



UFRJ

**Carla Terezinha Serio Abranches**

***CARODNIA VIEIRAI* (MAMMALIA: XENUNGULATA): UMA LINHAGEM  
EVOLUTIVA ÚNICA?**

INFERÊNCIAS ATRAVÉS DE MICRODESGASTE DENTÁRIO E MORFOMETRIA  
GEOMÉTRICA DA MANDÍBULA

Tese de Doutorado submetida ao Programa de  
Pós-graduação em Geologia, Instituto de  
Geociências, da Universidade Federal do Rio  
de Janeiro – UFRJ.

Área de concentração:

Paleontologia/Estratigrafia

Orientadores:

Dr<sup>a</sup> Lílian Paglarelli Bergqvist

Dr. Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto

Rio de Janeiro  
Novembro 2012

Abranches, Carla Terezinha Serio.

*Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata): uma linhagem evolutiva única? Inferências através de microdesgaste dentário e morfometria geométrica da mandíbula.

ix, 131f: Il. color; 31 cm

Orientadores: Lílian Paglarelli Bergqvist

Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto

Tese (Doutorado) – UFRJ/IGEO/Programa de Pós Graduação em Geologia, 2012.

Referências Bibliográficas: f. 51-58.

1. Paleontologia. 2. Microdesgaste dentário. 3. Morfometria geométrica. I. Bergqvist, Lílian Paglarelli. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Programa de Pós-graduação em Geologia.

Carla Terezinha Serio Abranches

**CARODNIA VIEIRAI (MAMMALIA: XENUNGULATA): UMA LINHAGEM  
EVOLUTIVA ÚNICA?**  
INFERÊNCIAS ATRAVÉS DE MICRODESGASTE DENTÁRIO E MORFOMETRIA  
GEOMÉTRICA DA MANDÍBULA

Tese de Doutorado submetida ao  
Programa de Pós-graduação em  
Geologia, Instituto de Geociências, da  
Universidade Federal do Rio de  
Janeiro – UFRJ.

Área de concentração:

Paleontologia/Estratigrafia

Orientadores:

Dr<sup>a</sup> Lílian Paglarelli Bergqvist  
Dr. Pedro Cordeiro Estela de Andrade  
Pinto

Aprovada em:

Por:

---

Presidente: Dr. Antônio Carlos Serqueira Fernandes  
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de  
Janeiro.

---

Dr. Leonardo Fonseca Borghi de Almeida,  
Instituto de Geociências, Universidade Federal do  
Rio de Janeiro

---

Dra. Maria Dolores Wanderley, Fernandes  
Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio  
de Janeiro.

---

Dr. Leonardo dos Santos Avilla, Departamento  
de Zoologia, Universidade Federal do Estado do  
Rio de Janeiro

---

Dr. Leandro Rabello Monteiro, Universidade Estadual  
Do Norte Fluminense

À minha mãe  
Rosália Aparecida Z. S. Abranches

## Agradecimentos

À minha orientadora, Dr.<sup>a</sup> LÍlian Paglarelli Bergqvist (Universidade Federal do Rio de Janeiro), pela amizade, pelos inestimáveis momentos de orientação, pelo apoio quando passei por momentos difíceis e pelos ensinamentos recebidos durante o tempo em que convivemos. Por ter me confiado um material de tão grande importância.

Ao meu orientador, Dr. Pedro Cordeiro Estrela (Universidade Federal da Paraíba) por ter acreditado neste trabalho, pelo grande empenho em me orientar e em compartilhar comigo seu amplo conhecimento sobre a morfometria geométrica.

A Rita Cassab e Rodrigo da Rocha Machado (Departamento Nacional de Produção Mineral) pelo empréstimo do material pertencente à *Carodnia vieirai* durante o tempo do estudo. Ao Dr Leonardo dos Santos Avilla (Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro) por ter cedido tão gentilmente o braço digitalizador, utilizado nas aferências do material estudado e aos curadores responsáveis pelas coleções científicas vistas, oportunamente citados nos artigos que compõem os anexos da presente tese.

À Dr.<sup>a</sup> Pennilyn Higgins (Stable Isotope Ratios in the Environment Analytical Laboratory) pelo auxílio prestado para a realização das análises isotópicas, ao Dr. Antônio Donizette de Oliveira e à técnica Clarice P. de Souza (LAFO-UFRJ) pelo auxílio na limpeza e preparação das amostras enviadas para estas análises. Ao Dr. Peter Ungar por ter me cedido o programa Microware 4.0, sem o qual não seriam possíveis as análises de microdesgaste e aos técnicos do Laboratório Multiusuário de Microscopia Eletrônica e Microanálise (PEMM, UFRJ) pelas fotos geradas em MEV.

Às professoras Dr.<sup>a</sup> Maria Judite Garcia (Universidade de Guarulhos) e Dr.<sup>a</sup> Mary Elizabeth C. Bernardes de Oliveira (Universidade de São Paulo) pelo empenho e auxílio no levantamento de novos dados da flora de Itaboraí.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro (PPGI / UFRJ) e a todos os professores que contribuíram para minha formação ao longo destes quatro anos. À Sra. Christina Barreto (Secretaria PPGI / UFRJ) pela prestação em sempre me auxiliar nos assuntos de secretaria.

Aos amigos, companheiros de pós-graduação e estagiários de graduação, integrantes do Laboratório de Macrofósseis (IGEO/UFRJ) pelo companherismo e troca de idéias e experiências, em especial ao Msc. Bruno Aquino pela parceria nos trabalhos de microdesgaste dentário, aos doutorandos Hermínio Araújo Jr. pelas horas de discussões a respeito deste estudo, pelas críticas construtivas e André Pinheiro pelas

experiências compartilhadas ao longo deste processo. À Ulisses Dardon pelo tratamento de imagens que auxiliaram o estudo.

À minha família que acreditou em meu trabalho e me apoiou nos anos em que me dediquei ao doutorado, em especial à minha mãe Rosália Abranches sem a ajuda da qual eu não poderia ter concluído esta tese, aos meus irmãos Renata e Carlos Abranches pelo apoio, principalmente nesses últimos meses e a Milton Gotardo por toda ajuda e por sempre ter acreditado em mim. À minha filha Anna, minha “pequena guerreira”, que aguentou firme a saudade nos tempos em que precisamos ficar separadas para que este trabalho fosse realizado. Sua alegria, força e coragem de enfrentar a vida são inspiração para meu crescimento profissional.

À Sra. Isa Mendes pelas correções da língua inglesa de parte dos textos apresentados.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) pelas bolsas concedidas.

*“A cada um é dado um estojo de ferramentas  
Uma massa disforme e um livro de regras,  
E cada um deve fazer seu tempo fluir.  
Uma pedra de tropeço, ou uma pedra de degrau.”*  
(anônimo)

## Resumo

ABRANCHES, Carla Terezinha Serio. *Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata): uma linhagem evolutiva única? Inferências através de microdesgaste dentário e morfometria geométrica da mandíbula. Rio de Janeiro, 2012, 130p. Tese (Doutorado em Geologia) – Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2012.

*Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952 é um dos maiores mamíferos descobertos no Paleogeno sul-americano. Seus restos fósseis, coletados na Bacia de São José de Itaboraí (Itaboraiense), possuem características próprias desta espécie, como a presença de incisivos em forma de cisel, caninos grandes e agudos e demais dentes bilofodontes. O presente trabalho tem como objetivo inferir o possível hábito alimentar de *C. vieirai* com base no microdesgaste dentário e na comparação de sua mandíbula com a de outros mamíferos vivos através de morfometria geométrica tridimensional. Foram consideradas neste trabalho, duas mandíbulas bem preservadas, fragmentos de crânio e dentes isolados. O estudo de microdesgaste dentário foi realizado através de microscopia eletrônica de varredura na superfície oclusal do paracone dos primeiros e segundos molares existentes e em bom estado de preservação. Além disso, análises geoquímicas foram conduzidas a partir do esmalte retirado de dois dentes isolados com o propósito de verificar taxas de isótopos de carbono e de oxigênio. Analisamos por morfometria geométrica 19 marcos anatômicos medidos em 295 mandíbulas pertencentes a quatorze famílias, 33 gêneros e 39 espécies (Cetartiodactyla e Perissodactyla) recentes, além da ordem Sirenia e da espécie *C. vieirai*. Após remoção do tamanho, as variáveis de forma foram analisadas por métodos estatísticos multivariados e métodos filogenéticos comparativos. Os resultados da análise de microdesgaste dentário revelaram uma densidade de 156,23 de perfurações (*pits*) e 829,47 de arranhões (*scratches*) (N/mm<sup>2</sup>). As perfurações regulares são mais constantes (70,4%) que as irregulares, possuindo perímetro médio de 16,76  $\mu$  e 22,93  $\mu$ , respectivamente. Os resultados sugerem uma dieta abrasiva (grande quantidade de arranhões), mas com presença de partes duras de vegetais (perfurações grandes e regulares). A comparação de *C. vieirai* com outros animais de dieta conhecida não o agrupou a nenhum tipo alimentar característico, estando seu padrão próximo aos animais conhecidos como pastadores facultativos. Os valores de isótopos de carbono obtidos na análise geoquímica (-11,42‰) apontam a um herbívoro que possui plantas C3 como base de sua dieta. A análise de componentes principais, das variáveis da forma da mandíbula, ordenou a maioria das famílias em posições distintas no componente 1 e 2 mostrando que é possível distingui-las pela forma da mandíbula. Nesta projeção, *C. vieirai* ocupou um espaço exclusivo, revelando que não existe, dentre os mamíferos mensurados, nenhuma mandíbula muito parecida com a desta espécie. *Carodnia* ficou próximo às antas, hipopótamos e peixes-boi. A ordenação dos indivíduos nos componentes 2 e 3 refletiu principalmente o hábito alimentar formando um triângulo cujos ápices correspondem aos modos alimentares ramoneador, pastador e onívoro. O hábito alimentar tem um efeito significativo na forma da mandíbula, mas a proporção de variância explicada é menor que a explicada pela família. Nesta projeção, *Carodnia* ocupou o espaço dos ramoneadores. A filogenia tem um efeito significativo na forma da mandíbula segundo diferentes testes (I de Moran, teste de Abouheif, modelo autoregressivo de Cheverud, métodos de Grafen 1989 e Diniz-Filho *et al.* 1998). Após a remoção da autocorrelação filogenética, *Carodnia* não mostrou uma forma tão extrema. Estes resultados confirmam que *Carodnia* foi provavelmente uma linhagem evolutiva muito distinta dentro da radiação de mamíferos. As evidências apontam para *C. vieirai* uma dieta do tipo ramoneadora, mas que provavelmente era composta de vegetais ricos em fitólitos.

**Palavras-chave:** Xenungulata; Paleoceno, Microdesgaste dentário; Morfometria geométrica.



### *Abstract*

ABRANCHES, Carla Terezinha Serio. *Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata): a single evolutionary lineage? Inferences through dental microwearing and mandible geometric morphometric. Rio de Janeiro, 2012, 130p. Tese (Doutorado em Geologia) – Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2012.

*Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952 is one of the largest mammals discovered in the South American Paleogene. Its fossil collected in São José de Itaboraí Basin (Itaboraiense), have their own characteristics, as the presence of incisors cisel shaped, large and sharp canine teeth and bilofodontes remaining teeth. This paper aims to infer the possible feeding habits of *C. vieirai* based on the tooth microwearing and the comparison of its mandible with other mammals living through the three-dimensional geometric morphometry. Here was considered two well-preserved mandibles, skull fragments and isolated teeth. Dental microwear study was performed by scanning electron microscopy on the occlusal surface of the paracone of the first and the second existing molars and in good preservation condition. Furthermore, geochemical analyzes were conducted as from the two isolated teeth collected with the purpose of verifying isotopes rates of carbon and oxygen as well. Through the geometric morphometry were analyzed 19 anatomical landmarks, measured in 295 mandibles belonging to fourteen families, 33 genera and 39 species (Cetartiodactyla and Perissodactyla) recent addition, beyond to Sirenia order and the *C. vieirai* specimen. Following removal of size, forms variables were analyzed by multivariate statistical methods and comparative phylogenetic methods. The analysis results revealed a dental microwear density of 156.23 of perforations (pits) and 829.47 of scratches ( $N / mm^2$ ). The regular holes are more constant (70.4%) than the irregular ones, having a mean circumference of 16.76 and 22.93  $\mu m$ , respectively. The results suggest an abrasive diet (many scratches), but with the presence of hard parts of the plants (large and regular holes). The comparison of *C. vieirai* with other animals known diet did not bring together in any typical food, being its pattern closer to the animals known as permissive grazers. The carbon isotope values obtained from geochemical analysis (-11.42 ‰) indicate a herbivore that has C3 plants as the basis from your diet. The principal component analysis, the variables of the mandibles shape, ordered most families in different positions in the component 1 and 2 showing that it is possible to distinguish them by that shape. In this projection, *C. vieirai* placed a unique space, revealing that there is, among mammals measured, no mandible very similar to this species. *Carodnia* was close to tapirs, hippos and manatees. The ordering of individuals in components 2 and 3 primarily reflected feeding habit forming a triangle whose apexes correspond to omnivorous, grazers and browsers. The feeding habits have a significant effect on the shape of the mandible, but the proportion of the explained variance is smaller than that explained by family. In this projection, *Carodnia* occupied the browsers space. The phylogeny has a significant effect on the shape of the mandible according different tests (I of Moran, Abouheif test, autoregressive model of Cheverud, Grafen methods from 1989 and Diniz-Filho *et al.*1998). After the phylogenetic autocorrelation removal, *Carodnia* not so far showed a so extreme shape. Instead of this, the Equidae, Camelidae, Cervidae and Moschidae were the most morphologically distinct. These results confirm that *Carodnia* was probably a very distinct evolutionary lineage within the mammals' radiation. The evidences points out to *C. vieirai* one browser diet type but probably consisted of vegetables rich in phytoliths.

**Key-words:** Itaboraiense, Xenungulata, diet, Cetartiodactyle, Perissodactyle, Biomechanics, Comparative Phylogenetic Method.

## Lista de Figuras

<i>Figura 1</i> esqueleto incompleto composto de <i>Carodnia vieirai</i> . Escala = 300 mm. (Retirado de Bergqvist et al., 2006c). .....	18
<i>Figura 2</i> Uma das mandíbulas de <i>Carodnia vieirai</i> sendo coletada pelo paleontólogo Júlio Carvalho em 1949. (Fonte desconhecida) .....	19
<i>Figura 3</i> reconstituição de <i>Carodnia vieirai</i> segundo Deverson da Silva (2011). Abaixo, é apresentada uma comparação entre o tamanho de <i>C. vieirai</i> , outros mamíferos paleocênicos encontrados em Itaboraí e <i>Tapirus terrestris</i> (Retirado de Bergqvist, 2006c). .....	20
<i>Figura 4</i> Hemimandíbula esquerda de <i>Carodnia vieirai</i> (DGM 333M) em vista oclusal. ....	21
<i>Figura 5</i> mandíbulas em vista lateral esquerda de <i>Carodnia vieirai</i> , DGM 333-M à esquerda e DGM 334-M à direita. ....	22
<i>Figura 6</i> Localização geográfica da Bacia de Itaboraí (modificado do software Google Earth, 2012). .....	32
<i>Figura 7</i> Contexto do rifte continental do sudeste do Brasil e mapa geológico da Bacia de Itaboraí. (1) Rochas do embasamento; (2) depósitos de travertino; (3) depósitos aluviais; (4) dique de ankaramito; (5) área de cobertura das lavas de ankaramito; (6) falha (U, bloco soerguido; D, bloco em posição inferior); and (7) feições cársticas (canais de dissolução) (Modificado de San'Anna et al., 2004). .....	33
<i>Figura 8</i> Coluna cronoestratigráfica da Bacia de Itaboraí (Retirado de Bergqvist et al., 2006c). .....	34
<i>Figura 9</i> Tabela geocronológica mostrando as diversas Idades-Mamíferos Terrestres da América do Sul (SALMA) com destaque para a SALMA Itaboraiense. (Retirado de Bergqvist et al. 2006c).....	36
<i>Figura 10</i> Imagem do desgaste do dente DGM 334-M, em aumento de 500X, tratada no Microwear 4.0. Destacadas em vermelho as marcações realizadas a partir da observação do microdesgaste. ....	41
<i>Figura 11</i> microdesgaste em <i>Carodnia vieirai</i> (DGM 333-M), onde podem ser visualizados: a.arranhões grossos; b. perfurações; c. arranhões finos; d. arranhões cruzados. ....	42

**Lista de Tabelas**

<i>Tabela 1 Relação dos dentes pertencentes à Carodnia vieirai estudados quanto ao seu microdesgaste dentário. ....</i>	40
<i>Tabela 2 Resultado das análises isotópicas em Carodnia vieirai a partir do esmalte de dentes isolados. ....</i>	48

## Sumário

Agradecimentos .....	v
Resumo.....	viii
<i>Abstract</i> .....	ix
Lista de Figuras .....	x
Lista de Tabelas .....	xi
Sumário .....	xii
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>13</b>
1.1 Objetivos.....	14
1.1.1 Objetivo geral .....	14
1.1.2 Objetivos específicos.....	15
<b>2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....</b>	<b>16</b>
2.1. Ungulados nativos sul-americanos.....	16
2.1.1. Ordem Xenungulata Paula-Couto, 1952 .....	16
2.1.2. <i>Carodnia vieirai</i> .....	17
2.2. Metodologias que podem ser empregadas no estudo da morfologia mandibular e na interpretação do hábito alimentar de <i>Carodnia vieirai</i> .....	23
2.2.1. Microdesgaste dentário .....	23
2.2.2. Morfologia mandibular e sua relação com a dieta .....	26
2.2.3. Estudos de morfometria geométrica .....	27
<b>3. BACIA DE SÃO JOSÉ DE ITABORAÍ.....</b>	<b>30</b>
3.1. Localização e geologia .....	30
3.2. Bioestratigrafia da Bacia de Itaboraí .....	31
<b>4. MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>38</b>
4.1. Material .....	38
4.2. Métodos .....	39
4.2.1. Estudos de microdesgaste dentário .....	39
4.2.2. Análise geoquímica .....	43
4.2.3. Morfometria geométrica.....	44
<b>5. RESULTADOS .....</b>	<b>47</b>
<b>6. CONCLUSÕES.....</b>	<b>50</b>
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	51
ANEXO 1 .....	59
ANEXO 2 .....	89
ANEXO 3 .....	123

## 1. INTRODUÇÃO

Um dos grandes marcos na história dos mamíferos sul-americanos foi, sem dúvida, o isolamento terrestre sofrido pela América do Sul durante grande parte do Cenozoico (66 m.a. até o presente). Como consequência deste isolamento, uma fauna endêmica, de características únicas, é encontrada em nosso registro fóssil, fornecendo informações sobre nosso continente durante este período de tempo.

O registro de mamíferos herbívoros na América do Sul é relativamente bem representado ao longo do Cenozoico, no entanto, existe uma lacuna no conhecimento dos processos que levaram à evolução dos primeiros grandes herbívoros que aqui viveram e as causas que contribuíram para a extinção de vários grupos ao longo deste tempo.

Dentre os mamíferos sulamericanos, um grupo de características peculiares e ainda muitos aspectos desconhecidos, os Xenungulata, abriga uma espécie de grande porte registrada no Sudeste do Brasil, e que tem despertado bastante interesse. *Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952, é o maior mamífero do Paleoceno Superior (Itaboraiense) encontrado no registro fóssil brasileiro e sulamericano (Paula-Couto, 1952). Tem porte similar ao de uma anta, sendo mais robusto que esta, dentes bilofodontes e mandíbula robusta. Seus restos fósseis foram encontrados em 1949, em uma das fendas que cortavam o calcário que preencheu a Bacia de São José de Itaboraí, de onde foram retirados ossos fossilizados de pelo menos dois indivíduos desta espécie.

A despeito da grande quantidade de ossos recuperados, o estudo de *C. vieirai*, além de nos proporcionar um melhor conhecimento deste taxon, pode fornecer informações importantes sobre a época e o local em que este mamífero viveu (final do Paleoceno), e que ainda é muito pouco conhecido em nosso continente, consequência das poucas bacias sedimentares afloradas desta idade. Embora sua importância venha sendo reconhecida nos últimos tempos, os fósseis de *C. vieirai* permaneceram intocados desde sua descrição (Paula-Couto, 1952), e somente há pouco mais de uma década passou a ser novamente estudado. No entanto, grande parte dos conhecimentos recentes a respeito desta espécie está restrito a pequenas contribuições divulgadas em reuniões científicas (e.g. Bergqvist & Avilla, 2003; Avilla & Bergqvist, 2005a, 2005b; Dardon & Bergqvist, 2011; Bergqvist, *et al.*, 2012).

Um grande desafio que *Carodnia vieirai* nos apresenta é o de conseguir reconstituir, com precisão, a forma de seu crânio, uma das únicas partes do esqueleto deste animal que foi quase completamente perdida durante sua fossilização. Estudos que tentaram reconstituir sua morfologia craniana (Bergqvist, *et al.*, 2006a) trouxeram à tona as mandíbulas e fragmentos do crânio há cerca de seis anos. Constatou-se na época, que as duas mandíbulas bem preservadas deste animal eram bastante diferentes com relação a sua morfologia, embora possuíssem dentes semelhantes e tamanho aproximado. Na tentativa de se entender melhor suas diferentes morfologias, várias frentes de estudo foram abertas (Bergqvist *et al.* 2008; Dardon & Bergqvist, 2011; Bergqvist, *et al.*, 2012).

Desta forma, surgiu o interesse em estudar as mandíbulas e dentes de *Carodnia vieirai*, no intuito de tentar definir qual o significado de uma estrutura de características tão distintas da maioria dos mamíferos, e qual seria o possível hábito alimentar deste grande mamífero paleocênico. Essas informações podem contribuir, não somente para a interpretação das diferenças constatadas nos dois indivíduos, mas com certeza somarão dados importantes no entendimento dos Xenungulata, e do Paleoceno superior do sudeste brasileiro, registrado na Bacia de Itaboraí.

A presente tese de doutoramento está composta por uma fundamentação teórica sobre os principais temas abordados, pelas metodologias seguidas nos estudos de microdesgaste dentário e morfometria geométrica, e pelos dois artigos que resultaram de nossas pesquisas e que estão em processo de submissão. Esperamos, a partir deste trabalho, poder contribuir substancialmente para o entendimento da espécie em questão. Esperamos também que as metodologias trabalhadas e que têm sido cada vez mais utilizadas em fósseis, possam servir de estímulo para o enriquecimento dos estudos da fauna sul-americana, a qual ainda carece de muita pesquisa.

## **1.1 Objetivos**

### **1.1.1 Objetivo geral**

O objetivo geral da presente tese é estudar a mandíbula e dentes de *Carodnia vieirai* com o fim de entender padrões presentes em sua estrutura, interpretar sua morfologia e definir sua provável dieta e hábito alimentar.

### 1.1.2 Objetivos específicos

- Interpretar aspectos relacionados à alimentação de *C. vieirai* através do estudo do microdesgaste dentário e constituição biogeoquímica de seus dentes;

- Estudar a relação entre a morfologia da mandíbula de *C. vieirai* e espécies de mamíferos viventes, através da morfometria geométrica.

## 2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1. Ungulados nativos sul-americanos

Os ungulados sul-americanos podem ser divididos em dois grandes grupos. Um grupo, mais primitivo, teria evoluído na América do Sul a partir de imigrantes norte-americanos durante o isolamento da América do Sul ao longo do Terciário, sendo denominado de Ungulados Nativos Sul-Americanos (Astrapotheria, Litopterna, Notoungulata, Pyrotheria and Xenungulata). Outro grupo teria evoluído a partir de formas que aqui chegaram devido ao soerguimento do Istmo do Panamá, durante o Plio-Pleistoceno (Bergqvist *et al.*, 2009).

Os ungulados nativos sul-americanos se irradiaram em uma grande diversidade de espécies, formas e hábitos ao longo do Cenozoico (66 m.a. até os dias atuais). Os notoungulados e litopternos se tornaram bastante diversos por toda esta Era e sobreviveram até o Pleistoceno (2,58 - 0,01 m.a. atrás). Os pirotérios, astrapotérios e xenungulados, por outro lado, têm registros apenas no Paleogeno (66 - 23,03 m.a. atrás), sendo que os xenungulados desapareceram dos registros ainda no final do Paleoceno (Benton, 2005; Gelfo, 2008).

Entre esses mamíferos, os notoungulados formam o grupo mais diverso e com maior sucesso evolutivo. As quatorze famílias e mais de 150 gêneros registrados são relacionados a diversos nichos ecológicos, alguns destes, ocupados por artiodáctilos e perissodáctilos recentes (Rose, 2006). As demais ordens estão representadas, pelo menos por nove famílias, algumas destas interpretadas como formas convergentes com animais africanos e norte-americanos, principalmente devido a características dentárias (Cifelli, 1993).

#### 2.1.1. Ordem Xenungulata Paula-Couto, 1952

Os xenungulados estão restritos ao Paleoceno da América do Sul (Cifelli, 1993). Compreendem apenas quatro espécies agrupadas em três gêneros: *Carodnia* Simpson, 1935, *Etayoa* Villarroel, 1987 e *Notoetayoa* Gelfo, 2008 (Mckenna & Bell, 1997; Gelfo *et al.*, 2008). *Carodnia feruglioi* Simpson, 1935 e *Notoetayoa gargantuai* Gelfo, 2008 são registrados no Paleoceno Superior (Riochiquense) da Argentina, *Etayoa bacatensis* Villarroel, 1987 no Paleoceno Superior da Colômbia (Villarroel, 1987 *in* Avilla, 2006) e



*Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952 tem seu registro no Paleoceno Superior (Itaboraiense) do Brasil.

Esta ordem foi proposta e firmada por Paula-Couto (1952) que a justificou por possuir representantes com uma morfologia incomum, comparados aos demais grupos de mamíferos sul-americanos. Segundo sua diagnose, os Xenungulata são um grupo extinto, constituído por ungulados sul-americanos digitígrados grandes e de características primitivas. Esses animais teriam ainda membros relativamente curtos e um pouco esguios, com extremidades pentadáctilas falanges ungueais largas e achatadas. Sua mandíbula é caracterizada por ser forte e alta e os dentes bilofodontes.

Segundo Cifelli (1993), os Xenungulata, juntamente com os Pyrotheria, são os únicos ungulados sul-americanos nativos que apresentam dentes bilofodontes, característica que fez com que fossem considerados filogeneticamente relacionados. O autor ainda relacionou os Xenungulata aos Astrapotheria através de semelhanças existentes entre *Etayoa* e astrapotérios primitivos, observadas nos molares inferiores. Assumiu, desta forma, que esses dois grupos poderiam ser considerados grupos irmãos. Mais recentemente Avilla (2006) confirmou a posição de *Carodnia* como um grupo irmão de Astrapotheria em trabalho de revisão sistemática dos ungulados nativos sul-americanos.

A bilofodontia presente em Xenungulata parece ser explicada por uma evolução convergente, e não por proximidade filogenética entre esta ordem e os demais mamíferos do Paleogeno, uma vez é presente em Pyrotheria, antas e paleotérios (Perissodactyla), suídeos (Artiodactyla), proboscídeos, corifodontídeos e nos Dinocerata holárticos (Paula-Couto, 1952; Simpson, 1967, Billet *et al.*, 2010).

### 2.1.2. *Carodnia vieirai*

O gênero *Carodnia* e sua espécie-tipo, *C. feruglioi*, foram descritos, baseados em poucos dentes isolados que estão depositados na “Coleção Feruglio”, Universidade de Pádua, Itália (Paula-Couto, 1952).

*Carodnia vieirai* é a espécie mais bem representada deste gênero e também da Ordem Xenungulata (Bergqvist & Avilla, 2003), sendo a única a possuir partes preservadas de pós-cranio. Entre os restos encontrados na Bacia de Itaboraí, são reunidas mais de uma centena de fósseis, pertencentes a três indivíduos, no mínimo

(Bergqvist *et al.*, 2012). Esses fósseis possibilitaram a reconstrução do esqueleto da espécie e uma melhor compreensão do gênero e ordem (Fig. 1).



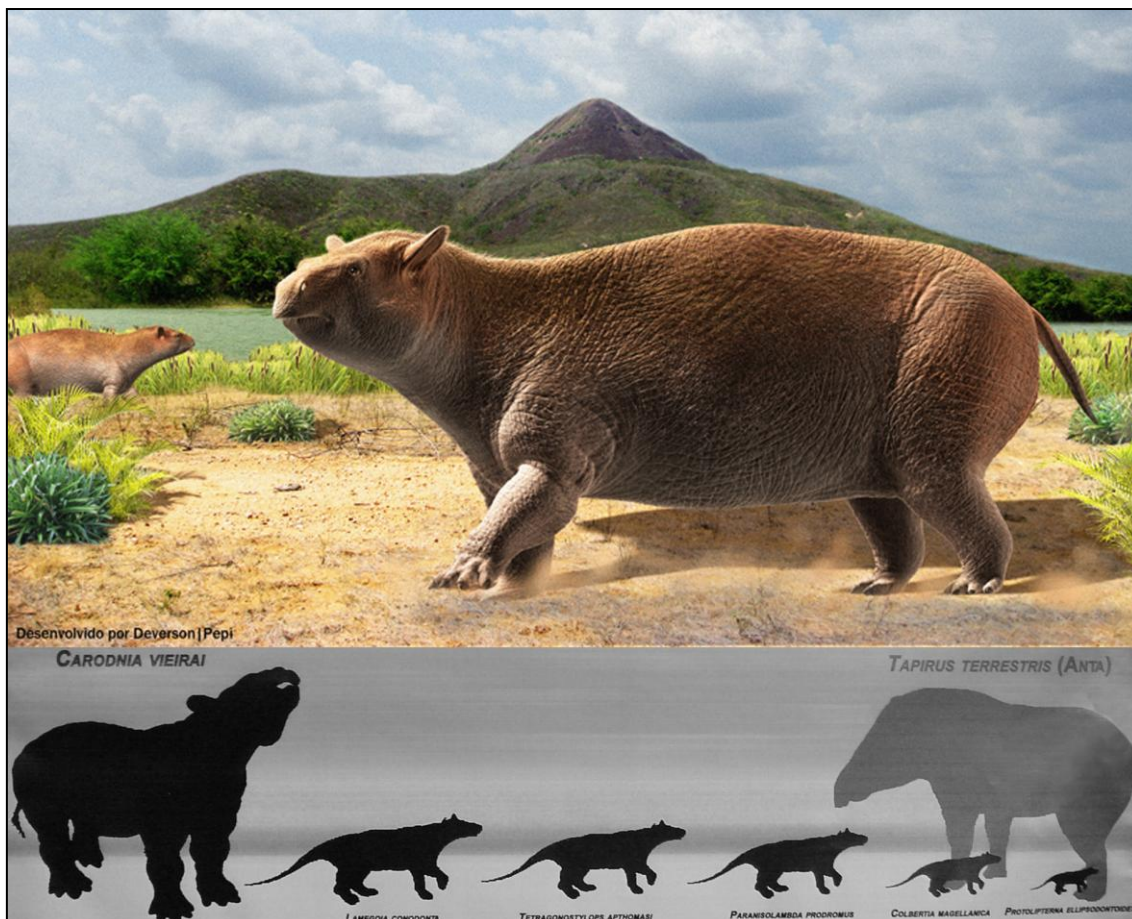
**Figura 1** esqueleto incompleto composto de *Carodnia vieirai*. Escala = 300 mm. (Retirado de Bergqvist *et al.*, 2006c).

Todos os fósseis de *C. vieirai* provêm de um mesmo canal de dissolução preenchido por margas e brechas de colapso de composição similar ao calcário cinzento presente na bacia, mas fracamente consolidado e transportado para dentro desse canal por enxurradas e fluxos gravitacionais (Medeiros & Bergqvist, 1999, Bergqvist *et al.*, 2011). Uma avaliação tafonômica deste material indica que possivelmente os ossos de *Carodnia* foram fossilizados em diferentes momentos, devido à coloração dos fósseis e às diferenças existentes em feições bioestratinômicas visualizadas (Bergqvist *et al.*, 2012). Destaca-se aqui, o único registro encontrado sobre a escavação de *C. vieirai*, em 1949, uma fotografia do momento da coleta de uma de suas mandíbulas (Fig. 2).



**Figura 2** Uma das mandíbulas de *Carodnia vieirai* sendo coletada pelo paleontólogo Júlio Carvalho em 1949. (Fonte desconhecida)

*Carodnia vieirai* é considerado o maior dos mamíferos do Paleoceno sul-americano (Fig. 3), chegando a ser pouco maior que uma anta, com extremidades semidigitígradas e pentadáctilas (Paula-Couto, 1952). Difere dos demais ungulados nativos por possuir incisivos em forma de cisel, caninos grandes e agudos e demais dentes bilofodontes (Fig. 4). Sua mandíbula é forte e alta, conforme observou Paula-Couto (1952) em sua descrição. As poucas vértebras dorsais e lombares preservadas em *Carodnia* são menores que as cervicais, condição atípica em mamíferos recentes, mas também observada em *Astrapotherium*. Seus membros anteriores são mais robustos que os posteriores, sendo os pés cerca de 40% menores que as mãos (Bergqvist *et al.*, 2006b; Bergqvist & Metello, 2011).



**Figura 3** reconstituição de *Carodnia vieirai* segundo Deverson da Silva (2011). Abaixo, é apresentada uma comparação entre o tamanho de *C. vieirai*, outros mamíferos paleocênicos encontrados em Itaboraí e *Tapirus terrestris* (Retirado de Bergqvist, 2006c).

Desde sua descrição (Paula-Couto, 1952) até a década passada, *Carodnia vieirai* permaneceu depositado sem que fossem realizados novos estudos em seus fósseis. A partir de 2003, no entanto, alguns estudos têm sido realizados com a finalidade de melhor conhecer este mamífero tão peculiar (Bergqvist & Avilla, 2003; Line & Bergqvist, 2005; Bergqvist *et al.*, 2006b; Bergqvist *et al.*, 2008; Dardon & Bergqvist, 2011).

Line & Bergqvist (2005) identificaram um padrão de crescimento vertical das Bandas de Hunter-Schreger (HSB) nos dentes de *C. vieirai*. Atribuíram a este padrão uma provável adaptação funcional que poderia diminuir o ritmo do desgaste dos dentes, aumentando a durabilidade do esmalte funcional do animal e estendendo sua longevidade por toda a vida. A deposição vertical das HSB, apesar de ser derivada de outras formas de deposição, parece ser, sobretudo, uma característica primitiva, atualmente existente apenas em Rinocerotidae (Koenigswald *et al.*, 2011). *C. vieirai*

apresenta também hipoplasia dentária em um de seus dentes (incisivo inferior direito) que poderia ter sido causada por fatores congênitos, endócrinos ou nutricionais (Moraes & Bergqvist, 2005).

Os dentes braquiodontes e bilofodontes de *Carodnia vieirai* e sua morfologia mandibular se assemelham bastante às antas e, por este motivo, poderíamos interpretar seu hábito alimentar como sendo ramoneador. Outras evidências que tentaram atribuir a *C. vieirai* um hábito alimentar foram coprólitos encontrados em uma das fendas de Itaboraí (coletados em 1968) e que foram associados a esta espécie devido a sua forma e tamanho, embora tenham sido encontrados em uma fenda de preenchimento onde não há registro deste mamífero. Nestes coprólitos foram registrados, entre outros, restos de matéria vegetal, como sementes, ramos, cutículas vegetais, incluindo cutícula de gramíneas (Souto & Avilla, 2005; Souto, 2007) e que levaram ao entendimento de que esta espécie seria um ramoneador.



