

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de **12/09/2025**.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências
Câmpus do Litoral Paulista



PALEOECOLOGIA DA MEGAFUNA TERRESTRE E MARINHA PLEISTOCÊNICA DO SUL DO BRASIL

THAYARA SILVEIRA CARRASCO

SÃO VICENTE, SP
2023



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências
Câmpus do Litoral Paulista



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

PALEOECOLOGIA DA MEGAFUNA TERRESTRE E
MARINHA PLEISTOCÊNICA DO SUL DO BRASIL

THAYARA SILVEIRA CARRASCO

Orientador: Prof. Dr. Francisco Sekiguchi Buchmann

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus do Litoral Paulista, UNESP, para
obtenção do título de Doutora no Programa de
Pós-Graduação em Biodiversidade de
Ambientes Costeiros.

SÃO VICENTE, SP
2023

C313p Carrasco, Thayara Silveira
Paleoecologia da megafauna terrestre e marinha
pleistocênica do sul do Brasil / Thayara Silveira Carrasco.
-- , 2023
162 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
(Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente,
Orientador: Francisco Sekiguchi Buchmann

1. Paleontologia. 2. Ecologia. 3. Mastozoologia. I.
Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do
Instituto de Biociências, São Vicente. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	8
APRESENTAÇÃO	10
RESUMO	11
ABSTRACT	12
INTRODUÇÃO GERAL	13
Pleistoceno.....	13
Megafauna terrestre.....	16
Megafauna marinha.....	21
Geologia quaternária do Rio Grande do Sul.....	24
Métodos de estudo.....	31
Objetivos.....	38
Geral.....	38
Específicos.....	38
Referências.....	39
CAPÍTULO 1. Paleodiet of Lamini camelids (Mammalia: Artiodactyla) from the Pleistocene of southern Brazil: insights from stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)	55
Abstract.....	56
Introduction.....	56
Materials and methods.....	58
Samples.....	58
Setting and geological context.....	59
Stable isotope analysis.....	62
Data analysis and interpretation.....	62
Results.....	64
Discussion.....	65
Conclusions.....	70
Acknowledgments.....	71
Literature cited.....	71
CAPÍTULO 2. Paleobiology of Pleistocene large land mammals from the Brazilian Pampa	81
Abstract.....	82
Introduction.....	82
Materials and methods.....	84
Study area.....	84
Stable isotope analysis.....	86
Data analysis.....	87
Results.....	89

Discussion.....	91
Acknowledgements.....	98
References.....	98
CAPÍTULO 3. Pleistocene cetacean fossils from the coastal plain of Rio Grande do Sul in southern Brazil.....	108
Abstract.....	109
Introduction.....	109
Geological and environmental setting.....	110
Materials and methods.....	113
Systematic palaeontology.....	113
Discussion.....	122
Taphonomic observations.....	122
Biogeographical implications.....	123
Conclusions.....	125
Acknowledgements.....	125
References.....	125
CAPÍTULO 4. Ecological traits of the franciscana dolphin (<i>Pontoporia blainvillei</i>) from the Late Pleistocene to the present days based on stable isotope analysis.....	135
Abstract.....	136
Introduction.....	136
Materials and methods.....	138
Study area and geological context.....	138
Chemical analysis.....	140
Data analysis.....	142
Results.....	143
Discussion.....	145
Acknowledgements.....	149
References.....	150
CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS.....	160

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Variações na insolação e temperatura antártica durante os últimos 500 ka.....	13
Figura 2. Principais biomas encontrados na América do Sul durante o Pleistoceno.....	14
Figura 3. Esquema representando as mudanças na plataforma continental do Rio Grande do Sul decorrentes das oscilações do nível do mar.....	15
Figura 4. Exemplo de táxons norte- e sul-americanos envolvidos no Grande Intercâmbio Americano (GABI).....	17
Figura 5. Esquema sintetizando os principais fatores responsáveis pela extinção da megafauna.....	20
Figura 6. Comparação entre um crânio fossilizado e um crânio atual, e um desenho ilustrativo da toninha, <i>Pontoporia blainvillei</i>	23
Figura 7. Complexo timpanoperiótico de um golfinho-nariz-de-garrafa, <i>Tursiops truncatus</i> , e sua localização aproximada na face basal do crânio.....	24
Figura 8. Mapa geomorfológico do Rio Grande do Sul, com indicação dos sítios fossilíferos abordados no presente estudo.....	25
Figura 9. Perfil estratigráfico das localidades Barranca Grande e Ponte Velha II, Formação Touro Passo, as quais expõem suas litologias ao longo das margens do Arroio Touro Passo.....	26
Figura 10. Fragmento mandibular de queixada, <i>Tayassu pecari</i> , recuperado das barrancas do Arroio Touro Passo, de cervídeo, recuperado de Sanga da Cruz e de preguiça-gigante, <i>Eremotherium laurillardi</i> , recuperado da Praia dos Concheiros.....	27
Figura 11. Perfil estratigráfico da Formação Santa Vitória e sua posição na Planície Costeira do Rio Grande do Sul.....	29
Figura 12. Mandíbula de toxodonte, <i>Toxodon</i> sp., <i>in situ</i> nas barrancas do Arroio Chuí (Formação Santa Vitória) e uma tíbia de preguiça-gigante, <i>Lestodon</i> sp., <i>ex situ</i> na zona de varrido da Praia dos Concheiros.....	30
Figura 13. Estrutura esquemática evidenciando prótons e nêutrons de isótopos de carbono e oxigênio comumente abordados em estudos paleoecológicos.....	32
Figura 14. Resumo da composição de ossos e dentes, evidenciando as principais composições isotópicas que podem ser recuperadas de cada componente.....	33
Figura 15. Principais reações que levam à fixação de carbono nas vias fotossintéticas C ₃ e C ₄	35
Figura 16. Processos que influenciam a composição isotópica da água durante o ciclo hidrológico.....	37
CAPÍTULO 1. Paleodiet of Lamini camelids (Mammalia: Artiodactyla) from the Pleistocene of southern Brazil: insights from stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)	
Figure 1. Map showing the current distribution of the two endemic wild camelids of South America (<i>Lama guanicoe</i> and <i>Vicugna vicugna</i>) and the fossil collection sites (<i>L. guanicoe</i> , <i>V. vicugna</i> , and <i>Hemiauchenia paradoxa</i>) in the Rio Grande do Sul, southern Brazil.....	60
Figure 2. Scatter plot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values for the specimens of <i>Hemiauchenia paradoxa</i> , <i>Lama guanicoe</i> , and <i>Vicugna vicugna</i> from the Pleistocene of southern Brazil.....	66

Figure 3. Dietary contribution of C ₃ and C ₄ plants to the diet of <i>Hemiauchenia paradoxa</i> , <i>Lama guanicoe</i> , and <i>Vicugna vicugna</i>	67
CAPÍTULO 2. Paleobiology of Pleistocene large land mammals from the Brazilian Pampa	
Figure 1. Study area showing the Pampa biome and the fossiliferous sites in southern Brazil where Pleistocene megafauna remains have been discovered.....	85
Figure 2. Mean and standard deviation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values from southern Brazilian land mammals.....	92
Figure 3. Estimated contribution of C ₃ and C ₄ plants to the diet of land mammals in southern Brazil.....	93
CAPÍTULO 3. Pleistocene cetacean fossils from the coastal plain of Rio Grande do Sul in southern Brazil	
Figure 1. Simplified geological map of the coastal plain of Rio Grande do Sul.....	112
Figure 2. Left tympanic bulla of <i>Pontoporia blainvillei</i> (MCN-PV-36954).....	114
Figure 3. Left tympanic bulla of Delphinidae gen. et sp. indet. (MCN-PV-36955).....	116
Figure 4. Left tympanic bulla of <i>Balaenoptera</i> sp. (MCN-PV-36959).....	118
Figure 5. Left tympanic bulla of <i>Balaenoptera</i> sp. (MCN-PV-36957).....	118
Figure 6. Left tympanic bulla of Balaenidae gen. et sp. indet. (MCN-PV-36960).....	119
Figure 7. Right periotic of <i>Eubalaena</i> sp. (MCN-PV-36956).....	121
Figure 8. Right periotic of <i>Eubalaena</i> sp. (MCN-PV-36958).....	122
CAPÍTULO 4. Ecological traits of the franciscana dolphin (<i>Pontoporia blainvillei</i>) from the Late Pleistocene to the present days based on stable isotope analysis	
Figure 1. Map showing the geomorphological features along the study area.....	139
Figure 2. Detail of a recent franciscana skull showing the structures typically preserved in fossils.....	141
Figure 3. Bone samples FTIR spectrum of fossil and recent franciscanas.....	143
Figure 4. Bone $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values and the respective isotopic niche area for franciscana dolphin.....	146

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1. Paleodiet of Lamini camelids (Mammalia: Artiodactyla) from the Pleistocene of southern Brazil: insights from stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)

Table 1. Sample information and stable isotope results of Lamini camelids: *Hemiauchenia paradoxa*, *Lama guanicoe*, and *Vicugna vicugna*.....59

CAPÍTULO 2. Paleobiology of Pleistocene large land mammals from the Brazilian Pampa

Table 1. Data used to calculate isotopic enrichments and the resulting values.....88

Table 2. Tissue type analyzed, provenance, and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of each specimen included in the study.....89

CAPÍTULO 4. Ecological traits of the franciscana dolphin (*Pontoporia blainvillei*) from the Late Pleistocene to the present days based on stable isotope analysis

Table 1. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values (‰) of franciscana fossil samples.....144

Table 2. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values (‰) of franciscana recent samples. The year of collection and the resulting $\delta^{13}\text{C}$ corrected for the Suess effect values are also shown.....144

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que tornaram possível o desenvolvimento deste trabalho e a minha consequente titulação como doutora.

Primeiramente, agradeço à minha rede de apoio, composta por familiares, em especial à minha mãe, Judith, às minhas irmãs, Tiele e Daiane, e ao meu companheiro, Gabriel Mota. Embora eu tenha sido aprovada em primeiro lugar na seleção de doutorado, cursei o primeiro semestre sem bolsa e o apoio deles naquele momento foi crucial para que eu não desistisse do curso. Também cabe mencionar aqui que minhas duas irmãs são meus maiores exemplos. A Tiele, apesar de não ser da área de biodiversidade (ela é contadora), sempre se prontifica a revisar os meus textos e fazer contribuições. E a Daiane, que é a cientista da família (entomóloga), e em quem eu me espelho.

Acredito que o Gabriel mereça um parágrafo dedicado a ele, pois é quem esteve comigo em todos os momentos e, realmente, é digno do rótulo de “companheiro”. Passamos por uma pandemia juntos e, inclusive, em meio a esse contexto, tivemos que (re)aprender a dirigir para buscar amostras em outro estado e dar continuidade ao meu trabalho. Ainda que não tivesse obrigação alguma relacionada a isso, acabou me acompanhando em diversas etapas da minha pesquisa. Também aprendi muito sobre a parte “física” do ambiente, sobre outras áreas científicas, por meio dos olhos desse geólogo.

Agradeço também aos amigos que estiveram comigo nessa trajetória, principalmente ao Renan Lima por ter me acompanhado e ajudado em grande parte da pesquisa, revisando até mesmo os capítulos fora da sua área de pesquisa, longe do mar. Além disso, foi uma das pessoas que tornou possível a realização do capítulo 4, tendo participado de todas as etapas – desde a concepção da ideia até a publicação.

À Universidade Estadual Paulista e ao Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia pela oportunidade e acolhimento. Ao Prof. Dr. Francisco Buchmann por ter aceitado me orientar. Aos professores e demais servidores do Câmpus do Litoral Paulista pelos ensinamentos, assistência e prestatividade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa de doutorado, a qual possibilitou minha dedicação exclusiva às atividades da pós-graduação, tendo resultado em quatro artigos científicos.

Ao Museu de Ciências Naturais de Porto Alegre pelo acesso à coleção paleontológica. Meu agradecimento especial à Dra. Ana Maria Ribeiro, curadora da coleção, sempre muito

prestativa e disposta a ajudar. Abriu as portas do Museu, mesmo durante a pandemia do coronavírus, e foi parte essencial no desenvolvimento de todo o trabalho. Agradeço também a todos os demais que se dedicam à coleta e preservação do material paleontológico, os quais possibilitam a geração de conhecimento sobre a fauna passada.

Ao Laboratório de Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha da Universidade Federal do Rio Grande – FURG, coordenado pelo Prof. Dr. Eduardo Resende Secchi, por haver cedido amostras de toninhas atuais, permitindo assim uma abordagem temporal sobre a ecologia dessa espécie, tema do capítulo 4.

Aos pesquisadores que me ajudaram na identificação do material descrito no capítulo 3 (bulas timpânicas e perióticos de cetáceos), principalmente os paleontólogos Dr. Robert Boessenecker e Dr. Michelangelo Bisconti. À Profa. Dra. Carolina Scherer pela identificação de dentes de camelídeos sul-americanos analisados no capítulo 1.

O meu muito obrigada a todos os revisores e editores das revistas científicas *Paleobiology*, *Quaternary International*, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* e *Marine Mammal Science* pelas críticas construtivas para melhoria de cada trabalho acadêmico. A todos os membros da banca de avaliação do doutorado pelas sugestões. Agradeço especialmente ao Prof. Dr. Mário Dantas, o qual também participou da banca de qualificação, sempre muito acessível, solícito e disposto a ajudar.

Por fim, mas não menos importante (talvez um dos mais importantes, inclusive), meu agradecimento à *Paleontological Society* (programa *Sepkoski Grants*) e à *Society for Marine Mammalogy* (programa *Small Grants in Aid of Research*) pelo financiamento para análise isotópica do material fóssil. Infelizmente, não se faz ciência sem recursos e quem é da área de paleontologia sabe o quão difícil é conseguir verba para pesquisa. Por isso, sou muito grata à ambas *Paleontological Society* e *Society for Marine Mammalogy*, pois a ajuda financeira providenciada por essas sociedades possibilitou o desenvolvimento dos capítulos 1, 2 e 4.

APRESENTAÇÃO

A presente tese teve como foco principal o estudo da ecologia de mamíferos terrestres e marinhos que habitaram o sul do Brasil durante o Pleistoceno Médio-Superior, o que resultou em quatro capítulos. Todos os capítulos foram redigidos em língua inglesa e em formato de artigo de acordo com o periódico de escolha. Os capítulos 1 e 2 foram direcionados ao estudo da megafauna terrestre, enquanto os capítulos 3 e 4 abordaram a megafauna marinha.

O capítulo 1, intitulado “Paleodiet of Lamini camelids (Mammalia: Artiodactyla) from the Pleistocene of southern Brazil: insights from stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)”, foi publicado na revista *Paleobiology* e objetivou reconstituir a dieta de três espécies de camelídeos, com implicações sobre o paleoambiente do Rio Grande do Sul, bioma Pampa. Embora *Hemiauchenia paradoxa* esteja atualmente extinta, *Lama guanicoe* e *Vicugna vicugna* ainda habitam algumas regiões de clima frio e seco da América do Sul. O estudo da ecologia dessas espécies forneceu possíveis explicações para suas extinções locais, além de evidenciar as mudanças ambientais ocorridas no sul do Brasil durante os últimos milhares de anos.

O capítulo 2, intitulado “Paleobiology of Pleistocene large land mammals from the Brazilian Pampa”, foi submetido para a revista *Quaternary International* e apresenta uma perspectiva mais ampla sobre a ecologia de grandes mamíferos terrestres do bioma Pampa. Assim como o capítulo 1, compreendeu a análise de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$) em fósseis de diversos táxons e localidades, informações que foram complementadas com dados disponíveis na literatura.

O capítulo 3, intitulado “Pleistocene cetacean fossils from the coastal plain of Rio Grande do Sul in southern Brazil”, foi publicado na revista *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* e descreve estruturas ósseas do ouvido de cetáceos (bulas timpânicas e perióticos). Tais estruturas são diagnósticas a nível de família, gênero ou espécie, permitindo a identificação de táxons que ocorriam no Atlântico Sul-Occidental durante o Pleistoceno, com implicações sobre suas paleodistribuições.

Por fim, o capítulo 4, intitulado “Ecological traits of the franciscana dolphin (*Pontoporia blainvillei*) from the Late Pleistocene to the present days based on stable isotope analysis”, publicado na revista *Marine Mammal Science*, apresenta uma comparação ecológica, através de análise de isótopos estáveis, sobre a dieta e uso de habitat de toninhas fósseis (representando o Pleistoceno) e contemporâneas (representando o Holoceno), coletadas no sul do Brasil, ou FMA (i.e., *Franciscana Management Area*) III.

RESUMO

O Pleistoceno foi uma época geológica caracterizada pela sucessão de ciclos glaciais e interglaciais. Esses ciclos ocasionavam o recuo e avanço do nível do mar, respectivamente, ora expondo a plataforma continental e ora submergindo-a. Em consequência do avanço/retração do ambiente terrestre/marinho, a Planície Costeira do Rio Grande do Sul abriga depósitos fossilíferos submersos, que datam do Pleistoceno Médio-Superior, associados à ambos os ambientes. Atualmente, fósseis de mamíferos terrestres e marinhos, objetos de estudo da presente tese, são transportados pela ação das ondas e podem ser encontrados *ex situ* na zona de varrido das praias da região, principalmente da Praia dos Concheiros. Fósseis de mamíferos terrestres estão associados aos períodos glaciais e análises isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$) de tais espécimes revelaram que estes habitavam campos, corroborando com reconstruções ambientais baseadas em palinologia. O clima, que provavelmente era frio e sazonal, favorecia o desenvolvimento de plantas C_3 , especialmente gramíneas. Diante disso, a transição do Pleistoceno-Holoceno pode ter sido prejudicial à sobrevivência dos grandes herbívoros, devido ao estabelecimento de um clima mais quente e úmido que, associado a outros fatores, culminou na extinção da megafauna terrestre. A fauna de mamíferos marinhos do Pleistoceno, por outro lado, parece ter sido similar à atual. Com o desenvolvimento da presente tese, foram identificados fósseis de rorquais (*Balaenoptera* sp.), baleias-francas (*Eubalaena* sp.), delfinídeos (Delphinidae) e toninhas (*Pontoporia blainvillei*). Porém, a diversidade reportada para o Pleistoceno é subestimada e mais esforços devem ser realizados para a identificação da fauna passada. Entre os táxons de baleias e golfinhos presentes no registro fóssil da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, a toninha é a mais abundante, fornecendo uma oportunidade única de estudar a ecologia dessa espécie ao longo do tempo geológico. A comparação entre espécimes atuais e fósseis evidenciou que o nicho isotópico da toninha ($\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{18}\text{O}$) era maior durante o Pleistoceno, devido aos valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais amplos em fósseis. Os valores de $\delta^{18}\text{O}$, em contrapartida, foram mais amplos em toninhas atuais. Essas diferenças podem ser atribuídas a mudanças nas comunidades de peixes, com uma maior diversidade de presas pelágicas no passado, além de um maior fluxo de água doce e mudanças de salinidade na costa atual. Resultados que podem refletir também o impacto antrópico sobre os ecossistemas costeiros – empobrecimento das comunidades devido à sobrepesca.

Palavras-chave: Dieta, habitat, fóssil, Quaternário, Pleistoceno.

