

RAMON GOMES DE CARVALHO

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM CARACTERES CRANIANOS DE *Conepatus*
GRAY, 1837 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) DO BRASIL: IMPLICAÇÕES
TAXONÔMICAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2019

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

C253v
2019

Carvalho, Ramon Gomes de, 1989-
Variação geográfica em caracteres cranianos de *Conepatus*
Gray, 1837 (Carnivora: Mephitidae) do Brasil : implicações
taxonômicas / Ramon Gomes de Carvalho. – Viçosa, MG, 2019.
ix, 88f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndice.

Orientador: Gisele Mendes Lessa del Giúdice.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. *Conepatus* - Distribuição geográfica. 2. Morfometria.
3. Crânio. 4. Paleontologia - Quaternário. 5. Zoologia -
Classificação. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento
de Biologia Animal. Programa de Pós-Graduação em Biologia
Animal. II. Título.

CDD 22 ed. 596

RAMON GOMES DE CARVALHO

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM CARACTERES CRANIANOS DE *Conepatus*
GRAY, 1837 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) DO BRASIL: IMPLICAÇÕES
TAXONÔMICAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 12 de julho de 2019.

Assentimento:



Ramon Gomes de Carvalho
Autor



Gisele Mendes Lessa del Giudice
Orientadora

À minha família, mestres e amigos...

AGRADECIMENTOS

Aos seres supremos de luz que sempre nos acompanham nessa jornada terrena de provas e expiações.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pela oportunidade de realizar esse trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo auxílio financeiro, na forma de bolsa de mestrado.

À minha orientadora Dra. Gisele Lessa, que contribuiu em sua maneira ímpar, para meu crescimento profissional com o decorrer do mestrado.

Ao Museu de Zoologia João Moojen, da Universidade Federal de Viçosa, por me receber de braços abertos.

Às instituições visitadas, Museu Nacional do Rio de Janeiro e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, em especial aos curadores das coleções de mamíferos.

À instituição CENPAT – CONICET da Argentina, em especial ao Dr. Ulises Pardiñas por disponibilizar exemplares atuais de *Conepatus*.

Ao Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, pela oportunidade de estudar o material subfóssil de *Conepatus*.

Ao Dr. Cástor Cartelle, pelo tempo e atenção dispensada durante a análise do material subfóssil, e também ao Luciano Vilaboim e Marco Aurélio por me ajudarem em diversos momentos.

Aos colegas e amigos do Museu de Zoologia João Moojen e do Laboratório de Mastozoologia - UFV, pelo apoio, discussões e momentos de distração.

Ao meu núcleo familiar, Maria Madalena, Maria Tereza, Maria José e Messias, pelo apoio, amor incondicional e compreensão nos meus momentos de ausência.

Aos meus colegas e amigos de Viçosa, Lavras e Carrancas, que nos momentos difíceis me ajudaram a seguir o caminho da luz.

E por fim, a todos aqueles que de alguma forma contribuíram para realização deste trabalho.

“Temos conosco a vida que procuramos e, como sabemos, somos herdeiros de nossos próprios atos”.

(André Luiz)

RESUMO

CARVALHO, Ramon Gomes de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2019. **Variação geográfica em caracteres cranianos de *Conepatus* Gray, 1837 (Carnivora: Mephitidae) do Brasil: implicações taxonômicas.** Orientadora: Gisele Mendes Lessa del Giúdice.

Os mefitídeos são pequenos carnívoros, que assim como outros mamíferos, migraram da América do Norte para a América do Sul durante a Grande Troca Biológica das Américas (GABI). Estes animais são caracterizados por possuírem um mecanismo de defesa bem desenvolvido, onde as glândulas perianais produzem uma substância extremamente desagradável. *Conepatus* é um dos quatro gêneros da família Mephitidae reportado para diferentes países da América do Sul, com representantes datados desde o Plioceno. Para uma melhor compreensão taxonômica e distribuição geográfica do grupo, este trabalho teve como objetivo analisar qualitativa e quantitativamente a morfologia craniana entre as espécies atuais e os subfósseis do gênero que ocorrem no Brasil. Os resultados obtidos com as análises multivariadas distinguem significativamente as duas espécies de *Conepatus* ocorrentes no Brasil, ao Sul *C. chinga* e no Sudeste, Centro-Oeste e Nordeste *C. amazonicus*. Os exemplares subfósseis foram encontrados em ambientes cársticos situados no estado da Bahia: Toca da Boa Vista, Toca da Barriguda e Poço Azul. Por meio do estudo morfológico qualitativo, observou-se que estes subfósseis possuem estruturas ósseas com formatos similares às espécies atuais. A retração do osso nasal ao nível da face distal do canino, o desenvolvimento da constrição pós-orbital, a expansão do osso palatino, a morfologia do corpo mandibular bem como dos dentes superiores e inferiores, são variáveis que aproximam os subfósseis da espécie *C. amazonicus*. Por meio dos testes estatísticos, também foi observado que as variáveis analisadas apresentam 75% de semelhança entre os subfósseis com *C. amazonicus*, apesar de relativamente maiores que as espécies atuais. Estes resultados corroboram estudos anteriores reconhecendo como válida a espécie *C. amazonicus* para os exemplares do gênero encontrados na região central do Brasil. Estudos elaborados a partir de evidências paleoambientais demonstram que a América do Sul passou por diferenciações na formação vegetacional durante as últimas eras glaciais, alternando ambientes savânicos e terras de pastagens com florestas fechadas. A dispersão destes animais rumo ao interior da América do Sul parece estar ligada às essas grandes oscilações vegetacionais. Como habitantes preferenciais de áreas abertas, eles se expandiram pela América do Sul durante a retração das florestas e posteriormente se isolaram tanto da espécie *C. semistriatus*, ao Norte, pelo avanço da Floresta Amazônica, quanto de *C. chinga*, ao Sul, pela expansão da Mata Atlântica. Conclui-se que ocorrem duas espécies de *Conepatus* no Brasil e que os subfósseis analisados são exemplares válidos do táxon atual *C. amazonicus*.

ABSTRACT

CARVALHO, Ramon Gomes de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2019. **Geographic variation in cranial characters of *Conepatus* Gray, 1837 (Carnivora: Mephitidae) of Brazil: taxonomic implications.** Advisor: Gisele Mendes Lessa del Giúdice.

Skunks are small carnivores, that like other animals, migrate from North America to South America during the Great American Biotic Interchange (GABI). The defense mechanism of these animals is well developed, where the perianal glands produce an extremely unpleasant substance. *Conepatus* is one of the four genera present in the Mephitidae family reported to different countries of South America, with individuals dating from the Pliocene. For a better taxonomic understanding and geographic distribution of the group, we aimed to analyze (qualitatively) the cranial morphology between the current species and the subfossils of the genus that occur in Brazil. The results of multivariate analyzes significantly distinguish the two species of *Conepatus* that occur in Brazil, in Southern *C. chinga* and in Southeast, Midwest and Northeast *C. amazonicus*. The subfossils were found in karst environments in the state of Bahia: Toca da Boa Vista, Toca da Barriguda and Poço Azul. It was observed in the qualitative morphological study that these subfossils have bone structures with similar shapes to the current species. Retraction of nasal bone at distal canine face, development of postorbital constriction, expansion of the palatine bone, morphology of the mandibular body, as well as the upper and lower teeth, are variables that approach the subfossils of the species *C. amazonicus*. The variables analyzed in the statistical tests present 75% similarity between the subfossils with *C. amazonicus*, although relatively larger than the current species. These results corroborate previous studies recognizing as valid the specie *C. amazonicus* for the specimens of the genus found in the central region of Brazil. Studies undertaken by paleoenvironmental evidence show that South America underwent differentiations in vegetation formation during the last ice ages, alternating savannah environments and grazing lands with closed forests. The dispersion of these animals towards the interior of South America appear to be linked large vegetative oscillations. As preferential inhabitants of open areas, they have expanded through South America during retraction of the forests and subsequently were isolated from both species *C. semistriatus*, in North, by the advance of the Amazon rainforest, and *C. chinga*, in South, by the expansion of the Atlantic Forest. We conclude that occur two species of *Conepatus* in Brazil and that analyzed subfossils are valid specimens of the current taxon *C. amazonicus*.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Institucionais:

CENPAT - CONICET, Centro Nacional Patagônico - Comissão Nacional de Ciência e Tecnologia

MCL, Museu de Ciências Naturais da PUC Minas – Coleção de Paleontologia

MCN(M), Museu de Ciências Naturais da PUC Minas – Coleção de Mamíferos

MN, Museu Nacional do Rio de Janeiro – Coleção de Mamíferos

MZUFV, Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viçosa – Coleção de Mamíferos

MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – Coleção de Mamíferos

PUC/MG, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais

Morfológicas e de orientação:

I¹-I³, incisivos superiores; **I₁-I₃**, incisivos inferiores

C^s, canino superior; **C_i**, canino inferior

P³ e P⁴, pré-molares superiores; **P₂-P₄**, pré-molares inferiores

M¹, molar superior; **M₁ e M₂**, molares inferiores

D, lado direito

E, lado esquerdo

Análises:

ACP, Análise de Componentes Principais “*Principal Components Analysis*”

AVC, Análise de Variáveis Canônicas “*Canonical Variance Analysis*”

PC, componente principal “*Principal Components*”

MI, múltiplas imputações

CV, variável canônica “*Canonical Variance*”

Eventos:

GABI, Grande troca biológica das Américas “*Great American Biotic Interchange*”

HGM, Máximo glacial holocênico da América do Sul “*Holocene Glacial Maximum*”

SALMA, Era dos mamíferos terrestres da América do Sul “*South American Land Mammal Age*”

SUMÁRIO

RESUMO	v
ABSTRACT	vi
INTRODUÇÃO GERAL	01
I. <i>Considerações taxonômicas</i>	02
II. <i>Desenvolvimento da dissertação</i>	03
REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO	04

CAPÍTULO I: VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM CARACTERES CRANIANOS DE *Conepatus* GRAY, 1837 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) DO BRASIL

.....	09
1. INTRODUÇÃO	09
2. OBJETIVO	11
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1. <i>Material analisado</i>	11
3.2. <i>Morfometria craniana e mandibular</i>	11
3.3. <i>Análise de dados</i>	14
4. RESULTADOS	15
4.1. <i>Análises preliminares</i>	15
4.2. <i>Análises multivariadas</i>	17
5. DISCUSSÃO	20
6. CONCLUSÕES	22
REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO	22

CAPÍTULO II: VARIAÇÃO CRANIANA DE *Conepatus* Gray, 1837 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) QUATERNÁRIOS DO BRASIL CENTRAL: IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

.....	29
1. INTRODUÇÃO	29
2. OBJETIVOS	31
2.1. <i>Objetivo geral</i>	31
2.2. <i>Objetivos específicos</i>	31
3. MATERIAL E MÉTODOS	32
3.1. <i>Material analisado</i>	32
3.1.1. <i>Exemplares atuais</i>	32
3.1.2. <i>Exemplares subfósseis</i>	32
3.2. <i>Registro geográfico: procedência dos subfósseis</i>	34

3.2.1.	<i>Toca da Boa Vista</i>	34
3.2.2.	<i>Toca da Barriguda</i>	34
3.2.3.	<i>Poço Azul</i>	34
3.3.	<i>Estudo qualitativo: morfologia craniana e mandibular</i>	35
3.4.	<i>Estudo quantitativo: morfometria craniana e mandibular</i>	36
3.5.	<i>Análise de dados</i>	38
4.	RESULTADOS	39
4.1.	<i>Análise qualitativa</i>	39
4.1.1.	<i>Descrição anatômica do crânio</i>	40
4.1.2.	<i>Descrição anatômica da mandíbula</i>	52
4.1.3.	<i>Descrição anatômica da arcada dentária superior</i>	54
4.1.4.	<i>Descrição anatômica da arcada dentária inferior</i>	59
4.2.	<i>Análise quantitativa</i>	63
4.2.1.	<i>Análises preliminares</i>	63
4.2.2.	<i>Análises multivariadas</i>	65
5.	DISCUSSÃO	69
6.	CONCLUSÕES	76
	REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO	77
	APÊNDICE	84

INTRODUÇÃO GERAL

Conhecidos popularmente como jaritataca, jaratataca, jatitataca, jirita, gambá, cangambá, tacaca, ticaca (português); striped hog-nosed skunk, amazonian hog-nosed skunk (inglês); mofeta, zorrillo, zorro hediondo (espanhol), os mefitídeos são pequenos carnívoros que possuem uma morfologia externa distinta e um mecanismo de defesa desenvolvido (NOWAK, 1991). Os representantes deste grupo podem apresentar diversos padrões na pelagem, desde pares de listras, manchas brancas e/ou o dorso totalmente branco, sendo a coloração predominantemente preta ou marrom escuro (NOWAK, 1991). Os mefitídeos podem ser encontrados em ambientes abertos ou pouco florestados, são onívoros, possuem hábitos crepusculares e/ou noturnos, e são comumente vistos solitários, exceto no período reprodutivo (NOWAK, 1991; MACDONALD, 2001). A respeito do mecanismo de defesa, esses animais possuem uma adaptação evolutiva onde um par de glândulas perianais bem desenvolvidas produz uma substância volátil que, quando em perigo, é liberada no ar, sendo desagradável ao predador (EMMONS; FEER, 1997; EISENBERG; REDFORD, 1999).

Por compartilhar características com a família Mustelidae G. Fischer de Waldheim, 1817, como as glândulas perianais, a redução na fórmula dentária e a perda do entalhe carnassial no P⁴, os mefitídeos foram classificados como uma subfamília deste grupo (BASKIN, 1998; WOLSAN, 1999). Com o avanço e auxílio da tecnologia e de diferentes ferramentas de estudos, como os métodos moleculares, o nível taxonômico desta subfamília foi reorganizado, sendo considerado atualmente uma família distinta identificada como Mephitidae Bonaparte, 1845 (DRAGOO; HONEYCUTT, 1997; FLYNN *et al.*, 2005; EIZIRIK *et al.*, 2010; SATO *et al.*, 2012).

Os mefitídeos sul-americanos são representantes exclusivos do gênero *Conepatus*, um clado neártico representado por fósseis na América do Sul desde o Pleistoceno médio (1.8 - 0.78 Ma), e com apenas um registro confiável do final do Plioceno (\approx 3 Ma) (REIG, 1952; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008). A história taxonômica deste grupo permanece complexa, com várias espécies descritas nos séculos XIX e XX, que mais tarde foram sinonimizadas por alguns autores (SCHIAFFINI *et al.*, 2013). Kipp (1965) foi a primeira pesquisadora a rever a sistemática de *Conepatus* da América do Sul, onde realizou análises quantitativas aplicadas a uma grande amostra de peles. Mais tarde, vários autores fizeram novas propostas para estes animais (VAN GELDER 1968; HONACKI *et al.*, 1982; WOZENCRAFT, 2005; WILSON; MITTERMEIER, 2009) com diferentes arranjos, mantendo confusa a posição taxonômica do grupo.

A ausência de recursos claros de diagnóstico que facilitam a identificação dos mefitídeos gera uma situação confusa na delimitação da distribuição das espécies (REDFORD; EISENBERG, 1992; WOZENCRAFT, 2005). Os indivíduos foram identificados especificamente com base na localização geográfica ou com caracteres qualitativos, o que gerou a necessidade de

uma revisão sistemática (GALLIARI *et al.*, 1996; FORASIEPI, 2003; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008; SCHIAFFINI *et al.*, 2013).

I. Considerações taxonômicas

A família Mephitidae é representada por três gêneros distribuídos pelo novo mundo, *Conepatus* Gray, 1837; *Mephitis*, E. Geoffroy Saint-Hilaire & F. G. Cuvier, 1795 e *Spilogale* Gray, 1865. Encontrado somente no velho mundo, o gênero *Mydaus* Cuvier, 1821 é representado pelos animais mais primitivos vivos do grupo (DRAGOO; HONEYCUTT, 1997; WOZENCRAFT, 2005).

Apesar das recentes avaliações taxonômicas das espécies de mefitídeos ocorrentes na América do Norte (DRAGOO *et al.*, 2003), os representantes de *Conepatus* da América do Sul tiveram poucos estudos realizados em um contexto sistemático (FONTOURA-RODRIGUES, 2013). As três espécies do gênero, *Conepatus chinga* (Molina, 1782); *Conepatus humboldtii* (Gray, 1837) e *Conepatus semistriatus* (Boddaert, 1785) foram descritas há mais de 150 anos com base em caracteres externos como a coloração e o tamanho dos pelos. Suas posições taxonômicas foram discutidas por longas décadas (SCHIAFFINI *et al.*, 2013).

Em 2013, Schiaffini e colaboradores avaliaram o *status* taxonômico das espécies *C. chinga* e *C. humboldtii* distribuídas na parte sul da América do Sul. Os autores usaram morfometria geométrica do crânio e mandíbula, análise de DNA mitocondrial e variação do padrão de pelagem como ferramentas de estudo. Sem encontrarem padrões morfológicos distintos, seus resultados indicaram se tratar da mesma espécie (SCHIAFFINI *et al.*, 2013). Por questões internacionais de regras de nomenclatura a espécie ficou nominada como *C. chinga*.

Entretanto, os exemplares encontrados no centro-oeste, sudeste e nordeste do Brasil também apresentavam problemas taxonômicos complexos. A primeira citação de mefitídeos para a região central do Brasil foi realizada pelo pesquisador alemão Hermann Friedrich Albrecht von Ihering em sua passagem pelo Brasil por volta de 1880. Analisando uma espécie de mefitídeo encontrado nas proximidades do estado da Bahia, o autor constatou que diferia da outra espécie descrita para o sul do país, sendo de maior tamanho e com morfologia diferente no crânio e na pelagem. Ele a classificou como uma subespécie de *Conepatus chilensis* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803), denominando de *C. chilensis bahiensis*. Além dessas considerações, ele relata que no Brasil setentrional existia também outra subespécie de mefitídeo, que chamou de *C. chilensis amazonicus* (Lichtenstein, 1838) (VON IHERING, 1911). Poucos estudos foram realizados desde então com estes mefitídeos da região central do Brasil, considerados posteriormente como uma subespécie de *C. semistriatus* (KASPER *et al.*, 2009; CHEIDA *et al.*, 2011; CAVALCANTI *et al.*, 2013).

A espécie *C. semistriatus* tem sua localidade tipo no México e comportava seis subespécies: *C. semistriatus semistriatus*; *C. semistriatus amazonicus*; *C. semistriatus taxinus*; *C. semistriatus trichurus*; *C. semistriatus yucatanicus* e *C. semistriatus zorrino*. A subespécie *C. semistriatus amazonicus* era a única que ocorria em território brasileiro (KIPP, 1965; WOZENCRAFT, 2005). Em 2013, Feijó e Langguth indicaram que as populações de mefitídeos do nordeste do Brasil estão isoladas de *C. semistriatus* pelas Guianas, leste da Venezuela, norte e centro da Amazônia, onde não há registro deste animal (THOMAS, 1920; TATE, 1939; CABRERA, 1958; HANDLEY, 1976; HUSSON, 1978; GEORGE *et al.*, 1988; PATTON *et al.*, 2000; VOSS *et al.*, 2001; TROLLE, 2003; FEIJÓ; LANGGUTH, 2013). Estão também separadas de *C. chinga* distribuídas pelo Peru até o sul da América do Sul (CABRERA, 1958). Estudos já haviam concluído que os exemplares de jaritatacas do sul do país são de *C. chinga* (SCHIAFFINI *et al.*, 2013), sendo assim, o nome disponível para os exemplares do sudeste, centro-oeste e nordeste fica sendo *Conepatus amazonicus* (Lichtenstein, 1838) (CABRERA, 1958; FEIJÓ; LANGGUTH, 2013; FERNANDES-FERREIRA *et al.*, 2015; ALVES *et al.*, 2016; DALPONTE *et al.*, 2018). Esta é a classificação taxonômica utilizada neste estudo.

II. Desenvolvimento da dissertação

Mediante o escasso número de estudos com os mefitídeos brasileiros e a pouca clareza na distinção das duas espécies atualmente consideradas válidas no território nacional, é proposta uma análise de variação geográfica para o gênero *Conepatus* das populações que ocorrem no Brasil. Foram considerados como *C. chinga* os exemplares coletados no RS seguindo a proposta de Schiaffini *et al.* (2013). Os exemplares oriundos de SP, MG, BA, PE e CE foram classificados como *C. amazonicus* de acordo com Feijó e Langguth (2013).

Os exemplares analisados estão depositados nas coleções mastozoológicas dos seguintes Museus: **CENPAT - CONICET**, Centro Nacional Patagônico – Comissão Nacional de Ciência e Tecnologia; **MCL**, Museu de Ciências Naturais da PUC Minas – Coleção de Paleontologia; **MCN(M)**, Museu de Ciências Naturais da PUC Minas – Coleção de Mamíferos; **MN**, Museu Nacional do Rio de Janeiro – Coleção de Mamíferos; **MZUFV**, Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viçosa – Coleção de Mamíferos; **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – Coleção de Mamíferos.

Parte da atual controvérsia sobre o número de espécies e singularidade da variação dentro do gênero pode estar relacionada aos caracteres taxonômicos e técnicas utilizadas no passado. Estes primeiros estudos eram baseados na morfologia qualitativa craniana, tamanho do corpo e padrões de cores, características que podem ser influenciadas por fatores ambientais. Apesar deste fato, poucas análises detalhadas de variação de caracteres taxonômicos usados para descrever as espécies brasileiras foram realizadas.

Neste sentido, foi proposto inicialmente realizar uma análise de variação geográfica de *Conepatus* com base em dados quantitativos em caracteres cranianos de exemplares ocorrentes no território brasileiro e depositados em várias coleções nacionais e internacionais, para posteriormente analisar quali-quantitativamente os exemplares subfósseis Quaternários da Bahia. Para uma melhor compreensão, a dissertação foi dividida em dois capítulos.

O **Capítulo I** intitulado “**Variação geográfica em caracteres cranianos de *Conepatus* Gray, 1837 (Carnivora: Mephitidae) do Brasil**” foi estruturado com análises morfométricas de 24 caracteres cranianos e mandibulares dos exemplares de *Conepatus* ao longo da sua distribuição geográfica no território brasileiro. Foram analisados 21 espécimes adultos oriundos dos estados do Rio Grande do Sul, São Paulo, Minas Gerais, Bahia, Pernambuco e Ceará, depositados nas coleções científicas citadas anteriormente.

O **Capítulo II**, intitulado “**Variação craniana de *Conepatus* Gray, 1837 (Carnivora: Mephitidae) Quaternários do Brasil central: implicações taxonômicas**” avaliou restos de mephitídeos coletados em grutas calcárias do estado da Bahia comparando com as populações viventes de *C. chinga* e *C. amazonicus*, objetivando deste modo, sua colocação taxonômica. Estes restos foram encontrados associados com exemplares fósseis datados do Pleistoceno final, tais como *Eremotherium laurillardii* (Lund, 1842) e *Xenorhinotherium bahiensis* Cartelle & Lessa, 1988 (CARTELLE; LESSA, 1988; CARTELLE; DE IULIIS, 1995, 2006). Devido à ausência de datação absoluta destes exemplares, foram então aqui considerados subfósseis, fato recorrente na literatura (LESSA *et al.*, 2005). Neste capítulo foram analisados 44 espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* (onde 10 exemplares de *C. chinga* são provenientes do Uruguai e Argentina) e 81 restos cranianos e mandibulares de exemplares subfósseis.

REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO

ALVES, R. R. N.; FEIJÓ, A.; BARBOZA, R. R. D.; SOUTO, W. M. S.; FERNANDES-FERREIRA, H.; CORDEIRO-ESTRELA, P.; LANGGUTH, A. Game mammals of the Caatinga biome. **Ethnobiology and Conservation**, v. 5, n. 5, p. 1-51, 2016.

