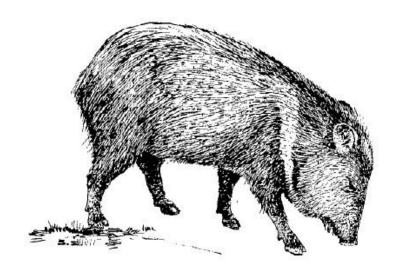


UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DE VIDA SILVESTRE



TAIASSUÍDEOS (MAMMALIA, ARTIODACTYLA) DO QUATERNÁRIO DA REGIÃO INTERTROPICAL BRASILEIRA: MORFOMETRIA CRANIAL E IMPLICAÇÕES TAXONOMICAS



Rafaela Velloso Missagia Abril, 2014



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DE VIDA SILVESTRE



TAIASSUÍDEOS (MAMMALIA, ARTIODACTYLA) DO QUATERNÁRIO DA REGIÃO INTERTROPICAL BRASILEIRA: MORFOMETRIA CRANIAL E IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

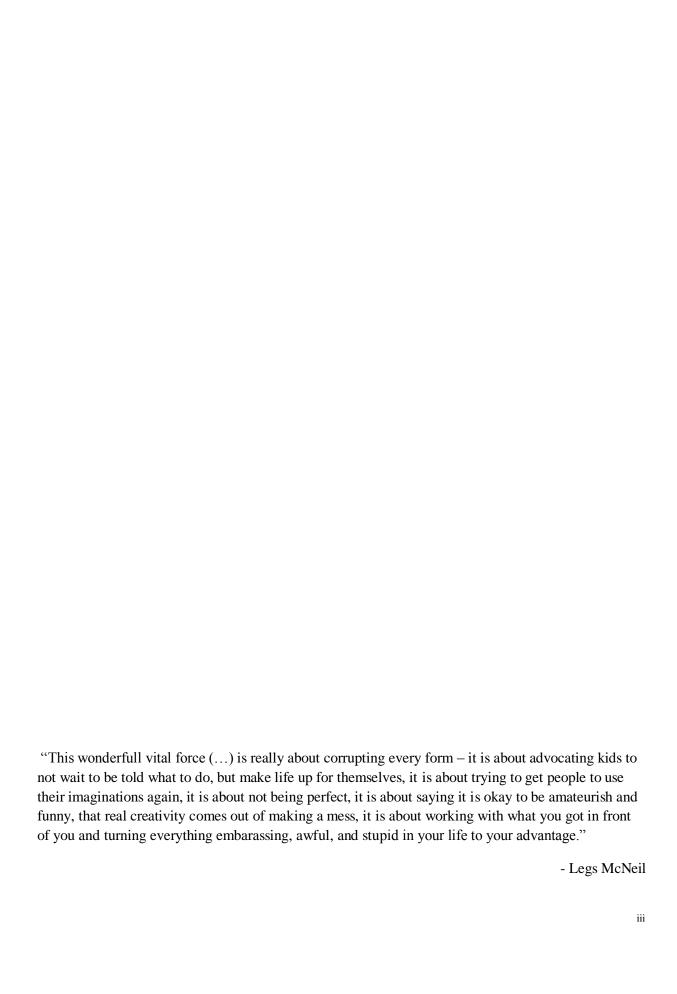
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre. Área de Concentração: Paleontologia.

Orientador: Dr. Mario Alberto Cozzuol Co-orientador: Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

RAFAELA VELLOSO MISSAGIA

Belo Horizonte - MG

Abril, 2014



AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Rogério Missagia e Zélia Missagia, minha gratidão e meu carinho em resposta ao apoio incondicional durante esses (e todos ou outros) anos da minha formação.

Ao meu irmão, Rogério Velloso Missagia, pelas conversas, pelos conselhos e pelas risadas.

Ao meu orientador, Mario Cozzuol, pela disposição, pela amizade e por todo o conhecimento compartilhado!

Ao Drops, pela co-orientação. Obrigada por se mostrar sempre disponível para tirar minhas dúvidas, viajar para campo (mesmo que tenha sido uma única vez!), pelas conversas e conselhos e, principalmente, pela ajuda e incentivo durante a graduação.

Ao Germán Gasparini, um agradecimento especial por todo o apoio, ajuda e compreensão durante o último ano. Obrigada por ter me guiado durante o processo, tirado minhas dúvidas e respondido meus e-mails tão prontamente! Obrigada pela disposição de comparecer à banca em Belo Horizonte.

Obrigada pelo incentivo acadêmico e pela amizade. É muito bom trabalhar com você!

Ao Mário Dantas, companheiro acadêmico desde o meu primeiro dia no Laboratório de Paleozoologia da UFMG, incapaz de me negar qualquer ajuda ou conselho, e sempre disposto a trabalhar (e a publicar)! Agradeço também pela ajuda com a edição das fotos.

Aos colegas de laboratório Dino, Ana, e Marcelo, pelo companheirismo e conversas proveitosas. Ao Leonardo Ávilla, pelo apoio acadêmico durante o mestrado.

À Cláudia Cardoso e toda a equipe e diretoria do Museu de História Natural e Jardim Botânico da UFMG por todo o apoio durante minhas visitas e pela disponibilização do material para coleta de dados.

Ao Cástor Cartelle e ao Museu de Ciências Naturais da PUC, pelo material disponibilizado para a coleta de dados.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre e especialmente à equipe da Secretaria da Pós Graduação, Fred e Cris, sempre dispostos a resolver qualquer problema.

Aos meus amigos de São João Del Rei, pelos encontros divertidos e momentos sempre proveitosos. Às minhas colegas da Pós-Graduação, pela amizade.

À FAPEMIG, pela concessão da bolsa durante o mestrado.

À todos os meus professores, que conheci durante a graduação na UFLA e durante a pós-graduação na UFMG, pela inspiração e por todo o conhecimento compartilhado.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
ABREVIATURAS	9
LISTA DE ANEXOS	10
CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO GERAL	13
1.1. Caracterização geral do grupo	14
1.2. Ecomorfologia	19
1.3. Antecedentes taxonômicos dos taiassuídeos brasileiros	22
1.4. Relações filogenéticas entre as espécies viventes da família Tayassuidae	28
1.5. Registro fóssil do Quaternário.	30
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32
ANEXOS	49
CAPÍTULO 2. OBJETIVOS	53
2.1. Objetivo geral	54
2.2. Objetivos específicos	54
CAPÍTULO 3. MATERIAL E MÉTODOS	55
3.1. Abreviações	59
3.2. Medidas	60
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62
ANEXOS	64
CAPÍTULO 4. ANÁLISE MORFOMÉTRICA CRÂNIO-MANDIBULAR DOS TAIA BRASILEIROS E SUAS IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS	
Resumo	67
Abstract	68
INTRODUÇÃO	68
MATERIAL E MÉTODOS	71

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	72
RESULTADOS	78
DISCUSSÃO	81
CONSIDERAÇÕES FINAIS	86
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	87
ANEXOS	95
CAPÍTULO 5. DISCUSSÃO PRELIMINAR SOBRE A POSIÇÃO TAXONÔMICA stenocephalus	-
Resumo	127
Abstract	127
INTRODUÇÃO	127
MATERIAL E MÉTODOS	128
RESULTADOS E DISCUSSÃO	129
CONSIDERAÇÕES FINAIS	132
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	133
ANEXOS	136

A ilustração de *Tayassu tajacu* da capa foi retirada do "Tratado de Paleomastozoologia" (Paula Couto 1979).

RESUMO

Os Tayassuidae (Mammalia, Cetartiodactyla) foram um dos primeiros taxa a chegar e se estabelecer na América do Sul no "Grande Intercâmbio Faunístico Americano" no fim do Terciário. No Brasil, são encontrados dois gêneros: Tayassu Fischer, 1814 com duas espécies atuais: Tayassu tajacu (Linnaeus 1758), e Tayassu pecari (Link 1795); e Catagonus Ameghino, 1904 com uma espécie extinta, Catagonus stenocephalus (Lund in Reinhardt, 1880). Indivíduos do gênero Catagonus apresentam um conjunto de características morfológicas que indicam hábitos cursoriais em ambientais secos e abertos. Em contraste, as espécies do gênero Tayassu apresentam características morfológicas que indicam uma adaptação a climas úmidos e ambientes florestais. Consequentemente, o aumento da temperatura e da umidade após o Último Máximo Glacial poderia explicar a retração do gênero Catagonus e a extinção da maioria das suas espécies, com a espécie atual restrita ao Chaco Seco no Paraguai, Bolívia e Argentina. O objetivo deste trabalho é (1) caracterizar e analisar comparativamente a morfologia e a morfometria do material crânio-mandibular e dentário dos taiassuídeos sul-americanos, com ênfase nas espécies encontradas no Brasil; (2) discutir as implicações taxonômicas das diferenças morfométricas entre as três espécies encontradas no Brasil; (3) analisar um possível padrão morfométrico temporal entre os representantes fósseis e atuais *Tayassu*; Nos resultados das análises multivariadas, observou-se uma separação morfométrica temporal nas espécies do gênero Tayassu, com os espécimes atuais de ambas as espécies se separando em grupos distintos dos indivíduos fósseis. Observou-se também uma separação clara entre T. pecari e T. tajacu, assim como entre as espécies do gênero Catagonus, que se apresentaram em três grupos distintos, com C. stenocephalus mais próximo morfometricamente de T. pecari do que das outras espécies do gênero. Desta forma, são propostas as duas seguintes hipóteses: 1- a separação de T. pecari e T. tajacu em dois gêneros diferentes; e 2- considerando-se a taxonomia controversa da espécie Catagonus stenocephalus, é evidenciada a necessidade de estudos posteriores para sua designação genérica, possivelmente em um gênero distinto do atual. Estes resultados revelam a necessidade de uma abordagem integrada, considerando análises moleculares, morfológicas e morfométricas do esqueleto cranial e pós-cranial capazes de contriubuir para a elucidação da taxonomia dos taiassuídeos sul-americanos.

Palavras-chave: Tayassuidae, *Tayassu pecari, Tayassu tajacu, Catagonus stenocephalus*, análise morfométrica, taxonomia.

ABSTRACT

The Tayassuidae (Mammalia, Cetartiodactyla) represents one of the first mammalian immigrants that entered South America during the "Great American Biotic Interchange". Two genera are recognized in Brazil: Tayassu Fischer, 1814 with two extant species: Tayassu tajacu (Linnaeus 1758) and Tayassu pecari (Link 1795); and Catagonus Ameghino, 1904 represented by one extinct species, Catagonus stenocephalus (Lund in Reinhardt, 1880). The genus Catagonus exhibits adaptations to cursorial habits on dry and relatively open environments. In contrast, Tayassu is adapted mainly to humid climates and woodland and forest environments. Consequently, the reduction of the open environments due to an increase in the temperature and humidity after the Last Glacial Maximum could explain the extinction of most of the Catagonus species and the retraction of the genus in South America, with the extant species C. wagneri, restricted to the Chacoan region in Paraguay, Bolivia and Argentina. The aim of this study is to (1) characterize and analyze the skull, mandible and teeth morphologic and morphometric characters of South American tayassuids, especially focusing on the Brazilian species; (2) discuss those morphometric differences observed in the tayassuid species registered in Brazil and its taxonomic influence; and (3) analyze a morphometric pattern between fossil and extant representatives of the Tayassu species. The multivariate analysis results showed a temporal morphometric distinction between fossil and recent specimens of both *Tayassu* species. The discriminant method identified *T. pecari* and *T.* tajacu as distinct groups, with C. stenocephalus presenting a greater morphometric proximity to T. pecari than to the other South American species of Catagonus. Taking these results into account, we suggest the following hypothesis: 1- to consider T. pecari and T. tajacu in separate genera; and 2- to take into consideration the taxonomic position of the species C. stenocephalus in another genus. This results reveal the need to carry out an integral approach considering together molecular analyzes, and cranial and postcranial morphologic and morphometric characters to contribute to the elucidation of the taxonomy of the South American tayassuids.

Key-words: Tayassuidae, *Tayassu pecari*, *Tayassu tajacu*, *Catagonus stenocephalus*, morphometric analysis, taxonomy.

ABREVIATURAS

MHNJB – UFMG: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais

MCN – PUC/MG: Museu de História Natural e Jardim Botânico da Universidade Federal de Minas

Gerais

DZO – UFMG: Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais

MNRJ: Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro

MCA: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino"

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"

MDC: Museo Departamental de Colonia

UNIRIO-PM: Laboratório de Mastozoologia da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro

MNPA-V: Museo Nacional de Paleontología e Antropología, Tarija, Bolívia

ZKM: Zoologisk Museum, Copenhagen, Dinamarca

MCPU: Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

GABI: Great American Biotic Interchange

IUCN: International Union for Conservation of Nature

RIB: Região Intertropical Brasileira

ACP: Análise de Componentes Principais

AVC: Análise das Variáveis Canônicas

CPI: Primeiro Componente Principal

CPII: Segundo Componente Principal

EC1: Eixo Canônico 1

EC2: Eixo Canônico 2

LISTA DE ANEXOS

- Figura 1 Indivíduo de Tayassu tajacu.
- Figura 2 Distribuição atual de *Tayassu tajacu*.
- Figura 3 Indivíduo de *Tayassu pecari*.
- Figura 4 Distribuição atual de *Tayassu pecari*.
- Figura 5 Registros fósseis de taiassuídeos no Brasil.
- Figura 6 Região Intertropical Brasileira.
- Figura 7 Série dentária superior e inferior, com suas respectivas denominações para as cúspides, de acordo com a sua localização topográfica.
- Figura 8 Figura 8: Crânio de *Tayassu* em vista dorsal, com a medida (LMR) indicada.
- Figura 9 Crânio de *Tayassu* em vista ventral, com as medidas (CDPREC; CDPOSC; LR; LP; DBZ; CPM2-PM4; CM1-M3) indicadas.
- Figura 10 Mandíbula de *Tayassu*, com as medidas (Cm1-m3; Hrmhpm2; Hrmhm1; Hrmhm2; Hrmhm3) indicadas.
- Figura 11 Projeção dos escores dos Componentes Principais I e II baseada em 40 medidas crânio-mandibulares, para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 12 Projeção dos escores das variáveis canônicas I e II (Eixos 1 e 2), baseadas em 40 medidas crânio-mandibulares para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 13 Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 14 Valores dos *loadings* para o Segundo Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 15 Projeção dos escores dos Componentes Principais I e II baseada em 21 medidas craniais, para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 16 Projeção dos escores das variáveis canônicas I e II (Eixos 1 e 2), baseadas em 21 medidas craniais para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 17 Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida cranial incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

- Figura 18 Valores dos *loadings* para o Segundo Componente Principal de cada medida cranial incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 19 Projeção dos escores dos Componentes Principais I e II baseada em 19 medidas mandibulares, para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 20 Projeção dos escores das variáveis canônicas I e II (Eixos 1 e 2), baseadas em 19 medidas mandibulares para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 21 Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 22 Valores dos *loadings* para o Segundo Componente Principal de cada medida mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 23 Projeção dos escores dos Componentes Principais I e II, baseados em 40 medidas crânio-mandibulares para as espécies de *Tayassu*, com os espécimes fósseis e atuais de *T. pecari* e *T. tajacu* separados em grupos distintos.
- Figura 24 Projeção dos escores das variáveis canônicas I e II (Eixos 1 e 2), baseadas em 40 medidas crânio-mandibulares para as espécies de *Tayassu*, com os espécimes fósseis e atuais de *T. pecari* e *T. tajacu* separados em grupos distintos.
- Figura 25 Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu*.
- Figura 26 Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu*.
- Figura 27 Crânio de *Tayassu tajacu* (MCL 15038) em vista dorsal e lateral.
- Figura 28 Série dentária superior de Tayassu tajacu (MCL 15038) em vista oclusal.
- Figura 29 Mandíbula com a série dentária inferior de *Tayassu tajacu* (MHN 426) em vista lateral e oclusal.
- Figura 30 Crânio de *Tayassu pecari* (MLPzool 1073) em vista dorsal (modificado de Gasparini 2007).

- Figura 31 Série dentária superior (MHN 290) e mandíbula com a série dentária inferior (MCL 15020) de *Tayassu pecari* em vista oclusal.
- Figura 32 Crânio de *Catagonus stenocephalus* (MHN 305) em vista dorsal e lateral, com a série dentária superior destacada.
- Figura 33 Projeção dos escores das variáveis canônicas I e II (Eixos 1 e 2), baseadas em 40 medidas crânio-mandibulares, para os gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.
- Figura 34 Catagonus stenocephalus (Lund in Reinhardt, 1880).
- Tabela 1 Lista dos materiais utilizados nas análises multivariadas, com o táxon, número de coleção, proveniência geográfica, coleção científica correspondente e tipo de material (fóssil ou atual) especificados.
- Tabela 2 Estatística univariada para os indivíduos de *Tayassu tajacu*, indicando a quantidade de indivíduos medidos, a média, o desvio padrão, o valor mínimo e o valor máximo para cada caráter crânio-mandibular.
- Tabela 3 Estatística univariada para os indivíduos de *Tayassu pecari*, indicando a quantidade de indivíduos medidos, a média, o desvio padrão, o valor mínimo e o valor máximo para cada caráter crânio-mandibular.
- Tabela 4 Estatística univariada para os indivíduos de *Catagonus stenocephalus*, indicando a quantidade de indivíduos medidos, a média, o desvio padrão, o valor mínimo e o valor máximo para cada caráter crânio-mandibular.
- Tabela 5 Porcentagem de caracteres crânio-mandibulares presentes por espécime.
- Tabela 6 Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 40 medidas crânio-mandibulares. Os valores que indicam diferença significativa entre os grupos (p<0,05) estão destacados em cinza.
- Tabela 7 Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 21 medidas craniais.
- Tabela 8 Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 40 medidas crânio-mandibulares. Os valores que indicam diferença significativa entre os grupos (p<0,05) estão destacados em cinza.
- Tabela 9 Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 40 medidas crânio-mandibulares.
- Tabela 10 Materiais referidos ao gênero *Catagonus*, com a espécie, número de coleção, proveniência geográfica e coleção científica correspondente.

CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Caracterização geral do grupo

Os Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) foram um dos primeiros *taxa* a chegar e se estabelecer na América do Sul no *Great American Biotic Interchange*¹ (Marshall *et al.*, 1982,; Woodburne, 2010), no final do Terciário (Gasparini, 2007; Gasparini & Ubilla, 2010; Woodburne, 2010). Diferenciaram-se de seu ancestral comum com os Suidae na Eurásia durante o Eoceno tardio (Romer, 1966), quando migraram para a América do Norte e se diversificaram, alcançando grande variedade taxonômica (Savage & Russel, 1983; Wright, 1998; Prothero, 2008). No passado, apresentavam ampla distribuição geográfica, com registros fósseis na Ásia (Eoceno tardio – Mioceno tardio), Europa (Oligoceno inicial – Mioceno tardio), América do Norte (Eoceno tardio – recente), América Central (Mioceno tardio – recente), América do Sul (Plioceno médio – recente) e África (Mioceno médio - Plioceno inicial) (Savage & Russel, 1983; Wright, 1998; Gasparini, 2007). Entretanto, observa-se uma diminuição na diversidade do seu registro fóssil próximo ao limite Pleistoceno-Holoceno (Gasparini, 2007, 2013).

De acordo com a última revisão sistemática para os taiassuídeos sul americanos (Gasparini, 2007), pode-se distinguir três gêneros na América do Sul: *Platygonus* Le Conte, 1848 (Plioceno médio ao Pleistoceno inicial) com cinco espécies extintas: *P. kraglievichi* Rusconi, 1930, *P. scagliai* Reig, 1952, *P. chapadmalensis* (Ameghino, 1908), *P. marplatensis* Reig, 1952 e *P. cinctus* (Ameghino, 1886); *Catagonus* Ameghino, 1904 (Plioceno tardio ao recente) com quatro espécies extintas e uma vivente: *C. metropolitanus* Ameghino, 1904, *C. bonaerensis* (Ameghino, 1904), *C. carlesi* (Rusconi, 1930), *C. stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) e *C. wagneri* (Rusconi, 1930); e *Tayassu* Fischer, 1814 (Pleistoceno médio

_

¹ Grande Intercâmbio Biótico Americano.

ao recente) com duas espécies viventes: *T. tajacu* (Linnaeus, 1758), *T. pecari* (Link, 1795) (Gasparini, 2007).

No Brasil, são encontradas duas espécies viventes pertencentes ao gênero *Tayassu* Fischer, 1814 (*T. tajacu* e *T. pecari*) e fósseis da espécie extinta *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880).

Tayassu tajacu (cateto, tajassuídeo de colar; Figura 1) apresenta a major distribuição geográfica e tolerância ecológica entre as espécies viventes, ocorrendo desde o sudoeste dos Estados Unidos até região central da Argentina (Figura 2; Mayer & Wetzel, 1987; Eisenberg & Redford, 1999; Gasparini, et al. 2006). Dentre as espécies atuais é a de menor porte, com indivíduos adultos podendo atingir cerca de 30 kg (Sowls, 1997). Podem ser encontrados em grupos de cinco a cinquenta indivíduos (Castellannos, 1983; Judas & Henry, 1999) com uma densidade média de 35 indivíduos/km2 (Mena et al., 2000). Porém, apresentam uma fraca coesão de grupo, que pode se dividir sazonalmente e diariamente em subgrupos (Castellanos, 1983, Green & Grant, 1984 apud Fragoso, 1999). Os grupos apresentam fidelidade territorial, com o tamanho do território variando de 38 ha (Castellanos, 1985) a 685 ha (Taber et al., 1994; Carrilo et al., 2002). São considerados generalistas, podendo ser encontrados em florestas tropicais, campos alagados e matas secas, além de campos, savanas e áreas desérticas (Mayer & Wetzel, 1987; Eisenberg & Redford, 1999; Sowls, 1997). Foi registrado como fóssil no Brasil nos estados de Minas Gerais (Fonseca, 1979), Ceará (Fonseca, 1979), Tocantins (Müller et al., 2012) e Paraná (Dias da Silva et al., 2010) (Figura 5), com os registros sendo atribuídos ao Pleistoceno tardio.

De acordo com a *IUCN Red List of Threatened Species*² (IUCN, 2013), o status internacional de conservação da espécie é Menos preocupante (*Least concern* – LC). Pode-se destacar a sobrecaça e a destruição de seu habitat natural como principais ameaças à sua conservação (Oliver *et al.*, 1993; IUCN, 2013). *Tayassu tajacu* está presente no Apêndice II do CITES (CITES, 2010), sendo classificada como Quase ameaçada (*Near threatened* – NT) no estado de São Paulo, Vulnerável (*Vulnerable* – VU) no Paraná, Rio de Janeiro e Espírito Santo e Em perigo (*Endangered* – EN) no Rio Grande do Sul e Minas Gerais.

Grubb & Goves (1993) destacam uma série de fatores que tornam *T. tajacu* interessante do ponto de vista filogenético, como a sua ampla distribuição e adaptação a uma grande variedade de habitats, desde desertos e savanas até florestas tropicais úmidas, e o tempo de divergência da espécie em relação às outras duas viventes. Esses fatores poderiam levar a altas taxas de especiação e diferenciação genética entre as populações.

Alguns autores propõem a divisão da espécie em 14 subgêneros (Hall, 1981; Grubb & Groves, 1993), que podem ser divididos geograficamente e morfologicamente em três grupos (Bodmer & Sowls, 1993; Grubb & Groves, 1993): o grupo, "angulatus", de pelagem cinza, com populações distribuídas na América do Norte e na América Central; o grupo "patira", de pelos mais escuros e com o colar e faixa dorsal da pelagem pouco pronunciados, distribuído da parte central do Panamá até os países da América do Sul que se encontram próximos da linha equatorial, como Colômbia, Venezuela, Guianas, Suriname, Guiana Francesa, Equador e parte central do Peru; e o grupo "tajacu", de pelos acinzentados e com o colar e faixa dorsal claramente marcados na pelagem, distribuído ao sul do continente na Bolívia, Paraguai, Brasil e porcão norte da Argentina. Entretanto, a hereditariedade destas características ainda não foi

² Lista vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN) das espécies ameaçadas.

quantificada (Gongora *et al.*, 2011). Woodburne (1968) discorda da separação de *T. tajacu* em subespécies, dizendo que as suas variações intraespecíficas são graduais, e que somente uma espécie deve ser reconhecida.

Tayassu pecari (queixada, taiassuídeo labiado; Figura 3) se distribui do sul do México ao norte da Argentina (Figura 4; Mayer & Wetzel, 1987; Eisenberg & Redford, 1999). A espécie apresenta requerimentos de habitat mais específicos do que T. tajacu (Fragoso, 1998, 2004; Keuroghlian et al., 2004; Keuroghlian & Eaton, 2008) e é considerada primariamente florestal, adaptada a florestas úmidas e subtropicais. Está presente também em ambientes mais secos, onde prefere os habitats próximos a cursos d'água (Mayer & Wetzel, 1987; Eisenberg & Redford, 1999; Gasparini & Zurita, 2005), podendo ser encontrada em grupos de vinte a trezentos indivíduos (Enders, 1935; Kiltie & Terborgh, 1983; Altricher & Almeida, 2002). Os indivíduos da espécie são maiores que T. tajacu, com seu peso variando entre 25 e 40 kg (Husson, 1978; Mayer & Brandt, 1982; Sowls, 1984). Ao contrário de T. tajacu, T. pecari não é territorialista (Fragoso, 1998), sendo considerada por alguns autores como uma espécie de comportamento migratório (Kiltie, 1980; Kiltie & Terborgh, 1983; Bodmer, 1990; Altricher & Almeida, 2002), podendo viajar de 5 a 13 km por dia de acordo com a disponibilidade de água e alimento (Bodmer, 1990; Kiltie & Terborgh, 1983; Peres, 1996; Fragoso, 1999; Altrichter & Almeida, 2002; Carrillo et al., 2002; Keuroghlian et al., 2004). Seus registros fósseis no Brasil são atribuídos ao Pleistoceno tardio, com registros nos estados de Minas Gerais (Fonseca, 1979), Bahia (Dantas et al., 2013), Rio Grande do Sul, Mato Grosso do Sul (Paula Couto, 1975), Paraná (Dias da Silva *et al.*, 2010), Piauí (Faure *et al.*, 1999), Ceará (Fonseca, 1979), Tocantins (Müller et al., 2012) e Amazonas (Rancy, 1999) (Figura 5).