ABSTRACT

The Pleistocene epoch was characterized by the succession of glacial and interglacial cycles, leading to fluctuations in sea levels. As a result, the Rio Grande do Sul Coastal Plain provided favorable conditions for the fossilization of both terrestrial and marine mammals, although these deposits are now submerged. Fossils are typically found *ex situ* on the beach, after being transported by wave action. Land mammalian fossils are associated with glacial periods and isotopic analysis of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and oxygen ($\delta^{18}\text{O}$) of these specimens revealed that they inhabited grasslands, which aligns with environmental reconstructions based on palynology. The climate during this time was likely cool and seasonal, promoting the growth of C_3 plants, especially grasses. In view of this, the Pleistocene-Holocene transition, marked by a warmer and more humid climate, may have been detrimental to the survival of large herbivores, and combined with other factors, culminated in the extinction of terrestrial megafauna. In contrast, the marine mammalian fauna of the Pleistocene appears to be similar to that of the Holocene or present day. In the present study, fossil remains of rorquals (*Balaenoptera* sp.), right whales (*Eubalaena* sp.), dolphins (Delphinidae), and franciscanas (*Pontoporia blainvillei*) were identified. However, it is likely that the reported diversity is underestimated, and further efforts are required to identify past fauna accurately. Among the fossilized whale and dolphin taxa identified in Rio Grande do Sul Coastal Plain, the franciscana is the most abundant, providing a unique opportunity to study the species' ecology over geological time. A comparison between contemporary and fossil specimens revealed that franciscana's isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{18}\text{O}$) was wider during the Pleistocene, due to more disparate $\delta^{13}\text{C}$ values in fossils. In contrast, modern franciscanas showed more disparate $\delta^{18}\text{O}$ values. These differences can be attributed to changes in fish communities, with a higher diversity of pelagic prey in the past, as well as freshwater influx and associated salinity changes along the current coast. The results may also reflect the anthropogenic impact on coastal ecosystems, particularly the impoverishment of communities due to overfishing.

Keywords: Diet, habitat, fossil, Quaternary, Pleistocene.

INTRODUÇÃO GERAL

Pleistoceno

Antecedido pelo Plioceno e sucedido pelo Holoceno, o Pleistoceno é uma época geológica do Período Quaternário, Era Cenozóica, que compreende o intervalo temporal entre 2,58 milhões de anos (Ma) e 11,7 mil anos (ka) atrás (Cohen et al., 2013). Essa época foi marcada por uma alta variabilidade climática caracterizada pela sucessão de períodos frios e quentes, chamados de glaciais e interglaciais, respectivamente (Paillard, 1998).

A amplitude dos ciclos glaciais-interglaciais foi variável ao longo do Pleistoceno, mas estima-se que tenham ocorrido em uma frequência de cerca de 100 ka a partir do Pleistoceno Médio (Pisias & Moore, 1981; Elderfield et al., 2012), desencadeados por mudanças na insolação de verão no hemisfério norte devido a variações na órbita da Terra, ou ciclos de Milankovitch (Kawamura et al., 2007). No entanto, somente as variações na radiação solar são insuficientes para explicar tal periodicidade (Fig. 1). Possivelmente, mecanismos climáticos internos de retroalimentação, como o aumento e histerese do manto de gelo, também atuavam na manutenção dos ciclos glaciais-interglaciais (Bintanja & van de Wal, 2008; Abe-Ouchi et al., 2013; Hughes & Gibbard, 2018).

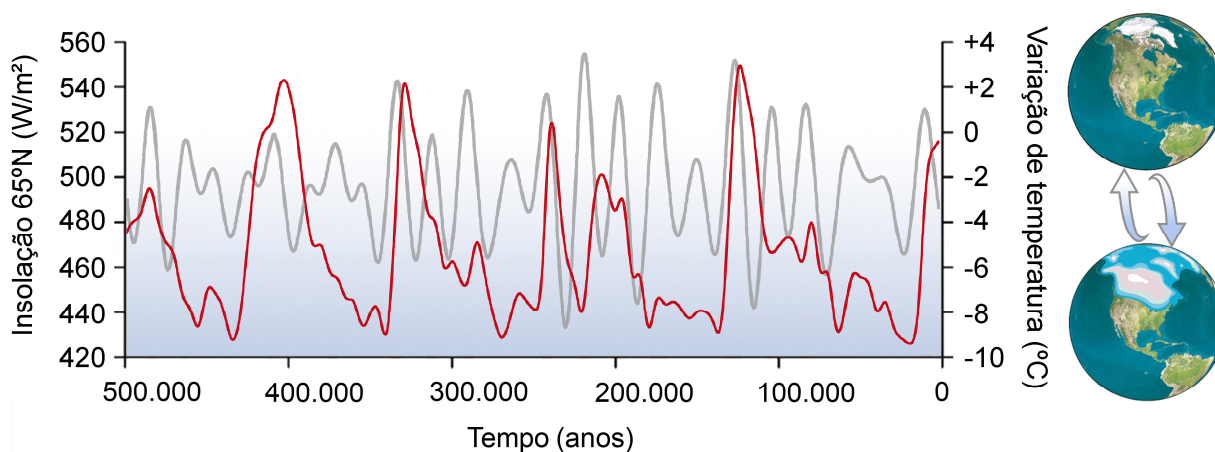


Fig. 1 Variações na insolação (linha cinza) e temperatura antártica (linha vermelha) durante os últimos 500 ka. Dados de Ellis & Palmer (2016).

As mudanças climáticas foram acompanhadas por mudanças nos ecossistemas terrestres da América do Sul. Condições mais frias resultavam em um predomínio de campos e ambientes áridos e, por outro lado, condições mais quentes favoreceriam a expansão de florestas remanescentes (Webb, 1991; Fig. 2). Por exemplo, no sul do Brasil, a floresta tropical, que

atualmente estende-se até 30°S, era significativamente reduzida durante os períodos glaciais e substituída por campos dominados por gramíneas da família Poaceae (Behling, 2002; Behling et al., 2005; Roth et al., 2021). Dados do Pleistoceno Superior, com maior definição taxonômica, indicam que poáceas da subfamília Pooidae eram muito abundantes no bioma Pampa (Mourelle et al., 2020). Uma vegetação tipicamente campestre provavelmente favorecia populações de grandes herbívoros terrestres: gramíneas possuem baixo investimento em defesas contra herbivoria e são altamente nutritivas, especialmente aquelas de clima frio (Barbehenn et al., 2004; Mann et al., 2019).

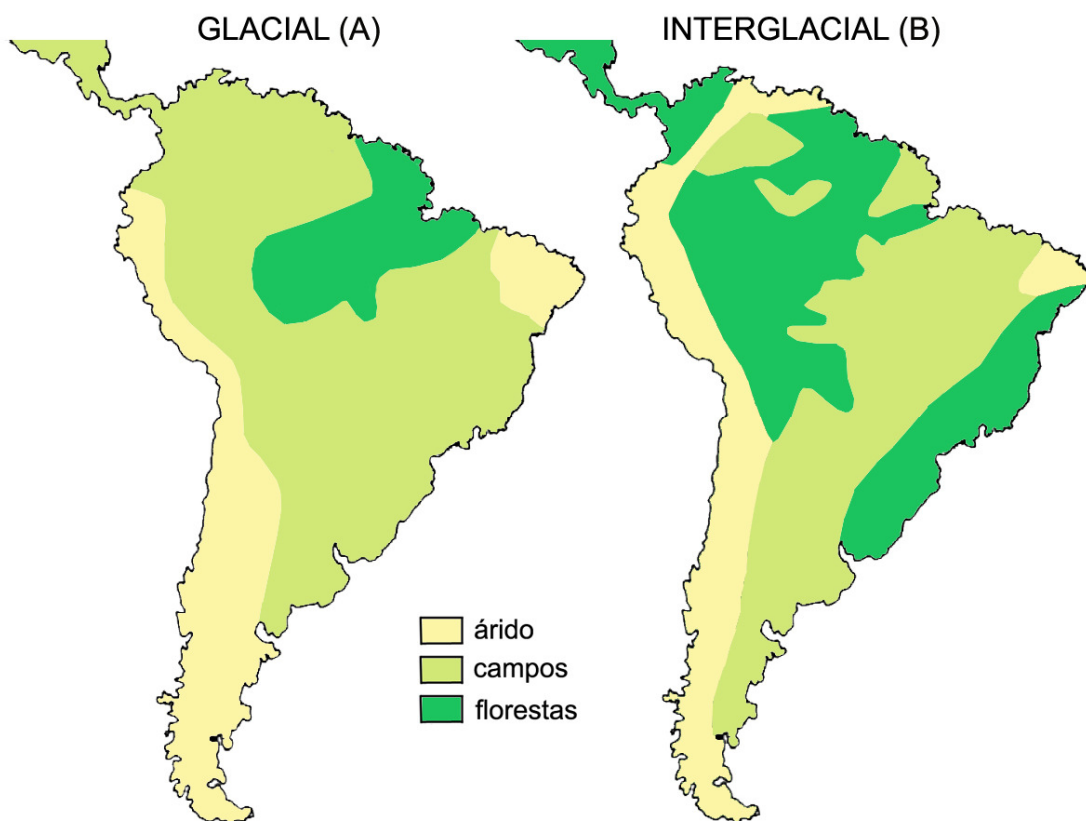


Fig. 2 Principais biomas encontrados na América do Sul durante o Pleistoceno: (A) predomínio de campos nos períodos glaciais; (B) períodos interglaciais caracterizados pelo avanço de florestas. Modificado de Webb (1991).

Além das evidentes mudanças supracitadas, a expansão do gelo marinho ocasionava o recuo do nível do mar e exposição da plataforma continental, aumentando a área habitável para a fauna terrestre (Borrero, 1996). Em contrapartida, nos períodos interglaciais, o derretimento do gelo era sucedido pelo aumento do nível do mar e a consequente inundação da plataforma continental (Denton et al., 2010). Na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, estima-se que o nível do mar era cerca de 120 m mais baixo durante os períodos glaciais e, durante os

interglaciais, podia atingir cerca de 9,5 m acima do nível atual (Villwock & Tomazelli, 1995; Rosa et al., 2017).

Em decorrência dos deslocamentos da linha de costa (Fig. 3), o Rio Grande do Sul abriga diversos depósitos fossilíferos submersos que contém fósseis marinhos (associados aos períodos interglaciais) e terrestres (associados aos períodos glaciais), os quais são frequentemente transportados pela ação das ondas e encontrados *ex situ* na zona de varrido das praias da região (Paula Couto, 1961; Figueiredo, 1975; Buchmann, 1994; Lopes & Buchmann, 2011; Cruz et al., 2016).

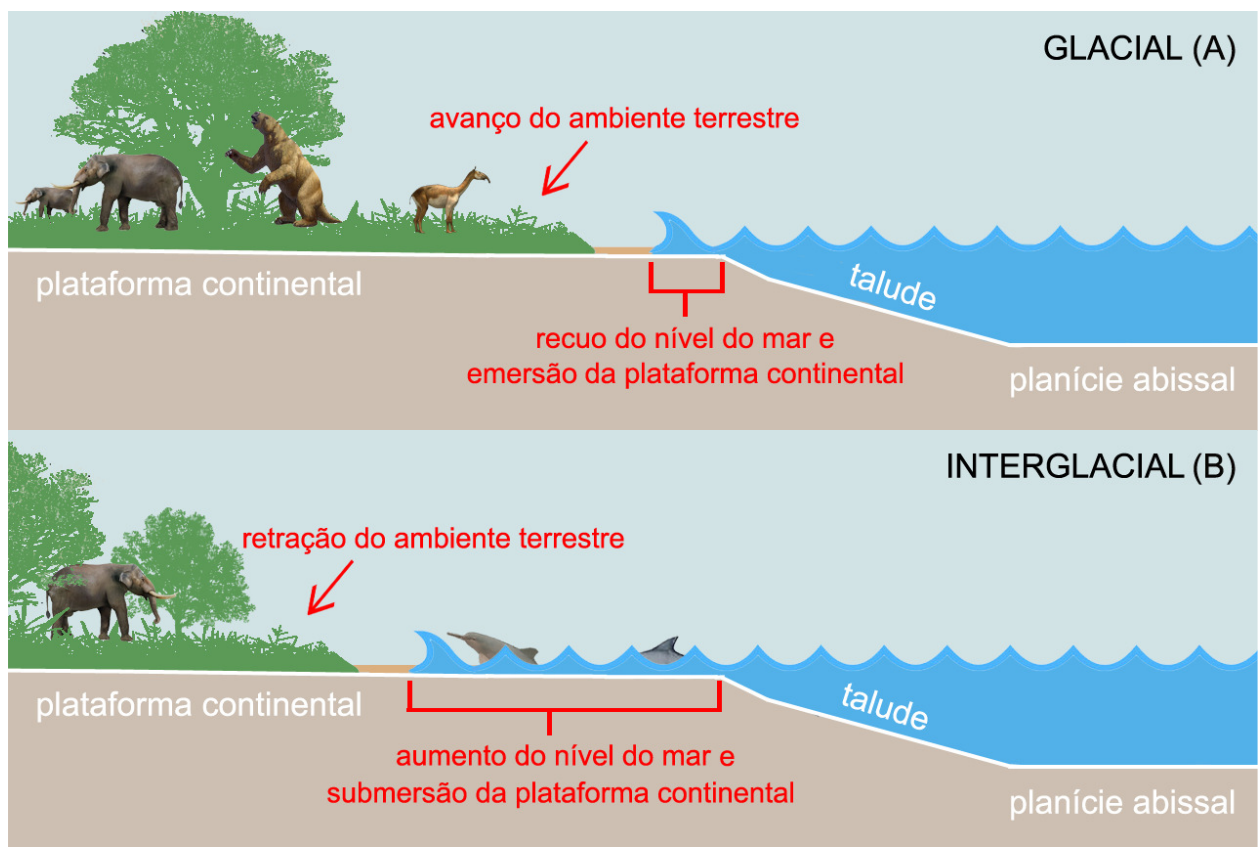


Fig. 3 Esquema representando as mudanças na plataforma continental do Rio Grande do Sul decorrentes das oscilações do nível do mar: (A) recuo do nível do mar e consequente avanço do ambiente terrestre durante os períodos glaciais; (B) aumento no nível do mar e retração do ambiente terrestre durante os períodos interglaciais. Fonte: autora.

Se por um lado, a área habitável para a fauna terrestre aumentava durante os períodos glaciais em decorrência do recuo do nível do mar, por outro, os habitats disponíveis para as espécies marinhas costeiras eram drasticamente reduzidos (Ludt & Rocha, 2015). Ademais, os ciclos de resfriamento e aquecimento da Terra alteravam a dinâmica marinha no hemisfério sul devido à expansão do gelo antártico (Otto-Bliesner et al., 2007; Ferrari et al., 2014). Mudanças na circulação oceânica, temperatura da água, estratificação, distribuição de nutrientes e

solubilidade de CO₂ na água do mar (e.g., Bischof & Darby, 1997; Stephens & Keeling, 2000; Mackensen et al., 2001; Ferrari et al., 2014; Lazar & Polyak, 2016; Martin-Garcia et al., 2018) impactaram a biota marinha desde o fitoplâncton até níveis tróficos mais elevados (e.g., Thatje et al., 2008). No entanto, o efeito das glaciações pode ter sido mais ameno em regiões subtropicais, por meio do armazenamento de águas com maior salinidade e mais quentes em comparação com latitudes mais altas (Santos et al., 2017).

Megafauna terrestre

A definição de megafauna é ampla e varia de acordo com a comunidade ou ecossistema estudado (Moleón et al., 2020). Por exemplo, Owen-Smith (1988) empregou o termo “mega” para designar animais herbívoros que excediam 1.000 kg, que incluiria elefantes, rinocerontes e hipopótamos, mas outros gigantes como as girafas estariam no limite dessa categoria. Trabalhos mais recentes, todavia, incluem uma margem consideravelmente maior – desde vertebrados com massa corporal de 10 kg até mais de duas toneladas (e.g., Wroe et al., 2013).

Na presente tese, enquadraram-se em “megafauna terrestre” os grandes mamíferos com peso entre 30 e 6.000 kg nas formas adultas, que habitavam o sul do Brasil durante o Pleistoceno, mas atualmente encontram-se extintos ou localmente extintos. Os grandes mamíferos pleistocênicos dessa região compreendiam principalmente herbívoros, como os xenartros, que incluem gliptodontes e preguiças-gigantes, uma ampla diversidade de artiodáctilos, como camelídeos e cervídeos, além de perissodáctilos, proboscídeos, litopternos e notoungulatos (Paula Couto, 1961; Soliani, 1973; Buchmann, 1994; Lopes et al., 2020a).

Parte dessa fauna, juntamente com mamíferos carnívoros, migrou da América do Norte para a América do Sul (e vice-versa) em um evento paleozoogeográfico que ficou conhecido como Grande Intercâmbio Americano (em inglês, *Great American Biotic Interchange* – GABI) (Webb, 1985; Fig. 4). Alguns pesquisadores consideram, inclusive, a migração do homem para a América do Sul como parte do GABI, o que teria culminado na extinção da megafauna (Cione et al., 2015). O GABI ocorreu em várias fases durante mais de 9 Ma, mas estima-se que a mais importante tenha ocorrido no Plioceno Superior, há aproximadamente 2,6 Ma, após o soerguimento do Istmo do Panamá e quando as condições climáticas estavam favoráveis (Webb, 1991; Woodburne, 2010; Cione et al., 2015).

O GABI foi um evento migratório assimétrico – mais táxons norte-americanos colonizaram a América do Sul do que o contrário, de modo que aproximadamente metade dos

gêneros encontrados atualmente no continente sul-americano são originários da América do Norte (Marshall, 1988; Webb, 2006). Essa assimetria pode ter sido resultado de uma maior suscetibilidade dos mamíferos sul-americanos à predação, pois a América do Sul possuía uma fauna de predadores menos desenvolvida (Faurby & Svenning, 2016). Além disso, o extenso e repetido intercâmbio de faunas entre a América do Norte e a Eurásia durante o Terciário pode ter resultado em uma maior resistência a patógenos na fauna norte-americana em comparação com a fauna sul-americana, que estava quase completamente isolada (Ferigolo, 1999).



Fig. 4 Exemplo de táxons norte- e sul-americanos envolvidos no Grande Intercâmbio Americano (GABI). Fonte: autora.

Os herbívoros norte-americanos possuíam uma dieta flexível e variável que incluía plantas C₃ e C₄, enquanto nativos como a macrauchenia (*Macrauchenia* sp.) apresentavam dieta mais restrita (Domingo et al., 2020). Apesar dessa aparente vantagem competitiva, o GABI não causou grandes extinções, mas sim comunidades extremamente diversas (Faurby & Svenning, 2016).

Embora a América do Sul tenha abrigado uma fauna diversa de grandes mamíferos durante o Pleistoceno – maiores até mesmo do que aqueles encontrados na África (Owen-Smith, 2013) – a maioria encontra-se extinta atualmente, fazendo com que o tamanho médio dos animais com mais de 10 kg diminuísse de 843 para 81 kg (Doughty et al., 2013). No sul do Brasil, a fauna que era dominada por espécies da Ordem Xenarthra no Pleistoceno, passou a ser dominada por roedores (Ordem Rodentia) no Holoceno (Lopes et al., 2020a).