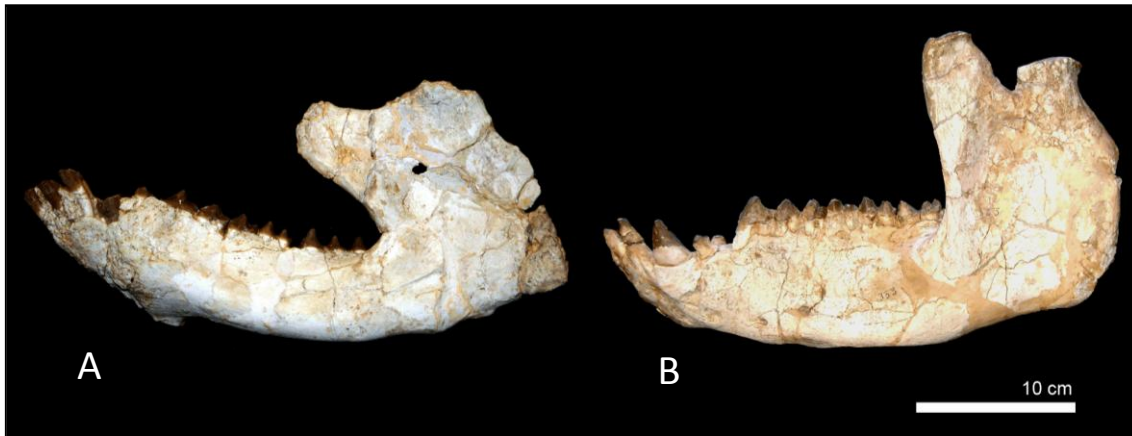
**Figura 4** Hemimandíbula esquerda de *Carodnia vieirai* (DGM 333M) em vista oclusal.

A partir de 2005 foi realizada uma série de estudos com a finalidade de reconstituir o esqueleto de *C. vieirai* (Bergqvist *et al.* 2006a; Bergqvist *et al.*, 2006b; Bergqvist & Avilla, 2003), inferir dados a respeito de seu hábito locomotor (Avilla & Bergqvist, 2005a) e da estimativa de massa corpórea (Avilla & Bergqvist, 2005b).

Os trabalhos de Bergqvist no sentido de propor a reconstituição de *C. vieirai* resultaram em um esqueleto articulado (Fig. 1), sugerido com base em comparações a outros animais, como Astrapotheria. Entretanto, não foram realizados estudos pormenorizados de biomecânica ou mesmo de morfologia craniana, o que deixa margem para algum erro de reconstituição.

Apesar de notavelmente distintas (Fig. 5), Paula-Couto (1952) não faz qualquer menção a diferença morfológica entre as mandíbulas do holótipo (DGM 333M) e do

parátipo (DGM 334M). Paula-Couto (1952) figurou a mandíbula do holótipo e os dentes do parátipo, sem mencionar as diferenças no padrão morfológico e no desgaste. Estudos recentes nestas mandíbulas apontaram várias características diferenciais existentes entre os dois indivíduos, como macrodesgaste dentário em distintos níveis e diferenças no tamanho dos molares, profundidade do corpo da mandíbula e na direção do ramo do dentário (Bergqvist *et al.*, 2008).



**Figura 5** mandíbulas em vista lateral esquerda de *Carodnia vieirai*, DGM 333-M à esquerda e DGM 334-M à direita.

Uma vez que ambas as mandíbulas encontram-se ligeiramente deformadas e tiveram partes restauradas, várias hipóteses foram levantadas para explicar tais diferenças, entre elas questões de cunho tafonômico, problemas durante a reconstrução, dimorfismo sexual ou até a existência de uma nova espécie (Bergqvist *et al.*, 2008). Uma reconstituição das partes ósseas em imagens tridimensionais a partir de tomografia dos fósseis resultou na observação de que os ângulos das duas mandíbulas realmente são diferentes, porém pouco menos que se supunha (Dardon & Bergqvist, 2011). Um estudo tafonômico apontou para diferentes épocas de deposição entre as duas mandíbulas, mas não conseguiu mensurar esta temporalidade (Bergqvist *et al.*, 2012). No entanto, apesar das diferenças existentes, até o momento este material é tratado como pertencente a uma única espécie.

*Carodnia vieirai* está registrado somente no Paleoceno superior de Itaboraí (Bergqvist *et al.*, 2006). Avilla (2006) aponta como uma das causas do desaparecimento deste táxon uma mudança climática ocorrida ao final do Paleoceno, marcada por um brusco aumento na umidade média global teria acarretado mudanças ambientais nas

florestas tropicais. Estas teriam se tornado mais densas e estratificadas, tendo acarretado em uma seleção negativa dos Xenungulata e na extinção de *C. vieirai*.

## **2.2. Metodologias que podem ser empregadas no estudo da morfologia mandibular e na interpretação do hábito alimentar de *Carodnia vieirai***

As mandíbulas de mamíferos têm sido extensivamente estudadas para o entendimento do significado funcional de sua morfologia. Estudos de biomecânica e interpretação da forma desta estrutura associaram diferentes mandíbulas a hábitos alimentares distintos (Maynard-Smith & Savage, 1952; Fortelius, 1985; Axmacher & Hofmann, 1988; Smith & Redford, 1989; Perez-Barberia & Gordon, 1999; Herring, *et al*, 2001; Williams *et al*, 2011). Por diversas vezes esses conceitos foram aplicados para explicar os padrões de alimentação de mamíferos extintos (Vizcaíno & Bargo, 1998; Avilla *et al*, 2007; Bargo, 2001; Cassini & Vizcaíno, 2011). Além disso, a morfologia mandibular e sua diversidade têm sido estudadas para explicar padrões de evolução entre este grupo de vertebrados (Radinsky, 1985; Vizcaíno *et al*, 2004;. Luo, 2007;. Raia *et al*, 2010).

Além do estudo da mandíbula, outras metodologias podem ser empregadas no entendimento da dieta de animais extintos. Análises microscópicas no desgaste dos dentes fornecem informações importantes sobre dietas e comportamentos alimentares desses animais, através da contagem e avaliação qualitativa das marcas geradas e da comparação destas, com marcas produzidas por espécies de hábito conhecido (Walker *et al*, 1978; Teaford; 1991, Ungar, 1992; Solounias & Semprebon, 2002; Rivals & Deniaux, 2003). A composição de isótopos estáveis em dentes de mamíferos está diretamente relacionada com a composição isotópica dos componentes de sua dieta (Cerling *et al.*, 1997). A determinação da dieta em animais extintos é fundamental para o desenvolvimento de uma melhor compreensão de sua adaptação e evolução a partir de um ponto de vista dietético (Teaford, 1991).

### **2.2.1. Microdesgaste dentário**

Microdesgaste dentário é o nome dado às marcas encontradas nos dentes, geralmente produzidas durante a alimentação, observadas em escala microscópica

(Walker, 1978). Essas feições são visíveis em toda a superfície dentária, mas são mais abundantes nas áreas onde há contato da comida durante a oclusão dos dentes na mastigação (Mainland, 1998).

Análises microscópicas no desgaste de dentes fornecem informações importantes sobre as dietas e comportamentos alimentares, tanto de animais recentes, como de animais já extintos (Ungar *et al.*, 1995). Vários autores têm feito uso desta metodologia à procura de informações referentes à dieta de animais por pelo menos quatro décadas (Walker, 1978; Teaford, 1991; Ungar, 1992; MacFadden, 2000; Solounias & Semprebon, 2002; Rivals & Deniaux, 2003; Ungar *et al.*, 2007), sendo que nos últimos anos estudos desta natureza têm sido cada vez mais comuns na literatura.

O microdesgaste dentário pode ser estudado através de observações feitas em microscópio ótico (Solounias & Semprebon, 2002; Semprebon *et al.*, 2004; Townsend & Croft, 2008), microscópio eletrônico de varredura (SEM; Ungar, 1992; MacFadden, 2000; Rivals & Deniaux, 2003; Organ *et al.*, 2005) ou, mais recentemente através de imagens capturadas em 3 dimensões, por microscópios de varredura de luz branca (Ungar *et al.*, 2007). Segundo Ungar *et al.* (1995), o microscópio eletrônico de varredura, aliado ao *software* Microwear 4.0, desenvolvido por estes autores, é um meio rápido e prático de se realizar esse tipo de análise.

Durante a mastigação, a interação do alimento com os dentes provoca marcas que podem ser de tipos diferentes. A densidade, o tamanho e a forma do microdesgaste refletem vários aspectos da dieta de determinado indivíduo (Walker, 1978; Teaford, 1994). Tipos de alimentos diferentes podem provocar marcas diferentes. Gordon (1982) classifica algumas marcas existentes no microdesgaste dentário como: arranhões (*scratches ou striations*), perfurações (*pits*) e depressões (*gouges*). Segundo esse autor os arranhões são definidos como sendo depressões lineares nas quais o comprimento é sempre maior que a largura, perfurações são marcas que apresentam comprimento e largura aproximados e depressões são perfurações maiores e geralmente em forma de cunha.

O microdesgaste presente em herbívoros tem ampla variação dependendo do seu hábito alimentar. Conforme nos demonstram alguns estudos de microdesgaste dentário, herbívoros pastadores tendem a apresentar maior número de arranhões, enquanto ramoneadores apresentam grande quantidade de perfurações em seus dentes (Ungar, 2003; Solounias *et al.*, 2000; Mainland, 1998). Esses animais são comumente



distribuídos em três categorias alimentares, com base no padrão de microdesgaste observado (Rivals & Deniaux, 2003): pastadores (*grazers*), ramoneadores (*browsers*), e animais de alimentação mista (*mixed-feeders*).

Outros fatores além dos diferentes hábitos alimentares podem provocar microdesgastes distintos, como por exemplo, a mecânica de mastigação que, influencia na direção e intensidade dos movimentos (Gordon, 1982), presença de outras fontes de desgaste junto à alimentação, como sedimentos trazidos por ventos e acumulados sobre a vegetação ou misturados a esta quando muito próxima do solo (Walker, 1978; Rivals & Deniaux, 2003) causando um desgaste mais abrasivo nos dentes dos animais que se alimentam desta vegetação.

Até em um mesmo animal estudado pode haver variação do microdesgaste, ainda que em uma proporção menor. Com base em estudo realizado em chimpanzés, Gordon (1982) constatou que os arranhões geralmente se tornam menos frequentes e mais curtos no sentido do M1 (primeiro molar) ao M3 (terceiro molar) e as perfurações geralmente tornam-se mais frequentes e menores neste mesmo sentido. Walker (1978) chama a atenção para o fato de o microdesgaste ser uma característica que reflete as últimas alimentações realizadas e, portanto, pode variar ao longo das estações do ano, caso a espécie estudada tenha uma alimentação mais generalista.

Assim sendo, o estudo de espécies fósseis pode fornecer dados sobre a sua provável dieta no período antecedente a sua morte, e quando comparados ao microdesgaste de animais vivos, pode elucidar questões relativas ao seu hábito alimentar.

Até o momento, vários tem sido os estudos realizados em mamíferos extintos e recentes desde perissodátilos (*e.g.*, MacFadden, 1997; Solounias & Semprebon 2002; Kaiser & Solounias 2003), artiodáctilos (*e.g.*, Solounias *et al.*, 1988; Solounias & Moelleken, 1992; Rivals & Deniaux, 2003; Semprebon *et al.*, 2004; Merceron *et al.*, 2004a; Merceron *et al.*, 2004b; Merceron & Ungar, 2005; Merceron *et al.*, 2005; Schubert *et al.*, 2006) a notoungulados (Townsend & Croft, 2008; Billet, *et al.*, 2009; Aquino *et al.*, 2011).

Os estudos mais antigos envolvendo microdesgaste dentário estão situados no Eoceno-Oligoceno (Solounias & Semprebon, 2002; Billet *et al.*, 2009; Koenigswald, 2011).

### 2.2.2. Morfologia mandibular e sua relação com a dieta

Vários autores têm estudado padrões de variação mandibular do crânio e mandíbula com o objetivo de indicar padrões e tendências evolutivas, bem como as pressões seletivas que geram os diferentes tipos de mandíbulas em diferentes grupos animais (Turnbull, 1970; Maynard-Smith & Savage, 1959; Vizcaíno & Bargo, 1998; Monteiro & Reis, 1999; Bargo, 2001; Vizcaíno *et al.*, 2004; Pérez-Barberia & Gordon, 1999).

Numerosos estudos são realizados sobre forma e função do aparato mastigatório (Turnbull, 1970; Maynard-Smith & Savage, 1959, Klingenberg *et al.* 2003; Monteiro *et al.* 2003; Caumul & Polly 2005, Raia *et al.* 2010). Uma metodologia bastante observada é a reconstrução da área muscular de fósseis, através da delimitação e reconstituição da origem e inserção dos músculos com base em características dos elementos ósseos desses animais e comparações a animais vivos (Bargo, 2001; Sampson & Witmer, 2007; Cassini & Vizcaíno, 2011). Desta forma, trabalhos envolvendo estudo na morfologia em ossos de crânio e mandíbula de vertebrados tem explicado tanto dieta (Maynard-Smith & Savage, 1959; Bargo, 2001) quanto processos evolutivos ocorridos destes animais (Cassini & Vizcaíno, 2011) através diferença de área de inserção muscular e por comparação de padrões morfológicos envolvidos em diferentes tipos de alimentação.

A mandíbula pode ser considerada como uma alavanca (Schmidt-Nielsen, 2002), com o ponto de apoio na junção têmporo-mandibular. O momento da força é gerado pelo músculo mastigatório e a produção da força é exercida pelos dentes na comida. A força de alavanca da linha de ação dos músculos tem sido utilizada para comparar a força efetiva de cada músculo e a força relativa de mordida entre mamíferos (Maynard-Smith & Savage, 1959; Turnbull, 1970). A aplicação desses conceitos nos taxa fósseis fornece importantes informações do aparato mastigatório e, em combinação com outras evidências (morfologia craniana, dentição, paleoclima, comparação com outras formas extintas), compreende dados para a paleobiologia dessas formas (Turnbull, 1977; Vizcaíno & Bargo, 1992; Vizcaíno *et al.*, 2004).

Esses métodos de investigação requerem a interpretação da forma e posição da musculatura de mastigação. Em mamíferos extintos a posição dos músculos é, com

frequência, razoavelmente clara através da presença de cristas, superfícies com texturas características, apófises e depressões (Turnbull, 1977). Neste caso, o conhecimento do arranjo da musculatura em táxons viventes mais próximos é essencial. Mesmo assim, a composição interna da arquitetura da musculatura de formas extintas não pode ser inteiramente reconhecida. Por isso, excetuando-se possíveis casos de extrema similaridade morfológica e relação filogenética bem próxima, uma estimativa de uma linha de ação muscular em particular é equivocada e pode estar aberta a várias interpretações (Viscaíno & Bargo, 1998).

Os trabalhos de Maynard-Smith & Savage (1959), Smith & Redford (1989), e recentemente de Bargo (2001), Iuliis *et al.* (2000) e Avilla *et al.* (2007) utilizam pontos anatômicos para verificar a inserção muscular, e através da comparação com animais recentes interpretam a morfologia e mecânica mastigatória do taxon estudado, base para o entendimento do provável tipo de sua alimentação.

A morfologia e posição dos dentes é outro fator que deve ser levado em consideração no estudo das mandíbulas. De acordo com sua morfologia dentária, em geral, herbívoros braquiodontes (*e.g.*, antas) são interpretados como sendo predominantemente ramoneadores (animais que se alimentam folhas verdes e macias, frutos e ramos, em mais de 75% da sua alimentação) e que provavelmente vivem próximos ou dentro de vegetação mais densa. Em contraste, aquelas espécies com coroas alongadas - hipsodontes (*e.g.*, cavalos) são interpretados como sendo pastadores, que se alimentam principalmente de gramíneas (mais de 75%) e que geralmente vivem em ambientes abertos (MacFadden & Shockey, 1997).

### 2.2.3. Estudos de morfometria geométrica

Morfometria pode ser entendida como a análise da forma de uma estrutura em relação ao seu tamanho, através de métodos numéricos. É muito usada na biologia evolutiva, além de propiciar a interpretação e comparação dos padrões de variação de caracteres quantitativos (Cavalcanti & Lopes, 1990).

A morfometria geométrica tem se mostrado uma ferramenta com ampla aplicação no estudo de diversas estruturas biológicas e com finalidades distintas. Nos últimos anos, vários trabalhos vêm sendo desenvolvidos com o intuito de investigar processos evolutivos através da variação da forma (Nicola *et al.*, 2003; Caumul & Polly,

2005; Sakamoto, 2012). Alguns trabalhos tem sido direcionados na quantificação de variações intra ou interespecíficas, muitas vezes, de difícil visualização como na diferenciação de espécies simpátricas (Cordeiro-Estrela *et al.*, 2008), na identificação taxonômica de invertebrados (Becerra & Valdecasas, 2004), ou para estudar pequenas variações ecológicas (Adams & Rohlf, 2000).

Processos ontogenéticos também podem ser quantificados através da morfometria geométrica (Monteiro, 2000; Gollard & O'Higgins, 2001) e no entendimento sobre o desenvolvimento de estruturas biológicas, como o estudo da modularização das mandíbulas de mamíferos (Klingenberg *et al.*, 2004)

O entendimento da mandíbula de mamíferos, com relação à diversidade de formas, evolução e funcionalidade, tem se mostrado um tema de interesse para a morfometria geométrica. Cassini & Vizcaíno (2011) estudaram esta estrutura com o objetivo de entender a mecânica mastigatória através da variação quantificada da forma das áreas de inserção muscular.

As mandíbulas e os dentes de ungulados têm sido extensivamente estudados para discernir o significado funcional da sua concepção. Uma tentativa de relacionar o tipo de alimentação e a morfologia da mandíbula de ungulados foi apresentada por Perez-Barbería & Gordon (1999) sem, no entanto, sucesso em distinguir diferentes dietas, na maioria dos grupos estudados, através de seus resultados. O significado evolutivo e a relação entre sua forma, a hipsodontia e o tamanho do corpo do animal, mostram que as mandíbulas de ungulados apresentam uma forte influência da história evolutiva desses mamíferos e de processos relacionados à sua estratégia digestiva (Raia, *et al.*, 2010).

Se desejarmos comparar apenas a forma de uma figura com outra, informações de localização e tamanho devem ser retiradas do conjunto de pontos. No caso dos métodos de superposição de marcos anatômicos, a variação de forma é estudada nos resíduos das coordenadas dos marcos e, após a retirada dos efeitos de tamanho, orientação e posição. Logo, se as configurações estão centradas em um ponto comum, proporcionalizadas de forma que tenham o mesmo tamanho e rotacionadas segundo algum critério de otimização, as coordenadas encontradas localizam um ponto no espaço de forma, chamado de espaço de formas de Kendall (Kendall, 1989).

No espaço de formas de Kendall as distâncias são geodésicas (Distâncias de Procrustes) e não distâncias lineares ou euclidianas. A distância entre dois pontos nesse

espaço multidimensional representa a distância entre duas formas, isto é, o quanto estas formas são diferentes. Na realidade, as Distâncias de Procrustes são uma maneira de medir a diferença entre duas formas, onde o espaço de forma é não-Euclidiano.

Nos estudos de morfometria geométrica, a abordagem mais comum para a representação de dados estudados é dada em termos de marcos anatômicos (*Landmarks*) (Monteiro & Reis, 1999, Zelditch, *et al.*, 2004).

Os marcos anatômicos podem ser divididos em três categorias (Zelditch, *et al.*, 2004): Tipo 1 ou justaposição de tecidos, que relacionam pontos homólogos, de encontro entre estruturas; Tipo 2 ou pontos de máxima curvatura ou outros processos morfogenéticos locais (incluem extremidades e vales de invaginação); Tipo 3 ou pontos geométricos (descrevem pontos relacionados à maior distância que pode ser medida em uma estrutura, como diâmetros e interseção de segmentos entre marcos). A criteriosa escolha de marcos anatômicos para representar a estrutura que se deseja estudar é, portanto, fundamental para um bom resultado de um estudo morfométrico na variação de sua forma.

### 3. BACIA DE SÃO JOSÉ DE ITABORAÍ

A Bacia de São José de Itaboraí, também conhecida na literatura por Bacia de Itaboraí, foi descoberta em 1928 e por mais de 50 anos teve seu calcário explorado para fins comerciais (Bergqvist *et al.*, 2006c).

Apesar de seu pequeno tamanho, a Bacia de Itaboraí possui enorme importância científica, social e cultural. Através de seu amplo registro fossilífero é reconhecida como berço de diversos grupos faunísticos continentais, pois abriga registros do início da história de vários táxons. No âmbito sócio cultural participou da história da construção de diversas obras de grande importância, como o Estádio Mário Filho (Maracanã) e a Ponte Presidente Costa e Silva (Ponte Rio-Niterói) através da extração de seu calcário, utilizado em suas construções. Na década de 1990, após o encerramento das atividades de exploração, a Bacia de Itaboraí passou a fazer parte do Parque Paleontológico de São José de Itaboraí, que tem como principais objetivos a preservação da área, dos testemunhos da geologia original e dos fósseis remanescentes nessas rochas (Beltrão *et al.*, 2001).

#### 3.1. Localização e geologia

A Bacia de São José de Itaboraí está localizada no Município de mesmo nome, no Estado do Rio de Janeiro, sob as coordenadas 22° 50' 26.46" S e 42° 52' 43.89" W (Fig. 6). Segundo Rodrigues-Francisco & Souza-Cunha (1978), apresenta uma forma romboédrica, com eixo maior aproximadamente na direção NE-SW, medindo cerca de 1400 m e eixo menor da direção NW-SE, com cerca de 500m de extensão (Fig. 7). Sua profundidade máxima está em torno de 125m, observada junto à falha de São José, no limite sul (Klein & Bergqvist, 2002; Medeiros & Bergqvist, 1999).

As mais antigas rochas da área da Bacia de Itaboraí pertencem ao Complexo Pré-Cambriano, que constitui seu embasamento. São principalmente biotita-gnaisses, com intercalações de mármore lenticular, além de migmatitos, granitos e pegmatitos (Rodrigues-Francisco & Souza-Cunha, 1978).

Na Bacia de Itaboraí foram originalmente distinguidos três principais grupos de rochas: um calcário puro, um segundo calcário, cinzento e um sedimento eluvial (Leinz, 1938). O calcário puro possui granulação muito grosseira e pode atingir algumas dezenas de metros de comprimento e uma espessura de alguns metros. Mostra nítidos

contatos, muito irregulares com a sequência superior. A sequência superior - o calcário cinzento - tem caráter maciço e contém, além de calcita, muitos minerais detríticos. Este calcário é de granulação homogênea e não apresenta sinal de estratificação. Em alguns pontos é muito rico em fósseis e tem provável origem lacustre. O sedimento eluvial, que cobre o calcário é definido como um aglomerado de pedregulho em uma massa arenosa e argilosa com grande variação granulométrica. Somente em cortes maiores observam-se vestígios de estratificação (Medeiros & Bergqvist, 1999).

Oliveira (1956) *apud* Bergqvist *et al.* (2006c) denominou o pacote de camadas calcárias que preenchem a Bacia de Itaboraí de Formação Itaboraí. Essa denominação litoestratigráfica, entretanto, não foi utilizada pela grande maioria dos autores subsequentes, que preferiram se referir ao depósito apenas como Bacia de Itaboraí.

Um perfil geológico esquemático desta bacia que descreve as três camadas sobrepostas é representado na Figura 8 de Medeiros & Bergqvist (1999). São definidas e descritas três litofácies: travertino, calcário cinza e calcário oolítico-pisolítico na sequência S1, preenchimento das fissuras no calcário na sequência S2 e conglomerados na sequência S3. A sequência S2 contém plantas e vertebrados paleocênicos. A sequência S3 é terrígena, com conglomerados, diamictitos e fósseis pleistocênicos (Medeiros & Bergqvist, 1999).

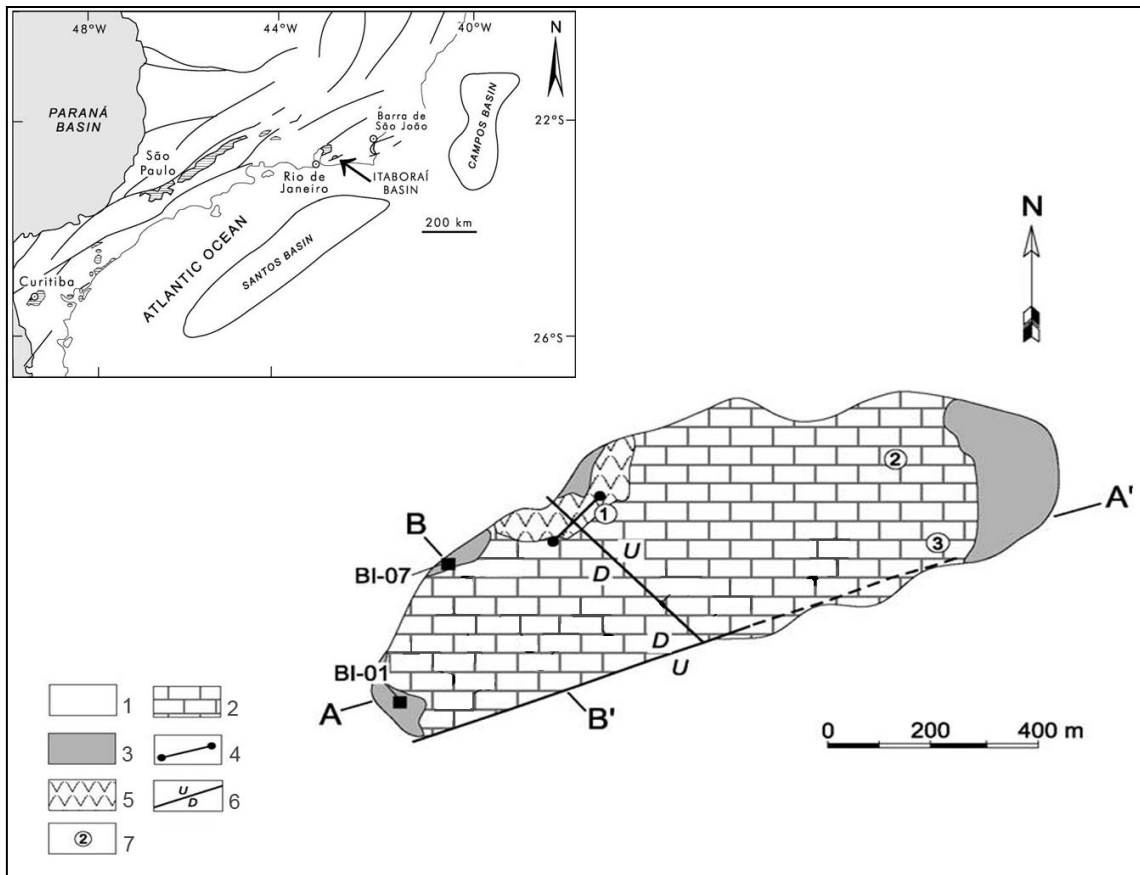
### **3.2. Bioestratigrafia da Bacia de Itaboraí**

A Bacia de Itaboraí teve sua datação atribuída aos diversos registros fósseis encontrados em seus limites. As primeiras datações (indiretas) foram realizadas com base em fósseis de gastrópodes e vegetais e forneceram idades que variavam entre o Eoceno e Plioceno. A descoberta de grupos de mamíferos fósseis afins com a fauna argentina possibilitou datações mais precisas, uma vez que a fauna de gastrópodes possui uma distribuição temporal bastante ampla e, portanto, não conduzia a uma datação precisa (Bergqvist *et al.*, 2006c).

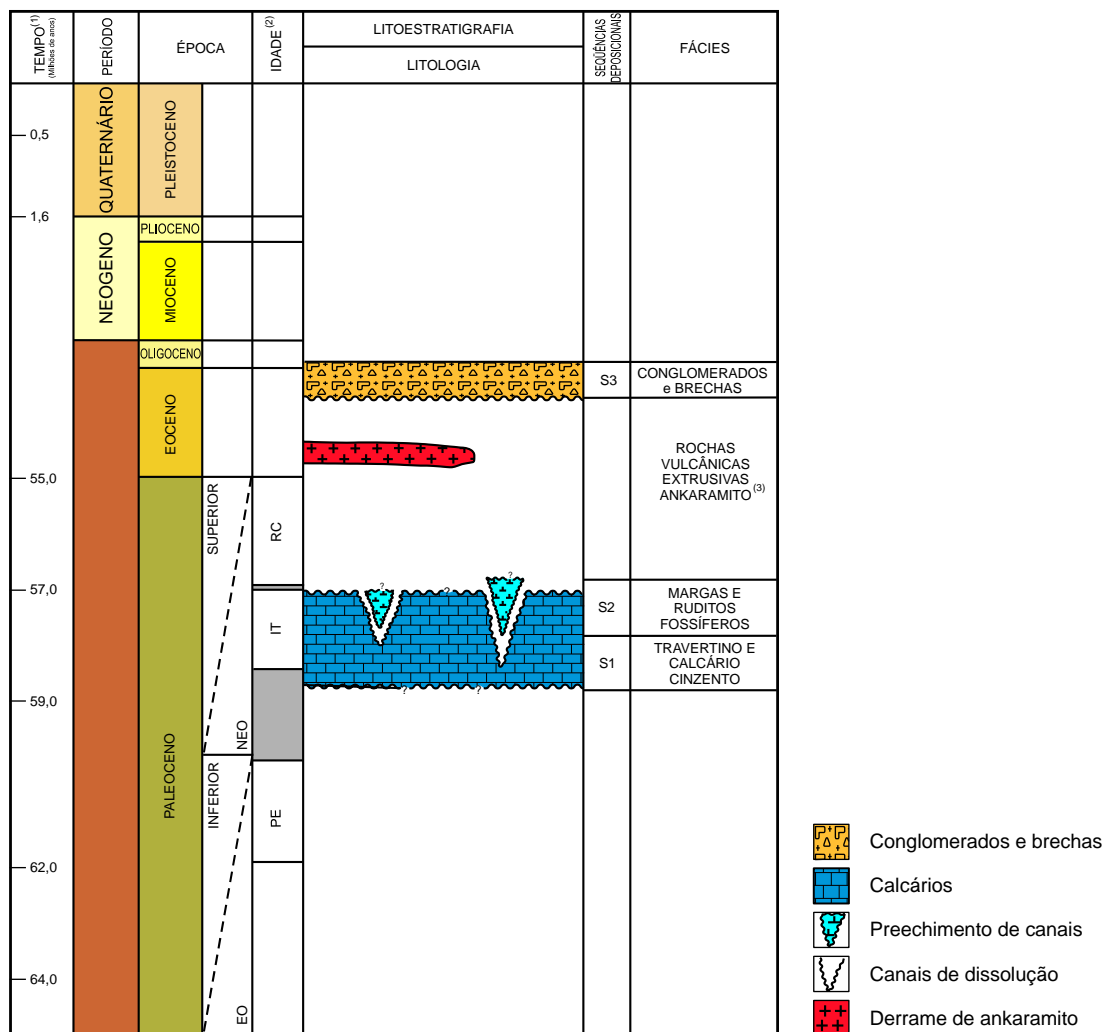


**Figura 6** Localização geográfica da Bacia de Itaboraí (modificado do software Google Earth, 2012).





**Figura 7** Contexto do rifte continental do sudeste do Brasil e mapa geológico da Bacia de Itaboraí. (1) Rochas do embasamento; (2) depósitos de travertino; (3) depósitos aluviais; (4) dique de ankaramito; (5) área de cobertura das lavas de ankaramito; (6) falha (U, bloco soerguido; D, bloco em posição inferior); and (7) feições cársticas (canais de dissolução) (Modificado de San'Anna et al., 2004).

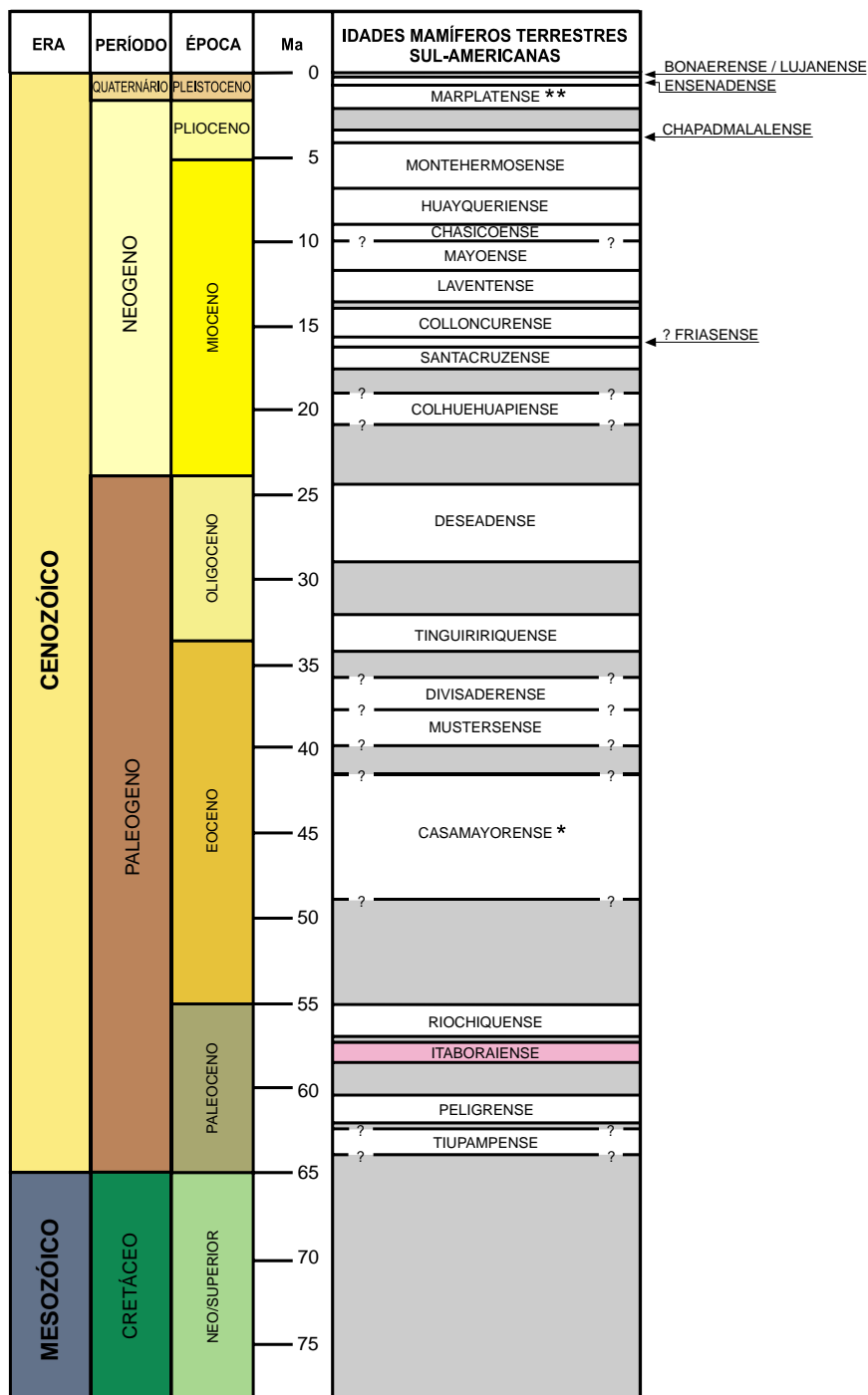


**Figura 8** Coluna cronoestratigráfica da Bacia de Itaboraí (Retirado de Bergqvist et al., 2006c).

Os mamíferos são os fósseis mais abundantes e também os mais estudados até o presente, constituindo a base para o conhecimento bioestratigráfico de Itaboraí. A associação fossilífera dos vertebrados, dos canais e galerias de dissolução permitiu a comparação com as camadas da Formação Rio Chico, Paleoceno Superior da Patagônia, Argentina, com base, principalmente na presença de formas mais primitivas que as do Eoceno (*Casa Mayor*) da Patagônia, e gêneros conhecidos apenas no Riochiquense da Argentina. Entre os mamíferos registrados em Itaboraí, os Metatheria são os mais diversificados, estando representados por 25 gêneros distribuídos em oito famílias. Ainda que mais abundantes, os ungulados são menos diversificados que os marsupiais, estando representados atualmente por doze gêneros, distribuídos em oito famílias pertencentes às extintas ordens “Condylarthra”, Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria e Xenungulata (Bergqvist et al., 2009).