A espécie é caracterizada como Vulnerável no Brasil pelo ICMBIO (Keuroghlian *et al.*, 2012) sendo o desmatamento, a alteração de habitat e a caça as principais ameaças à sua

conservação. Também está presente no Apêndice II da CITES (CITES, 2010), sendo classificado como Criticamente em perigo (*Critically endangered* – CR) no Rio Grande do Sul e no Paraná e Em perigo (*Endangered* – EN) nos estados de Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo (Machado *et al.*, 1998; Bergallo *et al.*, 2000; Fontana *et al.*, 2003). Globalmente, *Tayassu pecari* é considerada Quase ameaçada (*Near threatened* – NT) pela *IUCN* (Reyna-Hurtado *et al.*, 2008).

Catagonus stenocephalus possui apenas representantes fósseis, cujos registros se estendem do Pleistoceno médio ao Holoceno inicial (Gasparini et al., 2009; Avilla et al., 2013). No Brasil, a espécie foi registrada no Rio Grande do Sul (Gasparini et al., 2009a), Minas Gerais (Fonseca, 1979; Paula Couto, 1975, 1981), Tocantins (Avilla et al., 2013) e no Paraná (Dias da Silva et al., 2010) (Figura 5), sendo todos os registros atribuídos ao Pleistoceno tardio. Na América do Sul, seus registros se estendem para Argentina, Uruguai e Bolívia (Gasparini, 2007; Gasparini et al., 2009b, 2010; Gasparini & Ubilla, 2010). A espécie vivente do gênero, C.wagneri, é a maior das atuais (Wetzel, 1977a). Apresenta requerimentos de habitat e distribuição geográfica mais restritos, sendo endêmica do Chaco Seco onde habita florestas xéricas e ambientes secos e abertos (Wetzel et al., 1975; Wetzel, 1977a; Mayer & Wetzel, 1986).

A distribuição proposta para *C. stenocephalus* com base em registros fósseis assemelha-se com a extensão definida por Morrone (2006) para a região Chaquenha, considerada uma região biogeográfica monofilética que se formou durante o final do terciário (Morrone, 2006; Nihei & de Carvalho, 2007). É caracterizada por climas mais secos e formações abertas, incluindo partes do Chaco, Pampa, Cerrado e Caatinga (Morrone, 2006). Esta região, por representar um "corredor de savanas" ou "diagonal de campos abertos" (Morrone, 2006), pode ter agido como uma barreira separando formações florestais ancestrais

contínuas (Prado & Gibbs, 2003; Morrone, 2006; Nihei & de Carvalho, 2007), sendo responsável por eventos de especiação por alopatria (Avilla *et al.*, 2013). De acordo com Avilla *et al.* (2013), *C. stenocephalus* é uma espécie endêmica da região Chaquenha, o que, segundo os mesmos autores, pode ser confirmado ao comparar-se seu registro fóssil com a distribuição atual de *C. wagneri*, a espécie vivente do mesmo gênero, encontrada em florestas semi-áridas do Chaco Seco no oeste do Paraguai, sudeste da Bolívia e norte da Argentina (Mayer & Wetzel, 1986; Redford & Eisenberg, 1992; Gasparini *et al.*, 2006, 2012).

1.2. Ecomorfologia

De acordo com Herring (1972), os Tayassuidae apresentam os caninos superiores direcionados verticalmente para baixo, o que torna possível o contato constante com os caninos inferiores e limita a movimentação lateral da sua mandíbula. Além disso, o desgaste provocado pelo contato e seu direcionamento resultam em caninos superiores e inferiores afiados (Herring, 1972). Kiltie (1981b) sugere que a disposição dos caninos em taiassuídeos evita o deslocamento da articulação da mandíbula quando mastigam sementes resistentes, principal recurso utilizado pelas espécies que estão distribuídas em áreas florestais (Kiltie, 1981; Bodmer, 1989; Beck, 2006; Keuroghlian & Eaton, 2009).

Já nos Suidea, os caninos superiores crescem direcionados lateralmente ou dorsalmente, permitindo movimentos laterais da mandíbula e causando o desgaste apenas dos caninos inferiores. Foi sugerido por Kiltie (1981) que essa diferença na disposição e morfologia dos caninos entre taiassuídeos e suídeos pode refletir o desenvolvimento evolutivo dos caninos como armas em Tayassuidae e como órgãos de display sexual em Suidae, além de

representar uma divergência evolutiva na ecologia alimentar entre eles, com Tayassuidae utilizando alimentos mais resistentes como recurso.

Como resultado desse arranjo mandibular, a principal forma de mastigação e redução dos alimentos em Tayassuidae é o esmagamento, e a força da mordida pode estar relacionada a uma partição de nicho entre as duas espécies de *Tayassu* (Kiltie, 1982; Olmos, 1993). A força da mordida de *T. pecari* é potencialmente 1,3 vezes superior à de *T. tajacu* (Kiltie, 1982), o que pode determinar quais alimentos são mais acessíveis a uma ou outra espécie de acordo com sua rigidez. Esse fator, em conjunto com as diferenças no comportamento social e no tamanho corporal entre as duas espécies de *Tayassu*, pode resultar em diferenças na percepção da disponibilidade e no uso de recursos (Fragoso, 1999), o que, por sua vez, pode contribuir para que ocorram em simpatria (Bodmer, 1991; Olmos, 1993; Fragoso, 1999; Beck, 2006).

Variações na morfologia cranial e dentária podem ocorrer entre indivíduos da mesma espécie em resposta a variações ambientais (Hanken & Hall, 1993; Monteiro *et al.*, 2003; Caumul & Polly, 2005). Kiltie (1985), ao avaliar diferenças crânio-mandibulares entre indivíduos de *T. tajacu* de acordo com a sua distribuição, encontrou arcadas dentárias mais estreitas e músculos mastigatórios mais robustos em indivíduos encontrados em áreas florestais. O autor concluiu que essas diferenças podem resultar do uso de plantas e sementes mais resistentes como recurso pelos indivíduos de ambientes florestais, em contraste ao uso de cactáceas como principal recurso por indivíduos que habitam ambientes mais secos.

Indíviduos do gênero *Catagonus* apresentam um conjunto de características morfológicas que indicam hábitos cursoriais em ambientais secos e abertos (Wetzel, 1977b; Menegáz & Ortiz Jaureguizar, 1995; Gasparini, 2007). Dentre essas características, podemos destacar a localização posterodorsal das órbitas, atrás do terceiro molar superior (M3), devido ao alongamento do rostro; desenvolvimento pronunciado das câmaras e sinus nasais, que se

estendem posteriormente abaixo das órbitas e dorsolateralmente sobre os processos pterigóides; forâmen infraorbital localizado em posição anterior ao arco zigomático; uma flexão basicranial distinta, posterior, e redução dos dígitos laterais dos membros (Wetzel, 1977b; Gasparini *et al.*, 2009; Gasparini & Ubilla, 2010). A espécie vivente de *Catagonus*, *C. wagneri*, é ramoneadora fitófaga e alimenta-se preferencialmente de cactáceas (Mayer & Brandt, 1982; Mayer & Wetzel, 1986). A dentição mandibular bunodonte e/ou bunofolodonte, com cúspides altas e afiadas, e o crescimento mesodonte da coroa dentária nas espécies fósseis de *Catagonus*, incluindo *C. stenocephalus*, permite atribuir a elas uma dieta similar, o que é reforçado quando consideramos sua distribuição.

Considerando suas adaptações a climas áridos e formações vegetais abertas, a maior diversidade específica e distribuição geográfica de *Catagonus* no Pleistoceno nos permite inferir um clima mais árido do que o atual nesta época. Consequentemente, o aumento da temperatura e da umidade após o Último Máximo Glacial poderia explicar a retração do gênero e a extinção da maioria das suas espécies, com a espécie atual restrita ao Chaco Seco no Paraguai, Bolívia e Argentina (Wetzel *et al.*, 1975; Wetzel, 1977a).

Em contraste, as espécies do gênero *Tayassu* possuem caracteres que indicam uma adaptação a climas úmidos e ambientes florestais (e.g., órbitas localizadas em posição anterior à borda posterior do M3, devido ao encurtamento do rostro; câmaras e sinus nasais pouco desenvolvidos; flexão basicranial reduzida; dígitos laterais dos membros bem desenvolvidos) (Wetzel, 1977b). Entretanto, devido a sua ampla distribuição geográfica e tolerância ecológica, a presença de indivíduos de qualquer uma das espécies de *Tayassu* não é suficiente para inferências sobre as condições ambientais predominantes de determinado local (Menégaz & Ortiz Jaureguizar, 1995; Gasparini & Zurita, 2005; Gasparini, 2007).

1.3. Antecedentes taxonômicos dos taiassuídeos brasileiros

Os taiassuídeos são conhecidos desde o século XVII, quando Lionel Wafer (1681) destaca a existência de espécies atuais. *T. tajacu* foi descrito por Linnaeus no Sistema Naturae (1758), recebendo o nome de *Sus tajacu*.

Fischer, em 1814, cria o gênero *Tayassu* com duas espécies: *T. pecari* e *T. patira*, sendo o último correspondente a *T. tajacu*. Cuvier (1817) cria o gênero *Dicotyles*, com as espécies *Dicotyles labiatus* e *Dicotyles torquatus* (queixada e cateto, respectivamente). Os mesmos nomes específicos são usados por Gervais & Ameghino (1889) para designar as espécies viventes. Cope (1889) mantém o nome *Dicotyles labiatus*, mas propõe *Dicotyles tajacu*, em contraposição a *Dicotyles torquatus*, para os catetos.

Em 1817, Fischer substitui o nome genérico *Tayassu* por *Notophorus*. Em 1828, Brookes propõe o nome genérico *Adenonotus*, sendo, segundo o autor, as espécies atuais denominadas *Adenonotus labiatus* (queixada) e *Adenonotus tajacu* (cateto).

Os primeiros registros fósseis de taiassuídeos na América do Sul foram feitos por Lund (1838), a partir de peças encontradas em cavernas brasileiras. Neste registro, um catálogo não publicado, Lund destaca a existência de cinco espécies de taiassuídeos, e descreve a espécie *Dicotyles stenocephalus*, apontando seu crânio maior e mais alongado como uma das características que a distinguiam das demais. O mesmo nome foi designado por Burmeister (1879) a dois crânios encontrados em Buenos Aires, que correspondem aos primeiros registros fósseis de taiassuídeos na Argentina. O autor mantém, na mesma obra, os nomes criados por Cuvier (1817) para as espécies viventes.

Gray (1868) distingue os taiassuídeos viventes como *Notophorus torquatus* (=*T. tajacu*) e *Dicotyles labiatus* (=*T. pecari*). Entretanto, o autor mistura o nome genérico criado

por Fischer ("*Notophorus*") com o específico criado por Cuvier ("*torquatus*") para *T. tajacu*, e utiliza um sinônimo para definir *T. pecari*, já descrito como espécie por Fischer em 1814.

Em 1880, Reinhard faz uma revisão sobre as espécies de taiassuídeos encontradas em cavernas brasileiras por Lund e, pela primeira vez, a espécie *Dicotyles stenocephalus* é registrada. No documento, Reinhardt compara a espécie fóssil com as espécies viventes da América do Sul e com várias espécies fósseis da América do Norte, apresentando a descrição do crânio e figuras detalhadas (Figura 34 no ANEXO do Capítulo 5).

Em 1882, a espécie é mencionada por Ameghino no "Catálogo explicativo de las colecciones de antropologia prehistórica y de paleontología³". O mesmo autor (1889) reafirma o nome dado por Lund ao fóssil descoberto em cavernas calcáreas de Minas Gerais como Dicotyles stenocephalus, e a nomenclatura criada por Cuvier (1817) para as espécies viventes.

Em 1904, Ameghino descreve o gênero *Catagonus*, com *Catagonus metropolitanus* como espécie tipo. Os materiais usados na descrição consistem em dois fragmentos palatares provenientes de depósitos do Pleistoceno inferior de Buenos Aires, um dos quais Burmeister (1879) designou a *Dicotyles stenocephalus*. Ameghino discorda de Burmeister e inclui o espécime na espécie *Catagonus metropolitanus*.

Merriam (1901) propõe a criação de dois subgêneros para agrupar as espécies viventes, que seriam denominadas *Tayassu* (*Olidosus*) albitrosis e *Tayassu* (*Tayassu*) tajacu, correspondentes atualmente a *T. pecari* e *T. tajacu*, respectivamente.

Gill (1902) sugere a retenção dos nomes genéricos *Tayassu* e *Dicotyles* para designar as espécies viventes. Entretanto, o autor parece desconsiderar o fato de que *Dicotyles* é uma sinonímia de *Tayassu*.

_

³ "Catálogo explicativo das coleções de antropologia pré-histórica e de paleontologia".

Winge (1906) apresenta uma descrição mais detalhada de *Dicotyles stenocephalus*, incluindo medidas craniais e pós-craniais, e descrevendo as diferenças entre a espécie fóssil de Minas Gerais e as espécies viventes de taiassuídeos. O mesmo autor utiliza os nomes criados por Cuvier (1817) para designar as espécies viventes.

Miller (1914) invalida o nome *Dicotyles*, reconhecendo o nome *Pecari* (Reichembach, 1835) para agrupar genericamente os taiassuídeos de colar, antes considerado sinônimo de *Dicotyles*, proposto por Cuvier (1817). Propõe *Notophorus* Fischer, 1817 como nome genérico para os taiassuídeos labiados. Posteriormente, Lydekker (1915) sugere a separação do gênero *Dicotyles* em dois subgêneros: *Dicotyles* (*Dicotyles*) pecari para o taiassuídeo labiado e *Dicotyles* (*Pecari*) tajacu para o taiassuídeo de colar.

Allen (1916) propõe *Pecari* como nome genérico para os taiassuídeos de colar e *Tayassu* para os labiados. A modificação, publicada no Congresso de Zoologia de 1907, se tornou comum para designar o taiassuídeo de colar, que manteve o epíteto específico "*tajacu*", derivado do nome proposto por Linnaeus (*Sus tajacu*) quando descreveu o espécime tipo em 1758. Em 1923, Miller inclui os dois gêneros *Tayassu* e *Pecari* no seu "*List of North American Recent Mammals*⁴". A mesma nomenclatura foi posteriormente reconhecida por Rusconi (1929).

Rusconi (1930) faz uma revisão da família Tayassuidae, sugerindo *Parachoerus*, Antaodon e Brasiliochoerus como subgêneros de Platygonus, e Interchoerus como subgênero de Catagonus.

Rusconi considera o material descrito por Ameghino (1904) como *Dicotyles platensis* pertencente ao gênero *Platygonus*, alterando sua nomenclatura e incluindo-o no subgênero *Brasiliochoerus*. Da mesma forma, propõe a substituição de *Dicotyles stenocephalus* por

_

⁴ "Catálogo de Mamíferos Viventes da América do Norte".

Platygonus (Brasiliochoerus) stenocephalus. Uma das características destacadas como razão para a criação do subgênero é a presença de um M2 maior do que o M3 em Brasiliochoerus.

Em 1959, Hall & Kelson consideram as espécies atuais como pertencentes ao mesmo gênero (*Tayassu pecari* e *Tayassu tajacu*). Woodburne (1968) mantém os nomes *Tayassu pecari* Fischer 1814 e *Dicotyles tajacu* Linnaeus 1758. Cabrera (1961) e Woodburne (1969) modificam o autor do nome específico *Tayassu pecari* de Fischer 1914 para Link 1795, por considerarem que o material utilizados por Fischer para descrever a espécie *Sus pecari* na verdade corresponderiam a um espécime de *Tayassu tajacu*.

Wetzel et al. (1975) apresentam uma terceira espécie vivente de taiassuídeo presente no Chaco Paraguaio, que os autores determinam como sendo co-específica da espécie fóssil Platygonus wagneri, descrita por Rusconi (1930) a partir de depósitos pré-Hispânicos da província de Santiago del Estero, Argentina. Segundo os autores, os espécimes designados às espécies Platygonus carlesi e Platygonus wagneri por Rusconi (1930), além da espécie vivente descoberta no Chaco Paraguaio, apresentam várias diferenças quando comparadas com as espécies fósseis do gênero Platygonus da América do Norte. Em contraste, estas espécies apresentariam várias semelhanças com o gênero Catagonus, razão pela qual os autores propõem sua transferência para o gênero Catagonus Ameghino, 1904.

De acordo com Wetzel (1977b), *Catagonus* evoluiu no início do Pleistoceno a partir de descendentes de *Platygonus* primitivos que invadiram a América do Sul no *Great American Biotic Interchange* (Woodburne, 2010). Dentre as características comuns aos dois gêneros, que indicam sua adaptação a ambientes secos e abertos, destacam-se: dentes com coroas mais elevadas, como adaptação a uma dieta ramoneadora, em contraste com as coroas mais baixas do gênero onívoro *Tayassu*; flexão basicranial distinta com os longos eixos das órbitas localizados em um ângulo mais oblíquo ao eixo longitudinal do crânio, sugerido por Guilday

(1967) como sendo uma adaptação a ambientes abertos; órbitas localizadas em posição posterior no crânio, atrás do terceiro molar, como resultado do alongamento do rostro, ao contrário das órbitas mais anteriores em *Tayassu*, acima do segundo ou terceiro molar; desenvolvimento das câmaras olfatórias e sinus nasais, como adaptações a ambientes sujeitos à poeira e ao vento, essenciais para a manutenção do olfato desenvolvido.

Em 1977b, Wetzel afirma que *Catagonus* está mais estreitamente relacionado ao gênero extinto *Platygonus* do que às espécies viventes. Entretanto, podem ser destacadas diferenças entre os dois gêneros (Wetzel *et al.*, 1975; Wetzel, 1977a, 1977b): *Catagonus* é menos adaptado a ambientes abertos, quando comparado a *Platygonus*. Em *C. wagneri*, os membros não são tão compridos, e os segundo e quinto dígitos dos membros das patas dianteiras estão ainda retidos, ao contrário de *P. compressus*, em que estes dígitos estão ausentes; *Catagonus* apresenta pré-molares com quatro cúspides e com um padrão marcadamente mais bunodonte, ao contrário dos pré-molares bicuspidados e não molarizados de *Platygonus*, podendo indicar que *Catagonus* não apresenta uma dieta essencialmente fitófaga, como *Platygonus*.

Wetzel (1977a) assinala a presença de um M2 maior do que o M3 em *Brasiliochoerus* e o maior tamanho dos molares e pré-molares em *Catagonus* com as únicas diferenças entre os dois gêneros, propondo que os espécimes designados a *C. wagneri, Brasiliochoerus* e *Parachoerus* devam ser reunidos em um único gênero. Menegáz & Ortiz Jaureguizar (1995) mencionam que essas diferenças no tamanho do M2 em relação ao M3 não possuem valor taxonômico, podendo obedecer a variações individuais, como observado por Gasparini (2007) em vários espécimes de *T. pecari, T. tayassu* e *C. stenocephalus*.

Em seu "Tratado de Paleomastozoologia" (1979), Paula Couto menciona *C. stenocephalus* como pertencente ao gênero *Platygonus*, devido aos caracteres cranianos, fusão

dos metatarsianos III e IV e pelo seu maior tamanho. Posteriormente, em 1981, o mesmo autor publica uma nota corrigindo a nomenclatura da espécie e redefinindo-a como *Brasiliochoerus stenocephalus*, como já mencionado por Fonseca (1979).

Reig (1981) propõe que *C. wagneri* pertence ao gênero *Brasiliochoerus*. O mesmo autor sugere que *C. bonaerensis* e *C. metropolitanus* não seriam co-genéricos com a espécie atual, reafirmado por Menegáz & Ortiz Jaureguizar (1995) em seus comentários sobre a sistemática do grupo.

Ortiz Jaureguizar & Lopéz Armengol (1984) consideram o gênero *Dicotyles* como válido.

Em 1986, Mayer & Wetzel, em sua descrição de *C. wagneri*, incluem pela primeira vez *C. stenocephalus* como pertencente ao gênero *Catagonus*.

Eisentraut (1986) considera as três espécies viventes de taiassuídeos: *Tayassu pecari* (Link, 1795), *Tayassu tajacu* (Linnaeus, 1758) e *Catagonus wagneri* (Rusconi, 1930).

Menegáz & Ortiz Jaureguizar (1995) realizam uma atualização taxonômica da família, separando-a em quatro grupos com base nos gêneros *Tayassu*, *Catagonus*, *Platygonus*, *Mylohyus* e *Prosthenops*, sendo os dois últimos agrupados como gêneros de validade incerta. Concordam com Wetzel (1977a) ao propor que os espécimes designados a *C. wagneri*, *Brasiliochoerus* e *Parachoerus* devam ser reunidos em um gênero, e indicam o nome genérico *Catagonus* por questão de simplicidade.

Em 1997, McKenna & Bell consideram *Brasiliochoerus* e *Tayassu* como gêneros válidos, sendo o último utilizado para designar as espécies viventes.

Na análise filogenética realizada por Wright (1998), e na última revisão sistemática da família Tayassuidae (Gasparini, 2007), *C. stenocephalus* foi incluído dentro do gênero *Catagonus*. Wright reconhece três gêneros distintos para as espécies viventes (*Tayassu pecari*,

Dicotyles tajacu e Catagonus wagneri). Em contrapartida, Gasparini agrupa as três espécies em dois gêneros distintos (T. pecari, T. tajacu e C. wagneri).

Van Roosmalen *et al.* (2007) descreveram uma nova espécie de taiassuídeo vivente encontrada na Amazônia brasileira (*Pecari maximus*). Entretanto, Gongora *et al.* (2011) revisaram a descoberta e, com base em dados genéticos mais robustos do que os utilizados por van Roosmalen *et al.*, afirmaram não haver evidência suficiente que suportasse *Pecari maximus* como nova espécie. Aparentemente, os indivíduos usados como base para a descrição de *Pecari maximus* pertencem à espécie já descrita *T. tajacu*, e, devido à grande variação morfológica observada entre as populações de *T. tajacu*, foram designados equivocadamente a esta suposta nova espécie.

Em 2009, Gasparini *et al.* fazem o primeiro registro da espécie para o estado do Rio Grande do Sul e oficializam a sinonímia de *C. stenocephalus*, considerando-a uma espécie válida.

1.4. Relações filogenéticas entre as espécies viventes da família Tayassuidae

Existem duas hipóteses sobre a especiação das três espécies viventes de Tayassuidae na América. A primeira propõe que os taiassuídeos tenham migrado da América do Norte para a América Central e América do Sul, onde se diversificaram através de radiação adaptativa durante o Pleistoceno (Mayer & Wetzel, 1987; Wetzel, 1977b; Woodburne, 1969). Já a segunda hipótese sugere que os taiassuídeos tenham se diversificado durante o Mioceno tardio na América do Norte, anteriormente ao *Great American Biotic Interchange*, quando teriam migrado independentemente para a América do Sul (Wright, 1989).

Entre as três espécies atuais, *Tayassu tajacu* e *Catagonus wagneri* foram considerados mais próximas filogeneticamente de acordo com estudos de caracteres dentários e osteológicos (Wright 1989, 1993, 1998). Entretanto, com base em análises de caracteres craniais e dentários, foi proposto por Wetzel *et al.* (1975) e Wetzel (1977b), corroborado por Gasparini (2007), que as duas espécies do gênero *Tayassu* estão mais próxima filogeneticamente entre si.

Considerando-se as relações genéticas entre as espécies, análises filogenéticas moleculares do citocromo mitocondrial b (*cyt b*) encontraram maior proximidade entre *T. pecari* e *C. wagneri* (Theimer & Keim, 1998). Os mesmo autores calcularam tempos de divergência de 1,7-2,3 MA (Plioceno tardio – Pleistoceno inicial) para *T. pecari/C. wagneri* e 3,2-7,4 MA (Mioceno tardio ao Plioceno médio) para *T. tajacu/T. pecari* e *C. wagneri*, sugerindo que *T. tajacu* tenha se separado anteriormente à sua colonização ao sul da América do Norte, enquanto *T. pecari* e *C. wagneri* teriam se separado posteriormente à colonização da América do Sul pelo seu ancestral (Theimer & Keim, 1998). Da mesma forma, Gongora & Moran (2005) sugerem uma maior proximidade entre *T. pecari* e *C. wagneri*, de acordo com análises de sequências mitocondriais. Os autores ainda propõem que *T. tajacu* seja realocado em um gênero distinto de *T. pecari*, como previamente proposto por Theimer & Keim (1998), e que *T. pecari* e *C. wagneri* sejam incluídos em um mesmo gênero.

Em relação à evolução cromossômica de Tayassuidae, podemos destacar duas hipóteses. O número cariotípico diplóide de cada espécie são 20, 26 e 30 para *C. wagneri*, *T. pecari* e *T. tajacu*, respectivamente. A primeira hipótese sugere uma fusão cromossômica que teria alterado os cromossomos de uma configuração ancestral em *T. tajacu* para números cariotípicos menores, como observado em *T. pecari* e *C. wagneri* (Benirschke & Kumamoto, 1989). A segunda hipótese, em contrapartida, propõe que uma fissão cromossômica teria aumentado o número cariotípico ancestral (20), correspondente a *C. wagneri* (Todd, 1985).

1.5. Registro fóssil do Quaternário

O Quaternário é o período sobre o qual se conhece mais informações faunísticas, paleoclimáticas e paleoambientais, provavelmente devido à sua proximidade temporal com o presente (Kramer, 2002). É dividido em duas épocas geológicas: o Pleistoceno, que durou de 2,59 milhões de anos atrás até 11,7 mil anos atrás, e o Holoceno, que teve início a partir de 11,7 mil anos atrás e dura até os dias atuais (Gradstein *et al.*, 2012).

O Quaternário é caracterizado por grande instabilidade climática, com alternância entre períodos glaciais e interglaciais (Heine, 2000). Estas flutuações paleoclimáticas foram responsáveis por deslocamentos espaciais das diferentes formações vegetais, com áreas florestais sendo periodicamente substituídas por formações vegetais abertas, como o Cerrado e Caatinga (Bigarella *et al.*, 1994). Desta forma, áreas abertas em decorrência do clima mais frio e seco eram frequentes na América do Sul durante o Pleistoceno, com grande parte da megafauna terrestre de mamíferos adaptada a essas condições. Entretanto, durante os períodos interglaciais a umidade e a temperatura aumentavam, causando uma redução nessas áreas abertas e secas e, consequentemente, na biomassa dessas espécies, que voltava a se recuperar nos períodos glaciais. Esta alternância na biomassa de mamíferos de acordo com a disponibilidade de ambientes secos e abertos é conhecida como *Zig-Zag Hypotesis*⁵ (Cione *et al.*, 2009).