Diversas explicações para a extinção do Pleistoceno Superior/Holoceno foram propostas. Por exemplo, Firestone e colaboradores (2007) sugeriram que a extinção da megafauna estaria relacionada com o impacto de um cometa sobre a América do Norte (há cerca de 12,9 ka) devido a geração de ondas de choque, pulsos termais e mudanças ambientais como a perda de biomassa vegetal. Além disso, esse impacto teria desestabilizado a camada de gelo, diminuindo a temperatura da Terra – período de resfriamento denominado *Younger Dryas* (Firestone et al., 2007; Sweatman, 2021), o que pode ter contribuído com a extinção da megafauna, como sugerido por outros autores (e.g., Stewart et al., 2021). No entanto, é mais provável que o impacto do cometa tenha tido um efeito local e esse evento por si só não seria capaz de explicar as extinções em massa do Pleistoceno Superior/Holoceno (Ruban, 2009). Ainda, Ferigolo (1999) sugeriu que essa extinção estaria relacionada à introdução de novos patógenos após o GABI, levantando mais uma hipótese. Entretanto, uma combinação de diferentes fatores, como mudanças ecossistêmicas relacionadas à última era glacial e a caça humana, é a explicação mais aceita atualmente (van Hoesel et al., 2014).

Após a última era glacial, o clima sofreu uma transição de frio e seco para quente e seco, no Holoceno Inferior, e quente e úmido, com algumas fases mais secas, a partir do Holoceno Médio (Prado & Alberdi, 1999; Behling et al., 2005; Roth et al., 2021). Consequentemente, houve mudanças na vegetação, como o aumento de gramíneas da família Cyperaceae, diminuição de poáceas da subfamília Pooidae e expansão das matas de galeria devido às condições mais úmidas (Behling et al., 2005; Mourelle et al., 2020; Roth et al., 2021). Registros polínicos obtidos de turfas do extremo sul do Brasil indicam uma melhoria climática no Holoceno marcada pela grande representatividade de polens arbóreos (Lima et al., 2020). Essas

mudanças ambientais foram provavelmente desvantajosas aos grandes mamíferos em decorrência de suas preferências ecológicas por campos (Bocherens et al., 2016).

O clima mais quente e úmido do Holoceno permitiu o desenvolvimento de plantas com maior capacidade competitiva, as quais tendem a apresentar um alto investimento em anatomia e defesas químicas contra a herbivoria, bem como baixo conteúdo proteico, fatores que teriam ocasionado na perda da diversidade de herbívoros (Mann et al., 2019). Porém, dados paleoclimáticos não indicam que a deglaciação mais recente foi mais rápida ou em maior magnitude do que as demais ocorridas nos últimos 700 ka (Barnosky et al., 2004), de modo que outros fatores devem ter atuado sinergicamente para a extinção da megafauna.

Mudanças na flora, desencadeadas por mudanças no clima, ocorreram diversas vezes ao longo do Pleistoceno sem causar grandes extinções e a chegada do homem à América do Sul foi a única novidade biológica que ocorreu no presente interglacial (Cione et al., 2009). O grande tamanho corporal dos mamíferos pleistocênicos conferia certas características adaptativas aos ecossistemas transitórios daquela época: eficiência metabólica e locomotora, resistência à inanição e longa expectativa de vida (Mann et al., 2019). Em contrapartida, também estava associado à uma baixa densidade populacional e taxa reprodutiva lenta, aumentando a vulnerabilidade da megafauna a ameaças previamente inexistentes, como a caça humana (Cione et al., 2009; Mann et al., 2019).

A cronologia do povoamento inicial da América do Sul ainda é um tema amplamente debatido. De acordo com a maioria dos arqueólogos, esse processo teria se iniciado entre 15,5 e 13 ka (Politis & Prates, 2018; Prates et al., 2020; Fiedel, 2022; Pérez-Balarezo et al., 2023). No entanto, registros mais antigos têm sido reportados na literatura, como é o caso de osteodermes de preguiças-gigantes da espécie *Glossotherium phoenesis*, encontrados na Serra das Araras (centro-oeste do Brasil) com idades de ~27 ka e modificados pelo homem (Pansani et al., 2023). A descontinuidade temporal e espacial de registros mais antigos do que 15 ka pode indicar que as populações humanas iniciais teriam sofrido extinções locais e regionais (Politis & Prates, 2018; Fiedel, 2022).

Os primeiros sinais de ocupação contínua no Cone Sul da América do Sul (i.e., Argentina, Chile, Uruguai e sul do Brasil) aparecem entre 14,5 e 14 ka (Politis & Prates, 2018; Fiedel, 2022) e especificamente a partir de 13 ka no sul do Brasil (Santos, 2023). Os últimos registros da megafauna no Cone Sul, por sua vez, datam de cerca de 7 ka (Politis et al., 2003; Politis et al., 2019), o que representaria uma coexistência de alguns milhares de anos (Fig. 5).

É possível que apenas a caça moderada e ocasional de fêmeas tenha sido suficiente para ocasionar a extinção da megafauna durante este período (Cione et al., 2009).

Artefatos líticos em associação estratigráfica com fósseis de megafauna são reportados para diversos sítios arqueológicos da América do Sul (Suárez & Santos, 2010). Alguns desses fósseis apresentam inclusive marcas de corte, a exemplo de ossos de *Megatherium americanum* (preguiça-gigante) encontrados em Campo Laborde na Argentina Pampeana (Politis et al., 2019). Entretanto, indícios diretos de que o homem foi a *causa mortis* de indivíduos da megafauna são raros.

Na busca por mais evidências sobre a influência humana nas extinções do Pleistoceno Superior/Holoceno, Prates & Perez (2021) analisaram a dinâmica temporal e distribuição espacial da megafauna sul-americana e pontas de projéteis do tipo *Fishtail*. Esses autores observaram uma forte relação entre o aumento de tais projéteis, bem como com as flutuações na demografia humana, e o desaparecimento de grandes mamíferos (Prates & Perez, 2021). No Brasil, um fóssil de mastodonte da espécie *Notiomastodon platensis*, recuperado da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, foi descrito contendo um artefato lítico associado ao crânio, o que representaria a primeira evidência direta de abate de animais da megafauna pelo homem na América do Sul (Mothé et al., 2020).

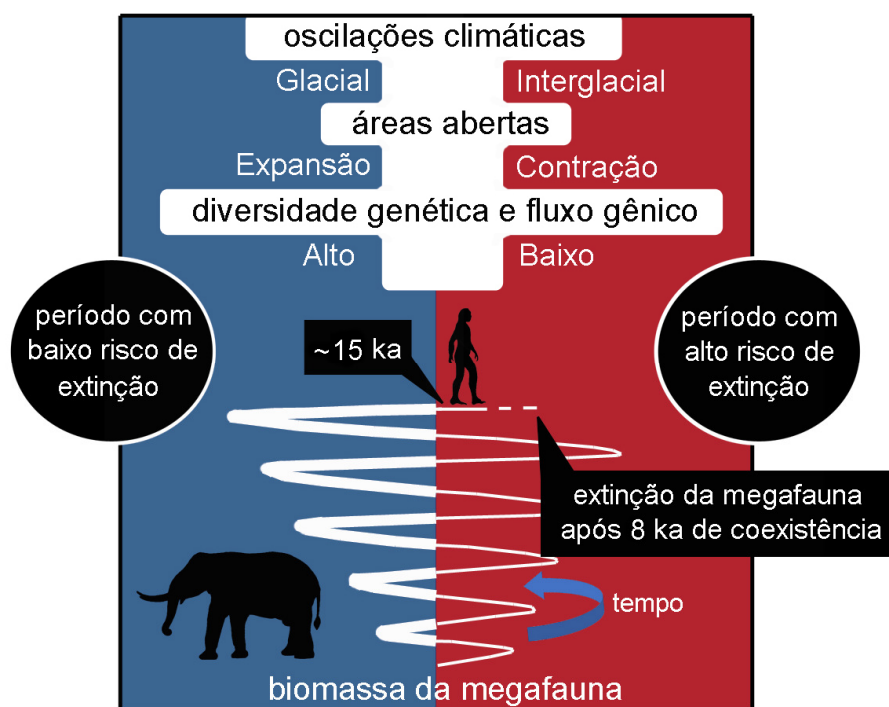


Fig. 5 Esquema sintetizando os principais fatores responsáveis pela extinção da megafauna. Adaptado de Soibelzon (2008) e Cione et al. (2015).

Considerando a escassez de evidências diretas de caça (em comparação com outras regiões com dados mais robustos, como é o caso da América do Norte), ainda é difícil avaliar a magnitude de cada variável – climática e antropogênica – sobre a extinção da megafauna na América do Sul (Barnosky et al., 2004). Com isso, diversos autores sugerem que sejam desenvolvidos estudos regionais para compreender a ecologia da fauna extinta, a dinâmica dessas espécies e, conseqüentemente, as reais causas da extinção (e.g, Barnosky et al., 2004; Hubbe et al., 2013). Tais estudos também permitiriam compreender os efeitos da mudança de fauna sobre as paisagens sul-americanas. Várias espécies da megafauna eram herbívoras pastadoras, como evidenciado por suas características morfológicas cranianas e dentárias (Janis, 2008; Madden, 2015) e, portanto, tinham papel importante na manutenção dos campos, impedindo a proliferação de árvores e arbustos, dispersando sementes, e auxiliando na ciclagem de nutrientes (Metera et al., 2010).

Megafauna marinha

Em um contexto pelágico marinho, classifica-se como megafauna as maiores espécies que ocorrem nesses ambientes (normalmente com massa corporal maior ou igual do que 45 kg, mas alguns autores consideram animais menores com respiração aérea), pertencentes a uma ampla variedade de grupos taxonômicos: peixes ósseos, elasmobrânquios, mamíferos, tartarugas, aves e até mesmo algumas espécies de moluscos, como lulas e polvos (Estes et al., 2016; Moleón et al., 2020).

No extremo sul do Brasil, registros pleistocênicos dessa fauna incluem fósseis de tubarão (e.g., *Carcharias taurus*, *Carcharodon carcharia*, *Galeocерdo cuvier*, *Isurus oxyrinchus*) e peixes ósseos como a miraguaia, *Pogonias cromis* (Richter, 1987; Buchmann, 1994; Buchmann & Rincon, 1997; Cruz et al., 2016), elementos cranianos e pós-cranianos de leão-marinho, *Otaria byronia* (Drehmer & Ribeiro, 1998; Rodrigues et al., 2004), vértebras de baleias (Balaenopteridae e Balaenidae) (Cunha & Nunan, 1980, Cunha, 1982, 1985; Cunha et al., 1992), fragmentos cranianos de toninha, *Pontoporia blainvillei* (Buchmann & Rincon, 1997; Ribeiro et al., 1998; Cruz et al., 2016; Fig. 6) e vértebras cervicais e segmento de tibiotarso de albatroz, *Thalassarche* sp. (Lopes et al., 2006). Porém, na presente tese será dado enfoque apenas aos mamíferos marinhos, em especial aos cetáceos (Ordem Cetacea – baleias e golfinhos).

Ao contrário da megafauna terrestre, a megafauna marinha sofreu uma redução na sua diversidade durante o Plioceno, como relatado em um estudo desenvolvido por Pimiento e colaboradores (2017), os quais calcularam a taxa de extinção de gêneros de mamíferos, aves aquáticas, tartarugas e tubarões do Paleoceno (66 Ma) ao Pleistoceno. Esses autores verificaram que o período com maior taxa de extinção foi entre 3,8 e 2,4 Ma, possivelmente uma consequência da alteração na circulação oceânica, mudanças na produtividade e redução nos habitats costeiros associadas ao início das glaciações. Com isso, cerca de 36% dos gêneros foram extintos e, quando considerados somente os mamíferos marinhos, a proporção é ainda maior: aproximadamente 55%. A megafauna moderna foi estabelecida após esse evento, durante o Pleistoceno (Pimiento et al., 2017), explicando, portanto, a aparição de táxons recentes nos sítios fossilíferos do Rio Grande do Sul. Enquanto os mamíferos terrestres atuais são significativamente menores do que aqueles do Pleistoceno, tal diferença não é observada na megafauna marinha (Estes et al., 2016).

Existem atualmente mais de 90 espécies de cetáceos (Society for Marine Mammalogy, 2023; Estes et al., 2016), sendo que aproximadamente metade ocorre no Atlântico Sul Ocidental (Bastida et al., 2018) e 33 já foram registradas em encalhes ao longo da área de estudo, a qual estende-se da Lagoa do Peixe até o Arroio Chuí (Prado et al., 2016). Entretanto, a diversidade fóssil registrada até o presente momento é bastante inferior. A grande maioria dos fósseis de mamíferos marinhos encontrados no extremo sul do Brasil compreende a restos de toninha, *P. blainvillei*, como reportado no trabalho de Ribeiro e colaboradores (1998).

Os fósseis de mais bem preservados compreendem a parte do rostro e do teto craniano, compostos principalmente por narinas ósseas, ossos nasais e frontais, vômer, maxilas e pré-maxilas (veja a Fig. 6). Além de serem atribuídos à mesma espécie de toninha vivente (Ribeiro et al., 1998), é possível que compreendam também à mesma população encontrada hoje em dia no sul do Brasil ou FMA (*Franciscana Management Area*) III, pois esta originou-se no Pleistoceno Inferior (Nara et al., 2022). Portanto, a presença desses fósseis possibilita estudar a ecologia da toninha em ambientes prístinos, sem influência humana. Atualmente, a toninha é classificada como vulnerável pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) em consequência de sua alta captura acidental (e mortalidade) em redes de pesca, mas outras ameaças incluem ingestão de resíduos, perda de potenciais presas devido à pesca excessiva e degradação de habitat (Zerbini et al., 2017).

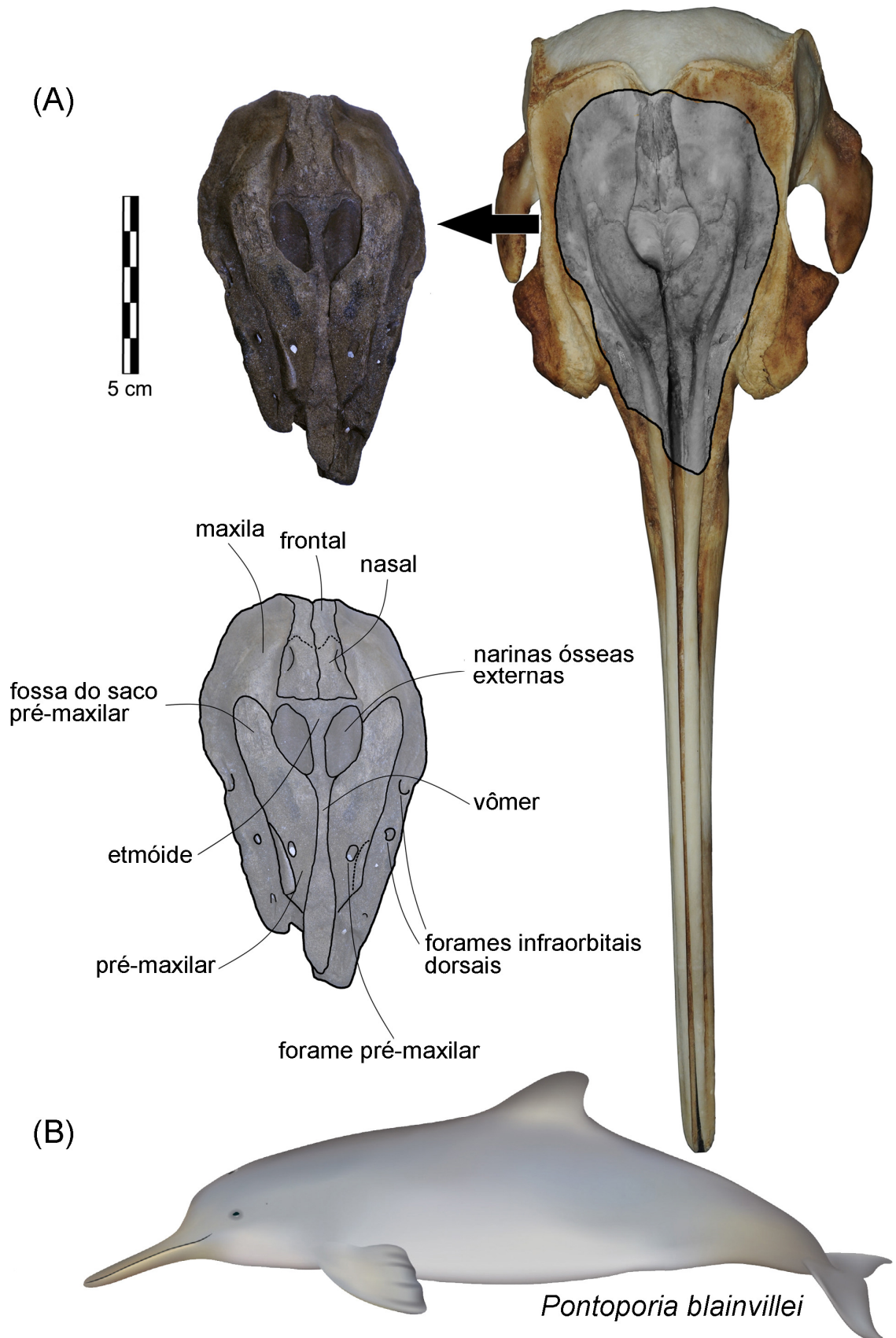


Fig. 6 Comparação entre um crânio fossilizado (MCN-PV 36963) e um crânio atual (A) e um desenho ilustrativo (Crespo, 2018) da toninha, *Pontoporia blainvillei* (B).

Outros registros quaternários para a costa brasileira são geologicamente mais recentes e incluem um fóssil de baleia-azul, *Balaenoptera musculus*, de idade holocênica, recuperado de fácies arenosas na costa de São Paulo (Buchmann et al., 2017) e balenídeos (Balaenidae), também de idade holocênica, recuperados da Lagoa Mirim, no Rio Grande do Sul (Lopes et al., 2020b). Infelizmente, os cetáceos têm um registro fóssil esparso, particularmente no Pleistoceno do hemisfério sul (Fordyce, 2018).

Dada a idade predominantemente pleistocênica dos sistemas de barreira da costa sul-brasileira, esses acabam sendo de suma importância para a reconstituição da história de baleias e golfinhos. O registro fóssil é fundamental para entender os efeitos das mudanças ambientais e climáticas sobre esses organismos ao longo do tempo e pode fornecer informações sobre a evolução, distribuição e extinção de espécies (Fordyce 2009). Novos fósseis são constantemente descobertos e existem ainda aqueles que estão depositados em coleções e museus, mas não foram devidamente descritos e, portanto, devem ser cientificamente explorados. Nesse sentido, ossos do ouvido, representados pela bula timpânica e periótico (Fig. 7), são especialmente importantes, pois exibem morfologias que são diagnósticas a nível de gênero e/ou espécie (Kasuya, 1973; Ekdale et al., 2011; Gol'din & Steeman, 2015).

