



PALEOECOLOGIA ISOTÓPICA ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) DE MAMÍFEROS DO PLEISTOCENO FINAL–HOLOCENO DE ITUAÇU, BAHIA, BRASIL

RONALDO ARAUJO LEONI

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro,
Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã, 20550-900, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
ronaldoaleoni@gmail.com (Autor correspondente)

MÁRIO ANDRÉ TRINDADE DANTAS

Laboratório de Ecologia e Geociências, Universidade Federal da Bahia (IMS/CAT), Rua Hormindo Barros, 58,
Candeias, 45029-094, Vitória da Conquista, BA, Brasil. matdantas@yahoo.com.br

ALEXANDER CHERKINSKY

Center for Applied Isotope Studies, University of Georgia, GA 30602, Athens, Georgia, USA.
acherkin@uga.edu

LAÍS ALVES-SILVA

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro,
Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã, 20550-900, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. allveslais@gmail.com

ABSTRACT – Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) of mammals from the late Pleistocene–Holocene of Ituaçu, Bahia, Brazil. In this paper, the isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) of fossils of the mammals *Alouatta* sp., *Cebus* sp., *Myocastor coypus*, *Dicotyles tajacu*, *Tamandua tetradactyla*, and *Tapirus terrestris* collected in Lapa do Bode cave, Ituaçu Municipality, State of Bahia, is described. Radiocarbon ages of 6,480–6,653 Cal yr. BP (^{14}C collagen = 5,790±25 years) were obtained for *T. tetradactyla* and 27,798–28,221 Cal yr. BP (^{14}C collagen = 23,950±50 years) for *M. coypus*. The herbivore taxa (*T. terrestris*, $\delta^{13}\text{C}$ = -14.9 ‰; *Alouatta* sp., $\delta^{13}\text{C}$ = -13.0 ‰; *M. coypus*, $\delta^{13}\text{C}$ = -12.7 ‰) had a diet composed mainly of C3 plants ($\text{p}\delta^{13}\text{C} < 80\%$), indicating forested environment, a similar interpretation also suggested from other taxa that ingested >60% C3 plants such as *Cebus* sp. ($\delta^{13}\text{C}$ = -13.1 ‰); *D. tajacu* ($\delta^{13}\text{C}$ = -9.7 ‰; *T. tetradactyla*, $\delta^{13}\text{C}$ = -11.0 ‰), allowing to suggest that these taxa lived in low-density forests and arboreal savanna habitats.

Keywords: caves, paleodiet, carbon isotopes, oxygen isotopes.

RESUMO – Neste trabalho é apresentada a paleoecologia isotópica ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) de fósseis de mamíferos pertencentes a *Alouattasp.*, *Cebus* sp., *Myocastor coypus*, *Dicotyles tajacu*, *Tamandua tetradactyla* e *Tapirus terrestris*, coletados na caverna Lapa do Bode, Ituaçu, Bahia. Datas por radiocarbono forneceram idade calibrada de 6.480–6.653 Cal anos AP (^{14}C bioapatita = 5.450±25; convertido em ^{14}C colágeno = 5.790±25) em *T. tetradactyla* e 27.798–28.221 Cal anos AP (^{14}C bioapatita = 20.050± 50; convertido em ^{14}C colágeno = 23.950±50) em *M. coypus*. Os herbívoros (*T. terrestris*, $\delta^{13}\text{C}$ = -14,9 ‰; *Alouatta* sp., $\delta^{13}\text{C}$ = -13,0 ‰; *M. coypus*, $\delta^{13}\text{C}$ = -12,7 ‰) tinham dieta composta principalmente por plantas C3 ($\text{p}\delta^{13}\text{C} < 80\%$), vivendo em um ambiente florestado de baixa densidade, o que é sugerido também para os taxa do terceiro nível trófico ou superior ($\text{p}\delta^{13}\text{C} > 60\%$; *Cebus* sp., $\delta^{13}\text{C}$ = -13,1 ‰; *D. tajacu*, $\delta^{13}\text{C}$ = -9,7 ‰; *T. tetradactyla*, $\delta^{13}\text{C}$ = -11,0 ‰), indicando que todos os taxa estudados viviam principalmente em habitats de florestas de baixa densidade e savana arbórea.

Palavras-chave: cavernas, paleodieta, isótopos de carbono, isótopos de oxigênio.

INTRODUÇÃO

A Chapada Diamantina é uma região localizada no centro do Estado da Bahia, Nordeste do Brasil, atualmente abrigando florestas úmidas que revelam uma alta diversidade florística. Os fatores como a grande biodiversidade e o alto endemismo da região podem ser explicados pela topografia elevada e alta precipitação média anual (Silveira *et al.*, 2019). Além disso,

essa região é notoriamente conhecida por suas cavernas e dolinas com relevo e bacias carbonáticas formadas na Era Cenozoica (Pereira *et al.*, 2017).

Nas cavernas dessa região são encontrados fósseis bem preservados que vão de megamamíferos (Araújo *et al.*, 2022), mesomamíferos (Leoni & Silva, 2018; Eltink *et al.*, 2020; Salles *et al.*, 2020; Dantas *et al.*, 2021), até pequenos mamíferos (Salles *et al.*, 2014). Através destes fósseis, que

em sua maioria são datados do Pleistoceno final ao Holoceno inicial, diversas informações têm sido resgatadas, como o paleoambiente e a paleodieta. O uso de ferramentas como os isótopos estáveis têm permitido inferências sobre dieta, clima, vegetação, dentre outros dados paleoecológicos (Neves & Piló, 2003; Auler *et al.*, 2006; Pansani *et al.*, 2019; Dantas *et al.*, 2020; Eltink *et al.*, 2020; Dantas *et al.*, 2021; Omena *et al.*, 2021).

O tecido do esqueleto de um animal, através da dieta e ingestão de água, contém informações sobre o paleoambiente na forma de razões isotópicas e essas informações podem ser encontradas na porção orgânica e mineral de tecido ósseo, dentina e porção mineral do esmalte (Bocherens & Drucker, 2013).

As razões isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) que são incorporados através da dieta podem ser utilizadas para estimar a proporção de recursos vegetais (plantas C3 e C4) consumidos por um animal (Cerling & Harris, 1999). Além disso, a interpretação destas razões torna possível sugerir as condições fitofisionômicas, as quais essas espécies estariam sujeitas (Bocherens & Drucker, 2013), enquanto variações nas razões isotópicas de oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$) podem ser utilizadas para interpretar aspectos como mudanças de temperatura ou precipitação (Bocherens & Drucker, 2013). Nesse contexto, o presente estudo buscou elucidar a paleoecologia isotópica dos fósseis de seis mamíferos de pequeno e médio porte coletados na caverna Lapa do Bode do Município de Ituaçu, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A caverna Lapa do Bode ($13^{\circ}50'11''\text{S}$, $41^{\circ}17'07''\text{W}$) está situada na Serra do Sincorá, Chapada Diamantina (Gouvea, 1993), localizada no sudoeste da zona urbana do Município de Ituaçu, Bahia, Brasil, que fez parte da área historicamente estável da Região Intertropical Brasileira (Figura 1). A Serra do Sincorá está situada na região central do Estado da Bahia e exibe alta diversidade geológica, de fácies arenosas e arenitos semi-consolidados até sedimentos glaciais e carbonatos (Pereira *et al.*, 2017), além de abrigar uma grande diversidade de fósseis de mamíferos bem preservados (Leoni & Silva, 2018).

A região apresenta um clima semiárido com períodos mais secos (Silva & Azevedo, 2000). O Município de Ituaçu está situado a uma baixa altitude (527 m), apresenta média anual de temperatura elevada ($23,6^{\circ}\text{C}$) e uma das menores precipitações pluviométricas (656 mm) dentre as localidades da Chapada Diamantina (Silva & Azevedo, 2000). A fitofisionomia é composta por caatinga arbórea aberta, contato caatinga-floresta estacional (Conceição *et al.*, 2016).

