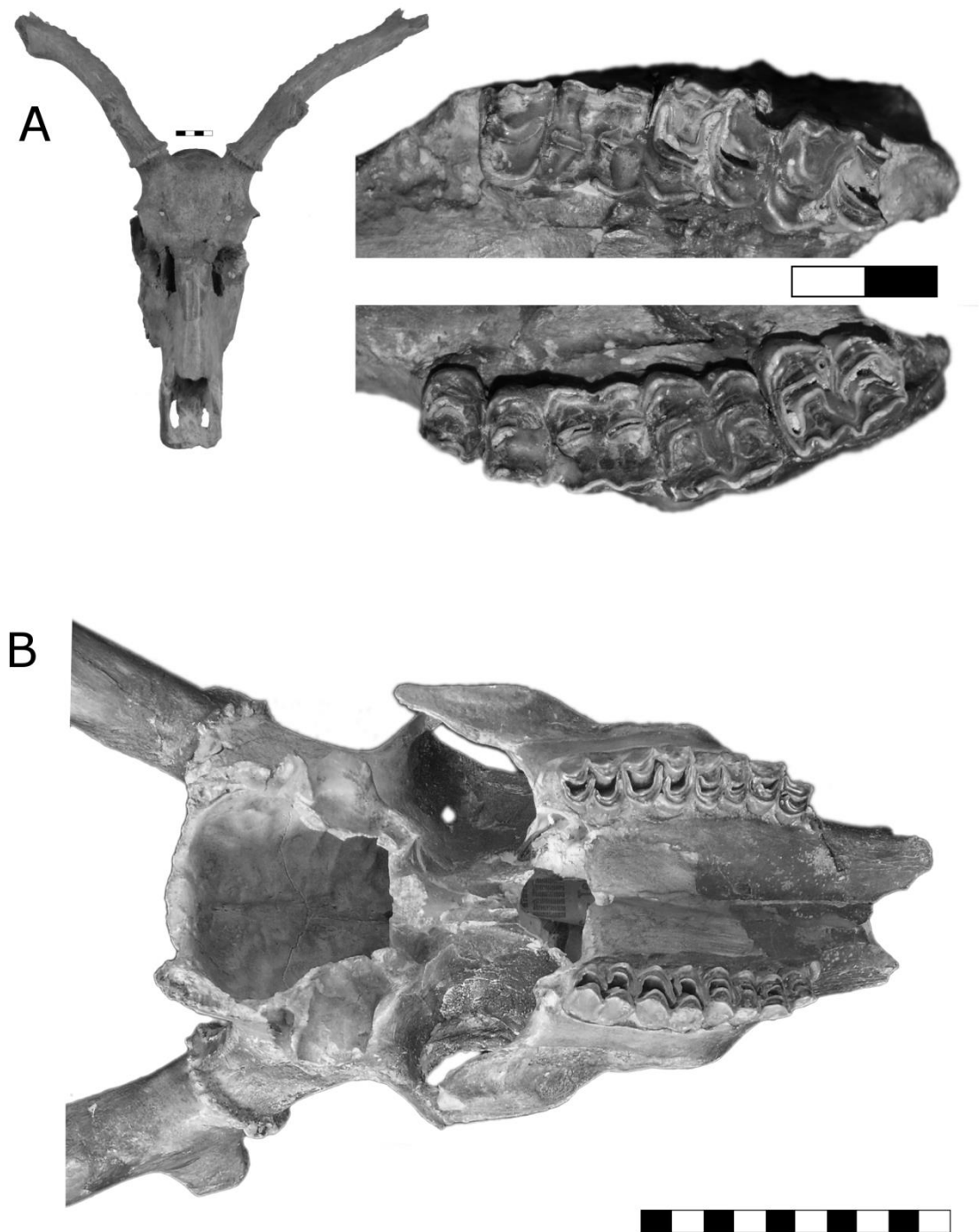
Apesar de apresentar desgaste mais uniforme que UNIRIO-PM 1069 e UNIRIO-PM 1070, a área de oclusão com maior desgaste se mantém sobre o m1 e o p4. No m3, o mesostilido está presente, o protostilido bem desenvolvido e apresenta estilido entre o hipoconido e o hipoconulido. Estas características se repetem no material da Gruta do Urso UNIRIO-PM 1070. O hipoconulido apresenta fossida pós-talonido. Tanto a fossida do trigonido quanto a fossida do talonido encontram-se reduzidas e isoladas. O m2 apresenta desgaste moderado, com conidos ainda bem definidos e fossidas isoladas. Em sua face lingual, apresenta entostilido e parastilido pouco desenvolvidos e metastilido ausente, características que se repetem para o material da GU. O m1 apresenta desgaste muito acentuado, onde a dentina exposta domina a face oclusal. Seus cones não são definidos, com cristas de esmalte totalmente desgastadas nas bordas distal e mesial e ausência completa de suas fossidas. O único estilido preservado é o mesostilido, fusionado aos conidos labiais. Os protoconidos e hipoconidos de seus molares apresentam formato de “U”, com leve agudez em suas cristas labiais. Apresenta os conidos menos arredondados dentre o material aqui atribuído a *Morenelaphus*. Tombada como *Cervus*, a hemimandíbula BMNH 5960 pode ser identificada como representante de *Morenelaphus*, por seu tamanho e morfologia dentária (Fig. 21).



**Figura 17 – *Morenelaphus sp.*:** A) MCL 1670 – Hemimandíbula esquerda em vistas labial e oclusal. Escala: 4 cm; B) MCL 1696 – M1 esquerdo e C) MCL 1710 – P3 direito. Escala: 1 cm. Coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG.

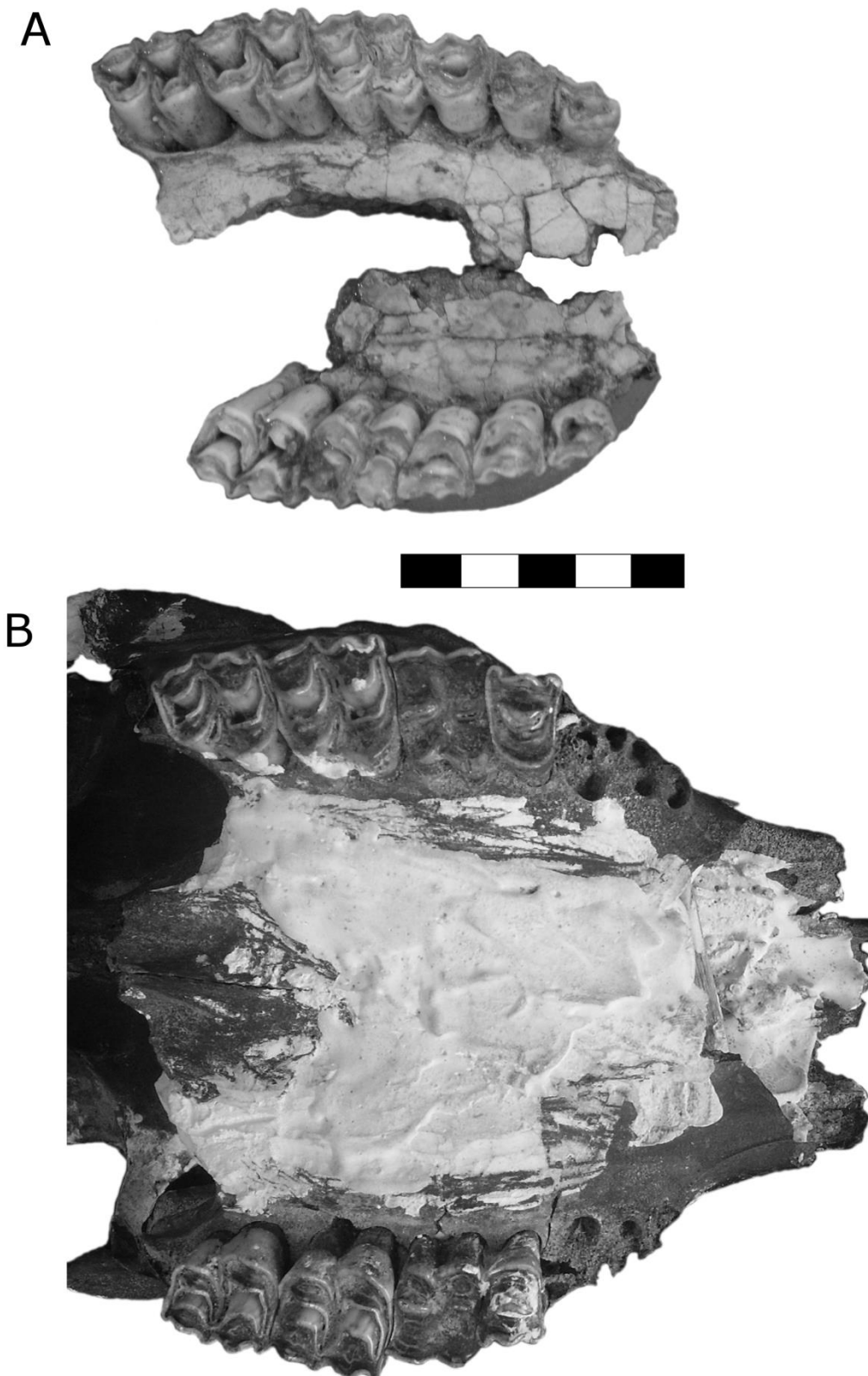


**Figura 18 – *Morenelaphus* sp. (A e B) e *Morenelaphus* cf. *brachyceros* (C).** A) MLP 94-II-1-54 – Hemimandíbula esquerda em vista labial e oclusal. Escala: 4 cm; B) MLP 52-X-1-66 – M2 direito incompleto e M3 direito completo. Escala: 2 cm; C) MLP 86-VI-23-81 – C1: M3 esquerdo incompleto, C2: M3 direito incompleto e C3: M1 direito incompleto. Escala: 2 cm. *Museo de La Plata, División de Paleontología de Vertebrados.*