Sítios fossilíferos do Quaternário são os mais explorados do Brasil, e são importantes para reconstruções paleoambientais por conterem vários *taxa* viventes (Hadly, 1999). Interpretações paleoambientais são construídas de acordo com os requerimentos de habitat de espécies viventes, que não precisam ser inferidas como nos *taxa* extintos, ou de acordo com

⁵ Hipótese do Zig-Zag.

adaptações peculiares de um táxon a determinado ambiente (Auler *et al.*, 2006). Trabalhos de reconstrução paleoambiental podem ainda ser feitos por meio de análises estatísticas de comunidades fósseis de determinado sítio deposicional em comparação com a fauna recente de diferentes biomas (Avilla *et al.*, 2007).

A preservação dos restos de vertebrados é mais eficiente em ambientes cavernícolas, devido ao isolamento dos processos decompositores que agem na superfície. O ambiente cavernícola mantém sua temperatura e umidade relativamente constantes e, a não ser nas regiões próximas à entrada, é altamente isolado dos processos decompositores de organismos do solo e da ação deteriorante do clima (Simms, 1994). Além disso, estes ambientes apresentam vários processos tafonômicos específicos que podem determinar acumulações ósseas raramente observadas na superfície (Hubbe & Auler, 2012). Desta forma, importantes sítios paleontológicos tem sido registrados em cavernas (Cartelle, 1992; Lessa *et al.*, 1998).

A Região Intertropical Brasileira (Figura 6) foi definida por Cartelle (1999) como uma região zoogeográfica baseada na ocorrência de mamíferos de grande porte, cujos fósseis são encontrados em conjunto em tanques e cavernas. O autor infere uma sincronia na ocorrência dessas espécies no final do Pleistoceno nos estados de Góias, Minas Gerais, Rio de Janeiro, Espírito Santo, Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Rio Grande do Norte, Paraíba, Ceará e Piauí, que representaria a área de sua distribuição máxima, em um ambiente aberto, do tipo savana (Cerrado/Caatinga).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altrichter, M. & Almeida R. 2002. Exploitation of white-lipped peccaries *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) on the Osa Peninsula, Costa Rica. *Oryx.* **36**:126–132.
- Ameghino, F. 1882. Catálogo explicativo de las colecciones de antropología prehistórica y de paleontologia. Catálogo de La Sección de La província de Buenos Aires (República Argentina) Exposición Sudamericana (edición oficial), Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **58**: 1-291.
- Allen, J.A. 1916. Mammals collected on the Roosevelt Brazilian expedition, with field notes by Leo E. Millar, order of the Trustrees. *Bulletin of American Museum of Natural History*. Volumen XXXV, New York.
- Auler, A.S., Piló, L.B., Smart, P.L., Wang, X., Hoffmann, D., Richards, D.A., Edwards, R.L., Neves, W.A. & Cheng, H. 2006. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240:508-522.
- Avilla, L.S., Winck, G.R., Francisco, V.M.R., Gil, B.B., Granhen, A. & Costa, D.G. 2007. A fauna de morcegos fósseis como ferramenta na caracterização de paleoambientes quaternários. *Anuário do Instituto de Geociências, UFRJ*, **30**(1):19-26.
- Avilla, L.S., Muller, L., Gasparini, G.M., Soibelzon, L., Absolon, B., Pêgo, F.B., Silva, R.C., Kinoshita, A., Figueiredo, A.M.G. & Baffa, O. 2013. The northernmost record of *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Cetartiodactyla) and its palaeoenvironmental and palaeobiogeographical significance. *Journal of South American Earth Sciences*. **42**:39-46.

- Beck, H. 2005. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. *In:* P.M. Forget; J.E. Hulme & S.B. Vander Wall (eds.) *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*, CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom. p. 77-115.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy*. **87**(3):519-530.
- Beck, H., Taber, A., Altrichter, M., Keuroghlian, A. & Reyna, R. 2008. Pecari tajacu. In: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. International Union for Conservation of Nature. Disponível em: www.iucnredlist.org. Acessado em 10 de fevereiro de 2014.
- Benirschke, K. & Kumamoto, A.T., 1989. Further studies on the chromosomes of three species of peccary. In: K.H. Redford & J.F. Eisenberg (eds.) *Advances in Neotropical Mammalogy*, Sandhill Crane Press, Gainesville, p. 309-316.
- Bergallo, H.G., Rocha, C.F.D., Alves, M.A.S. & Van Sluys, M. 2000. A fauna ameaçada de extinção no Estado do Rio de Janeiro. EDUERJ, 166 p.
- Bigarella, J.J., Becker, R.D. & Santos, G.F. 1994. *Dominínios de Paisagens Brasileiras*.

 Estrutura e Origem das Paisagens Tropicais e Subtropicais. Florianópolis, UFSC, 426 p.
- Bissonette, J.A. 1982. Ecology and social behavior of the collared peccary in Big Bend National Park, Texas. Scientific Monograph Series, 16. 85 p.
- Bock, C.E. & Bock J.H. 1979. Relationship of the collared peccary to sacaton grassland.

 **Journal of Wildlife Management. 43: 813-816.
- Bodmer, R.E. 1989. Frugivory in Amazonian Artiodactyla: evidence for the evolution of the ruminant stomach. *Journal of Zoology (London)*. **219**:457-467.

- Bodmer, R.E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology*. **6**: 191-201.
- Bodmer, R.E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonia ungulates. *Biotropica*. **23**: 255-261.
- Bodmer, R.E. & Sowls, L.K. 1993. The Collared peccary (*Tayassu tajacu*). *In:* W.R.L. Oliver (ed.) *Pigs, Peccaries and Hippos*, IUCN, The World Conservation Union, Gland, p. 7-13.
- Brookes, J. 1828. A prodromus of a synopsis animalium, comprising a catalogue raisonné of the Zootomical Collection of Joshua Brookes, London, Brookesian Museum, 20 p.
- Burmeister G. 1879. Premiére partie: Mammiféres vivants et éteints. *In: Description physique de la République Argentine d' prés dês observaciones personelles et étrangéres*.

 Buenos Aires, 3 (1): 1-556 y Atlas.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. II (Sirenia, Perissodactyla, Artiodactyla, Lagomorpha, Rodentia, Cetacea). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología. 4 (2): 309-732.
- Carrillo, E., Saenz J.C. & Fuller T.K. 2002. Movements and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation*, **108**:317–324.
- Cartelle, C. 1992. Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, BA). Programa de Pós-Graduação em Morfologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Tese de Doutorado. 516p.
- Cartelle, C. 1999. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In: J.F. Eisenberg & K.H. Redford (eds.) *Mammals of the Neotropics*, The University of Chicago Press, p. 27-46.

- Castellanos, H.G. 1983. Aspectos de la organización social del baquiro de collar, *Tayassu tajacu* L., en el estado Guarico, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*. **11**:127–143.
- 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.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. & Soibelzon, L. 2009. Did humans cause the Late Pleistocenee Early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? *In*: G. Haynes (ed.) *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*, Springer, Netherlands. p. 125-144.
- CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna).

 2010. Appendices I,II and III. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna. Disponível em:

 http://www.cites.org/eng/app/Appendices-E.pdf. Acessado em 10 de fevereiro de 2014.
- Cope, E.D. 1889. The Artiodactyla. *American Naturalist*, 23: 111-136.
- Cuvier, G. 1817. Listribue d'apres son organization. Tome 1. París, Masson, 540 p.
- Dantas, M.A.T., Missagia, R.V., Dutra, R.P., Raugust, T., Silva, L.A., Delicio, M.P. & Reno, R. 2013. Identificação taxonômica dos fósseis de mamíferos da caverna Toca Fria e Jatobá, Iuiú, Bahia: inferências paleoecológicas e temporais. In: 32° CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 2013, Barreiras. Anais do 32° Congresso Brasileiro de Espeleologia. Campinas, Sociedade Brasileira de Espeleologia. p. 433-438.
- Dias da Silva, D., Sedor, F.A., Oliveira, E.V. 2010. A presença de *Catagonus* e *Tayassu* (Artiodactyla, Tayassuidae) no Pleistoceno do Estado do Paraná, Brasil. In: 7°

- SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2010. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 112.
- Desbiez, A.L.J., Keuroghlian A., Beisiegel, B de M., Medici E.P. Gatti A., Pontes A.R.M. & Campos C.B. de. 2012. Avaliação do risco de extinção do cateto *Pecari tajacu* Linnaeus, 1758, no Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 1:74-83.
- Domingo, L., Prado, J.L. & Alberdi, M.T. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America.

 Quaternary Science Reviews. 55:103-113.
- Eddy, T.A. 1961. Foods and feeding patterns of the collared peccary in southern Arizona.

 Journal of Wildlife Management. 25:248-257.
- Eisenberg, J.F. & Redford K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics: The central Neotropics:*Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. University of Chicago Press, Chicago, 609 p.
- Eisentraut, M. 1986. Über das vorkommen des Chaco-pekari, *Catagonus wagneri*, in Bolivien. *Bonner zoologische Beiträge*, **37**:43-47.
- Enders, R.K. 1935. Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panama. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. **78**:385-502.
- Faure, M., Guérin, C. & Parenti, F. 1999. The Holocene megafauna from the Toca do Serrote do Artur (São Raimundo Nonato archaeological area, Piauí, Brazil). *Comptes Rendus de l'Academie Sciences Paris*, **329**:443-448.
- Ferreira, A. de B. 2002. Variabilidade climática e dinâmica geomorfológica. *Publicações da Associação Portuguesa de Geomorfólogos*, 1:7-15.
- Fischer, G. 1814. *Zoognosia Tabulis Synopticus Illustrata*. Pt. III. Moscow: Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, 732 p.

- Fischer, G. 1817. *Adversaria Zoologica*. Mémoire Société Impériale Naturelle (Moscow) 5: 357-446.
- Fonseca, J.S. 1979. *Taiassuídeos do Pleistoceno de cavernas calcárias de Minas Gerais*.

 Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado.
- Fontana, C.S., Bencke, G.A. & Reis, R.E. 2003. Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul, EDIPUCRS, 632 p.
- Fragoso, J.M.V. 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. *Biotropica*. **30**:458-469.
- Fragoso, J.M.V. 1999. Perception of scale and resource partitioning by peccaries: behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy*, **80**:993-1003.
- Fragoso, J.M.V. 2004. A long-term study of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) population fluctuation in northern Amazonia. In: (K. Silvius; R. E. Bodmer; & J. M.V. Fragoso (eds.) *People in nature, wildlife conservation in South and Central America*, New York, Columbia University Press, p. 286-296.
- Gasparini G.M. 2001. Morfología dentaria comparada entre *Tayassu pecari* y *Tayassu tajacu* (Tayassuidae, Artiodactyla, Mammalia). *Ameghiniana*, **38**(4):33.
- Gasparini G.M. 2007. Sistemática, biogeografía, ecología y bioestratigrafía de lós Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) fósiles y actuales de América del Sur, com especial énfasis en las especies fósiles de la provincia de Buenos Aires. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, Ph.D. Thesis, 408 p.
- Gasparini, G.M. 2013. Records and stratigraphical ranges of South American Tayassuidae (Mammalian, Artiodactyla). *Journal of Mammalian Evolution*. **20**:57-68.

- Gasparini, G.M. & Zurita, A.E. 2005. Primer registro fósil de *Tayassu pecari* (Link) (Mammalia, Artiodactyla) en la Argentina. *Ameghiniana*, **42**(2), 473-480.
- Gasparini, G.M., Ortiz Jaureguizar, E. & Carlini, A.A. 2006. Familia Tayassuidae. *In*: R.M. Bárquez; M.M. Díaz & R.A. Ojeda (eds.) *Los Mamíferos de Argentina: Sistemática y Distribución*, Publicación Especial de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Mendoza, p. 114-115.
- Gasparini, G.M., Kerber, L. & Oliveira, E. 2009a. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrb Geol Paläontol Abhandl*. **254**(3):261–273.
- Gasparini, G.M., Ubilla, M. & Tonni, E.P. 2009b. Tres especies de tayasuidos (*Catagonus wagneri*, *C. stenocephalus* y *Tayassu pecari*) en el Pleistoceno tardío del norte de Uruguay (Fm. Sopas). *Ameghiniana*, **46** (4):80.
- Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Zurita, A.E. & Miño-Boilini, A.R.. 2010. A review of the Quaternary Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Tarija Valley, Bolivia. Alcheringa. An Australasian Journal of Palaeontology, 1:7-20.
- Gasparini, G.M. & Ubilla, M. 2010. Primeros ungulados inmigrantes norteamericanos: los Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) del Cuaternario de Uruguay. In: 7º SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2010. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 89.
- Gasparini, G.M., Ubilla, M. & Tonni, E.P. 2012. The Chacoan peccary, *Catagonus wagneri* (Mammalia, Tayassuidae), in the late Pleistocene (northern Uruguay, South America): palaeoecological and palaeobiogeographic considerations. *Historical Biology: An Internacional Journal of Paleobiology*, p. 1-12.

- Gervais, H. & Ameghino, F. 1880. Les mammiferes fósiles de l'Amérique du Sud. París y Buenos Aires.
- Gill, T. 1902. Notes on the names of the genera of peccaries. *Proceeding Biology Society of Washington*, **15**: 38-39.
- 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.
- Gongora, J. Morales, S., Bernal J.E. & Moran, C. 2006. Phylogenetic divisions among Collared peccaries (*Pecari tajacu*) detected using mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, **41**(1): 1-11.
- Gongora, J., Biondo, C., Cooper, J.D., Taber, A., Keuroghlian, A., Altricher, M., Nascimento, F.F.do, Chong, A.Y., Miyaki, C.Y., Bodmer, R., Mayor & P., González, S. 2011.

 Revisiting the species status of *Pecari maximus* van Roosmalen et al., 2007 (Mammalia) from the Brazilian Amazon. *Bonn zoological Bulletin*, **60**: 95-101.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G. & Hilgen, F.J. 2012. On the Geologic Time Scale. *Newsletters on Stratigraphy*. **45**:171-188.
- Gray, J.E. 1868. Synopsis of the species of pigs (Suidae) in the British Museum. *Proceeding Zoology Society London*, p. 17-49.
- Green, W.E. & Grant W.E. 1984. Variability of observed group sizes within collared peccary herds. *The Journal of Wildlife Management*. **48**:244-248.
- Grubb P. & Groves C.P. 1993. The Neotropical Tayassuids *Tayassu* and *Catagonus*. In:
 W.L.R. Oliver (ed.) *Pigs, Peccaries and Hippos Action Plan*, IUCN, The World Conservation Union, p. 5-7.

- Guilday, J. E. 1967. Differential extinction during Late-Pleistocene and Recent Times. *In:* P.S. Martin & H.E. Wright (eds.) *Pleistocene extinctions: the search for a cause.* New Haven, Yale University Press, p.121-140.
- Hall, E.R., 1981. The Mammals of North America. Volume 2. New York, John Wiley and Sons, Inc., 600 p.
- Hall, E.R. & Kelson, K.R. 1959. *The mammals of North America*. New York, The Ronald Press Co, 1083 p.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P. 2012. *PAST. Palaeontological Statistics, Version*2.17. Disponível em: http://folk.uio.no/ohammer/past. Acessado em 15 de dezembro de 2013.
- Hadly, E.A. 1999. Fidelity of terrestrial vertebrate fossils to a modern ecosystem.

 Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 149:389-409.
- Hanken, J. & Hall, B. K. 1993. Mechanisms of skull diversity and evolution. *In*: J. Hanken & B.K. hall (eds.) *The skull*, p. 1-36.
- Heine, K. 2000. Tropical South America during the Last Glacial Maximum: evidence from glacial, periglacial and fluvial records. *Quaternary International*. **72**:7-21.
- Herring, S.W. 1972. The role of canine morphology in the evolutionary divergence of pigs and peccaries. *Journal of Mammalogy*. **53**:500-512.
- Hubbe, A. & Auler, A.S. 2012. A large Cervidae Holocene accumulation in Eastern Brazil: an example of extreme taphonomical control in a cave environment. *International Journal of Speleology*. **41**(2):299-307.
- Husson, A.M. 1978. The mammals of Suriname. Volume 2. Brill Archive, 729 p.

- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2001. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2 International Union for Conservation of Nature Disponível em: www.iucnredlist.org. Acessado em 10 de fevereiro de 2014.
- Jennings, W. T. & Harris, J. T. 1953. The collared peccary in Texas. Division of Wildlife Restoration, Texas Fish and Game Commission, Austin, p. 31.
- Judas, J. & Henry, O. 1999. Seasonal variation of home range of collared peccaries in tropical rain forests of French Guiana. *Journal of Wildlife Management*, **63**:546-552.
- Kramer, V.M.S. 2002. Mudanças ambientais climáticas durante o Quaternário na região do Alto Curso do Rio Paraná. *Akrópolis, Umuarana*, **10**:1-2.
- Keuroghlian, A., Eaton D.P. & Longland W.S. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation*, **120**:411-425.
- Keuroghlian A. & Eaton D.P. 2008. Importance of rare habitats and riparian zones in a tropical forest fragment: preferential use by *Tayassu pecari*, a wide-ranging frugivore. *Journal of Zoology (London)*. **275**:283-293.
- Keuroghlian, A. & Eaton, D.P. 2009. Removal of palm fruits and ecosystem engineering in palm stands by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) and other frugivores in an isolated Atlantic Forest fragment. *Biodiversity and Conservation*, **18**(7):1733-1750.
- Keuroghlian, A., Desbiez, A.L.J., Beisiegel, B. de M., Medici, E.P., Gatti, A., Pontes, A.R.M.
 & Campos. C.B. de. 2012. Avaliação do risco de extinção do queixada *Tayassu*pecari Link, 1795, no Brasil. *Biodiversidade Brasileira*, 1:84-102.
- Kiltie, R. A. 1981a. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*).

 **Biotropica*, 13:234-236.

- Kiltie, R.A. 1981b. The function of interlocking canines in rain forest peccaries (Tayassuidae).

 Journal of Mammalogy. 62:459-469.
- Kiltie, R.A. 1981c. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica*. **13**:141-145.
- Kiltie, R.A. 1982. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*, **14**:188-195.
- Kiltie, R.A. 1985. Craniomandibular differences between rain-forest and deserts Collared Peccaries. *American Midland Naturalist*, **113**(2):384-387.
- Kiltie, R. A. & Terborgh, J. 1983. Observations on the behavior of rain forest peccaries in Peru: why do white-lipped peccaries form herds? *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **62**:214-255.
- Lessa, G., Cartelle, C., Faria, H.D. & Gonçalves, P.R. 1998. Novos achados de mamíferos do Pleistoceno Final-Holoceno em grutas calcáreas do estado da Bahia. *Acta Geologica Leopoldensia*, **46/47**:157-169.
- Lydekker, R. 1915. Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum of Natural History, Volume IV. The Order of the Trustees of the British Museum, London.
- Link, D.H.F. 1795. Beiträge zur Naturgeschichte. Rostock and Leipzig, 2: 1-126.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae. Volume l. 10th ed. 824 p.
- Lund, P.W. 1838- 1841. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordmvaelting. *Tredie Afhandling: Fortsaettelse af Patterdryene*. Lagoa Santa, 56 p.
- Machado, A.B.M.; Fonseca, G.A.B.; Machado, R.B.; Aguiar, L.M.S. & Lins, L.V. 1998. Livro vermelho das espécies ameaçadas de extinção da fauna de Minas Gerais. Fundação Biodiversitas, 608 p.

- MacFadden, B.J. & Shockey B.J. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*. **23**(1):77-100.
- Marshall, L.G., Webb, S.D., Sepkoski, J.J.Jr. & Raup, D.M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*. **215**:1351-1357.
- Mayer, J.J. & Brandt P.N. 1982. Identity, distribution, and natural history of the peccaries.

 Tayassuidae. *In*: M.A.Mares & H.H. Genoways (eds.) *Mammalian biology in South America*, Pittsburgh, University of Pittsburgh, p. 433-455.
- Mayer, J.J. & Wetzel, R.M. 1986. Catagonus wagneri. Mammalian Species, 259:1-5.
- Mayer, J.J. & Wetzel, R.M. 1987. Tayassu pecari. Mammalogy Species, 293:1-7.
- Mc Kenna, M. C. Y & Bell, S. K. 1997. *Classification of mammals. Above the species level.*New York, Columbia University Press, 631 p.
- Mena, P.V., Stallings J.R., Regalado J.B. & Cueva R.L. 2000. The sustainability of current hunting practices by the Huaorani. *In*: J.G. Robinson & E.L. Bennets (eds.) *Hunting for sustainability in tropical forests*, New York, Columbia University Press, p. 57-78.
- Menégaz, A. N. & Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los artiodáctilos. *In*: M.T. Alberdi; G. Leone & E.P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, Madrid, Monografías CSIC, p. 311-335.
- Merriam, C.H. 1901. Description of four new peccaries from Mexico. *Proceeding Biological Society Washington*, **14**:119-124.
- Miller, G.S. 1914. The generic name of the Collared Peccaries. *Proceeding Biological Society Washington*, vol. XXVII, Washington.

- Miller, G.S. 1923. *List of North American Recent Mammals*. United States National Museum Bulletin, 128.
- Mones, A. 1979. Los dientes de los vertebrados. Una introducción a su estudio. Montevideo, Dirección General de Extensión Universitaria. División Publicaciones y Ediciones. 97 p.
- Monteiro, L.R., Duarte, L.C., & dos Reis, S.F. 2003. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology (London)*, **261**:47-57.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands, based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*. **51**:467-494.
- Neal, B.J. 1959. A contribution on the life history of the collared peccary in Arizona.

 *American Midland Naturalist. 61(1):177-190.
- Nihei, S.S., & de Carvalho, C.J.B. 2007. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*. **32**:477-501.
- Olmos, F. 1993. Diet of sympatric Brazilian caatinga peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*).

 **Journal of Tropical Ecology. 9(2):255-258.
- Ortiz Jaureguizar, E. & López Armengol, M.F. 1984. Estudio taxonómico-numérico de los representantes vivientes de la familia Tayassuidae (Mammalia: Artyodactila) de la República Argentina. *Contribuciones en Biología*, **11**(1): 22-26.
- Paine, C.E.T., Beck, H. 2007. Seed predation by Neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. Ecology. 88:3076–3087.

- Paula Couto, C. de. 1975. Mamíferos fósseis do Quaternário do sudeste brasileiro. *Boletim*Paranaense de Geociências, **33**:89-132.
- Paula Couto, C. de. 1979. *Tratado de paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências, 591 p.
- Paula Couto, C de. 1981. On an extinct peccary from the Pleistocene of Minas Gerais.

 *Iheringia Série Geologia, Porto Alegre, 6:75-78.**
- Peres, C.A. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation*. **77**:115-123.
- Prado, D.E. & Gibbs, P.E. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal Forest South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**:902-927.
- Prothero, D.R. 2008. The early evolution of the North American peccaries (Artiodactyla: Tayassuidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. **28**(3):129A-129A.
- Rancy, A. 1999. Fossil mammals of the Amazon as a portrait of a Pleistocene environment. *In*:

 J.F. Eisenberg & K.H. Redford (eds.) *Mammals of the Neotropics*, Chicago,

 University of Chicago Press, p. 20-26.
- Redford, K.H. & Eisenberg, J.F. 1992. Order Artiodactyla. *In*: K.H. Redford & J.F. Eisenberg (eds.) *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone*, Chicago, University of Chicago Press, p. 229-252.
- Reider K.E., Carson W.P. & Donnelly M.A. 2013. Effects of collared peccary (*Pecari tajacu*) exclusion on leaf litter amphibians and reptiles in a neotropical wet forest, Costa Rica. *Biological Conservation*. **162**:90-98.

- Reig, O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae. Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia*",
 p. 1-162.
- Reinhardt, J. 1879-1880. *De I de brasilianske knoglehuler fundne Navlesvin Arter*.

 Videnskabelige Meddlelser fra den Naturhistorike Forening I Kjoberhavn,

 Copenhague, p. 271-301.
- Reyna-Hurtado, R., Taber, A., Altrichter, M.; Fragoso, J.; Keuroghlian, A. & Beck, H. 2008.

 *Tayassu pecari. In: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2.

 International Union for Conservation of Nature. Disponível em: www.iucnredlist.org.

 Acessado em 10 de fevereiro de 2014.
- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate paleontology*. 3^a ed. Chicago, University of Chicago Press, 468p.
- Rusconi, C. 1929. Anatomía craneodental de los tayassuinos vivientes. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **107**: 66-82, 177-242.
- Rusconi, C. 1930. Las especies fósiles argentinas de pecaríes y sus relaciones con las del Brasil y Norteamérica. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"*, **36**:121-241.
- Savage, D.E. & Russell, D.E. 1983. *Mammalian paleofaunas of the World*. Massachussetts., Addison-Wesley Publishing Company. 432 p.
- Schonener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. **185**:27-39.
- Silman, M.R., Terborgh, J.W. & Kiltie, R.A. 2003. Population regulation of a dominant-rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology*, **84**:431-438.
- Simms, M.J. 1994. Emplacement and preservation of vertebrates in caves and fissures.

 Zoological Journal of the Linnean Society. 112:261-283.

- Sowls, L.K. 1984. The peccaries. Tucson, University of Arizona Press, 251 p.
- Sowls, L.K. 1997. *Javelinas and other peccaries: their biology, management, and use*. 2° ed. Texas A & M University Press, College Station, 325 p.
- Taber, A.B., Doncaster C.P., Neris N.N. & Colman F. 1994. Ranging behaviour and activity patterns of two sympatric peccaries, *Catagonus wagneri* and *Tayassu tajacu*, in Paraguayan Chaco. *Mammalia*, **1**:61-71.
- Theimer, T.C. & Keim, K. 1998. Phylogenetic relationships of peccaries based on mitochondrial cytochrome *b* DNA sequences. *Journal of Mammalogy*, **79**:566-572.
- Todd, N.B., 1985. Significance of a diploid number of 20 in the peccary *Catagonus wagneri*. *Journal of Heredity*, **76**:310.
- Van Roosmalen M.G.M., Frenz L., van Hooft P., de Iongh H.H. & Leirs H. 2007. A new species of living peccary (Mammalia: Tayassuidae) from the Brazilian Amazon.