Material

Os fósseis em estudo são constituídos por mamíferos Xenarthra (*Tamandua tetradactyla* Linnaeus, 1758), Rodentia (*Myocastor coypus* Molina, 1782), Perissodactyla (*Tapirus terrestris* Linnaeus, 1758), Artiodactyla (*Dicotyles tajacu*

Linnaeus, 1758) e Primata (*Alouatta* sp. e *Cebus* sp.). Os fósseis foram encontrados sobre a superfície do solo em meio aos sedimentos próximos à entrada da caverna Lapa do Bode, e em outros corredores distintos da caverna, estando a maior parte sem incrustação. O fóssil de *T. tetradactyla* é representado por apenas um indivíduo (LEG 1533-1632; Figura 2A), o qual exibe coloração alterada e não apresenta incrustação (Leoni *et al.*, 2022). Um esqueleto de *M. coypus* encontra-se incrustado junto ao sedimento em um dos salões da caverna (Figura 2B). O esqueleto não foi coletado, e ainda se encontra na caverna; apenas uma amostra da porção distal do fêmur (LEG 1534) e um dente (LEG sem número) foram retirados para análises.

Foram encontrados diversos elementos esqueléticos de *Alouatta* sp. (Figura 2C), no entanto, optou-se por resgatar apenas um fragmento de maxila esquerda (LEG 1531). Os fósseis dos demais táxons incluem: um fragmento de maxila (LEG 1524) e os dentários direito e esquerdo (LEG 1523 e 1525) de *Tapirus terrestris* juvenil; um fragmento de maxila direita (LEG 1528) e dentário esquerdo (LEG 1530) de *Dicotyles tajacu* (ver Leoni & Silva, 2018), e um crânio (LEG 1532) de *Cebus* sp. Todos estes fósseis, assim como os de *Tamandua tetradactyla*, não apresentam incrustação.

A coleta dos fósseis foi permitida através da licença nº 51438 emitida pelo SISBIO/CECAV a MATD. Todos os fósseis fazem parte da coleção científica do Laboratório de Ecologia e Geociências (LEG) da Universidade Federal da Bahia (IMS/CAT).

Isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)

Para determinar a composição isotópica de carbono e oxigênio foram retiradas amostras de esmalte dos fósseis de *Alouatta* sp., *Cebus* sp., *Myocastor coypus*, *Dicotyles tajacu* e *Tapirus terrestris*, enquanto de *Tamandua tetradactyla* as amostras foram obtidas do tecido ósseo. As análises foram feitas no *Center for Applied Isotope Studies* (University of Georgia - Estados Unidos da América). Os resultados foram descritos usando notação delta, $\delta = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) * 1000]$ (Coplen, 1994); as razões isotópicas de carbono ($R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$) são expressas em referência ao padrão Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB), enquanto as razões isotópicas de oxigênio ($R = {}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O}$) são expressas no padrão Standard Mean Ocean Water (SMOW).

Todas as amostras foram limpas através de banho ultrassônico com água destilada e então deixadas para secar naturalmente. Posteriormente, foram fracionadas em pequenos fragmentos para serem tratadas com ácido acético (CH_3COOH) 1N diluído para remover carbonatos secundários superficiais e absorvidos, garantindo que o dióxido de carbono evoluído fosse removido do interior dos fragmentos da amostra e que o ácido fresco penetrasse nas micro-superfícies interiores (Cherkinsky, 2009).

As amostras quimicamente limpas foram reagidas sob vácuo com 100% de ácido fosfórico (H_3PO_4) para dissolver a fase mineral do tecido esquelético e liberar o dióxido de carbono da hidroxiapatita. O dióxido de carbono resultante foi criogenicamente purificado da reação de outros produtos e cataliticamente convertido em grafite (Cherkinsky, 2009).

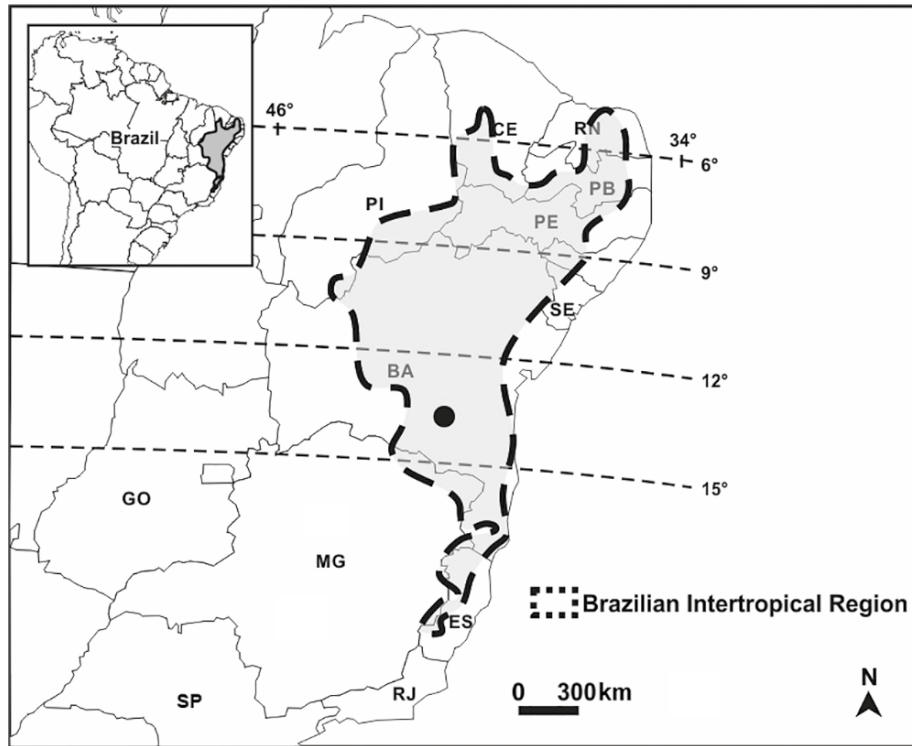


Figura 1. Região Intertropical Brasileira, com destaque para o Município de Ituaçu, Bahia, Brasil.

Figure 1. Brazilian Intertropical Region, highlighting the Municipality of Ituaçu, Bahia, Brazil.