**Figura 19 – *Morenelaphus lujanensis* – Crânios quase completos com porções das galhadas e séries dentárias incompletas. A) MLP 63-V-31-1. Escalas: 4 cm e 2 cm; B) MLP 9-10. Escala: 10 cm. Museo de La Plata, División de Paleontología de Vertebrados.**





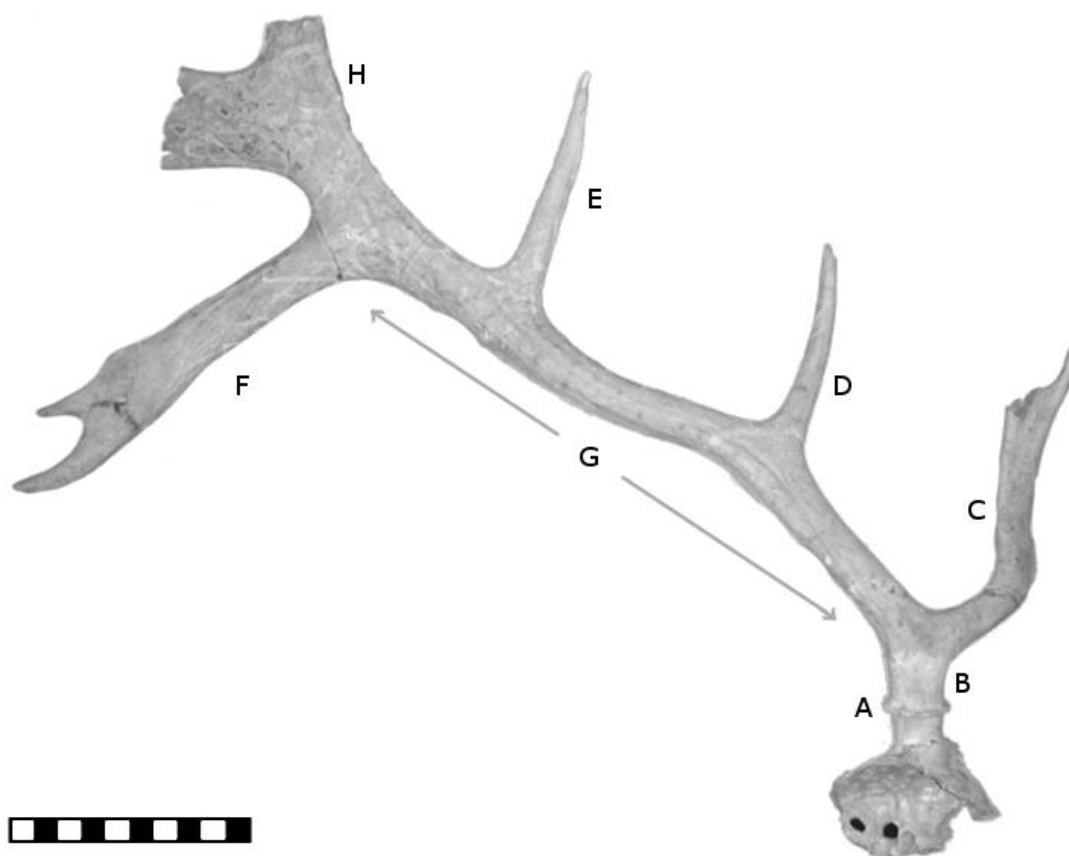
**Figura 20** – *Morenelaphus cf. lujanensis* (A) e *Morenelaphus lujanensis* (B). A) PVE-F 26 – Porção maxilar com série dentária direita completa e esquerda incompleta. *Museo Provincial de Ciencias Naturales de Villa Escolar*; B) MACN 11722 – Crânio quase completo com galhadas e séries dentárias incompletas. *Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*. Escala: 5 cm.



**Figura 21** – *Morenelaphus* sp. BMNH 5960 – Hemimandíbula esquerda em vista labial e oclusal. *British Museum Geology Department – BNHM*. Escala: 5 cm.

### 3.6 – Revisão e diagnose específica

A partir da morfologia e morfometria dentária dos materiais do Cervidae de grande porte da Gruta do Urso (CGU), Tocantins, foi possível reconhecê-los como pertencentes ao gênero *Morenelaphus*. O gênero, aqui descrito exclusivamente a partir de seus molares superiores e inferiores, não apresentou características morfológicas distintas entre as duas espécies atualmente reconhecidas *Morenelaphus brachyceros* (H. Gervais e Ameghino, 1880) e *Morenelaphus lujanensis* (Ameghino, 1888). As diagnoses específicas dos táxons fósseis de Cervidae costumam basear-se nos caracteres morfológicos de suas galhadas (Fig. 22), a exemplo do gênero *Morenelaphus* e suas espécies, descritas a seguir (Modificado de Alcaraz, 2010).



**Figura 22 – Caracteres morfológicos da galhada de *Morenelaphus*.** Espécime de *Morenelaphus brachyceros* – MLP 00-XI-1-19. Nomenclatura adaptada de Alcaraz (2010). A – Roseta; B – Pedúnculo; C – Primeira ramificação (PR); D – Segunda ramificação (SR); E – Terceira ramificação (TR); F – Quarta Ramificação (QR); G – Ramo principal; H – Coroa. Escala: 10 cm.

### 3.6.1 – Diagnose de *Morenelaphus* e suas espécies por galhadas

- *Morenelaphus* Carette, 1922

Diagnose original (Carette, 1922): Galhadas bem desenvolvidas, cilíndricas, terminadas por uma leve palmação ou coroa bi- ou trifurcada. O ramo anterior, sub basal ou basal, possui uma ou duas ramificações acessórias, o ramo posterior (ramo principal), esbelto, é marcadamente arqueado em formato de “S” e suporta uma ou duas ramificações de direção anterior-externa e uma ramificação posterior.

Diagnose ampliada (Menegaz, 2000): Galhadas dicotômicas rebifurcadas assimétricas. Conformação do ramo principal com curvatura dupla em formato de “S”. A seção do ramo circular é achatada em toda sua longitude. Superfície com tubérculos. A primeira ramificação (PR), de seção cilíndrica, é bi ou trifurcada. A PR apresenta direção antero-superior externa, em ângulo obtuso em relação ao ramo principal. Distância entre a base e a PR irregular, embora a PR sempre se encontre próxima à base a uma distância inferior ou igual a 1/3 da distância entre a PR e a segunda ramificação (SR) (Carette de 2 a 3 cm e Kraglievich de 1 a 2 cm). As ramificações secundárias se dispõem para frente, com a quarta ramificação (QR) dirigida para trás, em sentido oposto aos anteriores. Presença de palma, ramo distal e últimas ramificações palmadas.

- *Morenelaphus brachyceros* (H. Gervais y Ameghino, 1880) – Espécie-tipo.

Diagnose (Gervais e Ameghino, 1880): Fragmento de galhada que representa parte de duas pontas. Uma delas é bastante forte e dirige-se adiante. A outra, situada sobre a prolongação da galhada, dirige-se para cima e atrás.

Diagnose ampliada (Menegaz, 2000): Ramo principal longo e bastante achatado, com curvatura dupla em formato de “S”. PR muito próxima da base, comprimida lateralmente e subdividida a sua vez em três pontas. Por cima da base, uma bifurcação simples e cilíndrica dirigida para fora (Ameghino, 1888). Ramo principal reto, com a QR voltada para trás. Distância entre a SR e a terceira ramificação (TR) entre 12 e 15 cm.

Terminação do ramo principal quase reta, em uma palma estreita, levemente palmada, bi ou trifurcada, com três ou quatro pontas acima da ramificação posterior.

Distribuição geográfica e estratigráfica na Argentina (Menegaz, 2000, Ferrero et al., 2007 e Ferrero, 2009): Províncias de Buenos Aires, Santa Fé e Entre Ríos. Bonaerense e Lujanense (Pleistoceno Médio e Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior; sensu Cione e Tonni, 1999, 2005)

- *Morenelaphus lujanensis* (Ameghino, 1888)

Diagnose (Ameghino, 1888): Espécie de tamanho um pouco maior que *M. brachyceros*. Apresenta o ramo principal mais achatado em intervalos, a medida que se afasta da base. Suas faces anteriores e internas estão cobertas por grande número de verrugas altas e isoladas, que desaparecem na parte superior, onde são substituídas por sulcos longitudinais pouco marcados. A face posterior e externa é lisa ou com pequenos sulcos longitudinais. A PR encontra-se a um centímetro da base.