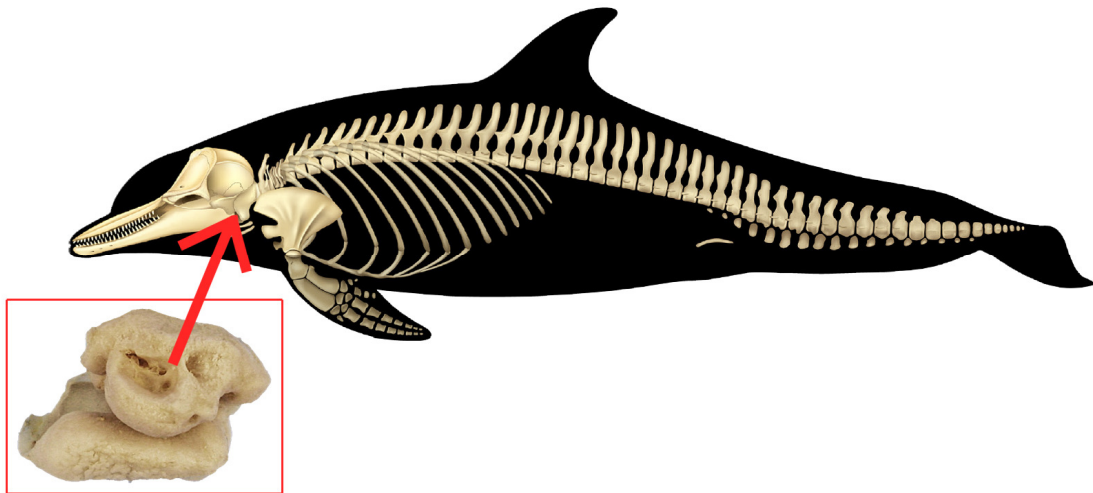


Fig. 7 Complexo timpanoperiótico de um golfinho-nariz-de-garrafa, *Tursiops truncatus*, e sua localização aproximada na face basal do crânio. Adaptado de Cozzi et al. (2017).

Geologia quaternária do Rio Grande do Sul

No Rio Grande do Sul afloram diversos depósitos de idade pleistocênica (Fig. 8) formados primariamente pela deposição de sedimentos em canais fluviais e planícies de

inundação (Da-Rosa, 2009). Os que deram origem ao material abordado neste estudo estão localizados ao longo das bacias do Arroio Touro Passo e Sanga da Cruz, no oeste do Rio Grande do Sul, próximos às fronteiras com o Uruguai e Argentina; do Arroio Pessegueiro, no centro do estado; e do Arroio Chuí, na planície costeira. Também se destacam os depósitos submersos marinhos, formados por sistemas deposicionais do tipo laguna-barreira em decorrência das oscilações eustáticas do nível do mar (Buchmann et al., 2009).

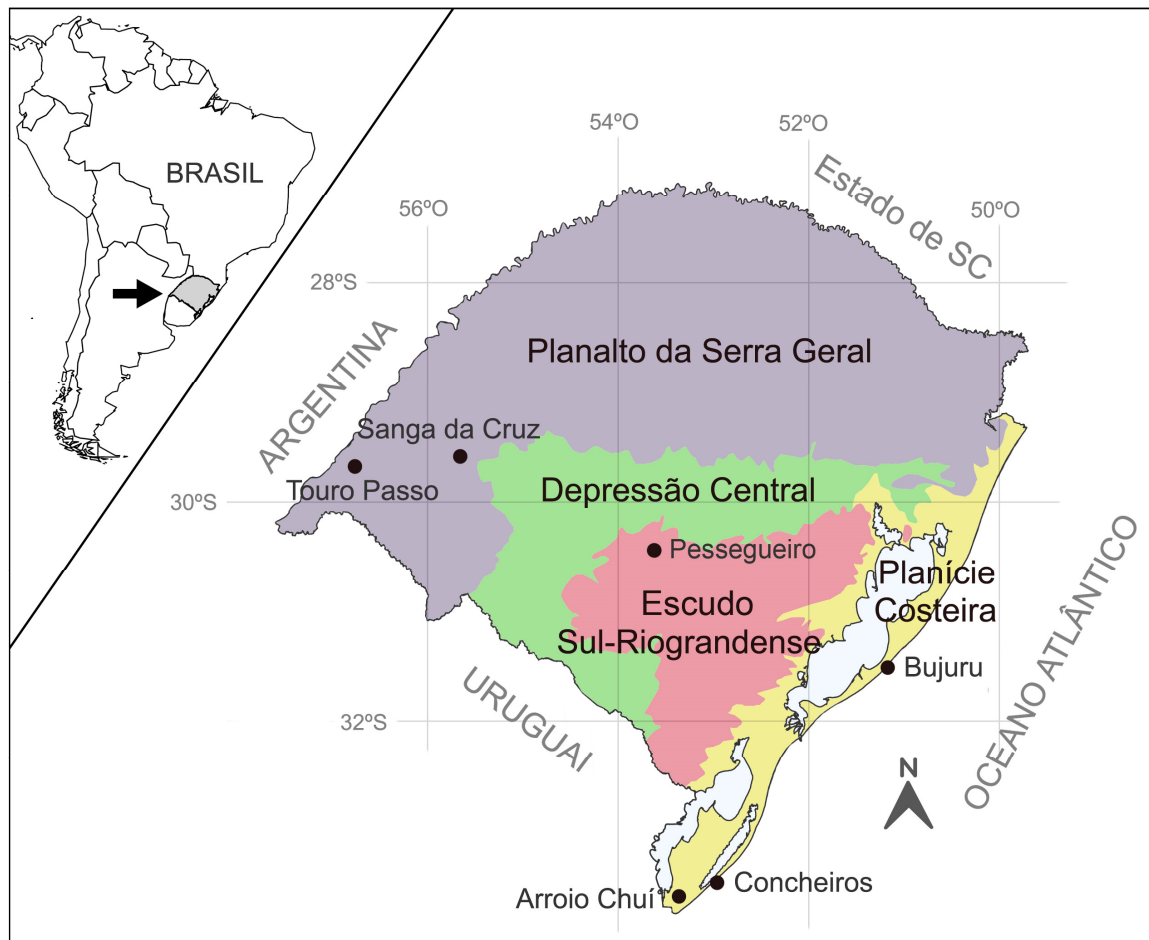
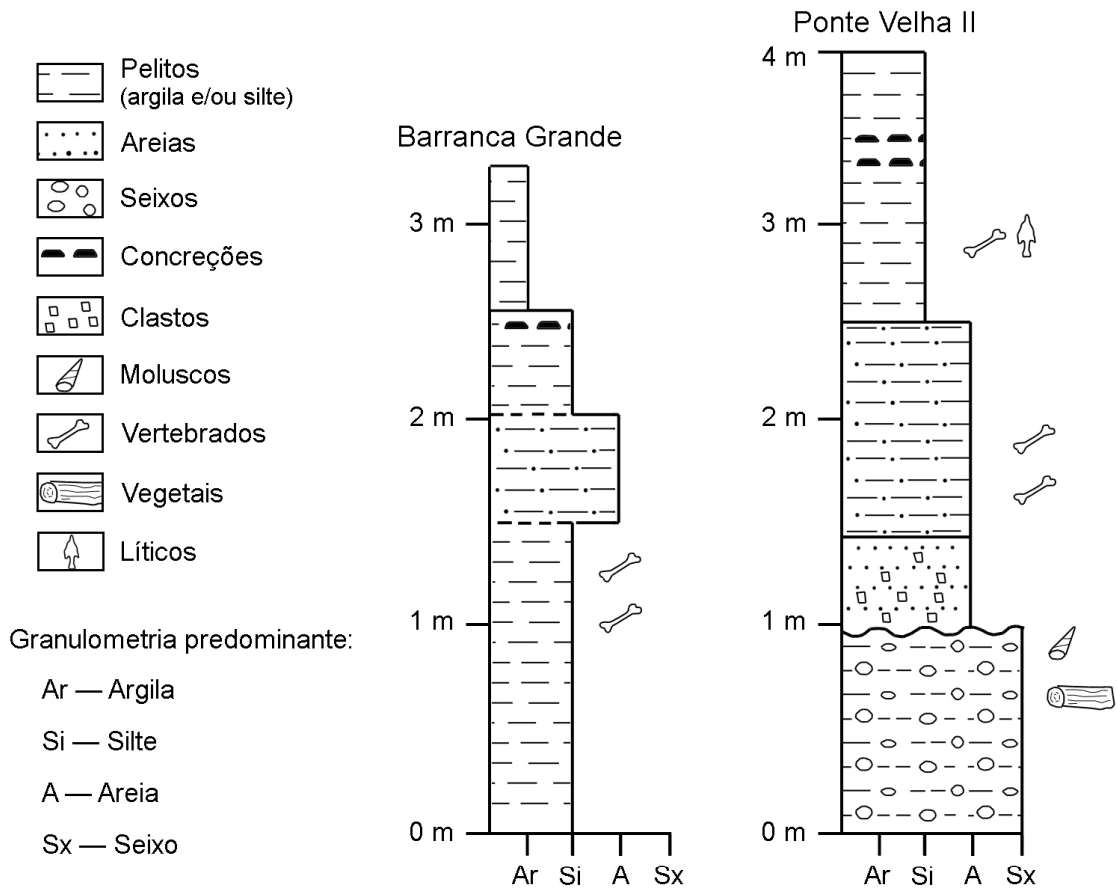


Fig. 8 Mapa geomorfológico do Rio Grande do Sul, com indicação dos sítios fossilíferos abordados no presente estudo. Adaptado de Da-Rosa (2009).

O Arroio Touro Passo é um afluente do Rio Uruguai e seus depósitos foram definidos por Bombim (1976) como pertencentes à Formação Touro Passo, a qual é composta por fácies conglomeráticas sobrepostas por níveis de areia e silte com concreções de carbonato de cálcio, CaCO_3 (Fig. 9). Essa formação remonta ao Pleistoceno Superior – seus sedimentos apresentam idades entre 42,9 e 6,4 ka de acordo com datações por termoluminescência de fácies conglomeráticas e lamíticas (Da-Rosa, 2009). A datação de mamíferos fósseis utilizando ressonância de *spin* eletrônico (provenientes da localidade Ponte Velha I) obteve idades similares: entre 42,2 e 10 ka (Kerber et al., 2011).

PERFIL ESTRATIGRÁFICO FORMAÇÃO TOURO PASSO (A)



SEÇÃO TRANSVERSAL ESQUEMÁTICA (B)

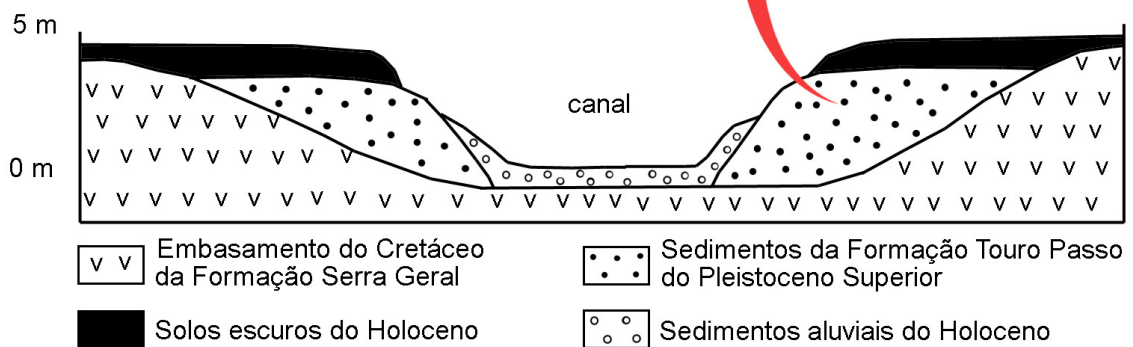


Fig. 9 Perfil estratigráfico das localidades Barranca Grande e Ponte Velha II, Formação Touro Passo (A), as quais expõem suas litologias ao longo das margens do Arroio Touro Passo (B). Imagens adaptadas de Oliveira & Kerber (2009) e Kerber et al. (2014).

Embora diversos afloramentos sejam descritos, como as localidades Ponte Velha I e II, Barranca Grande e Milton Almeida (Oliveira & Kerber, 2009), o material coletado carece, muitas vezes, de informações sobre a localidade e estrato proveniente (e.g., Scherer et al., 2007; Kerber & Oliveira, 2008). No entanto, estima-se que os fósseis depositados no Museu de

Ciências Naturais (SEMA, Porto Alegre-RS) sejam provenientes principalmente das localidades Barranca Grande e Milton Almeida (Oliveira & Kerber, 2009).

Restos de mamíferos da Formação Touro Passo apresentam como característica principal a intensa incrustação por carbonato (Fig. 10A), sendo normalmente recuperados de níveis de areia e silte, com elementos semi-articulados ou isolados, mas em proximidade (Kerber et al., 2014).

Sanga da Cruz, um afluente do Rio Ibicuí, contempla depósitos sedimentares consolidados sobre as rochas basálticas da Serra Geral da Bacia do Paraná (Da-Rosa, 2009). Não está associado a nenhuma formação geológica previamente descrita, porém a localidade Salatiel II apresenta litologia similar àquela encontrada na Formação Touro Passo, mas com estratos mais finos de lama e conglomerados (Scherer et al., 2009). Os fósseis ocorrem em diferentes níveis, principalmente nos conglomeráticos, normalmente incompletos e isolados (Fig. 10B), com sinais de retrabalhamento (Oliveira & Kerber, 2009; Scherer et al., 2009). Datações por diferentes métodos – ^{14}C em amostras biológicas (crânio de preguiça-gigante do gênero *Glossotherium* e troncos fossilizados) e termoluminescência em amostras de sedimentos – apontam para uma idade de deposição entre 17,8 e 11,7 ka (Miller, 1987; Milder, 2000).

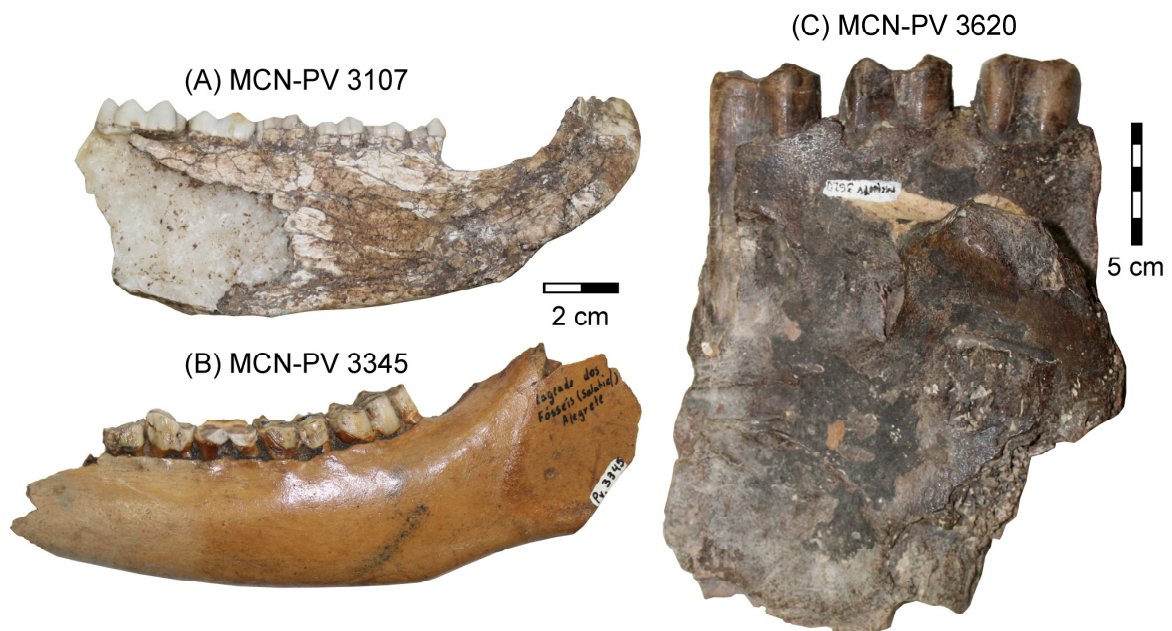


Fig. 10 Fragmento mandibular de queixada, *Tayassu pecari*, recuperado das barrancas do Arroio Touro Passo (A), de cervídeo, recuperado de Sanga da Cruz (B) e de preguiça-gigante, *Eremotherium laurillardii*, recuperado da Praia dos Concheiros (C). Fonte: autora.

Os depósitos sedimentares do Arroio Pessegueiro, consolidados sobre o Escudo Sul-Rio-Grandense (Da-Rosa, 2009), são formados por arenitos conglomeráticos, siltitos arenosos

e pelitos, com restos de mamíferos ocorrendo em fácies compostas por sedimentos pelíticos (Oliveira et al., 2002). Apesar de sua rara descrição geológica e ausência de datação absoluta, está associado a períodos de clima seco do Pleistoceno (Oliveira et al., 2002).

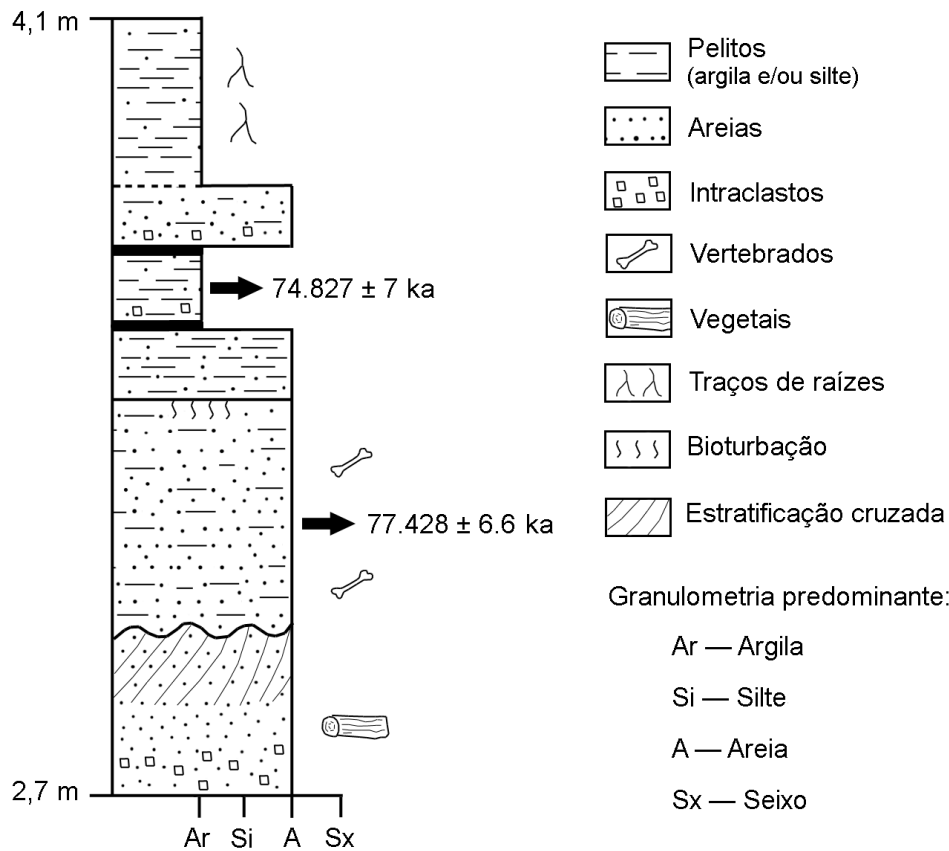
A Planície Costeira do Rio Grande do Sul, parte emersa da Bacia Sedimentar de Pelotas, abriga depósitos de diversas origens, associados ao Pleistoceno Médio-Superior, como os depósitos eólicos e fluviais do Arroio Chuí (Lopes et al., 2021; Fig. 11). Além disso, contempla diversos afloramentos submersos, localizados principalmente na costa sul, como o Parcel do Carpinteiro e o Banco Capela (Calliari et al., 1994; Buchmann, 1994; Buchmann et al., 2001; Buchmann & Tomazelli, 2003; Lopes & Buchmann, 2011).