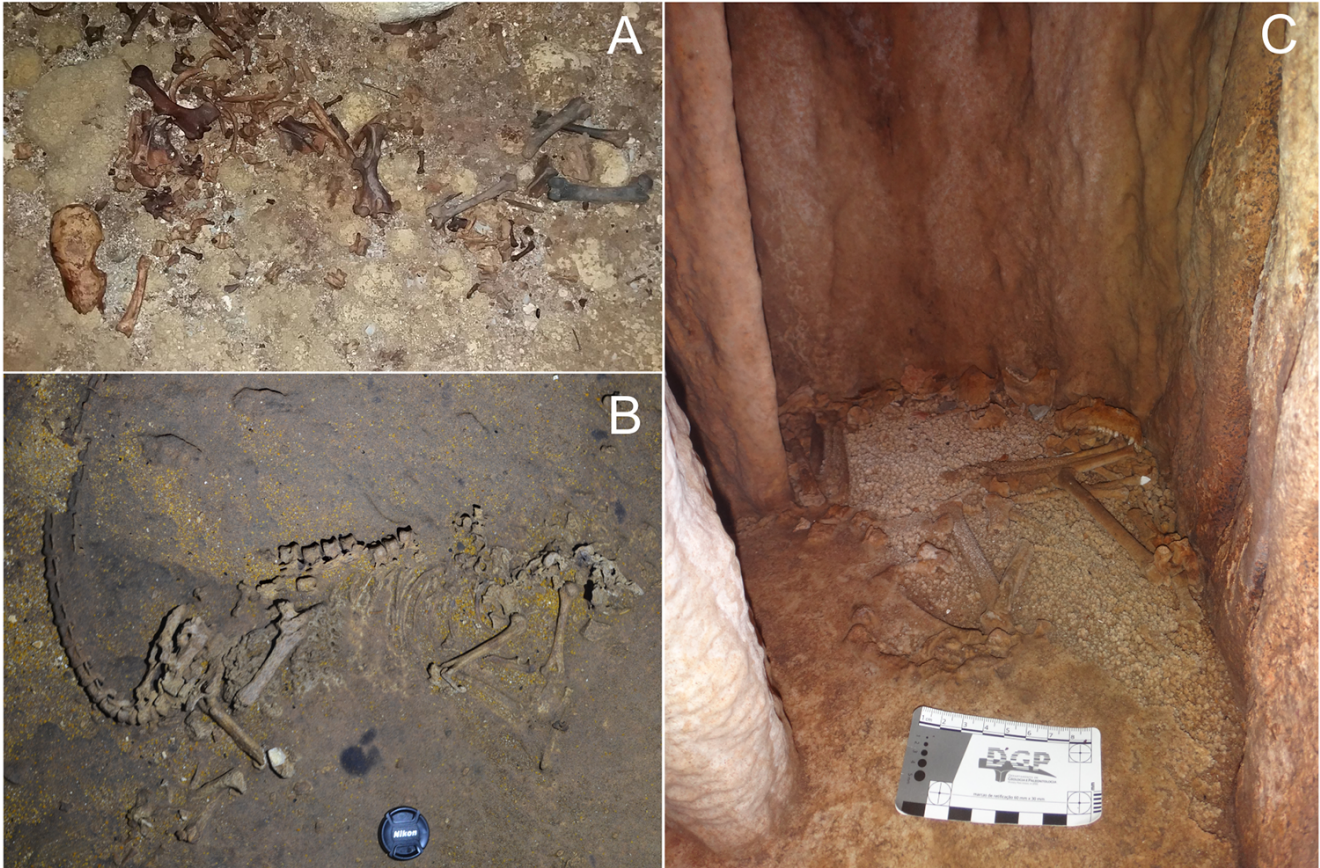


Figura 2. Fósseis de **A**, *Tamandua tetradactyla*; **B**, *Myocastor coypus*; e **C**, *Alouatta* sp. *in situ* na caverna Lapa do Bode, Ituaçu, Bahia.

Figure 2. Fossils of **A**, *Tamandua tetradactyla*; **B**, *Myocastor coypus*; and **C**, *Alouatta* sp. *in situ* inside Lapa do Bode cave, Ituaçu, Bahia.

Datação radiocarbônica (^{14}C AMS)

Foram feitas duas datações por radiocarbono nas amostras de *Myocastor coypus* e *Tamandua tetradactyla* (Tabela 1). A datação por radiocarbono foi feita em hidroxiapatita porque os fósseis não apresentavam colágeno preservado. As idades convencionais (não calibradas) são expressas em anos antes de 1950 (anos AP), considerando a meia vida do ^{14}C de 5.568 anos. O erro é citado como desvio padrão e reflete tanto o erro estatístico como o experimental.

A idade radiocarbônica tem sido corrigida pelo fracionamento isotópico. A confiabilidade da técnica aplicada para a purificação da hidroxiapatita foi previamente demonstrada por Cherkinsky (2009). No entanto, hoje já se reconhece que as idades obtidas em bioapatita são mais recentes do que as obtidas em colágeno (*e.g.*, Zazzo, 2004). Deste modo, usamos a correção proposta por Dantas & Cherkinsky (2023) que corrige a datação feita em bioapatita (^{14}C bioapatita) para o padrão de colágeno (^{14}C colágeno; equação 1), que apresenta alta correlação ($R^2 = 0,98$), baixos erros preditos ($\text{PE}\% = 0,01$) e erro padrão da estimativa ($\text{SEE}\% = 21,83$).

$$\ln \varepsilon = 2,4 + 0,0034(\ln \text{MC}) \quad (1)$$

A datação corrigida para colágeno foi depois calibrada usando o erro padrão encontrado na datação feita em bioapatita com a curva de calibração SHCal20 (Hogget *et al.*, 2020; 2σ , intervalo de confiança de 95%) em idades do calendário antes do presente (Cal anos AP) usando o software CALIB 8.1 (Reimer *et al.*, 2020) apresentadas entre parênteses após as idades convencionais (Tabela 1).

Paleoecologia isotópica

De acordo com Tejada-Lara *et al.* (2018), as razões isotópicas do carbono na bioapatita apresentam variação de acordo com a massa corporal do animal (MC em kg). O enriquecimento dos táxons estudados foi realizado através de modelos de regressão obtendo o logaritmo natural do enriquecimento ($\ln \varepsilon$) (Equação 2).

$$\log_{10}^{14}\text{Ccolágeno} = 1,09 * \log_{10}^{14}\text{Cbioapatita} - 0,31 \quad (2)$$

Utilizando-se as massas corporais máximas atribuídas a espécimes viventes destes táxons (Reis *et al.*, 2011) encontramos enriquecimento de 11,64‰ para *Cebus* sp. (MC = 5 kg), 11,72‰ para *Myocastor coypus* (MC = 6 kg), 11,78‰ para *Tamandua tetradactyla* (MC = 7 kg), 11,88‰ para *Alouatta* sp. (MC = 9 kg), 12,37‰ para *Dicotyles tajacu* (MC = 30 kg), e 13,38‰ para *Tapirus terrestris* (MC = 300 kg). Usamos o valor médio de enriquecimento de massa corporal encontrado para todos esses táxons, 12‰.

A interpretação da dieta com o uso de isótopos de carbono em bioapatita é feita levando-se em consideração os valores médios estimados para plantas C3 ($\delta^{13}\text{C} = -27 \pm 3$ ‰) e plantas C4 ($\delta^{13}\text{C} = -13 \pm 2$ ‰) (*e.g.*, Domingo *et al.*, 2012). Deste modo, valores de enriquecimento de massa corporal mais negativos do que -15‰ representam animais que possuem dieta predominante de plantas C3, enquanto valores mais positivos do que -1‰ indicam uma dieta dominada por plantas C4.

Além da dieta, foram inferidos os habitats em que os taxa viveram levando em consideração os valores da razão de isótopos de carbono para diferentes habitats na América do Sul (Domingo *et al.*, 2012; Asevedo *et al.*, 2021). Valores isotópicos variando entre -36,0‰ a -30,0‰ representam florestas de dossel fechado (florestas úmidas), valores de -30,0‰ a -25,0‰ indicam florestas de baixa densidade (florestas sazonais secas), valores de -25,0‰ a -22,0‰ indicam savana arbórea, valores de -22,0‰ a -15,0‰ representam ecótono entre savana arbórea e savana aberta ou pradarias, e valores de -15,0‰ a -9,0‰ indicam savana aberta ou pradaria.

A proporção dos recursos consumidos (plantas C3 = f_1 ; plantas C4 = f_2) dos herbívoros (segundo nível trófico) *Alouatta* sp., *Myocastor coypus* e *Tapirus terrestris* foi estimada através de um modelo matemático proposto por Phillips (2012), utilizando os valores limites de interpretação das plantas C3 ($\delta^{13}\text{C}_1 = -15$ ‰) ou C4 ($\delta^{13}\text{C}_2 = -1$ ‰) e as razões isotópicas de carbono dos táxons estudados ($\delta^{13}\text{C}_{\text{mix}}$). Para as espécies do terceiro nível trófico ou superior, isto é, *Cebus* sp., *Dicotyles tajacu* e *Tamandua tetradactyla*, foram estimadas as proporções do uso de habitats entre dominado por plantas C3 (f_1) ou C4 (f_2), decrescendo -1,5‰ devido à mudança de nível trófico (Fricke *et al.*, 2007). Deste modo,

Tabela 1. Razões isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$, em ‰), proporção (pi em %) de recursos alimentares (plantas C3 e C4), largura de nicho padronizada (BA), valores isotópicos de oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$, em ‰), e idades radiocarbônicas calibrada (Cal anos AP) nos taxa estudados da Lapa do Bode, Ituaçu, Bahia.

Table 1. Carbon isotopes ratios ($\delta^{13}\text{C}$, in ‰), proportions (pi in %) of food resources (C3 or C4 plants), standardized niche breadth (BA), oxygen isotopes ratios ($\delta^{18}\text{O}$, in ‰), and calibrated radiocarbon ages (Cal anos AP) of the studied taxa from Lapa do Bode, Ituaçu, Bahia.