 *Bonner zoologische Beiträge, 55:105-112.
- Varella, C.A.A. 2008. *Análise de componentes principais*. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Disponível em: http://www.ufrrj.br/institutos/it/deng/varella/Downloads. Acessado em 15 de dezembro de 2013.
- Wetzel, R.M. 1977a. The Chacoan peccary, *Catagonus wagneri* (Rusconi). Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History, **3**:1-36.
- Wetzel, R. M. 1977b. The extinction of peccaries and a new case of survival. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **288**(1):538-544.
- Wetzel, R.M., Dubos R.E., Martin R.L. & Myers P. 1975. *Catagonus*, an "extinct" peccary, alive in Paraguay. *Science*, **189**:379-381.
- Winge, H. 1906. Jordfundne of nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien, Copenhagen (Museo Lundii & Hagerups Bog handel), 239 p.

- Woodburne, M.O. 1968. The cranial myology and osteology of *Dycotyles tajacu*, The Collared peccary, and its bearing on classification. *Memoirs of the Southern California Academy of Science*, **7**: 1-8.
- Woodburne, M.O. 1969. A late Pleistocene occurrence of collared pecary, *Dicotyles tajacu*, in Guatemala. *Journal of Mammalogy*, **50**:121-125.
- Woodburne, M.O. 2010. The great American biotic interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*. **17**(4):245-264.
- Wright, D.B. 1989. Phylogenetic relationships of *Catagonus wagneri*: sister taxa from the Tertiary of North America. *In*: J. F. Eisenberg & K. H. Redford (eds.) *Advances in Neotropical Mammalogy*, Gainesville, Sandhill Crane Press, p. 281-308.
- Wright, D.B. 1993. Evolution of sexually dimorphic characters in peccaries (Mammalia, Tayassuidae). *Paleobiology*, **19**:52-70.
- Wright, D.B. 1998. Tayassuidae. In: C.M. Janis; K.M. Scott & L.L. Jacobs (eds.) Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1. Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate like Mammals, Cambridge, Cambridge University Press, p. 389-400.

ANEXOS



Figura 1: Tayassu tajacu (foto por Ellen Wang).



Figura 2: Distribuição atual de *Tayassu tajacu* (modificado de Desbiez *et al.*, 2012).



Figura 3: Tayassu pecari (Foto por Christian Iriarte).



Figura 4: Distribuição atual de *Tayassu pecari* (modificado de Keuroghlian *et al.*, 2012).

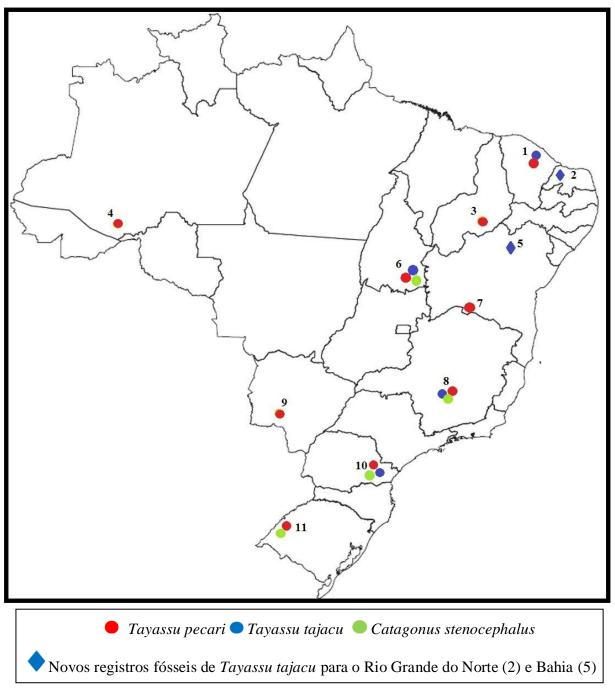


Figura 5: Mapa com a localização dos registros fósseis das três espécies de taiassuídeos do Brasil: *Tayassu pecari*, em vermelho, *Tayassu tajacu* em azul, com os novos registros nos estados do Rio Grande do Norte (Gruta da Descoberta) e Bahia (Toca da Boa Vista) e Catagonus stenocephalus em verde; os sítios paleontológicos estão numerados: 1 Ceará; 2 Gruta da Descoberta, Rio Grande do Norte; 3 Piauí; 4 Amazonas; 5 Toca dos Ossos, Bahia; 6 Gruta do Urso, Tocantins; 7 Toca Fria e Jatobá, Bahia; 8 Lagoa Santa, Minas Gerais; 9 Mato Grosso do Sul; 10 Paraná; 11 Formação Touro Passo, Rio Grande do Sul.



Figura 6: Região Intertropical Brasileira (modificado de Cartelle, 1999).

CAPÍTULO 2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

O objetivo deste trabalho é a caracterização morfométrica das espécies *Tayassu pecari*, *Tayassu tajacu* e *Catagonus stenocephalus* com base em peças crânio-mandibulares encontradas na Região Intertropical Brasileira e discussão das suas implicações taxonômicas.

2.2. Objetivos Específicos

- (i) Caracterizar e analisar comparativamente a morfologia e a morfometria do material crânio-mandibular e dentário dos taiassuídeos sul-americanos, com ênfase nas espécies encontradas no Brasil;
- (ii) Discutir as implicações taxonômicas das diferenças morfométricas entre as três espécies encontradas no Brasil;
- (iii) Analisar um possível padrão morfométrico temporal entre os representantes fósseis e atuais *Tayassu*.

No Capítulo 4 são apresentados os resultados gerais obtidos, em forma de artigo, segundo as normas de formatação da Revista Brasileira de Paleontologia. No Capítulo 5, é apresentada uma nota científica com considerações sobre a taxonomia de *Catagonus stenocephalus*.

CAPÍTULO 3. MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes analisados estão depositados nas coleções científicas do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN - PUC/MG), do Museu de História Natural e Jardim Botânico da Universidade Federal de Minas Gerais (MHNJB – UFMG), do Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais (DZO-UFMG) e na coleção científica do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ). Além destes espécimes, foram acrescentadas às análises multivariadas as medidas apresentadas na Tese de Doutorado do Dr. Germán Gasparini (Universidad Nacional de La Plata), correspondentes a espécimes depositados nas coleções dos museus: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino" (MCA), Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) e Museu Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia" (MMP) na Argentina, e na coleção do Museo Departamental de Colonia (MDC), no Uruguai; e as medidas publicadas (Gasparini et al. 2009a, Gasparini et al. 2010, Avilla et al. 2013) correspondentes a materiais depositados nas coleções científicas do Museo Nacional de Paleontología e Antropología, Tarija, Bolívia (MNPA-V), Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCPU) e na coleção científica Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO). da

Os fósseis foram medidos com um paquímetro Vernier, de precisão 0,1mm, e os dados estão expressos em milímetros (mm). Como a maioria das peças encontra-se fragmentada, foi feito o maior número de medidas possíveis por peça, dependendo do seu nível de fragmentação. Foram medidos ao todo 40 caracteres crânio-mandibulares, sendo a escolha baseada na sua relevância de acordo com a última revisão sistemática da família Tayassuidae (Gasparini 2007), possibilitando a incorporação dos dados apresentados na tese às analises do presente trabalho.

No ANEXO do próximo capítulo (CAPÍTULO 4) encontra-se a lista dos materiais estudados, onde consta o número de coleção do espécime, identificação taxonômica, procedência geográfica e tipo de material (fóssil ou atual).

A identificação taxonômica baseou-se essencialmente em caracteres morfológicos e morfométricos de elementos craniais, mandibulares e dentários, sem incorporação de informações sobre o esqueleto axial e apendicular.

Na tentativa de distinguir as espécies de taiassuídeos umas das outras com base nos dados morfométricos obtidos, foram empregadas duas análises multivariadas: a Análise de Componentes Principais (ACP) e a Análise das Variáveis Canônicas (AVC).

A Análise das Variáveis Canônicas (AVC) e a Análise de Componentes Principais (ACP) são utilizadas para detectar variações entre caracteres quantitativos, avaliando a variação morfométrica dentro de populações e padrões de variação fenética entre organismos (Neff & Marcus, 1980; Reis, 1988). Em estudos evolutivos, a morfometria pode ser utilizada para descrever a natureza da variação morfológica, e ainda deduzir a direção desta variação segundo as relações filogenéticas dos organismos em estudo (Straney & Patton, 1980; Patton, 1985; Reis, 1988).

A ACP é capaz de reduzir o número de variáveis correlacionadas a um número menor de variáveis não-correlacionadas, chamadas de componentes principais. As novas variáveis são ordenadas de forma decrescente de importância, sendo que o primeiro componente principal é responsável pela maior parte da variação dos dados originais. O restante da variação é distribuído entre os outros componentes. Esta técnica simplifica a variação da amostra, separando os grupos de forma mais eficiente do que se considerarmos as variáveis originais (Monteiro & Reis, 1999; Zelditch *et al.*, 2004). No gráfico resultante, pontos mais próximos entre si indicam uma maior similaridade entre eles. A análise ainda fornece os

autovalores (eingenvalues), que indicam a quantidade da variação explicada por cada componente principal. Quando o primeiro componente principal apresenta todos os autovetores (loadings) positivos, considera-se que este componente está relacionado à variação no tamanho entre os indivíduos, e os demais eixos relacionados à forma ou proporção dos espécimes (Monteiro & Reis, 1999). A maior parte das peças estava fragmentada, sendo os dados faltantes da matriz substituídos através da iterative imputation. Neste método, os valores faltantes são substituídos pelo valor médio da coluna correspondente e um ACP inicial é realizado, servindo como base para computar valores de uma regressão que substituem os dados faltantes, até que se atinja uma convergência.

Foi realizada uma análise discriminante (AVC) em conjunto com uma análise multivariada de variância (MANOVA) para visualizar as diferenças entre grupos definidos a priori e quanto da variabilidade encontrada se deve a diferenças entre os grupos (Monteiro & Reis, 1999). A análise discriminante é um método padrão para confirmar ou rejeitar, graficamente, a hipótese de que dois grupos são morfologicamente distintos (Hammer, 2012). A MANOVA foi realizada sobre o lambda de Wilk e testou a significância na diferença entre os grupos (p<0,01). A análise discriminante também fornece os autovalores, como no ACP, indicando a quantidade de variação explicada por cada eixo. Todas as análises foram feitas no programa PAST 2.17 (Hammer, 2012).

Na primeira análise multivariada realizada, foram incluídos todos os espécimes dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*, a fim de analisar as diferenças morfométricas entre as espécies. As análises posteriores foram realizadas separadamente para as medidas craniais e mandibulares. Por fim, cada uma das espécies do gênero *Tayassu* foi separada em grupos de espécimes atuais e fósseis, na tentativa de observar se há variação morfométrica temporal entre os indivíduos analisados.

Para evitar influência das modificações ontogenéticas, foram considerados apenas os indivíduos adultos nas análises multivariadas. Não houve discriminação entre machos e fêmeas, já que não é observado dimorfismo sexual nos caracteres morfométricos craniais, mandibulares e dentários das espécies estudadas (Herring, 1974; Gasparini *et al.*, 2005). Só foram considerados os espécimes que apresentavam o número mínimo de quatro medidas, e consideradas apenas as medidas presentes em no mínimo 50 espécimes, para eliminar os ruídos provenientes da substituição de valores faltantes pelo programa estatístico utilizado. No total, foram analisados 171 materiais crânio-mandibulares. As medidas de 48 do total de espécimes analisados foram retirados de Gasparini (2007), e outros três, de artigos científicos (Gasparini *et al.*, 2009; Gasparini *et al.*, 2010; Avilla *et al.*, 2013).

3.1. Abreviações

I1: primeiro incisivo superior; I2: segundo incisivo superior; i1: primeiro incisivo inferior; i2: segundo incisivo inferior; C: canino superior; c: canino inferior; PM2: segundo pré-molar superior; PM3: terceiro pré-molar superior; PM4: quarto pré-molar superior; M1: primeiro molar superior; M2: segundo molar superior; M3: terceiro molar superior; pm2: segundo pré-molar inferior; pm3: terceiro pré-molar inferior; pm4: quarto pré-molar inferior; m1: primeiro molar inferior; m2: segundo molar inferior; m3: terceiro molar inferior.

As cúspides principais dos molares superiores e inferiores são denominadas, respectivamente (Figura 9): paracone (anterior-labial), metacone (posterior-labial), protocone (anterior-lingual) e hipocone (posterior-lingual). Nos molares inferiores, as cúspides recebem as denominações: protoconido (anterior-labial), hipoconido (posterior-labial), metaconido (anterior-lingual) e entoconido (posterior-lingual). Essas denominações são utilizadas para

manter a mesma terminologia e indicar a posição topográfica das cúspides nos molares, e não para sugerir homologias (Mones, 1979; Gasparini, 2001, 2007).

3.2. Medidas

- (i) Crânio: AAC: altura das arcadas zigomáticas, entre a sutura do jugal e do esquamosal, sobre o processo pré-glenóide (linha perpendicular); DBZ: diâmetro bizigomático (Figura 10); LR: largura rostral, entre as bordas externas dos caninos superiores (Figura 9); LMR: largura rostral máxima, entre as bordas externas dos processos paracaninos (Figura 10); LP: largura interna do palatar, entre o PM4 e o M1 (Figura 10);
- (ii) Mandíbula: Hrmhm2: altura da parte molar da mandíbula, no nível da apófise alveolar do m2; Hrmhm3: altura do ramo mandibular, no nível da parte mais posterior (externa) do alvéolo do m3; Hrmhm1: altura do ramo mandibular, no nível da borda anterior do alvéolo do m1; Hrmhpm2: altura do ramo mandibular, no nível da borda anterior do alvéolo do pm2 (Figura 11); Hm2: altura do m2; Hm3: altura do m3.
- (iii) Série dentária superior: CDPREC: comprimento do diastema pré-canino superior, entre o último I e o C; CDPOSC: comprimento do diastema pós-canino superior, entre o C e o PM2 (Figura 10); CPM2-PM4: comprimento do PM2 ao PM4 (plano oclusal); CM1-M3: comprimento do M1 ao M3 (plano oclusal) (Figura 10); CPM2: comprimento máximo do PM2 (linha paralela ao plano sagital); LPM2:

largura máxima do PM2 (linha perpendicular ao plano sagital); CPM3: comprimento máximo do PM3 (linha paralela ao plano sagital); LPM3: largura máxima do PM3 (linha perpendicular ao plano sagital); CPM4: comprimento máximo do PM4 (linha paralela ao plano sagital); LPM4: largura máxima do PM4 (linha perpendicular ao plano sagital); CM1: comprimento máximo do M1 (linha paralela ao plano sagital); LM1: largura máxima do M1 (linha perpendicular ao plano sagital); CM2: comprimento máximo do M2 (linha paralela ao plano sagital); LM2: largura máxima do M2 (linha perpendicular ao plano sagital); CM3: comprimento máximo do M3 (linha paralela ao plano sagital); LM3: largura máxima do M3 (linha perpendicular ao plano sagital).

(iv) Série dentária inferior: Cm1-m3: comprimento do m1 ao m3 (plano oclusal) (Figura 11); Cpm2: comprimento máximo do pm2 (linha paralela ao plano sagital); Lpm2: largura máxima do pm2 (linha perpendicular ao plano sagital); Cpm3: comprimento máximo do pm3 (linha paralela ao plano sagital); Lpm3: largura máxima do pm3 (linha perpendicular ao plano sagital); Cpm4: comprimento máximo do pm4 (linha paralela ao plano sagital); Lpm4: largura máxima do pm4 (linha perpendicular ao plano sagital); Cm1: comprimento máximo do m1 (linha paralela ao plano sagital); Lm1: largura máxima do m1 (linha perpendicular ao plano sagital); Cm2: comprimento máximo do m2 (linha paralela ao plano sagital); Cm3: comprimento máximo do m3 (linha paralela ao plano sagital); Lm3: largura máxima do m3 (linha perpendicular ao plano sagital).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Avilla, L.S., Muller, L., Gasparini, G.M., Soibelzon, L., Absolon, B., Pêgo, F.B., Silva, R.C., Kinoshita, A., Figueiredo & A.M.G., Baffa, O. 2013. The northernmost record of *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Cetartiodactyla) and its palaeoenvironmental and palaeobiogeographical significance. *Journal of South American Earth Sciences*, **42**:39-46.
- Gasparini G.M. 2001. Morfología dentaria comparada entre *Tayassu pecari* y *Tayassu tajacu* (Tayassuidae, Artiodactyla, Mammalia). *Ameghiniana*, **38**(4):33.
- Gasparini G.M. 2007. Sistemática, biogeografía, ecología y bioestratigrafía de lós Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) fósiles y actuales de América del Sur, com especial énfasis en las especies fósiles de la provincia de Buenos Aires. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, Ph.D. Thesis, 408 p.
- Gasparini, G. M., Ortiz Jaureguizar, E. & Donato, M. H. 2005. Estudio morfométrico y sistemático de los Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) vivientes a partir del empleo de medidas craneales, mandibulares y dentarias. *Ameghiniana*, **42**(4):70R.
- Gasparini, G.M., Kerber, L. & Oliveira, E. 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrb Geol Paläontol Abhandl*, **254**(3):261–273.
- Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R. 2010. A review of the Quaternary Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Tarija Valley, Bolivia. *Alcheringa. An Australasian Journal of Palaeontology*, 1:7-20.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P. 2012. *PAST. Palaeontological Statistics, Version*2.17. Disponível em: http://folk.uio.no/ohammer/past. Acessado em 15 de dezembro de 2013.
- Herring, S.W. 1974, A biometric study of suture fusion and skull growth in peccaries. *Anatomy and embryology*, **146**(2): 167-180.
- Mones, A. 1979. Los dientes de los vertebrados. Una introducción a su estudio. Montevideo, Dirección General de Extensión Universitaria. División Publicaciones y Ediciones. 97 p.
- Monteiro, L.R. & dos Reis, S.F. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto, Holos, 198 p.
- Neff, N.A. & Marcus, L.F. 1980. A survey of multivariate methods for systematics. New York, Printed at the American Museum of Natural History.
- Patton, J.L. 1985. Population structure and the genetics of speciation in pocket gophers, genus *Thomomys. Acta Zoologica Fennica*, **170**:109-114.
- Reis, S.F. dos. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Revista Brasileira de Zoologia* 5(4):571-580.
- Straney, 0.0. & J.L. Patton. 1980. Phyllogenetic and environmental determinants of geographic variation of the pocket mouse *Perognathus goldmani* Osgood. *Evolution*, **34**:888-933.

ANEXOS

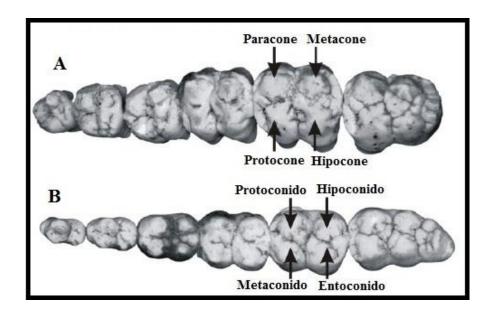


Figura 7: Série dentária superior (A) e inferior (B) de *Tayassu*, com suas respectivas denominações para as cúspides, de acordo com a sua localização topográfica (modificado de Gasparini, 2007).

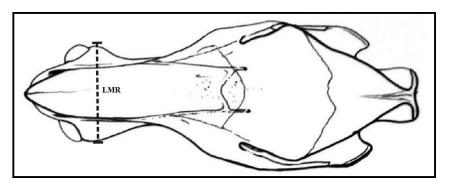


Figura 8: Crânio de *Tayassu* em vista dorsal, com a medida (LMR) indicada (modificado de Gasparini, 2007).

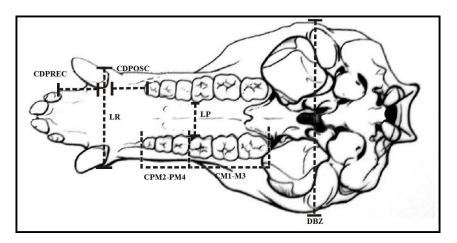


Figura 9: Crânio de *Tayassu* em vista ventral, com as medidas (CDPREC; CDPOSC; LR; LP; DBZ; CPM2-PM4; CM1-M3) indicadas (modificado de Gasparini, 2007).

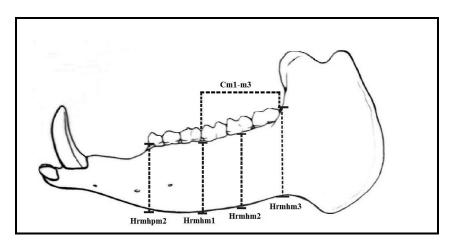


Figura 10: Mandíbula de *Tayassu*, com as medidas (Cm1-m3; Hrmhpm2; Hrmhm1; Hrmhm2; Hrmhm3) indicadas (modificado de Gasparini, 2007).

CAPÍTULO 4. ARTIGO

ANÁLISE MORFOMÉTRICA CRÂNIO-MANDIBULAR DOS TAIASSUÍDEOS BRASILEIROS E SUAS IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

ANÁLISE MORFOMÉTRICA CRÂNIO-MANDIBULAR DOS TAIASSUÍDEOS BRASILEIROS E SUAS IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

Rafaela Velloso Missagia¹ Mario Alberto Cozzuol¹ Rodrigo Lopes Ferreira²

¹Laboratório de Paleozoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais – Av.

Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, MG. <u>rafaelamissagia@hotmail.com</u>

²Laboratório de Ecologia Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras – Campus

Universitário, S/N 37200-000, Lavras, MG

Resumo. Os Tayassuidae foram um dos primeiros taxa a chegar e se estabelecer na América do Sul no Great American Biotic Interchange. No Brasil, são encontrados dois gêneros: Tayassu Fischer, 1814 com duas espécies atuais: Tayassu tajacu (Linnaeus, 1758), e Tayassu pecari (Link, 1795); e Catagonus Ameghino, 1904 com uma espécie extinta, Catagonus stenocephalus (Lund in Reinhardt, 1880). O objetivo deste trabalho é (1) caracterizar e analisar comparativamente a morfologia e a morfometria do material crânio-mandibular e dentário dos taiassuídeos sul-americanos, com ênfase nas espécies encontradas no Brasil; (2) discutir as implicações taxonômicas das diferenças morfométricas entre as três espécies encontradas no Brasil; (3) analisar um possível padrão morfométrico temporal das duas espécies de Tayassu. Nos resultados das análises multivariadas, observou-se uma separação morfométrica temporal nas espécies do gênero Tayassu, com os espécimes atuais de ambas as espécies se separando em grupos distintos dos indivíduos fósseis. Também foi observada uma separação clara entre T. pecari e T. tajacu, assim como entre as espécies do gênero Catagonus, que se apresentaram em três grupos distintos, com C. stenocephalus mais próximo morfometricamente de T. pecari do que das outras espécies do gênero. Desta forma, é proposta a separação de T. pecari e T. tajacu em dois gêneros diferentes, e destaca-se a taxonomia controversa da espécie Catagonus stenocephalus, evidenciando a necessidade de estudos posteriores para sua designação genérica, possivelmente em um gênero distinto do atual. Estes resultados revelam a necessidade de uma abordagem integrada, considerando análises moleculares, morfológicas e morfométricas do esqueleto cranial e pós-cranial capazes de contriubuir para a elucidação da taxonomia dos taiassuídeos sul-americanos.

Palavras-chave: Tayassuidae, *Tayassu pecari, Tayassu tajacu, Catagonus stenocephalus*, análise morfométrica, taxonomia.

Abstract. Craniomandibular morphometric analysis of Brazilian peccaries and its taxonomic implications. The family Tayassuidae represents one of the first mammalian taxa that entered South America during the "Great American Biotic Interchange" on the Terciary. In Brazil, two genera are recognized: Tayassu Fischer, 1814 with two extant species: Tayassu tajacu (Linnaeus, 1758), and Tayassu pecari (Link, 1795); and Catagonus Ameghino, 1904 with one extinct species, Catagonus stenocephalus (Lund in Reinhardt, 1880). The genus Catagonus have adaptations to cursorial habits on dry and open environments. In contrast, *Tayassu* is adapted to humid climates and forest environments. Consequently, the reduction of the open environments due to an increase in the temperature and humidity after the Last Glacial Maximum could explain the extinction of most of the Catagonus species and the retraction of the genus in South America, with the extant species, C. wagneri, restrict to the Chacoan region in Paraguai, Bolivia and Argentina. The aim of this study is to (1) characterize and analyse the morphology and morphometry of the South American peccaries, focusing on the brazilian species; (2) discuss those morphometric differences observed in the tayassuid species registered in Brazil and its taxonomic influence; and (3) analyze a morphometric pattern between fossil and extant representatives of the Tayassu species. The multivariate analysis results showed a temporal morphometric distinction between fossil and recent specimens of the Tayassu species. The discriminant analysis identified T. pecari, T. tajacu as distinct groups, with C. stenocephalus presenting a greater morphometric proximity to T. pecari than to the other species of the Catagonus genus. Taking the morphometric analysis results into account, the separation of T. pecari and T. tajacu in two different genus is suggested, and the controversial taxonomy of the species Catagonus stenocephalus is highlighted, revealing the need for further studies for its generic designation, possibly in a distinct genus. This results, together with previous results of philogenetic, morphological and molecular analyzes by other autors, reveal the need for an analysis that considers genetic, morphological and morphometric characters together to elucidate the taxonomy of the group. **Key-words:** Tayassuidae, *Tayassu pecari*, *Tayassu tajacu*, *Catagonus stenocephalus*, morphometric analysis, taxonomy.

INTRODUÇÃO

Os Tayassuidae (Mammalia, Cetartiodactyla) foram um dos primeiros *taxa* a chegar e se estabelecer na América do Sul no *Great American Biotic Interchange* (Marshall *et al.*, 1982; Woodburne, 2010) no final do Terciário (Gasparini, 2007; Gasparini & Ubilla 2010;

Woodburne, 2010). De acordo com o registro fóssil, diferenciaram-se de seu ancestral comum com os Suidae na Eurásia durante o Eoceno tardio (Romer, 1966), quando migraram para a América do Norte e se diversificaram, alcançando grande diversidade taxonômica (Savage & Russel, 1983; Wright, 1998; Prothero, 2008).

De acordo com a última revisão sistemática para os taiassuídeos sul-americanos (Gasparini, 2007), três espécies viventes são reconhecidas, com distribuição restrita ao continente americano: *Tayassu tajacu* (Linnaeus, 1758), *Tayassu pecari* (Link, 1795) e *Catagonus wagneri* (Rusconi, 1930). Quando consideramos as espécies extintas, podemos distinguir três gêneros na América do Sul: *Platygonus* Le Conte, 1848 (Plioceno médio ao Pleistoceno inicial), *Catagonus* Ameghino, 1904 (Plioceno tardio ao recente) e *Tayassu* Fischer, 1814 (Pleistoceno médio ao recente) (Gasparini, 2007). No Brasil, são encontradas três espécies: *Tayassu tajacu*, *Tayassu pecari* e *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880), registrada apenas como fóssil.