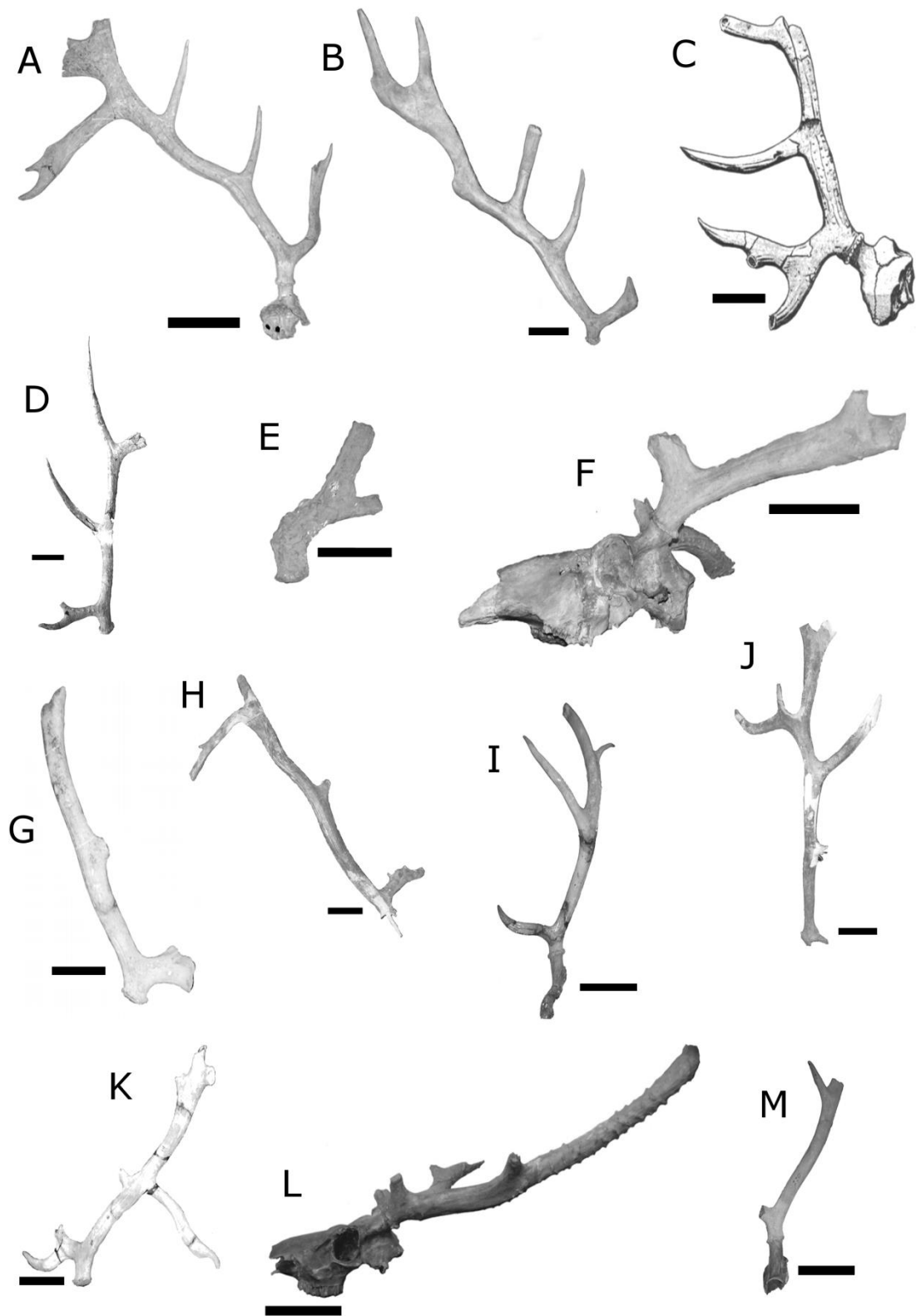
Diagnose ampliada (Menegaz, 2000): Ramo principal fortemente curvado para trás na altura da TR. Concavidade lateral interna com a segunda curvatura começando antes da SR.

Distribuição geográfica e estratigráfica na Argentina (Menegaz, 2000, Ferrero et al., 2007 e Alcaraz e Francia, 2013): Províncias de Buenos Aires, Santa Fé, Entre Ríos e Corrientes. Lujanense (Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior; sensu Cione e Tonni, 1999, 2005).

A partir destas diagnoses e da análise de diversos espécimes de várias coleções: MLP M-249; MLP 9-15; MLP 00-XI-1-19; CTES-PZ 7369; MUFyCA 10; MUFyCA 11; MUFyCA 788; MUFyCA 9; MUFyCA 1220; MLP 9-248; MACN 11722; MLP 63-V-31-1; MLP 9-10 e lâmina XXXVIII de Ameghino (1889) (Fig. 23), Alcaraz (2010) propõe uma caracterização específica para *M. brachyceros* e *M. lujanensis* (Tabela 2).

**Tabela 2 – Caracterização específica entre *Morenelaphus brachyceros* e *Morenelaphus lujanensis*** (Modificado de Alcaraz, 2010).

<b>Caracteres</b>	<b><i>M. brachyceros</i></b>	<b><i>M. lujanensis</i></b>
Tamanho da galhada	De menor tamanho que <i>M. lujanensis</i>	De maior tamanho que <i>M. brachyceros</i>
Robustez da galhada	Mais robusta que <i>M. lujanensis</i>	Mais graciosa que <i>M. brachyceros</i>
Forma do ramo principal	O ramo principal está curvado em forma de S. Dirige-se primeiramente para trás e abaixo. A partir da segunda ramificação, ou ao mesmo nível desta, dirige-se para frente. Ao nível da terceira ramificação, o ramo principal se mantém reto e sobre seu mesmo plano.	O ramo principal está curvado em forma de S. Dirige-se primeiramente para trás e abaixo. Antes da segunda ramificação, dirige-se para frente, acentuando-se ao nível da terceira ramificação. Contudo, em alguns exemplares o ramo principal se mantém quase reta até a terceira ramificação e, a partir dela, se dobra acentuadamente para trás, dispondo-se sobre um plano diferente, como se observa no exemplar MUFyCA 788.
Presença de tubérculos e sulcos longitudinais	Faces anterior e interna quase lisas, com algumas verrugas isoladas. Faces posterior e externa com sulcos longitudinais marcados ao longo de toda superfície.	Faces anterior e interna com grande quantidade de verrugas transversais e isoladas, que desaparecem na parte superior, substituídas por sulcos pouco marcados. Faces posterior e externa com sulcos longitudinais pouco marcados na parte inferior.
Segunda e terceira ramificação	Ambas ramificações se dispõem paralelas à primeira ramificação e dirigem-se para frente.	Ambas ramificações se dispõem divergentes à primeira ramificação e dirigem-se para cima.
Localização da quarta ramificação	Quarta ramificação disposta no mesmo plano que as demais, já que acima da terceira ramificação o eixo principal se mantém na mesma posição.	Quarta ramificação disposta em um plano distinto das demais, já que acima da terceira ramificação o eixo principal se curva fortemente para trás.



**Figura 23 – Galhadas de representantes do gênero *Morenelaphus*.** Modificado de Alcaraz (2010). *M. brachyceros*: A) MLP 00-XI-1-19; B) MLP 9-15; C) Lâmina XXXVIII, Ameghino 1889; *M. lujanensis*: D) CTES-PZ 7369; E) MLP M-249; F) MLP 63-V-31-1; G) MUFyCA 11; H) MACN 11722; I) MUFyCA 9; J) MUFyCA 788; K) MUFyCA 10; L) MLP 9-10; e M) MUFyCA 1220. Escala: 10 cm.