Taxa	$\delta^{13}\text{C}$	piC3	piC4	BA	$\delta^{18}\text{O}$	Cal anos AP
<i>Alouatta</i> sp.	-13,0	0,86	0,14	0,32	30,1	–
<i>M. coypus</i>	-12,7	0,84	0,16	0,38	26,9	27.798–28.221
<i>T. terrestris</i>	-14,9	0,99	0,01	0,01	27,8	–
<i>Cebus</i> sp.	-13,1	0,76	0,24	0,58	27,7	–
<i>D. tajacu</i>	-9,7	0,51	0,49	1,00	28,6	–
<i>T. tetradactyla</i>	-11,0	0,61	0,39	0,91	27,9	6.480–6.653

os valores limites de referência usados foram: $\delta^{13}\text{C}_1 = -16,5$ ‰ para plantas C3 e $\delta^{13}\text{C}_2 = -2,5$ ‰ para plantas C4.

$$f1 = \frac{\delta^{13}\text{C}_{mix} - \delta^{13}\text{C}_2}{\delta^{13}\text{C}_1 - \delta^{13}\text{C}_2} \quad (3)$$

$$f2 = 1 - f1 \quad (4)$$

Considerando as proporções (p_i) encontradas, foram estimadas as larguras de nicho (B) dos taxa estudados, através do índice de Levins (1968; Equação 5), e depois padronizado (B_A ; Equação 6). Após a padronização, os resultados variaram entre 0 (especialista) e 1 (generalista).

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2} \quad (5)$$

$$B_A = \frac{B - 1}{N - 1} \quad (6)$$

RESULTADOS

Datações radiocarbônicas

A datação em *Tamandua tetradactyla* forneceu uma idade convencional dentro do Holoceno, 6.480–6.653 Cal anos AP (^{14}C bioapatita = 5.450 ± 25 anos; e convertida para ^{14}C colágeno = 5.790 ± 25). Já *Myocastor coypus* foi datado como Pleistoceno final, com idade calibrada de 27.798–28.221 Cal anos AP (^{14}C bioapatita = 20.050 ± 50 anos, convertida para ^{14}C colágeno = 23.950 ± 50 anos).

Paleoecologia isotópica ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)

A dieta de *Alouatta* sp. ($\delta^{13}\text{C} = -13$ ‰, $\delta^{18}\text{O} = 30,1$ ‰) foi interpretada como composta por 86% de plantas C3 e 14% de plantas C4, com uma largura de nicho de 32%. *Myocastor coypus* ($\delta^{13}\text{C} = -12,7$ ‰, $\delta^{18}\text{O} = 26,9$ ‰) teria uma alimentação com proporção de plantas similar à de *Alouatta* sp. ($p_{iC3} = 84\%$, $p_{iC4} = 16\%$), com uma largura de nicho padronizado de 0,38. *Tapirus terrestris* apresentou uma razão isotópica de carbono de $-14,9$ ‰, e valor de oxigênio de $\delta^{18}\text{O} = 27,8$ ‰. A interpretação da dieta mostrou que esse indivíduo consumia 99% de plantas C3, sendo considerado um especialista ($BA = 0,01$). Os táxons onívoros forrageavam em ambiente com predomínio de plantas C3 ($p_{iC3} > 51\%$), sendo que *Cebus* sp. ($\delta^{13}\text{C} = -13,1$ ‰, $\delta^{18}\text{O} = 27,7$ ‰, $BA = 0,31$) e *Tamandua tetradactyla* ($\delta^{13}\text{C} = -11,0$ ‰; $\delta^{18}\text{O} = 27,9$ ‰, $BA = 0,91$) apresentaram os valores de carbono mais negativos, e *Dicotyles tajacu* ($\delta^{13}\text{C} = -9,7$ ‰, $\delta^{18}\text{O} = 28,6$ ‰, $BA = 0,89$).

DISCUSSÃO

Datações radiocarbônicas e paleoclima

Considerando as datações radiocarbônicas, a associação fóssil da caverna Lapa do Bode abrange do Pleistoceno final ao Holoceno Médio, com uma taxa de mistura temporal esperada (pelo menos 12 mil anos) de acordo com as idades calibradas para os fósseis analisados e com os limites de média de tempo para associações de vertebrados em cavernas (Behrensmeyer *et al.*, 2000).

Além disso, é a mistura temporal mais baixa dentre os resultados encontrados em outras cavernas dos estados da Bahia, como a Toca dos Ossos em Ouroândia (~16 mil anos; Pansani *et al.*, 2019), Toca Fria, Iuiu (~17 mil anos; Dantas *et al.*, 2020), Gruta do Ioiô, Iraquara (~22 mil anos; Eltink *et al.*, 2020), e de Minas Gerais, como a Gruta Cuvieri, Lagoa Santa (~18 mil anos; Neves & Piló, 2003; Auler *et al.*, 2006). A mistura temporal é muito inferior às taxas estimadas na Gruta do Baú, em Lagoa Santa, Minas Gerais (~63 mil anos; Auler *et al.*, 2006) e Toca da Barriguda, Campo em Formoso, Bahia (~208 mil anos; Auler *et al.*, 2006).

Paleoecologia isotópica ($\delta^{13}\text{C}$)

A interpretação da razão isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ dos remanescentes fósseis estudados mostrou congruência com a dieta encontrada em indivíduos atuais do mesmo táxon (Neville *et al.*, 1988; SOWLS, 1997; Guichón *et al.*, 2003; Bicca-Marques *et al.*, 2006; Medri *et al.*, 2006; Bachand *et al.*, 2009; Colares *et al.*, 2010). As razões isotópicas de carbono destes táxons variaram entre $-14,9$ ‰ a $-9,7$ ‰ (Tabela 1), o que permite sugerir que viveram principalmente em dois tipos de habitats, floresta de baixa densidade e savana arbórea, que provavelmente estavam associadas a florestas sazonais secas, como a caatinga. Este bioma é atualmente predominante na região da caverna Lapa do Bode, na cidade de Ituaçu (Conceição *et al.*, 2016).

A dieta de *Alouatta* sp. foi mais rica em plantas C3 ($p_i > 86\%$) do que em C4. Dantas *et al.* (2022) encontraram uma razão isotópica de $\delta^{13}\text{C} = -14,6$ ‰ e $\delta^{18}\text{O} = 30,9$ ‰ em um fóssil de *Alouatta* sp., sugerindo ser um especialista em recursos C3 ($BA = 0,08$) que habitou uma floresta de baixa densidade. A diferença nas razões de carbono pode estar associada a depleção vertical de $\delta^{13}\text{C}$, devido ao efeito da cobertura do dossel, onde os valores mais negativos de carbono estão mais próximos ao solo (Merwe & Medina, 1991).

As assinaturas isotópicas de carbono dos indivíduos de *Alouatta* sp. podem indicar que eles provavelmente tinham acesso a diferentes tipos ou extratos florestais. O valor mais baixo de $\delta^{13}\text{C}$, além disso, pode estar relacionada à densidade florestal, na qual áreas abertas são mais ricas em carbono do que florestas densas (Merwe & Medina, 1991). O indivíduo de *Alouatta* sp. aqui estudado, portanto, pode ter vivido em um ambiente mais aberto do que o indivíduo encontrado por Dantas *et al.* (2022).

Myocastor coypus apresentou uma dieta dominada por plantas C3 ($pi > 0,84$), sendo que a razão isotópica de carbono sugere plantas aquáticas, pois animais que forrageiam em habitats mais abertos e áridos possuem valores mais positivos de $\delta^{13}C$ (e.g., > -12 ‰) enquanto animais que forrageiam em ambientes terrestres úmidos ou teias alimentares aquáticas abastecidas por macrófitas de água doce apresentam valores mais baixos de $\delta^{13}C$ (e.g., < -13 ‰; Clementz *et al.*, 2008). As razões baixas de $\delta^{13}C$ poderiam indicar que esses organismos consumiam macrófitas aquáticas que crescem em água doce em rios e córregos (Clementz *et al.*, 2008). A sobreposição dos valores de $\delta^{13}C$ para macrófitas de água doce e plantas terrestres C3 pode tornar difícil a distinção entre essas duas fontes de dietas.

A presença de *Myocastor coypus* é indicativa de fontes de água permanentes na região, e sua dieta é composta predominantemente por plantas aquáticas, sendo as plantas terrestres consumidas quando as aquáticas são escassas (Abbas, 1991; Wilsey *et al.*, 1991; Prigioni *et al.*, 2005; Reis *et al.*, 2011). Uma razão similar foi encontrada para um espécime de *M. coypus* coletado na Gruta do Ioiô, em Iraquara, Bahia (Eltink *et al.*, 2020), que viveu há 22 mil anos e apresentou valor $\delta^{13}C$ de $-12,4$ ‰, indicando uma dieta composta por 81% de plantas C3. Levando em consideração a predominância de uma vegetação arbustiva baixa e esparsa na região de Iraquara, atualmente, os dados indicam a presença de uma floresta densa e mais úmida no passado para a região da Gruta do Ioiô.