Segundo Flynn & Swisher (1995) os mamíferos que radiaram no continente sul-americano tornaram-se muito endêmicos, tornando extremamente difícil a correlação com mamíferos de outros continentes. Por outro lado, este endemismo foi muito útil para o estabelecimento de uma sequência detalhada de aproximadamente 20 Idades-Mamíferos Terrestres na América do Sul. Essas idades, ainda que unidades biocronológicas informais têm sido muito úteis na correlação temporal de sequências sedimentares com fósseis de mamíferos, como ocorre na Bacia de Itaboraí (Bergqvist *et al.*, 2006b).

Diversos autores estudaram estes fósseis a fim de chegar a conclusões sobre a idade dos sedimentos da bacia, que por muitas vezes teve sua idade modificada (Paula-Couto, 1949, 1952, 1953, 1958; Cifelli, 1983; Marshall, 1985). Sendo assim, em uma tentativa de organizar esses dados e atribuir os achados fósseis aos sedimentos de origem, Medeiros & Bergqvist (1999) agruparam essas informações e definiram uma bioestratigrafia para a bacia (Fig. 9).



**Figura 9** Tabela geocronológica mostrando as diversas Idades-Mamíferos Terrestres da América do Sul (SALMA) com destaque para a SALMA Itaboraiense. (Retirado de Bergqvist et al. 2006c).

Uma vez que os mamíferos coletados em Itaboraí são considerados mais primitivos que os do Casamayorensis argentino. Foi proposto por Paula-Couto (1952) o termo Itaboraiense para posicioná-los cronologicamente. Estudos posteriores em ungulados de Itaboraí têm revelado serem estas formas genericamente distintas das que ocorrem no Riochiquense argentino (Paula-Couto, 1953; Cifelli, 1983; Avilla, 2006).

Uma revisão na relação entre estratigrafia e a sucessão evolutiva das comunidades de mamíferos do Paleoceno encontrou estreitas afinidades entre a fauna de Itaboraí e a fauna da Formação Las Flores (Argentina). Esta relação levou a uma datação da Bacia de Itaboraí com base na idade atribuída a Las Flores data da entre 58,3 – 57 Ma (Bond *et al.*, 1995).

Segundo Bergqvist *et al.* (2006c) atribuir uma mesma idade para toda a fauna de mamíferos de Itaboraí, apesar de prática mais comum entre os autores, não parece muito correto. As fendas de preenchimento do calcário poderiam ter sido preenchidas não somente com material do Itaboraiense, mas ter se estendido ao Riochiquense. Vários estudos a respeito de táxons pertencentes a essa fauna tem colaborado com esta suposição, demonstrando que em muitos casos o grau evolutivo destes mamíferos se mostra melhor relacionado ao dos mamíferos de Idade Riochiquense (Bergqvist, 1996; Cifelli, 1993; Avilla & Bergqvist, 2003; Avilla, 2006).

Diversas tentativas de datação relativa da bacia de Itaboraí foram feitas com base em diferentes fósseis, mas nos últimos anos, a idade neopaleocênica (aprox. 57 Ma, SALMA Itaboraiense), estimada com base nos mamíferos, tem sido a mais aceita (vide Bergqvist *et al.*, 2006b; Bergqvist *et al.*, 2009). Em recente trabalho, Gelfo *et al.* (2009), com base na recalibração de SALMAS argentinas mais jovens e mais velhas que a SALMA Itaboraiense, sugeriu que a idade da bacia de Itaboraí fosse Eo-Eoceno. Estes autores se apoiaram no trabalho de Sant'Anna & Riccomini (2001) para suportar sua proposição, mas se equivocaram ao considerar a idade do evento de cimentação silicosa dos calcários (algo que ocorre localmente na bacia), como a idade de deposição dos calcários (Bergqvist *et al.*, 2009). Em revisão dos Metatheria de Itaboraí e de sua sistemática, Oliveira & Goin (2011) sugerem o reposicionamento desta SALMA para o limite Paleoceno-Eoceno.

## 4. MATERIAIS E MÉTODOS

### 4.1. Material

Os fósseis estudados na presente tese de doutorado são procedentes da Bacia de São José de Itaboraí. Foram coletados na sequência S2 descrita por Medeiros & Bergqvist (1999) que compreende por brechas preenchidas por fissuras desenvolvidas em topografia cárstica nas rochas carbonáticas desta bacia. Todos os fósseis de *C. vieirai* provêm de apenas uma dessas fissuras (Paula-Couto, 1952).

O material está depositado na coleção de paleontologia da Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), na cidade do Rio de Janeiro/RJ, Brasil, com os seguintes números de tombo:

DGM 333-M: holótipo, contendo fragmentos de crânio e dentes, ramos mandibulares direito e esquerdo.

DGM 334-M: parátipo, ramos mandibulares direito e esquerdo.

DGM 335-M: dentes isolados e fragmentos de crânio.

Além do material fóssil acima citado, que constitui o foco principal da presente tese, foram também analisados diversos espécimes pertencentes a vários grupos viventes, os quais foram utilizados para comparações nos estudos de morfometria geométrica. Os exemplares analisados encontram-se listados no material suplementar do artigo em Anexo 2.

Com a finalidade de entender o microdesgaste dentário encontrado, *C. vieirai* foi comparado com outras espécies citadas na literatura cujos dados estão listados no material suplementar do artigo em Anexo 1.

Apesar das diferenças anteriormente citadas, trataremos neste volume das duas mandíbulas de *C. vieirai* como uma única espécie, sendo a mandíbula de número DGM 333-M, holótipo, pertencente ao indivíduo com maior desgaste dentário e, portanto considerado de idade mais avançada (Fig. 5, à direita) e a mandíbula de número DGM 334-M, parátipo, pertencente ao indivíduo com menor desgaste, portanto mais jovem (Fig. 5 à esquerda).

Neste trabalho, seguimos a proposta tradicional que posiciona a SALMA Itaboraiense no Paleoceno superior.

## 4.2. Métodos

### 4.2.1. Estudos de microdesgaste dentário

O método aplicado para este estudo foi adaptado do descrito por Solounias & Semprebon (2002) e Rivals & Deniaux (2003) e amplamente utilizado por outros autores (Teaford, 1994; Ungar & Teaford, 1996; Mainland, 1998, Merceron *et al.*, 2004a, 2004b).

Foram analisados os primeiros e segundos molares superiores e inferiores dos dois espécimes de *C. vieirai*. O segundo molar foi escolhido por que: (1) está em uma posição central entre os molares, (2) é abundante nas assembleias fossilíferas, e (3) é convencionalmente usado nas análises de microdesgaste (Ungar & Teaford, 1996). Além disso, o dente em questão foi utilizado na maioria dos trabalhos utilizados para a comparação dos resultados. Com o objetivo de obter melhores resultados, uma vez que a amostra é tão reduzida, foram incluídos os primeiros molares a exemplo de Schubert *et al.* (2006).

Segundo Teaford & Walker (1984) não há diferenças significativas entre o microdesgaste em porções homólogas em molares superiores e inferiores. A fim de obter um maior número de amostragem, foram observadas no presente estudo a porção anterior lingual do paracone e a porção lingual posterior do protoconido dos molares superiores e inferiores, respectivamente. Assim como em estudos anteriores, dados dos dentes superiores e inferiores foram incluídos em uma única amostra (Ungar & Teaford, 1996; King *et al.*, 1999; Merceron *et al.*, 2004a, 2004b; Merceron *et al.*, 2005a, 2005b; Billet *et al.*, 2009). Sendo assim, foram analisados, ao todo, doze (12) dentes, sendo cinco (5) pertencentes ao indivíduo mais velho e sete (7) ao indivíduo mais novo (Tabela 1).

**Tabela 1** Relação dos dentes pertencentes à *Carodnia vieirai* estudados quanto ao seu microdesgaste dentário.

<b>Identificação</b>	<b>Descrição</b>	<b>Espécime</b>
DGM 333-M	M1 E	Holótipo
DGM 333-M	M1 D	Holótipo
DGM 333-M	M2 E	Holótipo
DGM 333-M	m2 D	Holótipo
DGM 333-M	m2 E	Holótipo
DGM 334-M	m1 E	Parátipo
DGM 334-M	m2 E	Parátipo
DGM 334-M	m2 D	Parátipo
DGM 335-M	M1 D	Parátipo
DGM 335-M	M1 E	Parátipo
DGM 335-M	M2 E	Parátipo
DGM 335-M	M2 D	Parátipo

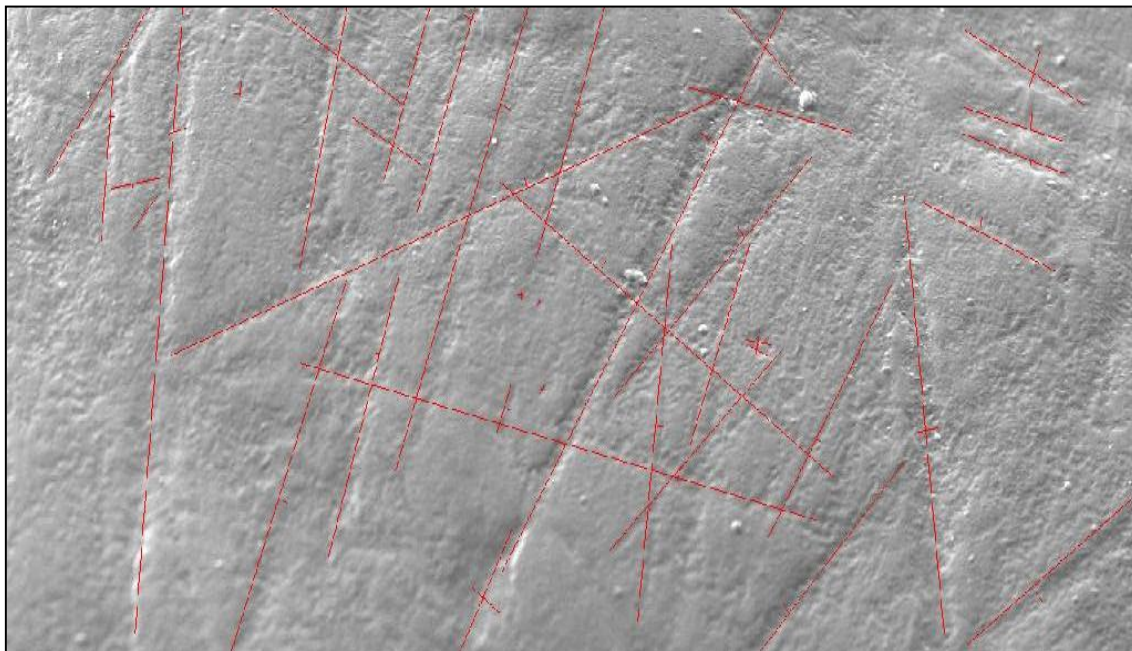
Foram confeccionados moldes e réplicas a partir dos dentes fósseis originais segundo metodologia de Solounias & Semprebon (2002). Os dentes foram embebidos com propanona (com auxílio de cotonetes) em uma concentração de aproximadamente 16M durante 60 segundos para que ocorresse a total retirada de cola ou outro tipo de material utilizado na reconstrução das mandíbulas. Após esta etapa, os dentes foram então imersos em solução de ácido etanoico (0,9M) durante 60 segundos e depois embebidos em álcool absoluto por várias vezes com o auxílio de cotonetes. Após secarem por completo, foi feito um molde em silicone odontológico de alta resolução. Este primeiro molde foi aplicado como uma última etapa de limpeza e em seguida foi descartado. A seguir confeccionou-se um segundo molde, utilizado para confeccionar as réplicas. As réplicas foram confeccionadas em resina epóxi e em centrifucadas, tomando-se o cuidado para que não houvesse formação de bolhas. As réplicas foram, então, impregnadas em ouro e visualizadas em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV).

Foram utilizados aumentos de 100X e 300X para a localização da região analisada. Posteriormente foram tomadas várias imagens em aumento de 500X das quais foram escolhidas as duas melhores de cada dente para serem analisadas. Imagens com aumento de 700X foram obtidas eventualmente com a finalidade de obter maiores detalhes sobre as marcas de desgaste.

As marcas de microdesgaste existentes nas imagens obtidas em MEV foram



marcadas e quantificadas utilizando-se o software Microware 4.02 (Ungar, 2001), conforme demonstra a Figura 10. Este trabalho foi conduzido por um único observador para que o erro fosse minimizado.

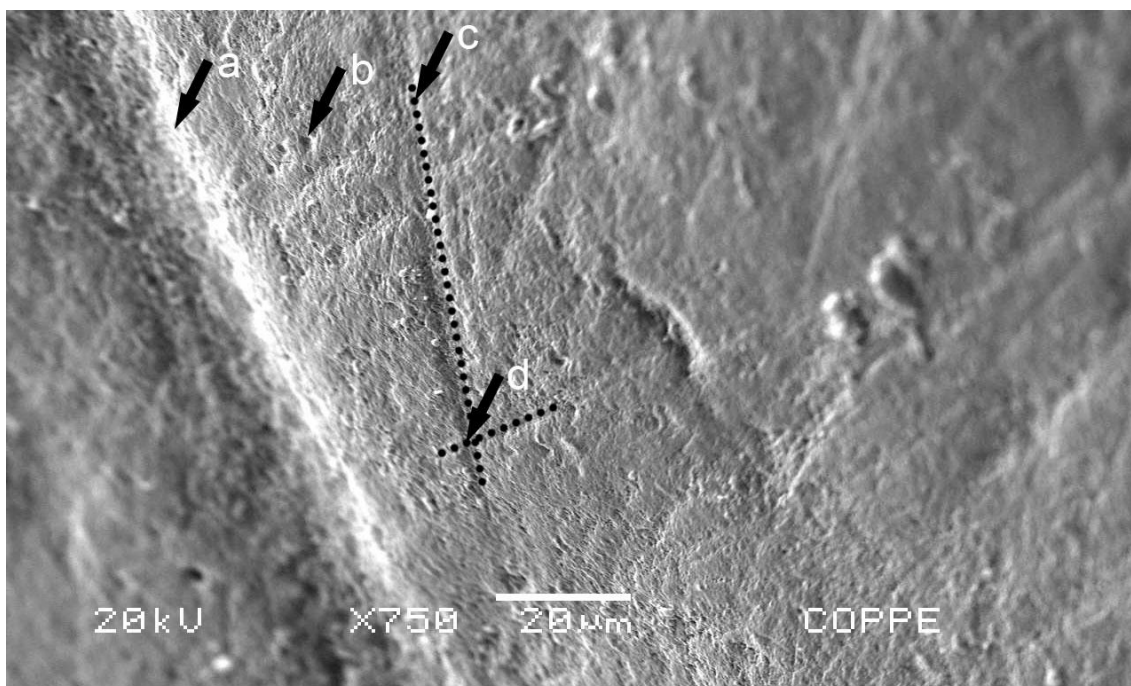


**Figura 10** Imagem do desgaste do dente DGM 334-M, em aumento de 500X, tratada no Microwear 4.0. Destacadas em vermelho as marcações realizadas a partir da observação do microdesgaste.

Seguiu-se a análise com um simples tratamento estatístico (cálculo das médias). As amostras foram agrupadas e tratadas como dois grupos: o primeiro grupo de dentes pertencente ao indivíduo mais novo (Parátipo, DGM 334/335-M) e o segundo pertencente ao indivíduo mais velho (Holótipo, DGM 333-M). A seguir, análises de variância (ANOVA) foram utilizadas para testar a significância das diferenças observadas entre os dois indivíduos.

As marcas observadas foram categorizadas conforme a razão entre o comprimento e a largura. Sendo assim, são descritos dois tipos principais de marcas: perfurações (*pits*) e arranhões (*scratches*) (Gordon, 1982). Uma perfuração é determinada pela razão 1:4 e um arranhão cuja razão é pelo menos quatro vezes seu comprimento em relação à largura (Solounias & Hayek, 1993). Sulcos (*gouges*) são caracterizados como áreas de grande perda de esmalte que apresentam razão maior que 100. Seguindo Solounias & Semprebon (2002) os arranhões foram ainda classificados

como arranhões grossos (*coarse scratches*), quando estes são largos e profundos, e arranhões finos (*fine scratches*) quando sua textura é fina e mais superficial (Fig. 11). Neste último caso, o arranhão não apresenta brilho quando iluminado pela luz do microscópio. Com respeito à direção de produção dos arranhões, estes são chamados de arranhões cruzados (*cross scratches*) quando se cruzam entre si.



**Figura 11** microdesgaste em *Carodnia vieirai* (DGM 333-M), onde podem ser visualizados: a. arranhões grossos; b. perfurações; c. arranhões finos; d. arranhões cruzados.

Para uma melhor avaliação da composição das perfurações foi analisado seu perímetro. Perfurações foram divididas em pequenas e grandes, conforme sugerido por Solounias & Hayek (1993). Os cálculos seguiram a metodologia de Alves (2012), como descritos a seguir, uma vez que nenhuma metodologia explica claramente como são calculados os perímetros.

Para cálculos de perfurações com razão até 2:1, são consideradas formas próximas a de uma circunferência, portanto o perímetro  $2(p)$  foi calculado com base na fórmula para circunferência  $2\pi r$ , onde  $r$  é o raio. Porém como o raio não se trata de um valor idêntico nessas perfurações, foi atribuído o valor da média entre o comprimento (C) e largura (L), sendo assim a fórmula final utilizada é  $2(p) = 2\pi \frac{C+L}{2}$ .

Perfurações com valores de razão  $\leq 2:1$  são caracterizadas como formas mais elípticas (Solounias & Hayek, 1993), sendo assim seu perímetro foi calculado

utilizando a melhor aproximação derivada da aproximação de Ramanujan que é dada na

fórmula:  $\frac{1}{\sqrt{24n+1}}$ , onde  $n$  é um número inteiro.

#### 4.2.2. Análise geoquímica

A análise geoquímica foi realizada a partir do esmalte retirado de dois dentes isolados de *C. vieirai* e teve como finalidade complementar os resultados obtidos através do microdesgaste encontrado nos dentes desses indivíduos.

As amostras destinadas a análise geoquímica são dois dentes fragmentados de *C. vieirai*, sem impregnação de sedimento ou de qualquer substância de preparação, como cola, ou tinta. São provenientes da mesma fenda onde foram coletados os outros restos fósseis de *C. vieirai*. Esses dentes não são associados a nenhum dos dois indivíduos mencionados anteriormente.

O esmalte foi retirado mecanicamente com o auxílio de ferramentas odontológicas. A seguir as lascas foram desgastadas com dremel e auxílio de lupa, para que toda a dentina que ainda pudesse estar presente fosse retirada. O esmalte restante foi então triturado em cadinho e em seguida em moinho de bolas mecânico o que resultou em um pó fino. Este pó foi armazenado em tubos de ensaio estéreis, lacrados com tampa de borracha, devidamente etiquetados e enviados para o laboratório que seguiu com as análises.

As análises geoquímicas foram executadas no *Stable Isotope Ratios in the Environment Analytical Laboratory (SIREAL)*. O procedimento seguido seguiu as seguintes etapas (Pennilyn Higgins, comunicação pessoal): as amostras foram armazenadas em tubos de 4 ml e fechados com tampas de borracha perfuráveis. Os tubos foram então, lavados com hélio UHP em cerca de 100 mL /minuto durante 10 minutos. Logo após foi injetado manualmente ácido fosfórico 100%. As amostras foram, então, centrifugadas para segurar mistura completa entre amostra e ácido. Os tubos foram fixados em uma placa aquecida a 69°C. Desta forma as amostras de apatita reagiram pelo menos uma hora, mas nunca mais que 12 horas antes de serem analisadas. O dióxido de carbono produzido pela reação do ácido com a bioapatita foi, então, relocado no espectrômetro para que fosse realizada a análise. As amostras foram

analisadas em espectrômetro de massa em fluxo contínuo (*Thermo Electron Corporation Finnegan Delta plus XP*).

Os resultados das taxas de isótopos de carbono e de oxigênio são fornecidos em (per mil) em relação a VPDB (“Vienna Pee-Dee Belemnite”) e foram utilizados como suporte para entendimento da via metabólica principal da vegetação presente na dieta de *Carodnia vieirai*.

#### 4.2.3. Morfometria geométrica

Foi conduzida uma análise de morfometria geométrica seguindo a metodologia de Bookstein (1991), Monteiro & Reis (1999) e Hammer & Harper (2006) com base na análise generalizada de procrustes – método de sobreposição em que se comparam formas, definidas pela configuração de *landmarks*, através de diversos critérios de otimização.

Os pontos anatômicos elencados representam os principais locais da mandíbula relacionados à sua mecânica de alimentação. Foram contempladas as regiões onde se inserem os principais músculos mastigatórios, região de articulação da mandíbula com o crânio, comprimento da fileira de dentes molariformes, angulação formada entre o ramo e o corpo da mandíbula e distâncias entre pontos extremos (Monteiro & Reis, 1999; Vizcaíno, *et al.*, 1998; Turnbull, 1970). Ao todo, foram registrados 19 marcos anatômicos. A descrição desses pontos é apresentada na Figura 1 (Anexo 2). Os marcos anatômicos escolhidos são principalmente do tipo 2 (que representam as extremidades e contornos) e tipo 3 (construções geométricas) de acordo com a tipologia de Bookstein (1991).

Os dados coletados compreendem o conjunto desses 19 pontos anatômicos, coletados em três dimensões, através de um braço digitalizador (*MicroScribe*). As mandíbulas foram fixadas com auxílio de massa de modelar a uma superfície plana e livre de trepidações. A coleta dos dados se deu por um único operador, sendo realizada uma repetição para cada indivíduo mensurado.

As coordenadas em três dimensões foram transformadas utilizando os métodos sobreposição de Procrustes (Dryden & Mardia, 1998). Este método elimina as diferenças entre as amostras devido a localização, tamanho e rotação. O tamanho de

cada amostra foi estimado com o tamanho do centróide que é definido com raiz quadrada soma das distanciasao quadrado entre cada marco anatomico e o centróide da forma. As variáveis de forma (resíduos da sobreposição de Procrustes) foram, então, submetidas à análise de componentes principais (PCA) para examinar a variação da forma. A localização dos espécimes no espaço de formas gerado pelo PCA foram exploradas a fim de procurar distanciamentos e agrupamentos, a nível de indivíduos, famílias e diferentes hábitos alimentares representados através da forma das mandíbulas.

A distinção de *Carodnia* foi quantificada pelo cálculo das distâncias de Mahalanobis (distâncias entre a média dos grupos em um espaço de variáveis canônicas) entre gêneros, visualizadas através de uma árvore de “neighbor-joining”. Diferenças de tamanho e formas entre famílias, gêneros e hábitos alimentares foram testadas utilizando testes estatísticos (ANOVA / MANOVA).

Os hábitos alimentares representados nas análises foram divididos em seis categorias de acordo com vários autores (conforme apresentado na Tabela 1, material suplementar, Anexo 2). Ramoneadores (*browsers*) foram definidos por espécies que se alimentam principalmente de frutas, folhas de dicotiledôneas, e folhagem de arbustos e árvores; pastadores (*grazers*) por espécies que se alimentam de grama; alimentadores mistos como apresentando uma dieta entre pastadores e ramoneadores sazonalmente ou regionalmente (Solounias & Dawson-Saunders, 1988; Rivals & Solounias, 2007). Animais onívoros foram definidos por espécies que se alimentam tanto de animais como vegetais (Denno & Fagan, 2003). Foram adicionados nas análises o termo pastador aquático para os Trichechidae, uma vez que se alimentam de algas e capim aquático, e uma categoria indeterminada para *Carodnia vieirai*.

Uma árvore filogenética foi codificada, baseada em Meredith *et al.* (2011) a nível de família e Hassanin *et al.* (2012) para níveis taxonômicos menores entre Certartiodactyla. O comprimento das ramificações foi gerado segundo a estimativa do tempo de divergência dos taxa, conforme descrito em detalhes no artigo apresentado em Anexo 2.

A árvore filogenética resultante foi utilizada na análise subsequente. Uma vez que a posição de *Carodnia vieirai* é desconhecida, foram utilizadas quatro topologias para testar os métodos: i) politomia de *Carodnia*, Afrotheria and Laurasitheria ii)

*Carodnia* monofilético com Afrotheria iii) *Carodnia* monofilético com Laurasiatheria  
iv) *Carodnia* divergindo anteriormente.

O sinal filogenético foi testado, baseado nas quatro topologias resultantes em cada componente principal, utilizando-se o índice de autocorrelação de Moran (Moran, 1948,1950) com correção de Rolhf (2002), e o teste de Abouheif (Abouheif 1999) a partir de quatro matrizes de proximidade diferentes: 1) matriz original de cálculo de proximidades; 2) implementação de Thioulouse *et al.* (1995); 3) distâncias patrísticas e 4) soma inversa dos descendentes diretos de todos os nós entre as extremidades e o número inverso de descendentes diretos entre essas extremidades. A significância estatística dos testes foi avaliada através de 10.000 permutações de Monte Carlo para cada componente principal. Os efeitos filogenéticos também foram testados utilizando-se ANOVA sobre os efeitos filogenéticos resultantes da decomposição em autovetores das árvores filogenéticas (Grafen, 1989; Diniz-Filho *et al.* 1998) e utilizando-se o modelo de autoregressão (Cheverud *et al.* 1985).

Todas as análises foram conduzidas com o software R versão 2.15.1 “*Roasted Mashmallows*”, utilizando-se as livrarias Rmorph (Baylac 2007), ape3.0-5 (Paradis *et al.* 2004), adephylo1.1-2 (Jombart and Dray 2008), ade4 1.5-0 (Dray and Dufour 2007), phylobase0.6.3 (R Hackaton, 2011), and MASS7.3-7.

## 5. RESULTADOS

Os principais resultados desta tese estão apresentados na forma de dois artigos que buscaram elucidar questões referentes ao hábito alimentar de *Carodnia vieirai*. No primeiro artigo (Anexo 1) são apresentados os resultados da análise do microdesgaste dentário desta espécie, que possibilitou inferir que tipo de alimentos *Carodnia* ingeria. No segundo artigo (Anexo 2) o padrão morfológico da mandíbula de *Carodnia* foi analisado a partir de marcos anatômicos, com o fim de melhor entender a forma de alimentação desta espécie. Em ambos os casos, os resultados encontrados foram comparados a mamíferos atuais, com base no Princípio do Atualismo, o que revelou que *Carodnia vieirai*, em ambas as análises, se posicionou num morfoespaço intermediário entre os padrões morfológicos e de desgaste dos mamíferos modernos, corroborando a concepção de Paula-Couto (1952) de que esta espécie realmente compreende uma linhagem evolutiva única.

Os resultados obtidos a partir do estudo da mandíbula de *C. vieirai*, por meio de morfometria geométrica, confirmam o distanciamento filogenético deste mamífero com relação aos Cetartiodactyla e Trichechidae, visualizado através do espaço de formas gerado a partir dos dois componentes principais e através das distâncias de Mahalanobis calculadas (Anexo 2). Os táxons mais próximos a *C. vieirai* foram os dois grupos de hábito aquático e semi-aquático (peixes-boi e hipopótamos) e as antas.

*Carodnia vieirai* tem uma morfologia esquelética peculiar, com membros anteriores bem mais robustos que os posteriores, e com uma notável redução no tamanho das vértebras caudalmente (Bergqvist & Metello, 2011). Neste padrão morfológico *C. vieirai* se aproxima de *Astrapotherium magnun* (Riggs, 1935), com quem mantém também uma relação de filogenética próxima (Avilla, 2006). Avilla & Viscaíno (2005) analisaram o esqueleto de *A. magnun* e corroboraram a proposta de Scott (1937) de que esta espécie tivesse hábito aquático. Um das bases para esta hipótese foi o grande tamanho da cabeça de *A. magnun* e o pequeno tamanho dos processos neurais, que são bem desenvolvidos em grandes ungulados terrestres, para inserção de poderosos ligamentos nucais, para sustentar a cabeça e o pescoço. Scott (1937) acreditava que parte da sustentação da cabeça de *A. magnun* seria feita pela água.

Quase nada se conhece do crânio de *Carodnia vieirai*, mas a análise morfométrica de sua mandíbula (Anexo 2) revelou uma estrutura muito robusta,

comparativamente aos artiodátilos. O esqueleto de *Carodnia vieirai* ainda demanda de estudos mais detalhados para se inferir com mais precisão o seu modo de vida, mas se pelas similarades supracitadas, este animal tiver um hábito semi-aquático, poderia se alimentar de vegetais presentes na água ou próximos desta, como por exemplo, Typhaceae (plantas perenes e de hábitat úmido) (Hoogland, 2005).

O microdesgaste dentário de *Carodnia vieirai*, como demonstrado no Anexo 1, também corrobora com a condição peculiar deste mamífero. O resultado dos padrões de marcas encontrado na superfície do seu dente mostra que sua dieta não se equivale aos padrões propostos com base em mamíferos modernos (ramoneador, pastador ou de alimentação mista). O padrão encontrado em *C. vieirai* quantificou-o intermediário entre pastadores e ramoneadores, mas é sugestivo de uma dieta abrasiva, possivelmente parecida com o de pastadores de gramíneas C3 ou de ramoneadores folívoros (Anexo 1). Os resultados da análise realizada no (Anexo 2) revelaram que sua mandíbula, apesar de muito distinta, foi agrupada junto aos ramoneadores, em espaço de formas gerado pelos componentes principais 2 e 3.

Os dados obtidos na análise isotópica (Tabela 3) corroboram a proposta de uma dieta constituída de plantas C3, através dos valores de carbono. Esse resultado era esperado, uma vez que não há registro no Paleoceno de plantas de via metabólica do tipo C4 (Linder & Rudall, 2005; Edwards *et al.*, 2010).

**Tabela 2** Resultado das análises isotópicas em *Carodnia vieirai* a partir do esmalte de dentes isolados.

Identificador	Análise	Valor ponderado	Carbono	
			Média	D.P.
Amostra 1				
	X-113997	1654	-11,1	0,08
Amostra 1 (réplica)				
	X-114415	1704	-11,4	0,08
Amostra 2				
	X-114016	1602	-11,6	0,07
Amostra 2 (réplica)				
	X-114434	1867	-11,5	0,08

A paleoflora da bacia de Itaboraí ainda é relativamente pouco conhecida, mas dentre as famílias registradas através de polens ou de partes corpóreas figuram, as famílias Poaceae, Thyphaceae, Arecaceae e Liliaceae (monocotiledôneas) e Ulmaceae (dicotiledôneas) (Lima & Souza-Cunha, 1986; Abranches *et al.*, 2011) que são plantas



C3 produtoras de fitólitos (Baker *et al.*, 1959), os principais causadores do grande número de arranhões no esmalte do dente dos mamíferos. Devido ao microdesgaste abrasivo observado nos molares de *C. vieirai* (Anexo 1), estas plantas certamente devem ter feito parte da alimentação desta espécie sendo as responsáveis pelo padrão encontrado nas análises de microdesgaste dentário.

*Carodnia vieirai* confirma sua peculiaridade se mostrando um mamífero único entre os demais mamíferos existentes. Classificar este animal entre as dietas categorizadas atualmente seria, portanto, errar pela simplificação. *C. vieirai* parece ter sido um grande mamífero de hábitos parecidos aos ramoneadores, mas que se alimentava de uma vegetação rica em fitólitos. Provavelmente essas características, encontradas através das análises realizadas, reflitam um ambiente, também distinto dos que conhecemos nos dias atuais.

A inclusão de outras espécies fósseis neste estudo será útil para se entender melhor o real distanciamento visto entre *Carodnia* e os mamíferos recentes, evidenciado pela análise de morfometria geométrica. Um estudo detalhado do microdesgaste de espécies sul-americanas, fósseis e recentes, poderá reunir um banco de dados mais apropriado para se interpretar com mais exatidão a dieta de *C. vieirai* assim como de outras espécies extintas na América do Sul.

## 6. CONCLUSÕES

A. *Carodnia vieirai* é um mamífero único com relação às características observadas, tanto com relação à forma de sua mandíbula, quanto com relação ao tipo de dieta, evidenciados pelo estudo;

B. O microdesgaste observado em *C. vieirai* reflete uma dieta abrasiva, provavelmente causada por vegetação contendo fitólitos em sua constituição. Ao se alimentar destes vegetais, *Carodnia* provavelmente tinha preferência pelas folhas;

C. As concentrações de isótopo de carbono e as marcas observadas no microdesgaste dentário de *C. vieirai* confirmam sua dieta, constituída por plantas C<sub>3</sub>;

D. Apesar de possuir uma mandíbula distinta entre os mamíferos estudados, *Carodnia* não é tão diferente, quando o efeito filogenético é retirado da análise;

E. O hábito alimentar de *C. vieirai* pode ser aproximado dos ramoneadores através da forma de sua mandíbula;

F. A análise morfométrica nas mandíbulas, através da utilização dos marcos anatômicos elencados, mostrou-se útil em diferenciar táxons e grupos alimentares entre os mamíferos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abranches, C.T.S.; Garcia, M.J.; Bergqvist, L.P.B.; Aquino, B. 2011. Novos achados palinológicos na Bacia de Itaboraí e sua contribuição para o entendimento da dieta de alguns mamíferos paleocênicos. *In: XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 2011, Natal. Atas, 2011. V. 1. p. 330-332.
- Adams, D.C. & Rohlf, F.J. 2000. Ecological character displacement in Plethodon: Biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *PNAS*, 97: 4106-4111.
- Alves, B.A. 2012. *Estudo do desgaste de notoungulados (Mammalia) da Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro (Itaboraiense)*. Programa de Pós-Graduação em Geologia, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 95p. Dissertação (Mestrado em Geologia).
- Aquino, B. ; Abranches, C. T. S. ; Bergqvist, L. P. 2011. Preliminary dental microwear and diet analysis of three ungulates species from Itaboraí basin, Itaboraian, Rio de Janeiro Brazil. *In: IV Congresso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, 2011, San Juan. Livro de Resumo, 2011.
- Avilla, L.S. 2006. *Sistematica de Astrapotheria, Pyrotheria e Xenungulata (Mammalia: Ungulata: Uitatheriamrpha)*. Tese de doutorado, Programa de Pós Graduação em Zoologia - Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro. 245p.
- Avilla, L.S. & Bergqvist, L.P. 2005a. Estimativa de massa e padrões locomotores do mais antigo mamífero de grande porte da América do Sul. *Livro de resumos do III Congresso Brasileiro de Mastozoologia*. p.142.
- Avilla, L.S. & Bergqvist, L.P. 2005b. Sobre o hábito locomotor de *Carodnia vieirai* Paula Couto, 1952 (Mammalia: Xenungulata). *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*, 28(1): 185-186.
- Avilla, L.S., Abrantes, E.A.L., Souza, A.F., Souza-Cruz, F., Alves-Leite, M. & Ferreira da Silva, M.A. 2007. Biomechanical análisis of the masticatory apparatus of *Tetragonostylops apthomasi* Price and Paula Couto, 1950 (Mammalia, Astrapotheria) and its paleoecological implications. *Paleontologia: Cenários da Vida*. Rio de Janeiro: Interciência. p. 777-783.
- Axmacher, H.; Hofmann, R.R. 1988. Morphological characteristics of the masseter muscle of 22 ruminant species. *Journal of Zoology (Lond)* 215:463-473.
- Baker, G.; Jones, L.H.P. & Wardrop, I.D. 1959. Cause of wear in sheep's teeth. *Nature* 184, 1583-1584.
- Bargo, S. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. *Acta Paleontologica Polonica*. N. 46, v. 2, p.173-192.
- Becerra, J.M. & Valdecasas, A.G. 2004. Landmark superimposition for taxonomic identification. *Biological Journal of the Linnean Societ*, 2004, 81 , 267–274.
- Beltrão, M.C.M.C.; Rodrigues-Francisco, B.H.; Perez, R.A.R.; Bezerra, F.O.S.; Carvalho, B.; Canine, J.M.M. & Koatz, G.D. 2001. O Parque Paleontológico de São José de Itaboraí (Rio de Janeiro) e seu entorno. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2: 53-55.
- Benton, M.J. 2005 *Vertebrate Paleontology*. Oxford Blrackwell Science 3 Ed. 455p.
- Bergqvist LP, Metello TM (2011) Body mass estimates of fossil ungulates of Itaboraí basin, Brazil. *Ameghiniana suplemento 2011- resúmenes* 48(4): r142.
- Bergqvist, L. P.; Avilla, L. S.; Porpino, K. O.; Abranches, C. T. S. 2008 O enigma de *Carodnia vieirai* (Mammalia:Xenungulata), Bacia de S.J. de Itaboraí/RJ (Paleoceno Superior). *In: VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 2008, Ribeirão Preto. Boletim

de Resumos do VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. Porto Alegre, 2008. p. 41-42.