Entre os dois gêneros brasileiros, pode-se destacar uma série de características morfológicas que indicam uma diferenciação nos seus hábitos ecológicos. Indivíduos do gênero *Catagonus* apresentam um conjunto de caracteres que indicam hábitos cursoriais em ambientes secos e abertos (Wetzel, 1977; Menegáz & Ortiz Jaureguizar, 1995; Gasparini, 2007). A espécie vivente de *Catagonus*, *C. wagneri*, é ramoneadora fitófaga e alimenta-se preferencialmente de cactáceas (Mayer & Brandt, 1982; Mayer & Wetzel 1986). A dentição mandibular bunodonte e/ou bunofolodonte, com cúspides altas e afiadas, e o crescimento mesodonte da coroa dentária nas espécies fósseis de *Catagonus*, incluindo *C. stenocephalus*, permite atribuir a elas uma dieta similar. Em contraste, as espécies do gênero *Tayassu* possuem caracteres que indicam uma adaptação a climas úmidos e ambientes florestais (Wetzel, 1977). Além disso, as duas espécies de *Tayassu* possuem hábitos crepusculares a

noturnos, o que pode indicar uma maior adaptação a florestas, principalmente quando são comparadas com a espécie vivente do gênero *Catagonus* (*C. wagneri*), de hábitos diurnos e adaptada a ambientes abertos. As duas espécies de *Tayassu* apresentam uma dieta predominantemente ramoneadora frugívora (Enders, 1935; Kiltie, 1981a; Bodmer, 1991; Beck, 2005, 2006; Keuroghlian & Eaton, 2008). *Tayassu pecari* e *T. tajacu* ocorrem em simpatria na maior parte da sua distribuição geográfica, e diversas pesquisas sugerem mecanismos potenciais para que ocorra partição de nicho, como diferenças na força da mordida levando a divergências na escolha de alimentos (Kiltie, 1981b, 1982).

O Quaternário é caracterizado por grande instabilidade climática, com alternância entre períodos glaciais e interglaciais (Heine, 2000). Estas flutuações paleoclimáticas foram responsáveis por deslocamentos espaciais das diferentes formações vegetais, com áreas florestais sendo periodicamente substituídas por formações vegetais mais abertas, como o Cerrado e Caatinga (Bigarella *et al.*, 1994). Desta forma, áreas abertas em decorrência do clima mais frio e seco eram frequentes na América do Sul durante o Pleistoceno, com grande parte da megafauna terrestre de mamíferos adaptada a essas condições. Entretanto, durante os períodos interglaciais a umidade e a temperatura aumentavam, causando uma redução nessas áreas abertas e secas e, consequentemente, na biomassa dessas espécies, que voltava a se recuperar nos períodos glaciais (Cione *et al.*, 2009).

Considerando suas adaptações a climas áridos e formações vegetais abertas, a maior diversidade específica e distribuição geográfica de *Catagonus* no Pleistoceno nos permite inferir um clima mais árido do que o atual nesta época. Consequentemente, o aumento da temperatura e da umidade após o Último Máximo Glacial poderia explicar a retração do gênero e a extinção da maioria das suas espécies, com a espécie atual restrita ao Chaco Seco no Paraguai, Bolívia e Argentina (Wetzel *et al.*, 1975; Wetzel, 1977; Avilla *et al.* 2013).

O objetivo deste trabalho é (1) caracterizar e analisar comparativamente a morfologia e a morfometria do material crânio-mandibular e dentário dos taiassuídeos sul-americanos, com ênfase nas espécies encontradas no Brasil; (2) discutir as implicações taxonômicas das diferenças morfométricas entre as três espécies encontradas no Brasil; (3) analisar um possível padrão morfométrico temporal das duas espécies de *Tayassu*.

MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes analisados estão depositados nas coleções científicas do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN - PUC/MG), do Museu de História Natural e Jardim Botânico da Universidade Federal de Minas Gerais (MHNJB – UFMG), do Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais (DZO-UFMG), na coleção científica do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ). Foram analisados 40 caracteres crânio-mandibulares e dentários. No total, foram incluídos 171 espécimes na análise multivariada (ACP) e na análise discriminante (AVC), sendo 120 espécimes correspondentes ao material medido diretamente para o presente trabalho, 48 espécimes retirados de Gasparini (2007) outros três espécimes de artigos científicos (Gasparini *et al.*, 2009; Gasparini *et al.*, 2010; Avilla *et al.*, 2013). A diagnose das espécies se dá de forma geral, com ênfase nas características morfológicas craniais, dentárias e mandibulares que as definem e diferenciam das demais.

Os fósseis foram medidos com um paquímetro Vernier, de precisão 0,1 mm, e os dados estão expressos em milímetros (mm). Os dados obtidos foram submetidos à Análise de Componentes Principais (ACP) e à Análise de Variáveis Canônicas (AVC), realizadas no programa PAST 2.17 (Hammer, 2012).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Ordem ARTIODACTYLA Owen, 1848

Subordem SUIFORMES Jaeckel, 1911

Infraordem SUOIDEA Gray, 1921

Família TAYASSUIDAE Palmer, 1897

Gênero Tayassu Fischer, 1714

Espécie-tipo: Tayassu pecari (Link, 1875)

Tayassu pecari (Link, 1795)

Sinonímia

Sus pecari Link, 1795

Tayassu pecari Fischer, 1814

Sus albirostris Illiger, 1815

Dicotyles labiatus Cuvier, 1817

Notophorus pecari Fischer, 1817

Adenonotus labiatus Brookes, 1828

Tayassu (Olidosus) albirostris Merriam, 1901

Dicotyles platensis Ameghino, 1904

Dicotyles (Dicotyles) pecari Lydekker, 1915

Tayassu pecari Allen, 1916

Distribuição estratigráfica e geográfica

Pleistoceno tardio à atualidade na América do Norte e América Central; Pleistoceno médio à atualidade na América do Sul, com registros fósseis no Brasil (estados do Rio Grande do Sul, Paraná, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Bahia, Piauí, Ceará e Amazonas), Argentina (província de Buenos Aires, Santa Fe, Corrientes, Misiones e possivelmente na província de Santiago del Estero) e Uruguai (Salto Department).

Diagnose

Superfície lateral dos maxilares plana, assim como a superfície transversal do rostro; perfil lateral do rostro reto na região dos nasais; margens laterais posteriores dos nasais localizados atrás do I2; superfície do jugal plana ou ligeiramente convexa; forâmen infraorbitário de formato elíptico, localizado acima do M1, e com abertura em forma de ranhura quando visto transversalmente; fossa palatina larga; PM2 de contorno triangular a subtriangular com três cúspides ("paracone", "metacone" e "protocone"); tendência a molarização no PM3 e no PM4, devido à presença das quatro cúspides ("paracone", "metacone", "protocone" e "hipocone") e ao seu contorno quandrangular; pm2 apresenta duas cúspides principais bem próximas entre si e pouco desenvolvimento do cíngulo anterior; pm3 apresenta o "metaconido" próximo ao "protoconido"; pm4 molarizado, com quatro cúspides bem definidas e semelhantes entre si ("protoconido" e "metaconido" na porção anterior e "hipoconido" e "entoconido" na porção posterior), com cúspides acessórias entre o par posterior; m3 apresenta um terceiro lóbulo constituído de pequenas cúspides.

Materiais referidos

MHN 310, MCL 15003, LABZOO 1, LABZOO 2, LABZOO 7, LABZOO 7, LABZOO 9, LABZOO 10, LABZOO 11, LABZOO 12, UFMG 4136, e, f, g, h, i, j, k, Crânio. MHN 280, MHN 302, MHN 311, MHN 313, MHN 335, MHN 388 Fragmento cranial. MHN 286, MHN 290, MHN 324, MHN 527, MDB 3109 Fragmento palatar; MHN 522, MHN 525, MHN 531, MHN 540, MHN 549, MCL 15020/01, MCL 15033/01 Fragmento palatar esquerdo; MHN 534, MCL 15020/02, MCL 15033/01; MCL 15003/02, MCL 15004, MCL 15019/02, MCL 15020/02, MDB 3105 Mandíbula; MHN 407 Fragmento mandibular; MHN 285, MHN 289, MHN 291, MHN 294, MHN 326, MHN 331, MHN 332, MHN 342, MHN 392, MHN 394, MHN 399, MHN 400, MHN 411, MHN 463, MHN 478, MHN 480, MHN 483, MHN 485, MHN 488, MHN 490, MHN 494, MHN 495, sn 6, MCL 15017 Fragmento mandibular esquerdo; MHN 281, MHN 295, MHN 300, MHN 319, MHN 450, MHN 452, MHN 455, MHN 469, MHN 473, MHN 504, MHN 505, MHN 507, MHN 508, MHN 509, MHN 511, MHN 514, MHN 517, MHN 518, MHN 565, MHN 567, MHN 594, sn 1, sn 7 Fragmento mandibular direito.

Tayassu tajacu (Linnaeus, 1758)

Sinonímia

Sus tajacu Linnaeus, 1758

Tayassu patira Fischer, 1814

Sus tajassu Illiger, 1815

Dicotyles torquatus Cuvier, 1817; Burmeister, 1879; Gervais e Ameghino, 1880

Ameghino, 1889; Winge, 1906

Notophorus patira Fischer, 1817

Adenonotus tajacu Brookes, 1828

Pecari torquatus Reichenbach, 1835

Notophorus torquatus Gray, 1868

Dicotyles tayassu Cope, 1889

Tayassu (Tayassu) tajacu Merriam, 1901

Dicotyles (Pecari) tajacu Lydekker, 1915

Pecari tajacu Allen, 1916

Dicotyles tajacu Woodburne, 1968; Hall, 1981; Wright, 1989

Tayassu tajacu Hall & Kelson, 1959; Wetzel, 1977

Distribuição estratigráfica e geográfica

Pleistoceno tardio à atualidade na América do Norte e América Central; Pleistoceno médio à atualidade na América do Sul, com registros fósseis no Brasil (estados de Minas Gerais, Paraná, Bahia, Ceará e Rio Grande do Norte) e Argentina (província de Buenos Aires).

Diagnose

Superfície lateral do crânio na parte dos nasais pequena e côncava; seção transversal do rostro convexa; perfil lateral do rostro ligeiramente convexo na região dos nasais; margens laterais posteriores dos nasais localizados sobre o I2; abertura nasal ampla; superfície externa do jugal larga, abaixo do arco zigomático; superfície externa do jugal côncava; forâmen infraorbitário localizado sobre o PM4; PM2 de contorno triangular a subtriangular e ausência de molarização no PM3 e no PM4, que apresentam somente três cúspides principais ("paracone", "metacone" e "protocone") definindo seu contorno subquadrangular a subcircular; pm4 molariforme.

Materiais referidos

MCL 15036, MCL 15037/01, MCL 15038, UFMG 3979, l, ll, m, n, ñ, o, p, q, r, s, t, u, v, x, y, w, z, aa, ab, ac, ad, ae, af, ag, ah Crânio; MHN 275, MHN 303, MHN 304, MHN 308, MHN 314, MCL 15040 Fragmento cranial; MHN 330, RN Fragmento palatar; LABZOO 3Fragmento palatar direito; MHN 340 Fragmento palatar esquerdo; MCL 15037/02 Mandíbula; MHN 284, MHN 343, MHN 415, MHN 422, MHN 426, MHN 427 Fragmento mandibular esquerdo; MHN 276, MHN 321, MHN 328, MHN 353, MHN 419, MHN 424, MHN 425, sn 4, sn 10, MCL 15042, LABZOO 5 Fragmento mandibular direito.

Gênero Catagonus Ameghino, 1904

Espécie tipo: Catagonus metropolitanus Ameghino, 1904

Catagonus stenocephalus (Lund in Reinhardt, 1880)

Sinonímia

Dicotyles stenocephalus Lund, 1838

Dicotyles stenocephalus Lund in Reinhardt, 1880

Dicotyles stenocephalus Ameghino, 1889

Dicotyles stenocephalus Winge, 1906

Platygonus (Brasiliochoerus) stenocephalus Rusconi, 1930

Prosthennops cf. P. doello-juradoi Rusconi, 1930

Platygonus stenocephalus Paula Couto, 1979

Brasiliochoerus stenocephalus Fonseca, 1979; Paula Couto 1981

Catagonus stenocephalus Mayer & Wetzel 1986; Gasparini, 2007; Gasparini et al. 2009; Avilla et al. 2013

Distribuição estratigráfica e geográfica

Pleistoceno inicial ao Holoceno inicial da Argentina (Província de Buenos Aires),
Brasil (nos estado de Minas Gerais, Tocantins, Rio Grande do Sul e possivelmente no Paraná),
Bolívia (Tarija Valley) e Uruguai (Salto Department).

Diagnose

Perfil cranial convexo; perfil rostral marcadamente convexo; dorso dos nasais convexo em seção transversal; porção rostral do crânio comprimida transversalmente; desenvolvimento de um processo no jugal, anterior à borda pré-orbitária, direcionado anteriormente; ausência de uma fossa articular desenvolvida sobre a parte anterior do arco zigomático; não apresenta processo angular projetado lateralmente; câmaras e sinus nasais bem desenvolvidos; borda anterior da órbita localizada atrás da porção posterior do M3; caninos largos e compridos; "hipocone" bem desenvolvido no PM3 e no PM4; diastema pós-canino curto, similar em tamanho ao de *T. tajacu*.

Materiais referidos

41-MMP Crânio completo; ZMK 8638/8617 Crânio e fragmento mandibular esquerdo; 2001 MCA, MHN 305 Crânio; 10083 MMA, MCPU-PV 029, MNPA-V 1450 Fragmento cranial; UNIRIO-PM 1006 Fragmento palatar, 7000 MACN 2 caninos, 1 incisivo e 10 molares.

RESULTADOS

Análise de Componentes Principais

Os resultados das análises multivariadas são apresentados nas Figuras 11 a 26. De uma forma geral, em todas as análises de componentes principais realizadas, pode-se observar uma maior sobreposição entre *T. pecari* e *C. stenocephalus*, que se separam de *T. tajacu* pelo CPI. Em todas as ACP's, foram observados valores positivos para os coeficientes do CPI (Figuras 13, 17, 21 e 25), indicando que este componente descreve uma variação de tamanho entre os grupos, enquanto o CPII apresentou coeficientes com valores positivos e negativos, o que indica uma variação de proporção entre os grupos (Figuras 14, 18, 22 e 26).

Na ACP em que foram incluídos todos os caracteres e todas as espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus* (Figura 11), *T. pecari*, *C. stenocephalus* e *C. wagneri* se sobrepõem, e *T. tajacu* se separa das outras espécies. O CPI é responsável por 65% da variação e apresentou o diâmetro bizigomático (DBZ=0.47) e o comprimento do primeiro molar inferior ao terceiro molar inferior (Cm1-m3=0,31) como variáveis mais significativas. O CPII explicou 30% da variação, e suas variáveis mais significativas foram a altura da mandíbula ao nível da borda alveolar anterior do segundo pré-molar inferior (Hrmhpm2=0,45) e a altura da mandíbula ao nível da borda alveolar posterior do terceiro molar inferior (Hrmhpm3=0,43).

No ACP em que foram considerados apenas os caracteres craniais (Figura 15), o CPI explicou 76% da variação, e também apresentou o diâmetro bizigomático como variável mais significativa (DBZ=0,63), seguido da largura rostral (LR=0,37). O segundo componente principal, responsável por 16% da variação e relacionado às diferenças de proporção entre os grupos, apresentou a largura rostral máxima (LMR=-0,56) e o comprimento do primeiro molar superior ao terceiro molar superior (CM1-M3=0,56) como variáveis mais significativas.

Foi realizado ainda um ACP somente com os caracteres mandibulares (Figura 19), no qual o primeiro componente principal foi responsável por 69% da variação total e o segundo componente, por 23%. As variáveis mais significativas do primeiro componente são o comprimento do m1 ao m3 (Cm1-m3=0,45) e a altura do ramo mandibular ao nível da borda alveolar posterior do m3 (Hrmhm3=0,44). Para o segundo componente principal, as variáveis mais significativas foram o comprimento do m1 ao m3 (Cm1-m3=0,56) e a altura do ramo mandibular ao nível da borda alveolar anterior do pm2 (Hrmhpm2=-0,39).

Por fim, na ACP em que os espécimes fósseis e atuais das duas espécies de *Tayassu* foram considerados como grupos distintos, o CPI e o CPII explicaram, em conjunto, 95% da variação. De forma geral, não se observou separação entre os espécimes fósseis e atuais, e sim entre as duas espécies. Entretanto, em *T. pecari*, há uma maior dispersão dos espécimes fósseis, com os atuais se concentrando em uma região específica do gráfico.

Análise Discriminante

Os resultados da MANOVA mostraram que o teste de significância sobre o lambda de Wilk apresentou valores de p<0,01 para todas as análises discriminantes, indicando diferença significativa entre os grupos definidos a priori. Quando foram consideradas todas as medidas crânio-mandibulares, ou somente as craniais ou mandibulares, as comparações entre os grupos de acordo com os teste de Hottelig (com correção de Bonferroni) foram capazes de discriminar *T. pecari* de *T. tajacu*, *Catagonus* sp. e *Catagonus wagneri*. Entretanto, os grupos do gênero *Catagonus* não se discriminaram entre si, assim como *T. pecari* e *C. stenocephalus* (Tabelas 6, 7 e 8).

Na primeira análise discriminante, em que foram consideradas as 40 medidas crâniomandibulares e todos os indivíduos de *Tayassu* e *Catagonus*, o Eixo Canônico 1 (EC1)
explicou 71% da variação entre os grupos, sendo a largura do segundo pré-molar superior
(LPM2=-0,95) e o comprimento do quarto pré-molar superior (CPM4=0,93) as variáveis mais
significativas. O Eixo Canônico 2 (EC2) explicou 18% da variação e suas variáveis mais
significativas foram a largura do terceiro pré-molar inferior (Lpm3=0,97) e o comprimento do
terceiro molar superior (CM3=0,58). A taxa média de erro na classificação de cada espécime
(Jacknifed) foi 24,9%, com uma porcentagem maior de espécimes mal classificados nos
grupos em que estes se encontravam mais fragmentados (*Catagonus metropolitanus*, *C.*bonaerensis, *C. carlesi*, *Catagonus* sp. e *C. stenocephalus*).

Na análise posterior, considerando-se 21 medidas craniais, o EC1 foi responsável por 76% da variação, com o comprimento do quarto pré-molar superior (CPM4=0,89) e a largura do terceiro molar superior (LM3=0,58) sendo as variáveis mais significativas. Em uma terceira análise, em que foram consideradas 19 medidas mandibulares, o comprimento do quarto pré-molar inferior (Cpm4=0,9) e a largura do terceiro molar inferior (Lm3=0,66) foram as variáveis mais significativas para o EC1, que foi responsável por 69% da variação. A taxa média de erro para as análises de medidas craniais e mandibulares foi de 34% e 32%, respectivamente, com a maior parte dos indivíduos mal classificados nos grupos em que os indivíduos encontravam-se fragmentados.

A partir do gráfico discriminante (Figura 12), observa-se uma separação clara em três grupos: um grupo representado por *T. tajacu*; um segundo grupo compreendendo os espécimes de *T. pecari* e os espécimes de *C. stenocephalus*; um terceiro grupo, que inclui as outras espécies do gênero *Catagonus*, e um quarto grupo, com os indivíduos de *C. wagneri*. O mesmo se observa no gráfico em que foram consideradas somente as medidas craniais (Figura

16). Entretanto, no gráfico em que foram incluídas somente as medidas mandibulares, *C. stenocephalus* não está sobreposto a *T. pecari*, e é possível diferenciar os dois grupos (Figura 20). Apesar de *C. stenocephalus* estar representada por poucos indivíduos nesta análise, o gráfico pode indicar que é possível separar a espécie de *T. pecari* por caracteres mandibulares, o que não acontece quando adicionamos os caracteres craniais à análise discriminante.

Na tentativa de diferenciar os espécimes fósseis dos atuais do gênero *Tayassu*, foi realizada uma AVC, que indicou diferença significativa (p<0,01) entre os grupos. Apesar de haver uma separação mais destacada entre as duas espécies no gráfico (Figura 24), observa-se que houve discriminação entre os grupos de espécimes atuais e fósseis (Tabela 9). O EC1 e o EC2 foram responsáveis por 86% da variação observada, sendo o comprimento do segundo (CPM2=1,15) e do quarto (CPM4=1,25) pré-molares superiores as variáveis mais significativas para o Eixo Canônico 1, e a largura do terceiro pré-molar inferior (Lpm3=-0,87) e comprimento do quarto pré-molar inferior (Cpm4=0,8) para o Eixo Canônico 2.

De uma forma geral, pode-se destacar os pré-molares como elementos mais significativos na separação dos grupos nas análises discriminantes, sendo o comprimento do quarto pré-molar superior (CPM4) comum a todas as análises como variável significativa para o Eixo Canônico 1.

DISCUSSÃO

Considerando-se todos os caracteres e as espécies do gênero *Tayassu* e *Catagonus*, foi observado que os caracteres mais significativos para seu agrupamento de acordo com a ACP foram: diâmetro bizigomático, comprimento do M1 ao M3, comprimento do m1 ao m3, altura do ramo mandibular ao nível da borda alveolar anterior do pm2 e ao nível da borda alveolar

posterior do m3. Como resultado comum a estas três análises, podemos destacar a sobreposição de *T. pecari* com *C. stenocephalus*, e a separação destas com *T. tajacu*. Na análise multivariada realizada por Gasparini (2007) considerando caracteres craniais e mandibulares para as três espécies atuais de taiassuídeos, o diâmetro bizigomático e a altura do ramo mandibular ao nível alveolar anterior do pm2 e posterior do m3 também se apresentaram como variáveis mais significativas para distinguir os grupos.

Em todos os gráficos discriminantes, pode-se observar a sobreposição entre *C. stenocephalus* e *T. pecari*, e a separação destes de *T. tajacu*. Desde a descrição das duas espécies do gênero *Tayassu*, a sua determinação genérica é controversa. Alguns autores mantém *T. tajacu* dentro do mesmo gênero de *T. pecari* (Sowls, 1966; Kiltie, 1981, 1985; Gasparini, 2001, 2007, 2013; Keuroghlian *et al.*, 2004), enquanto outros defendem sua designação ao gênero monoespecífico *Pecari* (Eddy, 1959; Bigler, 1964; Schweinsenburg, 1969; Gongora *et al.*, 2006, Desbiez *et al.*, 2012) ou ao gênero *Dicotyles* (Low, 1970; Herring, 1974; Wright, 1989, 1998).

A ampla distribuição geográfica de *Tayassu tajacu*, sua adaptação a uma grande variedade de habitats e o seu tempo de divergência em relação às outras duas espécies viventes foram destacados por Grubb & Groves (1993) como responsáveis pela particularidade de *T. tajacu* do ponto de vista filogenético. Esses fatores poderiam levar a altas taxas de especiação e diferenciação genética entre as populações. De fato, a espécie é separada em até 14 subgêneros diferentes por alguns autores (Grubb & Groves 1993), sendo esta diversificação morfológica apoiada por resultados de análises moleculares (Theimer & Keim, 1998; Gongora & Moran, 2005; Gongora *et al.*, 2006), que defendem a separação de *Tayassu tajacu* em um gênero distinto de *Tayassu pecari* e *Catagonus wagneri*.

Levando em consideração os resultados das análises moleculares citadas, somadas aos resultados das análises discriminantes do presente estudo, fica clara a distinção entre as duas espécies do gênero *Tayassu*. A alta variabilidade morfológica e genética intraespecífica de *Tayassu tajacu* são suficientes para propôr sua designação a um gênero distinto de *Tayassu pecari*, como já sugerido por alguns autores (Theimer & Keim, 1998; Gongora & Moran, 2005; Gongora *et al.*, 2006). Entretanto, são necessárias novas análises filogenéticas que levem em consideração caracteres morfológicos discretos, quantitativos e genéticos para elucidar as relações filogenéticas entre as espécies viventes.

De acordo com os resultados da análise discriminante, pode-se perceber uma grande diferenciação entre as espécies dentro do gênero *Catagonus*. Há três grupos bem distintos: o primeiro, bem próximo morfometricamente de *Tayassu pecari* (indivíduos da espécie C. *stenocephalus*), o segundo compreendendo as outras espécies do gênero (*C. bonaerensis*, *C. carlesi*; *C. metropolitanus* e *Catagonus* sp.) e um terceiro, com os cinco espécimes de *C. wagneri*.

Apesar de a análise morfométrica indicar uma grande proximidade entre *T. pecari* e *C. stenocephalus*, pode-se destacar a presença de características discretas de *C. stenocephalus* relacionadas à sua adaptação a ambientes abertos (dentes com coroas mais elevadas e crescimento mesodonte, como adaptação a uma dieta ramoneadora, em contraste com as coroas mais baixas do gênero onívoro *Tayassu*; flexão basicranial distinta com os longos eixos das órbitas localizados em um ângulo mais oblíquo ao eixo longitudinal do crânio;órbitas localizadas atrás do último molar, como resultado do alongamento do rostro e desenvolvimento das câmaras olfatórias e sinus nasais, como adaptações a ambientes sujeitos à poeira e ao vento, essenciais para a manutenção do olfato desenvolvido) que poderiam evitar uma competição entre as duas espécies quando estas existiam em simpatria durante o

Pleistoceno, já que estavam adaptadas a ambientes distintos. Foi provavelmente devido a esta adaptação a ambientes abertos que *C. stenocephalus* se extinguiu no final do Pleistoceno, quando houve um aumento da umidade e da temperatura e diminuição das áreas abertas de savana às quais a espécie estaria melhor adaptada (Wetzel, 1977; Avilla *et al.*, 2013).

Em contraste, as duas espécies do gênero *Tayassu* apresentam características morfológicas (e.g. dentição resistente ao desgaste, com inúmeras cúspides e com caninos e pré-molares mais robustos para mastigar sementes; rostro relativamente curto que possibilita uma visão menos obstruída, constituindo uma vantagem seletiva para visão proximal em ambientes florestais fechados; hábito noturno) que teriam permitido sua adaptação a ambientes florestais mais úmidos e, consequentemente, sua sobrevivência até os dias atuais.