O valor de $\delta^{13}C$ para *Tapirus terrestris* indica um hábito estritamente florestal. DeSantis (2011) aponta que o valor médio de $\delta^{13}C$ para espécies de *Tapirus* (*T. bairdii*, *T. pinchaque*, *T. terrestris*) é de 12 ‰, e indivíduos de *T. terrestris* variaram entre $-18,1$ ‰ a $-12,8$ ‰, sugerindo forrageamento nos ambientes de dossel mais densos. Essa baixa variabilidade entre as espécies mostra que *Tapirus* possui uma alta conservação dos nichos dietéticos com os ambientes florestais. Dantas *et al.* (2021) encontraram valores mais negativos de $\delta^{13}C$ em *T. terrestris* ($-17,2$ ‰), indicando uma dieta composta 100% por plantas C3 e classificado como um indivíduo especialista ($BA = 0$), o valor mais negativo de $\delta^{13}C$ sugerindo um habitat de savana arbórea.

Habitats como o interior de florestas ou teias alimentares aquáticas abastecidas por fitoplâncton de água doce tendem a ter razões de $\delta^{13}C$ ainda mais baixas do que em ambientes terrestres úmidos com teia alimentar abastecidas com macrófitas (e.g., < -13 ‰; Clementz *et al.*, 2008). Tal interpretação é congruente com a ocorrência observada para indivíduos de *Tapirus terrestris*, geralmente ocorrendo associadas a rios e florestas úmidas (Sekiamia *et al.*, 2006). Além disso, as espécies do gênero *Tapirus* detêm uma relação negativa entre a razão de $\delta^{13}C$ e a precipitação: quanto maior a precipitação, mais densa a floresta (DeSantis, 2011). Considerando a variação encontrada por DeSantis (2011), é possível sugerir que o indivíduo estudado neste trabalho utilizou o habitat mais denso no ecótono entre savana arbórea e savana aberta para o forrageamento.

Todos os mamíferos do segundo nível trófico ou superior teriam dietas mais próximas da generalista, *Cebus* sp. ($\delta^{13}C =$

$-13,1$ ‰, $piC3 = 0,76$ ‰; $BA = 0,58$), *Dicotyles tajacu* ($\delta^{13}C = -9,7$ ‰; $piC3 = 0,51$ ‰; $BA = 1,00$) e *Tamandua tetradactyla* ($\delta^{13}C = -11,0$ ‰; $piC3 = 0,61$ ‰; $BA = 0,91$), vivendo em maior proporção em ambientes ricos em plantas C3.

O enriquecimento de $\delta^{13}C$ entre dieta e bioapatita em mamíferos onívoros varia entre as espécies, provavelmente devido às diferenças em seus tamanhos corporais e tratos fisiológicos, anatômicos e comportamentais. No entanto, os valores de $\delta^{13}C$ de onívoros podem refletir o consumo dietético dos recursos vegetais finais (Suraprasit *et al.*, 2021).

A dieta de indivíduos viventes das espécies de *Cebus* sp. é composta principalmente por frutos e insetos (Reis *et al.*, 2011). De acordo com Sowls (1997), *Dicotyles tajacu* pode consumir grama verde, frutas, bulbos, tubérculos, insetos, anfíbios e serpentes. Dentre os itens que compõem a dieta de *Tamandua tetradactyla* estão principalmente os insetos da família Formicidae e ordem Isoptera, na maioria das vezes em áreas fechadas (Hyodo *et al.*, 2011), que corrobora com os valores isotópicos encontrados neste trabalho.

Dicotyles tajacu possui uma grande tolerância ecológica, habitando desde florestas úmidas tropicais até ambientes semiáridos e desertos (Marinho *et al.*, 2019). Primatas do gênero *Cebus* sp. podem viver em praticamente todos os habitats de floresta neotropicals e podem ocorrer também em áreas mais abertas, como cerrado e caatinga (Bicca-Marques *et al.*, 2006). Atualmente, *Tamandua tetradactyla* pode ser encontrado em florestas áridas, florestas transicionais e pampas (Hayssen, 2011). Portanto, observações atuais sobre o habitat desses táxons são congruentes com a interpretação das razões isotópicas nos fósseis, indicando que essas espécies podem ocupar habitats de florestas de menor densidade, devido a sua característica em comum de alta tolerância às condições impostas (Figura 3).

Isótopos de oxigênio ($\delta^{18}O$)

As espécies de *Alouatta* em geral ingerem a maior parte da água da alimentação, despendendo pouco tempo forrageando em busca deste recurso, sendo o consumo de água livre um hábito raro (Dias *et al.*, 2014). A sazonalidade, porém, pode alterar os hábitos de consumo das espécies de *Alouatta*, que podem ingerir água da chuva retida em flores e bromélias e fendas em troncos durante estações chuvosas, enquanto nas estações secas, contraintuitivamente, a maior parte da água é obtida a partir da dieta, apesar da estação seca ser caracterizada por menos umidade e maior temperatura, aumentando a requisição de água pelos animais.

No entanto, nas estações úmidas indivíduos de *Alouatta* passam 25,3% do tempo se alimentando de folhas maduras e 31,2% do tempo se alimentando de folhas jovens, enquanto nas estações secas o tempo de alimentação em folhas maduras é de 11,5% e de folhas jovens 56,5%. A média de água contida em folhas jovens é significativamente maior do que a contida em folhas maduras (Dias *et al.*, 2014). Portanto, a estação seca proporciona mais água do que a estação úmida. Outra relação pode ser feita de acordo com a temperatura, em habitats mais quentes indivíduos de *Alouatta* passam mais tempo bebendo

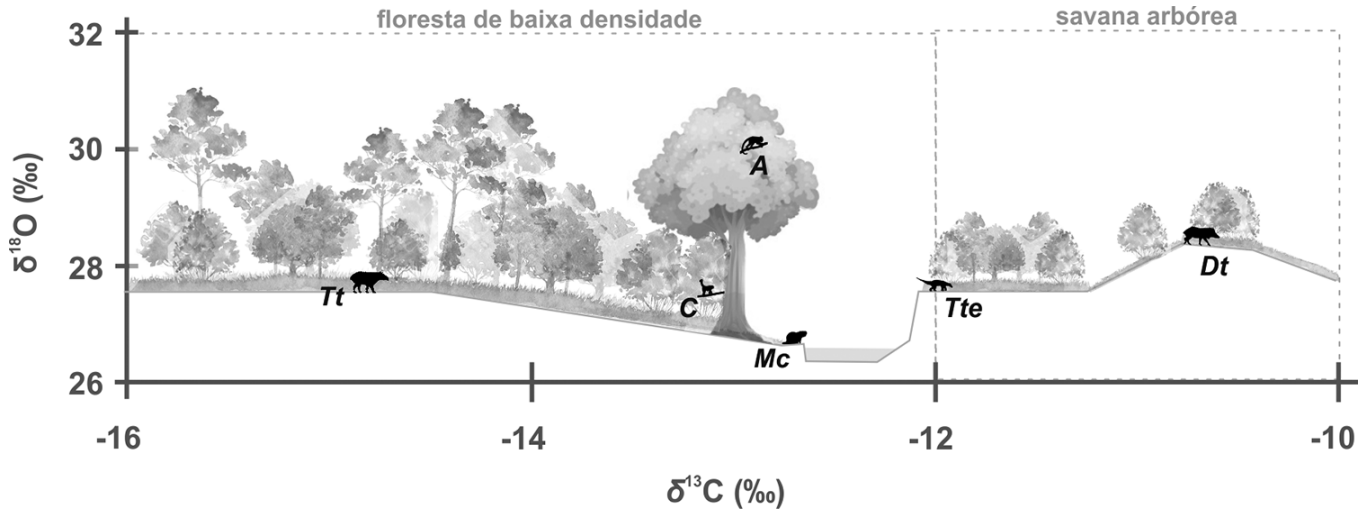


Figura 3. Gráfico biplot entre $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$ dos taxa encontrados na Lapa do Bode, Ituaçu, Bahia, indicando os habitats nos quais eles viviam. **Abreviações:** Tt, *Tapirus terrestris*; C, *Cebus* sp.; A, *Alouatta* sp.; Mc, *Myocastor coypus*; Tte, *Tamandua tetradactyla*; Dt, *Dicotyles tajacu*.