- Bergqvist, L. P.; Mansur, K. L.; Rodrigues, M. A.; Rodrigues-Francisco, B. H.; Perez, R. A.; Beltrao, M. C. M. C. 2009. Bacia São José de Itaboraí, RJ O berço dos mamíferos no Brasil. In: Winge, M; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T. (Org.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. 2ed.Brasília: Serviço Geológico do Brasil – CPRM, v. 2, p. 413-432.
- Bergqvist, L.P. e Avilla, L.S. 2003. New Approaches to *Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata) of the São José de Itaboraí Basin (Itaboraian). *Boletim de Resumos do XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, p. 66.
- Bergqvist, L.P., Avilla, L.S. e Porpino, K.O. 2006a. Adição ao conhecimento da morfologia crânio-esquelética de *Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata). *Libro de Resúmenes de la XXII Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados*, p.8-9.
- Bergqvist, L.P., Junger, R., Avilla, L.S. 2006b. *Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata) – dificuldades associadas à montagem do esqueleto do mais antigo ungulato sul-americano. *Libro de Resúmenes de la XXII Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados*, p.9.
- Bergqvist, L.P., Moreira, A.L., Pinto, D.R., 2006c. *Bacia de São José de Itaboraí: 75 anos de história e ciência*. Rio de Janeiro: Serviço Geológico do Brasil – CPRM. 84p.
- Bergqvist, L.P.; Almeida, E.B.; Araújo-Júnior, H.I. 2011. Tafonomia da assembleia fossilífera de mamíferos da "Fenda 1968", Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 14, p. 75-86.
- Bergqvist, L.P.; Araújo-Júnior, H.I.; Dardon, U.; Abranches, C.T.S. 2012. Análise tafonômica de *Carodnia vieirai* (Mammalia, Xenungulata) da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. In: VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2012, Recife. *Boletim de Resumos* (Edição Especial do Boletim Paleontologia em Destaque). p. 26.
- Billet, G.; Blondel, C.; de Muizon, C. 2009. Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274, 114–124.
- Billet, G.B.; Orliac, M.; Antoine, P.; Jaramillo, C. 2010. New observations and reinterpretation on the enigmatic taxon *Colombitherium* (Pyrotheria, Mammalia) from Colombia. *Palaeontology*, 53 (2): 319-325.
- Bond, M.; Carlini, A.A.; Goin, F.J.; Legarreta, L.; Ortiz-Jaureguizar, E; Pascual, R. & Uliana, M.A. 1995. Episodes in South American Land Mammal evolution and sedimentation : testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from Central Patagonia. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 6, Trelew, 1995. *Actas...*, Trelew, p. 47-58.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. New York: Cambridge University Press. 435p.
- Cassini, G.H. & Vizcaíno, S.F. (2011) An Approach to the Biomechanics of the Masticatory Apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): Moment Arm Estimation Based on 3D Landmarks. *Journal of Mammal Evolution* 19: 9-25.
- Caumul, R., Polly, P.D. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59(11): 2460-2472.

- Cavalcanti, M.J.; Lopes, P.R.D. 1990. Morfometria comparada de *Ctenosciaena gracilicirhus*, *Paralonchurus brasiliensis* e *Micropogonias furnieri* (Teleostei: Sciaenidae) pela análise multivariada de redes de treliças. *Revista Brasileira de Zoologia*, v.7, n.4, p. 627-635.
- Cerling, T.E.; Harris, J.M.; MacFadden, B.J.; Leakey, M.G.; Quade, J.; Eisenmann, V.; Ehleringer, J.R. 1997. Global vegetation change through the Miocene-Pliocene boundary. *Nature* 389:153-158.
- Cifelli, R.L. 1983. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates*, 2772: 1-49.
- Cifelli, R.L. 1993. The phylogeny of the native South American Ungulates. In: ZALAY, F. S.; NOVACEK, M.J. e McKENNA, M.C. (eds.). *Mammal Phylogeny – Placentals*. New York: Springer-Verlag, p. 195-216.
- Cifelli, R.L., 1985. South American ungulate evolution and extinction. In: Stehli, F.G., Webb, S.D. (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, pp. 249–266.
- Cordeiro-Estrela, P., Baylac, M. Denys, C., Polop, J. 2008. Combining geometric morphometrics and pattern recognition to identify interspecific patterns of skull variation: case study in sympatric Argentinian species of the genus *Calomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94, 365-378.
- Dardon, U. & Bergqvist, L. P. 2011. Estudo em Ambiente 3D da Mandíbula de *Carodnia vieirai* (Paula-Couto, 1952) (PG 278). In: Jornada Giulio Massarani de Iniciação Científica, Artística e Cultural, 2011, Rio de Janeiro. Rio de Janeiro : XXXIII Jornada Giulio Massarani de Iniciação Científica, Artística e Cultural UFRJ.
- Denno, R.; Fagan, W. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among Carnivorous arthropods? *Ecology*, 84(10) 2522-2531.
- Edwards, E.J.; Osborne, C.P.; Strömberg, C.A.E.; Smith, S.A. C4 Grasses Consortium. 2010. The Origins of C 4 Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. *Science* 328: 587-591.
- Flynn, J.J., Swisher, C.C., 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. In: Berggren, W.A., Kent, D.V., Aubry, M.P., Hardenbol, J. (Eds.), *Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation*. Special Publication, vol. 54. *SEPM* (Society of Sedimentary Geology), pp. 317–333.
- Fortelius, M. 1985 Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180:1-76.
- Gelfo, J. N.; López, G. M. & Bond, M. 2008. A new Xenungulata (Mammalia) from the Paleocene of Patagônia, Argentina. *Journal of Paleontology*. 82(2), p. 329-335.
- Gollard, M., O’Higgins, P. 2001. Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolution and development*. 3(5): 322-331.
- Gordon, K.D., 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 59, 195–215.
- Hammer, O. & Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological data analysis*. Oxford: Blackwell publishing. 351p.
- Hassanin A, Delsuc F, Ropiquet A, Hammer C, van Vuuren BJ, Matthee C, Ruiz-Garcia M, Catzeflis F, Areskoug V, Nguyen TT, Couloux A. 2012. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria) as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *C R Biol* 335:32-50.
- Hoogland, R. 2005. Index nominum familiarum plantarum vascularium. (Part 5: Index to Family Names (Sensitivae-Zygophyllaceae)). *The botanical review*, vol:71 fasc:1, 2. 199p.

- Iuliis, G., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.E. 2000. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium spp.* And allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2000, 20(4):743–754.
- Kaiser, T.M.; Solounias, N. 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas* 25:321–345.
- Kendall, D. G. 1989. A Survey of the Statistical Theory of Shape. *Statistical Science* 4(2): 87–120.
- King, T.; Andrews, P.; Boz, B. 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 108, 359–373.
- Klein, V.C. & Bergqvist, L.P. 2002. Excursão à Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro. *Arquivos do Museu Nacional*, 60(3): 245-256p.
- Klingenberg C, Larry J. Leamy & Cheverud, J.M. 2004. Integration and modularity of quantitative trait locus effects on geometric shape in the mouse mandible. *Genetics* 166: 1909-1921.
- Koenigswald W.V., Holbrook, L.T., Rose, K.D. 2011. Diversity and Evolution of Hunter-Schreger Band Configuration in Tooth Enamel of Perissodactyl Mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 56 (1): 11–32.
- Leinz, V. 1938. Os calcáreos de São José de Niterói, estado do Rio. *Mineração e Metalurgia*, 3(15): 153-155.
- Lima, R.M. & Souza-Cunha, F.L.S. 1986. Análise palinológica de um nível linhítico da Bacia de São José de Itaboraí, terciário do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 58(4): 579-588.
- Linder, P. H. & Rudall, P.J. 2005. Evolutionary History of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 107–124.
- Line, S.P. & Bergqvist, L.P. 2005. Enamel structure of Paleocene mammals of the São José de Itaboraí basin, Brazil. “Condylarthra”, Litpterna, Notoungulata, Xenungulata and Astrapotheria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4): 924-928.
- Luo, Z. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* 450: 1011-1019.
- MacFadden, B.J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 33–59.
- MacFadden, B.J. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in NewWorld terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 481–486.
- Mainland, I.L., 1998. Dental microwear and diet in domestic sheep (*Ovis aries*) and goats (*Capra hircus*): Distinguishing grazing and fodder-fed Ovicaprids using a quantitative analytical approach. *Journal of Archaeology Science*. 25, 1259-1271.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. In: STEHLI, F. G. e WEBB, S. D. (eds.), *The great american biotic interchange*. New York: *Plenum*, p. 49-85
- Maynard-Smith, J. & Savage, R.J.G. 1959. The mechanics of mammalian jaws. *School Science Review*, 141: 289-301.
- McKenna, M. C. & S. K. Bell. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. New York: Columbia University Press; 631 pp.

- Medeiros, R.A. & Bergqvist, L.P. 1999. Paleocene of São José de Itaboraí basin, Rio de Janeiro, Brazil: lithostratigraphy and biostratigraphy. *Acta Geologica Leopoldensia*, 22(48): 3-22p.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., Heintz, E., 2004b. The late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207, 143-163.
- Merceron, G., de Bonis, L., Viriot, L., Blondel, C. 2005. Dental microwear of fossil bovid from northern Greece: paleoenvironmental conditions in the eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217, 173-185.
- Merceron, G., Viriot, L., Blondel, C. 2004. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus*, L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research* 53, 125-132.
- Merceron, G.; Ungar, P.S. 2005. Dental microwear and palaeoecology of bovids from the early Pliocene of Langebaanweg, Western Cape province, South Africa. *South Africa Journal Science* 101:365-370.
- Monteiro, L.R. 2000. Geometric morphometrics and the development of complex structures: ontogenetic changes in scapular shape of dasypodid armadillos. *Hystrix*, (n.s.) 11 (1): 91-98.
- Monteiro, L.R. & Reis, S. F. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto: Holos. 188p.
- Moraes, M.L. & Bergqvist, L.P. 2005. Hipoplasia dentária de *Carodnia vieirai* (Bacia de Itaboraí, Itaboraense, Paleoceno Superior, Rio de Janeiro, Brasil). *Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Paleontologia em Destaque*, 49:57.
- Moran, P.A.P. 1948. The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society*, B. 10:243-251.
- Moran, P.A.P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37:17-23.
- Nicola, P.A., Monteiro, L.R., Pessoa, L.M., Von-Zuben, F.J., Rohlf, F.J. & Reis, S.F. 2003. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003, 80, 385-396.
- Oliveira, E.V. & Goin, F. J. 2011. A reassessment of bunodont metatherians from the Paleogene of Itaboraí (Brazil): systematics and age of the Itaboraian SALMA. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 14(2):105-136.
- Organ, J.M.; Ruff, C.B; Teaford, M.F. Nisbett, R.A. 2005. Do Mandibular Cross-Sectional Properties and dental microwear give similar dietary signals? *American Journal of physical anthropology*. 130: 501-507.
- Paula-Couto, C. 1949. Novas observações sobre a paleontologia e geologia do depósito calcárioossilífero de São José de Itaboraí. *Notas preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 49: 1-13.
- Paula-Couto, C. 1952. Fóssil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrprotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 99(6): 359-394.
- Paula-Couto, C. 1953. A Bacia calcária de Itaboraí e a tectônica da costa sudeste do Brasil. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 75: 1-12.
- Paula-Couto, C. 1958. Idade geológica das bacias cenozoicas do vale do Paraíba e Itaboraí. *Boletim do Museu Nacional*. Nova série, Geologia, 25: 1-17.

- Pérez-Barbería FJ, Gordon I.J. 1999. The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia* 118: 157-165.
- Raia, P., Carotenuto, F., Meloro, C., Piras, P. & Pushkina, D. 2010. The shape of contention: adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution* 64(5): 1489-1503.
- Rivals, F. & Deniaux, B. 2003. Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antique*) of mid-Pleistocene age, Caune de Arago cave, Eastern Pyrenees, France. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 193: 443-455.
- Rivals, F.; Solounias, N. 2007. Differences in Tooth Microwear of Populations of Caribou (*Rangifer tarandus*, Ruminantia, Mammalia) and Implications to Ecology, Migration, Glaciations and Dental Evolution. *Journal of Mammal Evolution* 14:182–192
- Rodrigues-Francisco, B.H. & Souza-Cunha, F.L. 1978. Geologia e estratigrafia da Bacia de São José de Itaboraí, R.J. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 50(3): 381-416.
- Rose, K.D. 2006. *The beginning of the age of mammals*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 347p.
- Sakamoto, M., Ruta, M. 2012. Convergence and Divergence in the Evolution of Cat Skulls: Temporal and Spatial Patterns of Morphological Diversity. *Plos One* 7(7): e39752, 1-13.
- Sampson, S.D., Witmer, L.M. 2007. *Fisiologia Animal: adaptação e meio ambiente* (Tradução de Terezinha Oppido e Carla Finger. São Paulo: Santos. 5 ed. 611p.
- Sant'anna, L.G. Riccomini, C., Rodrigues-Francisco, B.H., Sial, A.N. 2004. The Paleocene travertine system of the Itaboraí basin, Southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 18 (2004) 11–25
- Schmidt-Nielsen, K. 2002. *Fisiologia Animal: adaptação e meio ambiente*. 5ed. São Paulo: Santos. 699p.
- Schubert, B.W., Ungar, P.S., Sponheimer, M. & Reed, K.E. 2006. Microwear evidence for Plio–Pleistocene bovid diets from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241: 301 – 319.
- Semprebon G, Janis C, Solounias N. 2004. The diets of the Dromomerycidae (Mammalia : Artiodactyla) and their response to miocene vegetational change. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:427–444
- Simpson, G. G. 1967. The beginning of the age of mammals in South America, Pt. 2, *Bulletin of American Museum of Natural History*, 137:1–259.
- Smith, K.K. e Redford, K.H. 1989. The anatomy and function of the feeding apparatus in two armadillos (Dasypoda): anatomy is not destiny. *J. Zool., Lond.*, 222:27-47.
- Solounias, N & Hayek, L.A.C. 1993. New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology* 229: 421-445.
- Solounias, N., McGraw, W.S., Hayek, L.-A., Werdelin, L., 2000. The paleodiet of the Giraffidae. In: Vrba, E.S., Schaller, G.B. (Eds.), *Antelopes, Deer, and Relatives: Fossil Record, Behavioural Ecology, Systematics, and Conservation*. Yale University Press, New Haven, CT, pp. 84-95.
- Solounias, N., Moelleken, S.M.C., 1992. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia, Ruminantia): one of the oldest known bovids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12, 113–121.
- Solounias, N. & Semprebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366, 1–49.



- Solounias, N., Teaford, M.F., Walker, A., 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14, 287–300.
- Souto, P. R. F. & Avilla, L.S. 2005 . Feeding habits of *Carodnia vierai* Paula Couto, 1952 (mammalia: Xenungulata). In: 2 Congresso Latino Americano de Paleontologia de Vertebrados, 2005, Rio de Janeiro. *Boletim de Resumos*, 2005. p. 254-255.
- Souto, P. R. F. 2007. Os coprólitos da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. In: Ismar S. Carvalho; Rita C. T. Cassab; Cibele Schwanke; Marcelo A. Carvalho; Antonio C. S. Fernandes; Maria A. C. Rodrigues; Marise Sardenberg; Mitsuro Arai; Maria E. Q. Oliveira.. (Org.). *Paleontologia: cenários da vida*. 1ed. Rio de Janeiro: Interciência v. 1, p. 811-818.
- Souza-Cunha, F.L., Rodrigues-Francisco, B.H.; Andrade, A.B. 1984. Aspectos geológicos de uma associação de gastrópodes e vertebrados na Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro. In: Congresso Brasileiro De Geologia, 33. Rio de Janeiro, 1984. *Anais...* Rio de Janeiro: SBG, p. 645-650.
- Teaford, M.F. 1994. Dental microwear and dental function. *Evolutionary Anthropology* 3:17-30.
- Teaford, M.F. 1991. Dental microwear: What can it tell us about diet and dental function? In *Advances in Dental Anthropology* (Eds. Kelley MA, Larsen CS). *Alan R. Liss Pub. New York*, 341–356.
- Teaford, M.F., Lytle, J.D. 1996. Brief communication: diet-induced changes in rates of human tooth microwear: a case study involving stone-grone maize. *American Journal of Physical Anthropology* 100, 143–147.
- Townsend, K.E.B. & Croft, D.A. 2006. Diet of notoungulates from the Santa Cruz formation, Argentina: new evidence from enamel microwear. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 28(1): 217-230.
- Turnbull, W.D. 1970. Mammalian mastigatory apparatus. *Fieldiana: Geology* 18, 149-356.
- Ungar, P.S. & Teaford, M.F. 1996. Preliminary examination of non-occlusal dental microwear in anthropoids: implications for the study of fossil primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 100:101–113.
- Ungar, P.S. 1992 Dental evidence for diet in primates. *Anthrop Közl* 34, 141–155.
- Ungar, P.S. 2001. *Microware software, Version 4.0*. A semiautomated image analysis system for the quantification of dental microwear. Fayetteville, AR (unpublished).
- Ungar, P.S., Merceron, G., Scott, R.S. 2007. Dental microwear texture analysis of varswater bovids and Early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, *South Africa. Journal of Mammalian Evolution* 14, 163–181.
- Ungar, P.S., Teaford, M.F., Glander, K.E., Pastor, R.F., 1995. Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates. *American Journal of Physical Anthropology* 97, 93–99.
- Ungar, PS, Brown CA, Bergstrom TS, Walkers A. 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning* 25:185–193.
- Villarroel, C. A. 1987. Características y afinidades de *Etayoa* n. gen., tipo de una nueva familia de Xenungulata (Mammalia) del Paleoceno medio (?) de Colombia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 19(1):241–253.
- Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. 1998. The mastigatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera. *Paleobiology and evolution. Paleobiology*, 24, 371-383.

- Vizcaíno, S.F., Fariña R.A., Bargo, M.S. e De Iuliis, G. 2004. Functional and phylogenetic assessment of the mastigatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana*, 41(4): 651:664p.
- Walker, A., Hoeck, H.N., Perez, L. 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201, 908–910.
- Williams, S.H.; Stover, K.K.; Davis, J.S.; Montuelle, S.J. 2011. Mandibular corpus bone strains during mastication in goats (*Capra hircus*): A comparison of ingestive and rumination chewing. *Archives of Oral Biology* 56: 960-971.
- Zelditch, M.L.; Swiderski, D.L.; Sheets, H.D. & Fink, W.L. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. San Diego: Elsevier. 443p.

## ANEXO 1

**DENTAL MICROWEAR, A TOOL FOR UNVEILING THE DIET OF  
CARODNIA VIEIRAI (MAMMALIA: XENUNGULATA), AN ENIGMATIC  
LARGE MAMMAL FROM THE PALEOGENE OF SOUTH AMERICA**

CARLA T S ABRANCHES, BRUNO de AQUINO, LÍLIAN P. BERGQVIST

*Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, UFRJ, Av. Athos da  
Silveira Ramos, 274, Ilha do Fundão, 21941-901, Rio de Janeiro, RJ, Brasil; E-mail:  
abranches.cts@gmail.com; aquino\_bio@oi.com.br; bergqvist@geologia.ufrj.br.*

(A ser submetido)

## ABSTRACT

*Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952 is the best known species into order Xenungulata, a peculiar group of the Cenozoic South-American ungulates recovered from São Jose de Itaboraí Basin, state of Rio de Janeiro, Brazil. The purpose of this study is to determine its dental microware registered in *C. vieirai* molars in order to infer its possible feeding habits and provide new data, looking for a depositional palaeoenvironment evidence of the basin. Two complete mandibles and skull fragments were considered for the analyses. The images were taken from the paracone enamel occlusal region enamel and analyzed with Microwear 4.02 software with magnification of 500x. The microwear analysis revealed a density of 140.2 pits and 849.3 scratches (N/mm<sup>2</sup>) and a predominance of fine scratches and small and regular pits. The results show a higher density of scratches that is similar to the grazer animals but, when the density of the pits is considered, *C. vieirai* is not grouped with grazers, browsers or mixed feeders. However, features in scars can be interpreted to assure that this mammal had a diet composed with C3 plants, rich in phytolits and some hard parts of this vegetation like branches and roots. Plants from humid environment that produce phytolits, collected in Itaboraí and some characteristics that lead us to interpret *C. vieirai* like a possible semi-aquatic animal, can approach its feeding habits to those recent hippos that used to feed closer the water bodies border, where they spent much of their time.

Keywords: Xenungulata, Paleocene, Itaboraí, Microwear, Diet.

## 1 INTRODUCTION

In South America, an endemic group of mammals – the Native South-American Ungulates – developed species with a great diversity in forms, sizes and habitats. They included five orders, Astrapotheria, Litopterna, Notoungulata, Pyrotheria and Xenungulata. The great diversification of these mammals occurred during the Paleogene (66-23.03 Myr ago). Notoungulata and Litopterna have become quite diverse throughout the Paleogene and are recorded until Pleistocene (2.58-0.01-Myr ago). Pyrotheria, Astrapotheria and Xenungulata are restricted to Paleogene, and the last one got extinct in Early Eocene (Carroll, 1988, Benton, 2005, Gelfo, 2008). Litopterna, Astrapotheria, Pyrotheria and Xenungulata comprise, at least, nine families and seem to be convergent with the forms from Africa and North America (Cifelli, 1993).

Among them, the Xenungulata, made its first appearance in the fossil record during the Late Paleocene. It comprises three genera and four species, with a geographical range from Colombia to Patagonia (Simpson, 1935, Gelfo et al. 2008). The best known species is *Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952, recovered from Southwestern Brazil (Itaboraí basin, Rio de Janeiro State, of Itaboraian age). It bears chisel-shaped incisors, large canines and large and sharp bilophodont teeth. This taxon is unrelated to other bilophodont mammals, such as the South American Pyrotheria, some perissodactyls (tapirs and paleotheres), suid artiodactyls, proboscideans, coryphodontid pantodonts or the Holarctic Dinocerata, suggesting a convergent evolution of tooth morphology rather than homologous specializations (Paula-Couto, 1952; Simpson, 1967, Billet et al. 2010). *C. vieirai* is the largest mammal of Itaboraian fauna and has an unusual skeletal, bearing approximately the same size of a tapir (Bergqvist and Metello, 2011), but more robust, with noticeably larger forelimbs than hindlimbs (Bergqvist et al., 2006) and with jaw morphology related to high body and robust rami able to support large muscles. Based on the records of branch fragments of fossil plants present in coprolites and on its mandibular and teeth morphology, *C. vieirai* was related to browsers that consume hard vegetation (Souto and Avilla, 2005).

The understanding of the feeding habit of the mammals has been one of the most important ways for a better comprehension of their evolution. The morphology of the skull and the teeth as well the biomechanical of jaw apparatus has been exhaustively studied and contributed to understand the obtaining and processing food method in the mouth (Maynard-Smith and Savage, 1952; Turnbull, 1970; Fortelius, 1985; Axmacher

and Hofmann, 1988; Smith and Redford, 1990; Perez-Barberia and Gordon, 1999; Herring, et al., 2001; Willians et al., 2011; Vizcaíno et al., 1998; Avilla et al., 2007; Bargo and Vizcaíno, 2008; Cassini and Vizcaíno, 2011). In the last few decades new techniques, such analyses of stable isotopes and enamel microwear, have increased our ability to make paleodietary interpretations. Analysis of tooth enamel carbonate indicates whether the animal was feeding on C3 plants, C4 grasses, or a mixture of these foodstuffs (MacFadden and Shockey, 1997; MacFadden, 2000, 2005; Palmqvist et al., 2003; Clementz et al., 2003) and dental microwear patterns can be interpreted utilizing extant mammals with known diet to interpret extinct species (Walker, 1978; MacFadden, 2000; Solounias and Semprebon, 2002; Rivals and Deniaux, 2003; Mainland, 2003, Fox and Fisher, 2004; Organ et al., 2005; Galbany et al., 2006; Ungar et al., 2007; Townsend and Croft, 2008; Billet et al., 2009; Rivals et al., 2011).

Fossil record of the herbivorous mammals in South America is relatively well-represented over the past 66 million years (Cenozoic Era), however there is a gap in the knowledge of the processes that led to the evolution of the first large herbivores that lived here, and causes that contributed to the extinction of several groups over this time, among them, the Xenungulata. A greater knowledge about the mammals that used to lived in that time, as well as about their habits and habitats, can provide important data for understand this unique fauna and processes that may have influenced its total disappearance in these days. In this sense our aim is to determine the pattern and the composition of dental microwear registered in *C. vieirai* molars in order to infer its diet, possible feeding habits and provide new information regarding the paleoenvironment of Itaboraí basin.

#### *Dental microwear analysis and previous studies*

Dental microwear analyses examine the enamel surfaces searching for evidence for palaeodietary reconstruction (Semprebon et al. 2004, Solounias and Semprebon 2002, MacFadden 2000, Ungar et al., 2007). The pioneering electron microscope studies related to the known diet and tooth microwear, of a variety of living mammals, revealed the availability of this method (Walker et al., 1978). In the last four decades, interest in analyzing tooth wear increased significantly, showing its potential to reconstruct ancient diets (Teaford 1991, Ungar 1992, MacFadden, 2000, Solounias and Semprebon, 2002, Rivals and Deniaux, 2003, Ungar et al., 2007). In ungulates, the

microwear observations have been used to differentiate browsers, grazers, and mixed feeders (Solounias and Semprebon, 2002, McFadden, 2000).

Dental microwear in occlusal surfaces can provide features registered during the last days of their life chewing (Walker 1978, Solounias and Semprebon 2002). Interaction of food with the teeth causes marks (scars) that can be of different shapes and directions. The wear density, size and shape reveals different aspects of a particular individual's diet (Walker, 1978, Teaford, 1994). Until now, several microwear studies have been conducted in recent and extinct ungulates, as Perissodactyla (e.g., MacFadden, 1997; Solounias and Semprebon 2002; Kaiser and Solounias 2003), Artiodactyla (e.g., Solounias et al. 1988; Solounias and Moelleken 1992; Rivals and Deniaux 2003; Semprebon et al. 2004; Merceron et al., 2004a; Merceron et al., 2004b; Merceron and Ungar, 2005; Merceron et al., 2005; Schubert et al. 2006) and notoungulates (Townsend and Croft, 2008; Billet, et al., 2009). Among these, the oldest mammals that had their microwear studied, lived during the Eocene-Oligocene (Solounias and Semprebon 2002, Townsend and Croft, 2008, Billet, et al., 2009).

## 2 MATERIAL AND METHODS

### 2.1 Geographical location

The fossil material studied was collected in the São José de Itaboraí basin (22°50'20"S, 42°52'30"W) in 1949. This basin is a small half-graben, 1.5 km long and 0.5 km wide, located at the eastern part of the continental rift, southeastern Brazil (CRSB) (Riccomini et al., 1996). It is filled of carbonate rocks comprising several facies, such as banded travertine and grey limestone, pisoid layers, arborescent travertine and tufa (Sant'Anna et al., 2004). At the eastern and northern borders of the basin, the travertine deposits exhibit karstic features, mainly dissolution channels. The channels were filled with marls and collapse breccias that contained a wide variety of terrestrial fossils, including a very important primitive fossil mammal fauna, of Late Paleocene Age – SALMA Itaboraiense (Bergqvist and Ribeiro, 1998) to which *Carodnia vieirai* belongs. The fossils studied here are from the same channel and represent the single record of this species.

## 2.2 Studied specimens

*Carodnia vieirai* is housed in the Paleontological collection belonging to the Museu de Ciências da Terra (MCT), Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM; former Divisão de Geologia e Mineralogia – DGM), Rio de Janeiro, Brazil. A total of twelve teeth of *Carodnia vieirai* was analyzed, five of them belonging to the holotype (DGM 333-M) and seven ones belonging to the paratypes (DGM 334-M and DGM 335-M). It was considered here the holotype and the paratype two different individuals. Were analyzed the first and second upper and lower molars. The second molar was chosen because of its central position and due to its frequent use in other works (Ungar and Teaford, 1996). Aiming to achieve better results, as the sample is so small, the first molars were included on it (Schubert et al., 2006).

According Teaford and Walker (1984) there is no significant difference between microware in portions counterparts in upper and lower molars. Thus, in order to obtain a greater number of sampling, it was observed in this study the anterior lingual paracone and lingual portion of the protoconido. As done in previous studies, data for upper and lower teeth were included in a single sample (Ungar and Teaford, 1996; King et al., 1999; Merceron et al., 2004; Merceron et al., 2005; Billet et al., 2009).

## 2.3 Microwear analysis

Casts were made from some original fossil teeth according to Solounias and Semprebon (2002). The teeth were soaked in propanona (with the aid of swabs) for the complete glue removal or other material used in the reconstruction of the jaws. After this step, the teeth were then immersed in a acetic acid solution (0.9 M) for 60 seconds and then soaked in absolute alcohol several times, with the aid of swabs. After completely dry, a dental silicone high resolution cast was made. A first cast was applied as a final cleaning step, and then discarded. Thus, a second cast was made and used for confection of the replicas. The replicas were made of epoxy resin taking care to avoid bubbles. They were then conferred in an optic microscope to check for possible imperfections and then, impregnated with gold and visualized on a Scanning Electron Microscope (SEM). This methodology was adapted from that described by Solounias and Semprebon (2002) and Rivals and Deniaux (2003) and widely used by other authors (Teaford, 1994, Ungar and Teaford, 1996; Mainland, 1998, Merceron et al., 2004a).



Replicas were viewed in increases of X100 and X300 for site location and visualization of marks in wide view. At increase of X500 were taken several images. Two the best ones were chosen and the marks observed were characterized and quantified using the software Microware 4.02 (Ungar, 2002). Images with increased X700 were eventually obtained in order to obtain scars details. This work was conducted by a single observer in order to reduce inter observer error.

Gordon (1982) who classified some of the existing marks in dental microware as scratches (or *striations*), *pits* and *gouges* was followed here. According to him scratches are defined as linear depressions in which the length is always greater than the width, pits are marks showing more or less the same length and width (ratio <4) and gouges are larger perforations and generally wedge-shaped. Definitions of coarse and fine scratches, cross scratches, small and large pits were based on Solounias and Semprebon (2002) and were applied in qualitative analyses.

Its perimeter was analyzed to better evaluate the composition of the pits, so these perforations were divided into circle shape and ellipse shape, as suggested by Solounias and Hayek (1993). Thus, when the ratio is until 2:1 shaped perforations are considered near a circumference, so the perimeter ( $p$ ) was calculated using the circumference formula ( $2\pi r$ ) where  $r$  is the radius, however as radius is not an identical value in these perforations, was assigned a value between the average length ( $L$ ) and width ( $W$ ), so the final formula used is  $\pi ((L + W) / 2)$ .

For pits ratio values among  $2 \leq x < 4$ , was followed Solounias and Hayek (1993). Once these pits are more elliptical shapes, its perimeter was calculated using the best approximation derived from the approximation of Ramanujan, that is given in the formula (Alves, 2012):

$$\frac{1}{2} \pi (L + W) \left[ 1 + \frac{3}{8} \left( \frac{L - W}{L + W} \right)^2 \right], \text{ where } L = \text{length and } W = \text{width.}$$

Analysis of variance (ANOVA) was used to test the significance of the observed differences between the two individuals: DGM 333-M and DGM 334/335M.

## 2.4 Data for comparison

Information taken from the literature were used to compare qualitatively the pattern of microwear found in *Carodnia vieirai* with known pattern. At a first test the absolute numbers were converted to percentages because of the different increase used in studies (Appendix 1). At a second analysis data resulted from the same methodology of scars observation were used. In this case, the absolute numbers was possible to be used (Appendix 2).

Form and subdivisions in scratches and pits were observed and compared to Solounias and Semprebon (2002). Despite being based in a different increase (35x magnification, and standard reading area of 0.4mm<sup>2</sup>), which results in absolute numbers differ from our data, these comparisons were useful in understand the morphology in the scars and help us to interpret the results. It was an important resource to analyze qualitatively the microwear founded.

## 3 RESULTS

### 3.1 Enamel surface alterations

The first examinations, made over 100x and 300x microphotographs, revealed a good preservation of tooth microware, although in two teeth of DGM 333-M the marks are badly preserved due to incrustated sediment.

Both teeth were not discarded as its a small sample, but comments on the wear observed on these areas were made with caution, In 300x it was observed many scars associated to scratches (Fig. 2a). Gouges or features associated to depositional processes, collecting and preparation are rare (Fig.2b).

### 3.2 Dental microwear analysis of *Carodnia vieirai*

At 500x magnification more scratches than pits were observed in all samples (Table 1; Figs. 2, 3). In general, DGM 334-M/335-M teeth present a higher density of microware features on the enamel than DGM 333-M. However, the average density of pits and scratches follows the same proportion in both individuals. Pits represent 14.03% (8.2 per counting unit) of the total marks measured in DGM 333-M and 15.36% (10.4) in DGM 334M/335-M and scratches turn between 85.97% (51.5) in DGM 333-M

and 84.63 % (48) in DGM 334/335-M (Table 2). ANOVA tests indicated that the density of scratches and pits, widths and lengths of scratches and the perimeters of small and large pits were not significant ( $P>0.05$ ) different between the two individuals of *Carodnia* (Table 2). So, from now on, the comments on *Carodnia vieirai* microwear will take in consideration the mean and/or the range of both individuals.

Most of striations are represented by fine scratches (according Solounias and Semprebon, 2002) (Fig. 3) and coarse scratches almost were not accounted (Table 2). The size range of scratches vary from 35 to 55  $\mu\text{m}$ . Cross scratches were also recorded in most analyzed images (Fig. 3, Table 2). Regular pits are more frequent (70.4%) than those irregular ones and their mean diameter are 16.76 and 22.93  $\mu\text{m}$ , respectively (Table 2, Fig. 3). The regular pits size falls in the range of the small ones, as Solonias & Hayek (1993).

### 3.3 Dental microwear of *Carodnia vieirai* and the relations with extant mammals

Comparison with relative densities of scratches in distinct diet pattern indicates that *C. vieirai* has a higher percentage of scratches, similar to those found in grazer and mixed feeder species (Appendix 1, Fig. 5).

The *Carodnia vieirai* diet, based on the average density of pits versus scratches, was possible to be compared with the diet data obtained on extant mammals that present the same increase and area measured (Appendix 2; Fig. 6). *Carodnia vieirai* did not fits in any of the diets categories of extant ungulates - grazers, browsers, mixed feeders or facultative grazers - but it fell in a gap between grazers and browsers.

## 4 DISCUSSION

Although the samples of *Carodnia vieirai* are not large, the patterns observed can be used to interpret the dietary preferences of this mammal. The results of Figs. 5 and 6 revealed two different but not totally conflicting results about the feeding habits of *C. vieirai*. When the number of pits and scratches are considered together, it fell in a dietary spectrum (Fig. 6) intermediate between extant grazers and browsers, although equally distant of both. However, when scratches are considered alone, the range of *Carodnia* is compared to grazer and near mixed feeders' animals (Fig. 5).

Based only on their high scratch numbers (Fig. 5), the taxa studied could be a grazer with no modern analogs, as displayed in figure 6. This fact points out an interesting but unexpected result, as there were no grassland in Paleocene environments (Kellogg, 2001). However, when other variables are considered, such as scratch textures, large pits, and gouges, these later mammal are unlike any modern grazers (Solounias and Semprebon, 2002; Merceron, 2005).

Fine scratches recorded in microware of *C. vieirai* are typical of leaf-eating browsers and certain mixed feeders, but in this cases in small density (Solounias and Semprebon, 2002; Godfrey et al. 2004). These fine striations, in a higher density, have been recorded in C3 grazers, like *Equus przewalskii* (przewalskii horse), that mainly crops on C3 graminoids (grasses, sedges and rushes) (Merceron et al., 2005), *Cervus canadensis*, that inhabits forests or mountainous regions covered by forests where C3 grasses grow and in extinct horses from Eocene-Oligocene age (Solounias and Semprebon, 2002). In addition, vertical HSB describe on molars of *C. vieirai* are an important indicative that this species had an abrasive diet (Line and Bergqvist, 2005) caused by phytoliths presents in some C3 plants (Merceron et al., 2005).