BASKIN, J. A. Mustelidae. *In*: JANIS, C. M.; SCOTT, K. M.; JACOBS, L. L.; GUNNELL, G. F.; UHEN, M. D. (eds.). **Evolution of Tertiary mammals of North America: terrestrial carnivores, ungulates, and ungulate like mammals**. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. v. 1, p. 152-173.

CABRERA, A. Catálogo de los mamíferos de America del Sur. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”**, v. 4, n. 1, p. 1-307, 1958.

CARTELLE, C.; DE IULIIS, G. *Eremotherium laurillardii*: the Panamerican Late Pleistocene Megatheriid Sloth. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 15, n. 4, p. 830-841, 1995.

CARTELLE, C.; DE IULIIS, G. *Eremotherium laurillardii* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 4, n. 2, p. 199-209, 2006.

CARTELLE, C.; LESSA, G. Descrição de um novo gênero e espécie de Macraucheniidae (Mammalia, Litopterna) do Pleistoceno do Brasil. **Paula-Coutiana**, v. 3, p. 3-26, 1988.

CAVALCANTI, G. N.; FONTOURA-RODRIGUES, M. L.; RODRIGUES, F. H. G.; RODRIGUES, L. A. Avaliação do risco de extinção da jaritaca *Conepatus semistriatus* (Boddaert, 1785) no Brasil. **Biodiversidade Brasileira**, v. 3, n. 1, p. 248-254, 2013.

CHEIDA, C. C.; NAKANO-OLIVEIRA, E.; FUSCO-COSTA, R.; ROCHA-MENDES, F.; QUADROS, J. Ordem Carnivora. In: REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. (eds.). **Mamíferos do Brasil**. 2. ed. Londrina: Edição do autor, 2011. p. 235-288.

DALPONTE, J. C.; UBAID, F. K.; MEDOLAGO, C. A. B.; CAMILO, L. H. A.; LACERDA, A. C. R. First records and range extension of striped hog-nosed skunk *Conepatus amazonicus* in Mato Grosso, Brazil. **Small Carnivore Conservation**, v. 56, p. 86-92, 2018.

DRAGOO, J. W.; HONEYCUTT, R. L. Systematics of mustelid-like carnivores. **Journal of Mammalogy**, v. 78, n. 2, p. 426-443, 1997.

DRAGOO, J. W.; HONEYCUTT, R. L.; SCHMIDLY, D. J. Taxonomic status of white-backed hog-nosed skunks, genus *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae). **Journal of Mammalogy**, v. 84, n. 1, p. 159-176, 2003.

EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. **Mammals of the Neotropics**: the central Neotropics. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago: The University of Chicago Press, 1999. v. 3. 610 p.

EIZIRIK, E.; MURPHY, W. J.; KOEPFLI, K. P.; JOHNSON, W. E.; DRAGOO, J. W.; WAYNE, R. K.; O'BRIEN, S. J. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 56, p. 49-63, 2010.

EMMONS, L. H.; FEER, F. **Neotropical rainforest mammals: a field guide**. 2. ed. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. 307 p.

FEIJÓ, A.; LANGGUTH, A. Mamíferos de médio e grande porte do Nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 22, n. 1, p. 3-225, 2013.

FERNANDES-FERREIRA, H.; GURGEL-FILHO, N. M.; FEIJÓ, A.; MENDONÇA, S. V.; ALVES, R. R. N.; LANGGUTH, A. Non-volant mammals from Baturité Ridge, Ceará state, Northeast Brazil. **Check List**, v. 11, n. 3, p. 1630, 2015.

FLYNN, J. J.; FINARELLI, J. A.; ZEHR, S.; HSU, J.; NEDBAL, M. A. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. **Systematic Biology**, v. 54, n. 2, p. 317-337, 2005.

FONTOURA-RODRIGUES, M. L. **História evolutiva de *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae)**: padrões biogeográficos de diversificação, investigação filogenética e revisão taxonômica do gênero. 2013. Tese (Doutorado em Zoologia) – Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2013.

FORASIEPI, A. M. Nuevo registro de *Conepatus primaevus* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) del Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie**, v. 5, n. 1, p. 21-29, 2003.

GALLIARI, C. A.; PARDIÑAS, U. F. J.; GOIN, F. J. Lista comentada de los mamíferos argentinos. **Mastozoología Neotropical**, v. 3, n. 1, p. 39-61, 1996.

GEORGE, T. K.; MARQUES, S. A.; DE VIVO, M.; BRANCH, L. C.; GOMES, N.; RODRIGUES, R. Levantamento de mamíferos do Parna-Tapajós. **Brasil Florestal**, v. 63, p. 33-41, 1988.

HANDLEY, C. O. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. **Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series**, v. 20, n. 5, p. 1-91, 1976.

HONACKI, J. H.; KINMAN, K. E.; KOEPPL, J. W. **Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference**. Kansas: Allen Press and Association of Systematics Collections, 1982. 694 p.

HUSSON, A. M. **The mammals of Suriname**. Zoölogische Monographieën van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie n. 2. Leiden: E. J. Brill, 1978. 569 p.

KASPER, C. B.; FONTOURA-RODRIGUES, M. L.; CAVALCANTI, G. N.; FREITAS, T. R. O.; RODRIGUES, F. H. G.; OLIVEIRA, T. G.; EIZIRIK, E. Recent advances in the knowledge of Molina's hog-nosed skunk *Conepatus chinga* and striped hog-nosed skunk *C. semistriatus* in South America. **Small Carnivore Conservation**, v. 41, p. 25-28, 2009.

KIPP, V. H. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Conepatus* Molina, 1782. **Zeitschr fur Säugetierk**, v. 30, n.4, p. 193-232, 1965.

LESSA, G.; GONÇALVES, P. R.; PESSÔA, L. M. Variação geográfica em caracteres cranianos quantitativos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Caviidae). **Arquivos do Museu Nacional**. v. 63, n. 1, p. 75-88, 2005.

MACDONALD, D. W. **The new encyclopedia of mammals**. Oxford: Oxford University Press, 2001. 930 p.

NOWAK, R. M. **Walker's Mammals of the World**. 5. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1991. v. 2. 1629 p.

PATTON, J. L.; SILVA, M. N. F.; MALCOLM, J. R. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 244, p. 1-306, 2000.

REDFORD, K. H.; EISENBERG, J. F. **Mammals of the Neotropics: the Southern Cone**. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. Chicago: The University of Chicago Press, 1992. v. 2. 430 p.

REIG, O. A. Sobre la presencia de mustelidos mefitinos en la formación de Chapadmalal. **Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata**, v. 1, n. 1, p. 45-51, 1952.

SATO, J. J.; WOLSAN, M.; PREVOSTI, F. J.; D'ELÍA, G.; BEGG, C.; BEGG, K.; HOSODA, T.; CAMPBELL, K. L.; SUZUKI, H. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 63, n. 3, p. 745-757, 2012.

SCHIAFFINI, M. I.; GRABRIELLI, M.; PREVOSTI, F. J.; CARDOSO, Y. P.; CASTILLO, D.; BO, R.; CASANAVE, E.; LIZARRALDE, M. Taxonomic status of Southern South American *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 167, n. 2, p. 327-344, 2013.

TATE, G. H. H. The mammals of the Guiana Region. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 76, art. 5, p. 151-229, 1939.

THOMAS, O. On mammals from the lower Amazons in the Goeldi Museum, Pará. **Annals Magazine Natural History**, v. 9, n. 6, p. 266-283, 1920.

TROLLE, M. Mammal survey in the Rio Jauaperí region, Rio Negro Basin, the Amazon, Brazil. **Mammalia**, v. 67, n. 1, p. 75-83, 2003.

VAN GELDER, R. G. The genus *Conepatus* (Mammalia, Mustelidae): variation within a population. **American Museum Novitates**, n. 2322, p. 1-37, 1968.

VON IHERING, H. Os mamíferos do Brasil Meridional. I Contribuição. *In*: VON IHERING, H. (ed.). **Revista do Museu Paulista**. São Paulo: Tipografia do Diário Oficial, 1911. p. 147-272.

VOSS, R. S., LUNDE, D. P.; SIMMONS, N. B. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna part 2. Non volant species. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 263, p. 1-236, 2001.

WANG, X.; CARRANZA-CASTAÑEDA, O. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 154, n. 2, p. 386-407, 2008.

WILSON, D. E.; MITTERMEIER, R. A. **Handbook of the mammals of the world: Carnivores**. Barcelona: Lynx Edicions, 2009. v. 1. 727 p.

WOLSAN, M. Oldest mephitine cranium and its implications for the origin of skunks. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 44, n. 2, p. 223-230, 1999.

WOZENCRAFT, W. C. Order Carnivora. *In*: WILSON, D. E.; REEDER, D. M. (eds.). **Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference**. 3. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005. p. 532-628.

CAPÍTULO I

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM CARACTERES CRANIANOS DE *Conepatus* GRAY, 1837 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) DO BRASIL

1. INTRODUÇÃO

No Brasil, as pesquisas relacionadas ao estudo dos mefitídeos são ainda insuficientes. Há uma carência de estudos gerais sobre a ecologia, biogeografia e taxonomia do grupo (EIZIRIK *et al.* 2006; OLIVEIRA, 2006). Apesar de ainda gerar controvérsias entre pesquisadores, são conhecidas no território brasileiro duas espécies do gênero *Conepatus*, *C. amazonicus* e *C. chinga* (FEIJÓ; LANGGUTH, 2013; FERNANDES-FERREIRA *et al.*, 2015; ALVES *et al.*, 2016). *C. amazonicus* difere de *C. chinga* pela coloração da cauda predominantemente branca (preta ou grisalha em *C. chinga*), e pelas listras dorsais brancas que tendem a ser mais largas e mais juntas que em *C. chinga* (CHEIDA *et al.*, 2011; FEIJÓ; LANGGUTH, 2013) (Figura 1.1).

Figura 1.1 - Exemplares de *Conepatus* que ocorrem em território brasileiro. (A) *C. amazonicus* e (B) *C. chinga*.



Fonte: Cavalcanti *et al.*, 2013, p. 248; Kasper *et al.*, 2009, p. 26.

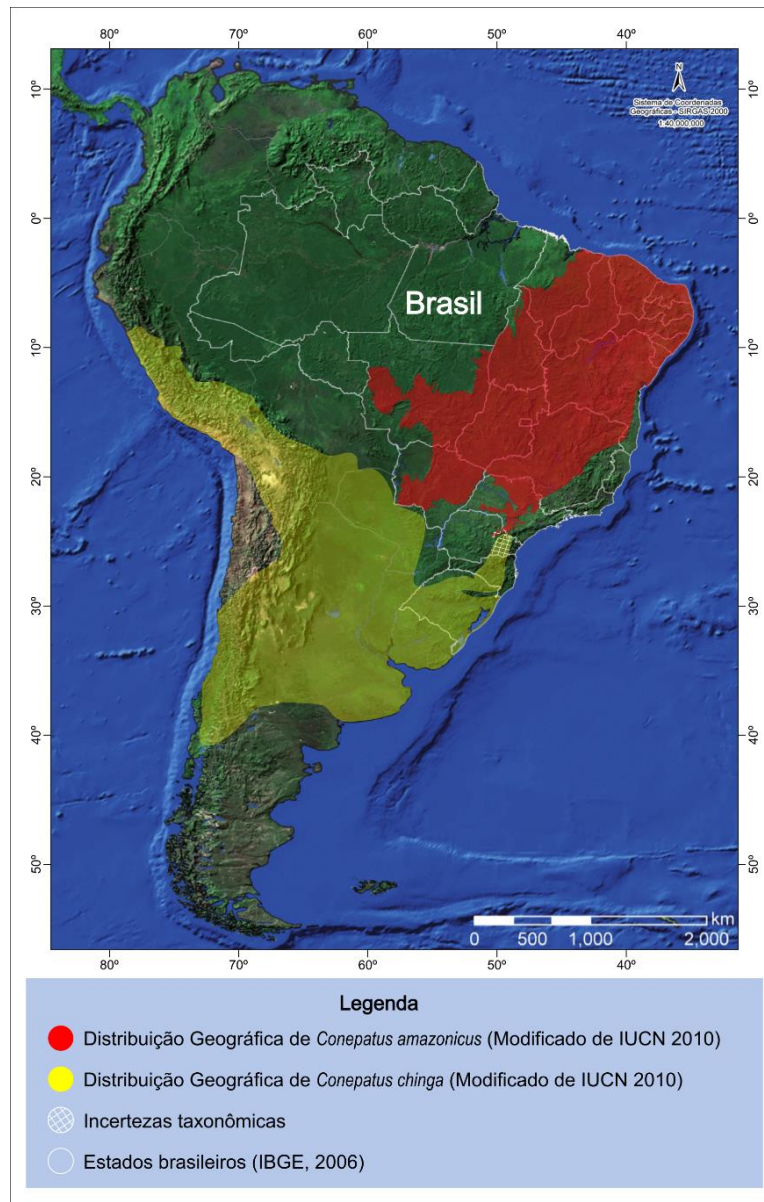
A espécie *C. chinga* foi revisada recentemente por Schiaffini *et al.* (2013) que definiram sua área de ocorrência desde o sul do Peru até a Bolívia, sul do Uruguai, oeste do Paraguai e sul do Chile e Argentina. Também há relatos desta espécie em várias localidades do sul do Brasil, leste de Santa Catarina (CIMARDI, 1996; CHEREM *et al.*, 2007) e no Rio Grande do Sul (SANTOS *et al.*, 2004; KASPER *et al.*, 2009, 2012). *C. chinga* pode ser facilmente encontrada em campos, como nos Chacos e nos Pampas (KASPER *et al.*, 2009; KASPER, 2011). Outros dados também são reportados para os estados do Paraná (CÁCERES, 2004) e São Paulo (CARVALHO, 1979; DE VIVO; GREGORIN, 2001; CHEIDA *et al.*, 2011), porém, são dados

esporádicos que necessitam de revisão para determinar a distribuição exata desta espécie (Figura 1.2).

A espécie *C. amazonicus* possui uma distribuição com limites incertos, que abrangem os biomas Cerrado e Caatinga, desde o Maranhão até o estado de Minas Gerais (CABRERA, 1958; OLIVEIRA *et al.*, 2003; FEIJÓ; LANGGUTH, 2013). Estudos recentes ampliaram esta distribuição para o centro-oeste do país, no estado do Mato Grosso (DALPONTE *et al.*, 2018) (Figura 1.2).

Diante a escassez de estudos taxonômicos e biogeográficos dos representantes do gênero *Conepatus* encontrados no Brasil, o objetivo deste estudo foi buscar padrões de variação geográfica em caracteres cranianos em amostras populacionais de *C. amazonicus* e *C. chinga*.

Figura 1.2 - Distribuição geográfica das jaritacas *C. amazonicus* e *C. chinga*.



Fonte: modificado de Cavalcanti *et al.* 2013, p. 250; Kasper *et al.* 2013, p. 243.

2. OBJETIVO

Analisar a morfometria craniana e mandibular das populações de *C. amazonicus* e *C. chinga* distribuídas pelo território brasileiro visando o entendimento taxonômico e a distribuição geográfica do grupo.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. *Material analisado*

Foram analisados 21 exemplares das espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* depositadas em coleções mastozoológicas das seguintes instituições: **MCN(M)**, Museu de Ciências Naturais da PUC Minas – Coleção de Mamíferos; **MN**, Museu Nacional do Rio de Janeiro – Coleção de Mamíferos; **MZUFV**, Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viçosa – Coleção de Mamíferos; **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – Coleção de Mamíferos. A lista detalhada do material analisado encontra-se na Tabela 1 do apêndice A.

Os espécimes quando identificados como *C. semistriatus* nas instituições visitadas foram aqui considerados como *C. amazonicus* seguindo Feijó e Langguth (2013).

3.2. *Morfometria craniana e mandibular*

Os crânios e mandíbulas foram fotografados em diferentes posições (dorsal, ventral e lateral) com o auxílio de uma câmera digital Canon EOS Rebel T3, com lente EF-S 18-55 mm f/3.5-5.6 e resolução de 12,2 megapixels. As informações das etiquetas de identificação dos exemplares bem como a lista detalhada do acervo das instituições foram transcritas em uma planilha do Excel®, assim como todos os dados morfométricos obtidos neste trabalho.

A definição etária dos exemplares foi baseada na dentição permanente bem como no desenvolvimento das estruturas ósseas. Três categorias foram propostas para os exemplares estudados: juvenil, subadulto e adulto (VAN GELDER, 1968). Apenas aqueles considerados adultos foram analisados.

Com o auxílio de um paquímetro digital graduado em 0,01 mm, foram mensuradas as estruturas ósseas dos crânios, mandíbulas e da dentição. Foram utilizadas um total de 24 variáveis (Tabela 1.1, Figura 1.3). As variáveis ZIG, PM2 e LFOS não foram estatisticamente analisadas devido a ausência das estruturas anatômicas em grande parte do material estudado. As definições utilizadas no estudo morfométrico foram seguidas conforme as terminologias usadas por Kipp (1965), van Gelder (1959, 1968), Paula Couto (1979), Forasiepi (2003), Popowics (2003), Wang e Carranza-Castañeda (2008) e Schiaffini *et al.* (2013).

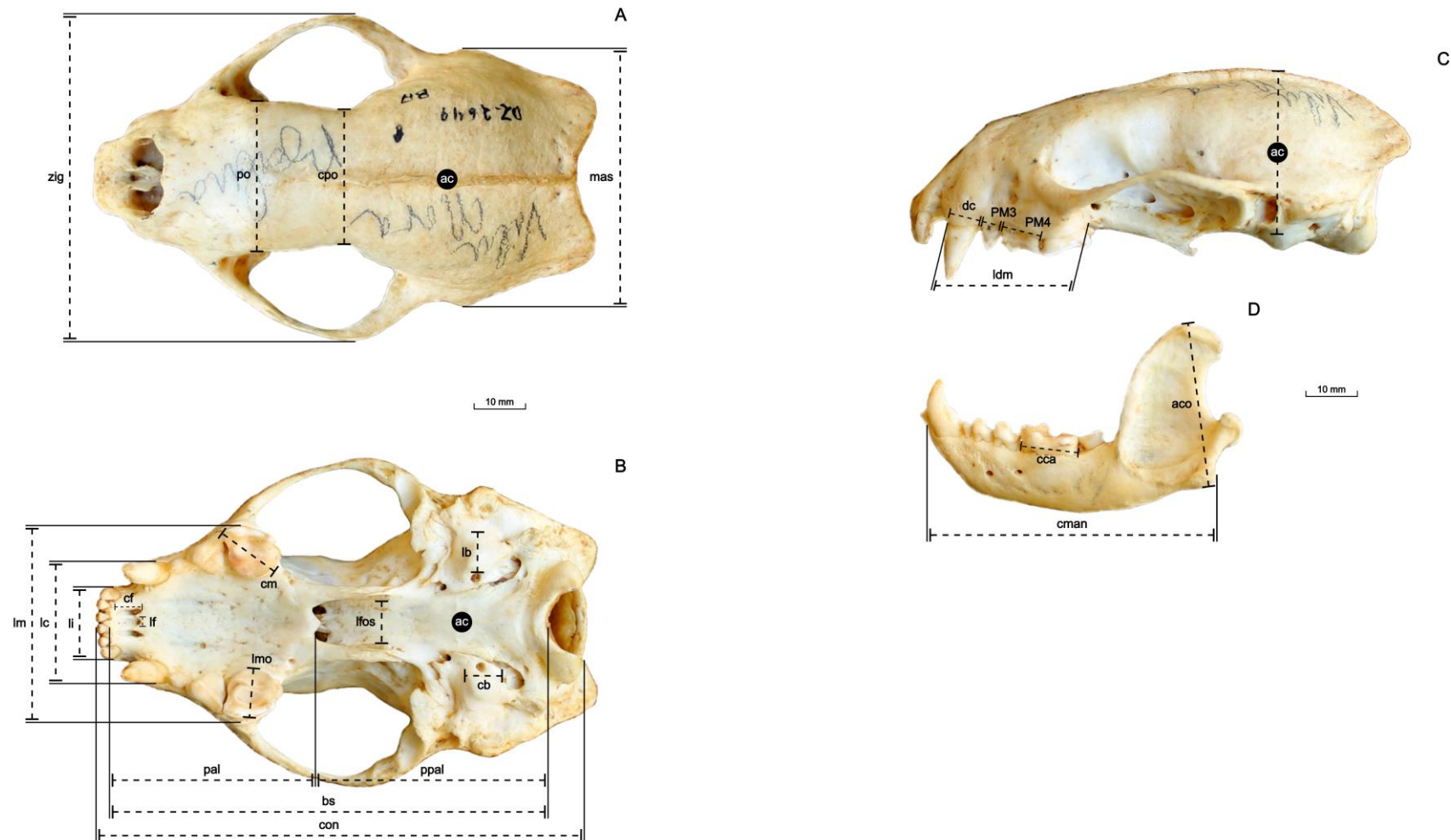
Tabela 1.1 - Caracteres morfométricos utilizados no estudo dos crânios e mandíbulas das espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* oriundas do território brasileiro.

Medidas	Descrição
Crânio	
BS	Comprimento basilar
CON	Comprimento condilobasal
ZIG	Largura do arco zigomático*
MAS	Largura do processo mastoideo
PO	Largura do processo pós-orbital
CPO	Largura da constrição pós-orbital
PAL	Comprimento palatino
PPAL	Comprimento pós-palatino
AC	Altura do crânio
LDM	Comprimento dos dentes da linha maxilar (C ⁵ – M ¹)
LI	Largura entre os I ³
LC	Largura entre os C ⁵
LM	Largura entre os M ¹
DC	Comprimento alveolar do C ⁵
PM2	Comprimento alveolar do P ² *
PM3	Comprimento alveolar do P ³
PM4	Comprimento alveolar do P ⁴
CM	Comprimento alveolar do M ¹
LMO	Largura do M ¹
CB	Comprimento da bula timpânica
LB	Largura da bula timpânica
CF	Comprimento do forame palatino anterior
LF	Largura do forame palatino médio anterior
LFOS	Largura da fossa do osso pterigoide*
Mandíbula	
CCA	Comprimento alveolar do dente carnassial M ₁
ACO	Altura do processo coronoide
CMAN	Comprimento do corpo mandibular

* variáveis que não foram analisadas estatisticamente.

Fonte: o autor.

Figura 1.3 - Crânio de um espécime adulto macho de *C. amazonicus* (MZUFV 2649) com a indicação dos pontos entre os quais foram feitas as mensurações citadas na Tabela 1.1. (A) vista dorsal, (B) vista ventral, (C) vista lateral, (D) vista lateral da mandíbula.



Fonte: o autor.

3.3. Análise de dados

Para adequar os dados ausentes “*missing data*” da matriz de *C. amazonicus* e *C. chinga* com estruturas ósseas fragmentadas, recorreu-se ao programa Amelia II 1.6.4 para dados ausentes. Esta ferramenta funciona mediante uma linha de comando no programa R (pacote), onde simula os dados perdidos de uma pesquisa por meio de múltiplas imputações (MI). Amelia II implementa um algoritmo baseado em “*bootstrapping*”, sendo mais rápido que outras abordagens existentes. Além disso, quando a MI funciona corretamente, o pacote simula os dados sem alterar o relacionamento ente eles (HONAKER *et al.*, 2011; R CORE TEAM, 2018).

Com os dados imputados (completos), foi possível analisar estatisticamente as variáveis sem subestimar ou superestimar a amostra, visto que grande parte dos programas estatísticos substituem os dados ausentes por uma média entre as variáveis estudadas. Os dados morfométricos relacionados às variáveis foram logaritimizados com o intuito de reduzir o efeito dos possíveis “*outliers*” e também designar o mesmo peso às variáveis em estudo.