Apesar da proposta de diferenciação entre *M. brachyceros* e *M. lujanensis* a partir de suas galhadas (Alcaraz, 2010), diversas exceções à regra podem ser reconhecidas nos espécimes analisados (Fig. 23). Tamanho e robustez poderiam variar pela identificação de espécimes jovens, dado seu menor tamanho e graciosidade (MUFyCA 1220 e MUFyCA 9) e o único espécime atribuído à *M. brachyceros* por Alcaraz em (2010) apresenta galhada grande e graciosa, características específicas de *M. lujanensis*. A forma do ramo principal, como é descrita nos estudos clássicos, não é observada em parte das galhadas analisadas, a exemplo da curvatura em formato de “S”. Espécimes como MACN 11722 apresentam a curvatura e a inclinação abrupta do ramo principal a partir da TR. Porém, essas condições não se repetem em conjunto para os demais espécimes. O espécime CTES-PZ 7369, também atribuído a *M. lujanensis*, não apresenta a curvatura. Contudo, apresenta a inclinação pós-TR. A SR e a TR dos espécimes atribuídos a *M. brachyceros* estão direcionadas anteriormente e paralelas à PR, de acordo com a proposta de diferenciação de Alcaraz (2010). Entretanto, essa condição não se repete para os espécimes atribuídos à *M. lujanensis*, onde apenas CTES-PZ 7369 apresenta SR e TR direcionadas para cima e divergentes da PR. Os demais espécimes, quando não fragmentados, apresentam PR e SR direcionadas para a mesma face, em geral anterior. (MUFyCA 788, MUFyCA 9 e MACN 11722) ou TR horizontais, como MUFyCA 788 e MACN 11722. A QR está fragmentada em quase todos espécimes, impossibilitando o reconhecimento da validação de seu caráter taxonômico. Levando em consideração que muitas destas variações individuais distinguem-se da classificação por galhadas proposta para diferenciar espécies de *Morenelaphus*, a avaliação de outros caracteres, como morfologia dentária, poderia sustentar a existência de uma ou duas espécies do gênero. Esta grande variabilidade morfológica se repete em diversas espécies de Cervidae que possuem galhadas ramificadas. Moen et al. (1999) evidenciam a relação entre o crescimento e desenvolvimento das galhadas de *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) com a disponibilidade de nutrientes. Enquanto isso, Made e Tong (2008), ao propor uma filogenia para os cervos gigantes *Megaloceros* e *Sinomegaceros*, evidenciam a necessidade de incluir outros caracteres que não apenas a morfologia das galhadas. Esses autores citam, por exemplo, a morfologia dentária e de pós-crânio, a fim de sustentar uma análise robusta e resolutiva. A partir da observação de espécimes de



*Megaloceros giganteus* da exposição do Museu de História Natural da Irlanda, em Dublin, Avilla (comm. pers., 2013) reconheceu variações significativas na morfologia de suas galhadas (Fig. 24). Esta variação foi também observada em indivíduos atuais de Cervo-do-Pantanal (*Blastocerus dichotomus*) analisados na coleção do Setor de Mastozoologia do Museu Nacional, que comumente apresentam números distintos de ramificações. Cabrera e Yepes (1940) citam o ocorrido em indivíduos de idade avançada de *B. dichotomus*, que podem apresentar novas bifurcações em suas galhadas, excedendo as seis pontas de cada lado e observam a ocorrência rara de galhadas bifurcadas em *Mazama*. Não obstante, Cabrera e Yepes (1940) reconhecem que as galhadas, ditas exclusivas dos machos de cervídeos da América do Sul podem ocorrer em algumas fêmeas de idade avançada, estéreis pela idade. Nestes casos, muito raros, as galhadas são disformes e até monstruosas. Desta forma, acredita-se que as galhadas devam ser um complexo de caracteres evitado nas diagnoses taxonômicas de cervídeos, ou mesmo, utilizado com cuidado.



**Figura 24** – Espécimes de *Megaloceros giganteus*. Três distintas morfologias de galhadas (Avilla comm. pers., 2013). Museu de História Natural da Irlanda, Dublin. Sem escala.

### 3.6.2 – Diagnose comparativa e sinonimização de *Morenelaphus* por dentição

Não havendo caracteres diagnósticos que sustentem duas espécies do gênero *Morenelaphus* pelas galhadas amostradas, propõe-se aqui que o gênero seja revisado, a partir de uma diagnose que leve em consideração a morfometria e morfologia dentária de seus espécimes.

As espécies de cervídeos neotropicais comumente compartilham suas estruturas dentárias, sem apresentar necessariamente características exclusivas. Essa condição se traduz em poucos trabalhos de taxonomia e filogenia por morfologia dentária. Entretanto, registros fossilíferos com dentição isolada de Cervidae são abundantes e necessitam de um suporte diagnóstico à sua identificação. Com isso, o presente trabalho analisa as estruturas dentárias quanto sua forma, tamanho e presença. A partir desta premissa, propõe-se aqui uma diagnose comparativa pela inclusão da morfologia dentária dos molares superiores e inferiores do gênero *Morenelaphus* e, conseqüentemente, a proposição de um gênero monotípico, e *M. lujanensis* como sinônimo junior de *M. brachyceros*. Apesar dos caracteres morfológicos analisados nas galhadas amostradas não sustentarem a taxonomia proposta por Menegaz (2000) e Alcaraz (2010), uma nova revisão com todas as galhadas dos espécimes de *Morenelaphus* poderá verificar a validade do gênero monotípico aqui proposto.

#### *Morenelaphus brachyceros* (H. Gervais y Ameghino, 1880)

*Cervus* (especie inédita) H. Gervais y Ameghino, 1880

*Cervus brachyceros* H. Gervais y Ameghino, 1880

*Cervus palaeoplatensis* Ameghino, 1888

*Cervus tapalquenensis* Moreno, 1888 (*nomen nudum*)

*Cervus lujanensis* Ameghino, 1889

*Cariacus brachyceros* Lydekker, 1893

*Mazama brachyceros* Lydekker, 1898

*Cariacus lujanensis* Trouessart, 1898

*Odocoileus lujanensis* Trouessart, 1905

*Odocoileus brachyceros* Trouessart, 1905  
*Morenelaphuslidekkeri*Carette, 1922  
*Morenelaphuspseudoplatensis*Carette, 1922  
*Morenelaphusrothi*Carette, 1922  
*Pampaeocervuslujanensis*Carette, 1922  
*Pampaeocervus platensis* Carette, 1922  
*Paraceros brachyceros* Castellanos, 1924  
*Paraceros lujanensis* Castellanos, 1924  
*Paraceros lujanensis platensis* Castellanos, 1924  
*Paraceros rothi* Castellanos, 1924  
*Morenelaphus azpeitianus* Cabrera, 1929  
*Morenelaphus brachyceros* Cabrera, 1929  
*Habromerix venustus* Cabrera, 1929  
*Morenelaphus (Morenelaphus) brachyceros* Kraglievich, 1932  
*Morenelaphus (pampaeocervus) lujanensis* Kraglievich, 1932  
*Pareceros fragilis* Catellanos, 1945  
*Morenelaphus lujanensis* Menegaz, 2000  
*Morenelaphus brachyceros* Menegaz, 2000

Diagnose comparativa:

Molares superiores selenodontes de coroa baixa, grandes e robustos. Assemelham-se em tamanho e robustez aos molares de *Blastocerus dichotomus*, com clara distinção morfométrica dos cervídeos de pequeno e médio porte *Ozotoceros bezoarticus*, *Odocoileus virginianus*, *Mazama americana* e *M. gouazoubira*. Diferem-se dos molares superiores de *B. dichotomus* quanto à morfologia de sua região oclusal. Enquanto *B. dichotomus* preserva a fossa do tálon em formato de “U” característico selenodonte em diferentes níveis de desgaste, *M. brachyceros* apresenta variações morfológicas de acordo com o desgaste dentário oclusal. Os M3 apresentam fossa do tálon em formato de “U”, com sua porção distal bifurcada com leve projeção lingual, mesmo em condições de maior desgaste. Gradativamente, os M2 e M1 apresentam fossa do tálon com formato de “J”, com expansão do metacone em sua porção distal,

e, em maiores níveis de desgaste, fossas lineares, paralelas as faces labial e lingual. *M. brachyceros* apresenta endóstilo bem desenvolvido com inserção irregular nos cones, ligado ao protocone na altura da oclusão e ao hipocone na altura da coroa. *B. dichotomus* apresenta endóstilo com inserção regular nos cones, ligando-se ao protocone e ao hipocone na altura média da coroa. Quando o desgaste é acentuado, o endóstilo liga-se ao protocone na altura da oclusão, interrompendo o sulco entre os cones linguais em *B. dichotomus* e preservando o sulco em *M. brachyceros*. O hipocone é retraído no nível do endóstilo e o comprimento lábio-lingual do lóbulo entoconido-hipoconido é menor que o lóbulo metaconido-protoconido. Esta relação é mais intensa do M1 ao M3, em crescente. Esta condição de repete nos molares superiores de *B. dichotomus*. A crista pós-protocone está presente, sendo variável para os diferentes molares superiores de uma mesma série dentária. Em condições de maior desgaste, os M3 preservam crista pós-protocone bem definida, enquanto o endóstilo pode apresentar fusão oclusal entre o protocone e o hipocone. Já os M1 tendem a preservar o endóstilo isolado do hipocone, enquanto a crista pós-protocone liga-se ao hipocone, isolando ambas fossas do sulco lingual. O protocônulo é variável, podendo estar presente nos M2 e M3. Em *B. dichotomus*, o fusão oclusal entre o protocone e o hipocone ocorre através da crista pós-protocone ou da porção média oclusal, para todos seus molares superiores.

Molares inferiores selenodontes de coroa baixa, grandes e robustos. Diferem-se dos molares inferiores de *B. dichotomus* quanto à morfologia de sua região oclusal. *M. brachyceros* apresenta molares inferiores com protoconidos e hipoconidos em formato de “U”, com suas porções labiais bem arredondadas. *B. dichotomus* apresenta protoconidos e hipoconidos em formato de “V”, com suas porções labiais mais agudas. As fossidas de ambas espécies são delgadas e preservam um leve formato de “U”, mesmo em condições de maior desgaste. A presença e tamanho de seus estilidos são variáveis, sobretudo do mesostilido dos M3. O hipoconulido apresenta fossida do pós-talonido, podendo estar isolada ou ligada à face lingual do hipoconulido. Em *B. dichotomus* a presença da fossida do pós-talonido no hipoconulido é variável. As hemimandíbulas de *M. brachyceros* são grandes e robustas, com diastema curto. Já *B. dichotomus* apresentam diastema longo e delgado.