*Carodnia* presents few pits density, mostly small and regular (Table 1). According (Godfrey et al., 2004) pits are positively related to diet hardness. Small pits are typical of fruit browsers (Semprebon et al. 2011), but are also frequent in primate folivores (Teaford et al., 1996), and in *Cervus canadensis*, a C3 grazer (Solounias and Semprebon, 2002). Hard objects, like large seeds, was discarded to the diet of this mammal, because it has been shown that this kind of food can produce large pits (Teaford et al., 1996; Godfrey et al., 2004).

Some authors argue that scratches can be the result of the ingestion of soil or grit particles associated with food (Mainland, 2003, Goillot, 2009). Even if so, striation caused by grit can vary depending on the kind of mineral grain and the particle size (Mainland, 2003), higher levels of grit cause intense pitting (mainly large) and gouges in the microware as observed in *Procapra gutturosa* from the Eastern steppes of Mongolia (Rivals et al., 2011) in some grazing ungulate like *Kobus ellipsiprymus* and *Ovis canadensis* (Mainland, 2003). More than food type, marks caused by the ingestion of sand seems to be related to a kind of foraging strategy and are frequent in mammals that eat near the soil (Rivals, 2011). Thus, a higher density of large pits or gouges would

be expected if there was the encroachment of grit or soil, on food substances eaten by *C. vieirai*, the opposite of its resultant microware feature.

The microware displayed in *Carodnia vieirai* seems to be another case of surprising result as observed Solounias and Semprebon (2002) and in Townsend and Croft (2008). Similar features between *Carodnia vieirai* and tapirs like the bilophodont teeth, and its mandible proximity in morphometric geometrics studies (Abranches et al., in prep), would be take into account to assure that *C. vieirai* was a browser. In addition, both genera fall into the browsing-grazing transitional zone (see Fig. 6 for *Carodnia* and Fig. 11 of Solounias and Semprebon, 2002 for *Tapirus*) although are remarkably different in scratches percentage (Appendix 1). Furthermore, vegetal structures including branch, spores fragments, and seeds found in coprolites tentatively assigned to this mammal due its size and shape classified it in the same food category (Souto and Avilla, 2005). However, tapirs presents coarse scratches, large and deep pits and virtually no gouging in their dental microware, result of a browse fruit diet. Both evidences, the composition of coprolites (that is expected to create more and larger pits) and the diet evidenced in tapirs is not consistent to the pattern of *Carodnia*'s microwear. Considering *C. vieirai* as a browser, is expected that this mammal has a distinct diet to that see in tapirs and more rich in leafs and soft food.

Cross scratches are more likely related to mechanical of chewing than to diet. Cross striations are produced in response to jaw movement during bite and *Carodnia* may have presented the same mastigatory movements of tapirs. Lateral movement of opposing occlusal surfaces relative to one another (e.g., "shearing," or grinding) seems to be related with the ingestion of tough grasses (Ungar et al., 2007).

Among the families recorded in the Itaboraí basin (Lima & Souza-Cunha, 1986, Abranches et al., 2011) Poaceae, Thyphaceae, Arecaceae (monocots) and Ulmaceae (dicots) contains phytoliths in their constitution (Baker et al., 1959) and could produce the scratches observed in *C. vieirai*. Itaboraí possibly was a wooded environment due to the presence of several species of marsupials (Paula-Couto, 1970). Poaceae (with metabolic via type C3) are typical from these environments (Lu & Liu, 2003) and Typhacea and Pteridophyte suggests the presence of a herbaceous stratum, being that Typhacea is characteristic of wet environments, such as swamps and areas near water (Joly, 1979). Arecaceae and Ulmacea are plants that present a large variation of strata

(subshrub to arboreal) and can compose this ambient. Seeds of *Celtis santosi* are the only seed recorded in Itaboraí basin (Beurlen and Sommer, 1954).

Study in jaws of *Carodnia*, placed this species close to aquatic or semi-aquatic mammals in morphometric analysis (Abranches et al. 2012, *in prep.*), suggesting that the mandibular morphology could be related to this habitat. In addition to, *C. vieirai* is described as a species with large body size and robust forelimbs, larger than its hindlimbs (Bergqvist and Metello, 2011) leads us to believe that this mammal could be selected to a water habitat. As do hippos (Cerling, et al. 2008), *C. vieirai* would be adapted to semi-aquatic habitat feeding on terrestrial vegetation like the Itaboraí plants that is registered for this environment.

Although this results gave a first and important idea of the food habit and of the diet preferences in this species, we must point that only two individuals of *Carodnia vieirai* can produce a partial knowledge of diet, once the microwear registered in the enamel surface is a result of the last days in the diet (Walker, 1978, Solounias et al., 1988; Solounias & Semprebon, 2002) and species that vary their food through different seasons or in response to climatic variation certainly display a great variation in their microwear.

## 5CONCLUSION

Based on the microwear and in the vegetation registered in Itaboraí Basin, it is possible to assure that the microwear registered in *Carodnia vieirai* was produced by abrasive vegetation such as Poaceae, Thyphaceae and Arecaceae. Pits pattern are probably be attributed to soft food and hard parts of vegetables are less common in its diet. This species would feed mainly leaves, but in a higher substrate not too close to the ground.

The quantitative (Fig 6) and qualitative (scars features) difference observed into microwear of *C. vieirai* and other mammals with known feed habitat pointed this mammal into a uncommon diet, probably consequence of a set of factors like its peculiar characteristics and a singular climate and environment. Name it browser, mixed feeder or grazer would be a error caused by the simplism.

Once the oldest dental microwear studied comes from Eocene (Koenigswald, 2011) a dental microwear study of *C. vieirai* offers, not only a better understanding of its diet can be useful in understanding the Paleogene of South-America.

## Acknowledgements

We tank to Rodrigo da Rocha Machado and Rita Cassab (Departamento Nacional de Produção Mineral - DNPM) for kindly lending the fossil here studied. This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

## 6 REFERENCES

- Abranches, C.T.S.; Garcia, M.J.; Bergqvist, L.P.B.; Aquino, B. 2011. Novos achados palinológicos na Bacia de Itaboraí e sua contribuição para o entendimento da dieta de alguns mamíferos paleocênicos. In: XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2011, Natal. Atas. V. 1. p. 330-332.
- Abranches, C.T.S; Bergqvist, L.P.; Cordeiro-Estrela, P. Mandible evolution of extant mammalian ungulates shed lights on an enigmatic paleogene fossil, *Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata). *In prep.*
- Alves, B.A. 2012. Estudo do desgaste de notoungulados (Mammalia) da Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro (Itaboraiense). Programa de Pós-Graduação em Geologia, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 95p. Dissertação (Mestrado em Geologia).
- Avilla, L.S., Abrantes, E.A.L., Souza, A.F., Souza-Cruz, F., Alves-Leite, M. & Ferreira da Silva, M.A. 2007. Biomechanical análisis of the mastigatory apparatus of *Tetragonostylops apthomasi* Price and Paula Couto, 1950 (Mammalia, Astrapotheria) and its paleoecological implications. *Paleontologia: Cenários da Vida*. Rio de Janeiro: Interciência. P.777-783.
- Axmacher H., Hofmann R.R. 1988. Morphological characteristics of the masseter muscle of 22 ruminant species. *Journal of Zoology (Lond)* 215:463-473.
- Baker, G.; Jones, L.H.P. & Wardrop, I.D. 1959. Cause of wear in sheep's teeth. *Nature* 184, 1583–1584.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, *Tardigrada*): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45:175–196
- Benton, M.J. 2005. *Vertebrate Paleontology*. Oxford Blrackwell Science. 3 ed. 455p.
- Bergqvist, L. P.; Medeiros, R. J. C.; Avilla, L. S.; Porpino, K. O.; Bastos, A. C. F.; Nunes, M. C. S. ; Azevedo, R. P. F. ; Gil, B. B. ; Abrantes, E. A. L. 2006. Adição ao conhecimento da morfologia crânio-esquelética de *Carodnia vieirai* (Mammalia: Xenungulata). In: XXII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, 2006, San Juan. Libro de Resúmenes. 1: 9-9.

- Bergqvist, L.P.; Ribeiro, A.M. 1998. A paleomastofauna das bacias eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das bacias de Itaboraí e Taubaté. Buenos Aires: Asociacion Paleontológica Argentina, Volume Especial, 5: 19-34.
- Bergqvist, L.P., Metello, T.M. 2011. Body mass estimates of fossil ungulates of Itaboraí basin, Brazil. *Ameghiniana suplemento 2011- Resúmenes* 48(4): r142.
- Beurlen, K. e Sommer, F.W. 1954. Restos vegetais fósseis e tectônica da Bacia calcárea de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, 149: 1-27.
- BEURLEN, K.; SOMMER, F. W. 1954. Restos vegetais fósseis e tectônica da Bacia calcárea de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, n. 149, p. 1-27.
- Billet, G., Blondel, C., de Muizon, C., 2009. Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274, 114–124.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York: Freeman and Company. pp 1-698.
- Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F. 2011. An Approach to the Biomechanics of the Masticatory Apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): Moment Arm Estimation Based on 3D Landmarks. *Journal of Mammal Evolution* 19: 9-25.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., Hart, J.A., Kaleme, P., Klinge, H., Leakey, M.G., Levin, N.E., Lewison, R.L., Passey, B.H. 2008. Stable isotope ecology of the common hippopotamus. *Journal of Zoology* 276: 204–212.
- Cifelli, R.L. 1993. The phylogeny of the native South American Ungulates. *In: ZALAY, F. S.; NOVACEK, M.J. e McKENNA, M.C. (eds.). Mammal Phylogeny – Placentals*. New York: Springer-Verlag, p. 195-216.
- Clementz, M.T.; Hoppe, K.A., Koch, P.L. 2003. A paleoecological paradox: the habitat and dietary preferences of the extinct tethythere *Desmostylus*, inferred from stable isotope analysis. *Paleobiology*, 29(4), 2003, pp. 506–519
- Fortelius, M. 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180:1-76.
- Fox, D.L.; Fisher, D.C. 2004. Dietary reconstruction of Miocene Gomphotherium (Mammalia, Proboscidea) from the Great Plains region, USA, based on the carbon isotope composition of tusk and molar enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 206: 311– 335.
- Galbany, J., Estebananz, F.; Martiñez, L.M., Romero, A.; de Juan, J.A.; Turbó N, D.; Rez, A.P.R. 2006. Comparative Analysis of Dental Enamel Polyvinylsiloxane Impression and Polyurethane Casting Methods for SEM Research. *Microscopy Research and Technique* 69:246–252.
- Gelfo, J. N.; López, G. M. e Bond, M. 2008. A new Xenungulata (Mammalia) from the Paleocene of Patagônia, Argentina. *Journal of Paleontology*. 82(2), p. 329-335.



- Godfrey, L.F.; Semprebon, G.M.; Jungers, W.L.; Sutherland, M.R.; Simons, E.L.; Solounias, N. 2004. Dental use wear in extinct lemurs: evidence of diet and niche differentiation. *Journal of Human Evolution* 47:145-169.
- Goillot, C., Blondel, C. & Peigné, S. 2009. Relationships between dental microwear and diet in Carnivora (Mammalia) – Implications for the reconstruction of the diet of extinct taxa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271: 13–23.
- Gordon, K.D., 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 59, 195–215.
- Herring, S.W., Rafferty, K.L., Liu, Z.J., Marshall, C.D. 2001. Jaw muscles and the skull in mammals: the biomechanics of mastication. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A, Molecular & Integrative Physiology* 131(1): 207–19.
- Joly, A.B. 1979. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. 5. ed. São Paulo: Ed. Nacional. 777p.
- Kaiser., T.M., Solounias, N. 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas* 25:321-345.
- Kellog, E.A. 2001. Evolutionary History of the Grasses. *Plant Physiology*,125:1198-1205.
- King, T., Andrews, P., Boz, B. 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 108, 359–373.
- Koenigswald, W.V., Holbrook, L.T., Rose, K.D. 2011. Diversity and Evolution of Hunter-Schreger Band Configuration in Tooth Enamel of Perissodactyl Mammals. *Acta Palaeontologica Pol.* 56 (1): 11–32.
- Lima, R.M. and Cunha, F.L.S. 1986. Análise palinológica de um nível linhítico da Bacia de São José de Itaboraí, terciário do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 58(4): 579-588.
- Line, S.P. & Bergqvist, L.P. 2005. Enamel structure of Paleocene mammals of the São José de Itaboraí basin, Brazil. “Condylarthra”, Litpterna, Notoungulata, Xenungulata and Astrapotheria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4): 924-928.
- Lu, H. & Liu, K. 2003. Morphological variations of lobate phytoliths from grasses in China and Southeastern USA. *Diversity and Distributions* 9(1): 73-87.
- MacFadden, B.J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 33–59.
- MacFadden, B.J. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research* 64: 113-124.
- MacFadden, B.J., Shockey 1997. Origin and evolution of the grazing guild in NewWorld terrestrial mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 481–486.
- Mainland, I., 2003. Dental microwear in grazing and browsing Gotland sheep (*Ovis aries*) and its implications for dietary reconstruction. *Journal of Archaeological Science* 30, 1513–1527.

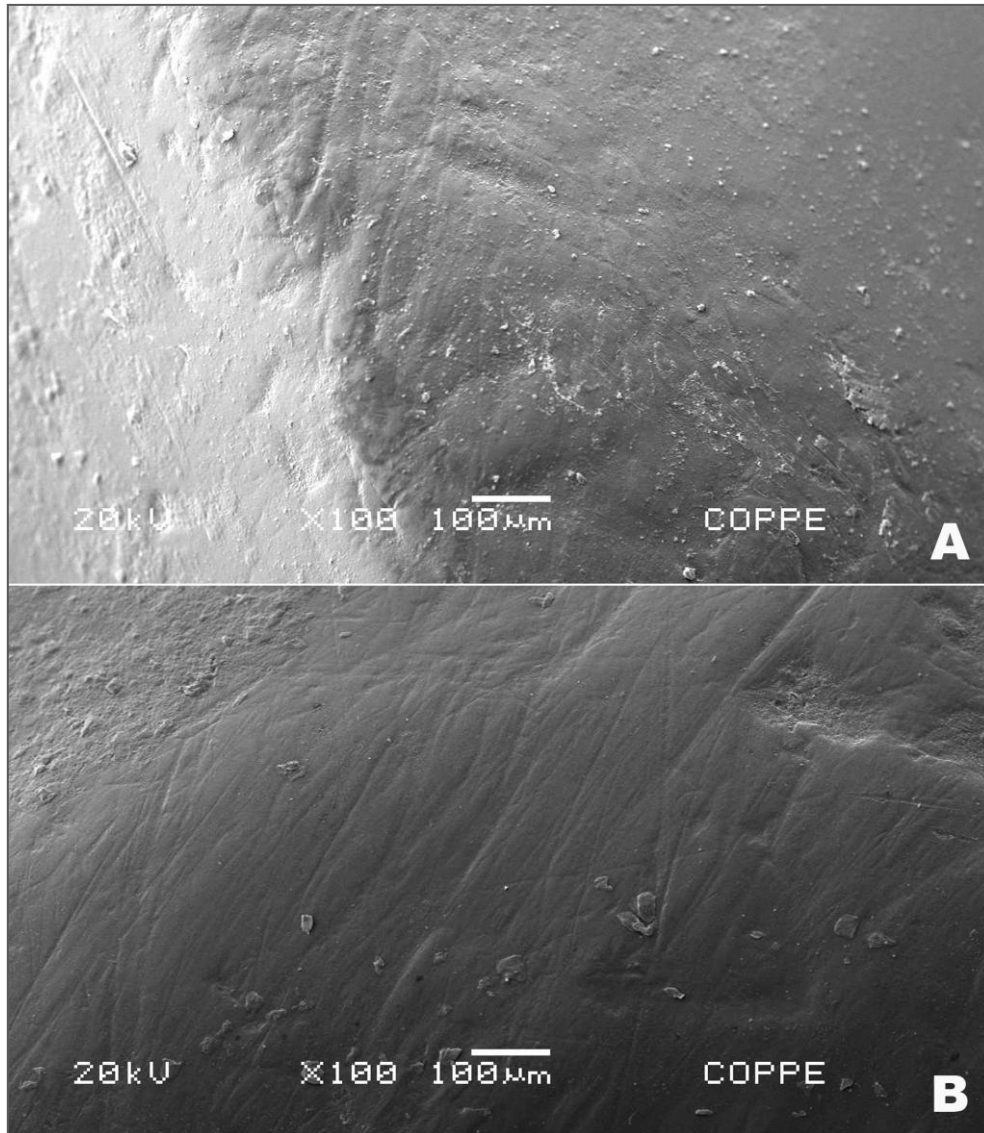
- Mainland, I.L., 1998. Dental microwear and diet in domestic sheep (*Ovis aries*) and goats (*Capra hircus*): Distinguishing grazing and fodder-fed Ovicaprids using a quantitative analytical approach. *J. Archaeol. Sci.* 25, 1259-1271.
- Maynard-Smith, J. & Savage, R.J.G. 1959. The mechanics of mammalian jaws. *School Science Review*, 141: 289-301.
- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L., Heintz, E., 2004b. The late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207, 143–163.
- Merceron, G., de Bonis, L., Viriot, L., Blondel, C., 2005. Dental microwear of fossil bovid from northern Greece: paleoenvironmental conditions in the eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217, 173–185.
- Merceron, G., Ungar, P.S. 2005. Dental microwear and palaeoecology of bovids from the early Pliocene of Langebaanweg, Western Cape province, South Africa. *S Afr J Sci* 101:365–370
- Merceron, G., Viriot, L., Blondel, C., 2004a. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus*, L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research* 53, 125–132.
- Organ, J.M.; Ruff, C.B; Teaford, M.F. Nisbett, R.A. 2005. Do Mandibular Cross-Sectional Properties and dental microwear give similar dietary signals? *American Journal of physical anthropology.* 130: 501-507.
- Palmqvist, P.; Grocke, D.R.; Arribas, A.; Fariña, R.A. 2003. Paleocological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical (d13C, d15N, d18O, Sr: Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29(2), 2003, pp. 205–229.
- Paula-Couto, C. 1952. Fóssil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrpotheria. *Bullein of the American Museum of Natura History.* 99(6): 359-394.
- Paula-Couto, C. 1970. Novo notoungulado no Riochiquense de Itaboraí. Iheringia, *Geologia*, 3:77-86. Perez-Barberia and Gordon, 1999
- Riccomini, C., Rodrigues-Francisco, B.H. 1992. Idade potássio-argônio do derrame de ankaramito da Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil: implicações tectônicas. Boletim de resumos do 378º Congresso Brasileiro de Geologia, vol. 2. Sociedade Brasileira de Geologia, São Paulo, Brasil, pp. 469–470.
- Rivals, F.; Deniaux, B. 2003. Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antique*) of mid-Pleistocene age, Caune de Arago cave, Eastern Pyrenees, France. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 193: 443-455.
- Rivals, R.; Solounias, N.; Schaller, G.B. 2011. Diet of Mongolian gazelles and Tibetan antelopes from steppe habitats using premaxillary shape, tooth mesowear and microwear analyses. *Mammalian Biology* 76: 358–364
- Sant'anna, L.G. Riccomini, C., Rodrigues-Francisco, B.H., Sial, A.N. 2004. The Paleocene travertine system of the Itaboraí basin, Southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 18 (2004) 11–25.

- Schubert, B.W., Ungar, P.S., Sponheimer, M., Reed, K.E. 2006. Microwear evidence for Plio-Pleistocene bovid diets from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241: 301-319.
- Semprebon, G., Janis, C., Solounias, N. 2004. The diets of the Dromomerycidae (Mammalia : Artiodactyla) and their response to miocene vegetational change. *J Vertebr Paleontol* 24:427-444.
- Semprebon, G., Janis, C., Solounias, N. 2004. The diets of the Dromomerycidae (Mammalia : Artiodactyla) and their response to Miocene vegetational change. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:427-444.
- Shockey, B.J. 1997. Two new notoungulates (family Notohippidae) from the Salla Beds of Bolivia (Deseadan: late Oligocene): systematics and functional morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17:584-599.
- Simpson, G.G. 1935. Descriptions of the oldest known South American mammals from the Rio Chico formatio American Museum Novitates, 793: 1-25.
- Smith, K.K. & Redford, K.H. 1989. The anatomy and function of the feeding apparatus in two armadillos (Dasypoda): anatomy is not destiny. *Journal of Zoology, Lond.*, 222:27-47.
- Solounias, N & Hayek, L.A.C. 1993. New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology* 229: 421-445.
- Solounias, N., Moelleken, S.M.C., 1992. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia, Ruminantia): one of the oldest known bovids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12, 113–121.
- Solounias, N., Semprebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366, 1–49.
- Solounias, N., Teaford, M.F., Walker, A., 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14, 287–300.
- Solounias, N., Teaford, M.F., Walker, A., 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14, 287–300.
- Souto, P. R. F.; Avilla, L.S. 2005. Feeding habits of *Carodnia vierai* Paula Couto, 1952 (mammalia:Xenungulata). In: 2º Congresso Latino Americano de Paleontologia de Vertebrados, 2005, Rio de Janeiro. Boletim de Resumos. p. 254-255.
- Teaford, M.F. 1991. Dental microwear: What can it tell us about diet and dental function. *In.*: Kelley, M.A. & Larsen, C.S. (eds.), *Advances in Dental Anthropology*. New York: Wiley-Liss, p. 341-356.
- Teaford, M.F. 1994. Dental microwear and dental function. *Evolutionary Anthropology* 3:17-30.
- Teaford, M.F.; Maas, M.C.; Simons, E.L. 1996. Dental microwear and microstructure in early oligocene primates from the fayum, egypt: implications for diet. *American Journal of Physical Anthropology* 101:527-543.

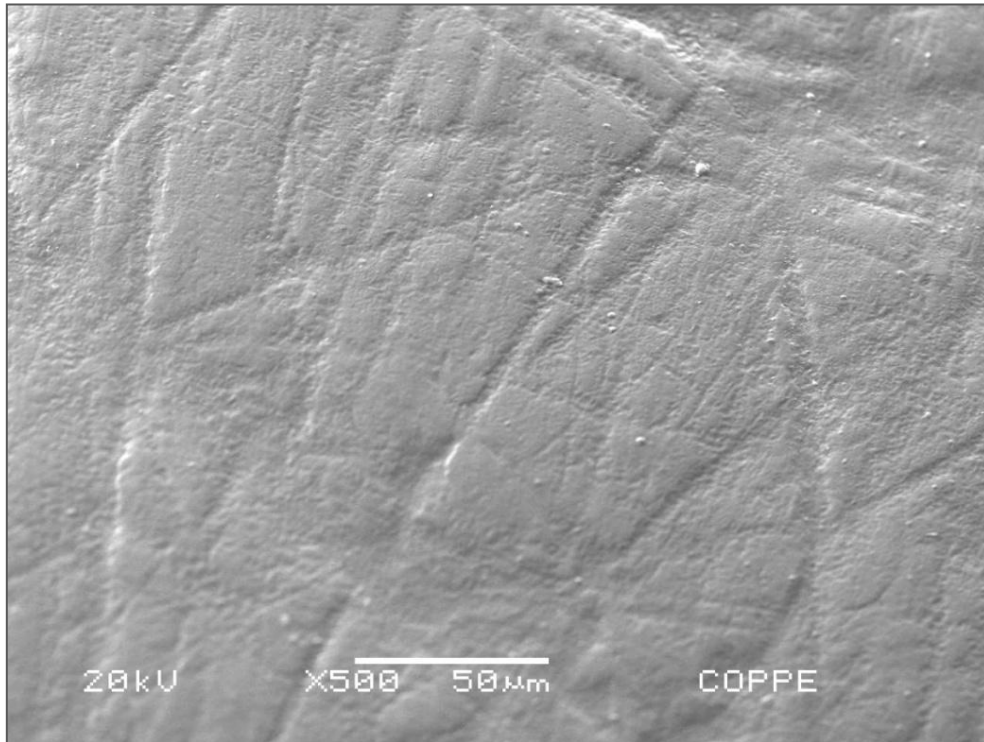
- Townsend, K.E.B. & Croft, D.A. 2008. Diet of notoungulates from the Santa Cruz formation, Argentina: new evidence from enamel microwear. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 28(1): 217-230.
- Turnbull, W.D. 1970. Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geology* 18, 149-356.
- Ungar, P.S., 2001. Microware software, Version 4.0. A semiautomated image analysis system for the quantification of dental microwear. Fayetteville, AR (unpublished).
- Ungar, P.S., Merceron, G., Scott, R.S., 2007. Dental microwear texture analysis of varswater bovids and Early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution* 14, 163–181.
- Ungar, P.S., Teaford, M.F., Glander, K.E., Pastor, R.F., 1995. Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates. *American Journal of Physical Anthropology* 97, 93–99.
- Ungar, P.S.; Teaford, M.F. 1996. Preliminary examination of non-occlusal dental microwear in anthropoids: implications for the study of fossil primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 100:101–113.
- Vizcaíno, S.F.; Bargo, M.S. 1998. The masticatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera. *Paleobiology and evolution*. *Paleobiology*, 24, 371-383.
- Walker, A.; Hoeck, H.N.; Perez, L. 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201, 908–910.
- Williams, S.H., Stover, K.K., Davis, J.S., Montuelle, S.J. 2011. Mandibular corpus bone strains during mastication in goats (*Capra hircus*): A comparison of ingestive and rumination chewing. *Archives of Oral Biology* 56: 960-971.



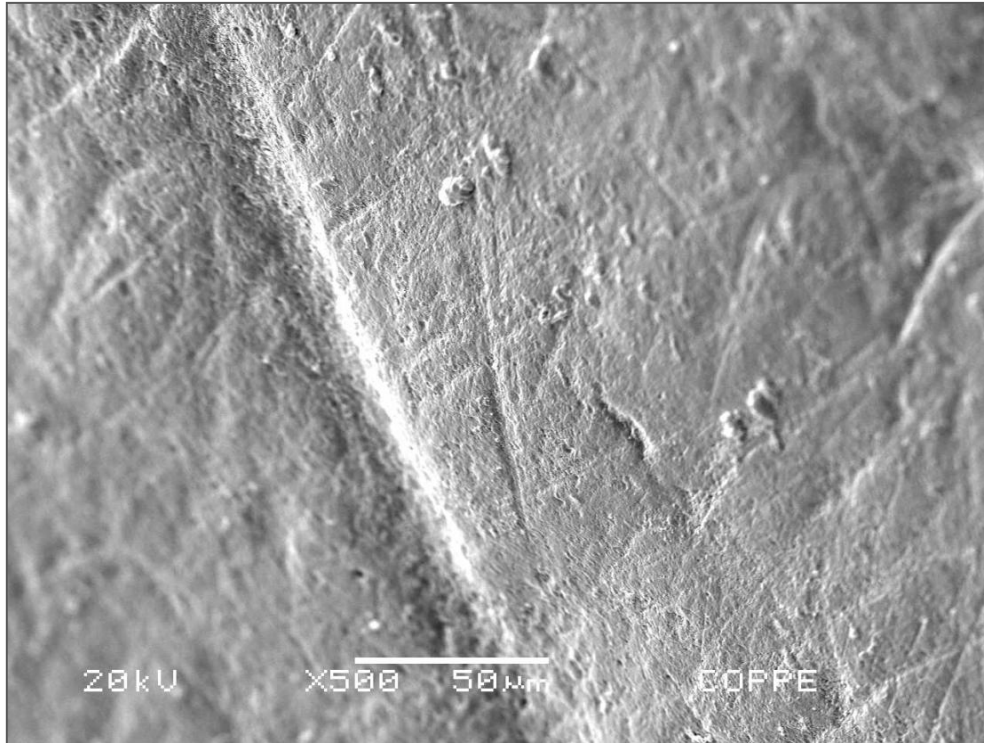
*Figure 1 Occlusal face of left M2 and M3 (enamel crest of the paracone, which is the area studied, is indicated by an arrow and) and lateral view of mandible (DGM 333-M).*



**Figure 2** Enamel surface of tooth in *Carodnia vieirai*. (A).localization of the right paracone of M2 (specimen DGM 334-M). (B) Enamel surface showing scratches and gouges (M2, left, DGM 335-M).

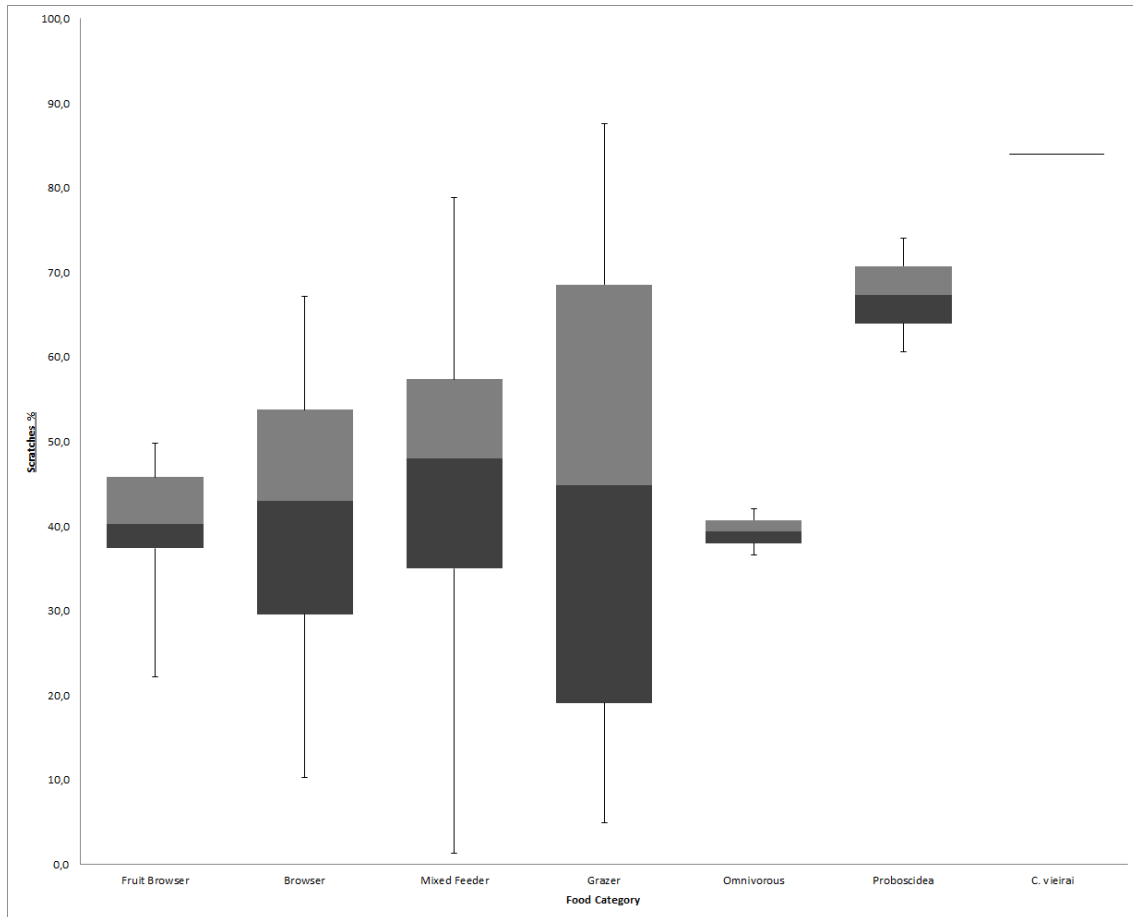


**Figure 3** Microwear on *Carodnia vieirai* tooth showing pits fine and cross scratches (M1, left, specimen DGM 335-M).

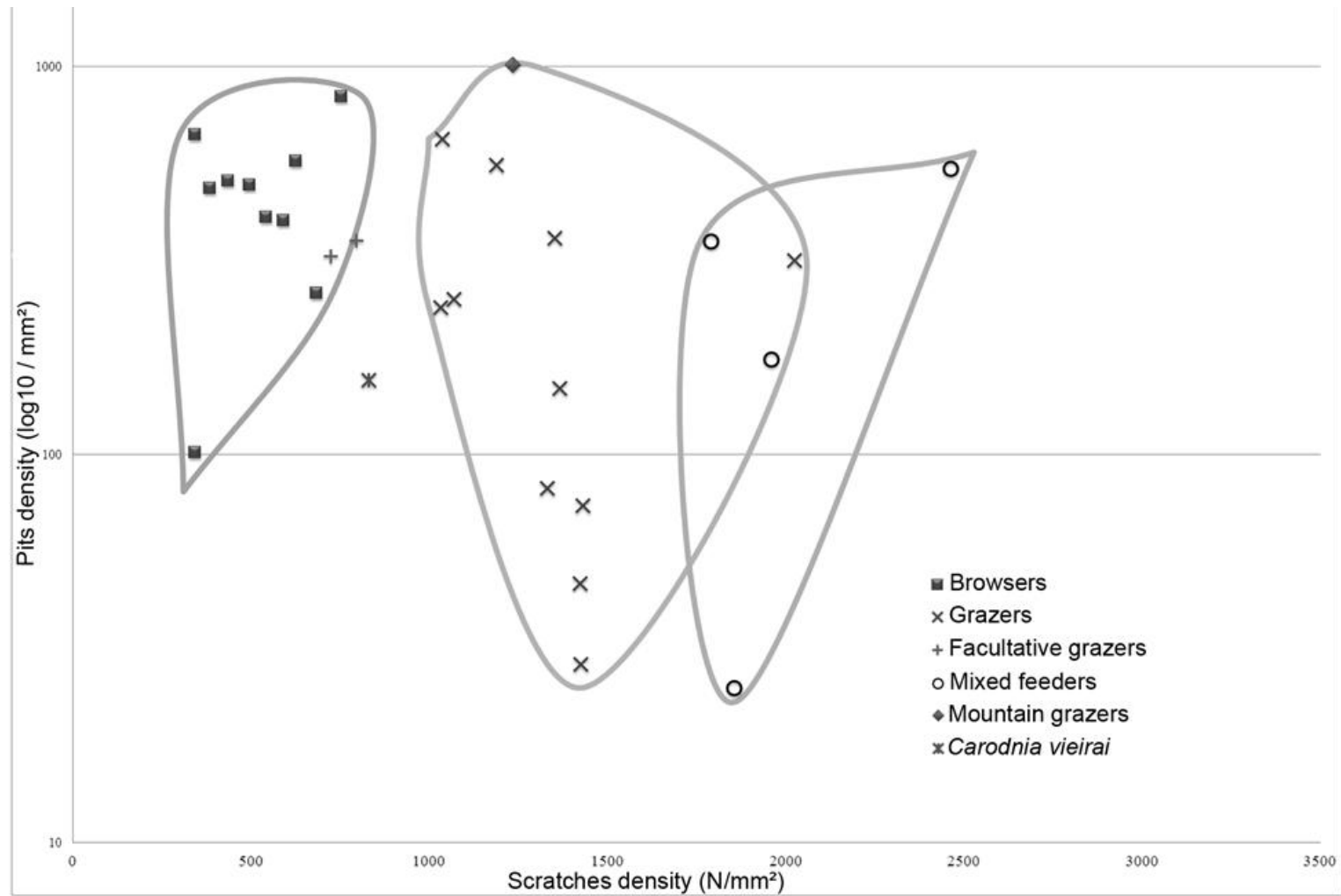


**Figure 4** Microwear on *Carodnia vieirai* tooth showing pits, scratches and coarse scratche (m 1; right, specimen DGM 333-M).





**Figure 5** Comparing the distribution of relative scratches frequency (%) per average for the fruit browser (BF), browser (B), mixed feeder (MF), grazer (G), Omnivorous (O), Proboscídeos (ELE) and *Carodnia vieirai* (data from Solounias & Semprebon (2002), Rivals & Deniaux (2003); in supplementary material, Appendix 1)



**Figure 6** Relationship of scratch and pit densities among several extant species (data from Rivals and Deniaux (1993); in supplementary material, Appendix 2) and *Carodnia vieirai*.