Utilizando-se o teste Shapiro-Wilk W foi observada a normalidade da matriz, onde $p > 0,05$ está relacionado à distribuição paramétrica e $p < 0,05$ como não paramétrica. Foram utilizados os testes Mann-Whitney U (teste U) para dados não paramétricos e o teste t de Student para dados paramétricos. Por meio dos testes estatísticos foram comparadas as variâncias entre as medidas morfométricas dos crânios, mandíbulas e da dentição dos exemplares estudados. Foi testada a hipótese nula de que as espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* não se diferenciam morfometricamente. Por meio destas análises foram verificadas quais variáveis indicam divergências e se as mesmas são significativamente diferentes. Para explorar melhor as possíveis variações entre os indivíduos e os grupos formados pelas espécies, recorreu-se à Análise de Componentes Principais (ACP) para dados com distribuição não paramétrica e à Análise de Variáveis Canônicas (AVC) para dados com distribuição paramétrica. As análises foram realizadas no programa PAST v.3.0, designando um nível de significância de $\alpha = 0,05$ (HAMMER, 2016).

Como a matriz dos dados não preenche os pré-requisitos da ACP, como por exemplo a não normalidade das variáveis estudadas, esta análise foi utilizada com intuito de examinar a variação dos indivíduos dentro da amostra sem se preocupar em buscar resultados com significância estatística. As AVCs foram realizadas com as variáveis que retêm maior poder discriminante expresso nos eixos. Foram utilizadas somente aquelas que apresentam distribuição paramétrica.

Quatro espécimes (MN 688, 689, 59335 e 10) foram excluídos das análises estatísticas devido à ausência de dados e/ou incertezas taxonômicas.

Os resultados foram apresentados separadamente (crânios e mandíbulas). Optou-se em separar os dados devido ao fato de que o número de exemplares com crânio completo (incluindo

a mandíbula) variou na amostra, bem como a presença de mandíbulas isoladas. A não segregação dos dados faz com que alguns espécimes sejam excluídos por falta das estruturas envolvidas, resultando uma redução no número da amostra. Além disso, os espécimes adultos de machos e fêmeas foram analisados juntos, pois possuem um padrão morfológico similar, com os machos levemente maiores que as fêmeas (VAN GELDER, 1968).

O número total de crânios analisados estatisticamente foi $n = 21$ ($n = 15$ *C. amazonicus*; $n = 6$ *C. chinga*) e de mandíbulas $n = 16$ ($n = 11$ *C. amazonicus*; $n = 5$ *C. chinga*).

4. RESULTADOS

4.1. Análises preliminares

Com o teste estatístico Shapiro-Wilk W observou-se que grande parte dos dados (92%) apresenta uma distribuição normal. Somente as variáveis PO e LF não possuem distribuição normal (Tabela 1.2).

Pelo teste t foi observado que 87% das variáveis são estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) entre *C. amazonicus* e *C. chinga*. Somente as variáveis AC, DC e ACO não são estatisticamente diferentes. Por meio do teste U foi observado que as variáveis PO e LF apresentam diferença significativa ($p < 0.05$) entre as espécies estudadas (Tabela 1.2).

Os resultados das análises descritivas e dos testes estatísticos aplicados indicam que as populações de *Conepatus* analisadas neste estudo apresentam 21 (88%) das médias das variáveis analisadas significativamente diferentes entre as espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* (Tabela 1.2).

Tabela 1.2 - Análises descritivas e de variâncias (Teste *t* e *U*) relacionadas às medidas morfométricas entre os espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga*.

Variáveis	<i>C. amazonicus</i>				<i>C. chinga</i>				Shapiro-Wilk <i>W</i>		Teste <i>t</i>		Mann-Whitney <i>U</i>	
	N	Média	DP	(min – max)	N	Média	DP	(min – max)	<i>W</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
BS	15	68.29	4.55	(61.19 – 76.06)	06	60.68	3.20	(56.33 – 65.14)	0.97	0.741	3.72	0.001	-	-
CON	15	76.99	4.71	(69.93 – 85.05)	06	70.01	3.21	(65.98 – 75.20)	0.97	0.679	3.31	0.004	-	-
MAS	15	41.16	2.39	(38.40 – 46.36)	06	37.15	1.84	(33.18 – 40.54)	0.96	0.572	3.67	0.002	-	-
PO	15	24.44	1,84	(22.07 – 28.24)	06	22.80	0.61	(22.11 – 23.51)	0.86	0.006	-	-	-2.14	0.032
CPO	15	21.17	1.40	(19.21 – 23.65)	06	17.89	0.86	(16.30 – 18.69)	0.98	0.879	5.31	0.000	-	-
PAL	15	31.81	2.49	(26.74 – 36.69)	06	28.67	2.15	(26.40 – 31.50)	0.97	0.801	2.70	0.014	-	-
PPAL	15	36.23	3.23	(28.67 – 40.72)	06	32.61	1.33	(30.60 – 34.66)	0.98	0.843	2.62	0.017	-	-
AC	15	26.92	1.85	(24.20 – 30.87)	06	26.71	0.69	(25.90 – 27.87)	0.96	0.443	0.27	0.790	-	-
LDM	15	23.21	1.27	(21.18 – 25.03)	06	21.71	0.80	(20.47 – 22.87)	0.94	0.252	2.67	0.015	-	-
LI	15	11.60	0.64	(10.45 – 12.57)	06	10.70	0.45	(10.06 – 11.25)	0.96	0.507	3.14	0.005	-	-
LC	15	19.79	2.02	(17.10 – 23.57)	06	17.84	0.86	(16.47 – 18.76)	0.92	0.107	2.27	0.035	-	-
LM	15	31.35	1.40	(29.06 – 33.52)	06	27.78	0.94	(26.68 – 28.83)	0.96	0.495	5.70	0.000	-	-
DC	15	5.44	0.75	(4.37 – 6.78)	06	5.21	0.59	(4.44 – 5.82)	0.95	0.278	0.67	0.508	-	-
PM3	15	3.74	0.31	(3.14 – 4.36)	06	3.41	0.19	(3.21 – 3.67)	0.97	0.775	2.41	0.026	-	-
PM4	15	7.34	0.51	(6.55 – 8.27)	06	6.87	0.23	(6.58 – 7.14)	0.91	0.068	2.16	0.044	-	-
CM	15	10.27	0.58	(9.49 – 11.42)	06	9.17	0.43	(8.58 – 9.60)	0.97	0.798	4.19	0.000	-	-
LMO	15	10.75	0.66	(9.64 – 12.16)	06	9.59	0.32	(9.12 – 9.88)	0.98	0.845	4.09	0.000	-	-
CB	15	7.92	0.69	(7.04 – 9.77)	06	6.97	0.52	(6.02 – 7.42)	0.95	0.294	3.03	0.007	-	-
LB	15	6.57	0.62	(5.68 – 7.67)	06	5.75	0.39	(5.34 – 6.36)	0.95	0.323	2.99	0.007	-	-
CF	15	4.60	0.90	(3.02 – 5.67)	06	3.66	0.38	(3.00 – 3.94)	0.93	0.136	2.43	0.025	-	-
LF	15	1.48	0.40	(1.01 – 2.49)	06	1.14	0.21	(0.94 – 1.49)	0.87	0.012	-	-	-2.10	0.035
CCA	11	10.21	0.50	(9.34 – 10.89)	05	9.23	0.31	(8.68 – 9.41)	0.94	0.376	4.06	0.001	-	-
ACO	11	24.42	2.43	(21.37 – 28.21)	05	22.26	0.94	(21.06 – 23.61)	0.91	0.105	1.89	0.079	-	-
CMAN	11	49.04	3.63	(43.50 – 54.38)	05	44.78	2.14	(41.96 – 47.93)	0.96	0.675	2.41	0.030	-	-

Abreviaturas: vide Tabela 1.1.

Obs. Valores *p* em negrito indicam diferenças estatisticamente significativas.

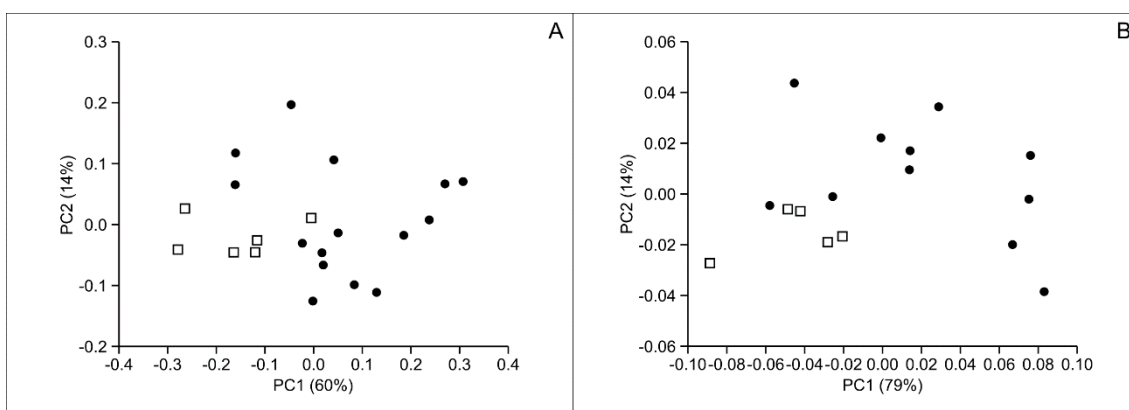
Fonte: o autor.

4.2. Análises multivariadas

Análises de Componentes Principais

Por meio da análise multivariada (ACP), os eixos que melhor explicam a variância observada no estudo das estruturas dos crânios entre os indivíduos de *C. amazonicus* e *C. chinga* são o PC1 e PC2, com 60% e 14% respectivamente, totalizando 74% da variância observada. Para as estruturas das mandíbulas, os eixos que melhor explicam a variância são o PC1 e PC2, com 79% e 14% respectivamente, totalizando 93% da variância observada (Gráfico 1.1, Tabela 1.3).

Gráfico 1.1 - Análises de Componentes Principais (PC1 e PC2) realizadas com as amostras populacionais de *Conepatus* brasileiros: ● *C. amazonicus*, □ *C. chinga*. (A) crânios, (B) mandíbulas.



Fonte: o autor.

No eixo PC1 foi observado que grande parte das variáveis relacionadas às estruturas dos crânios, principalmente as variáveis da largura do forame palatino médio anterior (LF), do comprimento do forame palatino anterior (CF) e da largura entre os caninos (LC) possuem maior influência sobre a distribuição dos indivíduos no espaço multivariado (Tabela 1.3). Os valores positivos estão relacionados aos indivíduos que possuem maior tamanho das estruturas ósseas dos crânios, enquanto os valores negativos são representados por indivíduos menores. Nota-se que os exemplares de *C. amazonicus* tendem a possuir crânios maiores, diferenciando de *C. chinga*. Este padrão corrobora as análises estatísticas, testes *t* e *U*, onde as espécies estudadas demonstram ser morfometricamente diferentes em grande parte das médias das variáveis mensuradas (Gráfico 1.1A).

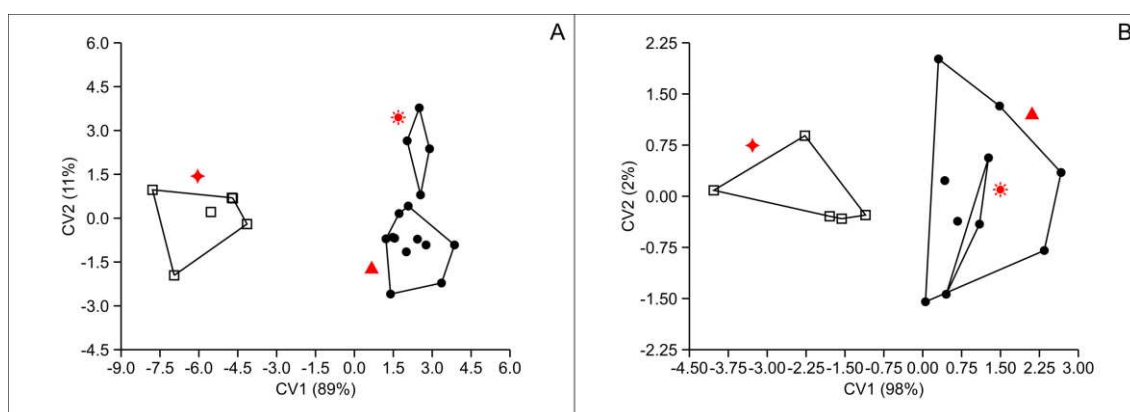
Nas mandíbulas, as variáveis altura do processo coronoide (ACO) e comprimento do corpo mandibular (CMAN) possuem maior influência sobre a distribuição dos indivíduos no eixo PC1 do espaço multivariado (Tabela 1.3). Nesta análise foi observado também que os exemplares

de *C. amazonicus* tendem a possuir maiores estruturas mandibulares diferenciando de *C. chinga* onde assumem completamente os valores negativos (Gráfico 1.1B).

Análises de Variáveis Canônicas

Por meio da análise discriminante (AVC), os eixos que melhor explicam a variância observada no estudo das estruturas dos crânios entre os grupos formados pelos espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* são o CV1 e CV2, com 89% e 11% respectivamente, totalizando 100% do poder discriminante. O mesmo ocorre para as medidas mandibulares, onde os eixos que melhor explicam a variância são o CV1 e CV2, com 98% e 2% respectivamente, totalizando 100% do poder discriminante (Gráfico 1.2, Tabela 1.3).

Gráfico 1.2 - Análises de Variáveis Canônicas (CV1 e CV2) realizadas com as amostras populacionais de *Conepatus* brasileiros: ● *C. amazonicus*, □ *C. chinga*. (A) crânios, (B) mandíbulas. Regiões brasileiras de procedência: ◆ sul, ▲ sudeste, ✱ nordeste.



Fonte: o autor

As variáveis representadas nos eixos CV1 separam os indivíduos pelo tamanho dos crânios e das mandíbulas, estruturando-os em grupos segundo a sua origem geográfica (sul, sudeste e nordeste). Os grupos formados pelos indivíduos de *C. amazonicus* do sudeste (▲) e nordeste (✱) estão próximos e assumem completamente os valores positivos. Por outro lado, os indivíduos de *C. chinga* representados pelo grupo do sul (◆) possuem menores valores, separando-se dos demais. Esse padrão pode ser observado tanto pelas variáveis do crânio, quanto da mandíbula, onde os grupos das espécies de *C. amazonicus* e *C. chinga* estão afastados (Gráfico 1.2).

No eixo CV1 das variáveis dos crânios foi observado que a largura da constrição pós-orbital (CPO), a largura entre os M¹ (LM) e o comprimento basilar (BS) são as variáveis que possuem maior influência sobre a distribuição dos grupos das jaritacas brasileiras (Tabela 1.3). Quando comparado com *C. chinga*, os espécimes de *C. amazonicus* tendem a possuir uma

construção pós-orbital menos acentuada, uma maior largura entre os molares (M^1) e um maior comprimento basilar. Isso faz com que *C. amazonicus* assumam os valores positivos desta análise. Além destas estruturas citadas, as demais variáveis aproximam as jaritatacas do sudeste e nordeste, distanciando dos espécimes registrados para o sul do Brasil (Gráfico 1.2A).

Nas variáveis da mandíbula, o comprimento alveolar do dente carnassial M_1 (CCA) possui maior influência sobre a distribuição dos grupos das jaritatacas no eixo CV1 (Tabela 1.3). Observou-se que *C. amazonicus* tendem a possuir maior comprimento alveolar do dente carnassial M_1 , diferenciando de *C. chinga* que possui uma menor estrutura. É evidenciado também nesta análise que os grupos das jaritatacas do sudeste e nordeste se distanciam dos espécimes registrados para o sul do Brasil (Gráfico 1.2B).

Tabela 1.3 - Coeficientes dos componentes principais 1 e 2 (PC1 e PC2) e das variáveis canônicas 1 e 2 (CV1 e CV2) de *C. amazonicus* e *C. chinga* com base nas variáveis cranianas e mandibulares.

Variáveis	ACP		AVC	
	PC1	PC2	CV1	CV2
Crânio				
BS	0.1967	0.0208	0.0064	-0.0028
CON	0.1702	0.0140	0.0051	-0.0031
MAS	0.1605	0.0950	0.0056	-6.495E-05
PO	0.1358	0.1055	-	-
CPO	0.1836	0.0160	0.0092	-0.0045
PAL	0.2075	-0.0303	0.0056	-0.0079
PPAL	0.2147	-0.0577	0.0055	-0.0084
AC	0.0930	-0.0750	0.0002	-0.0069
LDM	0.1202	0.0280	0.0036	0.0012
LI	0.1461	-0.0406	0.0044	-0.0034
LC	0.2341	-0.1256	0.0054	-0.0076
LM	0.1579	0.0145	0.0066	-0.0026
DC	0.2287	-0.3060	0.0021	-0.0072
PM3	0.1137	0.1161	0.0050	0.0059
PM4	0.1060	0.1300	0.0036	0.0028
CM	0.1407	0.0557	0.0062	-0.0028
LMO	0.1300	0.0241	0.0062	0.0003
CB	0.1073	0.3052	-	-
LB	0.0707	0.2876	-	-
CF	0.4128	-0.6606	-	-
LF	0.5840	0.4590	-	-
Eigenvalue	0.027	0.006	14.856	1.784
Variância (%)	59.50	14.31	89.28	10.72
Mandíbula				
CCA	0.3557	0.9331	0.0148	-0.0026
ACO	0.7286	-0.3122	0.0138	0.0338
CMAN	0.5854	-0.1784	0.0136	0.0146
Eigenvalue	0.003	0.001	2.902	0.063
Variância (%)	79.44	13.86	97.87	2.12

Abreviaturas: vide Tabela 1.1.
Obs. Valores em negrito indicam maiores coeficientes.

Fonte: o autor.

5. DISCUSSÃO

Durante o século XIX e a primeira metade do século XX, muitas espécies de *Conepatus* da América do Sul foram descritas com base em caracteres externos, como tamanho corporal e coloração (SCHIAFFINI *et al.*, 2013). Cabrera (1958), Cabrera e Yepes (1960) e Kipp (1965) sinonimizaram várias espécies do gênero exclusivamente com base em caracteres externos. A ausência de caracteres discriminantes claros resultou em uma ampliação do número de espécies, onde a distribuição geográfica era empregada sem estudos de caracteres morfológicos de diagnóstico e, como consequência, acarretou uma série de ambiguidades taxonômicas (SCHIAFFINI *et al.*, 2013). Foi o que ocorreu com algumas espécies de mefitídeos, onde vários autores fizeram novas propostas para estes animais (VAN GELDER 1968; HONACKI *et al.*, 1982; WOZENCRAFT, 2005; WILSON; MITTERMEIER, 2009), mantendo confusa a posição taxonômica do grupo. Com o aprimoramento de novas técnicas, como os métodos moleculares, alguns autores se dedicaram a analisar as jaritatacas do sul da América do Sul, como é o caso de Chaves *et al.* (2011), onde concluíram que os mefitídeos patagônicos estão agrupados próximos às espécies brasileiras, podendo pertencer a *C. chinga* ou *C. semistriatus*. No entanto, após uma análise de DNA mitocondrial de *C. semistriatus* (provenientes de exemplares do México, sua localidade tipo) Schiaffini *et al.* (2013) concluem que os exemplares brasileiros do sul do país pertencem a *C. chinga*.

Para as espécies da região central e nordeste do país, por muito tempo foi aceita a ocorrência de *C. semistriatus* (CUARÓN *et al.*, 2016; CHEIDA *et al.*, 2011). Esta espécie tem como localidade tipo o México e teria migrado durante o intercâmbio faunístico do Plioceno. Entretanto, em 2013, Feijó e Langguth indicam que as populações de mefitídeos do nordeste do Brasil estão isoladas de *C. semistriatus* pelas Guianas, leste da Venezuela, norte e centro da Amazônia, onde não há registro deste animal (THOMAS, 1920; TATE, 1939; CABRERA, 1958; HANDLEY, 1976; HUSSON, 1978; GEORGE *et al.*, 1988; PATTON *et al.*, 2000; VOSS *et al.*, 2001; TROLLE, 2003; FEIJÓ; LANGGUTH, 2013), e também estão separadas de *C. chinga* distribuídas pelo Peru, países ao sul da Amazônia e sul do Brasil (CABRERA, 1958).

Os resultados obtidos neste trabalho, com base em análises morfométricas cranianas e mandibulares, apontam que são duas as espécies de *Conepatus* atualmente reportadas para o território brasileiro. *C. chinga* ocorrendo no sul do país e *C. amazonicus* habitantes da região sudeste e nordeste. Estes resultados corroboram estudos de Kasper *et al.* (2009), Fontoura-Rodrigues (2013) e Schiaffini *et al.* (2013), onde as análises de variâncias demonstram que o grupo de mefitídeos da região sudeste e nordeste do Brasil (aqui considerados *C. amazonicus*) não se sobrepõem ao grupo de *C. chinga* da região sul.

A respeito da distribuição dos mefitídeos nos biomas brasileiros, *C. amazonicus* é habitante do Cerrado e Caatinga, enquanto *C. chinga* ocorre nos Pampas (KASPER *et al.*, 2009).

Estudos elaborados a partir de evidências paleoambientais demonstram que a América do Sul passou por diferenciações na formação vegetacional durante as últimas eras glaciais, alternando ambientes savânicos e terras de pastagens com florestas fechadas (ADAMS; FAURE, 1998; RAY; ADAMS, 2001). Estima-se que a diversificação dos mefitídeos sul americanos possam um tempo de coalescência com aproximadamente 0.85 Ma, sendo possivelmente resultante das dinâmicas vegetacionais da América do Sul ao longo das eras glaciais do Pleistoceno (FONTOURA-RODRIGUES, 2013). O tipo de vegetação aberta durante a dispersão dos mefitídeos na América do Sul poderia de fato ter contribuído para o deslocamento dos animais (WOODBURNE, 2010), visto que as jaritatas do novo mundo tendem a ocupar principalmente áreas menos florestadas (NOWAK, 1991).

Fator inverso ocorre depois da última glaciação máxima, onde as formações vegetacionais da América do Sul se diferenciaram novamente e parte dos ambientes com cobertura vegetal campestre foram sendo transformadas em extensas áreas florestadas (ver Figura 1; ADAMS; FAURE, 1998). Esta modificação da cobertura vegetal provavelmente resultou o isolamento das espécies *C. amazonicus* nos biomas Cerrado e Caatinga, e *C. chinga* nos Pampas, devido à expansão das Matas Amazônica e Atlântica (KASPER *et al.*, 2009; FONTOURA-RODRIGUES, 2013). O mesmo parece ter acontecido com outros carnívoros que ocupavam ambientes similares aos das jaritatas, como é o caso das espécies *Lycalopex gymnocercus* encontrada nos Pampas e *L. vetulus* no Cerrado (KASPER *et al.*, 2009).

Em um estudo com *Cerdocyon thous*, um carnívoro sul americano, Machado e Hingst-Zaher (2009) demonstram também que as mudanças climáticas e a distribuição da vegetação durante o máximo glacial holocênico da América do Sul (HGM) influenciaram os padrões de variação morfológica craniana dentro da espécie, estruturando-os em grupos com diferentes graus de variação morfológica. Os tipos de habitats e a disponibilidade de recursos no passado poderiam ter alterado a dinâmica populacional desta espécie, bem como a presença de algum grau de isolamento geográfico, que consecutivamente levaria a uma alteração do fluxo gênico deste grupo. Assim, como observado em outros carnívoros, a dinâmica populacional dos mefitídeos relatados para o Brasil poderia ter sido fortemente estruturada mediante a transformação vegetacional no passado, sendo os dois grupos total ou parcialmente isolados (FONTOURA-RODRIGUES, 2013). Como não há registros concretos de zonas de simpatria entre as espécies *C. amazonicus* e *C. chinga*, supõe-se que as populações ainda continuem isoladas em grupos distintos (KASPER *et al.*, 2009).