A gênese da planície costeira está relacionada às oscilações de nível do mar do Quaternário, que resultaram em quatro sistemas deposicionais do tipo laguna-barreira, com idades correlacionadas com a cronologia de Imbrie et al. (1984): as Barreiras I, II e III com 325, 220 e 120 ka, respectivamente, e a Barreira IV, holocênica, com cerca de 6 ka (Villwock & Tomazelli, 1995; Tomazelli et al., 2000; Lopes et al., 2014). Cada idade representa, aproximadamente, um pico interglacial, no qual houve a deposição de sedimentos controlada pelo aumento do nível do mar. A subsequente diminuição do nível do mar, por sua vez, foi responsável pela progradação desses sistemas (Villwock & Tomazelli 1995, Tomazelli et al. 2000).

O Arroio Chuí está localizado entre as Barreiras II e III (veja a Fig. 11). Seus depósitos sedimentares foram inicialmente propostos por Soliani (1973) como parte da unidade litoestratigráfica Formação Santa Vitória. Posteriormente, Lopes e colaboradores (2021) propuseram a reclassificação dessa unidade como uma aloformação. Expõe fácies compostas por areia (com granulometria de fina a média) e argila, tendo como limite superior e inferior a Formação Cordão e a Barreira II, respectivamente (Lopes et al., 2013; 2021). Fósseis de mamíferos são recuperados principalmente das fácies de areia siltosa (Lopes et al., 2021), com idades que compreendem uma grande janela temporal, entre ~226 e 34 ka (datações por ressonância de *spin* eletrônico), provavelmente devido ao retrabalhamento dos depósitos através dos eventos transgressivos do nível do mar (Lopes et al., 2010).

Os fósseis provenientes da Formação Santa Vitória são relativamente frágeis, mas com alto grau de preservação (Lopes et al., 2005), a exemplo dos ossos de aves recuperados dessa formação (e.g., Lopes et al., 2019). Embora não esteja evidente na Fig. 12, fósseis do Arroio Chuí possuem coloração tipicamente mais clara do que aqueles encontrados *ex situ* na praia.

PERFIL ESTRATIGRÁFICO FORMAÇÃO SANTA VITÓRIA (A)



SEÇÃO TRANSVERSAL ESQUEMÁTICA PLANÍCIE COSTEIRA (B)

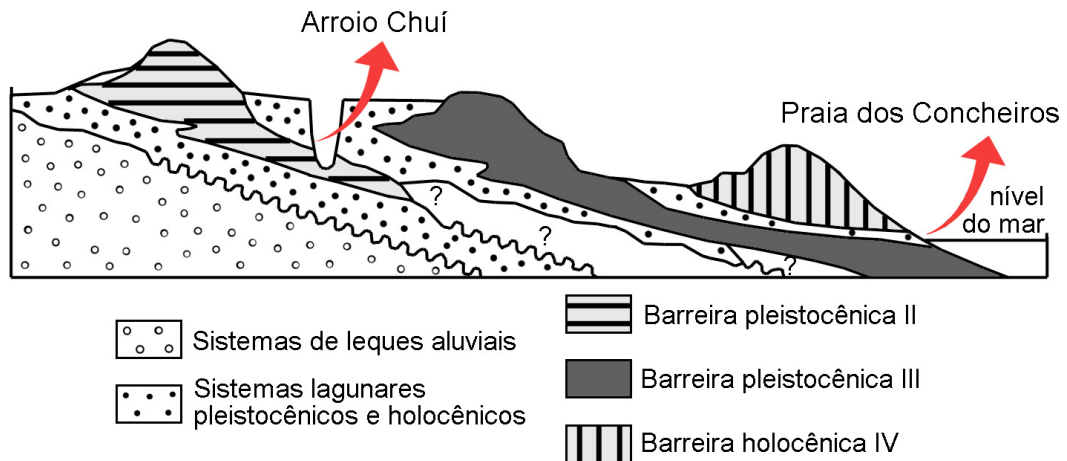


Fig. 11 Perfil estratigráfico da Formação Santa Vitória (A) e sua posição na Planície Costeira do Rio Grande do Sul (B). Representações esquemáticas modificadas de Lopes et al. (2021).

Os depósitos submersos apresentam uma assembleia terrestre fossilífera semelhante àquela encontrada no Arroio Chuí (Formação Santa Vitória) e, considerando suas proximidades geográficas, é possível que sejam de similar ou mesma procedência estratigráfica (Figueiredo, 1975; Buchmann, 1994). No entanto, os fósseis são encontrados *ex situ*, principalmente na Praia

dos Concheiros (Fig. 12), Praia do Hermenegildo e Praia do Albardão, dificultando tal afirmação. Ademais, a idade destes compreende uma janela temporal mais ampla – entre ~650 e 18 ka – de acordo com datações utilizando o método de ressonância de *spin* eletrônico (Lopes et al., 2010).

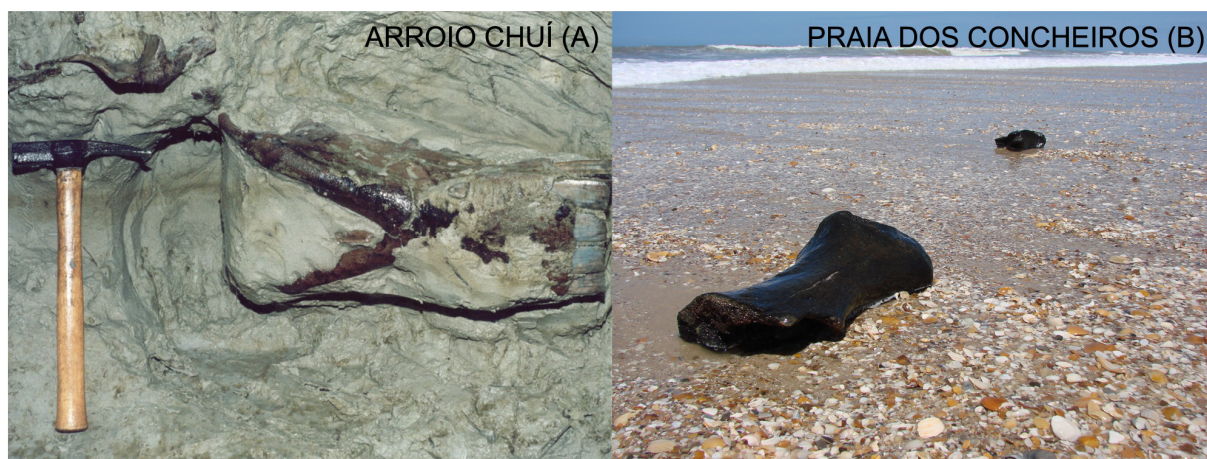


Fig. 12 Mandíbula de toxodonte, *Toxodon* sp., *in situ* nas barrancas do Arroio Chuí (Formação Santa Vitória) (A) e uma tíbia de preguiça-gigante, *Lestodon* sp., *ex situ* na zona de varrido da Praia dos Concheiros (B). Fotos: Buchmann.

As principais características dos fósseis provenientes dos afloramentos submersos são elevada densidade, dureza e coloração escura (Figueiredo, 1975; Buchmann, 1994; Fig. 10C) em consequência do alto conteúdo de metais incorporados durante a diagênese (i.e., conjunto de alterações químicas e físicas sofridas pelos fósseis desde a sua deposição), como ferro, bário e ítrio (Lopes & Ferigolo, 2015).

Além de fósseis de megafauna terrestre, os depósitos submersos preservaram fósseis de origem marinha (Fig. 6). Fósseis de cetáceos ainda não foram devidamente datados, porém a datação de corais da espécie *Oculina patagonica* por ^{14}C obteve uma idade superior a 40 ka, extrapolando o limite do método (Buchmann, 2002). Ademais, a datação por termoluminescência de um arenito (*beachrock*) localizado próximo ao Banco Capela obteve uma idade de aproximadamente 110 ka (Buchmann & Tomazelli, 2003). Considerando tais dados, juntamente com a atual configuração dos sistemas laguna-barreira da planície costeira, pressupõe-se que a principal fonte dos fósseis marinhos seja a Barreira III, pois é a mais bem preservada de idade pleistocênica e está sujeita à erosão direta pela ação das ondas (Buchmann, 2002). A Barreira III tem idade estimada entre 116 e 130 ka, período em que o nível do mar estava cerca de 8 m mais elevado do que atualmente (Villwock & Tomazelli, 1995; Rosa et al., 2017). Após esse evento transgressivo, o nível do mar baixou novamente e os fósseis provavelmente foram soterrados, sofrendo diagênese.

As acumulações fossilíferas submersas ocorrem em elevações topográficas em diversas profundidades, desde a borda do talude (~120 m de profundidade) até águas rasas, mas apenas aquelas localizadas em até ~20 m são retrabalhadas pela ação das ondas (Buchmann et al., 2001; Buchmann, 1994, 2002). Estão densamente distribuídas na costa sul, de modo que essa região possui maior ocorrência de fósseis encontrados na praia (Figueiredo, 1975; Correa, 1990; Buchmann, 2002). Esses depósitos são compostos de rochas carbonáticas e arenitos fortemente cimentados (Buchmann et al., 2001; Buchmann & Tomazelli, 2003), que são expostos, erodidos e transportados para a praia durante fortes tempestades, por ondas produzidas por ciclones extratropicais (Buchmann, 1994, 2002; Buchmann & Tomazelli, 2003; Buchmann et al., 2001; Cruz et al., 2016).

Métodos de estudo

Muitas vezes, paleontólogos se deparam com a ausência de representantes modernos ou análogos a formas fósseis, tornando difícil a reconstrução ecológica dessas espécies (Dantas et al., 2017). Nesse contexto, a análise de isótopos estáveis é um método amplamente difundido em estudos paleoecológicos (e.g., Lopes et al., 2013; Dantas et al., 2019; Oliveira et al., 2020; Gomes et al., 2023), pois permite reconstruções precisas da dieta real de mamíferos fósseis e, conseqüentemente, dos ambientes que esses costumavam forragear e habitar, independentemente de inferências morfológicas (Bocherens & Drucker, 2013).

Os isótopos estáveis são átomos energeticamente estáveis (ou seja, não sofrem decaimento radioativo ao longo do tempo) de um particular elemento químico que possuem o mesmo número de prótons e elétrons, mas diferem em relação ao número de nêutrons (Fig. 13) e, portanto, possuem massas atômicas (soma de prótons e nêutrons) distintas (Sulzman, 2007). Dos 118 elementos químicos conhecidos, 54 possuem ao menos dois isótopos estáveis, sendo que aqueles relacionados com a biosfera, hidrosfera e atmosfera são especialmente relevantes para pesquisas ecológicas (Ramos & González-Solís, 2012).

Os isótopos estáveis de um mesmo elemento são quimicamente equivalentes, entretanto seus comportamentos variam devido a diferenças em suas propriedades físicas relacionadas às suas massas (Ben-David & Flaherty, 2012). Essas características os permitem atuar como traçadores químicos, pois as composições isotópicas tendem a mudar de forma previsível ao longo dos compartimentos da biosfera (Peterson & Fry, 1987). Por exemplo, os isótopos de carbono presentes nos tecidos dos consumidores refletem o alimento digerido e assimilado,

porém com uma depleção dos isótopos leves devido à sua perda preferencial através da respiração (DeNiro & Epstein, 1978). Além disso, as razões isotópicas dos tecidos dependem dos constituintes dietéticos que participam de suas composições. Dessa forma, os consumidores são tipicamente mais enriquecidos do que a sua dieta e essa diferença é normalmente denominada de fator de discriminação trófica (e.g., Stephens et al., 2022) ou enriquecimento trófico (e.g., Tejada-Lara et al., 2018).

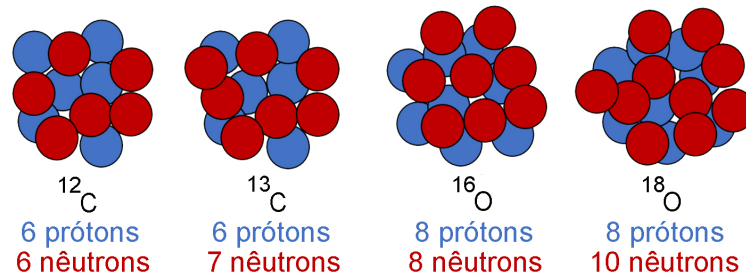


Fig. 13 Estrutura esquemática evidenciando prótons (em azul) e nêutrons (em vermelho) de isótopos de carbono e oxigênio comumente abordados em estudos paleoecológicos. Fonte: autora.

Usualmente, as composições isotópicas de materiais naturais são determinadas com grande precisão utilizando um espectrômetro de massas. São expressas pela notação delta (δ) em partes por mil (‰), de acordo com um padrão pré-definido para cada elemento, como segue: $\delta X = [(R_{\text{AMOSTRA}}/R_{\text{PADRÃO}}) - 1]$, onde X é o elemento na forma pesada e R é a razão entre isótopos pesados e leves na amostra (Peterson & Fry, 1987). Por convenção, os padrões são definidos internacionalmente de modo que os dados coletados por qualquer grupo de pesquisa ao redor do mundo sejam comparáveis (Ben-David & Flaherty, 2012).

Diversos materiais biológicos de mamíferos são passíveis de serem investigados isotopicamente, como sangue, pele, músculo e vibrissa, de modo que sua escolha depende da pergunta da pesquisa. Os elementos de um determinado tecido são assimilados durante intervalos de tempo específicos para a sua taxa metabólica, o que significa que diferentes tecidos refletem diferentes períodos (Dalerum & Angerbjörn, 2005). No entanto, normalmente apenas tecidos mineralizados como ossos e dentes estão disponíveis no caso dos fósseis. Essas estruturas são sintetizadas durante a vida do animal e compostas por duas frações: uma orgânica, formada majoritariamente por colágeno, e uma mineral, a “bioapatita”, composta por fosfato de cálcio e carbonato (Bocherens & Drucker, 2013; Fig. 14).

A partir do colágeno presente nos ossos e dentina, é possível obter as razões isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), as quais refletem a dieta do animal durante o período de síntese do tecido (DeNiro & Epstein, 1978, 1981). Já a análise do carbonato fornece razões

isotópicas de oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$), relacionadas principalmente com a água ambiental ingerida, e também de $\delta^{13}\text{C}$. Por fim, a análise do fosfato de cálcio permite a obtenção de $\delta^{18}\text{O}$ (Bocherens & Drucker, 2013), entretanto a análise do $\delta^{18}\text{O}$ do fosfato é mais custosa e complicada metodologicamente do que a análise do carbonato (Bryant et al., 1996).

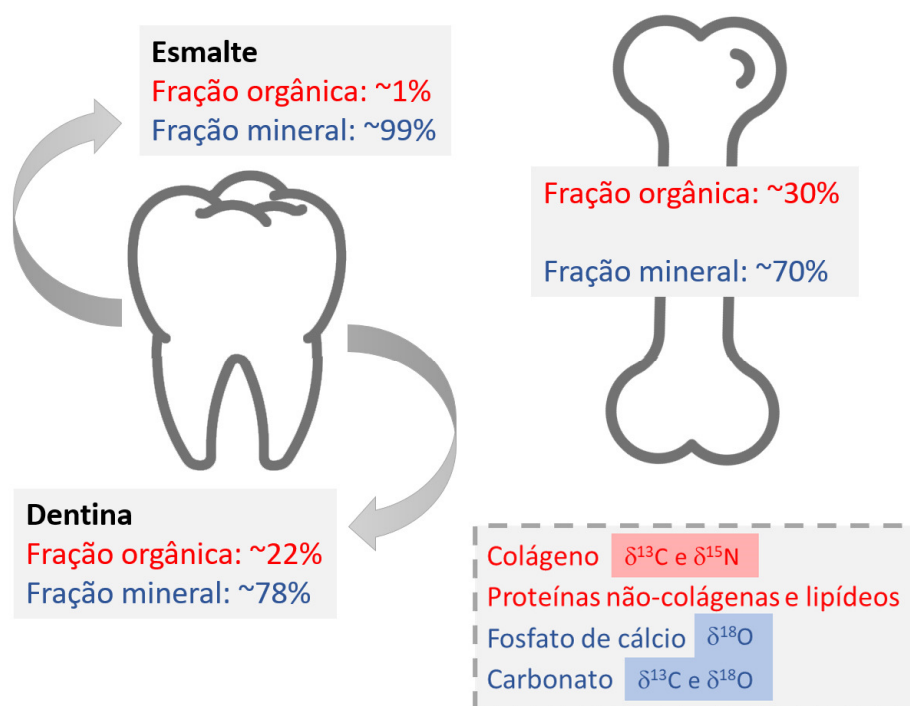


Fig. 14 Resumo da composição de ossos e dentes, evidenciando as principais composições isotópicas que podem ser recuperadas de cada componente. Modificado de Bocherens & Drucker (2013).

Por apresentar isótopos estáveis de dois elementos de origem dietética em sua composição ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), o colágeno é o componente preferencialmente analisado em estudos que objetivam reconstruir a dieta dos animais e seus locais de forrageio. Quando essa proteína está disponível, é possível separá-la e analisar os isótopos estáveis específicos dos aminoácidos que a compõem, uma abordagem molecular que permite uma melhor compreensão das contribuições dietéticas (Whiteman et al., 2019). Um exemplo do emprego dessa ferramenta em amostras fósseis é o estudo desenvolvido por Tejada e colaboradores (2021). Esses autores analisaram as razões isotópicas de nitrogênio em glutamato e fenilalanina com o objetivo de reconstruir a posição trófica de uma espécie extinta de preguiça-gigante, *Mylodon darwini*. A fenilalanina é caracterizada como um “aminoácido fonte”, pois seus valores de $\delta^{15}\text{N}$ permanecem praticamente inalterados durante a assimilação pelos consumidores, já o ácido glutâmico (analisado como glutamato) é um “aminoácido trófico”, pois sofre reações de desaminação e transaminação que resultam em um enriquecimento de ^{15}N a cada nível trófico

(Whitemann et al., 2019). Com isso, Tejada e colaboradores (2021) verificaram que as diferenças entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ desses dois aminoácidos ($\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Fen}}$) de *M. darwini* se assemelhavam às de outros mamíferos onívoros.

Infelizmente, a matéria orgânica de fósseis muitas vezes encontra-se degradada e inadequada para análise isotópica, especialmente de regiões subtropicais úmidas, limitando os paleontólogos ao uso da bioapatita (Clementz, 2012; Zhao et al., 2021). Em tais contextos, a análise do carbonato é preferível, pois fornece informações de ao menos dois elementos de relevância paleoecológica, diferentemente do fosfato, que não apresenta carbono em sua composição (Fig. 14). Entretanto, apesar de ser quase sempre possível mensurar as razões isotópicas de carbono e oxigênio de ossos e dentes fósseis, é necessário determinar se os valores obtidos correspondem aos valores reais do organismo, de quando ele estava vivo (Bocherens & Drucker, 2013).