### 3.7 – Distribuição estratigráfica e geográfica de *M. brachyceros*

De acordo com Alcaraz (2010), a distribuição temporal dos Cervidae ocupa mais de um nível para as áreas extra-andinas da Argentina, onde seus representantes apresentam biocronos amplos e não são bons indicadores bioestratigráficos. Até então, o gênero *Morenelaphus* foi registrado desde o Pleistoceno médio até o Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior na Argentina, Uruguai, Paraguai e Brasil (ver Cartelle, 1989; Carlini e Tonni, 2000; Ubilla, 2004; Ferrero et al., 2007; Scherer *et al.*, 2007; Kerber e Oliveira, 2008; Lopes e Buchmann, 2011; Alcaraz e Francia, 2013 e revisões Menegaz, 2000; Alcaraz, 2010, com demais registros). Entretanto, a datação por Spin Eletrônico de Ressonância (ESR) de um dos dentes isolados de *M. brachyceros* registrados em Tocantins (UNIRIO-PM 1062), resultou em datações bem mais recentes. O ajuste da curva dose-Resposta (Fig. 25) a partir da função exponencial proposta por Ikeya (1993) resultou em um De (dose equivalente) de  $3.46 \pm 0.46$  Gy. A conversão de De em anos resultou na idade de  $3,8 \pm 0,5$  mil anos antes do presente. Este achado corresponde ao registro mais moderno da espécie e garante sua ocorrência no Holoceno Médio. Com isso, *M. brachyceros* estende sua distribuição temporal para o Quaternário brasileiro do Pleistoceno Superior ao Holoceno Médio.

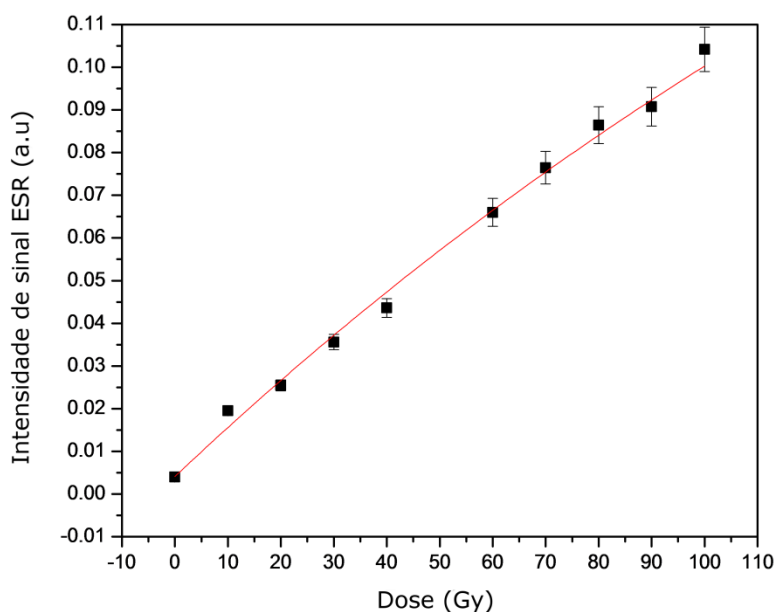
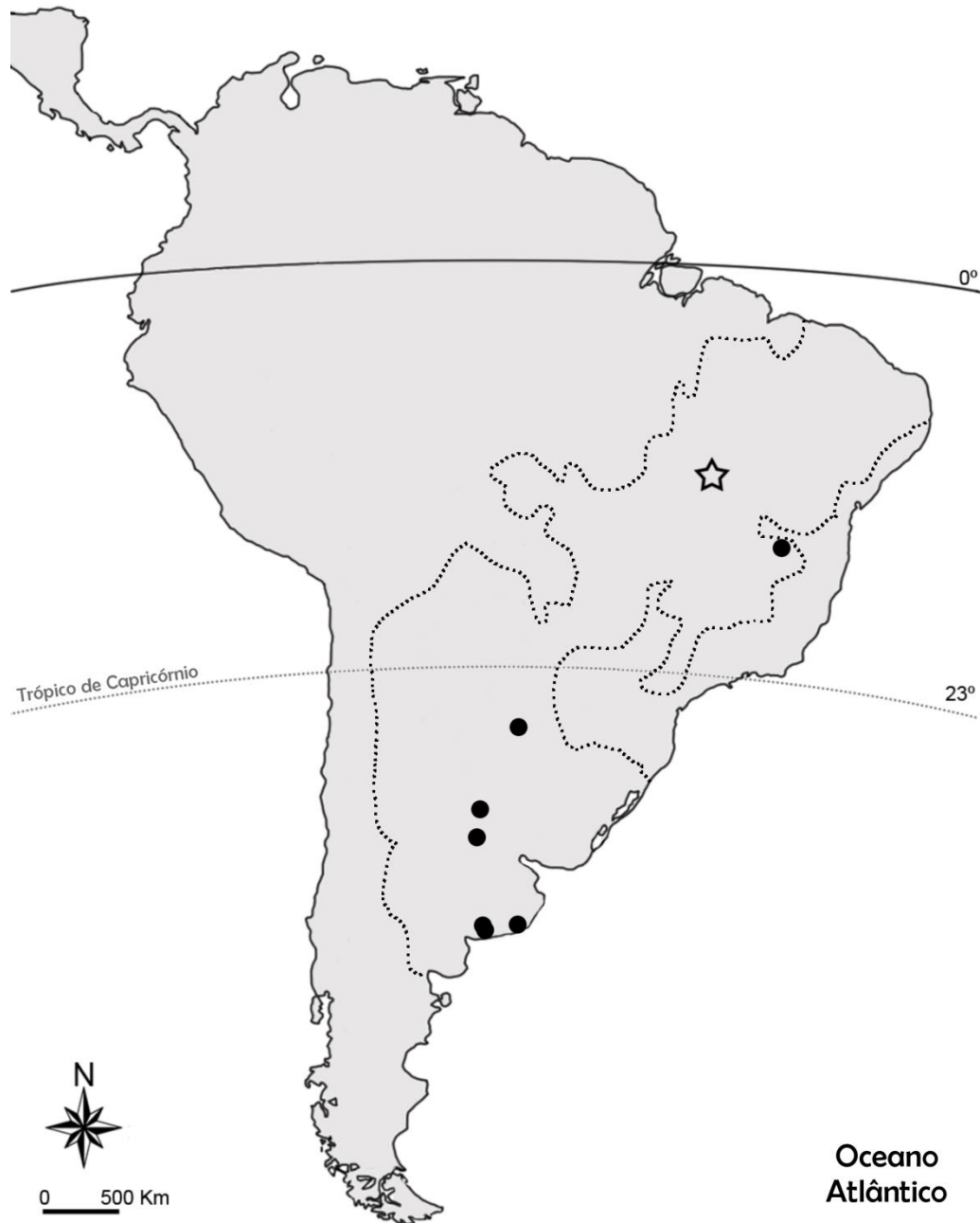


Figura 25 – Curva dose-resposta da datação por Spin Eletrônico de Ressonância (ESR) do M3 direito de *M. brachyceros* UNIRIO-PM 1062.

O registro fossilífero de *M. brachyceros* para a Gruta do Urso, Aurora do Tocantins, TO, Brasil, ampliou sua distribuição latitudinal em mais de 350 km, representando o registro mais boreal do táxon. A distribuição de seu registro fossilífero dentário, sustentado pela proposta de sinonimização do presente estudo, encontra-se incluída dentro dos limites da sub-região Chaquenha (Fig 26), definida por Morrone (2006).



**Figura 26 – Mapa de distribuição dos registros dentários de *Morenelaphus brachyceros*.** Estrela – novo registro da Gruta do Urso, Aurora do Tocantins/TO, Brasil; Círculo – registros anteriores; Linha pontilhada – limites da sub-região Chaquenha. Escala: 500 km.

Segundo Avilla et al. (2013), a sub-região Chaquenha é considerada uma unidade monofilética em estudos de Biogeografia Cladística, formada durante o final do Terciário (Morrone 2006; Nihei e De Carvalho, 2007), provavelmente no Mioceno Superior (Pascual e Ortiz-Jaureguizar, 1990; Roig-Juñent et al., 2006). Para Cartelle (1999), o território intertropical brasileiro apresenta inquestionável simpatria de espécies autóctones (intertropicais) e alóctones (de climas temperados), gerada pela evolução climática da região Neotropical durante o Pleistoceno. Esta evolução teria causado um movimento faunístico das altas para as baixas latitudes, devido à região Pampeana ter apresentado invernos com temperaturas médias biologicamente inadequadas a diversas espécies durante o Pleistoceno Superior (Prado et al., 1987).