Os testes estatísticos aplicados neste trabalho, bem como as análises de variâncias, evidenciam que a espécie *C. amazonicus* tende a apresentar maiores valores cranianos e mandibulares quando comparada com a espécie *C. chinga*. Os dados obtidos nestas análises corroboram a literatura na relação do tamanho corporal entre as espécies, onde *C. amazonicus* tende a possuir maior comprimento e massa corporal, diferenciando-se de *C. chinga*, de menor

tamanho (EISENBERG; REDFORD 1999; SILVEIRA, 1999; CAVALCANTI, 2010; CHEIDA *et al.*, 2011). Além disso, por meio do estudo morfológico e morfométrico dos molares e da geografia destas e outras espécies de mefitídeos, Wang e Carranza-Castañeda (2008) também ressaltam que a espécie ocorrente no sul da América do Sul é considerada menor que as espécies que ocorrem no norte da América do Norte, no sul da América Central e norte da América do Sul.

Com o intuito de investigar a variação do tamanho corporal das jaritacas reportadas para o sul da América do Sul, Schiaffini (2016) observou que as evidências apontavam para a “regra de recurso” como a principal explicação. Esta regra sugere que os indivíduos menores de *C. chinga* tendem a ser influenciados por habitats pouco produtivos, e os indivíduos maiores tendem a ser predominantes em áreas mais produtivas, como nos Pampas úmidos e ou na Savana Uruguia. O mesmo fato parece ter influenciado o padrão encontrado nas espécies brasileiras, onde as regiões Caatinga e Cerrado tenderiam a possuir maiores recursos, refletindo assim no maior tamanho craniano dos indivíduos de *C. amazonicus* em detrimento de *C. chinga*.

6. CONCLUSÕES

- As análises multivariadas refletem uma similaridade vista nos testes estatísticos, onde os indivíduos de *C. amazonicus* tendem a possuir maiores tamanhos em relação às variáveis cranianas e mandibulares, diferenciando-se da espécie *C. chinga*.
- As espécies analisadas são estruturadas geograficamente em dois grupos distintos. Um grupo encontra-se nos biomas Caatinga e Cerrado (*C. amazonicus*) e o outro no bioma Pampas (*C. chinga*).
- Reforça-se a importância de novos estudos moleculares para compreender como as duas espécies se comportam dentro das populações brasileiras, visto que zonas de simpatrias podem ocorrer devido à descontinuidade das barreiras de isolamento (ex. fragmentação do bioma Mata Atlântica).

REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO

ADAMS, J. M.; FAURE, H. A new estimate of changing carbon storage on land since the last glacial maximum, based on global land ecosystem reconstruction. **Global and Planetary Change**, v. 16, p. 3-24, 1998.

ALVES, R. R. N.; FEIJÓ, A.; BARBOZA, R. R. D.; SOUTO, W. M. S.; FERNANDES-FERREIRA, H.; CORDEIRO-ESTRELA, P.; LANGGUTH, A. Game mammals of the Caatinga biome. **Ethnobiology and Conservation**, v. 5, n. 5, p. 1-51, 2016.

CABRERA, A. Catálogo de los mamíferos de America del Sur. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”**, v. 4, n. 1, p. 1-307, 1958.

CABRERA, A.; YEPES, J. **Mamíferos Sudamericanos**. 2. ed. Buenos Aires: Ediar, 1960. v. 1. 238 p.

CÁCERES, N. Occurrence of *Conepatus chinga* (Molina) (Mammalia, Carnívora, Mustelidae) and other terrestrial mammals in the Serra do Mar, Paraná, Brasil. **Revista brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 3, p. 577-579, 2004.

CARVALHO, C. T. Mamíferos dos parques e reservas de São Paulo. **Silvicultura**, São Paulo, v. 13, n. 14, p. 49-72, 1979.

CAVALCANTI, G. N. **Biologia Comportamental de *Conepatus semistriatus* (Carnivora, Mephitidae) em Cerrado do Brasil Central**. 2010. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2010.

CAVALCANTI, G. N.; FONTOURA-RODRIGUES, M. L.; RODRIGUES, F. H. G.; RODRIGUES, L. A. Avaliação do risco de extinção da jaritaca *Conepatus semistriatus* (Boddaert, 1785) no Brasil. **Biodiversidade Brasileira**, v. 3, n. 1, p. 248-254, 2013.

CHAVES, P. B.; GRAEFF, V. G.; LION, M. L.; OLIVEIRA, L. R.; EIZIRIK, E. DNA barcoding meets molecular scatology: short mtDNA sequences for standardized species assignment of carnivore noninvasive samples. **Molecular Ecology Resources**, v. 12, p. 18-35, 2011.

CHEIDA, C. C.; NAKANO-OLIVEIRA, E.; FUSCO-COSTA, R.; ROCHA-MENDES, F.; QUADROS, J. Ordem Carnívora. *In*: REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. (eds.). **Mamíferos do Brasil**. 2. ed. Londrina: Edição do autor, 2011. p. 235-288.

CHEREM, J. J.; GHIZONI-JR, I. R.; KAMMERS, M.; MARTINS, A. Mamíferos de médio e grande porte atropelados em rodovias do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. **Biotemas**, v. 20, n. 3, p. 81-96, 2007.

CIMARDI, A.V. **Mamíferos de Santa Catarina**. Florianópolis: FATMA, 1996. 302 p.

CUARÓN, A. D.; HELGEN, K.; REID, F. *Conepatus semistriatus*. **The IUCN Red List of Threatened Species**. 2016. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41633A45210987.en>. Acesso em: 13 jun. 2019.

DALPONTE, J. C.; UBAID, F. K.; MEDOLAGO, C. A. B.; CAMILO, L. H. A.; LACERDA, A. C. R. First records and range extension of striped hog-nosed skunk *Conepatus amazonicus* in Mato Grosso, Brazil. **Small Carnivore Conservation**, v. 56, p. 86-92, 2018.

DE VIVO, M. D.; GREGORIN, R. Mamíferos. In: LEONEL, C. (ed.). **Intervalos**. Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo. São Paulo: Secretaria de Estado do Meio Ambiente de São Paulo, Fundação Florestal, 2001. p. 116-123.

EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. **Mammals of the Neotropics: the central Neotropics**. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago: The University of Chicago Press, 1999. v. 3. 610 p.

EIZIRIK, E.; JOHNSON, W. E.; O'BRIEN, S. J. Definindo unidades evolutivamente significativas e unidades de manejo para a conservação de carnívoros neotropicais. In: Morato R. G. (eds.). **Manejo e conservação de carnívoros neotropicais: I workshop de pesquisa para a conservação**. São Paulo: IBAMA, 2006. p. 47-63.

FEIJÓ, A.; LANGGUTH, A. Mamíferos de médio e grande porte do Nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 22, n. 1, p. 3-225, 2013.

FERNANDES-FERREIRA, H.; GURGEL-FILHO, N. M.; FEIJÓ, A.; MENDONÇA, S. V.; ALVES, R. R. N.; LANGGUTH, A. Non-volant mammals from Baturité Ridge, Ceará state, Northeast Brazil. **Check List**, v. 11, n. 3, p. 1630, 2015.

FONTOURA-RODRIGUES, M. L. **História evolutiva de *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae)**: padrões biogeográficos de diversificação, investigação filogenética e revisão taxonômica do gênero. 2013. Tese (Doutorado em Zoologia) – Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2013.

FORASIEPI, A. M. Nuevo registro de *Conepatus primaevus* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) del Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie**, v. 5, n. 1, p. 21-29, 2003.

GEORGE, T. K.; MARQUES, S. A.; DE VIVO, M.; BRANCH, L. C.; GOMES, N.; RODRIGUES, R. Levantamento de mamíferos do Parna-Tapajós. **Brasil Florestal**, v. 63, p. 33-41, 1988.

HAMMER, Ø. **PAST Paleontological statistics version 3.14**: reference manual. University of Oslo, 2016. 252 p.

HANDLEY, C. O. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. **Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series**, v. 20, n. 5, p. 1-91, 1976.

HONACKI, J. H.; KINMAN, K. E.; KOEPPL, J. W. **Mammal species of the world**: a taxonomic and geographic reference. Kansas: Allen Press and Association of Systematics Collections, 1982. 694 p.

HONAKER, J.; KING, G.; BLACKWELL, M. Amelia II: A Program for Missing Data. **Journal of Statistical Software**, v. 45, n. 7, p 1-47, 2011.

HUSSON, A. M. **The mammals of Suriname**. Zoölogische Monographieën van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie n. 2. Leiden: E. J. Brill, 1978. 569 p.

KASPER, C. B. **Ecologia e história natural do zorrilho (*Conepatus chinga*) no sul do Brasil**. 2011. Tese (Doutorado em Biologia e Comportamento Animal) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2011.

KASPER, C. B.; CUNHA, F. P.; FONTOURA-RODRIGUES, M. L. Avaliação do risco de extinção do Zorrilho *Conepatus chinga* (Molina, 1782) no Brasil. **Biodiversidade Brasileira**, v. 30, n. 1, p. 240-247, 2013.

KASPER, C. B.; FONTOURA-RODRIGUES, M. L.; CAVALCANTI, G. N.; FREITAS, T. R. O.; RODRIGUES, F. H. G.; OLIVEIRA, T. G.; EIZIRIK, E. Recent advances in the knowledge of Molina's hog-nosed skunk *Conepatus chinga* and striped hog-nosed skunk *C. semistriatus* in South America. **Small Carnivore Conservation**, v. 41, p. 25-28, 2009.

KASPER, C. B.; SOARES, J. B. G.; FREITAS, T. R. O. Differential patterns of home range, net displacement and resting sites use of *Conepatus chinga* in southern Brazil. **Mammalian Biology**, v. 77, p. 358-362, 2012.

KIPP, V. H. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Conepatus* Molina, 1782. **Zeitschr fur Säugetierk**, v. 30, n.4, p. 193-232, 1965.

MACHADO, F. D. A.; HINGST-ZAHER, E. Investigating South American biogeographic history using patterns of skull shape variation on *Cerdocyon thous* (Mammalia: Canidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 98, n. 1, p. 77-84, 2009.

NOWAK, R. M. **Walker's Mammals of the World**. 5. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1991. v. 2. 1629 p.

OLIVEIRA, T. G. Research on Brazilian terrestrial Carnivora: current knowledge and priorities for the new millennium. *In*: MORATO, R.; RODRIGUES, F. H. G.; EIZIRIK, E.; MANGINI, P.R.; AZEVEDO, F. C. C.; MARINHO-FILHO, J. (eds.). **Manejo e conservação de carnívoros neotropicais**. São Paulo: Ibama. 2006. p. 39-45.

OLIVEIRA, J. A.; GONÇALVES, P. R.; BONVICINO, C. R. Mamíferos da Caatinga. *In*: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, 2003. p. 275-333.

PATTON, J. L.; SILVA, M. N. F.; MALCOLM, J. R. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 244, p. 1-306, 2000.

PAULA COUTO, C. **Tratado de Paleomastozoologia**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1979. 590 p.

POPOWICS, T. E. Postcanine dental form in the Mustelidae and Viverridae (Carnivora: Mammalia). **Journal of Morphology**, v. 256, n. 3, p. 322-341, 2003.

R CORE TEAM. R: A language and Environment for Statistical Computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. 2018. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 13 jun. 2019.

RAY, N.; ADAMS, J. A GIS-based vegetation map of the world at the last glacial maximum (25,000-15,000 BP). **Internet archaeology**, v. 11, p. 1-44, 2001.

SANTOS, M. D. F. M.; PELLANDA, M.; TOMAZZONI, A. C.; HASENACK, H.; HARTZ, S. M. Mamíferos carnívoros e sua relação com a diversidade de habitats no Parque Nacional dos Aparados da Serra, sul do Brasil. **Iheringia: série zoologia**, v. 94, n. 3, p. 235-245, 2004.

SCHIAFFINI, M. I. A test of the Resource's and Bergmann's rules in a widely distributed small carnivore from southern South America, *Conepatus chinga* (Molina, 1782) (Carnivora: Mephitidae). **Mammalian Biology**, v. 81, n. 1, p. 73-81, 2016.

SCHIAFFINI, M. I.; GRABRIELLI, M.; PREVOSTI, F. J.; CARDOSO, Y. P.; CASTILLO, D.; BO, R.; CASANAVE, E.; LIZARRALDE, M. Taxonomic status of Southern South American *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 167, n. 2, p. 327-344, 2013.

SILVEIRA, L. **Ecologia e conservação dos mamíferos carnívoros do Parque Nacional das Emas, Goiás**. 1999. Dissertação (Mestrado em Ecologia) (1999) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 1999.

TATE, G. H. H. The mammals of the Guiana Region. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 76, art. 5, p. 151-229, 1939.

THOMAS, O. On mammals from the lower Amazons in the Goeldi Museum, Pará. **Annals Magazine Natural History**, v. 9, n. 6, p. 266-283, 1920.

TROLLE, M. Mammal survey in the Rio Jauaperí region, Rio Negro Basin, the Amazon, Brazil. **Mammalia**, v. 67, n. 1, p. 75-83, 2003.

VAN GELDER, R. G. A taxonomic revision of the spotted skunks (genus *Spilogale*). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 117, art. 5, p. 229-392, 1959.

VAN GELDER, R. G. The genus *Conepatus* (Mammalia, Mustelidae): variation within a population. **American Museum Novitates**, n. 2322, p. 1-37, 1968.

VOSS, R. S., LUNDE, D. P.; SIMMONS, N. B. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna part 2. Non volant species. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 263, p. 1-236, 2001.

WANG, X.; CARRANZA-CASTAÑEDA, O. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 154, n. 2, p. 386-407, 2008.

WILSON, D. E.; MITTERMEIER, R. A. **Handbook of the mammals of the world: Carnivores**. Barcelona: Lynx Edicions, 2009. v. 1. 727 p.

WOODBURNE, M. O. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, n. 4, p. 245-264, 2010.

WOZENCRAFT, W. C. Order Carnivora. *In*: WILSON, D. E.; REEDER, D. M. (eds.). **Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference**. 3. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005. p. 532-628.

CAPÍTULO II

VARIAÇÃO CRANIANA DE *Conepatus* GRAY, 1837 (CARNIVORA: MEPHITIDAE) QUATERNÁRIOS DO BRASIL CENTRAL: IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

1. INTRODUÇÃO

Mephitidae Bonaparte, 1845, é uma das quatro famílias pertencentes à superfamília Musteloidea Fischer, 1817. A partir de estimativas de estudos moleculares, acredita-se que a origem desse grupo tenha ocorrido no Oligoceno inferior na Eurásia (SATO *et al.*, 2009). Pelo estreito de Bering, os primeiros ancestrais dos mefitídeos migraram para a América do Norte no Mioceno tardio, irradiando para o sul no Plioceno inferior (WANG *et al.*, 2005).

Na América do Norte, os restos mais antigos do gênero *Conepatus* são oriundos da espécie fóssil *Conepatus sanmiguelensis* Wang & Carranza-Castañeda, 2008, do Plioceno inferior, encontrados na região central do México (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008). Outras espécies são relatadas para o Pleistoceno superior, como *Conepatus leuconotus* (Lichtenstein, 1832) provenientes do norte do México e sul dos EUA, e *Conepatus robustus* Martin, 1978 para o estado da Flórida (MARTIN, 1978).

Com o surgimento do istmo do Panamá no Plioceno superior, estes e outros mamíferos invadiram o continente sul americano (MARSHALL *et al.*, 1982; FLYNN *et al.*, 2005). Mediante esta invasão, muitos problemas taxonômicos surgem com as descobertas de fósseis de mefitídeos na América do Sul e multiplicam o número de novas espécies. Na Venezuela, são relatados fósseis de *C. semistriatus* com datação do Pleistoceno superior (BOCQUENTIN, 1979; MARSHALL *et al.*, 1984; RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014). No Equador, escavações arqueológicas apontam a presença de um subfóssil de *C. chinga* do Holoceno (STAHL; ATHENS, 2001). No Peru são reportadas *Conepatus talarae* Churcher & van Zyll de Jong, 1965 no noroeste do país e *Conepatus* sp. para outras regiões, ambas do Pleistoceno superior (LEMON; CHURCHER, 1961; CHURCHER; VAN ZYLL DE JONG, 1965; HOFFSTETTER, 1970; MACNEISH *et al.*, 1975; MARSHALL *et al.*, 1984; SALAS; STUCCHI, 2002). Na Bolívia, Boule e Thevenin (1920) indicam a presença de *Conepatus suffocans* (Illiger, 1811) datados do Pleistoceno de Tarija, que Hoffstetter (1963) diz pertencer a *C. chinga*. No Chile a situação não é diferente, sendo citadas as espécies *C. chinga*, *C. suffocans* e *Conepatus* sp., todas datadas do Pleistoceno superior (ROTH, 1899; BORRERO *et al.*, 1997; FRASSINETTI; ALBERDI, 2001; GONZÁLEZ *et al.*, 2010). Por outro lado, na Argentina os números de mefitídeos registrados aumentam. Foram descritas uma série de espécies do gênero datadas do Pleistoceno superior, como *Conepatus mercedensis* (Ameghino, 1875); *Conepatus cordubensis* (Ameghino, 1889); *Conepatus primaevus* (Burmeister, 1864); *Conepatus praecursor* Rusconi, 1932 (BURMEISTER, 1864; GERVAIS;

AMEGHINO, 1880; AMEGHINO, 1889; REIG, 1952). Destas, destaca-se *Conepatus altiramus* Reig, 1952, datada do Plioceno superior, que talvez seja o registro fóssil mais antigo para o grupo dos mefitídeos da América do Sul (REIG, 1952; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008) (Figura 2.1).

Figura 2.1 - Localidades fossilíferas de *Conepatus* na América do Sul.



Fonte: o autor.

No Brasil, o estudo dos restos pertencentes ao gênero *Conepatus* ainda é escasso. Grande parte da literatura relata a presença de subfósseis/fósseis de mefitídeos em depósitos cársticos juntamente com mamíferos pleistocênicos (CARTELLE, 1995; CARTELLE; HARTWIG, 1996; GUÉRIN *et al.*, 1996; CARTELLE, 1998; LESSA *et al.*, 1998; AULER *et al.*, 2006). Restos de jaritatacas já foram relatados para a região central de Minas Gerais (WINGE, 1895; PAULA COUTO, 1950), para o norte da Bahia (CARTELLE, 1995, CARTELLE; HARTWIG, 1996; CARTELLE, 1998; LESSA *et al.*, 1998) e para a região centro-sul do estado de Piauí (GUÉRIN *et al.*, 1996; FAURE *et al.*, 1999; AULER *et al.*, 2006). Com exceção deste último registro, todos os subfósseis foram datados do Pleistoceno superior mediante evidências geológicas e também por meio da megafauna herbívora extinta associada (LESSA *et al.*, 1998) (Figura 2.1).

Devido à escassez de estudos descritivos e taxonômicos de restos do gênero *Conepatus* encontrados no estado da Bahia e depositados na coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da PUC/Minas, o principal objetivo deste trabalho foi analisar a morfologia e morfometria craniana e mandibular destes exemplares e comparar com os representantes atuais ocorrentes na América do Sul.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Analisar a morfologia e a morfometria craniana e mandibular de restos pertencentes ao gênero *Conepatus* encontrados em grutas calcárias do estado da Bahia, e sua implicação taxonômica dentro do grupo dos mefitídeos sul americanos.

2.2. Objetivos específicos

- a) Analisar e descrever a morfologia craniana e mandibular dos subfósseis do gênero *Conepatus* encontrados em grutas calcárias do estado da Bahia;
- b) Comparar os dados obtidos com representantes das espécies recentes *C. amazonicus* e *C. chinga*;
- c) Definir a taxonomia da população subfóssil estudada.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. *Material analisado*

3.1.1. *Exemplares atuais*

Foram analisados 44 exemplares das espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* depositadas em coleções mastozoológicas das seguintes instituições: **CENPAT - CONICET**, Centro Nacional Patagônico - Comissão Nacional de Ciência e Tecnologia; **MCN(M)**, Museu de Ciências Naturais da PUC Minas – Coleção de Mamíferos; **MN**, Museu Nacional do Rio de Janeiro – Coleção de Mamíferos; **MZUFV**, Museu de Zoologia da Universidade Federal de Viçosa – Coleção de Mamíferos; **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – Coleção de Mamíferos. A lista detalhada do material analisado encontra-se na Tabela 1 do apêndice A (Figura 2.2A, B e C).

Os espécimes quando identificados como *C. semistriatus* pelas instituições visitadas, foram aqui considerados como *C. amazonicus* seguindo Feijó e Langguth (2013).

3.1.2. *Exemplares subfósseis*

Foram analisados 81 restos identificados como pertencentes ao gênero *Conepatus* coletados em grutas calcárias do estado Bahia. Este acervo está depositado na Coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da PUC (**MCL**) em Belo Horizonte - Minas Gerais. A lista detalhada do material analisado encontra-se na Tabela 2 do apêndice A (Figura 2.2D e E). O termo “fragmentado” foi designado para descrever o material com 50% ou mais de suas partes anatômicas danificadas.

Estes restos são provenientes de ambientes cársticos denominados de Poço Azul, situado na região central do estado da Bahia; Toca da Boa Vista e Toca da Barriguda, ambas situadas na região nordeste (Figura 2.3). Grande parte deste material foi coletado submerso em lagoas formadas dentro dos ambientes cársticos, como o caso de Poço Azul.

Por não terem sido datados formalmente, estes restos serão chamados no texto de subfósseis, seguindo a terminologia usada por Lessa *et al.* (2005).

Figura 2.2 - Crânios de *Conepatus*. (A) *C. chinga* (Cenpat - Conicet CC04); (B) *C. chinga* (MZUSP 228); (C) *C. amazonicus* (MZUSP 2649); (D) subfóssil (MCL 7314); (E) subfóssil (MCL 23502). (1) vista dorsal; (2) vista lateral.



Fonte: o autor.

3.2. *Registro geográfico: procedência dos subfósseis*

3.2.1. *Toca da Boa Vista*

Localizada no município de Campo Formoso, região noroeste do estado da Bahia (BA), a Toca da Boa Vista (10°09'45"S, 40°51'35"W) é atualmente considerada a maior e uma das principais cavernas calcárias da América do Sul. Sua dimensão corresponde a aproximadamente 107 km de extensão já topografados, podendo variar a metragem conforme a realização de novos estudos (GUIMARÃES; FERREIRA, 2014). A Toca da Boa Vista é classificada como uma caverna de dolomitos proterozóicos, possuindo uma formação salitre em carbonatos do Grupo Una (AULER; SMART, 2002; MARRA, 2008). Os subfósseis referidos foram encontrados no ano de 1997 por pesquisadores em uma das câmaras da gruta. Nesta mesma caverna já foram reportados diversos fósseis de mamíferos pleistocênicos extintos e vivos. Esta fauna possui grande importância para a datação de outros exemplares encontrados neste sítio, bem como para a caracterização paleoambiental da região (CARTELLE, 1995; CARTELLE; HARTWIG, 1996) (Figura 2.3A).