Apesar das análises multivariadas sozinhas serem inconclusivas taxonomicamente, elas podem permitir considerações sobre a validade de um grupo. A taxonomia controversa do gênero já foi destacada por outros autores (Reig, 1981; Menegáz & Ortiz Jaureguizar, 1995; Gasparini, 2007). Como indicado pelo histórico taxonômico e devido à sua proximidade filogenética e morfológica, ainda há dúvida quanto à determinação genérica de alguns espécimes dos gêneros *Platygonus* e *Catagonus*. Menegáz & Ortiz Jaureguizar (1995) destacam que o estado fragmentário de algumas espécies de *Catagonus* não permite a identificação de caracteres diagnósticos, sendo o seu grande tamanho a característica mais distintiva em alguns casos. As características morfológicas da espécie vivente (*C. wagneri*) que indicam seus hábitos ecológicos (hábitos diurnos, adaptada a ambientes secos e abertos) permitem inferências sobre a validade destas características a nível genérico. Entretanto, várias destas características também estão presentes no gênero *Platygonus* (e.g.flexão basicranial pronunciada, órbitas localizadas posteriormente ao último molar, sinus e câmaras nasais desenvolvidas e alongamento do rostro), permitindo inferências similares sobre sua

ecologia e dúvidas quanto à determinação genérica de alguns espécimes destes dois gêneros que se encontram em estado fragmentário.

Análises morfológicas de caracteres craniais e dentários apresentam resultados contraditórios. Enquanto algumas consideram *Tayassu tajacu* e *Catagonus wagneri* mais próximas filogeneticamente (Wright, 1989, 1993, 1998), outras, propõem uma maior proximidade filogenética entre as duas espécies do gênero *Tayassu* (Wetzel *et al.*, 1975; Wetzel, 1977; Gasparini, 2007). Considerando-se as relações genéticas entre as espécies, análises filogenéticas moleculares encontraram maior proximidade entre *T. pecari* e *C. wagneri* (Theimer & Keim, 1998). Os mesmo autores, ao calcular os tempos de divergência para as três espécies, sugerem que *T. tajacu* tenha se separado das outras duas anteriormente à sua colonização ao sul da América do Norte, enquanto *T. pecari* e *C. wagneri* teriam se separado posteriormente à colonização da América do Sul pelo seu ancestral (Theimer & Keim 1998). Da mesma forma, Gongora & Moran (2005) encontraram, com base em análises de sequências mitocondriais, uma maior proximidade entre *T. pecari* e *C. wagneri*.

Já que, quando realizadas separadamente, análises morfológicas e moleculares apresentam resultados distintos, os resultados das análises discriminantes do presente estudo, que destacam a proximidade morfométrica entre as espécies *T. pecari* e *C. stenocephalus*, deixam clara a importância de novo estudos filogenéticos que reúnam caracteres morfológicos e genéticos para definir de forma mais eficaz as relações intraespecíficas da família.

Apesar da variação temporal não ter sido observada graficamente na ACP (Figura 23), na análise discriminante (Figura 24) há uma separação clara das duas espécies do gênero *Tayassu* em quatro grupos distintos: *Tayassu tajacu* se separa morfometricamente em dois grupos: um representado por espécimes fósseis de Minas Gerais, e o outro representado por espécimes atuais da Argentina, Minas Gerais, Rondônia e por alguns fósseis da Toca da Boa

Vista, BA e da Gruta da Descoberta, RN. Em *T. pecari*, também houve esta separação temporal, com um grupo composto por representantes fósseis coletados em cavernas de Minas Gerais, e um segundo grupo representado por espécimes atuais de Rondônia e da Argentina. Desta forma, podemos sugerir que há uma variação morfométrica temporal ocorrendo entre os indivíduos dessas espécies, com grupos mais antigos e mais recentes representados no gráfico discriminante (Figura 24).

Entre os espécimes que se agruparam no grupo mais recente de *T. tajacu*, estão os fósseis coletados na Bahia e do Rio Grande do Norte. Apesar de não terem sido realizadas datações para o material fóssil da Bahia e do Rio Grande do Norte, devido à sua proximidade morfométrica com os indivíduos atuais da Argentina e de Rondônia pode-se inferir que, apesar de fossilizados, podem corresponder a peças mais recentes do que os fósseis de Minas Gerais.

Com base na separação de *T.pecari* e *T. tajacu* em quatro grupos na análise discriminante, poder-se-ia sugerir uma variação morfométrica geográfica. Porém, vários espécimes atuais de diferentes localidades do Brasil se agruparam com espécimes atuais de regiões distantes geograficamente, como a Argentina, e não foi observada uma subdivisão dentro do grupo de indivíduos atuais das várias localidades no gráfico que pudesse indicar que a variação fosse geográfica, ao invés de temporal. A variação morfométrica geográfica pode existir, mas uma maior base de dados de indivíduos de diferentes localidades é necessária para que possa ser visualizada na análise discriminante.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dos resultados do presente estudo, observou-se uma maior proximidade morfométrica entre *C. stenocephalus* e *T. pecari* do que entre *C. stenocephalus* e as outras

espécies do mesmo gênero. Desta forma, é proposta a realização de estudos que incluam dados morfométricos e morfológicos discretos para a determinação genérica da espécie.

Os resultados da análise discriminante mostraram uma separação morfométrica temporal entre os espécimes atuais e fósseis de *Tayassu pecari* e *Tayassu tajacu*.

Levando-se em consideração os resultados das análises moleculares prévias, somadas aos resultados das análises discriminantes do presente estudo e à alta variabilidade morfológica e genética intraespecífica de *Tayassu tajacu*, é proposta a unificação da determinação genérica de *Tayassu tajacu* em um gênero distinto de *Tayassu pecari*.

As análises morfométricas realizadas no presente estudo destacam a importância de novos trabalhos que reúnam caracteres morfológicos discretos, morfométricos e moleculares para elucidar as relações intragenéricas dentro da família Tayassuidae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, J.A. 1916. Mammals collected on the Roosevelt Brazilian expedition, with field notes by Leo E. Millar, order of the Trustrees. *Bulletin of American Museum of Natural History*. Volumen XXXV, New York.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **58**: 1-291.
- Avilla, L.S., Muller, L., Gasparini, G.M., Soibelzon, L., Absolon, B., Pêgo, F.B., Silva, R.C., Kinoshita, A., Figueiredo, A.M.G. & Baffa, O. 2013. The northernmost record of *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Cetartiodactyla) and its palaeoenvironmental and palaeobiogeographical significance. *Journal of South American Earth Sciences*. **42**:39-46.

- Beck, H. 2005. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. *In:* P.M. Forget; J.E. Hulme & S.B. Vander Wall (eds.) *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*, CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom. p. 77-115.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy*. **87**(3):519-530.
- Bigarella, J.J., Becker, R.D. & Santos, G.F. 1994. Dominínios de Paisagens Brasileiras.

 Estrutura e Origem das Paisagens Tropicais e Subtropicais. Florianópolis, UFSC,
 426 p.
- Bigler, W. J. 1964. The seasonal movements and herd activities of the Collared Peccary *Pecari tajacu* in the tortolita mountains. University of Arizona, Master Thesis, 52 p.
- Bodmer, R.E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonia ungulates.

 *Biotropica. 23: 255-261.
- Brookes, J. 1828. A prodromus of a synopsis animalium, comprising a catalogue raisonné of the Zootomical Collection of Joshua Brookes, London, Brookesian Museum, 20 p.
- Burmeister G. 1879. Premiére partie: Mammiféres vivants et éteints. *In: Description physique* de la République Argentine d' prés dês observaciones personelles et étrangéres.

 Buenos Aires, 3 (1): 1-556 y Atlas.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. & Soibelzon, L. 2009. Did humans cause the Late Pleistocenee Early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? *In*: G. Haynes (ed.) *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*, Springer, Netherlands. p. 125-144.
- Cope, E.D. 1889. The Artiodactyla. *American Naturalist*, 23: 111-136.
- Cuvier, G. 1817. Listribue d'apres son organization. Tome 1. París, Masson, 540 p.

- Desbiez, A.L.J., Keuroghlian A., Beisiegel, B de M., Medici E.P. Gatti A., Pontes A.R.M. & Campos C.B. de. 2012. Avaliação do risco de extinção do cateto *Pecari tajacu* Linnaeus, 1758, no Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 1:74-83.
- Eddy, T.A. 1959. *Foods of the collared peccary* Pecari tajacu sonoriensis (*mearns*) in southern *Arizona*. University of Arizona, Master Thesis,102 p.
- Enders, R.K. 1935. Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panama. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. **78**:385-502.
- Fischer, G. 1814. *Zoognosia Tabulis Synopticus Illustrata*. Pt. III. Moscow: Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, 732 p.
- Fischer, G. 1817. *Adversaria Zoologica*. Mémoire Société Impériale Naturelle (Moscow) 5: 357-446.
- Gasparini G.M. 2001. Morfología dentaria comparada entre *Tayassu pecari* y *Tayassu tajacu* (Tayassuidae, Artiodactyla, Mammalia). *Ameghiniana*, **38**(4):33.
- Gasparini G.M. 2007. Sistemática, biogeografía, ecología y bioestratigrafía de lós Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) fósiles y actuales de América del Sur, com especial énfasis en las especies fósiles de la provincia de Buenos Aires. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, Ph.D. Thesis, 408 p.
- Gasparini, G.M. 2013. Records and stratigraphical ranges of South American Tayassuidae (Mammalian, Artiodactyla). *Journal of Mammalian Evolution*. **20**:57-68.
- Gongora, J. Morales, S., Bernal J.E. & Moran, C. 2006. Phylogenetic divisions among Collared peccaries (*Pecari tajacu*) detected using mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, **41**(1): 1-11.
- Gasparini, G.M., Kerber, L. & Oliveira, E. 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (late

- Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrb Geol Paläontol Abhandl.* **254**(3):261–273.
- Gasparini, G.M. & Ubilla, M. 2010. Primeros ungulados inmigrantes norteamericanos: los Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) del Cuaternario de Uruguay. In: 7º SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2010. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 89.
- Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Zurita, A.E. & Miño-Boilini, A.R. 2010. A review of the Quaternary Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Tarija Valley, Bolivia. *Alcheringa. An Australasian Journal of Palaeontology*, **1**:7-20.
- Gervais, H. & Ameghino, F. 1880. Les mammiferes fósiles de l'Amérique du Sud. París y Buenos Aires.
- 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.
- Gongora, J. Morales, S., Bernal J.E. & Moran, C. 2006. Phylogenetic divisions among Collared peccaries (*Pecari tajacu*) detected using mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, **41**(1): 1-11.
- Gray, J.E. 1868. Synopsis of the species of pigs (Suidae) in the British Museum. *Proceeding Zoology Society London*, p. 17-49.
- Hall, E.R., 1981. The Mammals of North America. Volume 2. New York, John Wiley and Sons, Inc., 600 p.
- Hall, E.R. & Kelson, K.R. 1959. *The mammals of North America*. New York, The Ronald Press Co, 1083 p.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P. 2012. *PAST. Palaeontological Statistics, Version*2.17. Disponível em: http://folk.uio.no/ohammer/past. Acessado em 15 de dezembro de 2013.
- Heine, K. 2000. Tropical South America during the Last Glacial Maximum: evidence from glacial, periglacial and fluvial records. *Quaternary International*. **72**:7-21.
- Herring, S.W. 1974, A biometric study of suture fusion and skull growth in peccaries. *Anatomy and embryology*, **146**(2): 167-180.
- Illiger, C. 1815. Ueberblick der Saugthiere nach ihrer Vertheilung über die Welttheile.

 *Abhandl. Akad. Wiss. P. 39-160.
- Keuroghlian A. & Eaton D.P. 2008. Importance of rare habitats and riparian zones in a tropical forest fragment: preferential use by *Tayassu pecari*, a wide-ranging frugivore. *Journal of Zoology (London)*. **275**:283-293.
- Keuroghlian, A., Eaton, D.P. & Longland, W.S. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation*, **120**: 411-425.
- Kiltie, R. A. 1981a. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*).

 Biotropica, 13:234-236.
- Kiltie, R.A. 1981b. The function of interlocking canines in rain forest peccaries (Tayassuidae).

 Journal of Mammalogy. 62:459-469.
- Kiltie, R.A. 1982. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*, **14**:188-195.
- Kiltie, R.A. 1985. Craniomandibular differences between rain-forest and deserts Collared Peccaries. *American Midland Naturalist*, **113**(2):384-387.

- Lydekker, R. 1915. Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum of Natural History, Volume IV. The Order of the Trustees of the British Museum, London.
- Link, D.H.F. 1795. Beiträge zur Naturgeschichte. Rostock and Leipzig, 2: 1-126.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae. Volume 1. 10th ed. 824 p.
- Low, W. A. 1970. The influence of aridity on reproduction of the collared peccary (*Dicotyles tajacu*) in Texas. University of British Columbia, Ph.D. Thesis.
- Lund, P.W. 1838- 1841. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordmvaelting. *Tredie Afhandling: Fortsaettelse af Patterdryene*. Lagoa Santa, 56 p.
- Marshall, L.G., Webb, S.D., Sepkoski, J.J.Jr. & Raup, D.M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*. **215**:1351-1357.
- Mayer, J.J. & Brandt P.N. 1982. Identity, distribution, and natural history of the peccaries.

 Tayassuidae. *In*: M.A.Mares & H.H. Genoways (eds.) *Mammalian biology in South America*, Pittsburgh, University of Pittsburgh, p. 433-455.
- Mayer, J.J. & Wetzel, R.M. 1986. Catagonus wagneri. Mammalian Species, 259:1-5.
- Menégaz, A. N. & Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los artiodáctilos. *In*: M.T. Alberdi; G. Leone & E.P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, Madrid, Monografías CSIC, p. 311-335.
- Merriam, C.H. 1901. Description of four new peccaries from Mexico. *Proceeding Biological Society Washington*, **14**:119-124.
- Prothero, D.R. 2008. The early evolution of the North American peccaries (Artiodactyla: Tayassuidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. **28**(3):129A-129A.
- Reichenbach, A.B. 1835. *Bildergalerie der Thierwelt oder Ablindungen des Intessastesten aus dem Thierreiche*. Heft 6. E. Pönicke and Sohn. Leipzig.

- Reig, O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del
- Sur. Monographiae Naturae. Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia", p.1-162.
- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate paleontology*. 3ª ed. Chicago, University of Chicago Press. 468 p.
- Rusconi, C. 1930. Las especies fósiles argentinas de pecaríes y sus relaciones con las del Brasil y Norteamérica. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"*, **36**:121-241.
- Savage, D.E. & Russell, D.E. 1983. *Mammalian paleofaunas of the World*. Massachussetts., Addison-Wesley Publishing Company. 432 p.
- Schweinsburg, R. E. 1969. Social behavior of the collared peccary (pecari tajacu) in the tucson mountains. Unpubl. Ph.d. Dissert., univ. Arizona, tucson, 115 pp.
- Sowls, L. K. 1966. Reproduction in the collared peccary (*Tayassu tajacu*). *In*: W. Rowlands (ed.) *Comparative biology of reproduction in mammals*, London, Academy Press, p. 155-172.
- Theimer, T.C. & Keim, K. 1998. Phylogenetic relationships of peccaries based on mitochondrial cytochrome *b* DNA sequences. *Journal of Mammalogy*, **79**:566-572.
- Wetzel, R.M., Dubos R.E., Martin R.L. & Myers P. 1975. *Catagonus*, an "extinct" peccary, alive in Paraguay. *Science*, **189**:379-381.
- Wetzel, R. M. 1977. The extinction of peccaries and a new case of survival. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **288**(1):538-544.
- Winge, H. 1906. Jordfundne of nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes,
 Brasilien, Copenhagen (Museo Lundii & Hagerups Bog handel), 239 p.

- Woodburne, M.O. 1968. The cranial myology and osteology of *Dycotyles tajacu*, The Collared peccary, and its bearing on classification. *Memoirs of the Southern California Academy of Science*, **7**: 1-8.
- Woodburne, M.O. 1969. A late Pleistocene occurrence of collared pecary, *Dicotyles tajacu*, in Guatemala. *Journal of Mammalogy*, **50**:121-125.
- Woodburne, M.O. 2010. The great American biotic interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*. **17**(4):245-264.
- Wright, D.B. 1989. Phylogenetic relationships of *Catagonus wagneri*: sister taxa from the Tertiary of North America. *In*: J. F. Eisenberg & K. H. Redford (eds.) *Advances in Neotropical Mammalogy*, Gainesville, Sandhill Crane Press, p. 281-308.
- Wright, D.B. 1989. Phylogenetic relationships of *Catagonus wagneri*: sister taxa from the Tertiary of North America. *In*: J. F. Eisenberg & K. H. Redford (eds.) *Advances in Neotropical Mammalogy*, Gainesville, Sandhill Crane Press, p. 281-308.
- Wright, D.B. 1993. Evolution of sexually dimorphic characters in peccaries (Mammalia, Tayassuidae). *Paleobiology*, **19**:52-70.
- Wright, D.B. 1998. Tayassuidae. In: C.M. Janis; K.M. Scott & L.L. Jacobs (eds.) *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1. Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate like Mammals*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 389-400.

ANEXOS

Tabela 1: Lista dos materiais utilizados nas análises multivariadas, com o táxon, número de coleção, proveniência geográfica, coleção científica correspondente e tipo de material (fóssil ou atual) especificados.

Táxon	Número de coleção	Peça	Localidade	Coleção Científica	Tipo de material
Tayassu pecari	MHN 280	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 281	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 285	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 286	fragmento palatar	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 289	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 290	fragmento palatar	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 291	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 294	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 295	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 300	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 302	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 310	crânio	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 311	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 313	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 324	fragmento palatar	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 326	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 331	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 332	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 335	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 342	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil

Táxon	Número de coleção	Peça	Localidade	Coleção Científica	Tipo de material
Tayassu pecari	MHN 388	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 392	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 394	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 399	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 400	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 407	fragmento mandibular	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 411	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 450	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 452	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 455	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 463	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 469	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 478	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 480	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 483	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 485	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 488	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 494	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 495	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 504	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 505	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 507	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 508	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil

Táxon	Número de coleção	Peça	Localidade	Coleção Científica	Tipo de material
Tayassu pecari	MHN 509	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 511	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 514	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 517	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 518	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 522	fragmento palatar esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 525	fragmento palatar esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 527	fragmento palatar	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 531	fragmento palatar esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 534	fragmento palatar direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 540	fragmento palatar esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 549	fragmento palatar esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 561	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 565	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 567	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MHN 594	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	sem número 1	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	sem número 7	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15003/01	crânio	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15003/02	mandíbula	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15004	mandíbula	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15017	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15019/02	mandíbula	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil

Táxon	Número de coleção	Peça	Localidade	Coleção Científica	Tipo de material
Tayassu pecari	MCL 15020/01	fragmento palatar esquerdo Minas Gerais		MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15020/01	fragmento palatar direito	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15020/02	mandíbula	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MCL 15033/01	fragmento palatar direito	Minas Gerais	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu pecari	MDB 3105	mandíbula	Mato Grosso do Sul	MNRJ	fóssil
Tayassu pecari	MDB 3109	fragmento palatar	Mato Grosso do Sul	MNRJ	fóssil
Tayassu pecari	LABZOO 1	crânio	Rondônia	DZO-UFMG	atual
Tayassu pecari	LABZOO 2	crânio	Rondônia	DZO-UFMG	atual
Tayassu pecari	LABZOO 7	crânio	Rondônia	DZO-UFMG	atual
Tayassu pecari	LABZOO 9	crânio	Rondônia	DZO-UFMG	atual
Tayassu pecari	LABZOO 10	crânio	Rondônia	DZO-UFMG	atual
Tayassu pecari	LABZOO 11	crânio	Rondônia	DZO-UFMG	atual
Tayassu pecari	LABZOO 12	crânio	crânio Rondônia		atual
Tayassu pecari	UFMG 4136	crânio	Goiás	DZO-UFMG	atual
Tayassu pecari	е	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu pecari	f	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu pecari	g	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu pecari	h	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu pecari	i	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu pecari	j	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	MHN 275	fragmento cranial esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 276	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 284	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 303	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 304	fragmento cranial Minas Gerais		MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 308	fragmento cranial	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 314	fragmento cranial Minas Gerais		MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 321	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil

Táxon	Número de coleção	Peça	Localidade	Coleção Científica	Tipo de material
Tayassu tajacu	MHN 328	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 330	fragmento palatar	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 340	fragmento palatar esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 343	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 353	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 415	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 416	fragmento mandibular	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 417	fragmento mandibular	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 419	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 422	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 424	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 425	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 426	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MHN 427	fragmento mandibular esquerdo	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	sem número 10	fragmento mandibular direito	Minas Gerais	MHNJB- UFMG	fóssil
Tayassu tajacu	MCL 15036	crânio	Bahia	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu tajacu	MCL 15037/01	crânio	Bahia	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu tajacu	MCL 15037/02	mandíbula	Bahia	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu tajacu	MCL 15038	crânio	Bahia	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu tajacu	MCL 15040	fragmento cranial	Bahia	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu tajacu	MCL 15042	fragmento mandibular direito	Bahia	MCN- PUC/MG	fóssil
Tayassu tajacu	T. tajacu RN	fragmento palatar	Rio Grande do Norte	DZO-UFMG	atual
Tayassu tajacu	LABZOO 1	fragmento cranial	Minas Gerais	DZO-UFMG	atual

Táxon	Número de coleção	Peça	Localidade	Coleção Científica	Tipo de material
Tayassu tajacu	LABZOO 3	fragmento palatar direito	Bahia	DZO-UFMG	atual
Tayassu tajacu	LABZOO 5	fragmento mandibular direito	Bahia	DZO-UFMG	atual
Tayassu tajacu	UFMG 3979	crânio	Minas Gerais	DZO-UFMG	atual
Tayassu tajacu	I	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	II	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	m	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	n	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	ñ	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	0	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	р	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	q	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	r	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	S	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	t	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	u	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	V	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	w	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	Х	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	У	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	Z	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	aa	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	ab	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	ac	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	ad	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	ae	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	af	crânio	Argentina	MMP	atual
Tayassu tajacu	ah	crânio	Argentina	MMP	atual
Catagonus metropolitanus	850 MACN	molar	Província de Buenos Aires , Argentina	MACN	fóssil
Catagonus bonaerensis	2440 MACN	10 molares e um incisivo	Província de Buenos Aires, Argentina	MACN	fóssil
Catagonus bonaerensis	1345 MDC	Colonia del fragmento mandibular esquerdo Sacramento, Uruguai		MDC	fóssil
Catagonus carlesi	1308 MACN	crânio	Santiago del Estero, Argentina	MACN	fóssil
Catagonus sp.	5239 MACN	fragmento palatar	Província de Buenos Aires, Argentina	MACN	fóssil
Catagonus sp.	707-S MMP	fragmento cranial e mandibular	Província de Buenos Aires, Argentina	MMP	fóssil
Catagonus sp.	972-MMP	fragmento cranial	Argentina	MMP	fóssil

Táxon	Número de coleção	Peça Localidad		Coleção Científica	Tipo de material
Catagonus stenocephalus	ZMK 8638/8617	crânio e fragmento mandibular esquerdo	Lagoa Santa, Minas Gerais	ZMK	fóssil
Catagonus stenocephalus	41 MMP	crânio e mandíbula completos	Província de Buenos Aires, Argentina	MMP	fóssil
Catagonus stenocephalus	10083 MACN	fragmento cranial	Província de Buenos Aires, Argentina	MACN	fóssil
Catagonus stenocephalus	7000 MACN	2 caninos, 1 incisivo e 10 molares	Malacara, El Salvador	MACN	fóssil
Catagonus stenocephalus	2001 MCA	crânio	Arroyo Frías, Argentina	MCA	fóssil
Catagonus stenocephalus	MHN 305	crânio Lagoa Santa, Mina Gerais		MHNJB- UFMG	fóssil
Catagonus stenocephalus	UNIRIO- PM 1006	fragmento palatar	Gruta do Urso, Tocantins	UNIRIO	fóssil
Catagonus stenocephalus	MCPU-PV 029	fragmento cranial	Formação Touro Passo, Rio Grande do Sul	MCPU	fóssil
Catagonus stenocephalus	MNPA-V 1450	fragmento cranial	Tarija Valley, Bolívia	MNPA	fóssil
Catagonus wagneri	14670 MACN	fragmento cranial e mandibular	Santiago del Estero, Argentina	MACN	fóssil
Catagonus wagneri	а	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP	fóssil
Catagonus wagneri	b	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP	fóssil
Catagonus wagneri	С	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP	fóssil
Catagonus wagneri	d	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP	fóssil

Tabela 2: Estatística univariada para os indivíduos de *Tayassu tajacu*, indicando a quantidade de indivíduos medidos, a média, o desvio padrão, o valor mínimo e o valor máximo para cada caráter crânio-mandibular.

		4	Desvio	Valor	Valor
Medida	N	Média	padrão	mínimo	máximo
AAC	29	22,83	2,44	17	28
DBZ	31	102,11	5,97	90,5	118,15
LR	27	47,01	3,20	41,7	53,65
LMR	32	54,95	5,31	45,2	70
LP	33	25,69	2,45	15,85	29,5
CDPREC	32	16,39	1,35	14	19,2
CDPOSC	31	17,29	2,62	11,8	21,9
CM1-M3	14	38,09	1,79	35,5	41
CPM2-PM4	38	27,21	1,40	24	29,9
CPM2	38	8,08	0,61	6,5	9,3
LPM2	38	7,50	0,68	5,55	9
CPM3	41	9,04	0,68	7,2	10,35
LPM3	40	9,42	0,83	7,5	10,9
CPM4	41	9,89	0,45	9	10,9
LPM4	41	10,64	0,64	9,2	12,3
CM1	41	11,58	0,65	10,45	12,85
LM1	40	11,17	0,83	9,55	13,9
CM2	41	13,54	0,72	12,2	15
LM2	41	12,60	0,79	11,2	15,2
CM3	40	14,04	0,93	11,8	16,3
LM3	40	11,73	0,67	10,5	13,15
Cm1-m3	17	42,34	2,25	39,5	48
Cpm2	27	8,22	0,70	6,6	9,5
Lpm2	27	5,03	0,56	4,15	6,25
Cpm3	32	8,96	0,80	7,4	10,95
Lpm3	32	6,07	0,62	4,9	7
Cpm4	37	10,30	0,71	8,2	11,9
Lpm4	37	8,20	0,91	6	9,65
Cm1	44	11,82	0,70	10,25	13,5
Lm1	43	9,75	0,77	8,5	12,6
Cm2	44	13,50	1,00	11	15,9
Lm2	44	11,49	1,01	9,65	14,2
Cm3	42	16,75	1,42	13,6	19,5
Lm3	42	11,16	0,84	10	13,15
Hrmhpm2	25	29,47	2,11	24,7	33
Hrmhm1	26	32,46	2,93	27	40,2
Hrmhm2	26	30,45	2,72	26	37,8
Hrmhm3	26	38,73	3,46	33	47,8
Hm2	16	7,59	1,30	5,8	10,2
Hm3	40	6,62	1,21	4	9,5

Tabela 3: Estatística univariada para os indivíduos de *Tayassu pecari*, indicando a quantidade de indivíduos medidos, a média, o desvio padrão, o valor mínimo e o valor máximo para cada caráter crânio-mandibular.