**Table 1** Summary of the microwear data of *Carodnia vieirai*.

Specimen	Scratches					Pits				Pits Perimeter (2:1)			Pits Perimeter (4:1)		
	<i>N</i>	Mean (n)	S.D.	S.E.M.	Density ( <i>N/mm</i> <sup>2</sup> )	Mean (n)	S.D.	S.E.M.	Density ( <i>N/mm</i> <sup>2</sup> )	Mean	S.D.	S.E.M.	Mean	S.D.	S.E.M.
DGM 333-M	5	105,1	52,9	5,12	888,6	14,6	2,9	0,7	107	20,3	21,7	6,27	26,9	14,9	6,9
DGM 334/335-M	7	92,6	14,3	1,5	928,1	17,6	4,0	0,9	173,3	12,6	8,6	2,2	19,7	6,6	2,2
<i>Final average</i>	12	98,2	33,6	3,3	849,3	16,1	3,3	8,8	140,2	16,49	15,1	4,2	23,3	10,8	4,5
										6 (n)			2 (n)		

Abbreviations: S.D., *standard deviation*.; S.E.M., *Standard Error of Mean*.

**Table 2** Statistical summary data over microwear measurements (*ANOVA test*)

Effect	Sum of Squares	df	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Pits</i>	1.363	1	11.379	0.3120
<i>Scratches</i>	0.25342	1	0.2226	0.6506

### Supplementary Material

Appendix A List of species and references used in comparative analysis (Fig. 5).

<i>Species</i>	<b>Aver pits</b>	<b>Aver scratches</b>	<b>%pi ts</b>	<b>%scratc hes</b>	<b>Food Category</b>	<b>Author</b>
<i>Cephalophus niger</i>	33,0	9,4	77,8	22,2	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Tapirus terrestris</i>	27,7	17,2	61,7	38,3	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Cephalophus dorsalis</i>	39,0	19,6	66,6	33,4	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Cephalophus silvicultor</i>	20,0	19,8	50,2	49,8	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Okapia johnstoni</i>	34,6	20,7	62,6	37,4	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Tragulid sp</i>	30,0	22,1	57,6	42,4	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Moschus moschiferus</i>	37,0	25,0	59,7	40,3	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Tapirus bairdii</i>	27,9	25,1	52,6	47,4	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Cephalophus natalensis</i>	32,0	27,0	54,2	45,8	BF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Boocercus euricerus</i>	6,8	5,1	56,9	43,1	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Tragelaphus imberbis</i>	16,8	7,1	70,4	29,6	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Giraffa camelopardalis</i>	5,0	8,7	36,6	63,4	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Camelus bactrianus</i>	79,8	9,2	89,7	10,3	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Alces alces</i>	27,2	10,0	73,1	26,9	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Litocranius walleri</i>	27,1	11,8	69,8	30,2	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Tragelaphus istrepcerus</i>	20,1	12,6	61,5	38,5	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Camelus dromedarius</i>	54,1	13,9	79,5	20,5	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Diceros bicornis</i>	8,5	14,3	37,3	62,7	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Antilocapra americana</i>	25,2	15,5	61,9	38,1	B	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Alces Alces</i>	520,0	1064,0	67,2	32,8	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Litocranius walleri</i>	342,0	668,0	66,1	33,9	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Cephalophus dorsalis</i>	626,0	569,0	47,6	52,4	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Boocercus</i>	384,0	485,0	55,8	44,2	B	Rivals & Deniaux

<i>euryceros</i>						(2003)
<i>Tragelaphus imbebiis</i>	436,0	507,0	53,8	46,2	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Cephalophus niger</i>	497,0	495,0	49,9	50,1	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	542,0	408,0	42,9	57,1	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Okapia johstoni</i>	592,0	401,0	40,4	59,6	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Cephalophus silvicolus</i>	683,0	260,0	27,6	72,4	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Giraffa camelopardalis</i>	342,0	101,0	22,8	77,2	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Browsing ruminants</i>	754,0	833,0	52,5	47,5	B	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Connochaetes taurinus</i>	4,9	20,6	19,3	80,7	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Equus burchelli</i>	11,5	21,7	34,7	65,3	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Hippotragus niger</i>	5,9	22,7	20,6	79,4	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Bison bison</i>	3,5	24,8	12,5	87,5	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Tetracerus quadricornis</i>	22,3	25,8	46,4	53,6	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Equus grevyi</i>	7,9	26,1	23,2	76,8	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	17,4	27,8	38,5	61,5	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	13,6	29,6	31,5	68,5	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Cervus duvauceli</i>	15,8	30,5	34,1	65,9	G	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	1037,0	651,0	38,6	61,4	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Connochaetes taurinus</i>	1069,0	252,0	19,1	80,9	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Tetracerus quadricornis</i>	1032,0	240,0	18,9	81,1	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Bison bison</i>	1351,0	361,0	21,1	78,9	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Hippotragus niger</i>	1366,0	148,0	9,8	90,2	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Axis Axis</i>	1332,0	82,0	5,8	94,2	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Cervus duvauceli</i>	1431,0	74,0	4,9	95,1	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Ovis aries</i>	278,0	1032,0	78,8	21,2	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Grazing ruminants</i>	2024,0	317,0	13,5	86,5	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Ovis canadensis</i>	1235,0	1005,0	44,9	55,1	G	Rivals & Deniaux

						(2003)
<i>Ourebia ourebia</i>	723,0	324,0	30,9	69,1	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Syncerus caffer</i>	795,0	356,0	30,9	69,1	G	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Taurotragus oryx</i>	39,8	12,2	76,5	23,5	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Budorcas taxicolor</i>	8,0	13,7	36,7	63,3	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Gazella granti</i>	20,5	14,8	58,1	41,9	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Tragelaphus scriptus</i>	19,1	15,9	54,6	45,4	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Lama vicugna</i>	30,4	16,2	65,2	34,8	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Ovis canadensis</i>	13,2	16,7	44,2	55,8	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Lama glama</i>	4,9	18,4	21,1	78,9	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Gazella thomsoni</i>	24,1	18,6	56,4	43,6	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Capricornis sumatraensis</i>	40,1	21,7	64,9	35,1	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Boselaphus tragocamelus</i>	23,6	25,7	47,9	52,1	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Axis axis</i>	13,6	28,3	32,4	67,6	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Muntiacus muntjak</i>	20,5	19,0	51,9	48,1	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Cervus unicolor</i>	21,3	26,3	44,7	55,3	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Ovibos moschatus</i>	28,5	29,7	48,9	51,1	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Cervus canadensis</i>	18,6	30,6	37,8	62,2	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Capra ibex</i>	7,6	25,2	23,1	76,9	MF	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Boselaphus tragocamelus</i>	2463,0	545,0	18,1	81,9	MF	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Capra ibex</i>	1790,0	354,0	16,5	83,5	MF	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Cervus canadensis</i>	190,0	176,0	48,1	51,9	MF	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Cervus unicolor</i>	1856,0	25,0	1,3	98,7	MF	Rivals & Deniaux (2003)
<i>Hylochoerus mainerdjag</i>	23,3	17,0	57,8	42,2	O	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Potamorchoerus porcus</i>	34,8	20,1	63,3	36,7	O	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Loxodonta africana</i>	15,9	24,5	39,4	60,6	P	Solounias & Semprebon (2002)
<i>Elephas maximus</i>	9,9	28,1	25,9	74,1	P	Solounias & Semprebon

---

						(2002)
<i>Carodnia vieirai</i>	9,3	49,2	15,9	84,1	I	This Study

---

## ANEXO 2

**MANDIBLE EVOLUTION OF EXTANT MAMMALIAN UNGULATES SHED LIGHTS ON AN ENIGMATIC PALEOGENE FOSSIL, *CARODNIA VIEIRAI* (MAMMALIA: XENUNGULATA)**

CARLA T S ABRANCHES<sup>1</sup>, LÍLIAN P. BERGQVIST<sup>1</sup> & PEDRO CORDEIRO-ESTRELA<sup>2</sup>

1. *Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, UFRJ, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Ilha do Fundão, 21941-901, Rio de Janeiro, RJ, Brasil; E-mail: abranches.cts@gmail.com; bergqvist@geologia.ufrj.br.*
2. *Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, IOC, Fiocruz. Email: pedrocometa@gmail.com*

(A ser submetido)



## ABSTRACT

*Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952 is one of the largest mammals discovered in the South American Paleogene. Its fossil collected in the São José de Itaboraí Basin (Itaboraiense), have their own characteristics, as the presence of incisors cisel shaped, large and sharp canine teeth and bilofodontes remaining teeth. The aim of this study is to analyze the mandibular morphology of *Carodnia vieirai* within extant ungulate mammal diversity to infer its feeding habits, mechanical properties and to detect any phylogenetic signal that might shed light on its evolution. Geometric morphometric analyses was carried based in 19 anatomical landmarks, measured in 295 mandibles belonging to fourteen families, 33 genera and 39 extant species (Cetartiodactyla, Perissodactyla, order Sirenia and the species *C. vieirai*). Following removal of size, forms variables were analyzed by multivariate statistical methods and comparative phylogenetic methods. The principal component analysis, allowed us to quantify patterns resulting of the evolutionary history of these taxa as well as phylogenetic distance between families, functional patterns related to different food habits, and common and extreme forms within its total variation. *Carodnia vieirai* confirmed its distant evolutionary lineage from extant mammals. The feeding habits have a significant effect on the shape of the mandible, but the proportion of the explained variance is smaller than that explained by family. In this projection, the mammals are grouped into different feed habitat, and *Carodnia* grouped with browsers. The phylogeny has a significant effect on the shape of the mandible according different tests (I of Moran, Abouheif test, autoregressive model of Cheverud, Grafen methods from 1989 and Diniz-Filho *et al.*1998). After the phylogenetic autocorrelation removal, *Carodnia* not so far showed a so extreme shape. Instead of this, the Equidae, Camelidae, Cervidae and Moschidae were the most morphologically distinct.

Keywords: Xenungulata, Paleocene, Mandible, Geometric Morphometric.

## 1 INTRODUCTION

Mammals are a surprising group, despite their median species diversity when compared to other vertebrate taxa. This group displays a large diversity of forms, ecologies, life histories and behaviors. Their extreme morphological diversity, for example, size range, teeth design, skull and limb structure have most likely evolved as adaptations to climb, run, swim, fly and to prey or process a wide range of food types (Price et al., 2012; Janis, 2008; Luo, 2007). As a consequence they have colonized all continents and ecological niches, from the underground to the air including the most inhospitable environments on earth (Shipper, 2008, Springer, 2011).

The understanding of the processes that drove mammalian diversification has produced a rich literature. In recent years some researchers have integrated new ecological, evolutionary and spatial datasets aiming to discuss the macroecological and macroevolutionary processes in mammal biodiversity patterns (Purvis et al., 2011; Springer et al., 2011; Kisel et al, 2011, Davies et al., 2011; Jones, 2011). However, efforts to understand mammalian biodiversity have been hampered by the lack of data, for example, of global datasets on species' distributions, life histories, ecologies and evolutionary histories as well as important gaps in fossil record (Janis, 2011, Luo, 2007). In this sense, new fossil data are extremely important because they can provide information on past diversity and on evolutionary processes of this group.

In South America, a peculiar group of mammals - the native South-American ungulates - radiated into a great diversity in species, forms, sizes and habitats during the Paleogene (23.03 - 66 Myr ago). Notoungulata and Litopterna have become quite diverse throughout the Paleogene and are recorded until Pleistocene (0.01-2.58 Myr ago). Pyrotheria, Astrapotheria and Xenungulata are registered only in Paleogene, being that Xenungulata disappeared from records in Early Eocene (Benton, 2005, Gelfo, 2008). Among this group, notoungulates, with 14 families (more than 150 genera) were the most diverse and successful ungulates that lived in many of the ecological niches occupied by artiodactyls and perissodactyls on the northern continents (Rose, 2006). Litopterna, Astrapotheria, Pyrotheria and Xenungulata add at least nine families and thus seem to be convergent with forms in Africa and North America (Cifelli, 1993). For this reason their paleobiology is of great interest for inferring paleoenvironmental hypotheses/reconstructions.

One of the most distinct native ungulates discovered is *Carodnia vieirai* Paula Couto, 1952, recorded in Itaboraí basin, Brazil. This taxon is the largest mammal of the Upper Paleocene (Itaboraian) of South America bearing approximately the same size of a tapir, but more robust, with noticeably larger forelimbs than hindlimbs (Bergqvist and Metello, 2011; Paula-Couto, 1952). It differs markedly from other native ungulates by its chisel-shaped incisors, large canines and large and sharp bilophodont teeth and is the one of the three species of order Xenungulata [strange ungulate] (Paula-Couto, 1952).

Further along the evolution of mammaliaforms, restructuring of the mandible, which ceased to have in its composition the postdentary bones, allowed the formation of a complex middle ear, crucial to the sensitivity of mammals. Furthermore, the dentary was expanded and, together with teeth was selected during the evolution of mammals in several morphotypes, in ecological diversification, along the Cenozoic mammalian radiation (Rowe, 1996, Luo, 2007). The evolution mandibles of mammals have been extensively studied to distinguish the functional significance of their design. Studies with their mechanics attempted to understand the mechanisms used during foraging and the evolution in different types of feeding into mammals (Maynard Smith and Savage, 1952; Fortelius, 1985; Axmacher and Hofmann, 1988; Smith and Redford, 1990; Perez-Barberia and Gordon, 1999; Herring, et al., 2001; Willians et al., 2011). Some authors applied these concepts to explain patterns of feeding in fossil mammals (Vizcaíno et al., 1998; Avilla et al., 2007; Bargo, 2001; Cassini and Vizcaíno, 2011). In addition, mandibular morphology and its diversity have been focused to explain pattern in mammal evolution (Radinsky, 1985; Vizcaíno et al., 2004; Luo, 2007; Raia et al., 2010).

The aim of this study is to analyze the mandibular morphology of *Carodnia vieirai* within extant ungulate mammal diversity to infer its feeding habits, mechanical properties and to detect any phylogenetic signal that might shed light on its evolution.

## **MATERIAL AND METHODS**

### **Materials**

Two mandibles of *Carodnia vieirai* and 293 mandibles belonging to 42 species, 35 genera, 15 families of extant mammals were examined (Appendix 1). These

comprise several Cetartiodactyla families (Antilocapridae, Bovidae, Camelidae, Cervidae, Giraffidae, Hippopotamidae, Mochidae, Suidae, Tayassuidae and Tragulidae), all Perissodactyla families (Equidae, Tapiridae and Rhinocerotidae) and Trichechidae (Sirenia). The fossil specimens are housed in paleontology collection of Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM). The extant specimens are housed in mammal collections of the Smithsonian National Museum of Natural History (NMNH), Museu Nacional / UFRJ (MN) and Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

### **Geographical location of *Carodnia vieirai***

The fossil material studied was recovered at São José de Itaboraí basin, located 34 km NE of the city of Rio de Janeiro (22°50'20"S, 42°52'30"W). This basin is a small half-graben, 1.5 km long and 0.5 km wide, in the eastern part of the continental rift of southeastern Brazil (CRSB) (Riccomini et al., 1996) filled with carbonate rocks comprising several facies, such as banded travertine and grey limestone, pisoid layers, arborescent travertine and tufa (Sant'Anna et al., 2004). At the eastern and northern borders of the Itaboraí basin, the travertine deposits exhibit karstic features, mainly dissolution channels. The channels were filled with marls and collapse breccias that contained a wide variety of terrestrial fossils, including a very important primitive fossil mammal fauna, of Late Paleocene age – SALMA Itaboraiense (Bergqvist and Ribeiro, 1998) to which *Carodnia vieirai* belongs. The two jaws here studied comes from the same channel.

### **Geometric Morphometrics**

The dataset comprises 19 three-dimensional landmarks (Fig. 1) and was acquired with a Microscribe digitizer (Microscribe 3DX; <http://www.immersion.com>). To minimize error, the specimens were digitized exclusively by one observer two times each. Landmarks include mainly type 2 and type 3 landmarks (Table 1), according Bookstein's typology (Bookstein, 1991). These landmarks were selected to represent the overall shape and of the mandible. Two landmarks are located on the midsagittal plane and the others on the left side.

[Figure 1 here]

## Analysis

The two configurations of landmarks were averaged for each individual. The three-dimensional co-ordinates were transformed using Procrustes Superimposition methods (Dryden and Mardia, 1998). This method eliminates differences between specimens due to size, location and rotation. The size of each specimen was estimated with the centroid size. The shape variables (procrustes superimposition residuals) were then submitted to principal components analysis (PCA) to examine the variation in shape. Specimen locations in PCA space were then explored to look for outliers and clustering among specimens and between families and feeding habits represented for the mandibles. The distinctiveness of *Carodnia* was quantified with mahalanobis distances between genera and visualized with a neighbor-joining tree. Differences in size and shape between families, genera, and feeding habits were tested with a three way nested anova/manova with genera nested within families. Feeding habits were divided into six categories according to various authors (see supplementary Appendix 1). Browsers were defined by species which feed primarily on fruit, dicotyledon foliage, and tree and shrub foliage and grazers by species that eat primarily fresh grass and roughage (but see Hofmann 1989 for a more elaborate division of ruminant digestive strategies). Mixed feeders vary their diet either seasonally or regionally having a diet including a mixture of ligneous plants and grasses (Solounias and Dawson-Saunders, 1988, Rivals, 2007) Omnivores were defined by species that eat both plant and animal matter (Denno and Fagan, 2003). We added the category Aquatic Browser for Manatees since they feed on algae underwater, and an indeterminate category for *Carodnia vieirai*.

## Comparative Methods

A phylogenetic supertree was coded based on Meredith et al. (2011) for the family level structure and Hassanin et al. (2012) for lower taxonomic level within Cetartiodactyla. Branch lengths were equal to divergence time estimates (see below). Incongruences between Meredith et al. (2011) and Hassanin et al. (2012) involve the topology at the base of Cetartiodactyla: Camelidae (Suinamorpha, Cetruminantia) in Meredith et al. (2011) versus Suina (Tylopoda, Cetruminantia) in Hassanin et al. (2012).

We chose Meredith's et al. (2011) topology because of its higher support. In Meredith et al. (2011) Antilocapridae and Giraffidae are monophyletic whereas in Hassanin et al. (2012) Antilocapridae branch off first and Giraffidae are monophyletic with (Cervidae, Moschidae, Bovidae). Since this latter node from a ML analysis is in conflict with the Bayesian analysis we chose to use the topology of Meredith et al. (2011) which was supported with both methods. We used divergence dates from Meredith et al. (2011) for most families except for Pecora onwards because they did not estimate divergence dates below the family level. If we used their divergence dates for Pecora families and then Hassanin's et al. (2012) for subfamilies onwards we got conflicting trees. As nodes from Meredith's et al. study are younger than in Hassanin's et al. paper by 5 to 8 m.y. the composite tree would have descendant nodes older than ancestrals (See supplementary table 2). Instead we used divergence dates from Hassanin et al. (2012) from Pecora onwards. Other divergence dates below the family level followed Steiner et al. (2011) for Perissodactyls, Willerslev et al. (2009) for Rhinos, Norma & Ashley (2000) for tapirs, Steiner et al. (2012) for equids, Gongora & Moran (2005) for Tayassuidae. Tragulidae divergence dates followed Hassanin et al. (2012). Divergence time was unavailable between Moschiola and Tragulus thus, its divergence time was half the branch length for Asiatic Tragulidae (11.45mya). Subfamilial divergence times followed Hassanin et al. (2012) following the mean of the three methods. For divergence within Moschidae we followed Su et al. (1999). The resulting phylogenetic tree (Figure 2) was used in subsequent analysis. Since the phylogenetic position of *Carodnia* is unknown we tested all methods with four topologies: i) polytomy of *Carodnia*, Afrotheria and Laurasitheria ii) *Carodnia* is monophyletic with Afrotheria iii) *Carodnia* is monophyletic with Laurasiatheria iv) *Carodnia* diverges first.

Based on these trees we tested for phylogenetic signal in each principal component using Moran's autocorrelation index (Moran, 1948,1950) with Rolhf's (2002) correction, Abouheif's test (Abouheif 1999) with four different proximity matrices: Abouheif's original matrix proximity calculus, Thioulouse et al. (1995) implementation, patristic distances, the inversed sum of direct descendants of all nodes on the path between the tips, and the inverse number of direct descendants between the tips. Statistical significance of tests was assessed using 10.000 Monte Carlo permutations for each PC. We also tested for phylogenetic effect using an anova on

phylogenetic eigenvector decomposition of the phylogenetic tree (Grafen, 1989; Diniz-Filho et al. 1998) and using an autoregressive model (Cheverud et al. 1985)

All analyses were carried out using the R software version 2.15.1 “Roasted Mashmallows”, using libraries Rmorph (Baylac 2007), ape3.0-5 (Paradis et al. 2004), adephylo1.1-2 (Jombart and Dray 2008), ade4 1.5-0 (Dray and Dufour 2007), phylobase0.6.3 (R Hackaton, 2011), and MASS7.3-7

[Figure 2 here]

## RESULTS

### *Mandibles shape variability*

The first two principal components in the analysis of mandible are displayed in Figure 3. The first principal component (41.99% of explained variance) is positively associated with measurements reflecting gentler jaws, greater angle (over 90 degrees) between rami and body, posterior orientation of the coronoid process, and negatively correlated with larger and higher body and the forward projection of the rami (Fig. 4, B,C). Carodniidae is situated in a portion of morphospace occupied by no other species. Its PC scores however are close to Trichechidae's and Hippopotamidae's in the first principal component. Hippopotamidae and Trichechidae are also displaced negatively at PC 1 as opposed to most Artiodactyla. The second principal component (14.59% of explained variance) is positively correlated with the angular process well projected posteriorly, beyond the mandibular condyle and negatively associated with the posterior skew of rami, the body is higher below the molar row and the angular process forms an angle greater than 90° (Fig. 4C). There is a tendency to cluster species by family along the resultant morphospace of the first two principal components (Fig. 3). Pecora form a condensed cloud and Tragulidae, Suinomorpha, Equidae, other perissodactyls (Tapiridae and Rinocerotidae) more dispersed distributions. Trichechidae and Hippopotamidae however, are overlapping.

[Figure 3 here]

[Figure 4 here]

The third PC (8.09% var.) describes mainly changes in the size and curvature of mandible body (Fig. 4.C). Positive scores are related with to a shorter and curved body, a longer coronoid process shifted backwards while negative scores present mandibles with a longer body and a lower coronoid process. Its combination with 2PC gives a well defined distribution of the specimens in morphospace (Fig. 5) in which two features are evident: 1. there seems to be some factors limiting the distribution of specimens along this cluster, since distribution of shapes becomes increasingly restricted with respect to the 2PC along the 3PC in the positive sense. Therefore negative and positive extreme values on the 2PC axis tend to limit the position of the specimens, restricting them to negative extremes in 3PC; 2. This distribution tends to group individuals based on their feeding habits. Grazers (species that eat more exclusively grasses and tend to specialise on cellulose digestion) tend to occupy the same morphospace with negative scores for 2PC and 3PC. Browsers (species which feed mainly on ligneous plants and specialise on the digestion of cell content) tend to occupy the morphospace with positive scores in 2PC and negative scores in 3PC. Omnivorous species tend to occupy neutral scores in 2PC and can vary over 3PC. Species having a diet including a mixture of ligneous plants and grasses (mixed feeders) are sparsely distributed between grazers and browsers, along 2 and 3 PC axis. *Carodnia vieirai* is placed among browsers type feeders (Fig. 5). Multivariate analyses of variance (Manova) of shape variables detected a significant distinction among feeding habits (Table 1).

[Table 1 here]

[Figure 5 here]

Regarding the families present in the analysis the neighbor-joining tree of Mahalanobis distances of families confirms the distinctiveness of *Carodnia* which is phenetically located between (Trichechidae + Hipopotamidae) and Suidae and distant from Pecora (Fig. 6). The distance between the two specimens measured is substantial, though not larger than the distances visualized between the extremes of several intergroup families observed along the axes (Fig. 3).

Pearson's product moment correlations between PCs and centroid size were significant for PC2 ( $r=-0.18$ ,  $p=0.113$ ), PC4 ( $r=0.13$ ,  $p=0.02$ ), PC6 ( $r=-0.19$ ,  $p=0.0005$ ), PC7 ( $r=-0.44$ ,  $p=0$ ), PC8 ( $r=-0.12$ ,  $p=0.035$ ), PC10 ( $r=-0.13$ ,  $p=0.02$ ) Thus size has a



statistical influence on mandible shape which seems to be distributed among many PCs and until higher number of PCs.

[Figure 6 here]

#### *Phylogenetic effect on mandible shape*

The phylogeny has a significant effect on the shape of the mandible according different tests: I de Moran, teste de Abouheif, Cheverud autorregressive model, Grafen 1989 and Diniz-Filho et al. 1998 method.

Phylogenetic principal component analysis (Jombart et al. 2010) visualized using the first 10 PCs (totaling 88.88% of the variance) explain a strong influence of the phylogeny in distribution of specimens along first PC (Fig. 7). In this component all Ruminantia is positively grouped in opposition to Carodiniidae, Trichechidae, Hippopotamidae and in a lower intensity to Tapiridae, Rinocerotidae, Suimorpha. Equidae and Camelidae present intermediate forms in this component. In the other components phylogeny not seem to have strong influence in the grouping of the specimens.

After removing phylogenetic effect (Fig.8) variation pattern of mandibles presented a extreme divergence only in Equidae in 1PC. *Carodnia vieirai* clumped together with most species, showing contrasting differences in 4PC and 5PC.

[Figure 7 here]

[Figure 8 here]

---

## **DISCUSSION**

Obtained results demonstrate that the jaw is a structure able to reflect aspects related to the evolution of mammals. The study of their morphology, through the landmarks selected, allowed us to quantify patterns resulting from of the evolutionary history of these taxa as well as phylogenetic distance between families, functional patterns related to different food habits, and common and extreme forms within its total variation.

*Mandibular variability and its contribution to the understanding of Carodnia vieirai*

Variation in mandibular morphology through 3D geometric morphometric clearly distinguishes major families of ungulates. Phylogeny and feeding habit contribute significantly to the major variance patterns observed (Fig. 3,5). Although this result was expected, the patterning of variation allows us to extend previous results to the specific investigation of feeding habits and phylogenetic distinctiveness of early south-american ungulates. A long series of studies have built up enough biomechanical and evolutionary understanding about the mandibles of mammals to provide important inferences of feeding habits in extant and fossil species (Maynard Smith and Savage 1952; Herring 1985; Smith and Redford 1990; Avilla et al. 2007; Cassini and Vizcaíno 2011). Moreover the jaws have been useful in explaining not only extant diversity but also processes driving the evolutionary history of mammals that selected their mandibles in relation of the time of divergence of taxa and their geographical position and that experimented different kind of climate, food strategies, and foraging type, like the dental differentiation evidenced from basal forms in different food habit and the development of specialized forms (e.g. hypsodonty). (Radinsky 1985; Raia et al. 2010; Luo 2007).

In the first two principal components (Fig 3) *Carodnia vieirai* occupies a singular location in morphospace. The quantification of its morphological distinctiveness, confirmed by mahalanobis distances (Fig. 6) corroborates classical paleontological studies which imputed this difference to a distant phylogenetical position with respect to extant mammals. These studies suggest that Carodniidae may constitute a collateral, phylogenetic line with other native South-American ungulates and Dinocerattas, emerging from a common ancestral stock which may have been one of the primitive groups of the condylarthran in lower Paleocene or perhaps Cretaceous (Paula-Couto, 1952, Cifelli 1993, Avilla, 2006). The main morphological characteristics that vary in this two principal components (Fig 4A,B,C) attribute to *Carodnia* a robust mandible in contrast, mainly to artiodactys (Fig 3). Deep body, short coronoid process perpendicular to the alveolar plane, and a broad condyle (visualized in PC1), and the lower border convex inferiorly and a broad angular region (visualized in PC2) was described as Carodniidae features (Paula-Couto, 1952) and are really very distinct from several extant mammals. Some of these characteristics are presents in the Paleocenic species, like a strongly and larger size mandible present too in Dinocerata and Astrapotheria and bilophodonty present in Uintatherium (Paula-Couto, 1952, Cifelli,

1993, Avilla, 2006), which we interpret as being probably primitive, but the most observed features go in the direction of an unique characteristics of these mammals that was defined like an “very strange and aberrant form” by Paula-Couto, 1952. Similarity into *Carodnia* and Pyrotheria, Uinthatherium and Astrapotheria (Paula-Couto, 1952, Avilla, 2006) and into *Carodnia* and Afrotheria (Agnolin, 2010) can be tested using this methodology. Thus, the inclusion in our study of fossil specimens and extant species belonging to Afrotheria is fundamental to better define these relationships.

Although distinct from other mammals in first two PC, *Carodnia vieirai* shows similarities with some families in the present study. This is clear when we analyze our specimens in other principal components (Fig 5) or after the phylogenetic autocorrelation removal (Fig. 8). The robustness of body, strong coronoid process and broad condyle are common features between *C. vieirai* and Hippopotamidae and Trichechidae (PC1). These two families, in turn, occupy the same morpho space and are isolated from other mammals, suggesting that their evolution in an aquatic habitat had an influence in their mandibular morphology. In addition to, *C. vieirai* is described as a species with large body size and robust forelimbs, larger than its hindlimbs (Bergqvist and Metello, 2011) leads us to believe that this mammal could be selected to a water habitat.

#### *Shape change, biomechanic and diet*

Second and third PCs (Fig 5) result in a distribution of forms patterned by morphology and biomechanical properties of the mandible related to feeding habits. The resulting triangular shaped cloud establishes a correspondence of each vertex with a determined feeding habit (browser, grazer and omnivorous). But an interesting characteristic of this morpho space is a limited feature that selected specimens along 3PC, forming the triangle. According to forms variation in this space (Fig. 5) and the principle of leverage in which Maynard-Smith and Savage (1952) described the moment of arms, we assume that in these species, the length of body is limited by the higher articular process. In this case a higher coronoid process (typical of herbivores) with a long body would result in loss of strength.

We understand that, as the various parts of mandible structure work together and interdependently, including all this parts in a single qualitative analysis is the best way to quantify the variation that exists among the different diets. Thus, the results here

obtained demonstrate the change of the whole and not for specific structures, as just verified of the literature (Perez-Barbería and Gordon 1999; Raia et al. 2010). The main structures that showed groups of different diets were contemplated by the sets of landmarks (Fig. 1) that verified: A. mandibular body size (PC3), height and inclination (PC2), B. the size of the coronoid process (PC3) and its inclination with respect to tooth row (PC2), C. the shape of the articular process (PC2) and its height with respect to the body of the mandible (PC3), and D. the angle of the jaw (PC2,3).

In this triangle, three extreme forms are represented by equids, tapirs and tayassuids. Equids, as well as grazers, occupied a space that selected mandibles with the largest area of insertion of the masseter and pterygoid in comparison to other jaws in this analysis (Fortelius, 1985; Axmacher and Hofmann, 1988) and with a small inclination of tooth row. These mandibles also tend to present a higher and backwards oriented rami which is related to these biomechanical structure. Its force vectors (figured on fig. 5), illustrates the fundamental importance of the masseter during chewing since this action has its strength verticalized, and the role of temporal (directed dorsally) that hold the condyles back, in preventing the disarticulation when cropping (Maynard Smith and Savage, 1952). Tapirs, as an extreme browser, seem to cluster in shapes that vary from grazers in presenting a less angle of mandible, greater inclination of the body, either narrowest and the coronoid process vertical in relation of tooth row. This characteristics allowed the inclination of the force resultant in masseter, that in set to their bilophodont teeth produce chewing movements that are orthal in this species, rather than the predominantly lateral movement seen in the grazers mentioned. Tapirs are most likely congruent with a dietary strategy involving the consumption of fair quantities of fruits and seeds (Solounias and Semprebon, 2002), which is congruent to its pattern of mandibular morphology and biomechanic. Omnivorous species grouped in other extreme of the morphospace and represent the jaw morphology with an increase in temporals muscles (Fig. 5) and with coronoid process and articular condyle lower, compared to herbivorous measured, as expected for these feed habitat. These animals include in their diet a variety of items, including animal matter (Barreto et al.1997) and for these reason a increase in quickly bite forces (Herring, 1985). Mixed feeder overlap both browsing and grazing realms depending on the relative amount of browse versus grass consumed (Solounias and Semprebon, 2002). For these reasons they are arranged inside the triangle formed by shifting between the grazers and browsers (and reflecting

its tendencies in mandibular morphology) depending on the predominant vegetation in their diet.

Once the skull of *Carodnia vieirai* is not known, the direction in line of muscle action is not possible to be constructed (Vizcaíno and Bargo, 1998). However the position in morphologic space indicates that *C. vieirai* is close to rhinos and tapirs (Fig. 5) in a space occupied exclusively by browsers. This result is in accord to Souto and Avilla (2005) that associated this species to a browser diet based in mandibular and teeth morphology and mainly branch fragments of vegetables registered in coprolites that, according to the authors, belong to *Carodnia vieirai*. Other characteristic that approach this mammal to browsers is the similar teeth morphology among *C. vieirai* and tapirs (Cifeli, 1993). Moreover the great angle and robustness of rami (PC2) and its position, closest to the center of the triangle basis, is an indicative that this mammal possible had a more abrasive diet when compared to Tapiridae and closest to browser rhinocerotids. In addition to this result, arrangement of layers of prisms forming Hunter-Schreger bands (HSB) in enamel with a vertical disposition throughout the formation of dental enamel in *C. vieirai* (Line and Bergqvist 2005) is likely an adaptation for an abrasive diet. Both dental microware studies (Abranches et al., 2012, *in prep.*) and grass cuticle in one of the coprolites associated to this species (Souto, 2007; Souto, “informação do autor”) suggests that *C. vieirai* probably had a browser type diet, but that included C3 grasses and other plants that contained phytoliths in its constitution and for this reason would be more abrasive (Solounias and Semperebon, 2002).

### ***Mandible diversity in extant ungulates. Grazing: are horses the exception?***

The strong phylogeny effect evidenced in mandibles of artiodactyls and perissodactyls (Raia et al, 2010; Perez-Barberia, 1999) was confirmed in the two first principal components (Fig 3; 7), where is evident the higher number of ruminant species clustering and positively dislocated. However, distribution of these, ruminants (Fig 3) displayed a tendency in these mammals to select a lighter and delicate mandible, when compared with other mammals. Although ruminants have a variety of food habitat (grazer, browser and mixed feeders), wide range in size and have been distributed in several habitats (Janis, 1988, 2008; Hofmann, 1989), this characteristics may seems not to be responsible for selects this pattern of mandible. We understand that the digestive

strategy of these mammals (foregut fermenter) may be related to this more delicate structure. Ruminants are known to spend long time feeding or ruminating (Hofmann, 1989) and for this reason, independent of muscular mass involved, a lighter mandible provide to these animals a lower metabolic cost during chewing, as well as their slow fibers and thus musculature that are ideal for endurance and efficiency during sustained activities such as chewing (Suzuki, 1977; Willians, 2011). Other characteristics present in ruminants evidenced in the morpho space was the coronoid process posteriorly moved (deslocamento da ação do temporal) and an articular process, narrowest (Fig 4) that are related a less stronger force in bite. In contrast to ruminants, aquatic mammals were selected in presenting a robust mandible.

Our results also point to a surprising distinction of equine jaw morphology (Fig. 8) compared to all mammals measured. Equidae, just like the other perissodactyls, are hindgut fermenters (Janis, 2008), but among them they are the only extreme grazers. Because of its digestive strategy, this mammals chew their food more than grazing ruminants (Fortelius, 1977; Janis and Fortelius, 1988). During its evolution the equids experience a great diversity of species (Janis, 2008) since a browsing diet to grazing (MacFadden, 1999). The worldwide drying event in the mid-Miocene resulted in a decrease in the diversity of hindgut fermenters while the pecoran ruminants experience a extensive diversification (Janis, 1989). This environment that negatively selected the equidae seems to be related, in extant species, to the extremes morphology of their mandible, once these hindgut herbivores require higher relative amount of grass than ruminants and have a mandible with a long body in consequence of a premolar row teeth (Fig.5), characteristic of these fermenters (Janis and Fortelius, 1988) and a great masseter area, and articular condyle, necessary to chewing C4 grasses. Once, both equidae and grazer ruminant developed hypsodonty, big size, and a similar skull morphology (large muzzle) adapted to a grazer habit we confirm in this work that digestive strategy can be a restrictive factor in select mandibular morphology (Janis, 1995, Raia et al 2010). This mandibular mechanism reflect a quite different pattern into grazers and deserves to be studied more thoroughly.