A exemplo do registro de *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (ver Avilla et al., 2013), a assembléia fossilífera das cavernas estudadas no norte da região Neotropical sugere um padrão biogeográfico relacionado à sub-região Chaquenha. Esta, uma diagonal de áreas abertas contínuas durante o Pleistoceno Superior (Salis et al., 1993; Morrone, 2006) teria sido capaz de sustentar táxons com ampla distribuição geográfica, adaptáveis a áreas mais secas e abertas ou, segundo Cartelle (1999), atuado como refúgio climático no norte do intertropical brasileiro.

Apesar de ambos táxons terem sua distribuição relacionada à sub-região Chaquenha, *M. brachyceros* e *C. stenocephalus* possuem adaptações notoriamente distintas e apresentaram resultados de datação distantes o bastante para que diferentes hipóteses de manutenção e extinção destas espécies fossem levantadas. As datações do material fossilífero de *C. stenocephalus* resultaram em  $20 \pm 2$  mil anos antes do presente (Avilla et al., 2013), 16 mil anos antes de *M. brachyceros*. Esta datação coincide com um período de aumento de umidade após o Último Máximo Glacial (LGM), o qual provavelmente impôs a fragmentação desta continuidade ambiental, formando os biomas atuais Chaco, Pampas, Cerrado e Caatinga (províncias biogeográficas sensu Morrone, 2006). O gênero *Catagonus* (Ameghino, 1904) possui diversas características morfológicas associadas ao hábito cursorial em ambientes relativamente abertos e secos (Gasparini et al., 2009, 2010). O início desta fase climática mais úmida, sincrônica ao registro de *C. stenocephalus* ao Norte do Brasil, pode estar relacionada às mudanças climáticas posteriores ocorridas no limite Pleistoceno-Holoceno e explicar a extinção deste táxon na América do Sul.

Em contraponto, o registro mais boreal e moderno de *M. brachyceros* reitera algumas suposições levantadas sobre a plasticidade do táxon e a evolução da sub-região Chaquenha. Durante o Pleistoceno Superior, a amplitude geográfica e estratigráfica de *Morenelaphus* observada para as áreas extra-andinas argentinas já sustentavam a capacidade do gênero em adaptar-se a diferentes condições climáticas. Nas regiões Pampeana e centro-norte argentino (nas províncias Chaco, Formosa e Santa Fé) havia predominado um clima relativamente mais seco e frio, condições que puderam se desenvolver igualmente no Paraguai e ao sul da Bolívia. Já na região Mesopotâmica, estendendo-se ao Uruguai e ao sul do Brasil, as condições climáticas teriam sido mais quentes e úmidas (Alcaraz, 2010).

Como observado por Kerber e Oliveira (2008), Menegaz e Jaureguizar (1995) definem hábitos folívoros/frugívoros para o gênero *Morenelaphus*, baseando-se nos hábitos tróficos ramoneadores dos cervídeos sul-americanos atuais. Estes hábitos, diretamente relacionados à ambientes mais úmidos, vão ao encontro da proposta de refúgio climático ao norte da sub-região Chaquenha logo após o LGM, de temperatura e umidade crescentes até o Ótimo Climático do Holoceno (HCO). Durante o HCO, ocorrido entre 5 e 3.6 mil anos antes do presente, as temperaturas globais eram significativamente mais altas que as temperaturas préteritas e atuais, com temperaturas médias 2°C maiores e pluviosidade anual 25% maior (Nix, 1991). As datações do HCO, coincidentes com o registro de *M. brachyceros* na Gruta do Urso, e a estabilização da temperatura e diminuição da umidade ao final deste evento (Tonni et al., 1999) justificam a ocorrência mais boreal e moderna de *M. brachyceros* e pode ter atuado na extinção do gênero, respectivamente.



## 4 – Conclusão

Foi possível identificar e especificar o material fossilífero dentário de um Cervidae de grande porte da Gruta do Urso (CGU) exclusivamente pela morfometria e morfologia de seus espécimes dentários, confirmando a hipótese aqui levantada.

A análise morfométrica dentária comparativa do CGU, de um gênero extinto e de cinco espécies sul-americanas atuais resultou em dois grupos distintos de cervídeos neotropicais, de pequeno/médio porte – *Mazama americana*, *Mazama gouazoubira*, *Odocoileus virginianus* e *Ozotoceros bezoarticus* – e de grande porte – CGU, *Blastocerus dichotomus* e *Morenelaphus* – agrupados pela proximidade das medidas máximas de largura e comprimento de seus molares superiores e inferiores.

Os espécimes de *B. dichotomus* e do CGU, agrupados morfometricamente no grupo de maior porte, apresentaram caracteres morfológicos dentários divergentes, relacionados à forma de suas fossas, conidos e hemimandíbulas, e à disposição de seus estilos e cristas, não podendo ser atribuídos à mesma espécie.

Na busca por um táxon que compartilhasse características morfológicas com o CGU, encontraram-se semelhanças com o gênero *Morenelaphus*, táxon sul-americano extinto. Entretanto, grande parte de seus espécimes dentários não haviam sido descritos e não compunham a diagnose de suas espécies, baseadas exclusivamente em galhadas. A fim de dar prosseguimento às análises morfológicas comparativas, foi necessário descrever todo material dentário atribuído ao gênero. Essa contribuição descreve, pela primeira vez, a morfologia geral oclusal dos molares superiores, inferiores e da mandíbula de *Morenelaphus*.

Descritas e diagnosticadas pelas características morfológicas de suas galhadas, as espécies *M. brachyceros* e *M. lujanensis* possuem propostas de diferenciação taxonômica bem aceitas pela comunidade científica. Contudo, em uma pequena amostragem de galhadas atribuídas a ambas as espécies foi possível observar que diversas exceções à regra eram comuns. A grande variabilidade observada nas galhadas de *Morenelaphus*, seja individual, ontogenética, nutricional ou hormonal, é comum a diversas espécies de Cervidae e compromete a validade de seus caracteres morfológicos em estudos de taxonomia e sistemática.

Não havendo caracteres diagnósticos que sustentassem duas espécies do gênero a partir das galhadas amostradas, propôs-se aqui sua revisão, a partir de uma diagnose que leve em consideração a morfometria e morfologia dentária de seus espécimes. A análise das estruturas dentárias quanto sua forma, tamanho e presença nos espécimes de *Morenelaphus* em comparação aos espécimes de *B. dichotomus*, somada à imprecisão das diagnoses por galhadas, foi conclusiva à proposta de um gênero monotípico, e *M. lujanensis* como sinônimo junior de *M. brachyceros*.

Tendo em vista a abundância de registros fossilíferos com dentição isolada de Cervidae, o presente estudo pode ser ampliado aos demais táxons extintos de cervídeos sul-americanos, contribuindo significativamente à taxonomia e sistemática do grupo.

Este novo achado de *M. brachyceros* corresponde ao registro mais moderno e boreal do gênero, ampliando sua distribuição latitudinal em mais de 350 km ao norte e sua distribuição temporal do Pleistoceno Superior ao Holoceno Médio. A nova distribuição geográfica e temporal, incluída dentro dos limites da sub-região Chaquenha, pode estar relacionada à evolução climática da região Neotropical, à plasticidade do táxon e a seus hábitos tróficos. O registro de *M. brachyceros* na Gruta do Urso durante o Holoceno Médio responde positivamente à proposta de um movimento faunístico de altas a baixas latitudes no território intertropical brasileiro. Ocorrido após a fragmentação da continuidade ambiental da sub-região Chaquenha e concomitante ao Ótimo Climático do Holoceno, este registro reitera a atuação da porção norte da sub-região Chaquenha como refúgio climático a parte da biota Pampeana pleistocênica, de hábitos tróficos relacionados à ambientes mais úmidos. A posterior estabilização da temperatura e diminuição da umidade ao final do Ótimo Climático do Holoceno pode ter atuado na extinção do gênero.

## 5 – Referências bibliográficas

- Alcaraz, M.A., 2010. Sistemática de los cérvidos (Mammalia, Artiodactyla) del Pleistoceno de las áreas extraandinas de Argentina. Universidad Nacional de La Plata, Tese de Doutorado. 317p.
- Alcaraz, M.A., Francia, A., 2013. Diversidad de Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) en el Pleistoceno de la provincia de Corrientes, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16 (1), 157-166.
- Avilla, L.S., Muller, L., Gasparini, G.M., Soibelzon, L., Absolon, B., Pêgo, F.B., Silva, R.C., Kinoshita, A., Figueiredo, A.M.G., Baffa, O., 2013. The northernmost record of *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Cetartiodactyla) and its palaeoenvironmental and palaeobiogeographical significance. *Journal of South American Earth Sciences* 42, 39-46.
- Baffa, O., Kinoshita, A., Figueiredo, A.M.G., Brunetti, A., Ginesu, S., 2006. ESR dating of an ancient goat tooth from Nuoro, Sardinia, Italy. *Radiation Protection Dosimetry* 119 (1-4), 446-449.
- Cabrera, A., Yepes, J., 1940. Historia natural ediar: mamíferos sud-americanos. Buenos Aires: Cia. Argentina de Editores. 370p.
- Carlini, A.A., Tonni E.P., 2000. Mamíferos Fósiles del Paraguay. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana. Proyecto Sistema Ambiental del Chaco-Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental, 1-108.
- Cartelle, C., 1989. Sobre uma pequena coleção de restos fósseis de mamíferos do Pleistoceno final e Holoceno de Janaúba (MG). In: *Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia* 11, Curitiba-PR, 635-649.
- Cartelle, C., 1999. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In: Eisenberg, J.F., Redford, K.H. (Eds.), *Mammals of the Neotropics. The central Tropics* 3, The University of Chicago Press, 27-46.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the pampean area, Argentina. In: Tonni, E.P., Cione, A.L. (Eds.), *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America, Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12, 23-51.

- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: 16º Congreso Geológico Argentino. Relatorio del 16º Congreso Geológico Argentino, La Plata, Argentina.
- Duarte, J.M.B. (Ed.), 1997. Biología e conservação de cervídeos sul-americanos: *Blastocerus*, *Ozotoceros* e *Mazama*. FUNEP, Jaboticabal, 238p.
- Duarte, J.M.B., Merino, M.L., 1997. Taxonomia e Evolução. In: Duarte, J.M.B. (Ed.), Biología e conservação de Cervídeos sul-americanos: *Blastocerus*, *Ozotoceros* e *Mazama*. FUNEP, Jaboticabal, 1–21.
- Duarte, J.M.B., Gonzalez, S., Maldonado, J.E., 2008. The surprising evolutionary history of South American deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 17-22.
- Ferrero, B.S., Brandoni, D., Noriega, J.I., Carlini, A.A., 2007. Mamíferos de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) de La provincia de Entre Ríos, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 9, 109-117.
- Ferrero, B.S., 2009. Mamíferos del Cuaternario de la provincia de Entre Ríos, Argentina: Diversidad y evolución. Aspectos bioestratigráficos y paleozoogeográficos de una fauna particular. Universidad Nacional de La Plata, Tese de Doutorado. 425p.
- Forasiepi, A., Martinelli, A., Blanco, J., 2007. Bestiário fósil – mamíferos del pleistoceno de la Argentina. Editorial Albatros Saci. 192p.
- Gasparini, G.M., Kerber, L., Oliveira, E., 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 254 (3), 261-273.
- Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., 2010. A review of the Quaternary Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Tarija Valley, Bolivia. *Alcheringa. An Australasian Journal of Palaeontology* 1, 7-20.
- Gilbert, C., Ropiquet, A., Hassanin, A., 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): systematics, morphology, and biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* 40, 101–117.
- Gonzalez, E., Labarca, R., Chavez-Hoffmeister, M., Pino, M., 2014. First fossil record of the smallest deer cf. *Pudu* Molina, 1782 (Artiodactyla, Cervidae), in the late

- Pleistocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (2), 483-488.
- Groves, C.P., 2007. Family Cervidae. In: Prothero, D.R., Foss, S.E. (Eds.), *The Evolution of Artiodactyls*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 249–256.
- Grubb, P., 2005. Order Artiodactyla. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.). *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*. 3 ed. The John Hopkins University Press, Baltimore, 637-722.
- Guérin C., Faure M., 2009. Les Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène supérieur-Holocène ancien de la région du Parc National Serra da Capivara (Piauí, Brésil). *Geobios* 42 (2), 169–195.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Rian, P.D., 2001. Past: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. Version. 1.37. Disponível em: [palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm). Acessado em: 15.05.2014.
- Heffelfinger, J.R., 2006. *Deer of the Southwest*. Texas A&M University Press, College Station, Texas. 204p.
- Hershkovitz, P., 1982. Neotropical deer (Cervidae) - Part 1. *Pudus*, genus *Pudu* Gray. *Fieldiana: Zoology* (11), 1-86.
- Heywood, J.J.N., 2010. Explaining patterns in modern ruminant diversity: contingency or constraint? *Biological Journal of the Linnean Society* 99, 657-672.
- Hillson, S., 2005. Teeth. In: Barker, G. (Ed.). *Cambridge Manuals in Archaeology series*. Cambridge University Press, Cambridge. 373pp.
- Hsiou, A.S., Winck, G., Schubert, B.W., Avilla, L., 2013. On the presence of *Eunectes murinus* (Squamata, Serpentes) from the Late Pleistocene of northern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16, 77-82.
- Ikeya, M. (Ed.), 1993. *New Applications of Electron Paramagnetic Resonance. Dating, Dosimetry and Microscopy*. World Scientific, Singapore, Singapore, 67-138.
- Jones, R.L., Hasson, H.C., 1985. *Mineral Licks, Geophagy, and Biochemistry of North American Ungulates*. Iowa State University Press.
- Kerber, L., Oliveira, E.V. 2008. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Journal of Geoscience* 4, 49-64.

- Kerber, L., Kinoshita, A., Jose, F.A., Figueiredo, A.M.G., Oliveira, E.V., Baffa, O., 2011. Electron spin resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. *Quaternary International* 245 (2), 201-208.
- Kinoshita, A., Karmann, I., William da Cruz, J.F., Graeff, C.F.O., Baffa, O., 2005. ESR spectra of calcite stalagmites from southeast and south Brazil. *Applied Radiation and Isotopes* 62 (2), 247-250.
- Lopes, R.P., Buchmann, F.S., 2011. Pleistocene mammals from the southern Brazilian continental shelf. *Journal of South American Earth Sciences* 31, 17-27.
- Made, J., Tong, H.W., 2008. Phylogeny of the Giant Deer with Palmate Brow Tines *Megaloceros* from West and *Sinomegaceros* from East Eurasia. *Quaternary International* 179 (1), 135-162.
- Markusson, E., Folstad I., 1997. Reindeer antlers: visual indicators of individual quality. *Oecologia* 110, 501-507.
- Menegaz, A.N., 2000. Los Camélidos y Cérvidos del Cuaternario del Sector Bonaerense de la Región Pampeana. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. Tese de Doutorado. 240p.
- Menegaz, A.N., Jaureguizar, E.O., 1995. Los artiodáctilos. In: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E. (Eds.). *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años; un ensayo de correlación con el mediterráneo occidental*. Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 311-337.
- Merino, M.L., Milne, N., Vizcaíno, S.F., 2005. A cranial morphometric study of deer (Mammalia: Cervidae) from Argentina using three-dimensional landmarks. *Acta Theriologica* 50, 91-108.
- Moen, R.A., Pastor, J., Cohen, Y., 1999. Antler growth and extinction of Irish Elk. *Evolutionary Ecology Research* 1, 235-249.
- Morrone, J.J., 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands, based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51, 467-494.

- Nihei, S.S., De Carvalho, C.J.B., 2007. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology* 32, 477-501.
- Nix, H.A., 1991. Biogeography: pattern and process. In: Nix, H.A., Switzer, M.A. (Eds.), *Rainforest Animals: Atlas of Vertebrates Endemic to Australia's Wet Tropics*. Australian National Parks and Wildlife Service, Canberra, 11-40.
- Oliveira Filho, J.C., Pinto, E.S., Soboya, L.M.F., Peron, A.J., Caetano, G.F., 2001. Caracterização do regime pluviométrico da Região do Projeto Rio Formoso na Bacia do Araguaia, TO, Brasil. *Acta Amazonica* 31 (2), 221-226.
- Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E., 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19, 23-60.
- Patterson, B., Pascual, R., 1968. The Fossil Mammal Fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43 (4), 409-451.
- Prado, J.L., Menegaz, A., Tonni, E.P., Salemme, M., 1987. Los mamíferos de la fauna local Paso Otero (Pleistoceno tardío), provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigraficos. *Ameghiniana* 24, 217-233.
- Prothero, D.R, Schoch, R.M., 2003. *Horns, Tusks, and Flippers: The Evolution of Hoofed Mammals*. Johns Hopkins University Press. 384p.
- Roig-Juñent, R., Domínguez, M.C., Flores, G.E., Mattoni, C., 2006. Biogeographic history of South American arid lands: a view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid Environments* 66, 404-420.
- Salis, S.M., Silva, M.P., Mattos, P.P., Silva, J.S.V., Pott, V.J., Pott, A., 1993. Fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decídua em Corumbá, Estado do Mato Grosso do Sul. Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27 (4), 671-684.
- Scherer, C.S., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Cartelle, C., 2007. Contribution to the knowledge of *Hemiaucheniaparadoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10, 35-52.
- Smith, M.H., Branam, W.V., Marchinton, R.L., Johns, P.E., Wooten, M.C., 1986. Genetic and morphologic comparisons of red brocket, brown brocket, and white-tailed deer. *Journal of Mammalogy* 67, 103–111.