Figure 3. Biplot graphic between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of the taxa from Lapa do Bode cave, Ituaçu, Bahia, and the habitats in which they lived. **Abbreviations:** Tt, *Tapirus terrestris*; C, *Cebus* sp.; A, *Alouatta* sp.; Mc, *Myocastor coypus*; Tte, *Tamandua tetradactyla*; Dt, *Dicotyles tajacu*.

água ou consumindo folhas maduras (Glander, 1978; Dias *et al.*, 2014).

As mudanças no comportamento de ingestão de água acabam afetando a razão de $\delta^{18}\text{O}$ em primatas, como pode ser sugerido para a razão de $\delta^{18}\text{O}$ encontrada na presente análise para *Alouatta* sp. ($\delta^{18}\text{O} = 30,1\text{‰}$). Os indivíduos que se alimentam de folhas jovens e bebem menos água tendem a ter $\delta^{18}\text{O}$ mais positivo (Crowley, 2014).

A dieta e o hábito semiaquático de *Myocastor coypus* (Cullen *et al.*, 2019) podem explicar o baixo valor isotópico de oxigênio encontrado ($\delta^{18}\text{O} = 26,9\text{‰}$). A razão isotópica de $\delta^{18}\text{O}$ encontrada em animais semiaquáticos, mostra que o hábito semiaquático pode estar associado com razões mais negativas de oxigênio, possuindo valores mais negativos do que o encontrando na fauna da mesma comunidade (Clementz *et al.*, 2008).

Em *Tapirus terrestris* foi obtida uma razão de $\delta^{18}\text{O} = 27,8\text{‰}$. Em ambientes com temperaturas superiores a 20°C , razões mais negativas de $\delta^{18}\text{O}$ indicam maior precipitação (Bocherens & Drucker, 2013). Segundo Levin *et al.* (2006), mamíferos que vivem em ambientes mais áridos e quentes geralmente possuem razões similares ou maiores de $\delta^{18}\text{O}$ sob condições mais secas. No entanto, esse padrão nas espécies de *Tapirus* parece ser o inverso, havendo decaimento na razão de $\delta^{18}\text{O}$ com o aumento da aridez. Com exceção de *T. terrestris*, espécie na qual os valores de $\delta^{13}\text{C}$ explicam a maior parte da variação dos valores de $\delta^{18}\text{O}$, esses indivíduos acabam utilizando as folhas das plantas como fonte da maior parte da água corporal, e a precipitação não se tornando um fator limitante. Consequentemente, consomem menos água de rios e de outros corpos d'água, formando uma forte correlação entre $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$.

Como a evaporação cai com o aumento da densidade do dossel, valores mais baixos de $\delta^{18}\text{O}$ nos tecidos das plantas

são esperados em florestas densas com valores de $\delta^{13}\text{C} < -14\text{‰}$ (DeSantis, 2011).

Crowley (2014), estudando primatas do gênero *Cebus* em duas localidades Setor Santa Rosa e El Zota (Costa Rica), observou que os valores de $\delta^{18}\text{O}$ eram menores ($\delta^{18}\text{O} = 27,2\text{‰}$ e $28,2 \pm 0,9\text{‰}$) em El Zota do que em outras localidades (Setor Santa Rosa, $\delta^{18}\text{O} = 30\text{‰}$). Essa diferença pode ser compreendida pela diferença na pluviosidade, pois a localidade de El Zota recebe uma proporção maior de precipitação e é mais úmida do que as outras localidades.

Nestas razões devem ser levados em consideração o consumo animal. O gênero *Cebus* é um dos que mais consome matéria animal, obtendo assim valores mais baixos de $\delta^{18}\text{O}$ também em El Zota, Costa Rica (Crowley, 2014). A proporção entre recursos C3 e C4 consumidos por *Cebus* ($\text{piC3} > 70\%$) e a sua origem, que deve ser, na sua maior parte, animal. Uma vez que esses animais mantêm um baixo consumo de plantas C4, também reduzem, assim, o valor de $\delta^{18}\text{O}$ (Galetti & Pedroni, 1994).

Eltink *et al.* (2020) encontraram em *Dicotyles tajacu* uma razão de $\delta^{18}\text{O} = 26,9\text{‰}$, interpretada como um habitat de floresta mais densa e úmida, indicado também pela razão de $\delta^{13}\text{C}$ e a proporção dos recursos consumidos ($\delta^{13}\text{C} = -12,4\text{‰}$ e C3 = 90%). Além disso, foi também abordada a razão de $\delta^{18}\text{O}$ em espeleotemas (Novello *et al.*, 2017). Esta última indicou um clima mais úmido para o período Pleistoceno final até Holoceno médio para a região Nordeste do Brasil, e para o intervalo de tempo de 21.000 e 9.000 anos, momento em que a região recebeu um volume muito grande de precipitação. No entanto, o indivíduo aqui estudado apresenta razões discrepantes das obtidas por Eltink *et al.* (2020), com uma dieta mais generalista ($BA = 1,00$) e uma razão de $\delta^{18}\text{O}$ maior, indicando um clima mais seco e quente, o que proporciona um aumento de plantas C4, um dos itens da preferência dietética de *D. tajacu* (Sowls, 1997; Bocherens & Drucker, 2013).

Tamandua tetradactyla apresentou uma razão de $\delta^{18}\text{O} = 27,9\%$. Essa espécie ocupa habitats diferentes desde Chaco, pradarias e florestas transicionais, sendo a maior parte de suas populações encontradas em áreas secas (64%) e o restante em áreas úmidas ou próximo a córregos (36%). *T. tetradactyla* não consome água livre na natureza, toda a ingestão é obtida através da dieta (Hailey, 2011), indicando que o valor de oxigênio deve estar relacionado com a água presente nos itens da dieta consumidos, considerando o valor mais baixo de oxigênio.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os fósseis de seis espécies de mamíferos encontrados na caverna Lapa do Bode, incluindo *Alouatta* sp., *Cebus* sp., *Myocastor coypus*, *Dicotyles tajacu*, *Tamandua tetradactyla* e *Tapirus terrestris*, revelaram um ambiente similar ao recente do bioma Caatinga no qual está inserida. Todos os fósseis resgatados e analisados são de mamíferos que possuem alta capacidade de adaptação aos mais diferentes habitats. A análise isotópica sugere que toda a associação faunística ocupava um habitat de transição entre uma savana arbórea e uma savana aberta. Neste ambiente como matriz, cada animal poderia ocupar um nicho, surgindo uma separação tênue, mas visível, entre aqueles (i) com maiores proporções de consumo de plantas C3 ($> 0,84$) como *Alouatta* sp., *Myocastor coypus* e *Tapirus terrestris*, que ocupariam mais a savana arbórea; e (ii) aqueles com proporções mais equilibradas de consumo entre os recursos de plantas C3 e C4 (0,76–0,51), incluindo *Cebus* sp., *Dicotyles tajacu* e *Tamandua tetradactyla*, que deveriam ocupar desde a borda até a porção mais aberta.

Dentro dessas porções de habitat ainda deveria haver separações, *Tapirus terrestris* ocupando habitats mais arborizados, enquanto *Alouatta* sp. e *Myocastor coypus* ficariam na zona intermediária entre a mais profunda e a borda. Para os indivíduos mais generalistas funcionaria da mesma maneira: *Cebus* sp. ocupando uma zona similar a povoada por *Alouatta* e *M. coypus* e a savana aberta, enquanto *Dicotyles tajacu* e *Tamandua tetradactyla* forrageando principalmente na savana aberta.

Outro importante fator é o impacto da água como fonte de oxigênio e o efeito da disponibilidade deste recurso na interação dos mamíferos encontrados com o ambiente. Alguns táxons (*Alouatta* sp., *Tapirus terrestris*, *Dicotyles tajacu*) exibem valores mais baixos de oxigênio quando há aumento da precipitação ou densidade florestal, consumo animal (*Cebus* sp., *Tamandua tetradactyla*) e consumo de água livre ou plantas aquáticas (*Myocastor coypus*). Todos os indivíduos, exceto *M. coypus*, indicariam um período mais seco em um ambiente de baixa densidade florestal, ambiente similar ao observado atualmente (Silva & Azevedo, 2000).