Different evolutionary histories also seem to be selecting extreme taxa in our analysis, by lead to particular feeding habits (Solounias et al. 1988; Solounias and Moelleken 1993; Janis 1995; Solounias et al. 1995; Pérez-Barberia and Gordon 1999; MacFadden 2000; Williams and Kay 2001; Mendoza et al. 2002; Mendoza and

Palmqvist 2007). Among ruminants, the tragulids are the primitive family (Hassanin et al. 2012). Their divergency dated from Eocene, may have selected these species in small body and adapted to a florest differently from the others ruminants. Although presenting a small body these mammals selected their mandibles in forms relatively robustness compared to pecora (Fig. 3). In 2PC (Fig 8) Camelidae display an extreme form compared with Moshidae. These two families were originated in Miocene, and in addition at their phylogenetic distance they also experimented distinct selective pressure. While mandible from Camelidae were selected in a extreme arid and open environment, Moshidae experienced an wood environmental, feeding in soft vegetation and selecting a great difference in these morphology. However, Suidae and Tayassuidae, that present a distint feed habit (omnivorous) and represent an extreme in the triangle of forms (Fig 5) don't behave like an extreme when removed the phylogenetic effect.

In fact, the morphological diversity found in recent mammals, quantified through 3D geometric morphometric studies, appears to be result of a set of processes that occurred during their evolutionary history and can support, not only patterns and distinctive characteristics among different taxa, but also about what kind of feed habit different morphology is selected for.

## CONCLUSION

Distribution of mandibles in the morpho space resulted from 3D morphometric geometrics permit us to verify how these structures variety in relation to these evolutionary history and diet.

*Carodnia vieirai* confirmed its distant evolutionary lineage from extant mammals, since proved to be quite distinct in the first principal component. However, after the autocorrelation phylogenetic is removal this species presented a mandibular shape next to known patterns. The clustering with the browsers, coupled to other features present in this fossil permitted us infer to a *C. vieirai* a browser diet, but containing a high quantity of abrasive food.

Equidae, Camelidae, Cervidae and Moschidae presented extreme of forms, probably related to different causes. Camelidae and Moshidae were selected in distinct

and quite different habitat, as well as some Cervidae from other species into their order. Equidae seems to be selected its mandible in consequence of both, digestive strategy and habitat, appearing as an extreme grazer and a extreme form among all mammal measured.

#### Acknowledgements

We thank to Rita Cassab and Rodrigo da Rocha Machado (Departamento Nacional de Produção Mineral) for kindly release the fossil studied here. This work would not be possible without the attention of João Alves de Oliveira (MN, UFRJ), Mário de Vivo (MZUSP) and Darrin Lunde (NMNH) that provided us the access to museum collections. We are also grateful to Leonardo dos Santos Avilla (Unirio) for lend us their MicroScribe for measuring this mandibles. This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).



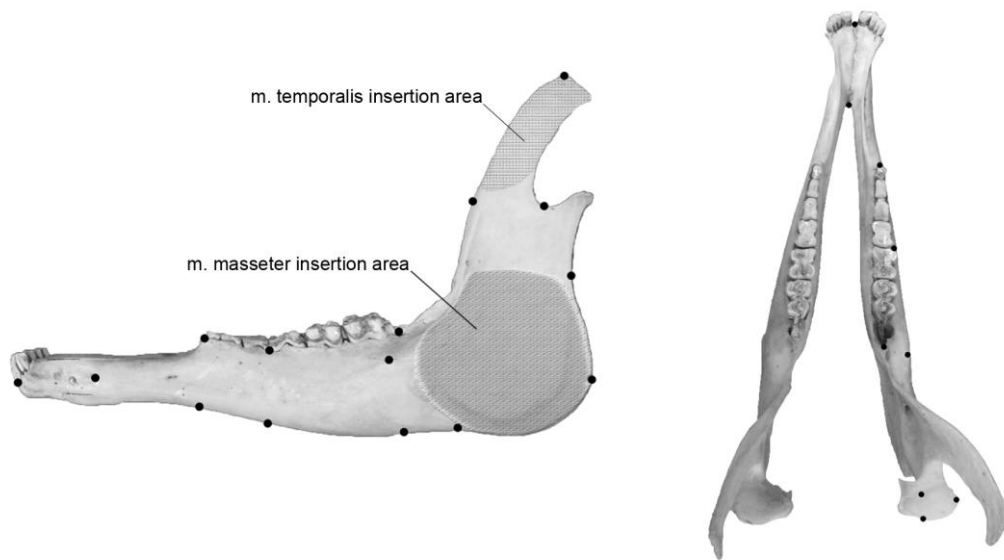
## References

- Avilla, L.S. (2006) *Sistematica de Astrapotheria, Pyrotheria e Xenungulata (Mammalia: Ungulata: Uitatheriamrpha)*. Tese de doutorado, Programa de Pós Graduação em Zoologia - Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro. 245p.
- Avilla LS, Abrantes EAL, Souza AF, Souza-Cruz F, Alves-Leite M, Ferreira da Silva MA (2007) Biomechanical analysis of the masticatory apparatus of *Tetragonostylops aptomasi* Price and
- Axmacher H, Hofmann RR (1988) Morphological characteristics of the masseter muscle of 22 ruminant species. *Journal of Zoology (Lond)* 215:463-473.
- Barreto, G.R., Hernández O.E. & Ojasti J. (1997) Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology Lond.* 1: 241-256.
- Bargo MS, Vizcaíno SF (2008) Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45:175–196.
- Benton M (2005) *Vertebrate paleontology*. Bristol: Blackwell publishing, 3rd ed. pp 1-455.
- Bergqvist LP, Metello TM (2011) Body mass estimates of fossil ungulates of Itaboraí basin, Brazil. *Ameghiniana suplemento* 2011- resúmenes 48(4): r142.
- Bergqvist, L.P.; Araújo-Júnior, H.I; Dardon, U; Abranches, C.T.S (2012) Análise tafonômica de *Carodnia vieirai* (Mammalia, Xenungulata) da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. In: VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2012, Recife. Boletim de Resumos (Edição Especial do Boletim Paleontologia em Destaque). p. 26.
- Bookstein FL (1991) *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press.
- Carroll RL (1988) *Vertebrate paleontology and evolution*. New York: Freeman and Company. pp 1-698.
- Cassini GH, Vizcaíno SF (2011) An Approach to the Biomechanics of the Masticatory Apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): Moment Arm Estimation Based on 3D Landmarks. *Journal of Mammal Evolution* 19: 9-25.
- Cheverud, J. M., Dow, M. M. and Leutenegger, W. (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, 39, 1335-1351.
- Cifelli RL (1993). The phylogeny of the native South American Ungulates. Pp. 195-216 in Szalay FS, Novacek MJ & McKenna, eds. *Mammal Phylogeny - Placentals*. New York: Springer-Verlag.
- Davies TJ, Buckley LB, Grenyer R, Gittleman JL (2011). The influence of past and present climate on the biogeography of modern mammal diversity. *Philosophical Transactions* 366: 2526–2535.
- Denno R, Fagan W (2003). Might nitrogen limitation promote omnivory among Carnivorous arthropods? *Ecology*, 84(10) 2522-2531.

- Diniz-Filho, J. A. F., Sant'Ana, C.E.R. and Bini, L.M. (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, 52, 1247-1262.
- Fortelius M (1985) Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180:1-76.
- Gelfo JN, Goin FJ, Woodburne MO, Muison C (2009). Biochronological relationships of the earliest South American paleogene mammalian faunas. *Palaeontology* 52: 251-269.
- Gongora J, Moran C (2005) Nuclear and mitochondrial evolutionary analyses of Collared, White-lipped, and Chacoan peccaries (Tayassuidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 181-189.
- Grafen, A. (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 326:119-156.
- Hassanin A, Delsuc F, Ropiquet A, Hammer C, van Vuuren BJ, Matthee C, Ruiz-Garcia M, Catzeflis F, Areskoug V, Nguyen TT, Couloux A. (2012) Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria) as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *C R Biol* 335:32-50.
- Herring SW (1985) Morphological correlates of masticatory patterns in peccaries and pigs. *Journal of Mammalogy* 66(4): 603-617.
- Herring SW, Rafferty KL, Liu ZJ, Marshall CD (2001) Jaw muscles and the skull in mammals: the biomechanics of mastication. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A, Molecular & Integrative Physiology* 131(1): 207–19.
- Janis CM (2008). An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. Pp. 21–45 *in* Gordon IJ and Prins HHT, eds. *The ecology of browsing and grazing*. Berlin, Heidelberg Springer.
- Jombart T, Dray S (2010) Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. *Bioinformatics*, 26:1907-1909.
- Jones KE, Safi K (2011). Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Philosophical Transactions* 366: 2451-2461.
- Kisel Y, McInnes L, Toomey NH, Orme CDL (2011). How diversification rates and diversity limits combine to create large-scale species -area relationships. *Philosophical Transactions* 366: 2514-2525.
- Line SRP, Bergqvist LP (2005) Enamel structure of Paleocene mammals of the São José de Itaboraí basin, Brazil. 'Condylarthra', Litopterna, Notoungulata, Xenungulata, and Astrapotheria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(4): 924–928.
- Luo Z (2007). Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* 450: 1011-1019.
- MacFadden, BJ (2000) Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 33-59.

- Maynard-Smith J, Savage RJG (1959) The mechanics of mammalian jaws. *School Science Review* 141:289-301.
- Mendoza M, Janis CM, Palmqvist P (2002) Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology (Lond)* 258: 223-246.
- Meredith RW, Janečka JE, Gatesy J, Ryder OA, Fisher CA, Teeling EC, Goodbla A, Eizirik E, Simão TLL, Stadler T, Rabosky DL, Honeycutt RL, Flynn JJ, Ingram CM, Steiner C, Williams TL, Robinson TJ, Burk-Herrick A, Westerman M, Ayoub NA, Springer MS, Murphy WJ (2011) Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification. *Science* 2011, 334, 521-524.
- Monteiro LR, Reis SF (1999) *Princípios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto: Holos 189p.
- Moran, P.A.P. (1948) The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society, B*. 10:243-251.
- Moran, P.A.P. (1950) Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37:17-23.
- Norman, J. E. & Ashley, M. V. Phylogenetics of Perissodactyla and tests of the molecular clock. *J Mol Evol*, Department of Biological Sciences, University of Illinois at Chicago 60607-7060, USA., 2000, 50, 11-21
- Paradis E, Claude J, Strimmer K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.
- Paula-Couto, C. (1950) (Mammalia, Astrapotheria) and its paleoecological implications in Rodrigues MA (Org.) *Cenários da Vida* 1:777-783.
- Paula-Couto C (1952) Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil: Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 99(6): 359-394.
- Pérez-Barbería FJ, Gordon IJ (1999) The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia* 118: 157-165.
- Price SA, Hopkins SSB, Smith KK, Roth VL (2012). Tempo of tropic evolution and its impact on mammalian diversification. *PNAS* 109: 7008-7012.
- Purvis A, Fritz SA, Rodrigues J, Harvey P H, Grenyer R (2011). The shape of mammalian phylogeny: patterns, processes and scales. *Philosophical Transactions* 366: 2462-2477.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- R Hackathon *et al.* (2011). phylobase: Base package for phylogenetic structures and comparative data. R package version 0.6.3. <http://CRAN.R-project.org/package=phylobase>
- Radinsky RB (1985) Approaches in evolutionary morphology: a search for patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 1-14.

- Raia P, Carotenuto, Carotenudo F, Meloro C, Piras P, Pushkina D (2011) The shape of contention: adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution* 64(5): 1489-1503.
- Riccomini C, Coimbra AM, Sant'Anna LG, Brandt Neto M, Valarelli JV (1996). Argilominerais do paleolago Tremembé e sistemas deposicionais relacionados (Paleógeno, *Rift Continental do Sudeste do Brasil*). *Revista Brasileira de Geociências* 26:167-180.
- Sant'Anna LG, Riccomini C, Rodrigues-Francisco BH, Sial NA, Carvalho MD, Moura CAV (2004). The Paleocene travertine system of the Itaboraí basin, Southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 18: 11–25.
- Smith KK, Redford KH (1990) The anatomy and function of the feeding apparatus in two armadillos (*Dasydora*): anatomy is not destiny. *Journal of Zoology* 222:27-47.
- Solounias N, Dawson-Saunders B (1988) Dietary adaptations and paleoecology of the late Miocene ruminants from pikermi and samos in Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 65: 149-172.
- Springer MS, Meredith RW, Janecka, JE Murphy WJ (2011). The historical biogeography of Mammalia. *Philosophical Transactions* 366: 2478-2502.
- Steiner CC, Mittelberg A, Tursi R, Ryder O (2012) Molecular phylogeny of extant equids and effects of ancestral polymorphism in resolving species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65(2):573-581.
- Steiner CC, Ryder O (2011) Molecular phylogeny and evolution of the Perissodactyla *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:1289-1303.
- Su B, Wang YX, Lan H, Wang W, Zhang Y (1999) Phylogenetic study of complete cytochrome b genes in musk deer (genus *Moschus*) using museum samples. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 241-249.
- Thioulouse, J., Chessel, D. and Champely, S. (1995) Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics*, 2, 1-14.
- Turnbull WD (1970) Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana Geol* 18:147-356.
- Vizcaíno SF, De Iuliis G, Bargo MS (1998) Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae). When anatomy constrains destiny. *Journal of Mammal Evolution* 5:291-322.
- Willerslev, E.; Gilbert, M. T. P.; Binladen, J.; Ho, S. Y. W.; Campos, P. F.; Ratan, A.; Tomsho, L. P.; da Fonseca, R. R.; Sher, A.; Kuznetsova, T. V.; Nowak-Kemp, M.; Roth, T. L.; Miller, W. & Schuster, S. C. (2009) Analysis of complete mitochondrial genomes from extinct and extant rhinoceroses reveals lack of phylogenetic resolution. *BMC Evol Biol*, *enhagen, Universitetsparken 15, DK-2100, Denmark. ewillerslev@bio.ku.dk*, 9- 95.
- Williams SH, Stover KK, Davis JS, Montuelle SJ (2011) Mandibular corpus bone strains during mastication in goats (*Capra hircus*): A comparison of ingestive and rumination chewing. *Archives of Oral Biology* 56: 960-971.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists: a primer*. Oxford: Elsevier.



**Figure 1.** Diagram of an ungulate mandible showing landmarks positions and main masticatory muscle attachment surfaces, in (A) labial view, (B) buccal view and (C) dorsal view (modified from Pérez-Barbería and Gordon, 1999). Landmarks: 1. Most superior midline point on vestibular side of mandible between two central incisors; 2. Point on alveolar bone just anterior to midline of first premolar; 3. Point on alveolar bone midline between last premolar and first molar; 4. Point on alveolar bone just posterior to midline of third molar; 5. Point at anterior margin of ramus at the level of third molar; 6. Most anterior point on coronoid process at the height of mandibular notch; 7. Most superior point on coronoid process; 8. Most inferior point on mandibular notch; 9. Most medial anterior point on mandibular condyle; 10. Most medial posterior point on mandibular condyle; 11. Most lateral point on mandibular condyle; 12. Most anterior point at posterior margin of ramus; 13. Most posterior point at posterior margin of ramus; 14. Inferior point along the angle of mandible, at the end of insercion of masseter; 15. Point at inferior margin of body at level of third molar; 16. Point at inferior margin of body at level of first molar; 17. Most posterior point in border of mental foramen; 18. Point at inferior margin of body at level of first premolar; 19. Most inferior midline point on symphysis.

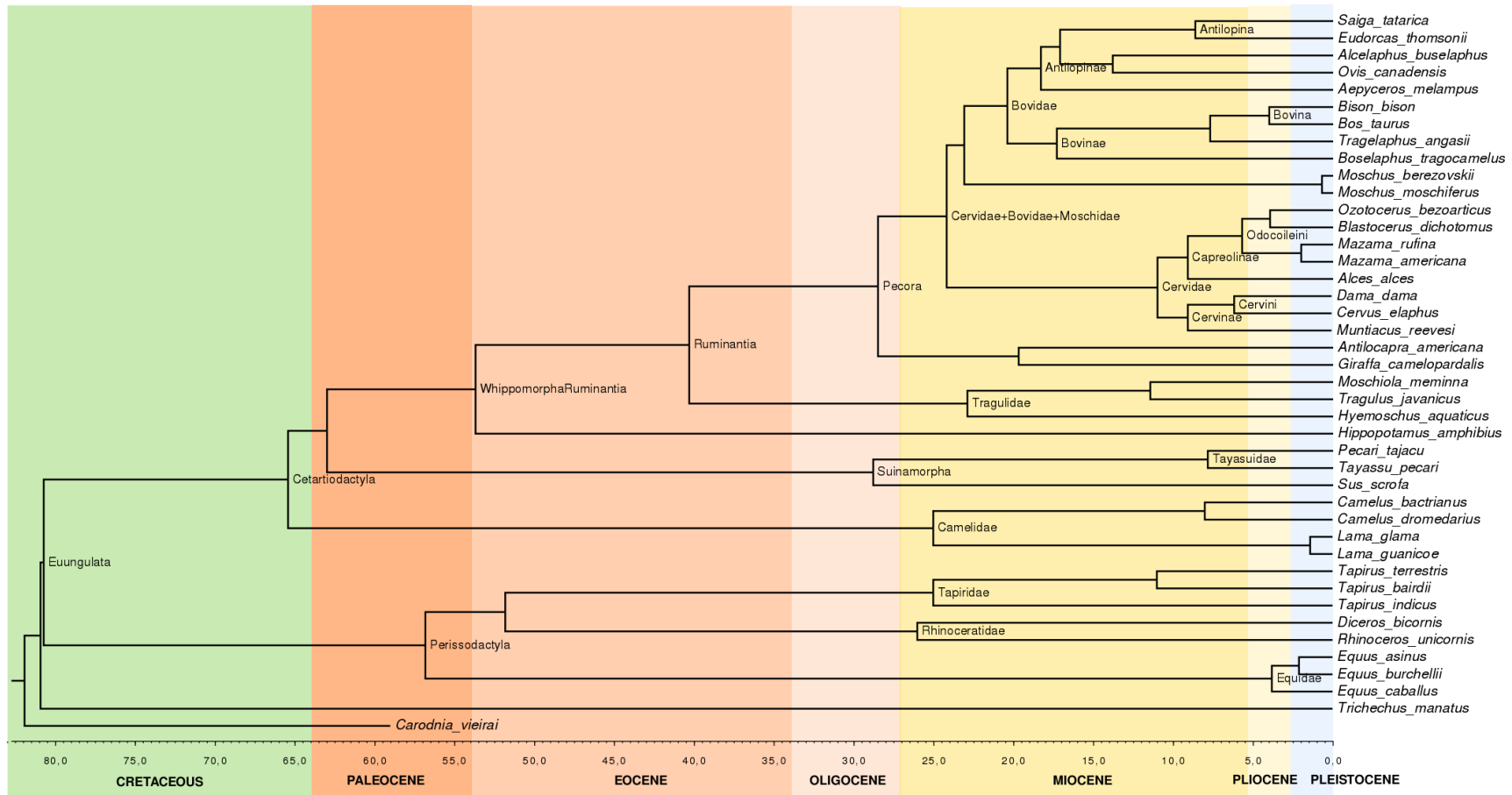
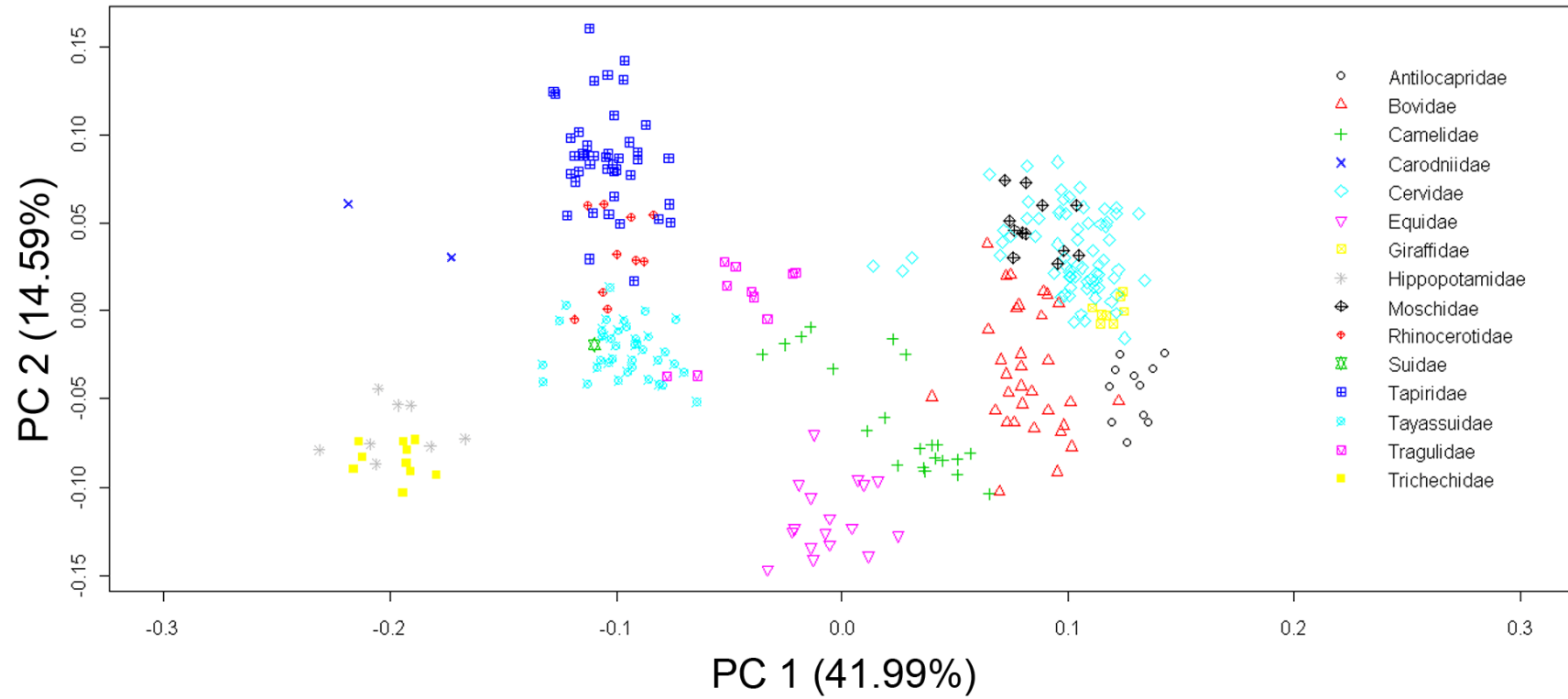
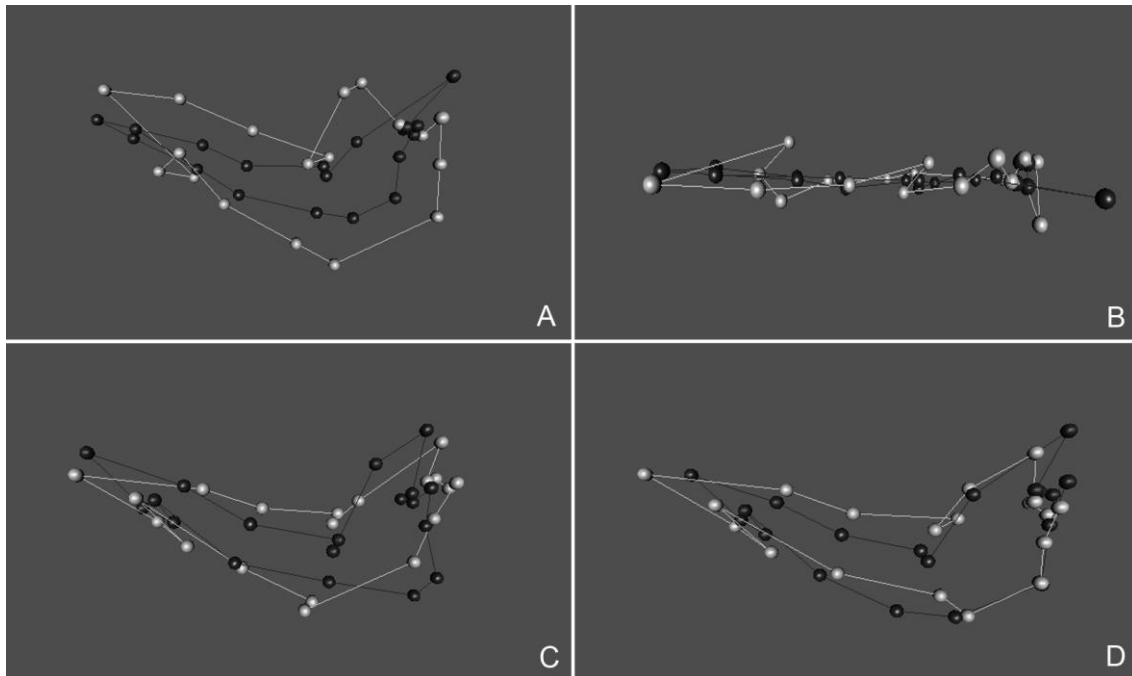


Figure 2: Phylogenetic supertree with species of Certatiodactyla, Perissodactyla, Trichechidae and Carodnia vieirai present in study.

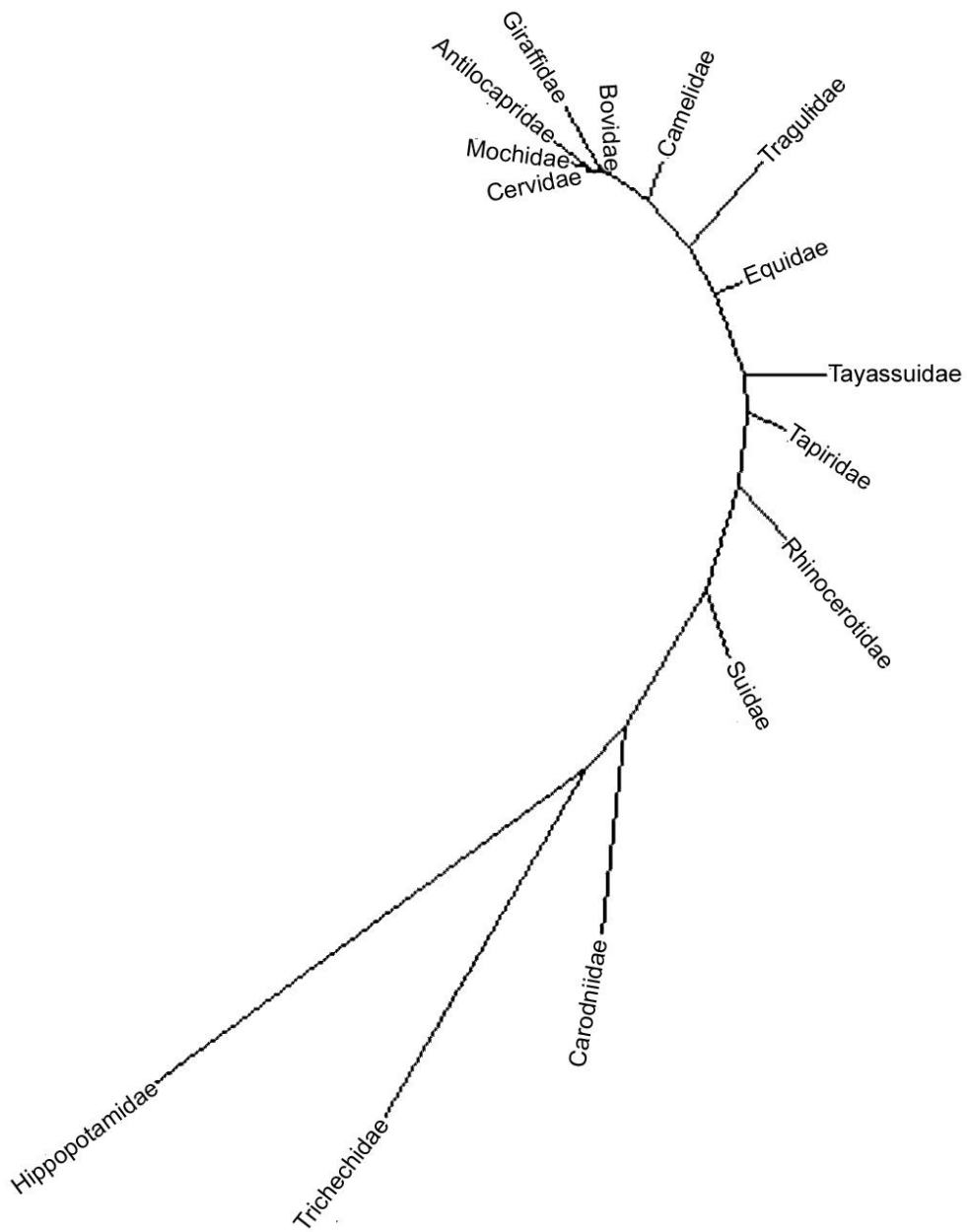


**Figure 3:** principal component analysis of mandible shape along the two first Principal Components (PC)



**Figure 4:** Shape changes on A. PC1 (lateral view) B. PC1 (occlusal view), C. PC2 (lateral view) and D. PC3 (lateral view).





**Figure 5:** Fenetic tree, showing Mahalanobis distances through families.

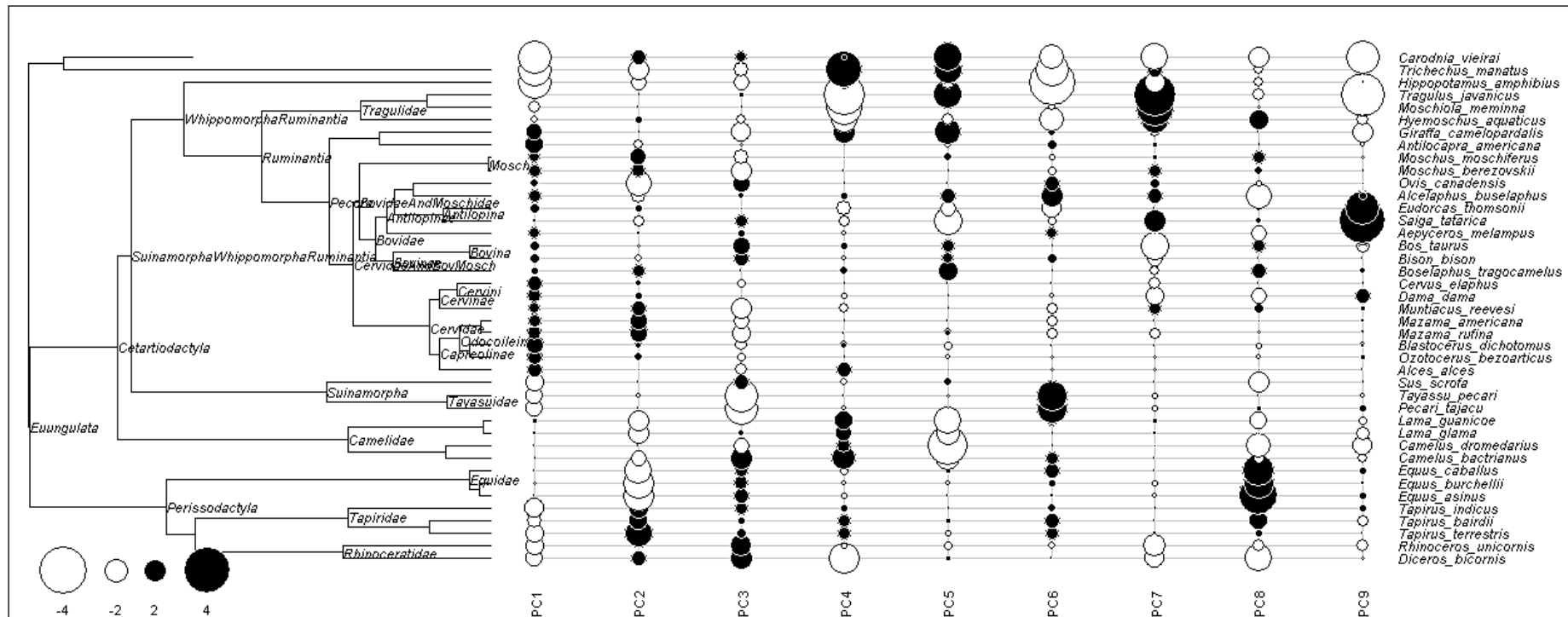
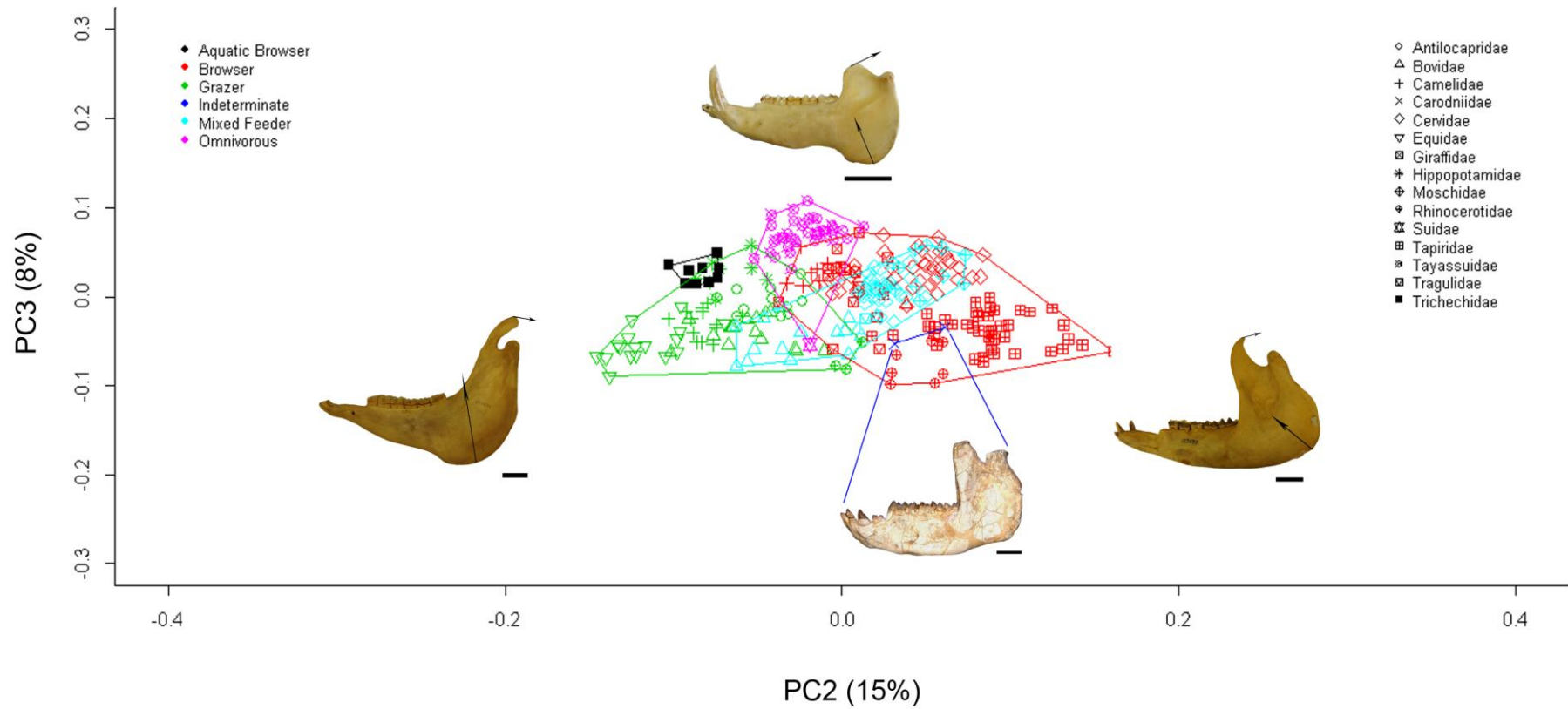


Figure 6: Mapping on PCA scores on the phylogeny; in first nine PC.