Normalmente, assume-se que os componentes minerais do esmalte permanecem bem preservados em amostras com até 100 Ma (Clementz, 2012). O esmalte é um tecido extremamente compacto, com baixo conteúdo orgânico, cristais grandes e de alta densidade, características que aumentam sua resistência à diagênese, enquanto o tecido ósseo é altamente poroso, e a dentina apresenta porosidade intermediária (Kohn & Cerling, 2002). Para avaliar o grau de preservação de amostras fósseis, diversos métodos podem ser aplicados, incluindo análise de cristalinidade e avaliação das semelhanças e diferenças nas composições de espécimes de uma mesma localidade (valores inesperados podem ser explicados por alteração diagenética) (Kohn & Cerling, 2002; Zhao et al., 2021).

Em amostras bem preservadas, o $\delta^{13}\text{C}$ do carbonato está relacionado com os processos que ocorrem na base da cadeia trófica e, portanto, reflete as razões isotópicas dos produtores primários (Kelly, 2000). As plantas fixam o carbono através de três vias fotossintéticas: do ciclo de Calvin, conhecido como via C_3 , da via de Hatch-Slack ou de quatro carbonos (C_4) e do metabolismo ácido das crassuláceas (CAM).

Na fotossíntese C_3 , a enzima ribulose 1,5-bifosfato (Rubisco) carboxilase/oxigenase catalisa a reação inicial do ciclo ao combinar-se com o dióxido de carbono (Marshall et al., 2007; Raven et al., 2007). Essa enzima possui alta afinidade pelo ^{12}C e discrimina contra o ^{13}C , fazendo com que as razões isotópicas das plantas C_3 sejam altamente empobrecidas, em torno de -28‰ (O'Leary, 1988), valores que podem variar ao longo do tempo geológico devido a mudanças no carbono atmosférico. Na via fotossintética do tipo C_4 , o dióxido de carbono é inicialmente fixado ao fosfoenolpiruvato (PEP) em uma reação catalisada pela enzima PEP

carboxilase, onde o fracionamento é fracamente expresso (Marshall et al., 2007; Raven et al., 2007). Dessa forma, as plantas C₄ são menos empobrecidas no ¹³C e apresentam valores de $\delta^{13}\text{C}$ ao redor de -14‰ (O'Leary, 1988). As reações simplificadas de fixação do carbono estão ilustradas na Figura 15.

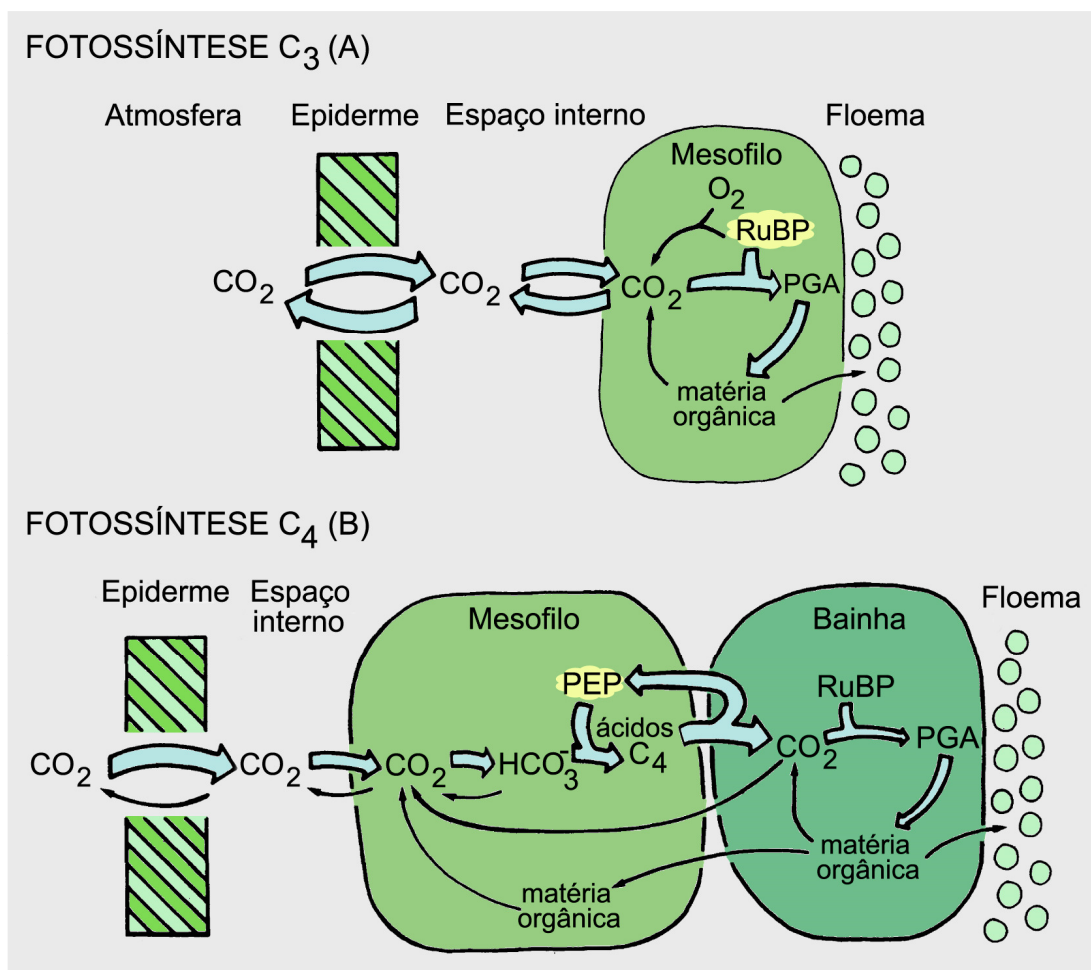


Fig. 15 Principais reações que levam à fixação de carbono nas vias fotossintéticas C₃ (A) e C₄ (B). Adaptado de O'Leary (1988).

Além da variação esperada de $\delta^{13}\text{C}$ devido à via metabólica, outros fatores podem afetar as razões isotópicas dos produtores primários terrestres. Por exemplo, as plantas C₃ de dossel fechado são tipicamente mais empobrecidas no ¹³C do que aquelas que crescem em ambientes abertos (e.g., Cerling et al., 2004), como resultado da baixa irradiância e reciclagem de dióxido de carbono empobrecido em ¹³C (Koch, 2007).

A via fotossintética CAM ocorre em plantas suculentas, as quais estão presentes principalmente em ambientes estressantes como desertos e, dessa forma, possuem baixa biomassa em outras regiões (Lüttge, 2004). Por esse motivo, essa via específica não será abordada na presente tese, já que as plantas CAM provavelmente não representavam

importantes fontes alimentares aos herbívoros pleistocênicos. No bioma Pampa, plantas C₃ e C₄ coexistem atualmente (Overbeck et al., 2007), sendo que as primeiras eram dominantes durante o Pleistoceno (Mourelle et al., 2020). Plantas com a via fotossintética C₃ compreendem árvores, arbustos e algumas gramíneas de estação fria, enquanto a via fotossintética C₄ geralmente ocorre em gramíneas de estação quente (Pearcy & Ehleringer, 1984).

Com exceção de alguns poucos exemplos, como o capim-marinho, *Spartina alterniflora*, uma planta encontrada em marismas, os produtores primários marinhos utilizam principalmente a via fotossintética C₃ (Fry & Sherr, 1989; Michener & Kaufman, 2007). Entretanto, apresentam ampla variação nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ relacionada a uma série de fatores, como: barreiras à difusão de carbono inorgânico dissolvido, HCO_3^- e CO_2 , criadas por uma camada de água estagnada; temperatura e concentração de CO_2 dissolvido; densidade celular e taxas de crescimento do fitoplâncton (Fry & Sherr, 1989). Isso resulta em diferenças entre os ambientes aquáticos: algas planctônicas são tipicamente empobrecidas no ^{13}C em comparação com algas bentônicas (France, 1995) e tais diferenças persistem em consumidores de níveis tróficos superiores (Kelly, 2000).

Os valores de $\delta^{18}\text{O}$ de tecidos mineralizados dependem de várias reservas de oxigênio com composições isotópicas distintas, as quais interagem durante os processos biológicos (Luz & Kolodny, 1985), tornando a interpretação do $\delta^{18}\text{O}$ mais complexa (Ben-David & Flaherty, 2012). As principais fontes de entrada desse elemento no organismo de mamíferos incluem a ingestão (de água e alimentos) e a inalação (de vapor de água e gás oxigênio) durante a respiração, enquanto as principais perdas ocorrem através da expiração, excreção e transpiração (Luz & Kolodny, 1985; Koch, 2007). Os átomos de oxigênio provenientes das fontes de entrada compõem o fluido corporal do qual o biomineral se precipita, um processo dependente também da temperatura (Koch, 2007). Apesar da temperatura corporal de mamíferos e a composição isotópica do oxigênio atmosférico serem praticamente constantes, a composição da água ingerida é variável (revisado por Kohn et al., 1996). Além disso, o $\delta^{18}\text{O}$ pode variar entre indivíduos devido a diferenças fisiológicas relacionadas aos fluxos de entrada e saída de oxigênio (Kohn, 1996; Clementz & Koch, 2001).

A água ingerida fornece mais de 50% do oxigênio que compõe a água corporal de mamíferos terrestres (Koch, 2007) e, desse modo, corresponde à principal fonte de variação encontrada nos tecidos mineralizados desses animais (Podlesack et al., 2008). A água ingerida, por sua vez, tende a refletir a água ambiental, cujas razões isotópicas dependem do fracionamento isotópico durante o ciclo hidrológico (Fig. 16).

Diferentes espécies moleculares (isotópicos) de H_2O têm pressões de vapor distintas que são proporcionais às suas massas (Ehleringer & Rundel, 1989). Consequentemente, as moléculas de água compostas por isótopos leves são mais propensas à evaporação e aquelas isotopicamente pesadas, por outro lado, são inicialmente eliminadas durante a precipitação (veja Pederzani & Britton, 2019). Tais processos resultam em uma variação preditiva na composição isotópica das águas ambientais (Fry, 2006) e, portanto, no $\delta^{18}\text{O}$ dos animais terrestres que as ingerem, variações essas intimamente relacionadas com o clima – principalmente temperatura e umidade.

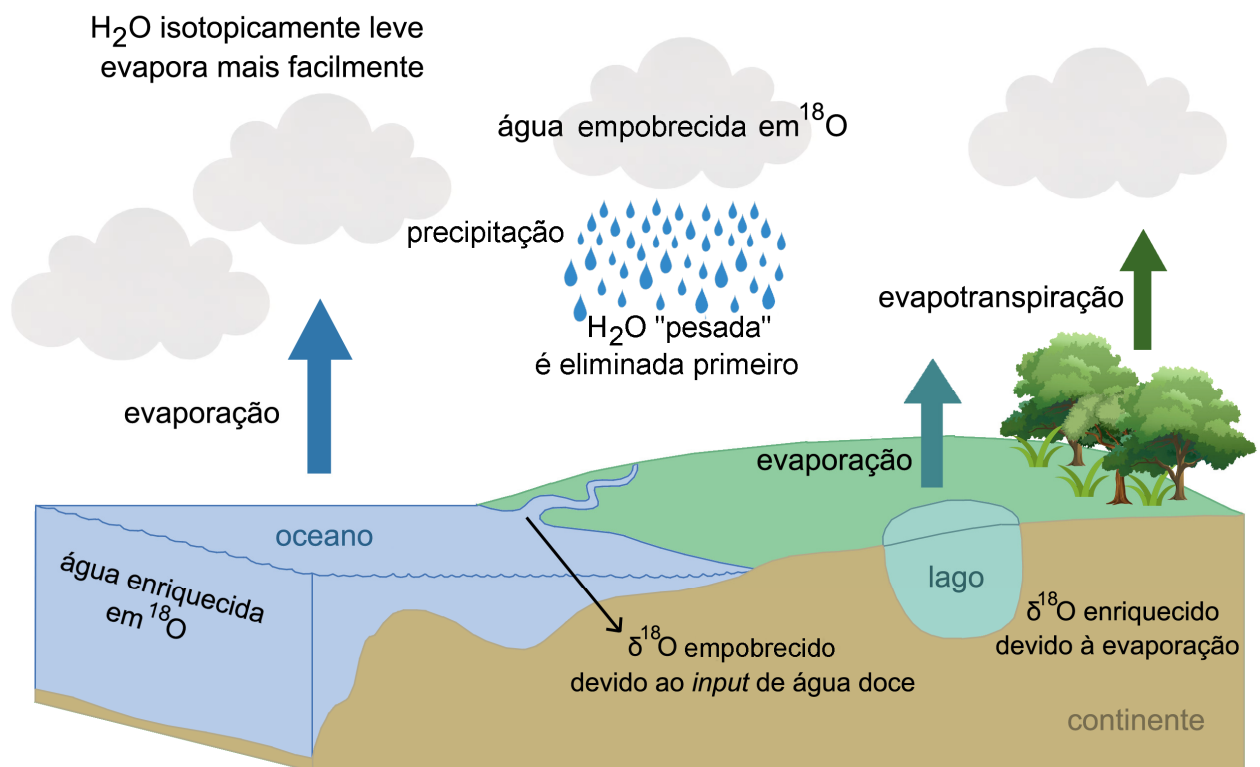


Fig. 16 Processos que influenciam a composição isotópica da água durante o ciclo hidrológico. Fonte: autora.

De modo geral, um clima mais frio/úmido resulta em valores de $\delta^{18}\text{O}$ mais negativos (ou empobrecidos), enquanto um clima mais quente/seco acarreta valores mais positivos (ou enriquecidos) em águas meteóricas (Koch, 2007; Bocherens & Drucker, 2013). Entretanto, o efeito da evaporação é mais pronunciado em plantas como resultado da transpiração foliar (Dawson et al., 2002), com um enriquecimento no ^{18}O inversamente proporcional à umidade relativa (Koch, 2007). Isso faz com que herbívoros com diferentes comportamentos de obtenção de água (através do ato de beber, ou indiretamente através da alimentação) reflitam aspectos distintos do ambiente: os que suprem suas necessidades de água por meio da dieta refletem a

aridez do ambiente, enquanto os bebedores obrigatórios normalmente rastreiam as razões isotópicas das águas meteóricas locais (Levin et al., 2006).

O $\delta^{18}\text{O}$ da bioapatita de mamíferos marinhos é semelhante ao da água ambiental (Newsome et al., 2010). As razões isotópicas de oxigênio da água do mar mostram uma relação estreita com a salinidade, pois ambas são fortemente influenciadas pela evaporação e entrada de água doce (Belem et al., 2019; Klein et al., 1996; LeGrande & Schmidt, 2006). Desse modo, espécies estuarinas costeiras são tipicamente empobrecidas no ^{18}O em comparação com espécies oceânicas e, conseqüentemente, o $\delta^{18}\text{O}$ de cetáceos evidencia seus habitats preferenciais (Drago et al., 2020). Portanto, embora guiados pelos mesmos processos, o $\delta^{18}\text{O}$ de mamíferos terrestres e mamíferos marinhos fornecem informações paleoambientais e paleoecológicas distintas.

Objetivos

Geral

A presente tese objetivou analisar aspectos paleoecológicos da megafauna marinha e terrestre do Pleistoceno do sul do Brasil. Para isso, utilizou-se principalmente da análise de isótopos estáveis de carbono e oxigênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$) a partir do carbonato da bioapatita de ossos e dentes. Espera-se que as informações obtidas sirvam como subsídios para melhor compreensão dos eventos que ocorreram no passado, como a extinção dos grandes herbívoros pleistocênicos, bem como para entender a ecologia de espécies marinhas viventes, como da toninha, *Pontoporia blainvillei*, em ambientes prístinos e sem influência humana.

Específicos

Seguem abaixo os objetivos específicos, cada um contemplado em um capítulo da presente tese:

CAPÍTULO 1. Paleodiet of Lamini camelids (Mammalia: Artiodactyla) from the Pleistocene of southern Brazil: insights from stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$)

Reconstruir a dieta de camelídeos sul-americanos (*Hemiauchenia paradoxa*, *Lama guanicoe* e *Vicugna vicugna*) do Pleistoceno do sul do Brasil e, com isso, obter informações sobre esse paleoambiente.

CAPÍTULO 2. Paleobiology of Pleistocene large land mammals from the Brazilian Pampa

Compreender a paleoecologia de grandes mamíferos do bioma Pampa brasileiro através de dados previamente publicados e novas análises isotópicas.

CAPÍTULO 3. Pleistocene cetacean fossils from the coastal plain of Rio Grande do Sul in southern Brazil

Descrever táxons de baleias e golfinhos que habitavam o Atlântico Sul Ocidental, utilizando uma coleção de ossos do ouvido (buls timpânicas e perióticos), com implicações para a distribuição histórica desses cetáceos.

CAPÍTULO 4. Ecological traits of the franciscana dolphin (*Pontoporia blainvillei*) from the Late Pleistocene to the present days based on stable isotope analysis

Investigar aspectos ecológicos da toninha, *P. blainvillei*, através do tempo geológico – do Pleistoceno Tardio ao Holoceno (presente) – por meio da comparação das assinaturas isotópicas de espécimes fósseis e recentes.