3.2.2. *Toca da Barriguda*

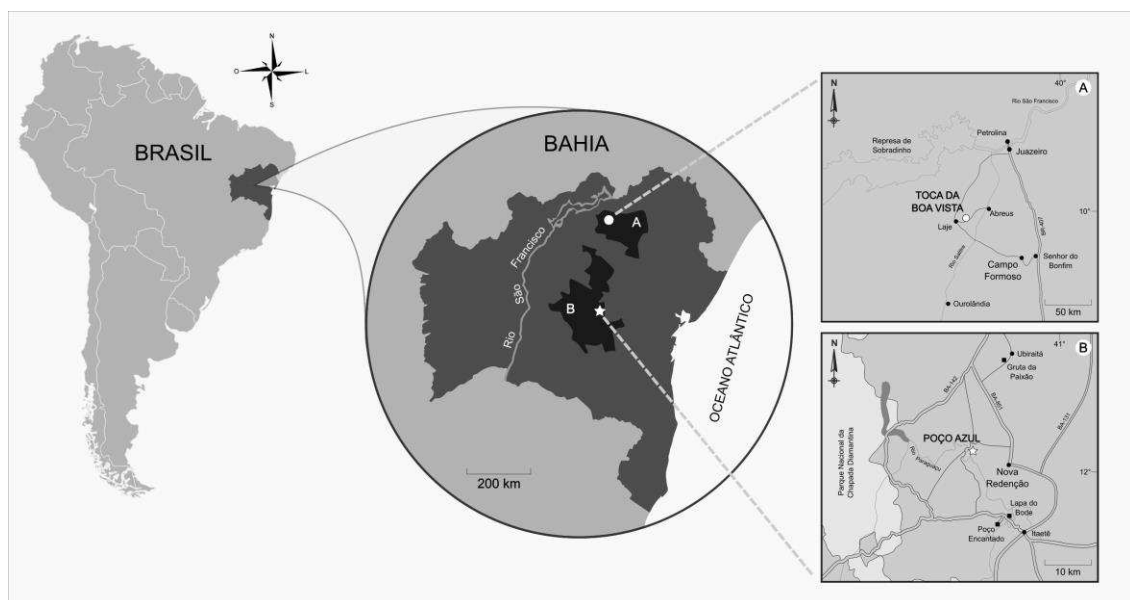
Localizada no município de Campo Formoso, região noroeste do estado da Bahia (BA), a Toca da Barriguda (10°8'26.862"S 40°51'8.071"W) é uma das cavernas vizinhas da Toca da Boa Vista, sendo considerada a segunda maior caverna do Brasil. Sua dimensão corresponde a aproximadamente 33 km de extensão já topografados, podendo esse número variar conforme novos estudos (GUIMARÃES; FERREIRA, 2014). Assim como a Toca da Boa Vista, o sítio referido é classificado como uma caverna de dolomitos proterozóicos, possuindo uma formação salitre em carbonatos do Grupo Una (AULER; SMART, 2002; MARRA, 2008). O subfóssil referido foi encontrado no ano de 1999 por pesquisadores em uma das câmaras (salão do felino) presentes na gruta. Nesta mesma caverna também já foram catalogados diversos fósseis de mamíferos pleistocênicos extintos e vivos (CARTELLE, 1995; CARTELLE; HARTWIG, 1996) (Figura 2.3A).

3.2.3. *Poço Azul*

Localizado no município de Nova Redenção, região central (Chapada Diamantina) do estado da Bahia (BA), o Poço Azul (12°46'54"S, 41°09'00"W) é uma gruta com formação de rochas calcárias parcialmente submersas em águas cristalinas e com depósitos do Quaternário (Lujaniano, SALMA). O local foi descoberto inicialmente por garimpeiros em 1920, porém, a sua

riqueza submersa era desconhecida. Localizado em um sítio de 25 ha, o poço tem aproximadamente 80 metros de extensão com duas cavernas de 20 m² e profundidade variando entre 3,5 m a 16 m. O sítio paleontológico foi descoberto em 1995 por mergulhadores, onde encontraram um crânio de uma preguiça gigante (*Eremotherium laurillardi*) a 15 m de profundidade. Atualmente este local é considerado o maior sítio paleontológico submerso do Brasil. Após essa descoberta, um seletivo grupo de pesquisadores iniciou um projeto para coletar os demais fósseis descobertos na caverna. Os subfósseis de mefitídeos foram encontrados no ano de 2005 submersos em um dos compartimentos da gruta, bem como diversos fósseis de animais pleistocênicos extintos e vivos (CARTELLE *et al.*, 2008) (Figura 2.3B).

Figura 2.3 - Localização dos sítios paleontológicos no estado da Bahia onde foram coletados os subfósseis de *Conepatus*. ○ Toca da Boa Vista e Toca da Barriguda. ☆ Poço Azul. (A) região do Piemonte Norte do Itapicuru; (B) região da Chapada Diamantina.



Fonte: o autor.

3.3. Estudo qualitativo: morfologia craniana e mandibular

A partir da descrição das estruturas anatômicas, foram analisadas as características dos crânios, mandíbulas e dentes dos exemplares subfósseis mediante estudo comparativo com espécies atuais. Seguiu-se a nomenclatura do Tratado de Anatomia Veterinária (DYCE *et al.*, 2010), *Miller's Anatomy of the Dog* (EVANS; LAHUNTA, 2013), Anatomia dos Animais Domésticos (KÖNIG; LIEBICH, 2016) e literaturas relacionadas (FORASIEPI, 2003; WANG *et al.*, 2005) para descrever as estruturas analisadas. Foram consultadas também as literaturas disponíveis para verificar possíveis caracteres compartilhados com outros subfósseis/fósseis do mesmo gênero (RAY *et al.*, 1963; MARTIN, 1978; BRYANT *et al.*, 1993; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008; RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014).

3.4. Estudo quantitativo: morfometria craniana e mandibular

Os crânios e mandíbulas foram fotografados em diferentes posições (dorsal, ventral e lateral) com o auxílio de uma câmera digital Canon EOS Rebel T3, com lente EF-S 18-55 mm f/3.5-5.6 e resolução de 12,2 megapixels. As informações das etiquetas de identificação dos exemplares bem como a lista detalhada do acervo das instituições foram transcritas em uma planilha do Excel®, bem como todos os dados morfométricos obtidos neste trabalho.

A definição etária dos exemplares foi baseada na dentição permanente, bem como em estruturas ósseas. Três categorias foram propostas para os exemplares estudados: juvenil, subadulto e adulto (VAN GELDER, 1968). Apenas aqueles considerados adultos foram analisados estatisticamente.

Com o auxílio de um paquímetro digital graduado em 0,01 mm, foram mensuradas as estruturas ósseas dos crânios, mandíbulas e da dentição. Foram utilizadas 24 variáveis (Tabela 2.1, Figura 2.4).

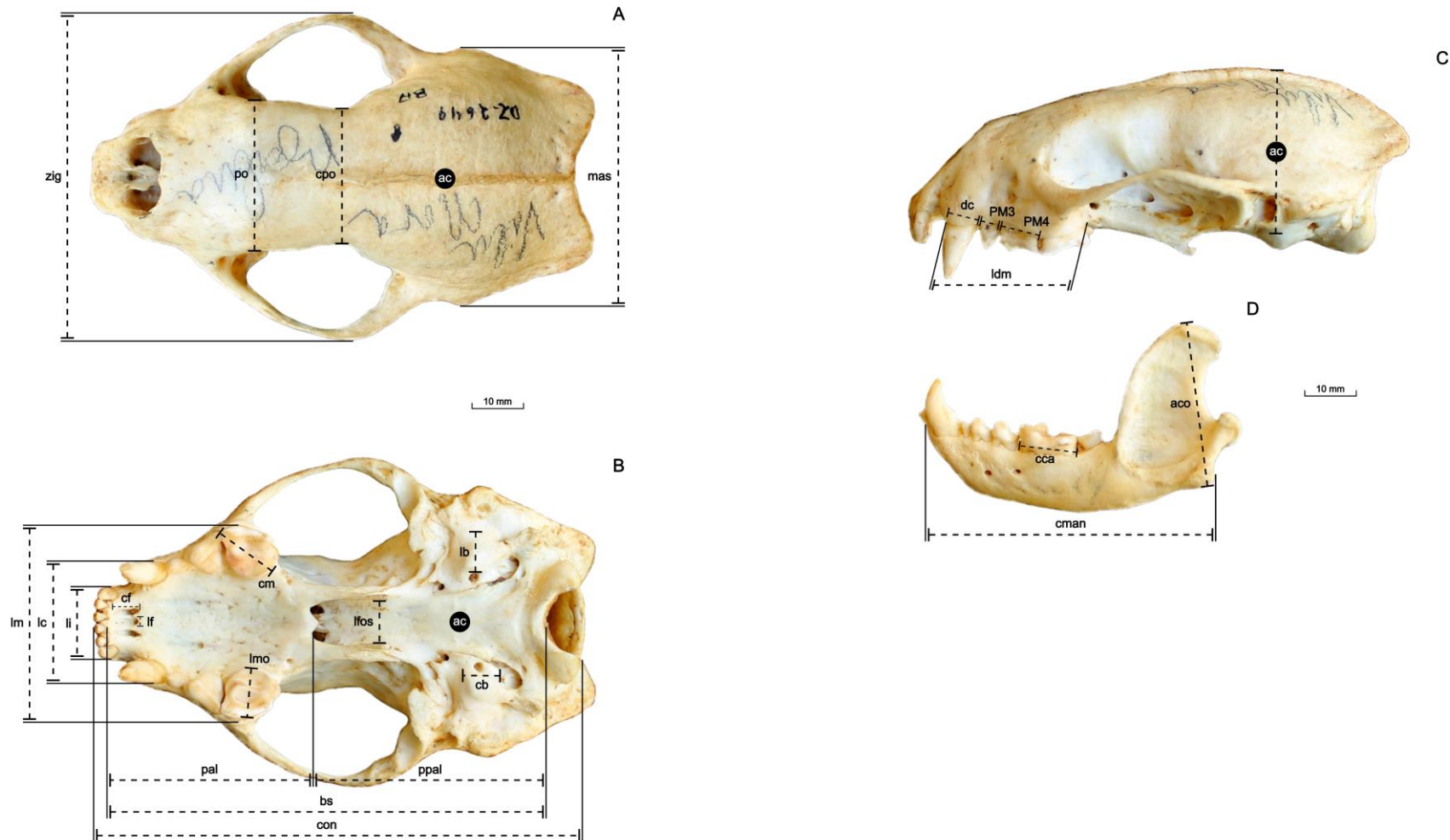
Tabela 2.1 - Caracteres morfométricos utilizados no estudo dos crânios e mandíbulas dos exemplares subfósseis e das espécies *C. amazonicus* e *C. chinga*.

Medidas	Descrição
Crânio	
BS	Comprimento basilar
CON	Comprimento condilobasal
ZIG*	Largura do arco zigomático*
MAS	Largura do processo mastoideo
PO	Largura do processo pós-orbital
CPO	Largura da constrição pós-orbital
PAL	Comprimento palatino
PPAL	Comprimento pós-palatino
AC	Altura do crânio
LDM	Comprimento dos dentes da linha maxilar (C ⁵ – M ¹)
LI	Largura entre os I ³
LC	Largura entre os C ⁵
LM	Largura entre os M ¹
DC	Comprimento alveolar do C ⁵
PM2*	Comprimento alveolar do P ² *
PM3	Comprimento alveolar do P ³
PM4	Comprimento alveolar do P ⁴
CM	Comprimento alveolar do M ¹
LMO	Largura do M ¹
CB	Comprimento da bula timpânica
LB	Largura da bula timpânica
CF	Comprimento do forame palatino anterior
LF	Largura do forame palatino médio anterior
LFOS*	Largura da fossa do osso pterigoide*
Mandíbula	
CCA	Comprimento alveolar do dente carnassial M ₁
ACO	Altura do processo coronoide
CMAN	Comprimento do corpo mandibular

* variáveis que não foram analisadas estatisticamente.

Fonte: o autor.

Figura 2.4 - Crânio de um espécime adulto macho de *C. amazonicus* (MZUFV 2649) com a indicação dos pontos entre os quais foram feitas as mensurações citadas na Tabela 2.1. (A) vista dorsal, (B) vista ventral, (C) vista lateral, (D) vista lateral da mandíbula.



Fonte: o autor.

As variáveis ZIG, PM2 e LFOS não foram estatisticamente analisadas devido a ausência das estruturas anatômicas em grande parte do material analisado. As definições foram seguidas conforme as terminologias usadas por Kipp (1965), van Gelder (1959, 1968), Paula Couto (1979), Forasiepi (2003), Popowics (2003), Wang e Carranza-Castañeda (2008) e Schiaffini *et al.*, (2013).

3.5. Análise de dados

Para adequar os dados ausentes “*missing data*” da matriz de subfósseis e espécies atuais com estruturas ósseas fragmentadas, recorreu-se ao programa Amelia II 1.6.4 para dados ausentes. Esta ferramenta funciona mediante uma linha de comando no programa R (pacote), onde simula os dados perdidos de uma pesquisa por meio de múltiplas imputações (MI). Amelia II implementa um algoritmo baseado em “*bootstrapping*”, sendo mais rápido que outras abordagens existentes. Além disso, quando a MI funciona corretamente, o pacote simula os dados sem alterar o relacionamento ente eles (HONAKER *et al.*, 2011; R CORE TEAM, 2018).

Com os dados imputados (completos), foi possível analisar estatisticamente as variáveis sem subestimar ou superestimar a amostra, visto que grande parte dos programas estatísticos substituem os dados ausentes por uma média entre as variáveis estudadas. Os dados morfométricos relacionados às variáveis foram logaritimizadas com o intuito de reduzir o efeito dos possíveis “*outliers*” e também designar o mesmo peso às variáveis em estudo.

Utilizando-se o teste Shapiro-Wilk W foi observada a normalidade da matriz, onde $p > 0,05$ está relacionado à distribuição paramétrica e $p < 0,05$ como não paramétrica. Foram utilizados os testes ANOVA e Kruskal-Wallis para comparar as médias das variáveis mensuradas entre os grupos constituídos pelos subfósseis e pelas espécies *C. amazonicus* e *C. chinga*. Para identificar os grupos que apresentaram variáveis com médias significativamente distintas, foi realizado o teste de Tukey. Para explorar melhor as possíveis variações entre os indivíduos e os grupos formados pelos subfósseis e espécies atuais, recorreu-se à Análise de Componentes Principais (ACP) e Análise de Variáveis Canônicas (AVC). As análises estatísticas foram realizadas no programa PAST v.3.0, designando um nível de significância de $\alpha = 0,05$ (HAMMER, 2016).

Como a matriz dos dados não preenche os pré-requisitos da ACP, como por exemplo a não normalidade das variáveis estudadas, esta análise foi utilizada com intuito de examinar a variação dos indivíduos dentro da amostra sem se preocupar em buscar resultados com significância estatística. As AVCs foram realizadas com as variáveis que retêm maior poder discriminante expresso nos eixos. Foram utilizadas somente aquelas que apresentam distribuição paramétrica.

Quatro espécimes (MN 688, 689, 59335 e 10) foram excluídos das análises estatísticas devido à ausência de dados e/ou incertezas taxonômicas.

Os resultados foram apresentados separadamente (crânios e mandíbulas). Optou-se em separar os dados devido ao fato de que o número de exemplares com crânio completo (incluindo a mandíbula) variou na amostra, bem como a presença de mandíbulas isoladas. A não segregação dos dados faz com que alguns espécimes sejam excluídos por falta das estruturas envolvidas, resultando uma redução no número da amostra. Além disso, os espécimes adultos de machos, fêmeas e subfósseis foram analisados juntos, pois a categorização do sexo nos exemplares subfósseis pode resultar dados duvidosos. Segundo van Gelder (1968), os machos tendem a ser levemente maiores que as fêmeas.

O número total de crânios analisados estatisticamente foi $n = 49$ ($n = 18$ subfósseis; $n = 15$ *C. amazonicus*; $n = 16$ *C. chinga*) e de mandíbulas $n = 37$ ($n = 15$ subfósseis; $n = 11$ *C. amazonicus*; $n = 11$ *C. chinga*).

4. RESULTADOS

4.1. Análise qualitativa

SISTEMÁTICA

Ordem CARNIVORA Bowdich, 1821

Infraordem ARCTOIDEA Flower, 1869

Subordem CANIFORMIA Kretzoi, 1938

Família MEPHITIDAE Bonaparte, 1845

Subfamília MEPHITINAE Bonaparte, 1845

Gênero *CONEPATUS* (Gray, 1837)

Conepatus amazonicus (Lichtenstein, 1838)

1836-38 *Mephitis (Thiosmus) amazonica* Lichtenstein: 275; 1844 Schinz: 321; 1844-46 Tchudi: 115.

1838 *Conepatus amazonicus* Lichtenstein: 275; 1842 Gray: 69.

1843 *Conepatus amazonica* Gray: 69.

Material referido: (Tabela 2, apêndice A).

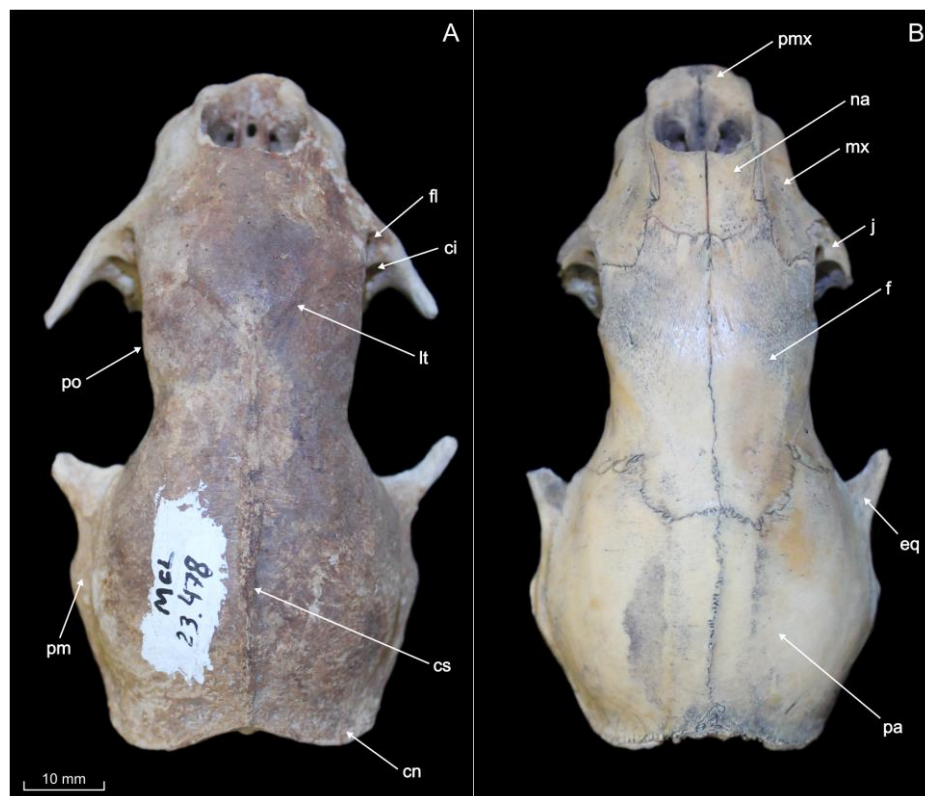
4.1.1. Descrição anatômica do crânio

Vista dorsal: esplanocrânio

A região está relacionada à porção rostral do crânio, incluindo os ossos da pré-maxila (pmx), maxila (mx), nasal (na) e jugal (j) (Figura 2.5). As suturas entre os ossos da face estão bem fusionadas nos exemplares adultos (Figura 2.5A), enquanto nos jovens e subadultos (Figura 2.5B) são facilmente distinguíveis.

Os ossos da pré-maxila, onde estão inseridos os dentes incisivos, são bem projetados rostralmente e estão posicionados entre os caninos. Essa condição também é vista nos exemplares atuais (Figura 2.5).

Figura 2.5 - Estruturas cranianas de *Conepatus* em vista dorsal. (A) subfóssil adulto (MCL 23478); (B) exemplar jovem de *C. amazonicus* (MCN(M) 01). Abreviaturas: **ci** canal infraorbital, **cn** crista nugal, **cs** crista sagital, **eq** esquamosal, **f** frontal, **fl** forame lacrimal, **j** jugal, **lt** linha temporal, **mx** maxila, **na** nasal, **pa** parietal, **pm** processo mastoideo, **po** processo pós-orbital, **pmx** pré-maxila.

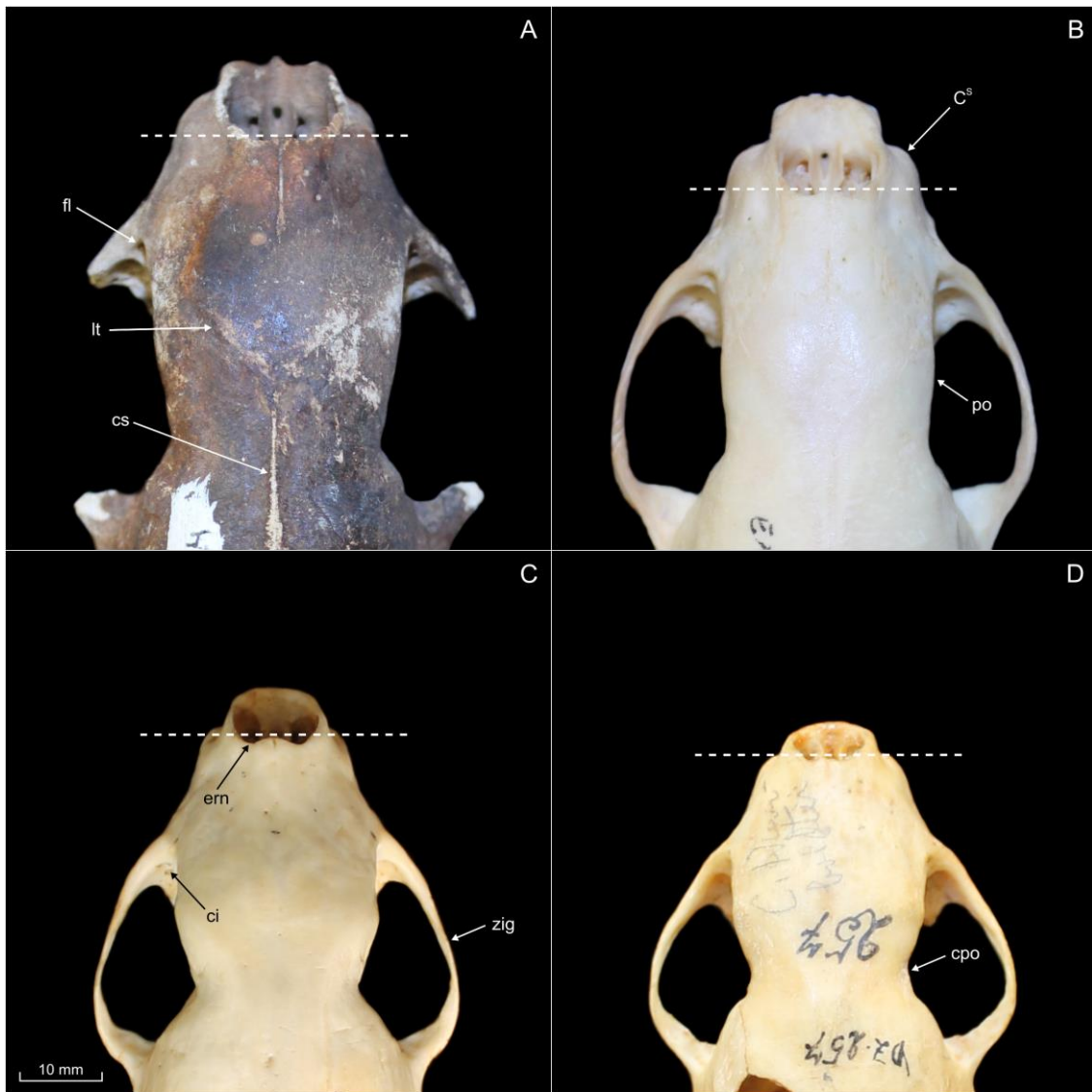


Fonte: o autor.

Os ossos nasais dos exemplares subfósseis possuem uma borda levemente curvada na extremidade rostral, característica observada também nos espécimes atuais. Além disso, é retraído no sentido rostrocaudal, dando um aspecto de um focinho curto e robusto. Foi observado que a

extremidade rostral do nasal (ern) dos subfósseis ultrapassa levemente ou atinge a face distal do alvéolo do canino, fato similar ao que ocorre em *C. amazonicus* (Figura 2.6A e B) e diferente de *C. chinga*, cuja extremidade atinge a face mesial do alvéolo do canino (Figura 2.6C e D).

Figura 2.6 - Porção rostródorsal do crânio de *Conepatus*. (A) subfóssil (MCL 23504); (B) *C. amazonicus* (MCN(M) 1876); (C) *C. chinga* (MZUSP 229); (D) *C. chinga* (MZUSP 257). Abreviaturas: **C^s** canino, **ci** canal infraorbital, **cpo** constrição pós-orbital, **cs** crista sagital, **ern** extremidade rostral do nasal, **fl** forame lacrimal, **lt** linha temporal, **po** processo pós-orbital, **zig** arco zigomático. A linha tracejada evidencia o posicionamento da extremidade rostral do osso nasal.