		1			
Medida	N	Média	Desvio	Valor	Valor
			padrão	mínimo	máximo
AAC	15	29,14	3,37	24	38,8
DBZ	15	120,73	4,84	112	130
LR	10	59,31	4,97	52,5	68
LMR	18	63,77	3,81	56	72,5
LP	24	28,25	2,63	22,2	31,55
CDPREC	17	20,10	2,19	16	23,2
CDPOSC	18	27,39	2,99	21,8	32,8
CM1-M3	19	48,33	2,67	43,8	54,2
CPM2-PM4	33	32,75	2,07	29,5	37,5
CPM2	35	9,77	0,80	8	11,5
LPM2	34	9,68	0,85	8	12
СРМ3	35	10,84	0,64	9,5	12,2
LPM3	34	11,71	0,91	10,1	14,8
CPM4	37	11,77	0,62	10,5	13,1
LPM4	36	12,64	0,89	10,9	15
CM1	34	14,31	1,04	11,8	16,2
LM1	33	13,80	0,86	11	16,2
CM2	35	16,43	0,90	14,2	19
LM2	35	15,70	1,10	12	18
CM3	29	17,60	1,15	15,8	21
LM3	28	15,43	1,09	13,7	18
Cm1-m3	37	53,63	2,27	48	58
Cpm2	25	9,55	0,42	8,9	10,8
Lpm2	25	6,05	0,70	4,85	7,8
Cpm3	37	11,02	0,52	10	12
Lpm3	37	7,85	0,66	7	9,5
Cpm4	61	13,04	0,60	12	14,8
Lpm4	59	11,12	0,70	9,5	12,5
Cm1	61	15,05	0,68	13,5	16
Lm1	61	12,71	0,66	11,8	15
Cm2	60	16,68	0,71	15,2	18
Lm2	60	14,66	0,81	12,5	17
Cm3	45	21,23	2,74	10,3	25
Lm3	45	14,39	0,86	12,2	16,5
Hrmhpm2	23	38,13	5,14	29,5	47,5
Hrmhm1	45	42,46	3,13	36,45	53
Hrmhm2	43	40,91	2,65	35,8	47,5
Hrmhm3	29	48,53	4,46	39,15	61,5
Hm2	49	9,31	1,13	7	11,8
Hm3	44	9,59	1,39	6,75	12,5
		-,	-,	-,. •	,-

Tabela 4: Estatística univariada para os indivíduos de *Catagonus stenocephalus*, indicando a quantidade de indivíduos medidos, a média, o desvio padrão, o valor mínimo e o valor máximo para cada caráter crânio-mandibular.

		1		T	T
Medida	N	Média	Desvio	Valor	Valor
			padrão	mínimo	máximo
AAC	1	41,25	0,0	41,25	41,25
DBZ	2	122,9	5,8	118,8	127
LR	5	59,65	3,15	55,15	64
LMR	5	68,52	6,16	60,3	75,4
LP	5	26,67	1,37	25	28,73
CDPREC	2	20,15	1,91	18,8	21,5
CDPOSC	6	24,45	4,11	17,63	28
CM1-M3	7	47,48	4,33	42,92	54,2
CPM2-PM4	6	33,66	2,44	30,73	37,5
CPM2	8	10,3	0,8	8,81	11,5
LPM2	7	9,56	1,35	7,75	12
CPM3	8	10,91	0,9	10	12,3
LPM3	8	11,85	1,5	10	14,8
CPM4	8	12,38	0,5	11,7	13,2
LPM4	8	12,94	1,14	11,65	15
CM1	6	13,6	1,63	12	16,2
LM1	6	13,46	1,62	11,5	16,2
CM2	6	16,32	1,1	14,87	18
LM2	6	15,35	1,66	13,4	17,8
CM3	6	17,3	2,09	15,4	21
LM3	5	14,94	1,85	13	18
Cm1-m3	3	52,77	5,8	46,15	57
Cpm2	1	9,45	0,0	9,45	9,45
Lpm2	1	5	0,0	5	5
Cpm3	3	10,9	1,68	9,6	12,8
Lpm3	3	7,2	0,72	6,6	8
Cpm4	3	13,52	0,84	12,55	14
Lpm4	3	10,63	1,31	9,4	12
Cm1	3	14,23	1	13,1	15
Lm1	3	11,73	1,75	10,00	13,50
Cm2	3	17,52	2,07	15,15	19,00
Lm2	3	14,00	2,29	11,50	16,00
Cm3	3	20,82	2,96	17,45	23,00
Lm3	3	13,68	2,33	11,35	16,00
Hrmhpm2	2	33,43	0,81	32,85	34,00
Hrmhm1	2	37,30	2,83	35,30	39,30
Hrmhm2	2	36,15	5,87	32,00	40,30
Hrmhm3	2	43,25	3,89	40,50	46,00
Hm2	2	7,25	0,64	6,80	7,70
Hm3	2	7,63	0,88	7,00	8,25

Tabela 5: Porcentagem de caracteres crânio-mandibulares presentes por espécime.

Táxon	Espécime	% de caracteres presentes
Tayassu pecari	MHN 324	27,5
, ,	MHN 290	37,5
	MHN 522	27,5
	MHN 335	22,5
	MHN 534	15
	MHN 527	27,5
	MHN 280	15
	MHN 286	37,5
	MHN 531	27,5
	MHN 540	20
	MHN 302	30
	MHN 313	37,5
	MHN 388	35
	MHN 311	32,5
	MHN 310	75
	MHN 525	35
	MHN 549	17,5
	MHN 505	45
	MHN 295	27,5
	MHN 281	45
	MHN 407	15
	MHN 514	42,5
	MHN 488	35
	MHN 399	22,5
	MHN 494	17,5
	MHN 392	47,5
	MHN 450	37,5
	MHN 331	22,5
	MHN 490	15
	sn 1	32,5
	MHN 326	20
	MHN 291	15
	MHN 400	22,5
	MHN 452	22,5
	MHN 504	35
	MHN 463	22,5
	MHN 300	45
	MHN 394	40
	MHN 567	32,5
	MHN 332 288	45
	MHN 289 337	32,5
	MHN 517	35

Táxon	Espécime	% de caracteres presentes
Tayassu pecari	MHN 485	35
	MHN 509	32,5
	MHN 455	27,5
	MHN 285	22,5
	MHN 294	35
	MHN 561	22,5
	MHN 508	40
	MHN 594	45
	MHN 319	35
	MHN 342	35
	MHN 483	32,5
	MHN 511	37,5
	MHN 478	42,5
	MHN 480	30
	sn 6	22,5
	sn 7	32,5
	MHN 495	15
	MHN 411	15
	MHN 469	15
	MHN 565	17,5
	MHN 507	35
	MHN 518	35
	MCL 15019/02	47,5
	MCL 15020/02	47,5
	MCL 15017	37,5
	MCL 15004	47,5
	MCL 15003/02	47,5
	MCL 15003	50
	MCL 15033/01	25
	MCL 15020/01	35
	MCL 15020/01	35
	MDB 3105	20
	MDB 3109	37,5
	LABZOO 1	50
	LABZOO 2	50
	LABZOO 7	47,5
	LABZOO 9	45
	LABZOO 10	30
	LABZOO 11	45
	LABZOO 12	27,5
	4136 UFMG GO	52,5
	е	92,5
	f	92,5
	g	92,5
	h	92,5

Táxon	Espécime	% de caracteres presentes
Tayassu pecari	i	92,5
. ay assa pesa	i	92,5
	k	92,5
Tayassu tajacu	MHN 275	35
rayassa tajaca	MHN 330	35
	MHN 340	27,5
	MHN 304	35
	MHN 314	27,5
	MHN 308	35
	MHN 303	27,5
	MHN 425	32,5
	MHN 422	22,5
	MHN 343	22,5
	MHN 416	27,5
	MHN 417	32,5
	MHN 321	22,5
	MHN 424	17,5
	MHN 284	17,5
	MHN 419	22,5
	MHN 426	37,5
	MHN 353	32,5
	MHN 328	25
	MHN 415	32,5
	MHN 427	32,5
	MHN 276	30
	sn 4	22,5
	sn 10	37,5
	3979 UFMG MG	50
	MCL 15037/02	20
	MCL 15042	15
	MCL 15038	47,5
	MCL 15037/01	45
	MCL 15036	50
	MCL 15040	37,5
	RN	32,5
	LABZOO 3	50
	LABZOO 13	50
	LABZOO 5	37,5
	I	92,5
	II	92,5
	m	92,5
	n	92,5
	ñ	92,5
	0	92,5
	р	92,5

Táxon		% de caracteres
	Espécime	presentes
Tayassu tajacu	q	92,5
	r	92,5
	S	92,5
	t	92,5
	u	92,5
	V	92,5
	W	92,5
	Х	92,5
	У	92,5
	Z	92,5
	aa	92,5
	ab	92,5
	ac	92,5
	ad	92,5
	ae	92,5
	af	92,5
	ag	92,5
	ah	92,5
Catagonus		
metropolitanus	850 MACN	15
Catagonus bonaerensis	2440 MACN	35
	1345 MDC	37,5
Catagonus carlesi	1308 MACN	40
Catagonus sp.	5239 MACN	32,5
	707-S MMP	50
	972 MMP	45
Catagonus		
stenocephalus	ZMK 8638/8617	37,5
	41-S MMP	100
	10083MACN	17,5
	7000MACN	30
	2001 MCA	90
	MHN 305	40
	UNIRIO-PM 1006	15
	MCPU-PV 029	45
	MNPA-V 1450	45
Catagonus wagneri	14670 MACN	77,5
	a	92,5
	b	92,5
	С	92,5
	d	92,5

Tabela 6: Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 40 medidas crânio-mandibulares. Os valores que indicam diferença significativa entre os grupos (p<0,05) estão destacados em cinza.

	T. pecari	T. tajacu	Catagonus sp.	C. stenocephalus	C. wagneri
T. pecari	0	2.45E-34	2.03E-11	0.154376	1.61E-18
T. tajacu	2.45E-34	0	5.01E-07	0.00110513	3.96E-09
Catagonus sp.	2.03E-11	5.01E-07	0	Fail	Fail
C. stenocephalus	0.154376	0.001105	Fail	0	Fail
C. wagneri	1.61E-18	3.96E-09	Fail	Fail	0

Tabela 7: Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 21 medidas craniais. Os valores que indicam diferença significativa entre os grupos (p<0,05) estão destacados em cinza.

	T. pecari	T. tajacu	Catagonus sp.	C. stenocephalus	C. wagneri
T. pecari	0	2.15E-19	0.0001211	1	0.0003605
T. tajacu	2.15E-19	0	2.75E-08	1.50E-05	1.24E-08
Catagonus sp.	0.000121	2.75E-08	0	Fail	Fail
C. stenocephalus	1	1.50E-05	Fail	0	Fail
C. wagneri	0.00036	1.24E-08	Fail	Fail	0

Tabela 8: Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 19 medidas mandibulares. Os valores que indicam diferença significativa entre os grupos (p<0,05) estão destacados em cinza.

	T. pecari	T. tajacu	Catagonus sp.	C. stenocephalus	C. wagneri
T. pecari	0	2.31E-31	3.08E-09	0.365353	1.56E-12
T. tajacu	2.31E-31	0	4.65E-08	0.00747472	4.80E-11
Catagonus sp.	3.08E-09	4.65E-08	0	Fail	Fail
C. stenocephalus	0.365353	0.007475	Fail	0	Fail
C. wagneri	1.56E-12	4.80E-11	Fail	Fail	0

Tabela 9: Valores do p de Hotteling (com correção de Bonferroni) para cada grupo analisado considerando-se as 40 medidas crânio-mandibulares. Os valores que indicam diferença significativa entre os grupos (p<0,05) estão destacados em cinza.

	T. pecari fósseis	T. pecari atuais	T. tajacu fósseis	T. tajacu atuais
T. pecari fósseis	0	3.39E-13	3.67E-15	4.57E-22
T. pecari atuais	3.39E-13	0	Fail	0.00733679
T. tajacu fósseis	3.67E-15	Fail	0	0.0163061
T. tajacu atuais	4.57E-22	0.00733679	0.0163061	0

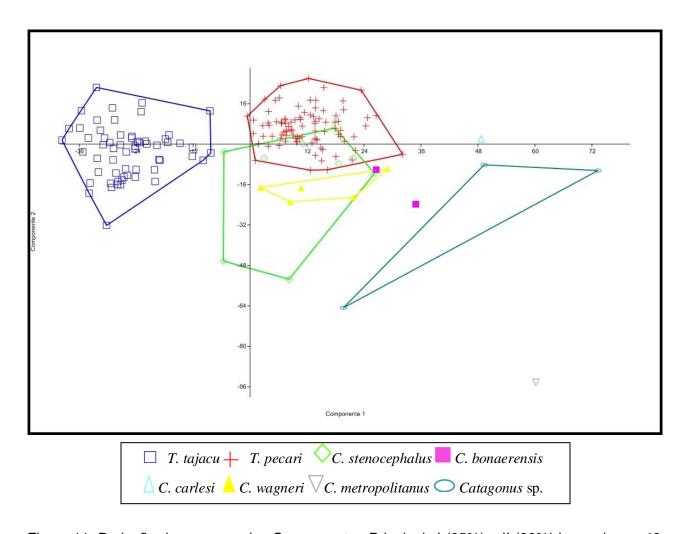


Figura 11: Projeção dos escores dos Componentes Principais I (65%) e II (30%) baseada em 40 medidas crânio-mandibulares para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.

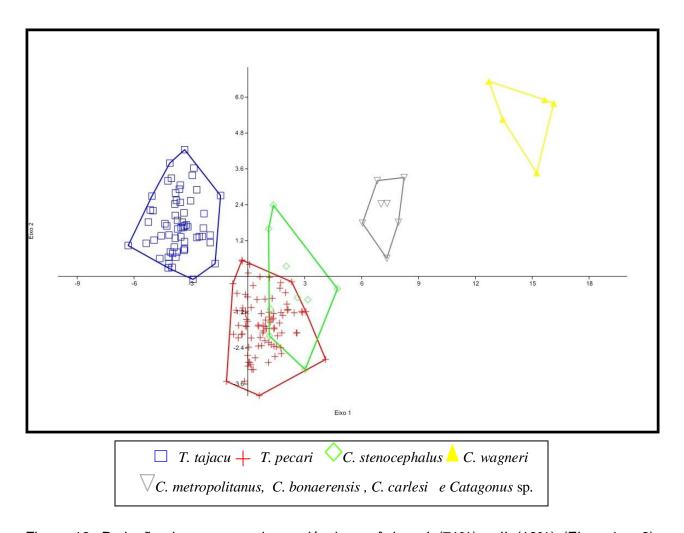


Figura 12: Projeção dos escores das variáveis canônicas I (71%) e II (18%) (Eixos 1 e 2), baseadas em 40 medidas crânio-mandibulares para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.

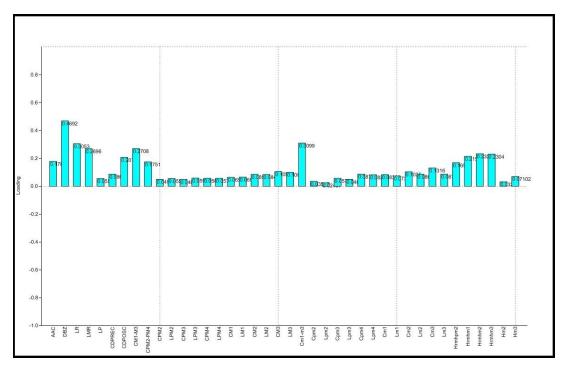


Figura 13: Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

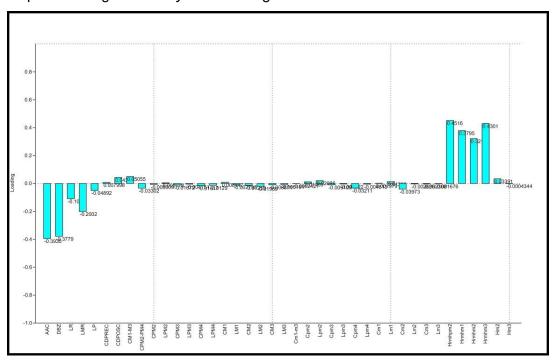


Figura 14: Valores dos *loadings* para o Segundo Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

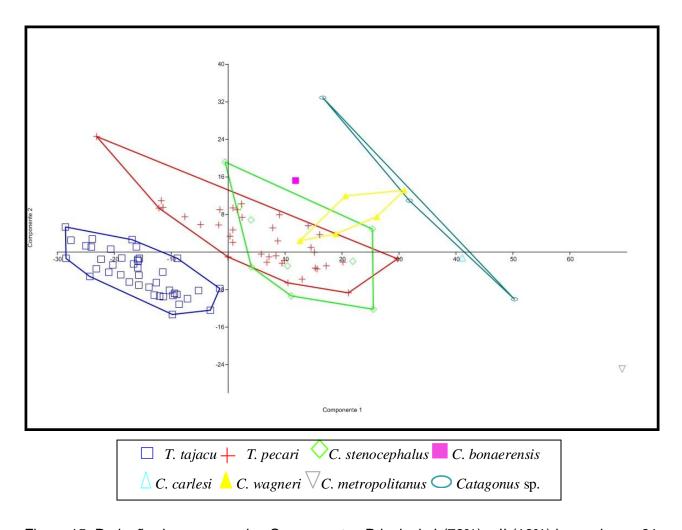


Figura 15: Projeção dos escores dos Componentes Principais I (76%) e II (16%) baseada em 21 medidas craniais para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.

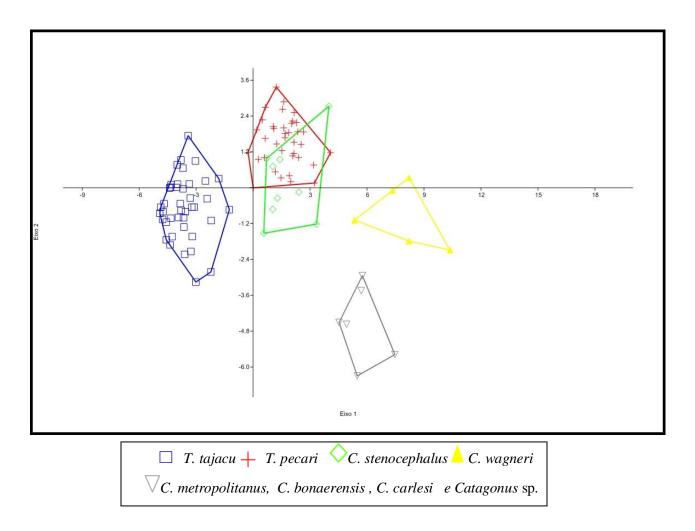


Figura 16: Projeção dos escores das variáveis canônicas I (77%) e II (15%) (Eixos 1 e 2), baseadas em 21 medidas craniais para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.

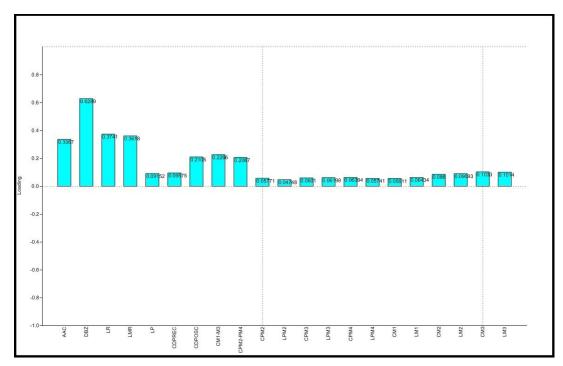


Figura 17: Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida cranial incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

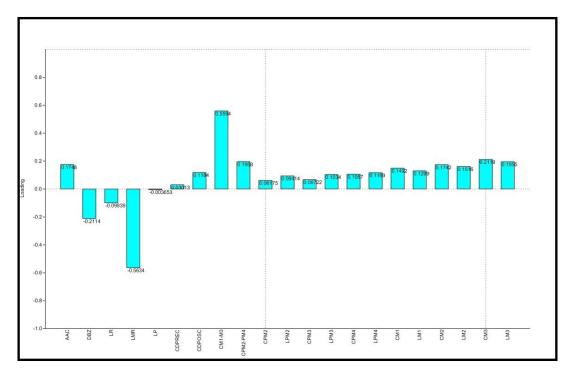


Figura 18: Valores dos *loadings* para o Segundo Componente Principal de cada medida cranial incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

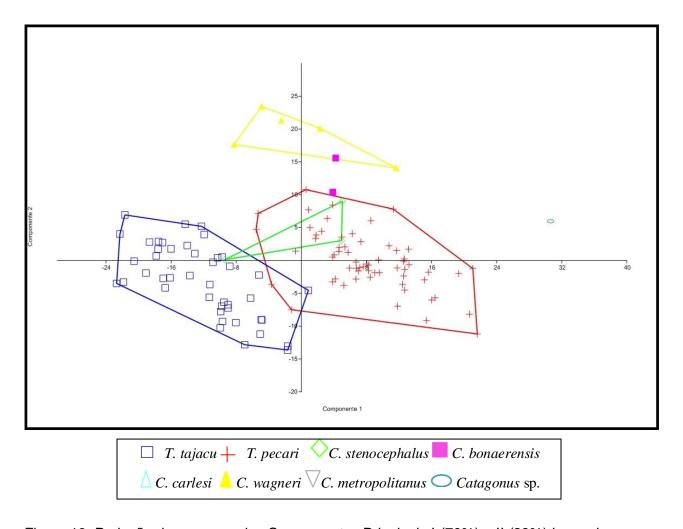


Figura 19: Projeção dos escores dos Componentes Principais I (70%) e II (23%) baseada em 19 medidas mandibulares para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.

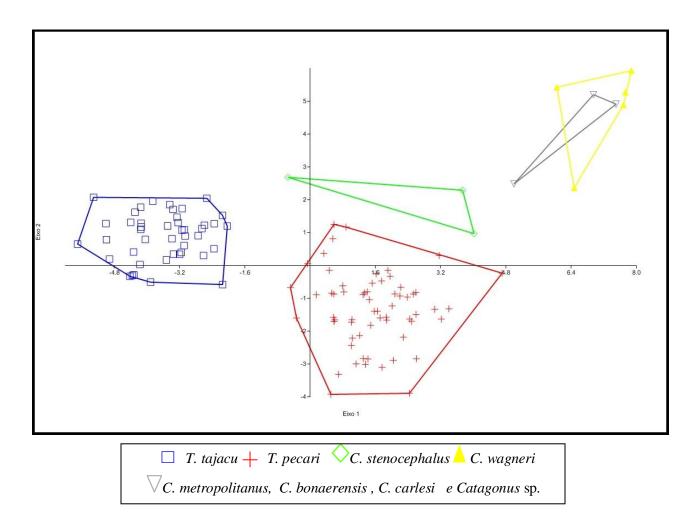


Figura 20: Projeção dos escores das variáveis canônicas I (69%) e II (20%) (Eixos 1 e 2), baseadas em 19 medidas mandibulares para as espécies de *Tayassu* e *Catagonus*.

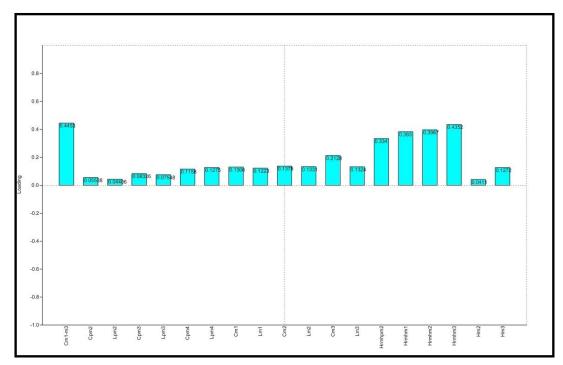


Figura 21: Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

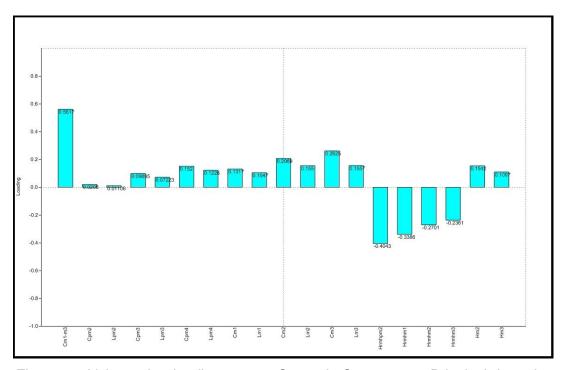


Figura 22: Valores dos *loadings* para o Segundo Componente Principal de cada medida mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

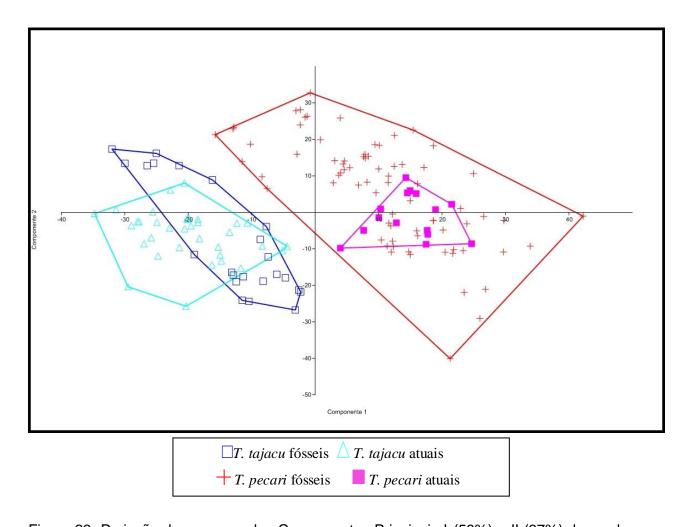


Figura 23: Projeção dos escores dos Componentes Principais I (58%) e II (37%), baseados em 40 medidas crânio-mandibulares para as espécies de *Tayassu*, com os espécimes fósseis e atuais de *T. pecari* e *T. tajacu* separados em grupos distintos.