Referências

- Abe-Ouchi, A., Saito, F., Kawamura, K., Raymo, M.E., Okuno, J., Takahashi, K., Blatter, H., 2013. Insolation-driven 100,000-year glacial cycles and hysteresis of ice-sheet volume. *Nature*, 500: 190–193.
- Barbehenn, R.V., Chen, Z., Karowe, D.N., Spickard, A., 2004. C₃ grasses have higher nutritional quality than C₄ grasses under ambient and elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 10: 1565–1575.
- Barnosky, A.D., Koch, P.L., Feranec, R.S., Wing, S.L., Shabel, A.B., 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science*, 306: 70–75.
- Bastida, R., Rodríguez, D., Secchi, E., Silva, V., 2018. Mamíferos Aquáticos da América do Sul e Antártica. Vázquez Mazzini Editores.
- Behling, H., 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177: 19–27.
- Behling, H., Pillar, V.D., Bauermann, S.G., 2005. Late Quaternary grassland (campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 133: 235–248.
- Belem, A.L., Caricchio, C., Albuquerque, A.L.S., Venancio, I.M., Zucchi, M.R., Santos, T.H.R., Alvarez, Y.G., 2019. Salinity and stable oxygen isotope relationship in the

- southwestern Atlantic: constraints to paleoclimate reconstructions. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91: e20180226.
- Ben-David, M., Flaherty, E.A., 2012. Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of Mammalogy*, 93: 312–328.
- Bintanja, R., van de Wal, R.S.W., 2008. North American ice-sheet dynamics and the onset of 100,000-year glacial cycles. *Nature*, 454: 869–872.
- Bischof, J.F., Darby, D.A., 1997. Mid- to Late Pleistocene ice drift in the western Arctic Ocean: evidence for a different circulation in the past. *Science*, 277: 74–78.
- Bocherens, H., Drucker, D.G., 2013. Terrestrial teeth and bones. In: Elias, S.A., Mock, C.J. (Eds), *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, pp. 304–314.
- Bocherens, H., Cotte, M., Bonini, R., Scian, D., Straccia, P., Soibelzon, L., Prevosti, F.J., 2016. Paleobiology of sabretooth cat *Smilodon populator* in the Pampean Region (Buenos Aires Province, Argentina) around the Last Glacial Maximum: insights from carbon and nitrogen stable isotopes in bone collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449: 463–474.
- Bombim, M., 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o neoquaternário da região da Campanha – Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil); a Formação Touro Passo, seu conteúdo fóssilífero e a pedogênese pós-deposicional. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Borrero, L.A., 1996. The Pleistocene-Holocene transition in southern South America. In: Straus, L.G., Eriksen, B.V., Erlandson, J.M., Yesner, D.R. (Eds), *Humans at the End of the Ice Age: The Archaeology of the Pleistocene—Holocene Transition*. Springer, pp. 339–354.
- Bryant, D., Koch, P.L., Froelich, P.N., Showers, W.J., Genna, B.J., 1996. Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60: 5145–5148.
- Buchmann, F.S., 1994. Distribuição de fósseis pleistocênicos na zona costeira e plataforma continental interna no Rio Grande do Sul. *Acta Geológica Leopoldensia*, São Leopoldo, 39: 355–364.
- Buchmann, F.S.C., 2002. Bioclastos de organismos terrestres e marinhos na praia e plataforma interna do Rio Grande do Sul: natureza, distribuição, origem e significado geológico. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

- Buchmann, F.S., Rincon, G., 1997. Fósseis de vertebrados marinhos do Pleistoceno superior da porção Sul da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Notas Técnicas*, 8: 7–16.
- Buchmann, F.S., Tomazelli, L.J., 2003. Relict nearshore shoals of Rio Grande do Sul, southern Brazil: origin and effects on nearby modern beaches. *Journal of Coastal Research*, 35: 318–322.
- Buchmann, F.S., Seeliger, M., Zanella, L.R.C., Madureira, L.S.P., Tomazelli, L.J., Calliari, L.J., 2001. Análise batimétrica e sedimentológica no estudo do Parcel do Carpinteiro, uma paleolinha de praia pleistocênica na antepraia do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, 28: 109–115.
- Buchmann, F.S., Caron, F., Lopes, R.P., Ugri, A., Lima, L.G., 2009. Panorama geológico da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. In: Ribeiro, A.M., Bauermann, S.G., Scheres, C.S. (Eds), *Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, pp. 34–56.
- Buchmann, F.S., Zurlo, F.M., Vannucchi, F.S., Martins, C.C.A., 2017. First record of a fossil blue whale in São Paulo state, Brazil. *Aquatic Mammals*, 43: 649–654.
- Calliari, L.J., Esteves, L.S., Oliveira, C.P.L., Tozzi, H.A.M., 1994. Padrões sonográficos de um afloramento de beachrock na plataforma continental interna do Rio Grande do Sul (COMEMIR/OSNLR). *Notas Técnicas*, 7: 27–32.
- Cerling, T.E., Hart, J.A., Hart, T.B., 2004. Stable isotope ecology in the Ituri Forest. *Oecologia*, 138: 5–12.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Soibelzon, L., 2009. Did humans cause the Late Pleistocene-Early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? In: Haynes, G. (Ed), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*. Springer, pp. 125–144.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H., Tonni, E.P., 2015. *The Great American Biotic Interchange a South American Perspective*. Springer.
- Clementz, M.T., 2012. New insight from old bones: stable isotope analysis of fossil mammals. *Journal of Mammalogy*, 93: 368–380.
- Clementz, M.T., Koch, P.L., 2001. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*, 129: 461–472.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X., 2013. The ICS International chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36: 199–204.

- Correa, I.C.S., 1990. Analyse morphostructurale et evolution paleogeographique de la plate-forme continentale atlantique sud-bresilienne (Rio Grande do Sul – Bresil). Tese de Doutorado, Universidade de Bourdeaux.
- Cozzi, B., Huguenberger, S., Oelschläger, H., 2017. Anatomy of Dolphins. Academic Press.
- Crespo, E.A., 2018. Franciscana dolphin: *Pontoporia blainvillei*. In: Würsig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, K. (Eds), Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, pp. 388–392.
- Cruz, E.A., Dillenburg, S.R., Buchmann, F.S., 2016. Description and controls on distribution of Pleistocene vertebrate fossils from the central and southern sectors of the coastal plain of Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19: 425–438.
- Cunha, F.L.S., 1982. Novos registros de baleias fósseis (Balaenopteridae e Balaenidae) no Pleistoceno de Santa Vitória do Palmar, RS, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54: 264.
- Cunha, F.L.S., 1985. Registros de cetáceos Balaenidae (*Eubalaena*) no Pleistoceno de Santa Vitória do Palmar, RS, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57: 142.
- Cunha, F.L.S., Nunan, G.W.A., 1980. Pleistocene marine vertebrates (Sciaenidae and Balaenopteridae) from litoral of Santa Vitória do Palmar, RS, Brasil. *Anais do 31º Congresso Brasileiro de Geologia*, 5: 3049–3055.
- Cunha, F.L.S., Bergqvist, L.P., Capilla, R., 1992. Cetáceos fósseis e subfósseis da coleção de paleovertebrados do Museu Nacional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 64: 277–288.
- Dalerum, F., Angerbjörn, A., 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, 144: 647–658.
- Dantas, M.A.T., Cherkinsky, A., Bocherens, H., Drefahl, M., Bernardes, C., França, L.M., 2017. Isotopic paleoecology of the Pleistocene megamammals from the Brazilian Intertropical Region: feeding ecology ($\delta^{13}\text{C}$), niche breadth and overlap. *Quaternary Science Reviews*, 170: 152–163.
- Dantas, M.A.T., Araújo, A.V., Nogueira, E.E., Silva, L.A., Leoni, R.A., Félix, P.M., Cherkinsky, A., 2019. Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$) of mesoherbivores from Late Pleistocene of Gruta da Marota, Andaraí, Bahia, Brazil. *Historical Biology*, 33: 643–651.
- Da-Rosa, A.A.S., 2009. Geologia do Quaternário continental do RS: estado da arte e perspectivas de trabalho. In: Ribeiro, A.M., Bauermann, S.G., Scherer, C.S. (Eds),

- Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos. Sociedade Brasileira de Paleontologia, pp. 17–34.
- Dawson, T.E., Mandelli, S., Plamboeck, A.H., Templer, P.H., Tu, K.P., 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:507–559.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495–506.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45: 341–351.
- Denton, G.H., Anderson, R.F., Toggweiler, J.R., Edwards, R.L., Schaefer, J.M., Putnam, A.E., 2010. The Last Glacial Termination. *Science*, 328: 1652–1656.
- Domingo, L., Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Sanz-Pérez, D., Alberdi, M.T., 2020. The Great American Biotic Interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine Pampas fossil mammals. *Scientific Reports*, 10: 1608.
- Doughty, C.E., Wolf, A., Malhi, Y., 2013. The legacy of the Pleistocene megafauna extinctions on nutrient availability in Amazonia. *Nature Geoscience*, 6: 761–764.
- Drago, M., Valdivia, M., Bragg, D., González, E. M., Aguilar, A., Carbona, L., 2020. Stable oxygen isotopes reveal habitat use by marine mammals in the Río de la Plata estuary and adjoining Atlantic Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 238: 106708.
- Drehmer, C.J., Ribeiro, A.M., 1998. A temporal bone of an Otariidae (Mammalia, Pinnipedia) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul state, Brazil. *Revista da Universidade de Guarulhos Geociências*, 6: 39–44.
- Ehleringer, J.R., Rundel, P.W., 1989. Stable isotopes: history, units, and instrumentation. In: Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., Nagy, K.A. (Eds), *Stable Isotopes in Ecological Research*. Springer, pp. 1–15.
- Ekdale, E.G., Berta, A., Deméré, T.A., 2011. The comparative osteology of the petrotympanic complex (ear region) of extant baleen whales (Cetacea: Mysticeti). *PLoS ONE*, 6: e21311.
- Elderfield, H., Ferretti, P., Greaves, M., Crowhurst, S., McCave, I.N., Hodell, D., Piotrowski, A.M., 2012. Evolution of ocean temperature and ice volume through the mid-Pleistocene climate transition. *Science*, 337: 704–709.
- Ellis, R., Palmer, M., 2016. Modulation of ice ages via precession and dust-albedo feedbacks. *Geoscience Frontiers*, 7: 891–909.

- Estes, J.A., Heithaus, M., McCauley, D.J., Rasher, D.B., Worm, B., 2016. Megafaunal impacts on structure and function of ocean ecosystems. *Annual Review of Environment and Resources*, 41: 83–116.
- Faurby, S., Svenning, J., 2016. The asymmetry in the Great American Biotic Interchange in mammals is consistent with differential susceptibility to mammalian predation. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 1443–1453.
- Ferigolo, J., 1999. Late Pleistocene South-American land-mammal extinctions: the infection hypothesis. In: Tonni, E.P., Cione, A.L. (Eds.), *Quaternary Vertebrate Palaeontology in South America*, pp. 279–310.
- Ferrari, R., Jansen, M.F., Adkins, J.F., Burke, A., Stewart, A.L., Thompson, A.F., 2014. Antarctic sea ice control on ocean circulation in present and glacial climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 8753–8758.
- Fiedel, S.J., 2022. Initial human colonization of the Americas, redux. *Radiocarbon*, 64: 845–897.
- Figueiredo, A.G., 1975. Geologia dos depósitos calcários biodetríticos da plataforma continental do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Firestone, R.B., West, A., Kennett, J.P., Becker, L., Bunch, T.E., Revay, Z.S., Schultz, P.H., Belgia, T., Kennett, D.J., Erlandson, J.M., Dickenson, O.J., Goodyear, A.C., Harris, R.S., Howard, G.A., Kloosterman, J.B., Lechler, P., Mayewski, P.A., Montgomery, J., Poreda, R., Darrah, T., Que Hee, S.S., Smith, A.R., Stich, A., Topping, W., Wittke, J.H., Wolbach, W.S., 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 16016–16021.
- Fordyce, R.E., 2009. Cetacean fossil record. In: Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (Eds), *Encyclopedia of Marine Mammals* 2nd Ed. Academic Press, pp. 207–215.
- Fordyce, R.E., 2018. Cetacean evolution. In: Würsig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, K., (Eds), *Encyclopedia of Marine Mammals* 3rd Ed. Academic Press, pp. 180–185.
- France, R.L., 1995. Carbon-¹³ enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 307–312.
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer.

- Fry, B., Sherr, E.B., 1989. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. In: Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., Nagy, K.A. (Eds), *Stable Isotopes in Ecological Research*. Springer, pp. 196–229.
- Gol'din, P., Steeman, M.E., 2015. From problem taxa to problem solver: a new Miocene family, *Tranatocetidae*, brings perspective on baleen whale evolution. *PLoS ONE*, 10: e0135500.
- Gomes, V.S., Lessa, C.M.B., Oliveira, G.R., Bantim, R.A.M., Sayão, J.M., Bocherens, H., Araújo-Júnior, H.I., Dantas, M.A.T., 2023. Seasonal variations in diet ($\delta^{13}\text{C}$) and climate ($\delta^{18}\text{O}$) inferred through toxodonts enamel teeth during the Late Pleistocene in the Brazilian intertropical region. *Journal of South American Earth Sciences*, 121: 104148.
- Hubbe, A., Hubbe, M., Neves, W.A., 2013. The Brazilian megamastofauna of the Pleistocene/Holocene transition and its relationship with the early human settlement of the continent. *Earth-Science Reviews*, 118: 1–10.
- Hughes, P.D., Gibbard, P.L., 2018. Global glacier dynamics during 100 ka Pleistocene glacial cycles. *Quaternary Research*, 90: 222–243.
- Imbrie, J., Hays, J.D., Martinson, D.G., McIntyre, A., Mix, A.C., Morley, J.J., Pisias, N.G., Prell, W.L., Shackleton, N.J., 1984. The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine $\delta^{18}\text{O}$ record. In: Berger, A., Imbrie, J., Hays, J., Kukla, G., Saltzman, B. (Eds), *Milankovitch and Climate, Part 1*. D. Reidel Publishing Company, pp. 269–305.
- Janis, C., 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. In: Gordon, I.J., Prins, H.H.T. (Eds), *The Ecology of Browsing and Grazing*. Springer, pp. 21–45.
- Kasuya, T., 1973. Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 25: 1–103.
- Kawamura, K., Parrenin, F., Lisiecki, L., Uemura, R., Vimeux, F., Severinghaus, J.P., Hutterli, M.A., Nakazawa, T., Aoki, S., Jouzel, J., Raymo, M.E., Matsumoto, K., Nakata, H., Motoyama, H., Fujita, S., Goto-Azuma, K., Fujii, Y., Watanabe, O., 2007. Northern Hemisphere forcing of climatic cycles in Antarctica over the past 360,000 years. *Nature*, 448: 912–916.
- Kelly, J.F., 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1–27.

- Kerber, L., Oliveira, E.V., 2008. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Gaea Journal of Geoscience*, 4: 49–64.
- Kerber, L., Kinoshita, A., José, F.A., Figueiredo, A.M.G., Oliveira, É.V., Baffa, O., 2011. Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. *Quaternary International*, 245: 201–208.
- Kerber, L., Pitana, V.G., Ribeiro, A.M., Hsiou, A.S., Oliveira, E.V., 2014. Late Pleistocene vertebrates from Touro Passo Creek (Touro Passo Formation), southern Brazil: a review. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31: 248–259.
- Klein, R.T., Lohmann, K.C., Thayer, C.W., 1996. Bivalve skeletons record sea-surface temperature and $\delta^{18}\text{O}$ via Mg/Ca and $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios. *Geology*, 24: 415–418.
- Koch, P.L., 2007. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. In: Michener, R., Lajtha, K. (Eds), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishers, pp. 99–154.
- Kohn, M.J., 1996. Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60: 4811–4829.
- Kohn, M.J., Cerling, T.E., 2002. Stable isotope compositions of biological apatite. Reviews in mineralogy and geochemistry. In: Kohn, M.J., Rakovan, J., Hughes, J.M. (Eds), *Phosphates, Geochemical, Geobiological, and Materials Importance. Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, Mineralogical Society of America, pp. 455–488.
- Kohn, M.J., Schoeninger, M.J., Valley, J.W., 1996. Herbivore tooth oxygen isotope compositions: effects of diet and physiology. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60: 3889–3896.
- Lazar, K.B., Polyak, L., 2016. Pleistocene benthic foraminifers in the Arctic Ocean: implications for sea-ice and circulation history. *Marine Micropaleontology*, 126: 19–30.
- LeGrande, A.N., Schmidt, G.A., 2006. Global gridded data set of the oxygen isotopic composition in seawater. *Geophysical Research Letters*, 33: L12604.
- Levin, N.E., Cerling, T.E., Passey, B.H., Harris, J.M., Ehleringer, J.R., 2006. A stable isotope aridity index for terrestrial environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103: 11201–11205.
- Lima, L.G., Dillenburg, S., Buchmann, F., Parise, C., 2020. O significado paleogeográfico das turfeiras costeiras do Rio Grande do Sul. *Revista Geociências*, 39: 393–410.

- Lopes, R.P., Buchmann, F.S., 2011. Pleistocene mammals from the southern Brazilian continental shelf. *Journal of South American Earth Sciences*, 31: 17–27.
- Lopes, R.P., Ferigolo, J., 2015. Post mortem modifications (pseudopaleopathologies) in Middle-Late Pleistocene mammal fossils from southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 18: 285–306.
- Lopes, R.P., Buchmann, F.S.C., Caron, F., Itusarry, M.E.G.S., 2005. Barrancas fossilíferas do Arroio Chuí, RS – Importante megafauna pleistocênica no extremo sul do Brasil. In: Winge, M., Schobbenhaus, C., Berbert-Born, M., Queiroz, E.T., Campos, D.A., Souza, C.R.G., Fernandes, A.C.S. (Eds), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Brasília: Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos, pp. 1–10.
- Lopes, R.P., Buchmann, F.S.C., Caron, F., 2006. Primeiro registro de fósseis de aves marinhas na planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 36: 648–650.
- Lopes, R.P., Oliveira, L.C., Figueiredo, A.M.G., Kinoshita, A., Baffa, O., Buchmann, F.S., 2010. ESR dating of Pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geological evolution of the coastal plain, Rio Grande do Sul, southern Brazil. *Quaternary International*, 212: 213–222.
- Lopes, R.P., Ribeiro, A.M., Dillenburg, S.R., Schultz, C.L., 2013. Late middle to late Pleistocene paleoecology and paleoenvironments in the coastal plain of Rio Grande do Sul State, southern Brazil, from stable isotopes in fossils of *Toxodon* and *Stegomastodon*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 369: 385–394.
- Lopes, R.P., Kinoshita, A., Baffa, O., Figueiredo, A.M.G., Dillenburg, S.R., Schultz, C.L., Pereira, J.C., 2014. ESR dating of Pleistocene mammals and marine shells from the coastal plain of Rio Grande do Sul state, southern Brazil. *Quaternary International*, 352: 124–134.
- Lopes, R.P., Pereira, J.C., Ferigolo, J., 2019. A late Pleistocene fossil stork (Ciconiiformes: Ciconiidae) from the Santa Vitoria Formation, southern Brazil and its paleoenvironmental significance. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 22: 199–216.
- Lopes, R.P., Dillenburg, S.R., Savian, J.F., Pereira, J.C., 2021. The Santa Vitória Alloformation: an update on a Pleistocene fossil rich unit in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Geology*, 51: e2020065.
- Lopes, R.P., Pereira, J.C., Kerber, L., Dillenburg, S.R., 2020a. The extinction of the Pleistocene megafauna in the Pampa of southern Brazil. *Quaternary Science Reviews*, 242: 106428.