Fonte: o autor.

Grande parte dos exemplares subfósseis analisados apresentaram as estruturas dos arcos zigomáticos (zig) danificadas em vários níveis. A morfologia desta estrutura não é robusta, sendo os arcos delgados e pouco arqueados. Os arcos zigomáticos das espécies atuais são bem similares ao observado nos subfósseis. Presente internamente à cavidade orbital está localizado o canal

infraorbital (ci) e o forame lacrimal (fl) (Figura 2.6). Estas estruturas são morfologicamente similares às espécies atuais.

Vista dorsal: neurocrânio

A área está relacionada à porção do neurocrânio, incluindo os ossos da região do frontal (f), parietal (pa) e esquamosal (eq). Estão inclusas também as estruturas da crista sagital (cs) e crista nugal (cn) (Figuras 2.6 e 2.7).

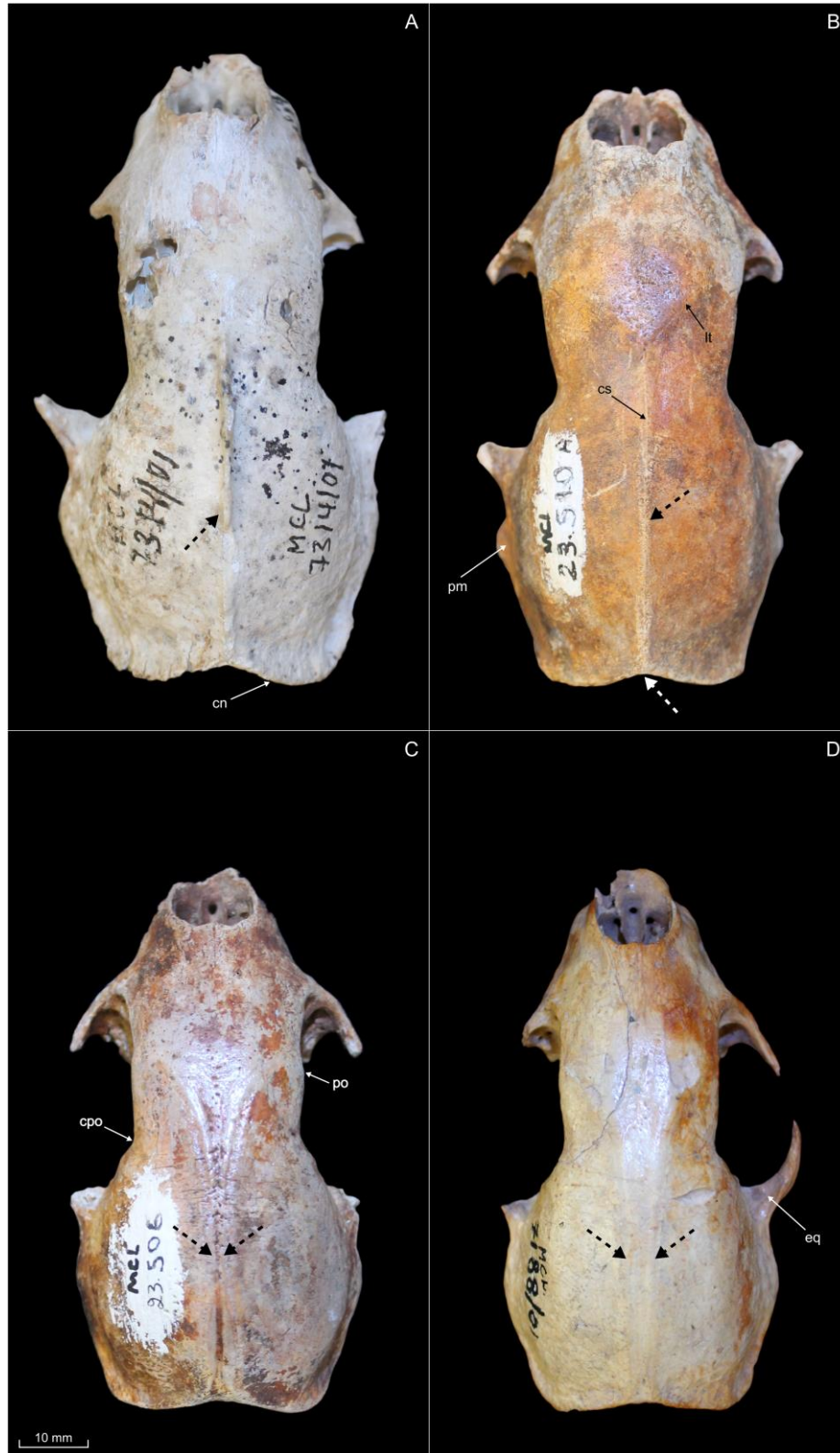
Os exemplares subfósseis e as espécies atuais possuem a região do frontal levemente inflada e o processo pós-orbital (po) pouco desenvolvido. A constrição pós-orbital (cpo) dos subfósseis é semelhante à de *C. amazonicus*, pouco acentuada, e diferente de *C. chinga*, que é bem mais evidente (Figuras 2.6 e 2.7).

A morfologia da caixa craniana dos subfósseis é arredondada e robusta, sendo o osso parietal expandido na região caudal. O osso esquamosal é alargado lateralmente, ultrapassando a região do processo mastoide (pm). O processo mastoide é bem desenvolvido nos mefitídeos. Nesta região está inserida uma câmara acessória, dando uma aparência inflada a esta estrutura (Figura 2.7).

A crista sagital, quando presente, se inicia na junção da linha temporal (lt), indo de encontro à crista nugal. Esta crista torna-se mais proeminente na região do osso parietal e aparentemente é mais desenvolvida nos machos adultos (Figura 2.7A). Foi observado também que alguns exemplares subfósseis possuem um menor desenvolvimento da crista sagital, podendo talvez ser a morfologia das fêmeas (Figura 2.7B). Por vezes, a crista sagital é muito sutil, seguindo entre as linhas temporais até a região occipital (Figura 2.7C e D). Os mesmos padrões de cristas sagitais observados nos subfósseis também foram vistos nas espécies atuais.

Nesta vista, a crista nugal é suavemente sinuosa na porção da crista sagital. A intensidade desta sinuosidade varia entre os exemplares subfósseis estudados, podendo indicar possíveis variações individuais (Figura 2.7B). As espécies atuais *C. amazonicus* e *C. chinga* possuem uma morfologia similar ao dos subfósseis, porém, em alguns exemplares de *C. chinga*, a crista nugal apresenta uma morfologia menos sinuosa, podendo também ser uma variação individual.

Figura 2.7 - Padrões morfológicos das cristas sagitais e nucais em vista dorsal dos crânios de *Conepatus* subfósseis coletados em grutas calcárias da Bahia. (A) (MCL 7314); (B) (MCL 23510A); (C) (MCL 23506); (D) (MCL 7188). Abreviaturas: **cn** crista nugal, **cpo** constrição pós-orbital, **cs** crista sagital, **eq** esquamosal, **lt** linha temporal, **pm** processo mastoideo, **po** processo pós-orbital. As setas tracejadas pretas indicam as variações das cristas sagitais e linhas temporais. A seta tracejada branca indica a sinuosidade da crista nugal.

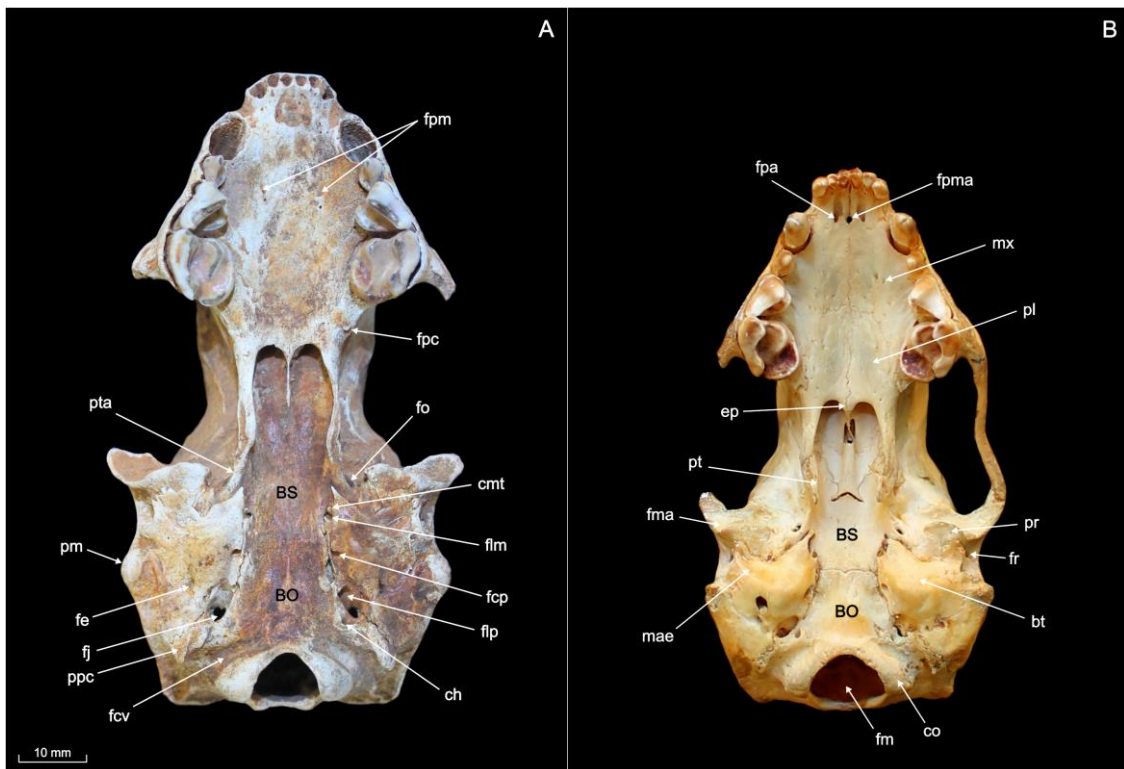


Fonte: o autor.

Vista ventral: esplanocrânio

A região está relacionada à porção do palato, incluindo os ossos da pré-maxila, maxila e palatino (pl) (Figura 2.8). As suturas entre os ossos da pré-maxila, maxila e região palatina estão bem fusionadas nos exemplares adultos (Figura 2.8A), enquanto nos jovens e subadultos (Figura 2.8B) são facilmente distinguíveis.

Figura 2.8 - Estruturas cranianas de *Conepatus* em vista ventral. (A) subfóssil adulto (MCL 23502); (B) exemplar jovem de *C. amazonicus* (MZUSP 8453). Abreviaturas: **BO** basioccipital, **BS** basisfenoide, **bt** bula timpânica, **ch** canal do nervo hipoglosso, **cmt** conduto músculo tubulario, **co** côndilo occipital, **ep** espinha nasal caudal do osso palatino, **fcp** forame carotídeo posterior, **fcv** fossa condilar ventral, **fe** forame estilomastoideo, **fj** forame jugular, **flm** forame lacerado médio, **flp** forame lacerado posterior, **fm** forame magno, **fma** fossa mandibular, **fo** forame oval, **fpa** forame palatino anterior, **fpc** forame palatino caudal, **fpm** forame palatino maior, **fpma** forame palatino médio anterior, **fr** forame retroarticular, **mae** meato acústico externo, **mx** maxila, **pl** palatino, **pm** processo mastoideo, **ppc** processo paracondilar, **pr** processo retroarticular, **pt** pterigoide, **pta** processo timpânico do alisfenoide.

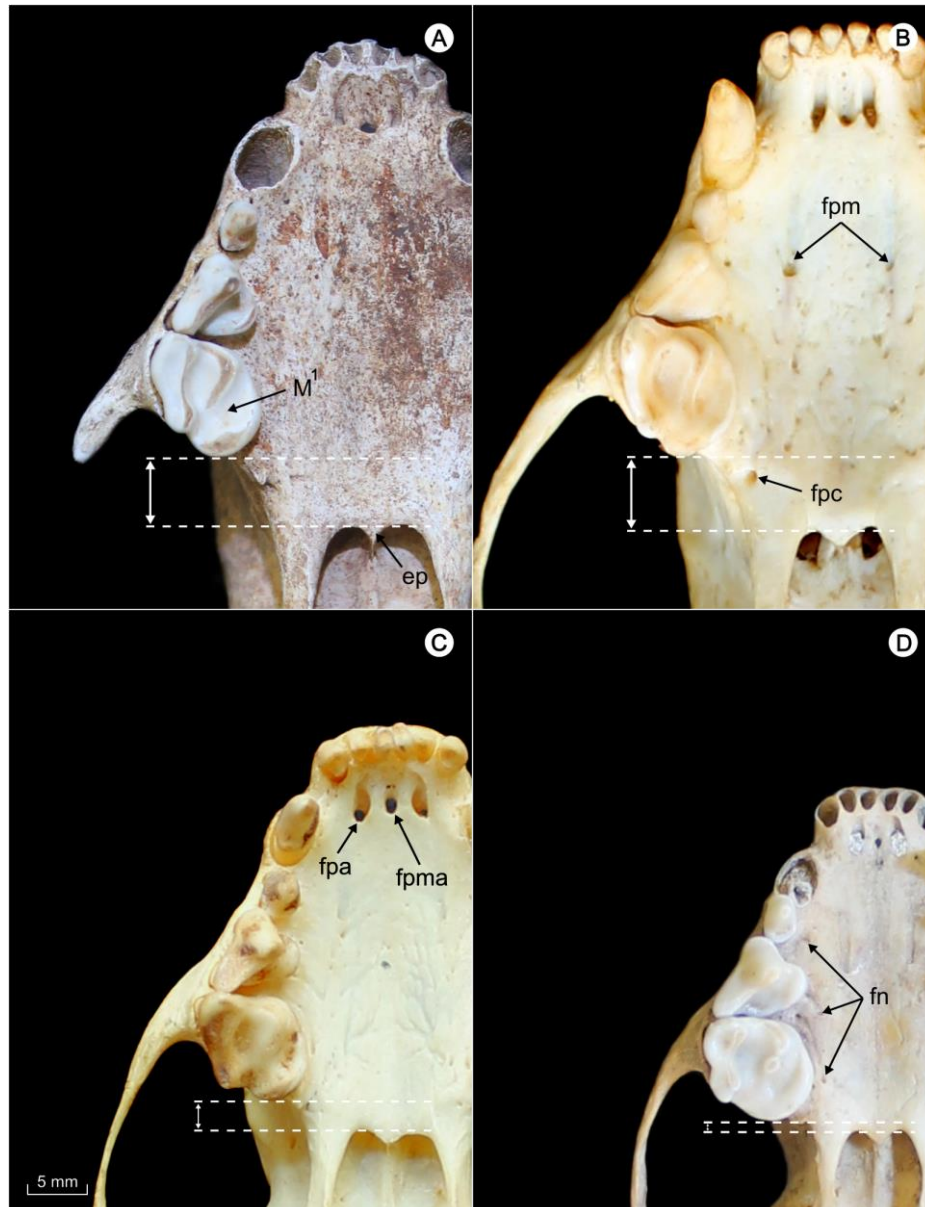


Fonte: o autor.

Os subfósseis estudados possuem a espinha nasal caudal do osso palatino (ep) projetada no sentido caudal, ultrapassando a borda distal do M¹ (Figura 2.9A). Isso faz com que o osso palatino apresente maior expansão no sentido caudal. Os espécimes de *C. amazonicus* apresentaram um padrão semelhante ao dos subfósseis (Figura 2.9B). Em *C. chinga* esta estrutura é bem mais próxima da borda distal do M¹ (Figura 2.9C e D). Entre a espinha nasal caudal do

osso palatino e o M^1 encontra-se o forame palatino caudal (fpc), observado em todos exemplares (Figura 2.9B).

Figura 2.9 - Vista ventral da região palatina de *Conepatus*. (A) subfóssil (MCL 23487); (B) *C. amazonicus* (MZUSP 2649); (C) *C. chinga* (MZUSP 2310); (D) *C. chinga* (Cenpat - Conicet CC03). Abreviaturas: **ep** espinha nasal caudal do osso palatino, **fn** forame nutrício, **fpa** forame palatino anterior, **fpc** forame palatino caudal, **fpm** forame palatino maior, **fpma** forame palatino médio anterior, **M^1** molar. As linhas tracejadas indicam a distância entre a borda distal do M^1 e a espinha nasal caudal do osso palatino.



Fonte: o autor.

Nos subfósseis e em *C. amazonicus* e *C. chinga*, o forame palatino anterior (fpa) e o forame palatino médio anterior (fpma) estão localizados na região ventral (lingual) dos incisivos (Figura 2.9C). O forame palatino maior (fpm) encontra-se posicionado na região média entre o P^3 - P^4 (Figura 2.9B). Além desses forames, observou-se alguns pequenos forames nutrícios (fn)

de arranjos irregulares na região palatina (Figura 2.9D). Este padrão também é observado nas espécies atuais.

Os ossos palatinos (pl) dos subfósseis apresentam uma suave concavidade na região média. Nas espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* esta concavidade do palatino é bem perceptível. O osso pterigoide (pt) também possui uma morfologia similar quando comparado com as espécies atuais, porém, nos subfósseis esta estrutura possui um aspecto mais robusto (Figuras 2.8 e 2.10).

Vista ventral: neurocrânio

A região está relacionada à porção caudal, incluindo os ossos basisfenoide (BS), basioccipital (BO) e occipital (o). Também estão inclusas as estruturas da bula timpânica (bt), processo mastoide e côndilos occipitais (co) (Figuras 2.10 e 2.11).

A fossa mandibular (fma) dos subfósseis é bem desenvolvida, assim como nas espécies atuais. O processo retroarticular (pr) é proeminente e está localizado na lateral da região do meato acústico externo (mae) (Figura 2.10B). Próximo ao processo retroarticular está inserido o forame retroarticular (fr). Estas estruturas foram observadas em todo material analisado (Figura 2.10).

Os subfósseis possuem o forame oval (fo) inserido próximo ao mesmo nível do processo retroarticular, paralelo ao processo timpânico do alisfenoide (pta) (Figura 2.10A). Esta estrutura é similar ao observado nas espécies atuais. O processo timpânico do alisfenoide dos subfósseis é similar ao dos espécimes de *C. amazonicus*, diferenciando de *C. chinga* que é mais encurtado (Figura 2.10).

O forame lacerado médio (flm) está localizado na região rostral da bula timpânica, próximo ao osso basisfenoide (BS). Paralelo a esta estrutura está localizado uma pequena abertura para o conduto do músculo tubulario (cmt) (Figura 2.10A). Estas estruturas são similares entre todos exemplares estudados.

As bulas timpânicas (bt) dos subfósseis e das espécies atuais não possuem as bordas caudal e rostral infladas. O canal do meato acústico externo (mae) dos subfósseis e das espécies atuais possui morfologia ligeiramente alongada e inclinada em direção à região da fossa mandibular. Esta estrutura está inserida entre o processo retroarticular e o processo mastoide (Figura 2.10B). Próximo à região caudal da bula timpânica está o forame estilomastoideo (fe). Este forame encontra-se perpendicular ao forame lacerado posterior (flp), estando separados por uma estrutura que se assemelha a uma ponte que conecta a base da bula ao processo paracondilar (Figura 2.10A). Todos os subfósseis e espécies atuais apresentaram semelhanças nestas estruturas.

Assim como nas espécies atuais, o forame carotídeo posterior (fcp) dos subfósseis está localizado ventralmente ao forame lacerado médio e próximo à bula timpânica, quase no mesmo nível do processo mastoide (Figura 2.10A).

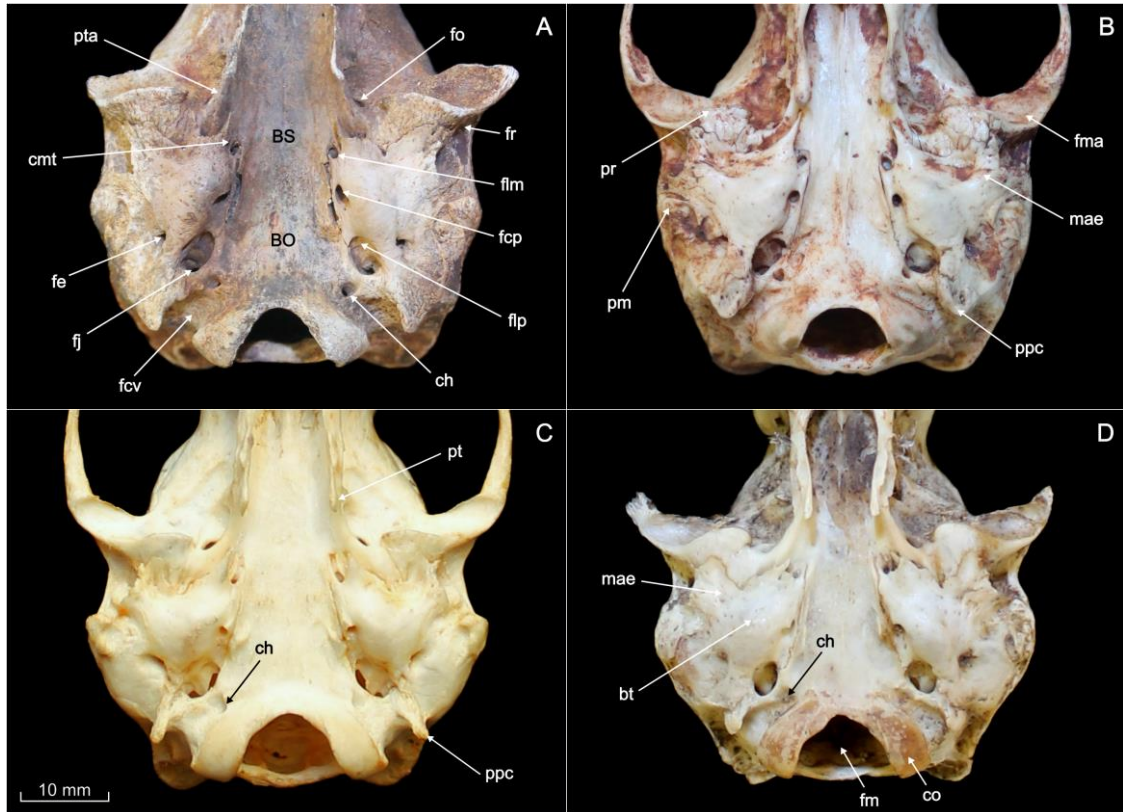
Inserido na região caudal da bula timpânica, está o forame lacerado posterior (flp). Esta estrutura possui uma morfologia ovalada e sua região anterior é levemente inclinada em direção ao osso basioccipital. Em alguns exemplares subfósseis essa inclinação é mais acentuada enquanto em outros o forame é levemente orientado verticalmente. Estas variações também foram observadas nas espécies atuais (Figura 2.10). Próximo ao forame lacerado posterior está o forame jugular (fj) (Figura 2.10A). Perto da porção final do forame lacerado posterior (borda caudal), está inserido o canal do nervo hipoglosso (ch). Este canal é pequeno, possui uma morfologia circular e não ultrapassa os limites da fossa condilar ventral (fcv) (Figura 2.10A). Diferente dos subfósseis e de *C. amazonicus*, *C. chinga* apresenta o canal do nervo hipoglosso mais próximo da região inicial da fossa condilar ventral (Figura 2.10C e D).

Foi observado que os subfósseis possuem um processo paracondilar (ppc) semelhante aos espécimes de *C. amazonicus*, robusto e curto dorsoventralmente (Figura 2.10A e B). Por outro lado, nos espécimes de *C. chinga* esta estrutura é mais fina e alongada (Figura 2.10C e D). Entre o processo paracondilar e os côndilos occipitais há uma fossa condilar ventral (fcv) que se estende próxima ao canal do nervo hipoglosso até a região do osso occipital (o) (Figuras 2.10A e 2.11).