- Stehli, F.G., Webb, S.D., 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Springer Press, New York. 550p.
- Tonni, E.P., Cione, A.L., Figini, A.J., 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147, 257–281.
- Ubilla, M., 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologists Association* 115, 1-11.
- Ungar, P.S., 2010. *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. The Johns Hopkins University Press. 312p.
- Vaughan, T.A., Ryan, J.M., Czaplewski, N.J., 2000. *Mammalogy*. 4 ed. Saunders College Publishing, Fort Worth, Texas.
- Vislobokova, I.A., 2013. Morphology, taxonomy, and phylogeny of megacerines (Megacerini, Cervidae, Artiodactyla). *Paleontological Journal* 47 (8), 833-950.
- Webb, S.D., 1978. A history of savanna vertebrates in the new world. Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 393-426.
- Webb, S.D., 2000. Evolutionary History of new world cervidae. In: Vrba, E.S, Schaller, G.B. (Eds.), *Antelopes, Deer, and Relatives: fossil record, behavioral ecology, systematics, and conservation*. New Haven: Yale University Press. 38-64.
- Webb S.D., 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93, 245–257.
- Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., 2011. *Handbook of the mammals of the world*. Vol 2. Hoofed Mammals. Lynx Editions in the association with Conservation International IUCN 1, 700p.
- Woodburne, M.O., 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17 (4), 245-264.
- Zampaulo, R.A., Ferreira, R.L., 2009. Terrestrial cave invertebrate diversity in nine caves in the municipality of Aurora do Tocantins (TO). 30º Congresso Brasileiro de Espeleologia, Montes Claros, Abstracts 1, 267–274.



## 6 – Anexo único

**Tabela 3 – Medidas de largura (l) e comprimento (c) de molares superiores e inferiores.** Cervidae de grande porte da Gruta do Urso e espécimes da Coleção de mamíferos atuais do Museu Nacional –MN/UFRJ, Coleção Paleontológica do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Brasil, Coleção da *Division de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata*, La Plata, Argentina e Coleção do *British Museum Geology Department*, Londres, Inglaterra.

Espécie	Espécime	M1l	M1c	M2l	M2c	M3l	M3c	m1l	m1c	m2l	m2c	m3l	m3c
CGU	UNIRIO-PM 1060	-	19,17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	UNIRIO-PM 1061	-	17,47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	UNIRIO-PM 1058	-	-	18,92	19,4	-	-	-	-	-	-	-	-
	UNIRIO-PM 1063	-	-	-	18,46	-	-	-	-	-	-	-	-
	UNIRIO-PM 1059	-	-	-	-	18,18	20,31	-	-	-	-	-	-
	UNIRIO-PM 1068	-	-	-	-	-	-	13,33	-	-	-	-	-
	UNIRIO-PM 1070	-	-	-	-	-	-	-	-	12,1	17,03	-	-
	UNIRIO-PM 1069	-	-	-	-	-	-	-	-	12,74	17,59	-	-
	UNIRIO-PM 1066	-	-	-	-	-	-	-	-	12,88	20,36	-	-
	UNIRIO-PM 1070	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11,49	27,68
	UNIRIO-PM 1067	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11,67	25,97
	UNIRIO-PM 1069	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,26	27,72
	UNIRIO-PM 1065	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11,48	26,26
<i>Morenelaphus lujanensis</i>	MLP 63-V-31-1	15,91	17,81	17,77	19,39	-	-	-	-	-	-	-	-
	MLP 63-V-31-1	16,9	18,85	17,66	19,39	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Morenelaphus sp.</i>	MCL 1670	-	-	-	-	-	-	10,9	14,36	11,84	17,35	11,31	24,71
	MCL 1696	17,37	18,71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	MLP 52-X-1-66	-	-	18,52	18,33	17,27	17,4	-	-	-	-	-	-
	BMNH 5960	-	-	-	-	-	-	11,67	16,45	11,02	16,49	11,12	22,26
<i>Blastoceros dichotomus</i>	MN 576	17,03	17,55	20,75	20,82	20,79	22,41	11,25	16,9	12,35	21,29	12,91	30,34
	MN 576	17,56	16,51	19,68	20,84	19,52	22,68	11,37	18,17	12,41	22,17	13,09	29,28
	MN 729	-	15,4	17,28	17,4	16,91	16,98	-	-	-	-	-	-
	MN 729	-	-	-	16,16	17,16	17,23	-	-	-	-	-	-
	MN 732	16,14	15,42	18,85	16,92	16,42	-	-	-	-	-	-	-
	MN 775	16,62	16,02	18,48	17,35	16,85	17,54	-	-	-	-	-	-
	MN 777	15,39	15,53	15,87	16,89	16,46	16,22	-	-	-	-	-	-
	MN 777	15,12	15,61	16,52	16,92	16,12	15,88	-	-	-	-	-	-
	MN 776	17,36	14,91	18,1	17,5	18,02	17,07	-	-	-	-	-	-
	MN 776	-	-	18,31	17,63	17,22	17,28	-	-	-	-	-	-
	MN 1626	19,58	17,11	21,66	21,32	19,55	25,82	12,56	16,13	13,48	21,57	13,83	32,8
	MN 1626	19,88	17,58	21,68	21,66	20,06	25,63	12,48	16,72	13,63	21,21	13,84	32,44
	MN 782	14,73	15,06	15,96	16,98	16,01	16,87	11,01	14,51	11,78	15,62	11,27	21,19
MN 782	15,42	15,72	15,83	17,02	15,9	16,95	11,13	14,62	11,5	15,15	11,33	21,25	

**Tabela 3 – Continuação.**

Espécie	Espécime	M1l	M1c	M2l	M2c	M3l	M3c	m1l	m1c	m2l	m2c	m3l	m3c
<i>Mazama americana</i>	MN 60685	11,55	10,48	12,22	11,36	12,31	11,68	8,21	10,92	9,04	11,54	9,51	16,85
	MN 60685	11,76	10,62	12,41	11,38	12,36	12	8,2	10,7	8,92	11,26	9,37	17,2
	MN 808	11,86	10,44	12,46	11,63	12,63	12,69	9,21	10,46	9,26	12,08	9,68	17,31
	MN 808	12,01	10,11	12,6	11,56	12,18	12,49	8,92	10,09	9,21	11,71	9,63	17,3
	MN 807	12,74	10,79	12,74	11,77	12,24	13,07	8,82	11,62	9,18	12,55	9,97	17,91
	MN 807	12,61	11,03	12,93	12,14	12,7	12,76	8,7	11,33	9,22	12,66	9,17	17,59
	MN 60687	14,2	12,77	12,37	12,66	12,22	13,3	9,02	12,42	9,52	13,57	8,63	17,45
	MN 60687	14,1	12,65	12,7	12,53	12,58	12,85	9,03	12,29	9,65	13,62	8,43	17,09
<i>Mazama gouazoubira</i>	MN 60656	8,89	9,45	9,92	10,79	10,29	11,19	-	-	-	-	-	-
	MN 60656	9,63	9,76	9,58	10,72	9,62	11,26	-	-	-	-	-	-
	MN 60531	9,06	9,85	9,23	10,42	8,94	10,02	6,11	10,58	6,9	11,13	6,63	12,72
	MN 60531	8,99	10,11	9,88	10,49	9,06	10,16	6,42	10,25	6,98	11,01	6,82	13,05
	MN 60532	10,44	8,86	11,35	9,52	10,99	10,28	7,31	9,49	7,15	10,34	6,82	14,98
	MN 60532	10,59	9,13	11,52	9,67	11,44	10,36	6,61	9,77	7,45	10,74	7,27	15,66
	MN 5837	10,1	9,21	11,2	10,09	10,24	10,36	6,96	9,73	7,21	10,29	7,47	14,07
	MN 5837	10,34	8,83	11,15	9,75	10,46	10,45	7,23	9,5	8,01	10,28	7,28	14,14
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	MN 1719	12,96	11,06	14,71	13,67	14,37	14,79	8,84	10,05	10,17	14,42	8,92	20,28
	MN 1719	13,24	11,65	14,66	14,14	14,23	15,09	8,54	10,61	9,52	14,43	8,91	20,15
	MN 793	12,67	12,02	13,72	13,6	12,42	13,37	-	-	-	-	-	-
	MN 793	12,26	11,95	13,98	14,24	12,63	13,42	-	-	-	-	-	-
	MN 796	14,12	12,8	15,9	14,9	12,5	13,02	9,41	12,37	9,19	14,88	8,44	17,54
	MN 796	14,3	13,83	15,62	15,04	12,83	13,46	9,12	12,39	9,16	14,27	8,06	17,51
	MN 800	14	13,69	14,7	15,67	13,68	15,4	8,32	12,47	8,99	13,64	8,84	17,24
	MN 800	13,78	14,11	14,56	15,83	13,22	15,19	8,36	12,14	9,03	13,48	9,11	17,34
	MN 802	12,2	12,64	13,25	13,64	12,42	14,49	9,2	12,45	9,39	13,81	8,64	18,74
	MN 802	12,62	13,13	14	13,45	12,68	14,17	8,52	12,47	9,58	13,88	9,18	18,32
<i>Odocoileus virginianus</i>	MN 69069	10,65	12,13	12,27	13,3	11,51	12,88	8,09	11,77	9,05	13,01	8,29	18,46
	MN 69069	11	12,22	12,11	13,12	11,19	12,5	8,4	11,74	8,63	12,91	8,5	17,79
	MN 60530	10,78	11,39	11,99	12,79	12,27	13,86	-	-	-	-	-	-
	MN 60530	11,16	11,19	12,23	13,22	12,38	13,84	-	-	-	-	-	-
	MN s/n	11,55	12,38	12,85	13,27	12,1	12,34	-	-	-	-	-	-