**Figure 7:** principal component analysis of mandible shape on second versus third PCs. The extremes of space of forms generated was illustrated with the jaws of the corresponding species and the jaw *Carodnia vieirai* (*Equus asinus*, *Tayassu pecari*, and *Carodnia vieirai*, *Tapirus terrestris*, from left to right).

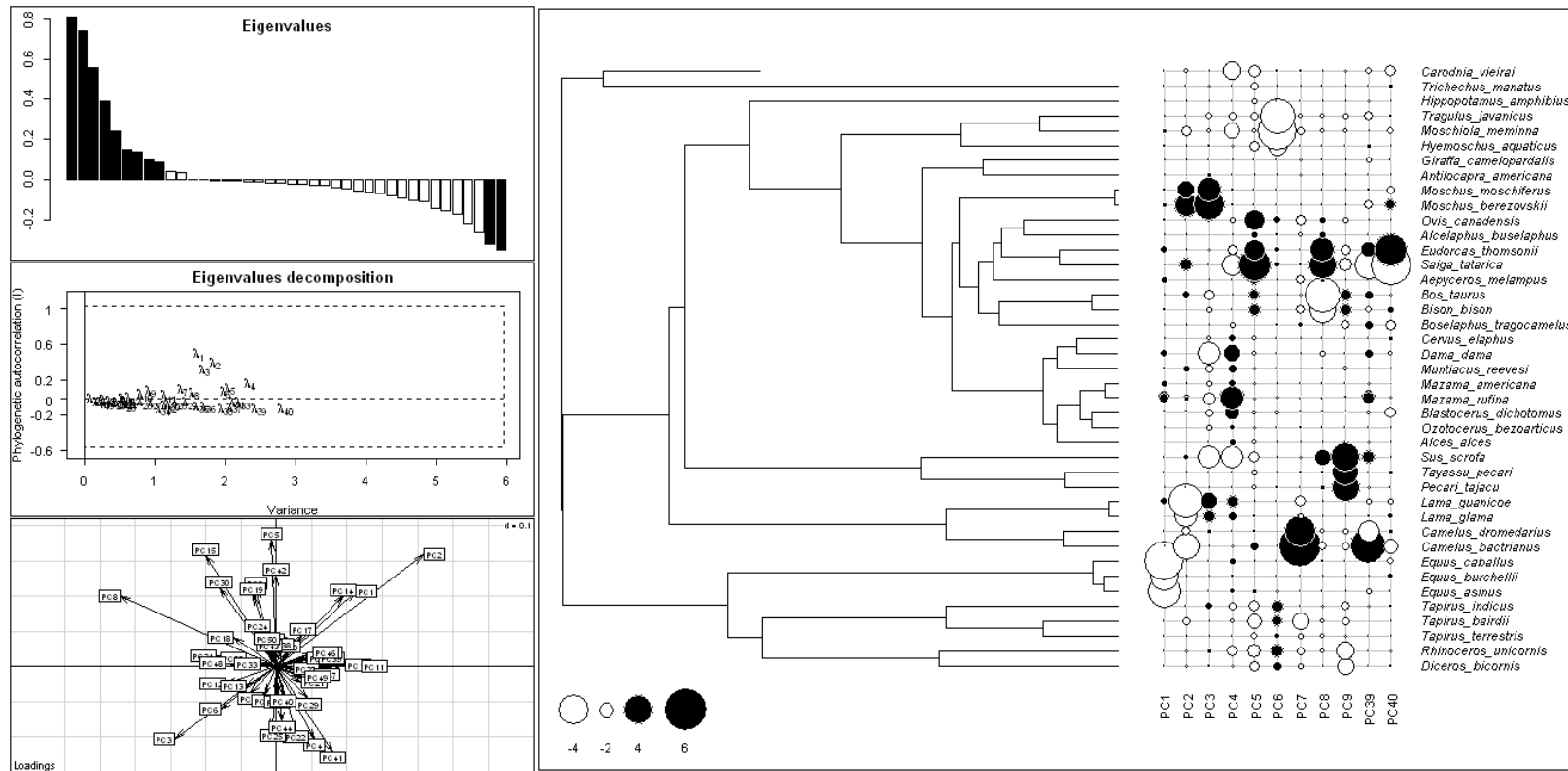


Figure 8: Phylogenetic principal components in mandibles removing phylogeny effect.

**Table1** Multivariate analyses of variance among feeding types (grazer, mixed feeder, browser, aquatic browser, omnivorous) in first five principal components.

Effect	Sum of Squares	df	<i>F</i>	<i>P</i>
1PC	1.363	5	43.545	<0.0001
2PC	0.75530	5	123.04	<0.0001
3PC	0.25342	5	41.028	<0.0001
4PC	0.11881	5	19.409	<0.0001
5PC	0.063835	5	12.525	<0.0001

## Appendix 1 – List of species and references used in the definition of food habit

<i>Species</i>	<i>Family</i>	<i>Feeding category</i>	<i>Source (FA)</i>
<i>Antilocapra americana</i>	Antilocapridae	MF	Maher (2000)
<i>Aepyceros melampus</i>	Bovidae	MF	Augustine (2004)
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	Bovidae	G	Clauss (2008)
<i>Bison bison</i>	Bovidae	G	Peden (1974)
<i>Bos indicus</i>	Bovidae	G	Bressan (2011); Hofmann (1989)
<i>Bos taurus</i>	Bovidae	G	Bressan (2011); Hofmann (1989)
<i>Boselaphus tragocamelus</i>	Bovidae	MF	Clauss (2008)
<i>Ovis canadensis</i>	Bovidae	G	Hofmann (1989)
<i>Eudorcas thomsonii</i>	Bovidae	MF	Solounias and Semprebon (2002)
<i>Saiga tatarica</i>	Bovidae	G	Kuhl et al. (2009)
<i>Tragelaphus angasii</i>	Bovidae	B	Clauss (2008)
<i>Camelus bactrianus</i>	Camelidae	B	Ouajd and Kamel (2009)
<i>Camelus dromedarius</i>	Camelidae	B	Ouajd and Kamel (2009)
<i>Lama glama</i>	Camelidae	MF	Raia, 2010; Solounias and Semprebon, 2002
<i>Carodnia vieirai</i>	Carodniidae	Ind	this study
<i>Alces alces</i>	Cervidae	B	Clauss (2008)
<i>Blastocerus dichotomus</i>	Cervidae	MF	Clauss (2008)
<i>Cervus elaphus</i>	Cervidae	MF	Clauss (2008)
<i>Dama dama</i>	Cervidae	MF	Clauss (2008)
<i>Mazama americana</i>	Cervidae	B	Clauss (2008)
<i>Mazama rufina</i>	Cervidae	B	Raia, 2010
<i>Muntiacus reevesi</i>	Cervidae	B	Clauss (2008)
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	Cervidae	MF	Based in Clauss (2008)
<i>Equus asinus</i>	Equidae	G	Mihlbachler et al. (2011)
<i>Equus burchellii</i>	Equidae	G	Mihlbachler et al. (2011)
<i>Equus caballus</i>	Equidae	G	Mihlbachler et al. (2011)
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffidae	B	Clauss (2008)
<i>Hippopotamus amphibius</i>	Hippopotamidae	G	Cerling et al. (2008)
<i>Moschus moschiferus</i>	Moschidae	B	Solounias and Semprebon, 2002
<i>Diceros bicornis</i>	Rhinocerotidae	B	Raia, 2010
<i>Rhinoceros unicornis</i>	Rhinocerotidae	G/MF	Solounias and Semprebon, 2002/Raia, 2010
<i>Sus scrofa</i>	Suidae	O	Figueiredo, 2010
<i>Tapirus bairdii</i>	Tapiridae	B	Tobler (2002)
<i>Tapirus indica</i>	Tapiridae	B	Oliver et al. (2000)
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	B	Oliver et al. (2000)
<i>Tayassu pecari</i>	Tayassuidae	O	Barreto, 1997; Altrichter, 2001
<i>Tayassu tajacu</i>	Tayassuidae	O	Barreto, 1997; Altrichter, 2001
<i>Hyemoschus aquaticus</i>	Tragulidae	B	Based in observ. Solounias and Semprebon, 2002

<i>Moschiola meminna</i>	Tragulidae	MF	Based in observ. Solounias and Semprebon, 2002
<i>Tragulus javanicus</i>	Tragulidae	B	Clauss (2008)
<i>Trichechus latirostris</i>	Trichechidae	B	Borges et al. (2008)
<i>Trichechus manatus</i>	Trichechidae	B	Borges et al. (2008)

### Abbreviations

B	Browser
MF	Mixed Feeder
G	Grazer
O	Omnivorous
Ind	Indeterminate

### References

- Augustine, 2004, Influence of cattle management on habitat selection by impala on central kenyan rangeland. *J. Wildl. Manage.* 68(4):916-923.
- Borges et al., 2008, Identificação de itens alimentares constituintes da dieta dos peixes-boi marinhos (*Trichechus manatus*) na região Nordeste do Brasil
- Cerling et al., 2008, Stable isotope ecology of the common hippopotamus, *Journal of Zoology*.
- Clauss, 2008, Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants.
- Hofmann, R.R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-57.
- Kuhl, A., Mysterud, A., Grachev, Iu.A., Bekenov, A.B., Ubushaev, B.S., Lushchekina, A.A., Milner-Gulland, E.J. (2009). "Monitoring population productivity in the saiga antelope". *Animal Conservation* 12 (4): 355–363.
- Maher, C.R. (2000) Quantitative variation in ecological and hormonal variables correlates with spatial organization of pronghorn (*Antilocapra americana*) males. *Behav Ecol Sociobiol*, 47:327–338.
- Mihlbachler et al., 2011, Dietary Change and Evolution of Horses in North America, *Science*
- Ouajd S, Kamel B (2009). Physiological Particularities of Dromedary (*Camelus dromedarius*) and Experimental Implications. *Scand. J. Lab. Anim. Sci.* 36(1): 19-29.
- Olivier Henry, Francois Feer and Daniel Sabatier *Biotropica* Vol. 32, No. 2 (Jun., 2000), pp. 364-368 , Diet of the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana.
- Peden, D. G. Van Dyne, R. Rice, R. Hansen (1974). "The trophic ecology of Bison bison L. on shortgrass plains". *Journal of Applied Ecology* 11 (2): 489–497
- Tobler, 2002, Habitat Use and Diet of Baird's Tapirs (*Tapirus bairdii*) in a Montane Cloud Forest of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica

## Appendix 2 – List of time divergence of species

Clade	Div. Time	Method	Source Reference	Alt. Clade	Alt. Div. Time	Method	Source Reference
Afrotheria	80.9	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011				
Euungulata	80.7	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011				
Cetartiodactyla	65.37	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011				
Suinaomorpha+Ruminantia+Whippomorpha	62.96 178	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011				
Perissodactyla	56.8	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011				
Ruminantia+Whippomorpha	53.7	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011	Whippomorpha	56.63	mean of div times	Hassanin et al. 2012
Ceratomorpha	51.82 778	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011				
Suinaomorpha	28.80 33	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011	Suina	54.03	mean of div times Supermatrix mean div.time	Hassanin et al. 2012
Pecora	28,53 00	mean of div times	Hassanin et al. 2012	Bos+Moschus+Cervus+Antilocapra+Okapia	20,3967	mean of div times	Meredith et al. 2011
Rhinocerotidae	26,00 00	baesian relaxed molecular clock	Steiner et al. 2011				
Tapiridae	25,00 00	baesian relaxed molecular clock	Steiner et al. 2011				
Bovidae+Moschidae+Cervidae	24,26 67	mean of div times	Hassanin et al. 2012	Bovidae+Moschidae+Cervidae	19,6000	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011
Bovidae+Moschidae	23,13 33	mean of div times	Hassanin et al. 2012	Bovidae+Moschidae	18,2378	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011
Tragulidae	22,86 67	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Bovidae	20,40 00	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Giraffidae+Antilocapridae	19,69 00	Supermatrix mean div.time	Meredith et al. 2011	non existant node			
Antilopinae	18,03 33	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Bovinae	17,33 30	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Antilopinae-(Aepycerotini+Neotragini)	17,10 00	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Alcelaphini+Hipotragini+Caprini	13,76 67	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Cervidae	11,03 33	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Tapitus bairdi – T. Terrestris	11,00 00	baesian relaxed molecular clock	Steiner et al. 2011				
Carporeolini	9,100 0	mean of div times	Hassanin et al. 2012				N1
Cervinae	8,966 7	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Antilopina (Eudorcas-Saiga)	8,633 3	mean of div times	Hassanin et al. 2012				
Tayassuidae	7,850 0	mean of LINTREE and PRE-1 estimates	Gongora & Moran 2005				
Tragelaphini	7,700 0	mean of div times	Hassanin et al. 2012				N2



Cervini	6,100		Hassanin et al. 2012
	0	mean of div times	Hassanin et al. 2012
Odoicoileini	5,666		Hassanin et al. 2012
	7	mean of div times	Hassanin et al. 2012
<i>Mazama americana</i> –	4,850		Hassanin et al. 2012
<i>Mazama rufina</i>	0	determined graphically	Hassanin et al. 2012
	4,000		Hassanin et al. 2012
Bovina	0	mean of div times	Hassanin et al. 2012
	3,950		Hassanin et al. 2012
<i>Ozocerus-Blastocerus</i>	0	determined graphically	Hassanin et al. 2012
	3,800	baesian relaxed	Steiner et al. 2011
<i>Equus</i>	0	molecular clock	Steiner et al. 2011
African wild ass –	2,100	baesian relaxed	Steiner et al. 2011
caballine horses	0	molecular clock	Steiner et al. 2011

---

N1. not included in the Hassanin paper. Instead we took

Alceini+Capreolini date

N2. used instead of Tragelaphini+Bovini not included in Hassanin et al.

---

## ANEXO 3

Lista de espécimes contemplados no estudo de morfometria geométrica (NA corresponde à falta de informação existente).

Instituição	Número de tombo	Família	Espécie	Sexo	Idade	Procedência
USNM	162016	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	M	jovem	NA
USNM	162017	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	M	jovem	Kenya
USNM	162018	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	M	adulto	Africa
USNM	121010	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	M	adulto	Kenia
USNM	155438	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	M	adulto	Kenia
USNM	163312	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	M	adulto	Kenia
USNM	162988	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	F	adulto	Kenia
USNM	163324	Giraffidae	<i>Giraffa camelopardalis</i>	M	jovem	Kenia
USNM	1153	Camelidae	<i>Lama glama</i>	NA	jovem	Chile
USNM	96610	Camelidae	<i>Lama glama</i>	M	adulto	Peru
USNM	96609	Camelidae	<i>Lama glama</i>	F	adulto	Peru
USNM	38451	Camelidae	<i>Lama glama</i>	M	jovem	Peru
USNM	92165	Camelidae	<i>Lama glama</i>	F	jovem	Argentina
USNM	96611	Camelidae	<i>Lama glama</i>	F	jovem	Peru
USNM	49981	Camelidae	<i>Lama glama</i>	F	adulto	Argentina
USNM	49539	Camelidae	<i>Lama glama</i>	M	adulto	Nat Zoo Park (EUA)
USNM	268433	Camelidae	<i>Lama glama</i>	F	adulto	NA
USNM	92137	Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	M	adulto	Argentina
USNM	92138	Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	F	adulto	Argentina
USNM	92163	Camelidae	<i>Lama glama</i>	M	adulto	Argentina
USNM	278681	Camelidae	<i>Lama guanicoe</i>	M	adulto	NA
USNM	256314	Camelidae	<i>Camelus dromedarius</i>	F	adulto	NA
USNM	256777	Camelidae	<i>Camelus dromedarius</i>	F	adulto	NA
USNM	49385	Camelidae	<i>Camelus dromedarius</i>	NA	jovem	EUA; David Hill Park
USNM	113940	Camelidae	<i>Camelus dromedarius</i>	M	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	22467	Camelidae	<i>Camelus dromedarius</i>	NA	adulto	Asia
USNM	267364	Camelidae	<i>Camelus dromedarius</i>	M	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	270531	Camelidae	<i>Camelus dromedarius</i>	M	jovem	EUA: Nat Zoo Park
USNM	482001	Tragulidae	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	M	jovem	Liberia
USNM	270111	Tragulidae	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	F	jovem	NA
USNM	270154	Tragulidae	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	F	jovem	NA
USNM	270155	Tragulidae	<i>Hyemoschus aquaticus</i>	M	jovem	NA
USNM	121103	Tragulidae	<i>Moschiola meminna</i>	F	adulto	Sri Lanka
USNM	519681	Tragulidae	<i>Moschiola meminna</i>	F	adulto	Sri Lanka
USNM	144313	Tragulidae	<i>Tragulus javanicus fulvicollis</i>	M	adulto	Indonesia
USNM	144315	Tragulidae	<i>Tragulus javanicus fulvicollis</i>	M	adulto	Indonesia
USNM	144316	Tragulidae	<i>Tragulus javanicus fulvicollis</i>	F	adulto	Indonesia
USNM	143528	Tragulidae	<i>Tragulus javanicus fulvicollis</i>	F	adulto	Indonesia
USNM	143529	Tragulidae	<i>Tragulus javanicus fulvicollis</i>	M	adulto	Indonesia

USNM	161955	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus cokii</i>	M	adulto	Kenia
USNM	161958	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus cokii</i>	M	adulto	Kenia
USNM	161954	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus cokii</i>	M	jovem	Kenia
USNM	161953	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus cokii</i>	M	adulto	Kenia
USNM	161956	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus</i>	M	adulto	Kenia
USNM	296155	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus caama</i>	F	adulto	Namibia
USNM	163153	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus cokii</i>	F	adulto	Kenya
USNM	181993	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus cokii</i>	F	jovem	Kenya
USNM	181994	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus cokii</i>	F	adulto	Kenya
USNM	163131	Bovidae	<i>Alcelaphus buselaphus jacksoni</i>	F	adulto	Kenya
USNM	302412	Bovidae	<i>Saiga tatarica</i>	F	adulto	NA
USNM	3883	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius</i>	NA	jovem	Africa
USNM	61709	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius</i>	NA	jovem	Africa
USNM	254978	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius kiboko</i>	F	adulto	Africa
USNM	162980	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius kiboko</i>	F	adulto	Kenya
USNM	162981	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius</i>	F	adulto	Kenya
USNM	123387	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius capensis</i>	M	adulto	Africa
USNM	161942	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius kiboko</i>	F	jovem	Kenya
USNM	162976	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius kiboko</i>	F	jovem	Kenia
USNM	578577	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	F	adulto	NA
USNM	239867	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	F	adulto	China
USNM	239868	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	F	adulto	China
USNM	241154	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	F	adulto	China
USNM	240004	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	F	adulto	China
USNM	241152	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	M	adulto	China
USNM	358650	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	M	adulto	Taiwan
USNM	239130	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	M	adulto	China
USNM	239131	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	M	adulto	China
USNM	238733	Cervidae	<i>Muntiacus reevesi</i>	M	adulto	China
USNM	176347	Cervidae	<i>Alces alces alces</i>	M	adulto	Norway
USNM	013737/ A38510	Cervidae	<i>Alces alces alces</i>	F	adulto	Norway
USNM	155483	Cervidae	<i>Alces alces alces</i>	F	adulto	Minsk, Dubno
USNM	A16239	Cervidae	<i>Alces alces americana</i>	F	adulto	Canada
USNM	174521	Cervidae	<i>Alces alces americana</i>	M	adulto	Canada
USNM	206131	Cervidae	<i>Alces alces andersoni</i>	F	adulto	Norway
USNM	102075	Cervidae	<i>Alces alces andersoni</i>	F	adulto	Canada
USNM	102421	Cervidae	<i>Alces alces andersoni</i>	M	adulto	Canada
USNM	113937	Cervidae	<i>Alces alces andersoni</i>	M	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	155484	Cervidae	<i>Alces alces camelooides</i>	M	adulto	Siberia

USNM	111675	Cervidae	<i>Alces alces andersoni</i>	M	adulto	Canada
USNM	2903	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	M	adulto	North Dakota
USNM	001881/ A02579	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	M	adulto	Nebraska
USNM	2917	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	M	adulto	EUA, Montana, Ft Union
USNM	002011/ A02845	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	M	adulto	EUA, North Dakota
USNM	265059	Cervidae	<i>Cervus elaphus</i>	M	adulto	Marek
USNM	265059	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	F	adulto	EUA, Montana, Ft Union
USNM	3155	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	F	adulto	EUA, Montana, Ft Union
USNM	3856	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	F	adulto	NA
USNM	2851	Cervidae	<i>Cervus elaphus canadensis</i>	F	adulto	EUA: Missouri
USNM	155620	Cervidae	<i>Cervus elaphus hispanicus</i>	F	adulto	Espanha
USNM	22386	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	M	jovem	EUA, Montana
USNM	215804	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	M	adulto	EUA, Idaho
USNM	271895	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	M	adulto	EUA, Idaho
USNM	194194	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	NA	adulto	EUA, Idaho
USNM	202172	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	M	adulto	Arizona
USNM	205804	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	M	adulto	Arizona
USNM	271896	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	F	jovem	EUA, Idaho
USNM	98739	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana mexicana</i>	F	adulto	Mexico
USNM	121005	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	F	adulto	NA
USNM	154193	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	F	adulto	Yellowstone Nat Park
USNM	154194	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana americana</i>	M	jovem	Yellowstone Nat Park
USNM	199029	Moschidae	<i>Moschus moschiferus sifanicus</i>	M	jovem	Tibet
USNM	200869	Moschidae	<i>Moschus berezovskii</i>	F	jovem	China
USNM	254798	Moschidae	<i>Moschus berezovskii</i>	NA	adulto	China
USNM	254799	Moschidae	<i>Moschus berezovskii</i>	NA	adulto	China
USNM	258353	Moschidae	<i>Moschus moschiferus berezovskii</i>	NA	jovem	China
USNM	258555	Moschidae	<i>Moschus moschiferus berezovskii</i>	F	adulto	China
USNM	259382	Moschidae	<i>Moschus berezovskii</i>	F	adulto	China
USNM	258658	Moschidae	<i>Moschus moschiferus berezovskii</i>	M	adulto	China
USNM	259383	Moschidae	<i>Moschus moschiferus berezovskii</i>	F	adulto	China
USNM	259385	Moschidae	<i>Moschus moschiferus berezovskii</i>	M	adulto	China
USNM	268879	Moschidae	<i>Moschus moschiferus berezovskii</i>	M	adulto	China
USNM	268878	Moschidae	<i>Moschus moschiferus berezovskii</i>	M	adulto	China
USNM	163197	Bovidae	<i>Aepyceros melampus suara</i>	M	adulto	Kenya

USNM	163198	Bovidae	<i>Aepyceros melampus suara</i>	M	adulto	Kenya
USNM	163199	Bovidae	<i>Aepyceros melampus suara</i>	M	adulto	Kenya
USNM	163200	Bovidae	<i>Aepyceros melampus suara</i>	M	adulto	Kenya
USNM	163196	Bovidae	<i>Aepyceros melampus suara</i>	M	adulto	Kenya
USNM	163047	Bovidae	<i>Aepyceros melampus suara</i>	F	jovem	Kenya
USNM	163046	Bovidae	<i>Aepyceros melampus suara</i>	F	jovem	Kenya
USNM	198398	Rhinocerotidae	<i>Diceros bicornis</i>	M	jovem	Africa
USNM	199708	Rhinocerotidae	<i>Diceros bicornis</i>	NA	jovem	Africa
USNM	540004	Rhinocerotidae	<i>Diceros bicornis</i>	NA	adulto	Africa
USNM	36879	Rhinocerotidae	<i>Diceros bicornis bicornis</i>	F	adulto	Africa
USNM	271189	Rhinocerotidae	<i>Diceros bicornis</i>	F	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	199069	Rhinocerotidae	<i>Diceros bicornis holmwoodi</i>	M	adulto	Kenya
USNM	199067	Rhinocerotidae	<i>Diceros bicornis holmwoodi</i>	NA	adulto	Kenya
USNM	464963	Rhinocerotidae	<i>Rhinoceros unicornis</i>	M	jovem	Nepal
USNM	308417	Rhinocerotidae	<i>Rhinoceros unicornis</i>	M	adulto	India
USNM	336953	Rhinocerotidae	<i>Rhinoceros unicornis</i>	F	adulto	India
USNM	252293	Equidae	<i>Equus asinus</i>	NA	adulto	EUA: Arizona
USNM	252292	Equidae	<i>Equus asinus</i>	NA	adulto	EUA: Arizona
USNM	248776	Equidae	<i>Equus asinus</i>	F	adulto	EUA: Arizona
USNM	307543	Equidae	<i>Equus asinus</i>	NA	adulto	Virginia, US
USNM	252295	Equidae	<i>Equus asinus</i>	NA	jovem	EUA: Arizona
USNM	252294	Equidae	<i>Equus asinus</i>	NA	jovem	EUA: Arizona
USNM	161928	Equidae	<i>Equus burchellii</i>	M	jovem	Kenya, Kitanga Farm
USNM	161929	Equidae	<i>Equus burchellii boehmi</i>	M	jovem	Kenya, Kilima Kui
USNM	161930	Equidae	<i>Equus burchellii boehmi</i>	M	adulto	Kenya, Kamiti farm
USNM	162951	Equidae	<i>Equus burchellii boehmi</i>	M	adulto	Kenya, Sotik, Guaso Nyiro
USNM	162952	Equidae	<i>Equus burchellii boehmi</i>	M	adulto	Kenya, Sotik, Guaso Nyiro
USNM	162953	Equidae	<i>Equus burchellii boehmi</i>	F	adulto	Kenya, Sotik, Guaso Nyiro
USNM	181840	Equidae	<i>Equus burchellii boehmi</i>	F	adulto	Africa
USNM	302898	Equidae	<i>Equus caballus</i>	F	adulto	Virginia
USNM	844	Equidae	<i>Equus caballus</i>	M	adulto	PA, Carlisle
USNM	171668	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	M	adulto	Panama, Gatun
USNM	170883	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	M	adulto	Panama, Tiger Hill
USNM	179597	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	M	adulto	Panama, Cana
USNM	11882	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	F	jovem	Guatemala
USNM	252605	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	F	adulto	Honduras
USNM	155410	Tapiridae	<i>Tapirus indica</i>	F	adulto	Singapura, zoo
USNM	14648	Tapiridae	<i>Tapirus indica</i>	NA	adulto	NA
USNM	283565	Tapiridae	<i>Tapirus indica</i>	F	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	200429	Bovidae	<i>Bos taurus</i>	F	adulto	USSR, Siberia
USNM	228483	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	NA	adulto	Florida, Jupiter
USNM	228478	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	NA	adulto	Florida, Jupiter
USNM	228479	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	NA	adulto	Florida, Jupiter

USNM	20948	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	NA	adulto	Phila Zool. Gard.
USNM	20948	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	F	adulto	Florida, W Palm Beach
USNM	257406	Trichechidae	<i>Trichechus latirostris</i>	NA	adulto	Lousiana, Calcasieu Lake
USNM	257674	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	F	jovem	Costa Rica, Colorado Bar
USNM	258298	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	M	adulto	Costa Rica, Colorado Bar
USNM	550326	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	NA	adulto	NA
USNM	530329	Trichechidae	<i>Trichechus manatus</i>	NA	adulto	Florida
USNM	530329	Bovidae	<i>Boselaphus tragocamelus</i>	F	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	200427	Bovidae	<i>Bos taurus</i>	F	adulto	Siberia, Nijni Kolymsk
USNM	260193	Bovidae	<i>Bos indicus</i>	M	adulto	loc desc, zoo
USNM	49680	Bovidae	<i>Bison bison bison</i>	F	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	63363	Bovidae	<i>Bison bison bison</i>	M	adulto	indeterm
USNM	113934/ A49630	Bovidae	<i>Bison bison bison</i>	M	adulto	EUA: Nat Zoo Park
USNM	122669	Bovidae	<i>Bison bison</i>	M	adulto	Montana, US
USNM	122673	Bovidae	<i>Bison bison</i>	M	adulto	Montana
USNM	122677	Bovidae	<i>Bison bison</i>	M	adulto	US, Montana
USNM	123302	Bovidae	<i>Bison bison</i>	NA	jovem	US, Montana
USNM	125359	Bovidae	<i>Bison bison</i>	NA	adulto	US, Montana
USNM	120578	Bovidae	<i>Bison bison</i>	F	adulto	loc desc
USNM	120578	Bovidae	<i>Ovis canadensis nelsoni</i>	F	adulto	US, Nevada, Monto Cristo Mountains
USNM	209705	Bovidae	<i>Ovis canadensis nelsoni</i>	F	jovem	US, Nevada, Monto Cristo Mountains
MZUSP	650485	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Lago Jacaré, Rio Trombetas, PA
MZUSP	22422	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	NA
MZUSP	7006	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	F	adulto	Rio das Mortes, São Domingos, MT, Brasil
MZUSP	6139	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	M	adulto	Rio Verde, GO
MZUSP	29085	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	M	adulto	São Lourenço, MT, Brasil
MZUSP	7700	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	M	adulto	Zoo, MT, Brasil
MZUSP	3268	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Rio Claro, SP
MZUSP	5701	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Ilha Seca, SP
MZUSP	3757	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	M	jovem	Perobal, SP
MZUSP	106	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	São Lourenço, RS, Brasil
MZUSP	3269	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	RS, Brasil
MZUSP	9712	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Marília, SP
MZUSP	9714	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Guaratuba, SP, Brasil
MZUSP	3232	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	São Paulo, SP
MZUSP	34768	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Chapadão do Sul, RS
MZUSP	3863	Equidae	<i>Equus caballus</i>	NA	adulto	Brasil
MZUSP	9599	Equidae	<i>Equus burchelli</i>	F	jovem	Brasil
MZUSP	22432	Suidae	<i>Sus scrofa</i>	M	jovem	Brasil
MZUSP	22432B	Cervidae	<i>Dorcelaphus dichomus</i>	M	jovem	Brasil
MZUSP	13570	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	adulto	Itaituba, PA
MZUSP	13562	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	Fordlandia, PA
MZUSP	33479	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	Rio Riozinho, PA

MZUSP	9628	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	jovem	Capim,PA
MZUSP	9629	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	Capim, PA
MZUSP	7164	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	Rio Urubu, AM
MZUSP	13571	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	AM
MZUSP	19992	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	adulto	São Paulo
MZUSP	420	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	adulto	SP
MZUSP	20047	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	Corupá, SC
MZUSP	20046	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	adulto	Corupá, SC
MZUSP	20045	Cervidae	<i>mazama americana rufa</i>	M	adulto	Corupá, SC
MZUSP	20048	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	adulto	Corupá, SC
MZUSP	1939	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	adulto	Itapura, SP
MZUSP	20050	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	jovem	Corupá, SC
MZUSP	1152	Cervidae	<i>Mazama rufina</i>	M	adulto	Itacaré, SP
MZUSP	10332	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	M	jovem	Avaré, SP
MZUSP	1920	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	M	adulto	Porto Faia, MG
MZUSP	1923	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	Porto Faia, MG
MZUSP	32065	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	M	adulto	NA
MZUSP	32061	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	NA
MZUSP	32082	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	Águas de Santa Bárbara, SP
MZUSP	32073	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	NA
MZUSP	32083	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	NA
MZUSP	32068	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	NA
MZUSP	32074	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	Águas de Santa Bárbara, SP
MZUSP	32060	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	Águas de Santa Bárbara, SP
MZUSP	32067	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	NA
MZUSP	32063	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	M	adulto	Águas de Santa Bárbara, SP
MZUSP	32084	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	M	adulto	NA
MZUSP	32057	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	M	adulto	NA
MZUSP	32200	Cervidae	<i>Ozotocerus bezoarticus</i>	F	adulto	Águas de Santa Bárbara, SP
MZUSP	32331	Cervidae	<i>Gazella thomsoni</i>	F	adulto	Zoo, SP, Brasil
MZUSP	32370	Cervidae	<i>Dama dama</i>	M	adulto	Zoo, SP, Brasil
MZUSP	9597	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	adulto	NA
MZUSP	10353	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	jovem	Anhembi
MZUSP	2999	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	jovem	Ituverava
MZUSP	8882	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	adulto	Anhembi
MZUSP	10350	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	adulto	Anhembi
MZUSP	8881	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	adulto	Anhembi
MZUSP	9598	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	F	jovem	NA
MZUSP	497	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	F	adulto	Bauru
MZUSP	20025	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	NA	adulto	Vale do Rio Betari
MZUSP	13489	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	NA	adulto	Vila Bravo
MZUSP	21607	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	Igarapé Serrinha
MZUSP	20016	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	NA	adulto	NA
MZUSP	5337	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	adulto	Santa Cruz
MZUSP	17551	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	M	adulto	São Pedro
MZUSP	8942	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	M	adulto	Capim

MZUSP	5341	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	adulto	Santa Cruz
MZUSP	5336	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	F	adulto	Santa Cruz
MZUSP	5339	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	NA	jovem	NA
MZUSP	7017	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	F	adulto	Pindaíba
MZUSP	498	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	M	adulto	Bauru
MZUSP	3341	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>		adulto	Corumbá
MZUSP	3001	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	F	adulto	Ituverava
MZUSP	22419	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>		adulto	NA
MZUSP	9639	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	F	adulto	Perequê Mirim
MZUSP	10346	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	M	adulto	Anhembi
MZUSP	108	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	NA	adulto	São Lourenço
MZUSP	8087	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	F	adulto	Cachimbo
MZUSP	32364	Tayassuidae	<i>Tajacu pecari</i>	M	adulto	Zoo, SP, Brasil
MZUSP	9630	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	M	adulto	Capim
MZUSP	10713	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	Rio Trombetas
MZUSP	1679	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	jovem	Joinville
MZUSP	2156	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	F	adulto	NA
MZUSP	32352	Camelidae	<i>Lama glama</i>	NA	jovem	Zoo, SP, Brasil
MZUSP	3309	Hippopotamid ae	<i>Hippopotamus amphibius</i>	NA	NA	NA
MZUSP	32073	Bovidae	<i>Tragelaphus angasii</i>	F	adulto	Zoo, SP, Brasil
MZUSP	32506	Camelidae	<i>Camelus bactrianus</i>	NA	jovem	Zoo, SP, Brasil
MZUSP	32507	Camelidae	<i>Lama glama</i>	NA	adulto	Zoo, SP, Brasil
MZUSP	1284	Cervidae	<i>Blastocerus dichotomus</i>	M	adulto	MS
MZUSP	28867	Cervidae	<i>Blastocerus dichotomus</i>	F	adulto	MS
MN	sn	Rhinocerotidae	<i>Diceros dicornis</i>	NA	adulto	Zoo, RJ, Brasil
MN	57063	Tapiridae	<i>Tapirus indicus</i>	NA	NA	NA
MN	69324	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Saladaua
MN	69130	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Santa Isabel
MN	70699	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Caracaraí
MN	70698	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Caracaraí
MN	71598	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Altamira
MN	868	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	NA
MN	64572	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Barão de Melgaço
MN	865	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Rio Jauru
MN	867	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Rio Jauru
MN	64652	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Barão de Melgaço
MN	32708	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Charantina
MN	11976	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	Alto Culuene
MN	64153	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	Barão de Melgaço
MN	599	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	adulto	NA
MN	600	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	NA
MN	1601	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	NA
MN	57066	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	NA
MN	57069	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	NA
MN	57069	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	NA	jovem	NA



---

MN	6007	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	Rio Tapajós
MN	6019	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	Rio Tapajós
MN	6024	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	Rio Tapajós
MN	37085	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	NA
MN	8453	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	Parati
MN	5646	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	F	adulto	NA
MN	37016	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	NA	adulto	Poço das Antas
MN	37683	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	M	adulto	Estrela
MN	64723	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	NA
MN	42892	Tayassuidae	<i>Tayassu tajacu</i>	NA	adulto	NA
DNPM	334	Carodniidae	<i>Carodnia vieirai 334</i>	NA	adulto	NA
DNPM	333	Carodniidae	<i>Carodnia vieirai 334</i>	NA	adulto	NA

---