AGRADECIMENTOS

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa concedida a R.A.L. (CAPES

308122/2016-0). Ao CNPq pelo suporte financeiro através do projeto Universal (processo 404684/2016-5) e bolsa de pesquisa para M.A.T.D. (PQ/CNPq 311003/2019-2). Ao Grupo Araras de Espeleologia (GAE), pelo auxílio na expedição à caverna e resgate dos fósseis.

REFERÊNCIAS

- Abbas, A. 1991. Feeding strategy of coypu (*Myocastor coypus*) in central western France. *Journal of Zoology*, **224**:385–401. doi:10.1111/j.1469-7998.1991.tb06033.x
- Adhikari, P.; Kim, B.J.; Hong, S.H. & Lee, D.H. 2022. Climate change induced habitat expansion of nutria (*Myocastor coypus*) in South Korea. *Scientific Reports*, **12**:3300. doi:10.1038/s41598-022-07347-5
- Araújo, A.V.; Da Costa, J.P.; Lima, J.S.; Silva, L.A.; Araújo-Júnior, H.I.; Santo, T.M.E. & Dantas, M.A.T. 2022. Gruta do Engrunado: estudos preliminares de um depósito fossilífero do Quaternário, Chapada Diamantina. *Revista Espeleologia Digital*, **1**:46–52.
- Azevedo, L. *et al.* 2021. Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) of late Quaternary herbivorous mammal assemblages from southwestern Amazon. *Quaternary Science Reviews*, **251**:106700. doi:10.1016/j.quascirev.2020.106700
- Auler, A.S.; Piló, L.B.; Smart, P.L.; Wang, X.; Hoffmann, D.; Richards, D.A.; Edwards, L.; Neves, W.A. & Cheng, H. 2006. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **240**:508–522. doi:10.1016/j.palaeo.2006.03.002
- Bachand, M.; Trudel, O.C.; Ansseau, C. & Cortez, J.A. 2009. Dieta de *Tapirus terrestris* Linnaeus em um fragmento de Mata Atlântica do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, **7**:188–194.
- Behrensmeyer, A.K.; Kidwell, S.M. & Gastaldo, R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, **26**:103–147.
- Bicca-Marques, J.C.; Silva, V.M. & Gomes, D.F. 2006. Capítulo 5: Ordem Primates. In: N.R. Reis; A.L. Peracchi; W.A. Pedro & I.P. Lima (eds.) *Mamíferos do Brasil*, UEL, p. 101–148.
- Bocherens, H. & Drucker, D.G. 2013. Terrestrial teeth and bones. *Encyclopedia of Quaternary Science*, **1**:304–314.
- Cerling, T.E. & Harris, J.M. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, **120**:347–363. doi: 10.1007/s004420050868
- Cherkinsky, A. 2009. Can we get a good radiocarbon age from “bad bone”? Determining the reliability of radiocarbon age from bioapatite. *Radiocarbon*, **51**:647–655. doi:10.1017/S0033822200055995
- Clementz, M.T.; Holroyd, P.A. & Koch, P.L. 2008. Identifying aquatic habits of herbivorous mammals through stable isotope analysis. *Palaeos*, **23**:574–585.
- Colares, I.G.; Oliveira, R.N.V.; Liveira, R.M. & Colares, E.P.; 2010. Feeding habits of coypu (*Myocastor coypus* Molina, 1978) in the wetlands of the southern region of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **82**:671–678. doi:10.1590/s0001-37652010000300015
- Conceição, R.S.; Oliveira, D.P.A.; Maia, M.R. & Lima, E.M. 2016. Incidência das precipitações no município de Ituaçu - BA, no período entre 2000 a 2015. *Regne*, **2**:545–554.
- Coplen, T.B. 1994. Reporting of stable hydrogen, carbon, and oxygen isotopic abundances. *Pure and Applied Chemistry*, **66**:273–276. doi:10.1016/0375-6505(95)00024-0

- Crowley, B.E. 2014. Oxygen isotope values in bone carbonate and collagen are consistently offset for New World monkeys. *Biology Letters*, **10**:20140759. doi: 10.1098/rsbl.2014.0759
- Crockett, C. M. 1977. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, **19**:549–578.
- Cullen, T.M.; Longstaffe, F.J.; Wortmann, U.G.; Goodwin, M.B.; Huang, L. & Evans, D.C. 2019. Floodplain forest community: a case study for isotopic reconstruction of Mesozoic vertebrate assemblages. *Royal Society Open Science*, **6**:181–210. doi:10.1098/rsos.181210
- Dantas, M.A.T.; Araújo, A.V.; Silva, L.A. & Cherkinsky, A. 2022. *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) from the late Pleistocene of Brazilian Intertropical Region: taxonomy, habitat, isotopic diet composition, and isotopic niche overlap with extinct faunivores. *Journal of South American Earth Sciences*, **113**:103666. doi:10.1016/j.jsames.2021.103666
- Dantas, M.A.T.; Missagia, R.V.; Dutra, R.P.; Raugust, T.; da Silva, L. A.; Delicio, M.P.; Renó, R. & Cherkinsky, A. 2020. Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$) from mammals from IUIU/BA and paleoenvironmental reconstruction ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) for the Brazilian intertropical region through the late Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, **242**:106469. doi:10.1016/j.quascirev.2020.106469
- Dantas, M.A.T.; Araújo, A.V.; Eltink, E.N.; Silva, L.A.; Leoni, R.A.; Félix, P.M. & Cherkinsky, A. 2021. Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$) of mesoherbivores from Late Pleistocene of Gruta da Marota, Andaraí, Bahia, Brazil. *Historical Biology*, **33**:643–651. doi:10.1080/08912963.2019.1650742
- Dantas, M.A.T. & Cherkinsky, A. no prelo. An attempt at restoring original radiocarbon ages in collagen from bioapatite. *BioRxiv*. doi:10.1101/2022.11.14.516521
- DeSantis, L.G. 2011. Stable isotope ecology of extant tapirs from the Americas. *Biotropica*, **43**:746–754.
- Dias, P.A.D.; Rangel-Negrín, A.; Coyohua-Fuentes, A. & Canales-Espinosa, D. 2014. Factors affecting the drinking behavior of black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Primates*, **55**:1–5. doi:10.1007/s10329-013-0383-1
- Domingo, L.; Prado, J.L. & Alberti, M.T. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews*, **55**:103–113. doi:10.1016/j.quascirev.2012.08.017
- Eltink, E.; Castro, M.; Montefeltro, F.C.; Dantas, M.A.T.; Scherer, C.S.; Oliveira, P.V. & Langer, M.C. 2020. Mammalian fossils from gruta do ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, Northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology. *Journal of South American Earth Sciences*, **98**:102–379. doi:10.1016/j.jsames.2019.102379.
- Flesher, K.M. & Medici, E.P. 2022. The distribution and conservation status of *Tapirus terrestris* in the South American Atlantic Forest. *Neotropical Biology and Conservation*, **17**:1–19. doi:10.3897/neotropical.17.e71867
- Fricke, H.C.; Rogers, R.R.; Eberth, D.A. & Fiorillo, A.R. 2007. Stable isotope geochemistry of bonebed fossils: reconstructing paleoenvironments, paleoecology, and paleobiology. In: R.R. Rogers; D.A. Eberth & A.R. Fiorillo (eds.) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, University of Chicago Press, p. 437–490). doi:10.7208/chicago/9780226723730.003.0008
- Galetti, M. & Pedroni, F. 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **10**:27–39.
- Glander, K.E. 1978. Drinking from arboreal water sources by mantled howling monkeys (*Alouatta palliata* Gray). *Folia Primatologica*, **29**:206–217. doi:10.1159/000155840
- Guichón, M.L.; Benítez, V.B.; Abba, A.; Borgnia, M. & Cassini, M.H. 2003. Foraging behaviour of coypus *Myocastor coypus*: why do coypus consume aquatic plants? *Acta Oecologica*, **24**:241–246. doi:10.1016/j.actao.2003.08.001
- Hailey, A. 2011. *The online guide to the animals of Trinidad and Tobago*. St Augustin, The University of the West Indies.
- Hayssen, V. 2011. *Tamandua tetradactyla* (Pilosa: Myrmecophagidae). *Mammalian Species*, **43**:64–74.
- Hyodo, F.; Takematsu, Y.; Matsumoto, T.; Inui, Y. & Itioka, T. 2011. Feeding habits of Hymenoptera and Isoptera in a tropical rainforest as revealed by nitrogen and carbon isotope ratios. *Insectes Sociaux*, **58**:417–426. doi:10.1007/s00040-011-0159-9
- Hogg, A.G. et al. 2020. SHCal20 Southern Hemisphere calibration, 0–55,000 years cal BP. *Radiocarbon*, **62**:759–778. doi:10.1017/RDC.2020.59
- Laurie, E.M.O. 1946. The Coypu (*Myocastor coypus*) in Great Britain. *Journal of Animal Ecology*, **15**:22–34.
- Leoni, R.A. & Silva, L.A. 2018. Registro de mamíferos fósseis da Lapa do Bode, Ituaçu, Bahia. *Scientia Plena*, **14**. doi:10.14808/sci.plena.2018.125305
- Leoni, R.A.; Silva, L.A., Dantas, M.A.T., & Araújo-Júnior, H.I. 2022. Taphonomic aspects of the *Tamandua tetradactyla* Linnaeus, 1758, from the Lapa do Bode cave, Ituaçu, Bahia, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **113**:103669. doi:10.1016/j.jsames.2021.103669
- Levin, N.E.; Cerling, T.E.; Passey, B.H.; Harris, J.M. & Ehleringer, J.R. 2006. A stable isotope aridity index for terrestrial environments. *PNAS*, **103**:11201–11205. doi:10.1073/pnas.0604719103
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments: Some Theoretical Explorations. (MPB-2)*. Princeton, Princeton University Press, 132 p.
- Marinho, P. H.; Silva, M.; Lisboa, C. M. C. A. 2019. Presence of the collared peccary *Pecari tajacu* (Artiodactyla, Tayassuidae) in the far northeast of its Brazilian distribution. *Neotropical Biology and Conservation*, **14**:499–509. doi:10.3897/neotropical.14.e48716
- Medri, I.M.; Mourão, G.M. & Rodrigues, F.H.G. 2006. Capítulo 4: Ordem Xenarthra. In: N.R. Reis; A.L. Peracchi; W.A. Pedro & I.P. Lima (eds.) *Mamíferos do Brasil*, UEL, p. 71–100.
- Merwe, N. J. & Medina, E. 1991. The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. *Journal of Archaeological Science*, **18**:249–259. doi:10.1016/0305-4403(91)90064-V
- Neves, W.A. & Piló, L.B. 2003. Solving Lund's dilemma: new AMS dates confirm that humans and megafauna coexisted at Lagoa Santa. *Current Research in the Pleistocene*, **20**:57–60.
- Neville, M.K.; Glander, K.; Braza, E. & Rylands, A.B. 1988. Chapter 6: The howling monkeys, genus *Alouatta*. In: R.A. Mittermeir; R.B. Rylands; A. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (eds.) *Ecology and behavior of neotropical primates*, World Wildlife Foundation, p. 349–453.
- Novello, V. F., Cruz, F. W., Vuille, M., Strikis, N. M., Edwards, R. L., Cheng, H., Emerick, S., Paula, M. S., Li, X., Barreto, E. S., Karmann, I., Santos, R. V. 2017. A high-resolution history of the South American Monsoon from Last Glacial Maximum to the Holocene. *Scientific Reports*, **7**:44267. doi:10.1038/srep44267
- Omena, E.C.; Silva, J.L.L.D.; Sial, A.N.; Cherkinsky, A. & Dantas, M.A.T. 2021. Late Pleistocene meso-megaherbivores from Brazilian Intertropical Region: isotopic diet ($\delta^{13}\text{C}$), niche