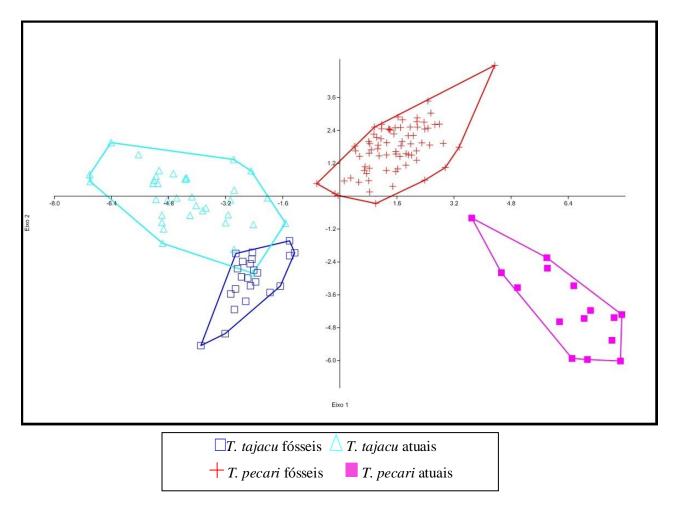


Figura 24: Projeção dos escores das variáveis canônicas I (61%) e II (25%) (Eixos 1 e 2), baseadas em 40 medidas crânio-mandibulares para as espécies de *Tayassu*, com os espécimes fósseis e atuais de *T. pecari* e *T. tajacu* separados em grupos distintos.

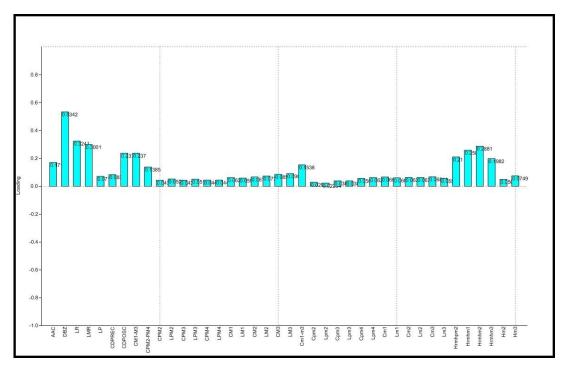


Figura 25: Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu*.

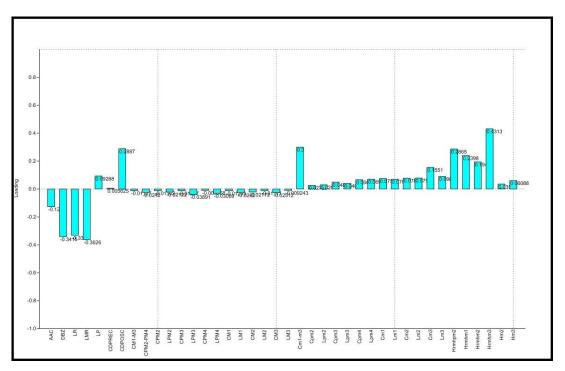


Figura 26: Valores dos *loadings* para o Primeiro Componente Principal de cada medida crânio-mandibular incluída na Análise de Componentes Principais das espécies dos gêneros *Tayassu*.

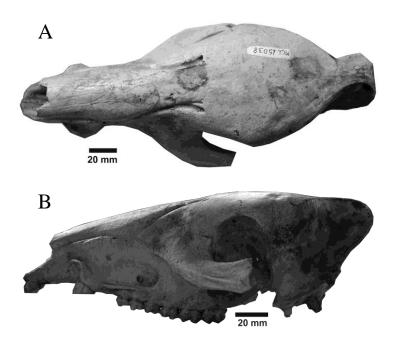


Figura 27: Crânio de *Tayassu tajacu* (MCL 15038) em vista dorsal (A) e lateral (B).

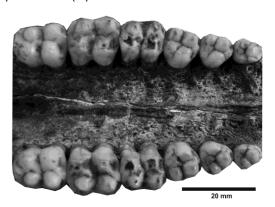


Figura 28: Série dentária superior de *Tayassu tajacu* (MCL 15038) em vista oclusal.

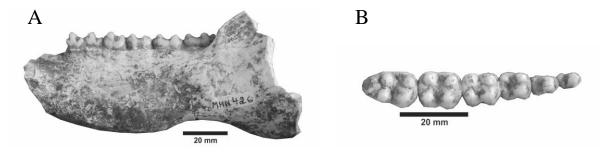


Figura 29: Mandíbula com a série dentária inferior de *Tayassu tajacu* (MHN 426) em vista lateral (A) e oclusal (B).

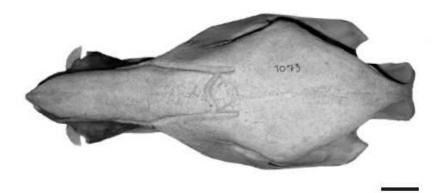


Figura 30: Crânio de *Tayassu pecari* (MLPzool 1073) em vista dorsal (modificado de Gasparini 2007). A barra de referência corresponde a 30mm.

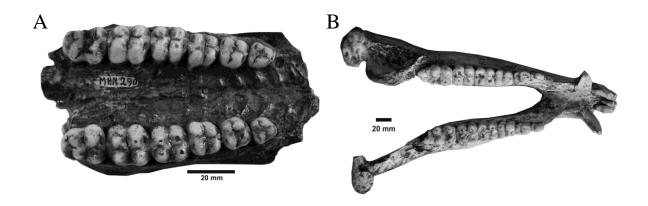


Figura 31: Série dentária superior (MHN 290) (A) e mandíbula (B) com a série dentária inferior (MCL 15020) de *Tayassu pecari* em vista oclusal.

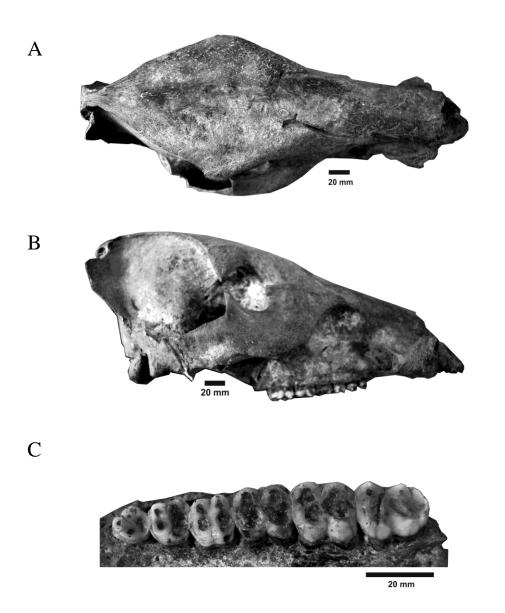


Figura 32: Crânio de *Catagonus stenocephalus* (MHN 305) em vista dorsal (A) e lateral (B), com a série dentária superior destacada (C).

CAPÍTULO 5. NOTA CIENTÍFICA

DISCUSSÃO PRELIMINAR SOBRE A POSIÇÃO TAXONÔMICA DE

Catagonus stenocephalus

DISCUSSÃO PRELIMINAR SOBRE A POSIÇÃO TAXONÔMICA DE

Catagonus stenocephalus

Rafaela Velloso Missagia¹ Rodrigo Lopes Ferreira² Mario Alberto Cozzuol¹

¹Laboratório de Paleozoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais – Av,
Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, MG, <u>rafaelamissagia@hotmail.com</u>

²Laboratório de Ecologia Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras – Campus
Universitário, S/N 37200-000, Lavras, MG

Resumo. A espécie fóssil *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) apresenta uma história nomenclatural controversa que, somada às análises multivariadas realizadas para taiassuídeos sulamericanos, deixa clara a necessidade de análises filogenéticas mais precisas para definição de grupos taxonômicos dentro da família Tayassuidae.

Palavras-chave: Tayassuidae, *Catagonus*, *Catagonus stenocephalus*, taxonomia, análise morfométrica.

Abstract. Preliminar discussion on the taxonomic position of *Catagonus stenocephalus*. The extinct Tayassuidae species *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) presents a confuse nomenclatural history that, if added to the multivariate analisys performed in this study for south american peccary specimens, clarifies the need for more precise philogenetic analisys for the definition of taxonomic groups in the Tayassuidae family.

Key-words: Tayassuidae, *Catagonus*, *Catagonus* stenocephalus, taxonomy, morphometric analysis.

INTRODUÇÃO

A taxonomia da família Tayassuidae é controversa, devido a fatores como a descontinuidade na escolha e valoração de caracteres por diferentes autores e a descrição de novas espécies, tanto fósseis como viventes, nas últimas décadas (Menegáz & Ortiz Jaureguizar, 1995). Desta forma, são encontrados diversos trabalhos com resultados

conflitantes a respeito da taxonomia e das relações filogenéticas entre os *taxa* do grupo (e,g, Woodburne, 1968; Wetzel, 1977; Reig, 1981; Marshal *et al.*, 1984; Groves & Grubb, 1993; Menegáz & Ortiz Jaureguizar, 1995; Gongora & Moran, 2005; Gasparini, 2007).

A espécie *Catagonus stenocephalus*, originalmente descrita como *Dicotyles stenocephalus* por Lund a partir de peças encontradas em cavernas brasileiras, apresenta uma história nomenclatural contraditória. Foi incluída no gênero *Platygonus* por Rusconi (1930), que criou o subgênero *Brasiliochoerus* para designá-la. Posteriormente, Paula Couto (1981) redefine a espécie como *Brasiliochoerus stenocephalus*, como já proposto por Fonseca (1979). Entretanto, vários autores destacam a similaridade entre *Brasiliochoerus* e *Catagonus* (Wetzel, 1977; Menegáz & Ortiz Jaureguizar, 1995) e propõem que sejam reunidos em um único gênero. Desde então, a espécie *C. stenocephalus* tem sido incluída no gênero *Catagonus* (Mayer & Wetzel, 1986; Gasparini, 2007; Gasparini *et al.*, 2009; Avilla *et al.*, 2013).

A presente nota tem como objetivo destacar a necessidade de análises filogenéticas mais precisas para definição de grupos taxonômicos dentro da família Tayassuidae, principalmente para a espécie *Catagonus stenocephalus*.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados 21 indivíduos do gênero *Catagonus* (Tabela 1). As medidas das cinco espécies foram retiradas de Gasparini (2007), além de um crânio de *C. stenocephalus*, depositado na coleção científica do Museu de História Natural e Jardim Botânico da Universidade Federal de Minas Gerais (MHNJB – UFMG) e outros três espécimes, cujas medidas forma retiradas de artigos científicos (Gasparini *et al.*, 2009; Gasparini *et al.*, 2010; Avilla *et al.*, 2013).

Além destes, foram adicionados às análises 150 espécimes de *Tayassu pecari* e *Tayassu tajacu*, dos quais 118 estão depositados nas coleções científicas do Museu de História Natural e Jardim Botânico da Universidade Federal de Minas Gerais (MHNJB-UFMG), do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN - PUC/MG), do Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais (DZO-UFMG) e na coleção científica do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), e 32 correspondem a indivíduos de *Tayassu* atuais, cujas medidas foram retiradas de Gasparini (2007).

Todas as medidas foram submetidas à Análise de Componentes Principais (ACP) e à Análise de Variáveis Canônicas (AVC), realizadas no programa PAST 2.17 (Hammer, 2012).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

De acordo com a análise discriminante realizada, observam-se três grupos distintos dentro do gênero *Catagonus* (Figura 33). O primeiro, que compreende os espécimes de *C. stenocephalus*, é bem próximo morfometricamente de *Tayassu pecari*. O segundo grupo compreende as outras quatro espécies do gênero (*C. bonaerensis*, *C. carlesi*, *C.metropolitanus* e *Catagonus* sp. em cinza) e o terceiro, em amarelo, é representado pelos cinco espécimes de *C. wagneri*. O Eixo Canônico 1 e o Eixo Canônico 2 foram responsáveis por 89% da variação, sendo a largura do segundo pré-molar superior (LPM2=-0,95), o comprimento do quarto pré-molar superior (CPM4=0,93), a largura do terceiro pré-molar inferior (Lpm3=0,97) e o comprimento do terceiro molar superior (CM3=0,58) as variáveis mais significativas para os EC 1 e EC 2, respectivamente. A taxa média de erro na classificação de cada espécime foi de 24,9%, com uma porcentagem maior de espécimes mal classificados nos grupos em que estes

se encontravam mais fragmentados (*Catagonus metropolitanus*, *C. bonaerensis*, *C. carlesi*, *Catagonus* sp. e *C. stenocephalus*).

Apesar da análise discriminante por si só ser inconclusiva taxonomicamente, ela pode abrir margem para considerações sobre a validade do grupo como gênero. Não é a primeira vez em que dúvidas são levantadas sobre a taxonomia de Tayassuidae. Menegáz e Ortiz Jaureguizar (1995), com base em análises morfométricas, sugeriram que a diversidade específica do gênero Platygonus estaria incrementada artificialmente, e que uma nova revisão deveria ser realizada para confirmar a validade de algumas espécies do gênero (Kraglievich, 1959; Marshall et al., 1984). Os mesmo autores questionaram, com base no estado fragmentário das peças, o agrupamento de C. metropolitanus e C. bonaerensis no mesmo gênero de C. wagneri, questão já levantada por Reig (1984). A maior parte dos espécimes de Catagonus, assim como em Platygonus, se encontra fragmentada, podendo dificultar sua determinação específica e, em alguns casos, até mesmo genérica. Podemos atribuir esta dificuldade a três fatores: (1) o histórico taxonômico dos dois gêneros, em que agrupamentos equivocados são observados, quando consideramos o estado fragmentário da maior parte do material; (2) o compartilhamento de características do gênero Catagonus com os gêneros Platygonus e Tayassu; (3) A proximidade filogenética entre Platygonus e Catagonus, que formam um grupo monofilético sustentado por duas sinapomorfias: crescimento dentário mesodonte e cíngulo labial desenvolvido na série molar; e uma homoplasia: desenvolvimento do cíngulo labial na série pré-molar, compartilhado com a espécie norte-americana extinta *Mylohyus elmorei.*

De acordo com Wetzel (1977a), *Catagonus* evoluiu no início do Pleistoceno a partir de descendentes de *Platygonus* primitivos que invadiram a América do Sul no *Great American Biotic Interchange* (Woodburne, 2010). Dentre as características comuns aos dois gêneros, que

indicam uma adaptação a ambientes secos e abertos, destacam-se: dentes com coroas mais elevadas e crescimento mesodonte, como adaptação a uma dieta ramoneadora, em contraste com as coroas mais baixas do gênero onívoro *Tayassu*; flexão basicranial distinta com os longos eixos das órbitas localizados em um ângulo mais oblíquo ao eixo longitudinal do crânio, sugerido por Guilday (1967) como sendo uma adaptação a ambientes abertos; órbitas localizadas em posição posterior no crânio, atrás do último molar, como resultado do alongamento do rostro e desenvolvimento das câmaras olfatórias e sinus nasais, como adaptações a ambientes sujeitos à poeira e ao vento, essenciais para a manutenção do olfato desenvolvido.

Entretanto, podem ser destacadas diferenças entre os dois gêneros (Wetzel *et al.*, 1975; Wetzel 1977a, 1977b): *Catagonus* é menos adaptado a ambientes abertos, quando comparado a *Platygonus*. Em *C. wagneri*, os membros não são tão compridos, e os segundo e quinto dígitos dos membros das patas dianteiras estão ainda retidos, ao contrário de *P. compressus*, em que estes dígitos estão ausentes; *Catagonus* apresenta pré-molares com quatro cúspides e com um padrão marcadamente mais bunodonte, ao contrário dos pré-molares bicuspidados e não molarizados de *Platygonus*, podendo indicar que *Catagonus* não apresenta uma dieta essencialmente ramoneadora como *Platygonus*.

A última análise filogenética realizada para o grupo (Gasparini, 2007) destaca o fato de que, apesar de compartilhar várias características com *Platygonus*, o gênero *Catagonus* é definido somente por homoplasias, todas compartilhadas com pelo menos uma das espécies de *Tayassu* (1- região parietal convexa acima das órbitas, compartilhada com o gênero *Tayassu*; 2- abertura nasal ampla, compartilhada com *T. tajacu*; 3- "hipocone" presente, mas não completamente desenvolvido no PM3 e no PM4, compartilhado com *T. pecari*), estando ausente qualquer apomorfia que o defina e o caracterize. O autor destaca ainda que as espécies

C. bonaerensis e C. metropolitanus estão descritas com base em materiais muito fragmentados, sendo necessários mais indivíduos destas espécies para elucidar suas relações intragenéricas.

A maior parte dos estudos taxonômicos do grupo se baseia em caracteres discretos ou genéticos, com poucos autores levando caracteres morfométricos quantitativos em consideração (Gasparini, 2007). Desta forma, mesmo considerando-se o estado fragmentário da maior parte dos espécimes do gênero, e levando-se em conta a dificuldade de analisar geneticamente materiais fósseis, sugerimos a aplicação de métodos que reúnam tanto os caracteres morfológicos qualitativos quanto os quantitativos e que inclua todas as espécies extintas para elucidar as relações filogenéticas dos gêneros da família Tayassuidae, principalmente da espécie *Catagonus stenocephalus*.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estado fragmentário dos indivíduos de algumas espécies dos gêneros *Catagonus* e *Platygonus* dificulta sua determinação genérica. Além disso, os dois gêneros compartilham várias características morfológicas, são próximos filogeneticamente e seu histórico taxonômico apresenta agrupamentos equivocados. Desta forma, é proposta a realização de uma análise filogenética que reúna caracteres morfológicos e morfométricos e que inclua todas as espécies extintas para elucidar as relações filogenéticas dos gêneros da família Tayassuidae, principalmente da espécie *Catagonus stenocephalus*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Avilla, L.S., Muller, L., Gasparini, G.M., Soibelzon, L., Absolon, B., Pêgo, F.B., Silva, R.C., Kinoshita, A., Figueiredo, A.M.G. & Baffa, O. 2013. The northernmost record of *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Cetartiodactyla) and its palaeoenvironmental and palaeobiogeographical significance. *Journal of South American Earth Sciences*. **42**:39-46.
- Fonseca, J.S. 1979. *Taiassuídeos do Pleistoceno de cavernas calcárias de Minas Gerais*.

 Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado.
- Gasparini G.M. 2007. Sistemática, biogeografía, ecología y bioestratigrafía de lós Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) fósiles y actuales de América del Sur, com especial énfasis en las especies fósiles de la provincia de Buenos Aires. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, Ph.D. Thesis, 408 p.
- Gasparini, G.M., Kerber, L. & Oliveira, E. 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrb Geol Paläontol Abhandl*, **254**(3):261–273.
- Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Zurita, A.E. & Miño-Boilini, A.R.. 2010. A review of the Quaternary Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Tarija Valley, Bolivia. *Alcheringa. An Australasian Journal of Palaeontology*, 1:7-20.
- 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.

- Grubb P. & Groves C.P. 1993. The Neotropical Tayassuids *Tayassu* and *Catagonus*. *In*:
 W.L.R. Oliver (ed.) *Pigs*, *Peccaries and Hippos Action Plan*, IUCN, The World Conservation Union, p. 5-7.
- Guilday, J. E. 1967. Differential extinction during Late-Pleistocene and Recent Times. *In:* P.S. Martin & H.E. Wright (eds.) *Pleistocene extinctions: the search for a cause.* New Haven, Yale University Press, p.121-140.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P. 2012. *PAST. Palaeontological Statistics, Version*2.17. Disponível em: http://folk.uio.no/ohammer/past. Acessado em 15 de dezembro de 2013.
- Kraglievich, J.L. 1959. Rectificación acerca de los supuestos molares humanos fósiles de Miramar. *Revista Instituto Antropología*, 1: 223-236.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M., & Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing quaternary of South America. *Palaeovertebrata, Mémorial Extraordinaire*, p. 1-76.
- Mayer, J.J. & Wetzel, R.M. 1986. Catagonus wagneri. Mammalian Species, 259:1-5.
- Menégaz, A. N. & Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los artiodáctilos. *In*: M.T. Alberdi; G. Leone & E.P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, Madrid, Monografías CSIC, p. 311-335.
- Paula Couto, C de. 1981. On an extinct peccary from the Pleistocene of Minas Gerais.

 *Iheringia Série Geologia, Porto Alegre, 6:75-78.**
- Reig, O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae. Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia*",
 p.1-162.

- Rusconi, C. 1930. Las especies fósiles argentinas de pecaríes y sus relaciones con las del Brasil y Norteamérica. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"*, **36**:121-241.
- Wetzel, R. M. 1977a. The extinction of peccaries and a new case of survival. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **288**(1):538-544.
- Wetzel, R.M. 1977b. The Chacoan peccary, *Catagonus wagneri* (Rusconi). Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History, **3**:1-36.
- Wetzel, R.M., Dubos R.E., Martin R.L. & Myers P. 1975. *Catagonus*, an "extinct" peccary, alive in Paraguay. *Science*, **189**:379-381.
- Woodburne, M.O. 1968. The cranial myology and osteology of *Dycotyles tajacu*, The Collared peccary, and its bearing on classification. *Memoirs of the Southern California Academy of Science*, **7**: 1-8.
- Woodburne, M.O. 2010. The great American biotic interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*. **17**(4):245-264.

ANEXOS

Tabela 10: Materiais referidos ao gênero *Catagonus*, com a espécie, número de coleção, proveniência geográfica e coleção científica correspondente.

Táxon	Número de coleção	Peça	Localidade	Coleção Científica
Catagonus metropolitanus	850 MACN	molar	Província de Buenos Aires, Argentina	MACN
Catagonus bonaerensis	2440 MACN	10 molares e um incisivo	Província de Buenos Aires, Argentina	MACN
Catagonus bonaerensis	1345 MDC	fragmento mandibular esquerdo	Colonia del Sacramento, Uruguai	MDC
Catagonus carlesi	1308 MACN	crânio	Santiago del Estero Province	MACN
Catagonus sp,	5239 MACN	fragmento palatar	Província de Buenos Aires, Argentina	MACN
Catagonus sp,	707-S MMP	fragmento cranial e mandibular	Província de Buenos Aires, Argentina	MMP
Catagonus sp,	972-M MMP	fragmento cranial	Província de Buenos Aires, Argentina	MMP
Catagonus stenocephalus	ZMK 8638/8617	crânio e fragmento mandibular esquerdo	Lagoa Santa, Minas Gerais	ZMK
Catagonus stenocephalus	41 MMP	crânio e mandíbula completos	Província de Buenos Aires, Argentina	MMP
Catagonus stenocephalus	10083 MACN	fragmento cranial	Província de Buenos Aires, Argentina	MACN
Catagonus stenocephalus	7000 MACN	2 caninos, 1 incisivo e 10 molares	Malacara, El Salvador	MACN
Catagonus stenocephalus	2001 MCA	crânio	Arroyo Frías, Argentina	MCA
Catagonus stenocephalus	MHN 305	crânio	Lagoa Santa, Minas Gerais	MHNJB-UFMG
Catagonus stenocephalus	UNIRIO-PM 1006	fragmento palatar	Gruta do Urso, Tocantins	UNIRIO
Catagonus stenocephalus	MCPU-PV 029	fragmento cranial	Formação Touro Passo, Rio Grande do Sul	MCPU
Catagonus stenocephalus	MNPA-V 1450	fragmento cranial	Tarija Valley, Bolívia	MNPA
Catagonus wagneri	14670 MACN	fragmento cranial e mandibular	Santiago del Estero, Argentina	MACN
Catagonus wagneri	a	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP
Catagonus wagneri	b	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP
Catagonus wagneri	С	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP
Catagonus wagneri	d	fragmento cranial e mandibular	Argentina	MMP

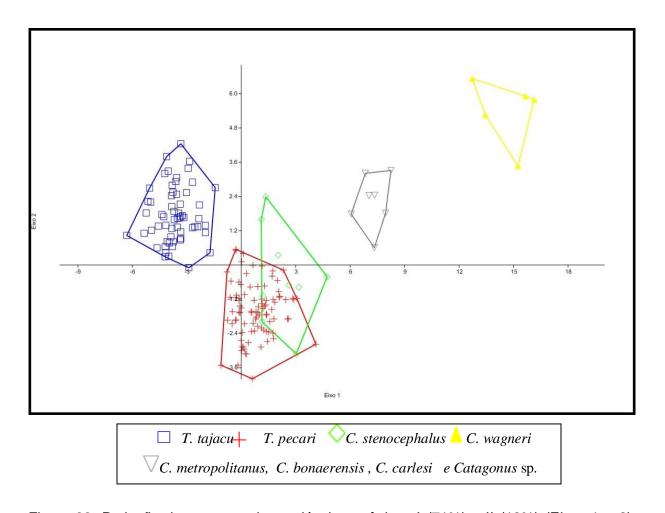


Figura 33: Projeção dos escores das variáveis canônicas I (71%) e II (18%) (Eixos 1 e 2), baseadas em 40 medidas crânio-mandibulares, para os gêneros *Tayassu* e *Catagonus*.

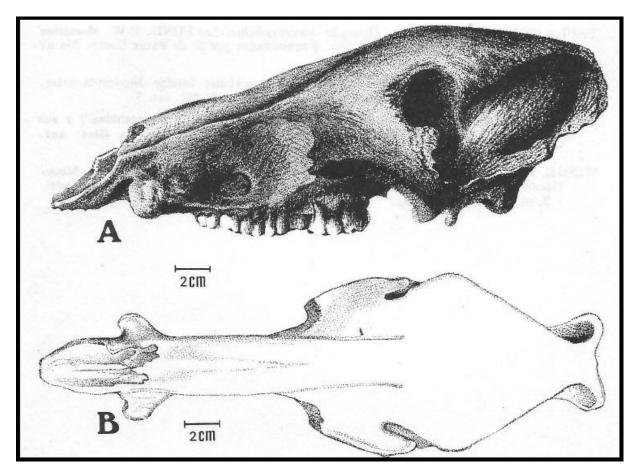


Figura 34: *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880), modificado de Paula Couto (1981).