Em vista ventral, a abertura do forame magno (fm) dos subfósseis apresentou um formato similar às letras “U” ou “V” invertidas. Estes padrões também foram observados nas espécies atuais indicando possíveis variações individuais (Figura 2.10).

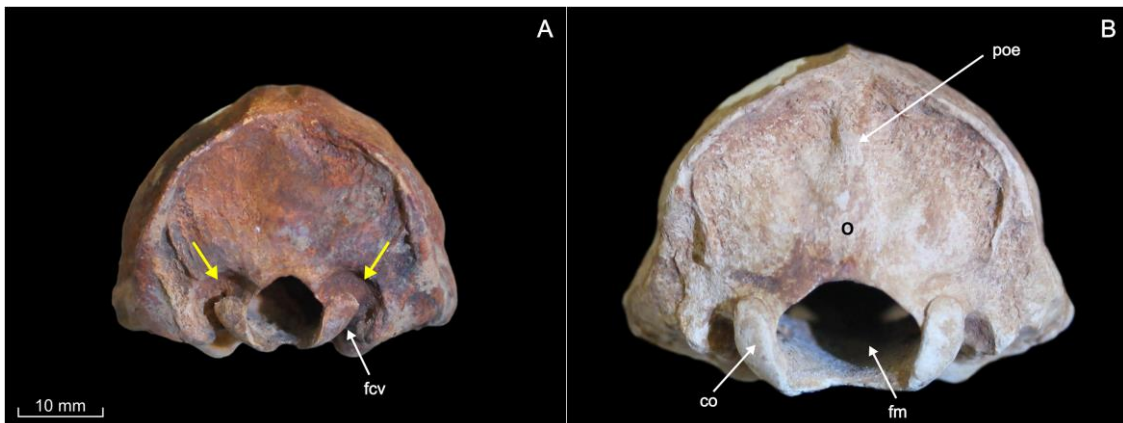
Os côndilos occipitais (co) dos subfósseis encontram-se bem desenvolvidos como nas espécies atuais. Em um único exemplar subfóssil (MCL 23499) foi observado uma possível anomalia individual, onde o prolongamento da profundidade da fossa condilar ventral alterou o formato e o posicionamento de toda a região occipital (Figura 2.11A).

Figura 2.10 - Porção caudal de *Conepatus* em vista ventral. (A) subfóssil (MCL 23489); (B) *C. amazonicus* (MCN(M) 2052); (C) *C. chinga* (MZUSP 228); (D), *C. chinga* (Cenpat - Conicet CC04). Abreviaturas: **BO** basioccipital, **BS** basisfenoide, **bt** bula timpânica, **ch** canal do nervo hipoglosso, **cmt** conduto músculo tubulario, **co** côndilo occipital, **fcp** forame carotídeo posterior, **fcv** fossa condilar ventral, **fe** forame estilomastoideo, **fj** forame jugular, **flm** forame lacerado médio, **flp** forame lacerado posterior, **fm** forame magno, **fma** fossa mandibular, **fo** forame oval, **fr** forame retroarticular, **mae** meato acústico externo, **pm** processo mastoideo, **ppc** processo paracondilar, **pr** processo retroarticular, **pta** processo timpânico do alisfenoide.



Fonte: o autor.

Figura 2.11 – Porção nucal dos crânios de *Conepatus* subfósseis coletados em grutas calcárias da Bahia. (A) (MCL 23499) anômalo; (B) (MCL 23478) sem anomalia. Abreviaturas: **co** côndilo occipital, **fcv** fossa condilar ventral, **fm** forame magno, **o** occipital, **poe** protuberância occipital externa. As setas amarelas indicam o prolongamento da profundidade da fossa condilar ventral.

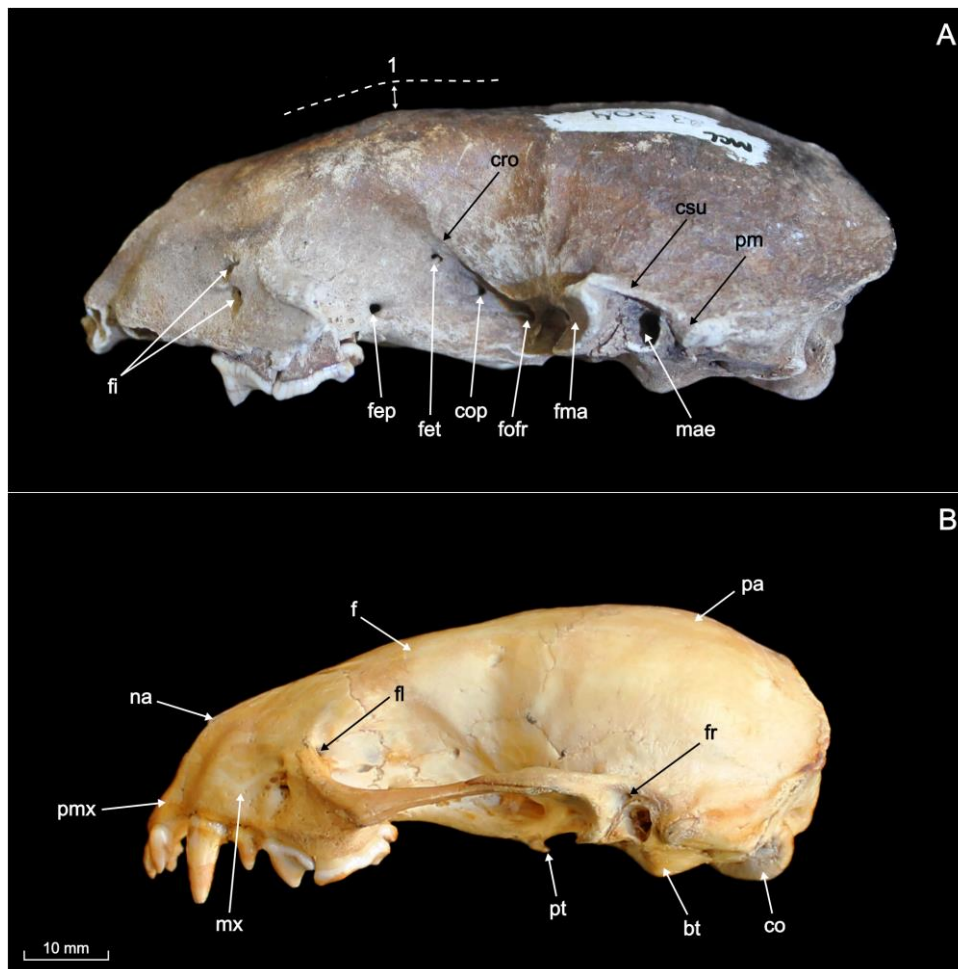


Fonte: o autor.

Vista lateral: esplanocrânio

A região está relacionada à parte rostral do crânio, incluindo os ossos da pré-maxila, maxila, nasal e jugal (Figura 2.12). As suturas entre os ossos da pré-maxila, maxila, nasal e jugal estão bem fusionadas nos exemplares adultos (Figura 2.12A), enquanto nos jovens e subadultos (Figura 2.12B) são facilmente distinguíveis.

Figura 2.12 - Vista lateral do crânio de *Conepatus*. (A) subfóssil adulto (MCL 23504); (B) exemplar jovem de *C. amazonicus* (MZUSP 8453). Abreviaturas: **bt** bula timpânica, **co** côndilo occipital, **cop** canal óptico, **cro** crista orbital, **csu** crista supramastóidea, **f** frontal, **fep** forame para a saída conjunta dos canais esfenopalatino e pterigopalatino, **fet** forame etmoidal, **fi** forame infraorbital, **fl** forame lacrimal, **fma** fossa mandibular, **fofr** fissura orbital e forame alar rostral, **fr** forame retroarticular, **mae** meato acústico externo, **mx** maxila, **na** nasal, **pa** parietal, **pm** processo mastoideo, **pmx** pré-maxila, **pt** pterigoide, A linha tracejada (1) indica a curvatura do osso frontal.



Fonte: o autor.

Em plano dorsoventral, o osso nasal dos subfósseis e em *C. amazonicus* inicia na altura da face distal alveolar do canino, implicando em um focinho curto. Entretanto, é observado que *C. chinga* tende a possuir esta estrutura posicionada na altura da região mesial alveolar do canino.

A porção caudal do osso nasal está localizada na altura da base rostral dos arcos zigomáticos (Figura 2.12).

O osso da maxila dos subfósseis encontra-se bem fundindo aos demais ossos adjacentes, possuindo uma morfologia típica do grupo. O forame infraorbital (fi) está orientado dorsoventralmente na altura do P⁴ e possui duas aberturas que se fundem em um único canal infraorbital presente internamente à cavidade orbital. Dorsal ao canal infraorbital, está localizado um pequeno forame lacrimal (fl) (Figura 2.12). Estas estruturas são morfologicamente similares às espécies atuais.

Vista lateral: neurocrânio

A área está relacionada à porção caudal do crânio, incluindo os ossos da região do frontal, parietal e esquamosal. Estão inclusas também as estruturas da bula timpânica, processo mastoide, côndilo occipital, crista sagital e crista nugal (Figura 2.13).

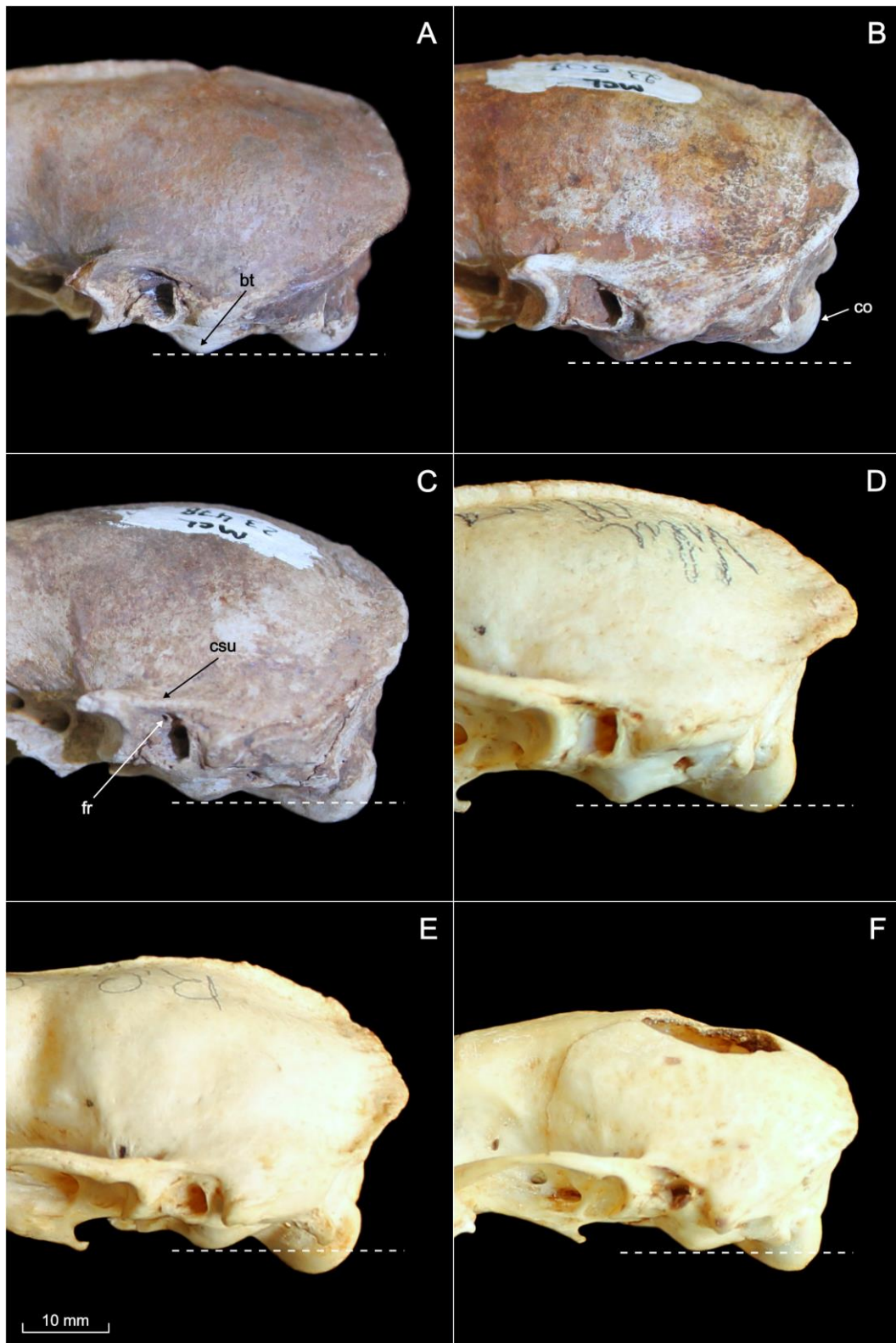
Nos subfósseis e em *C. amazonicus*, o osso frontal apresenta uma ligeira curvatura na porção do neurocrânio (linha tracejada 1, Figura 2.12A), implicando em um aspecto mais alto e robusto em vista lateral. *C. chinga* apresenta nesta mesma região uma curvatura fraca, menor que nos subfósseis.

A crista orbital (cro) é bem marcada nos exemplares subfósseis e atuais. Ela inicia nas proximidades do processo pós-orbital e se estende no sentido rostrocaudal pela fossa temporal (Figura 2.12A). Na região da cavidade orbital está inserido o forame para a saída conjunta dos canais esfenopalatino e pterigopalatino (fep). O forame etmoidal (fet), o canal óptico (cop), a fissura orbital e o forame alar rostral (fofr) estão inseridos ventralmente à crista orbital (Figura 2.12A). Os subfósseis e as espécies atuais possuem estas estruturas semelhantes.

Caudal à região da fossa mandibular, está inserida a crista supramastóidea (csu) (Figura 2.13C). Esta crista é curta e se inicia nas proximidades do osso esquamosal tornando-se menos evidente na região do processo mastoide. O forame retroarticular (fr) está localizado ventral à crista supramastóidea (Figura 2.13C). O meato acústico externo está localizado entre a fossa mandibular e o processo mastoide. Os subfósseis e as espécies atuais apresentaram similaridades nas morfologias destas estruturas.

Nos subfósseis, a disposição da base ventral das bulas timpânicas e côndilos occipitais variou individualmente, podendo ser observado três padrões. No primeiro, ambas as estruturas se encontram no mesmo nível (Figura 2.13A); no segundo, a bula timpânica se projeta em sentido ventral ultrapassando o limite dos côndilos occipitais (Figura 2.13B); e no terceiro, a bula não ultrapassa este limite, ficando em posição mais dorsal (Figura 2.13C). Os padrões observados nos subfósseis são similares às espécies atuais. Em *C. amazonicus* o côndilo occipital é menos projetado ventralmente que em *C. chinga* (Figura 2.13D, E e F).

Figura 2.13 - Vista lateral da região caudal do crânio de *Conepatus*. (A) subfóssil (MCL 23484); (B) subfóssil (MCL 23502); (C) subfóssil (MCL 23478); (D) *C. amazonicus* (MZUSP 2649); (E) *C. chinga* (MZUSP 228); (F) *C. chinga* (MZUSP 257). Abreviaturas: **bt** bula timpânica, **co** côndilo occipital, **csu** crista supramastóidea, **fr** forame retroarticular. A linha tracejada indica a projeção da bula timpânica em relação ao côndilo occipital.



Fonte: o autor.

Em alguns exemplares subfósseis foi observado um pequeno canal condilar (cco). Esta estrutura está localizada na região cranial dos côndilos occipitais, próximo à porção do osso exoccipital (Figura 2.14). Os espécimes atuais analisados não possuem este canal.

Figura 2.14 - Vista caudal dos crânios de *Conepatus* subfósseis coletados em grutas calcárias da Bahia. (A) (MCL 23504); (B e C) (MCL 23492); (D) (MCL 23499). As setas brancas indicam a localização do canal condilar (cco) nos subfósseis.



Fonte: o autor.

4.1.2. Descrição anatômica da mandíbula

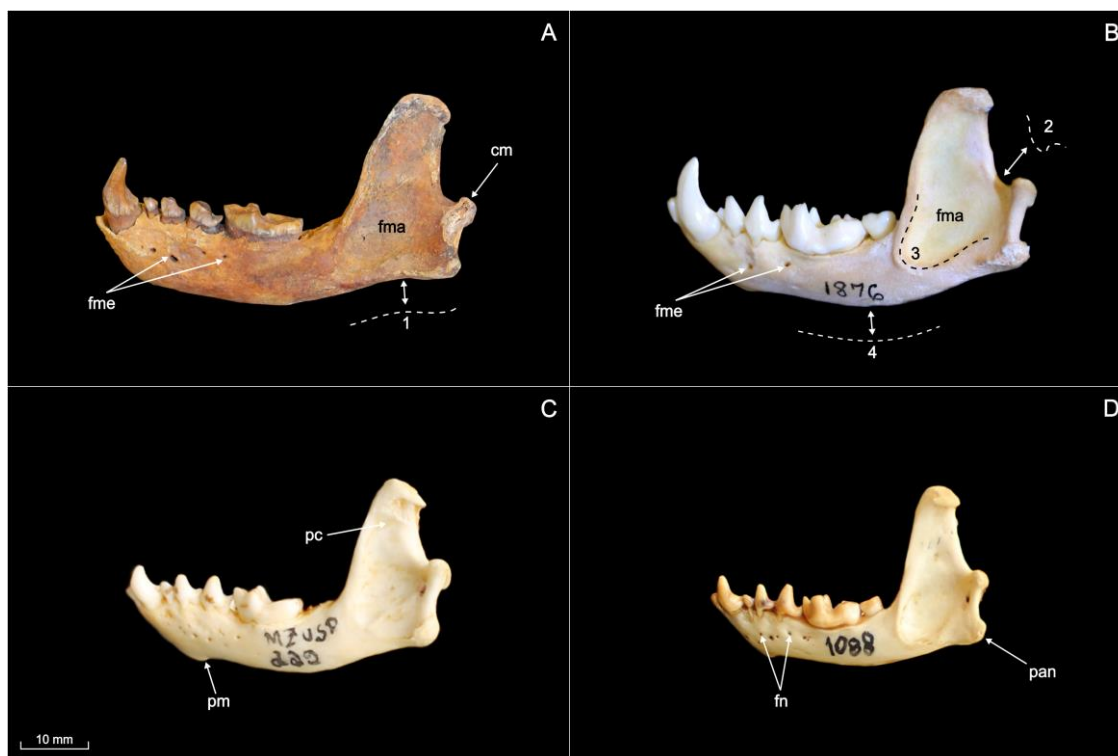
Vista lateral: porção do corpo mandibular

Observou-se que os corpos mandibulares nos exemplares subfósseis e em *C. amazonicus* são proporcionalmente maiores no sentido rostrocaudal que em *C. chinga* (Figuras 2.15 e 2.16).

Na face vestibular, abaixo dos alvéolos do P₃ até o M₁, são encontrados alguns pequenos forames nutritivos (fn) e dois mentonianos (fme). O primeiro forame mentoniano está localizado na altura da região mediana do alvéolo do P₃ e o segundo na altura da região mesial do alvéolo do M₁. Quanto aos forames nutritivos, eles variam em número, mas mantêm um padrão semelhante conforme a sua localização. Os subfósseis apresentaram um padrão similar em relação à inserção

dos forames mentonianos e nutrícios tanto com os espécimes de *C. amazonicus* quanto com os de *C. chinga*, com algumas variações individuais (Figuras 2.15 e 2.16).

Figura 2.15 - Corpo mandibular E de *Conepatus* em vista lateral (vestibular). (A) subfóssil (MCL 23567); (B) *C. amazonicus* (MCN(M) 1876); (C) *C. chinga* (MZUSP 229); (D) *C. chinga* (MZUSP 1088). Abreviaturas: **cm** côndilo mandibular, **fma** fossa massetérica, **fme** forame mentoniano, **fn** forame nutrício, **pan** processo angular, **pc** processo coronoide, **pm** protuberância mentoniana. As linhas tracejadas indicam as curvaturas da: (1) porção caudal do corpo mandibular; (2) porção caudal do processo coronoide; (3) porção rostral da concavidade da fossa massetérica; (4) porção mediana do corpo mandibular.



Fonte: o autor.

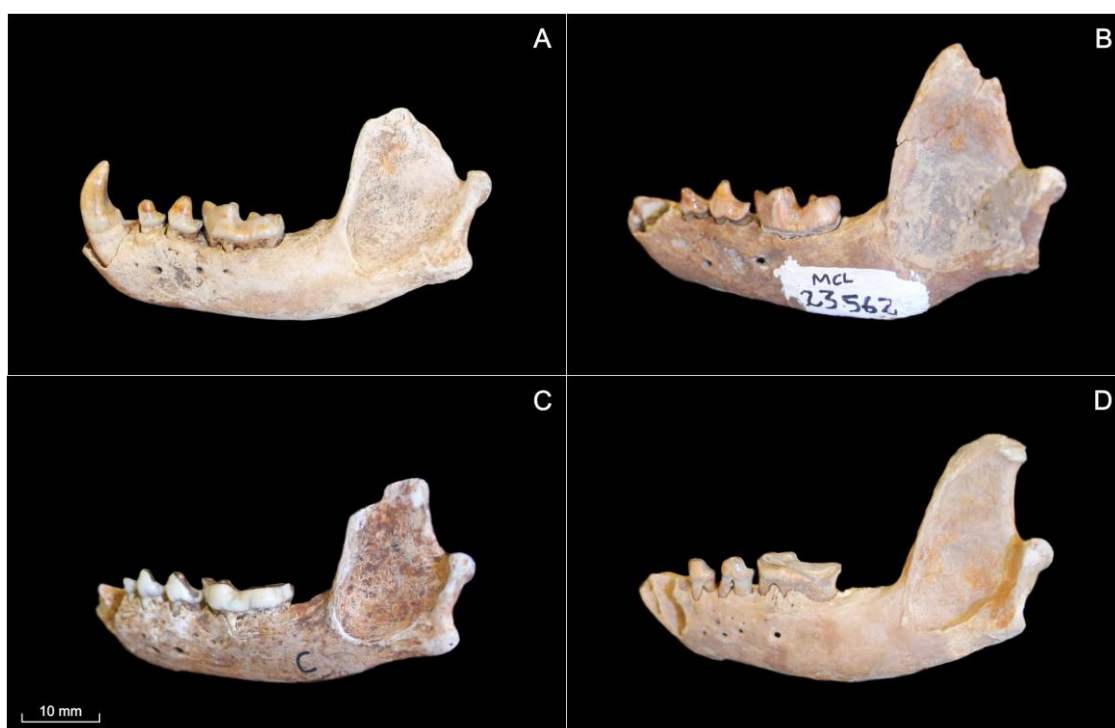
Nas proximidades da região ventral da sínfise mandibular, encontra-se uma protuberância mentoniana (pm) levemente marcada (Figura 2.15C). A partir desta estrutura, o corpo mandibular apresenta uma leve curvatura da sua borda ventral até a região correspondente à borda alveolar distal do M₂ (linha tracejada 4, Figura 2.15B). Assim como nos subfósseis, as espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* possuem estas estruturas semelhantes (Figuras 2.15 e 2.16).

O processo angular (pan) dos subfósseis é bem desenvolvido e está posicionado na mesma altura da concavidade da fossa massetérica (fma). A fossa massetérica é bem visível e se inicia após a borda alveolar distal do M₂ (linha tracejada 3, Figura 2.15B). Ventral à fossa massetérica ocorre uma curvatura na porção caudal do corpo mandibular (linha tracejada 1, Figura 2.15A). Em alguns exemplares essa curvatura é bem acentuada (Figura 2.16B), enquanto em outros é levemente marcada (Figura 2.16D) indicando possíveis variações individuais. O côndilo mandibular (cm) está posicionado entre o processo angular e o processo coronoide (pc) e se

projeta no sentido caudal ao ramo mandibular. O posicionamento da fossa massetérica e do côndilo mandibular são similares ao observado nos exemplares de *C. amazonicus* e *C. chinga* (Figura 2.15).