- differentiation, guilds and paleoenvironmental reconstruction ($\delta^{13}\text{C}$ $\delta^{18}\text{O}$). *Historical Biology*, **33**:2299–2304. doi:10.1080/08912963.2020.1789977
- Pansani, T.R.; Muniz, F.P.; Cherkinsky, A.; Pacheco, M.L.A.F. & Dantas, M.A.T. 2019. Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) of late Quaternary megafauna from Mato Grosso do Sul and Bahia states, Brazil. *Quaternary Science Reviews*, **221**:105864. doi:10.1016/j.quascirev.2019.105864
- Pereira, R.G.F.A.; Rocha, A.J.D. & Pedreira, A.J. 2017. *Geoparque Serra Do Sincorá (BA) Proposta*. Ministério de Minas e Energia, Secretaria de Geologia, Mineração e Transformação Mineral, Serviço Geológico do Brasil, 90 p.
- Phillips, D.L. 2012. Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *Journal of Mammalogy*, **93**:342–352. doi:10.1644/11-MAMM-S-158.1
- Prigioni, C.; Balestrieri, A. & Remonti, L. 2005. Food habits of the coypu, *Myocastor coypus*, and its impact on aquatic vegetation in a freshwater habitat of NW Italy. *Folia Zoologica*, **54**:269–277.
- Reimer, P.J. *et al.* 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*, **62**:725–757. doi:10.1017/RDC.2020.41
- Reis, N.R.; Peracchi, A.L.; Pedro, W.A. & Lima, I. P. 2011. *Mamíferos do Brasil*. 2ª edição. Londrina, UEL, 437 p.
- Salles, L.O.; Arroyo-Cabrales, J.; Lima, A.C.M.; Lanzelotti, W.; Perini, F.A.; Velazco, P.M. & Simmons, N.B. 2014. Quaternary bats from the Impossível-Ioiô Cave System (Chapada Diamantina, Brazil): humeral remains and the first fossil record of *Noctilioleporinus* (Chiroptera, Noctilionidae) from South America. *American Museum Novitates*, **3798**:1–32. doi:10.1206/3798.1
- Salles, L.O. *et al.*, 2020. A *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) in the Middle-Late Holocene landscapes of the Brazilian Northeast (Bahia): submerged cave deposits and stable isotopes. *Geobios*, **62**:61–78. doi:10.1016/j.geobios.2020.06.007
- Sekiama, M.L.; Lima, I.P. & Rocha, V.J. 2006. Capítulo 9: Ordem Perissodactyla. In: N.R. Reis; A.L. Peracchi; W.A. Pedro & I.P. Lima (eds.) *Mamíferos do Brasil*, UEL, p. 277–282.
- Silva, G.B. & Azevedo, P.V. 2000. Potencial edafoclimático da “Chapada Diamantina” no Estado da Bahia para o cultivo de Citrus. *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, **8**:133–139.
- Silveira, M.H.B.; Mascarenhas, R.; Cardoso, D. & Batalha-Filho, H. 2019. Pleistocene climatic instability drove the historical distribution of forest islands in the northeastern Brazilian Atlantic Forest. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **527**:67–76. doi:10.1016/j.palaeo.2019.04.028
- Sowls, L.K. 1997. Chapter vi: Diet and nutrition In: Sowls, L.K. (eds.) *Javelinas and other peccaries: their biology, management, and use*, The University of Chicago Journal, p. 281–317.
- Suraprasit, K.; Schoongdej, R.; Chintakanon, K. & Bocherens, H. 2021. Late Pleistocene human paleoecology in the highland savanna ecosystem of mainland Southeast Asia. *Scientific Reports*, **11**:16756. doi:10.1038/s41598-021-96260-4
- Tejada-lara, J.V.; Macfadden, B.J.; Bermudez, L.; Rojas, G.; Salas-Gismondi, R. & Flynn, J. J. 2018. Body mass predicts isotope enrichment in herbivorous mammals. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, **285**:20181020. doi:10.1098/rspb.2018.1020
- Wilsey, B.J.; Chabreck, R.H. & Linscombe, R.G. 1991. Variation in nutria diets in selected freshwater forested wetlands of Louisiana. *Wetlands*, **11**:263–278. doi:10.1007/BF03160853
- Woods, C.A.; Contreras, L.; Willner-Chapman, G. & Whidden, H.P. 1992. *Myocastor coypus*. *Mammalian Species*, **398**:1–8.
- Zazzo, A. 2014. Bone and enamel carbonate diagenesis: a radiocarbon prospective *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **416**:168–178. doi:10.1016/j.palaeo.2014.05.006

Received in 03 August, 2022; accepted in 07 May, 2023.