- Lopes, R.P., Pereira, J.C., Dillenburg, S.R., Tatumi, S.H., Yee, M., Figueiredo, A.M.G., Kinoshita, A., Baffa, O., 2020b. Late Pleistocene-Holocene fossils from Mirim lake, southern Brazil, and their paleoenvironmental significance: I – vertebrates. *Journal of South American Earth Sciences*, 100: 102566.
- Ludt, W.B., Rocha, L.A., 2015. Shifting seas: the impacts of Pleistocene sea-level fluctuations on the evolution of tropical marine taxa. *Journal of Biogeography*, 42: 25–38.
- Lüttge, U., 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93: 629–652.
- Luz, B., Kolodny, Y., 1985. Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, IV. Mammal teeth and bones. *Earth and Planetary Science Letters*, 75: 29–36.
- Mackensen, A., Rudolph, M., Kuhn, G., 2001. Late Pleistocene deepwater circulation in the subantarctic eastern Atlantic. *Global and Planetary Change*, 30: 197–229.
- Madden, R.H., 2015. *Hypsodonty in Mammals: Evolution, Geomorphology and the Role of Earth Surface Process*. Cambridge University Press.
- Mann, D.H., Groves, P., Gaglioti, B.V., Shapiro, B.A., 2019. Climate-driven ecological stability as a globally shared cause of Late Quaternary megafaunal extinctions: the Plaids and Stripes Hypothesis. *Biological Reviews*, 94: 328–352.
- Marshall, L.G., 1988. Land mammals and the Great American Biotic Interchange. *American Scientist*, 76: 380–388.
- Marshall, J.D., Brooks, J.R., Lajtha, K., 2007. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: Michener, R., Lajtha, K. (Eds), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishers, pp. 22–60.
- Martin-Garcia, G.M., Sierro, F.J., Flores, J.A., Abrantes, F., 2018. Change in the North Atlantic circulation associated with the Mid-Pleistocene transition. *Climate of the Past*, 14: 1639–1651.
- Metera, E., Sakowski, T., Słoniewski, K., Romanowicz, B., 2010. Grazing as a tool to maintain biodiversity of grassland – a review. *Animal Science Papers and Reports*, 28: 315–334.
- Michener, R.H., Kaufman, L., 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. In: Michener, R., Lajtha, K. (Eds), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishers, pp. 238–282.
- Milder, S.E.S., 2000. *Arqueologia do sudoeste do Rio Grande do Sul: uma perspectiva geológica*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

- Miller, E.T., 1987. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil Ocidental. *Estudios Atameños*, 8: 37–61.
- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Donázar, J.A., Revilla, E., Martín-López, B., Gutiérrez-Cánovas, C., Getz, W.M., Morales-Reyes, Z., Campos-Arceiz, A., Crowder, L.B., Galetti, M., González-Suárez, M., He, F., Jordano, P., Lewison, R., Naidoo, R., Owen-Smith, N., Selva, N., Svenning, J., Tella, J.L., Zarfl, C., Jähnig, S.C., Hayward, M.W., Faurby, S., García, N., Barnosky, A.D., Tockner, K., 2020. Rethinking megafauna. *Proceedings of the Royal Society B*, 287: 20192643.
- Mothé, D., Avilla, L.S., Araújo-Júnior, H.I., Rotti, A., Prous, A., Azevedo, S.A.K., 2020. An artifact embedded in an extinct proboscidean sheds new light on human-megafaunal interactions in the Quaternary of South America. *Quaternary Science Reviews*, 229: 106125.
- Mourelle, D., del Puerto, L., Perez, L., Bergamino, L., García-Rodríguez, F., 2020. Late Pleistocene and Late Holocene environment and climate in the campos region of southeastern South America inferred from phytolith, diatom and geochemical data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 543: 109586.
- Nara, L., Cremer, M.J., Farro, A.P.C., Colosio, A.C., Barbosa, L.A., Bertozzi, C.P., Secchi, E.R., Pagliani, B., Costa-Urrutia, P., Gariboldi, M.C., Lazoski, C., Cunha, H.A., 2022. Phylogeography of the endangered franciscana dolphin: timing and geological setting of the evolution of populations. *Journal of Mammalian Evolution*, 29: 609–625.
- Newsome, S.D., Clementz, M.T., Koch, P.L., 2010. Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*, 26: 509–572.
- O’Leary, M.H., 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience*, 38: 328–336.
- Oliveira, E.V., Kerber, L., 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea – Journal of Geoscience*, 5: 21–34.
- Oliveira, E.V., Dutra, T.L., Zeltzer, F., 2002. Megaterídeos (Mammalia, Xenarthra) do Quaternário de Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul, com considerações sobre a flora associada. *Geologia Colombiana*, 27: 77–86.
- Oliveira, K., Araújo, T., Rotti, A., Mothé, D., Rivals, F., Avilla, L.S., 2020. Fantastic beasts and what they ate: revealing feeding habits and ecological niche of late Quaternary *Macraucheniiidae* from South America. *Quaternary Science Reviews*, 231: 106178.

- Otto-Bliesner, B.L., Hewitt, C.D., Marchitto, T.M., Brady, E., Abeouchi, A., Crucifix, M., Murakami, S., Weber, S.L., 2007. Last Glacial Maximum ocean thermohaline circulation: PMIP2 model intercomparisons and data constraints. *Geophysical Research Letters*, 34: L12706.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., Forneck, E.D., 2007. Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 101–116.
- Owen-Smith, R.N., 1988. *Megaherbivores. The influence of very large body size on ecology.* Cambridge University Press.
- Paillard, D., 1998. The timing of Pleistocene glaciations from a simple multiple-state climate model. *Nature*, 391: 378–381.
- Pansani, T.R., Pobiner, B., Gueriau, P., Thoury, M., Tafforeau, P., Baranger, E., Vialou, A.V., Vialou, D., McSparron, C., Castro, M.C., Dantas, M.A.T., Bertrand, L., Pacheco, M.L.A.F., 2023. Evidence of artefacts made of giant sloth bones in central Brazil around the last glacial maximum. *Proceedings of the Royal Society B*, 290: 20230316.
- Paula Couto, C., 1961. Considerações sobre o Pleistoceno Sul-Americano. *Revista Brasileira de Geografia*, 23: 122.
- Pearcy, R.W., Ehleringer, J., 1984. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell & Environment*, 7: 1–13.
- Pederzani, S., Britton, K., 2019. Oxygen isotopes in bioarchaeology: principles and applications, challenges and opportunities. *Earth-Science Reviews*, 188: 77–107.
- Pérez-Balarezo, A., González-Varas, M., van Havre, G., Zhou, Y., 2023. Early prehistory of South America and population dynamics: issues and hypotheses. *L'anthropologie*, 127: 103139.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 293–320.
- Pimiento, C., Griffin, J.N., Clements, C.F., Silvestro, D., Varela, S., Uhen, M.D., Jaramillo, C., 2017. The Pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nature Ecology & Evolution*, 1: 1100–1106.
- Pisias, N.G., Moore, T.C., 1981. The evolution of Pleistocene climate: a time series approach. *Earth and Planetary Science Letters*, 52: 450–458.

- Podlesak, D.W., Torregrossa, A.M., Ehleringer, J.R., Dearing, M.D., Passey, B.H., Cerling, T.E., 2008. Turnover of oxygen and hydrogen isotopes in the body water, CO₂, hair, and enamel of a small mammal. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 72: 19–35.
- Politis, G.G., Prates, L., 2018. Clocking the arrival of *Homo sapiens* in the Southern Cone of South America. In: Harvati, K., Jäger, G., Reyes-Centeno, H. (Eds), *New Perspectives on the Peopling of the Americas*. Kerns Verlag, pp. 79–106.
- Politis, G.G., Johnson, E., Gutiérrez, M., Hartwell, W., 2003. Survival of the Pleistocene fauna: new radiocarbon dates on organic sediments from La Moderna (Pampean Region, Argentina). In: Miotti, L., Salemme, M., Flegenheimer, N. (Eds), *Where the South Winds Blow: Ancient Evidence for Paleo South Americans*. Texas University Press, pp. 45–50.
- Politis, G.G., Messineo, P.G., Stafford, T.W., Lindsey, E.L., 2019. Campo Laborde: a Late Pleistocene giant ground sloth kill and butchering site in the Pampas. *Science Advances*, 5: eaau4546.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T., 1999. The mammalian record and climatic change over the last 30,000 years in the Pampean Region, Argentina. *Quaternary International*, 57/58: 165–174.
- Prado, J.H.F., Mattos, P.H., Silva, K.G., Secchi, E.R., 2016. Longterm seasonal and interannual patterns of marine mammal strandings in Subtropical Western South Atlantic. *PLoS ONE*, 11: e0146339.
- Prates, L., Perez, S.I., 2021. Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. *Nature Communications*, 12: 2175.
- Prates, L., Politis, G.G., Perez, S.I., 2020. Rapid radiation of humans in South America after the last glacial maximum: a radiocarbon-based study. *PLoS ONE*, 15: e0236023.
- Ramos, R., González-Solís, J., 2012. Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10: 258–266.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E., 2007. *Biologia vegetal*. Guanabara Koogan.
- Ribeiro, A.M., Drehmer, C.J., Buchmann, F.S.C., Simões-Lopes, P.C., 1998. Pleistocene skull remains of *Pontoporia blainvillei* (Cetacea, Pontoporiidae) from the coast plain of Rio Grande do Sul state, Brazil, and the relationship of Pontoporids. *Revista Universidade de Guarulhos Geociências*, 3: 71–77.
- Richter, M., 1987. Osteichthyes e Elasmobranchii (Pisces) da Bacia de Pelotas, Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. *Paula-Coutiana*, 1: 17–37.

- Rodrigues, P.H., Prevosti, F.J., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., 2004. Novos materiais de carnívora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7: 77–86.
- Rosa, M.L.C.C., Barboza, E.G., Abreu, W.S., Tomazelli, L.J., Dillenburg, S.R., 2017. High-Frequency Sequences in the Quaternary of Pelotas Basin (coastal plain): a record of degradational stacking as a function of longer-term base-level fall. *Brazilian Journal of Geology*, 47: 183–207.
- Roth, L., Lorscheitter, M.L., Masetto, E., 2021. Paleoenvironments of the last 24,000 years on the extreme northern Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Quaternary International*, 571:117–126.
- Ruban, D.A., 2009. The survival of megafauna after the end-Pleistocene impact: a lesson from the Cretaceous/Tertiary boundary. *Geologos*, 15: 129–132.
- Santos, M.C.P., 2023. Les premières occupations humaines dans le Sud du Brésil : une vision géoarchéologique intégrée. *L'anthropologie* 127, 103136.
- Santos, T. P., Lessa, D. O., Venancio, I. M., Chiessi, C. M., Mulitza, S., Kuhnert, H., Govin, A., Machado, T., Costa, K. B., Toledo, F., Dias, B.B., Albuquerque, A.L.S., 2017. Prolonged warming of the Brazil Current precedes deglaciations. *Earth and Planetary Science Letters*, 463: 1–12.
- Scherer, C.S., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Guerra, C.C., 2007. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10: 35–52.
- Scherer, C.S., Pitana, V.G., Ribeiro, A.M., 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12: 231–246.
- Soibelzon, L.H., 2008. Broken zig-zag: una nueva hipótesis sobre las causas de la extinción de los megamamíferos em América del Sur. *Museo*, 3: 24–28.
- Soliani, E., 1973. Geologia da região de Santa Vitória do Palmar, RS, e a posição estratigráfica dos fósseis de mamíferos pleistocênicos. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande.
- Stephens, B.B., Keeling, R.F., 2000. The influence of Antarctic Sea ice on glacial-interglacial CO₂ variations. *Nature*, 404: 171–174.

- Stephens, R.B., Ouimette, A.P., Hobbie, E.A., Rowe, R.J., 2022. Reevaluating trophic discrimination factors ($\Delta\delta^{13}\text{C}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}$) for diet reconstruction. *Ecological Monographs*, 93: e1525.
- Suárez, R., Santos, G.M., 2010. Cazadores-recolectores tempranos, supervivencia de fauna del Pleistoceno (*Equus* sp. y *Glyptodon* sp.) y tecnología lítica durante el Holoceno temprano en la frontera Uruguay-Brasil. *Revista de Arqueología*, 23: 20–39.
- Sulzman, E.W., 2007. Stable isotope chemistry and measurement: a primer. In: Michener, R., Lajtha, K. (Eds), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishers, pp. 1–21.
- Sweatman, M.B., 2021. The Younger Dryas impact hypothesis: review of the impact evidence. *Earth-Science Reviews*, 218: 103677.
- Tejada, J.V., Flynn, J.J., MacPhee, R., O'Connell, T.C., 2021. Isotope data from amino acids indicate Darwin's ground sloth was not an herbivore. *Scientific Reports*, 11: 18944.
- Tejada-Lara, J.V., MacFadden, B.J., Bermudez, L., Rojas, G., Salas-Gismondi, R., Flynn, J.J., 2018. Body mass predicts isotope enrichment in herbivorous mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, 285: 20181020.
- Thatje, S., Hillenbrand, C., Mackensen, A., Larter, R., 2008. Life hung by a thread: endurance of Antarctic fauna in glacial periods. *Ecology*, 89: 682–692.
- Tomazelli, L.J., Dillenburg, S.R., Villwock, J.A., 2000. Late Quaternary geological history of Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, 30: 474–476.
- Van Hoesel, A., Hoek, W.Z., Pennock, G.M., Drury, M.R., 2014. The Younger Dryas impact hypothesis: a critical review. *Quaternary Science Reviews*, 83: 95–114.
- Villwock, J.A., Tomazelli, L.J., 1995. Geologia costeira do Rio Grande do Sul. *Notas Técnicas*, 8: 1–45.
- Webb, S.D., 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. In: Stehli, F.G., Webb, S.D. (Eds), *The Great American Biotic Interchange. Topics in Geobiology*. Boston: Springer, pp. 357–386.
- Webb, S.D., 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17: 266–280.
- Webb, S.D., 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 245–257.

- Whiteman, J.P., Elliott Smith, E.A., Besser, A.C., Newsome, S.D., 2019. A guide to using compound-specific stable isotope analysis to study the fates of molecules in organisms and ecosystems. *Diversity*, 11: 8.
- Woodburne, M.O., 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17: 245–264.
- Wroe, S., Field, J.H., Archer, M., Grayson, D.K., Price, G.J., Louys, J., Faith, J.T., Webb, G.E., Davidson, I., Mooney, S.D., 2013. Climate change frames debate over the extinction of megafauna in Sahul (Pleistocene Australia-New Guinea). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 28: 8777–8781.
- Zerbini, A.N., Secchi, E., Crespo, E., Danilewicz, D., Reeves, R., 2017. *Pontoporia blainvillei* (errata version published in 2018). IUCN Red List of Threatened Species: e.T17978A123792204.
- Zhao, Y., Yang, Y., Guo, Y., Ren, G., Zhang, F., 2022. Stable carbon isotope composition of bone hydroxylapatite: significance in paleodietary analysis. *Paleoworld*, 31: 169–184.

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

O estudo da fauna fóssil é, na grande maioria das vezes, desafiador em vista do escasso registro fóssil, degradação do material e ausência de contexto ambiental. Atrelado a isso, diversas espécies carecem de análogos atuais, pois pertencem a linhagens extintas. Nesse sentido, a análise de isótopos estáveis tem gerado resultados que superam boa parte das limitações inerentes ao registro fóssil. Na presente tese, o emprego dessa ferramenta permitiu a reconstituição das preferências alimentares de mamíferos terrestres do bioma Pampa brasileiro, além de ter fornecido uma perspectiva sobre as mudanças ecológicas sofridas por mamíferos marinhos na costa do Atlântico Sul-Occidental. Cabe ressaltar aqui que tais inferências foram restringidas às razões isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e oxigênio ($\delta^{18}\text{O}$), obtidas a partir da fração de bioapatita de ossos e dentes. Apesar de terem sido realizados esforços, não foi possível extrair com sucesso a fração de colágeno das amostras pleistocênicas coletadas no sul do Brasil.

A composição isotópica do material da megafauna terrestre sugere uma dieta baseada em plantas C_3 , possivelmente gramíneas da família Poaceae, subfamília Pooideae, as quais eram abundantes durante períodos de clima frio do Pleistoceno. Ademais, essas gramíneas possuem alto valor nutricional e eram, portanto, capazes de sustentar uma alta diversidade de grandes herbívoros. Porém, uma alta sobreposição alimentar não significa que os recursos eram ilimitados naquela época. Possivelmente, os herbívoros pleistocênicos apresentavam algum nível de particionamento de recursos através do consumo de gramíneas com diferentes características ou espécies, a exemplo da megafauna africana atual.

As razões isotópicas de carbono não são apenas indicativas dos hábitos alimentares dos consumidores, mas também revelam suas preferências de habitat com base nas características dos produtores primários dominantes. Entre as espécies analisadas, três delas ainda ocorrem na América do Sul: o guanaco, *Lama guanicoe*, a vicunha, *Vicugna vicugna*, e a queixada, *Tayassu pecari*. Enquanto os camelídeos sul-americanos habitam regiões atualmente frias e secas, como os Andes, a queixada habita principalmente florestas. No entanto, essas espécies coexistiam no Pleistoceno do sul do Brasil, os camelídeos habitando campos, e a queixada habitando a vegetação ripária do bioma Pampa. Resultados esses que indicam a importância de considerar toda a fauna fóssil para inferências paleoambientais, como revelado no capítulo 2.

A interpretação das razões isotópicas de oxigênio provenientes de amostras de mamíferos terrestres é tipicamente mais complexa, pois depende de uma série de fatores, como comportamento de ingestão de água e fisiologia do animal, que podem gerar interpretações

errôneas sobre o paleoclima. Na presente tese, outros fatores que dificultaram tal interpretação foram a ausência de datação dos espécimes e o uso de diferentes tecidos (que compreendem janelas temporais distintas, pois apresentam diferentes períodos de síntese). A variação observada nos valores de $\delta^{18}\text{O}$ entre indivíduos e entre táxons distintos pode indicar que o sul do Brasil sofria com um clima sazonal durante períodos glaciais do Pleistoceno. No entanto, tais resultados devem ser interpretados com cautela. Para estudos posteriores, recomenda-se um maior rigor metodológico – em relação aos táxons analisados, idade dos espécimes e tecido, especialmente se o objetivo for reconstituir o paleoclima e/ou paleoambiente.

Em relação à megafauna marinha, as pesquisas paleontológicas ainda são incipientes. Comparado à megafauna terrestre, poucos táxons foram identificados e registrados para o Pleistoceno do sul do Brasil. Considerando essa carência de informações, um dos objetivos da presente tese foi identificar e descrever uma coleção de ossos do ouvido, os quais são diagnósticos a nível de família, gênero e/ou espécie. Com o auxílio de descrições previamente publicadas e disponíveis na literatura, registrou-se a presença de rorquais (*Balaenoptera* sp.), baleias-francas (*Eubalaena* sp.), delfínideos (Delphinidae) e toninhas (*Pontoporia blainvillei*) – uma baixa (e provavelmente subestimada) diversidade comparada à atual. Em vista disso, recomenda-se que mais esforços sejam realizados para a identificação do material marinho proveniente dos sistemas laguna-barreira do Rio Grande do Sul, uma vez que são os únicos depósitos brasileiros conhecidos que preservaram fósseis de cetáceos pleistocênicos.

Entre os táxons supracitados, a toninha é a mais abundante no registro fóssil. Diversos fragmentos cranianos com idade estimada em aproximadamente 120.000 anos (período interglacial no qual o nível do mar estava mais alto) foram recuperados das praias do extremo sul do Brasil, alguns desses previamente descritos em detalhe no trabalho pioneiro de Ribeiro e colaboradores, publicado em 1998. A disponibilidade desse material permitiu o estudo da ecologia da espécie ao longo do tempo, através da análise isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$) de espécimes fósseis e recentes provenientes da FMA (i.e., *Franciscana Management Area*) III.

Similarmente à megafauna terrestre, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ em mamíferos marinhos estão relacionados aos seus hábitos alimentares, porém os valores de $\delta^{18}\text{O}$ refletem o uso de habitat, pois oscilam de acordo com mudanças na salinidade. Quando ambos são plotados em um espaço bidimensional, configuram o que chamamos de nicho isotópico, fornecendo informações análogas ao nicho ecológico de uma população. Em decorrência dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais amplos em fósseis, concluiu-se que o nicho ecológico da toninha era maior durante o Pleistoceno. Por outro lado, os valores de $\delta^{18}\text{O}$ foram mais variáveis na amostra recente.

Considerando as mudanças ambientais e geomorfológicas da planície costeira, tais resultados evidenciam um maior fluxo de água doce e mudanças de salinidade na costal atual.

Apesar de não ter sido o foco principal da presente tese, o estudo da megafauna terrestre e marinha evidenciou o impacto antrópico sofrido por essas populações. Continuando com o exemplo do capítulo 4, a menor amplitude trófica encontrada em toninhas atuais pode ser atribuída a uma menor diversidade de presas devido à sobrepesca. Além disso, sabe-se que a atividade pesqueira é responsável por uma alta taxa de mortalidade de toninhas no Rio Grande do Sul e em outras regiões ao longo de sua distribuição. Enquanto o impacto sobre os ecossistemas costeiros é um acontecimento mais recente, os efeitos sobre os ecossistemas terrestres começaram a milhares de anos atrás, culminando na extinção de grandes mamíferos terrestres, como discutido na introdução geral. Nesse contexto, o estudo da fauna fóssil pode ajudar a entender os processos de extinção e suas reais ramificações ecológicas.