O processo coronoide (pc) dos subfósseis são robustos e orientados ligeiramente no sentido caudal. Este fato pode estar relacionado à angulação formada pela borda caudal do ramo da mandíbula em direção ao côndilo, formando um ângulo reto. Nas espécies atuais esta angulação é ligeiramente mais obtusa (linha tracejada 2, Figura 2.15B). Assim como nos subfósseis, o processo coronoide dos espécimes de *C. amazonicus* é bem robusto, diferenciando de *C. chinga* que é mais afilado (Figuras 2.15 e 2.16).

Figura 2.16 - Vista lateral E das mandíbulas de *Conepatus* subfósseis coletados em grutas calcárias da Bahia. (A) (MCL 23571); (B) (MCL 23562); (C) (MCL 23498); (D) (MCL 23563).



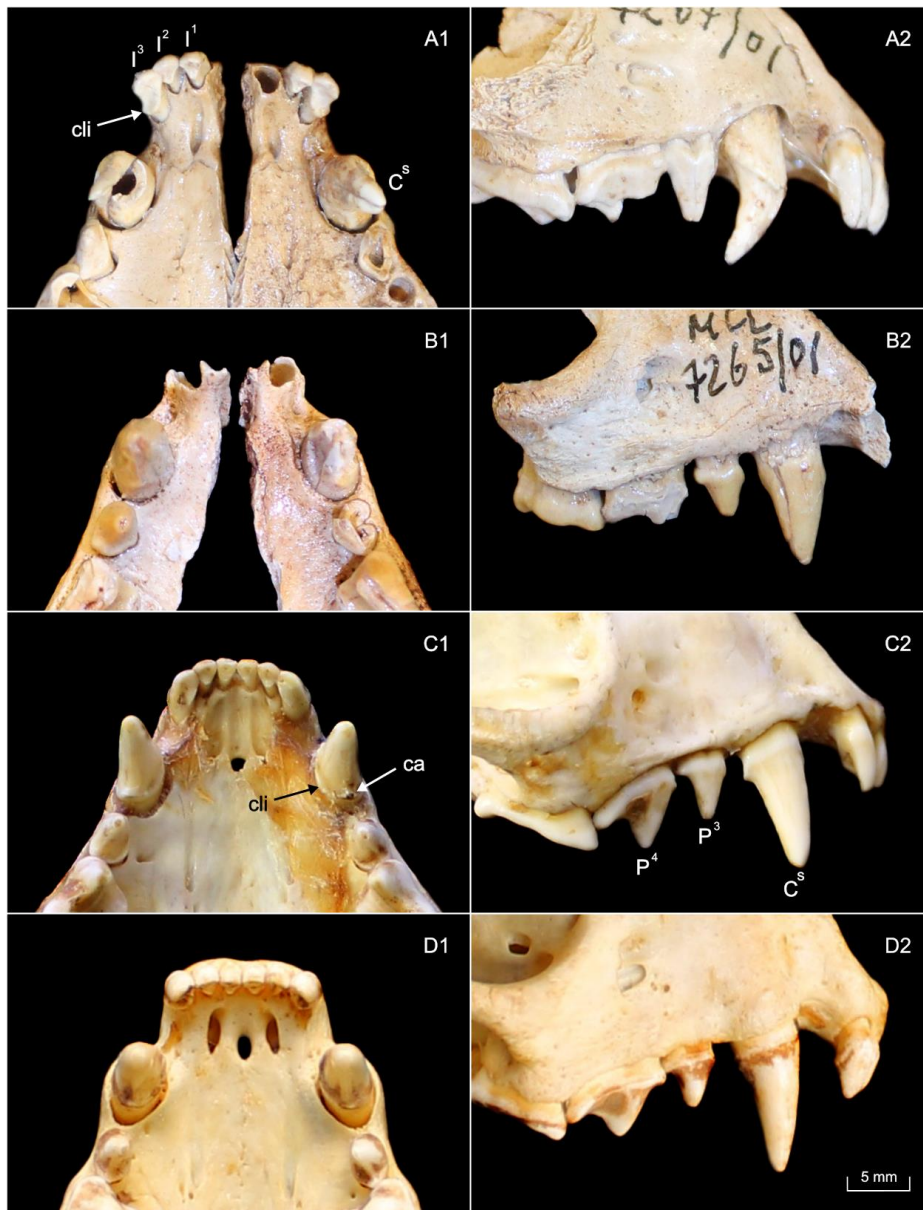
Fonte: o autor.

4.1.3. Descrição anatômica da arcada dentária superior

Incisivos I¹-I³

Os incisivos possuem uma morfologia bem similar, com tamanhos crescentes em sentido posterior, sendo levemente curvados em direção à cavidade oral. Os dentes I¹-I³ apresentam cingulo lingual (cli) evidente, mais pronunciado no I³. Não há um espaçamento visível entre eles. Entre o I³ e o C^s há um diastema pronunciado, onde o canino inferior se encaixa na arcada superior. Estas características são observadas em todas as formas de *Conepatus* (Figura 2.17).

Figura 2.17 - Dentição superior de *Conepatus* em vista oclusal (1) e lateral D (2). (A) subfóssil (MCL 7267); (B) subfóssil (MCL 7265); (C) *C. amazonicus* (MN13385); (D) *C. chinga* (MZUSP 228). Abreviaturas: **ca** cúspide acessória, **cli** cíngulo lingual, **C^s** canino, **I¹-I³** incisivos, **P³-P⁴** pré-molares.



Fonte: o autor.

Canino C^s

Nos subfósseis analisados, apenas três exemplares (um subadulto e dois adultos) possuem o canino inserido no alvéolo, os demais estão isolados. Os caninos são robustos e levemente inclinados na direção distal. Nos exemplares adultos (MCL 7265, 23500) e subadulto (MCL 7267) as estruturas do cíngulo lingual (cli) e a cúspide acessória (ca) distal não foram observadas, provavelmente devido ao processo de fossilização. *C. amazonicus* e *C. chinga* apresentam cíngulo lingual bem marcado e uma pequena cúspide acessória distal (Figura 2.17C). Analisando

os alvéolos dos demais subfósseis, apesar de ocorrer uma pequena variação de tamanho, eles são ovais e ligeiramente maiores que os encontrados nos exemplares viventes, sendo mais próximos de *C. amazonicus* (Figura 2.17).

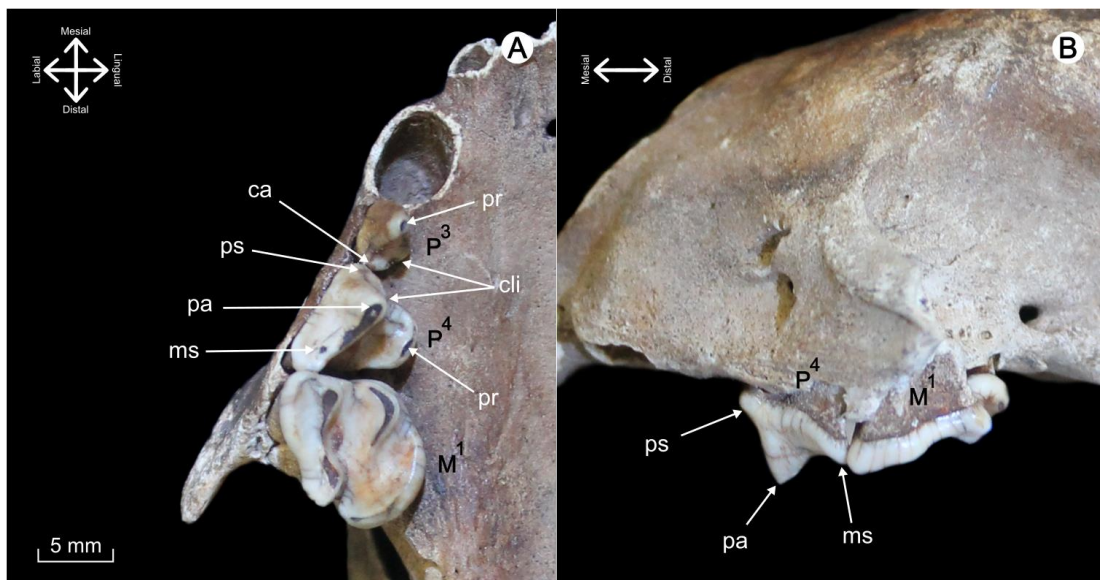
Pré-molares P³-P⁴

Ao longo da evolução os mefitídeos perderam alguns pré-molares. Por este motivo, a série pré-molar inicia com o P³. Alguns exemplares subfósseis possuem um pequeno espaço entre o C^s-P³, entre o P³-P⁴ ou nenhum (Figura 2.17). Estes espaçamentos são desiguais, podendo ser uma variação individual. O mesmo ocorre nos espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga*.

Diferente dos subfósseis analisados, dois espécimes subadultos de *C. amazonicus* (MN 3000 e MCN01) apresentaram um P² bem diminuto. Este dente possui uma pequena cúspide principal e está inserido entre o C^s e P³. Acredita-se que este dente seja provavelmente decíduo ou supranumerário. Nos demais espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* não foram observados a presença do P².

Na série pré-molar superior dos subfósseis, o P³ é considerado o menor dente com um cingulo lingual (cli) notável e uma raiz dupla. O protocone (pr) é bem desenvolvido, seguido por uma cúspide acessória (ca) na região distal (Figura 2.18). Este dente apresenta uma morfologia similar quando comparado com as espécies atuais, sendo possível observar as mesmas estruturas citadas.

Figura 2.18 - Estruturas dos pré-molares de *Conepatus* subfóssil (MCL 23504) coletado em grutas calcárias da Bahia. (A) vista oclusal D; (B) vista lateral E. Abreviaturas: **ca** cúspide acessória, **cli** cingulo lingual, **M¹** molar, **ms** metastilo, **P³-P⁴** pré-molares, **pa** paracone, **pr** protocone, **ps** parastilo.



Fonte: o autor.

O P⁴ possui uma expansão labial-lingual, sendo o maior pré-molar superior dos subfósseis. A cúspide principal paracone (pa), mesiolabial, é bem evidente e possui um formato pontiagudo. Na região distal encontra-se o metastilo (ms), estando em contato com a porção mesial do M¹. O protocone (pr), mesiolingual, está localizado na região interna e possui um cíngulo lingual pouco evidente que se conecta a um parastilo (ps) na porção mesial do dente (Figura 2.18A). Em vista lateral, observa-se uma lâmina curva entre o paracone e o metastilo (Figura 2.18B). Este dente possui uma raiz tripla e assim como os demais mefitídeos o P⁴ não possui um entalhe carnassial. Este dente apresenta uma morfologia similar quando comparado com as espécies atuais, sendo possível observar as mesmas estruturas citadas.

Molar M¹

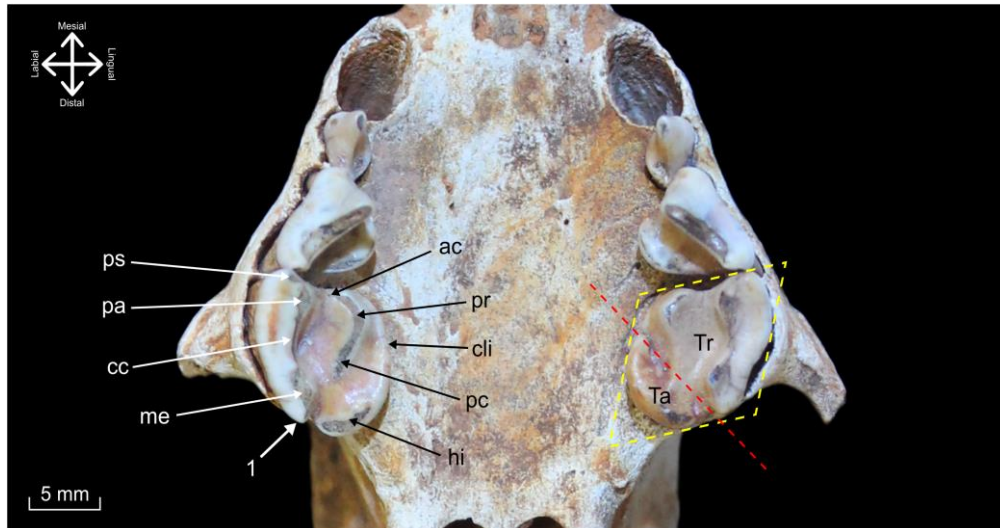
O M¹ dos subfósseis possui uma ampla superfície de oclusão labial-lingual, sendo o maior dente da arcada superior. Este dente apresenta uma cora baixa e uma morfologia parecida a um paralelogramo, sendo a parte distal mais expandida (Figura 2.19).

Na região do trígono (Tr) estão localizadas as cúspides do paracone (pa) mesiolabial, protocone (pr) mesiolingual e metacone (me) distolabial. O protocone possui uma superfície baixa, sendo esta a cúspide principal do M¹. Na região mesial ao protocone há uma pequena anterocrista (ac) e na parte distolingual uma posterocrista (pc), ambas estruturas não se conectam ao paracone e metacone, respectivamente. Paralelo à cúspide do paracone na porção lingual, está localizado o parastilo (ps), observado em todos os exemplares. Conectado à cúspide do paracone por meio de uma centrocrista (cc), está o metacone. Esta estrutura possui uma borda distal bem curva (seta número 1, Figura 2.19). O metacone é separado do hipocone (hi) através de um entalhe bem evidente (Figura 2.19).

Na região distolingual do talon (Ta) está localizado o hipocone. Esta estrutura possui uma depressão expandida na região distolingual, ultrapassando o metacone. Dependendo do nível de desgaste do dente, esta estrutura pode atingir a mesma altura do metacone. Um cíngulo lingual é bem visível no M¹, margeando o protocone (Figura 2.19).

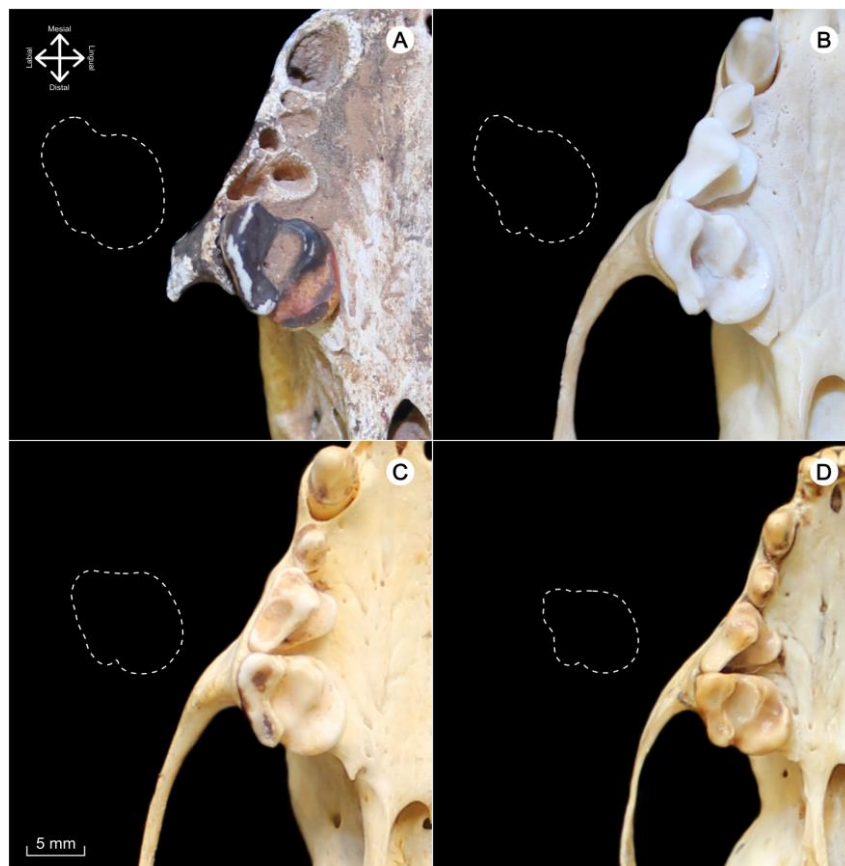
Assim como nos subfósseis, o M¹ das espécies atuais é o maior dente da arcada superior, possuindo uma ampla superfície de oclusão. Ocorre o mesmo padrão anatômico entre os exemplares estudados, entretanto, nos subfósseis e em *C. amazonicus* o formato geral do M¹ lembra um paralelogramo, enquanto em *C. chinga* este dente tende a ser mais quadrangular (Figura 2.20).

Figura 2.19 - Vista oclusal do primeiro molar superior de *Conepatus* subfóssil (MCL 23502) coletado em grutas calcárias da Bahia. Abreviaturas: **ac** anterocrista, **cc** centrocrista, **cli** cingulo lingual, **hi** hipocone, **me** metacone, **pa** paracone, **pc** posterocrista, **pr** protocone, **ps** parastilo, **Ta** talon, **Tr** trígono. A seta (1) indica a borda do metacone. A linha tracejada vermelha indica os limites entre o Tr e Ta. A linha tracejada amarela indica a morfologia do M¹ lembrando um paralelogramo.



Fonte: o autor.

Figura 2.20 - Vista oclusal D do molar superior de *Conepatus*. (A) subfóssil (MCL 23493); (B) *C. amazonicus* (MCN(M) 1876); (C) *C. chinga* (MZUSP 228); (D) *C. chinga* (MZUSP 1088). A linha tracejada indica a morfologia dos M¹.



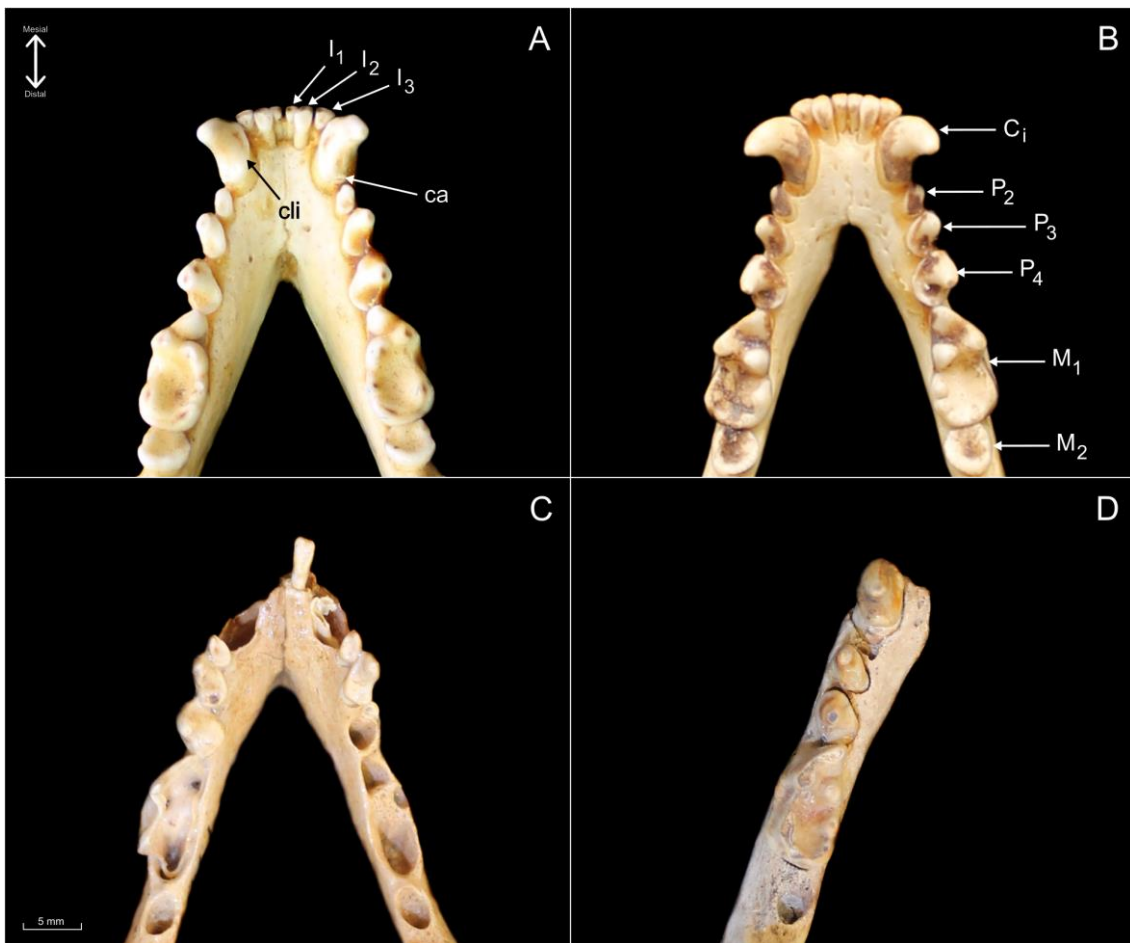
Fonte: o autor.

4.1.4. Descrição anatômica da arcada dentária inferior

Incisivos I₁-I₃

A maioria dos exemplares subfósseis analisados está com a porção rostral da mandíbula fragmentada. As mandíbulas preservadas apresentam os alvéolos dos dentes I₁-I₃ sem um espaçamento evidente. Os dentes incisivos das espécies atuais possuem um serrilhado na borda oclusal da coroa e um cingulo lingual (cli) bem evidente. Fato interessante é observado na localização dos alvéolos dos I₂, que se posicionam posteriormente aos demais. Estas estruturas são observadas nos exemplares subfósseis e nas espécies atuais encontradas no Brasil (Figura 2.21).

Figura 2.21 - Vista oclusal dos dentes inferiores de *Conepatus*. (A) *C. amazonicus* (MN 1500); (B) *C. chinga* (MZUSP 228); (C) subfóssil (MCL 7267); (D) fragmento mandibular E, subfóssil (MCL 23571). Abreviaturas: ca cúspide acessória, C_i canino, cli cingulo lingual, I₁-I₃ incisivos, M₁-M₂ molares, P₂-P₄ pré-molares.



Fonte: o autor.

Canino C_i

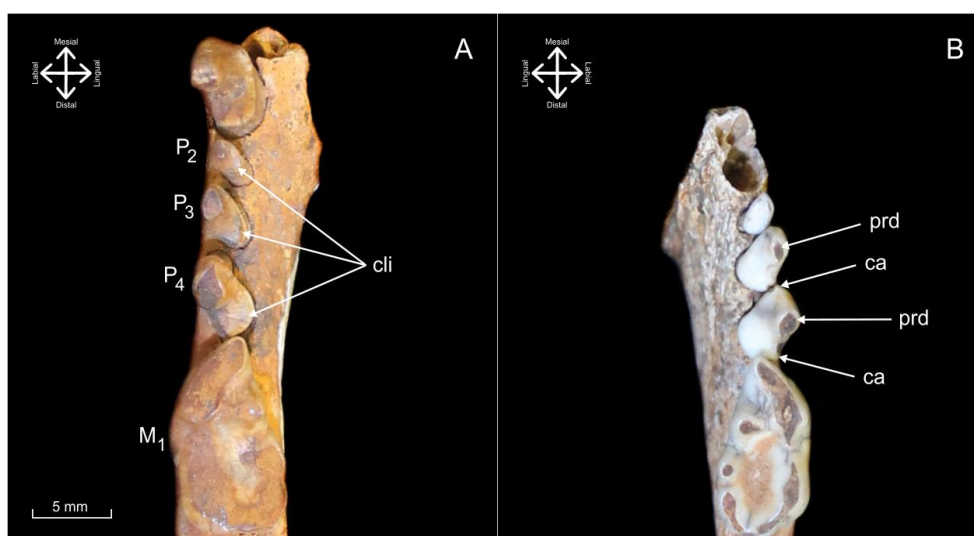
Os caninos possuem uma morfologia semelhante ao observado nas espécies atuais. Este dente possui uma coroa curvada em direção à região distal, um cíngulo lingual (cli) e uma pequena cúspide acessória (ca) na região distal (Figuras 2.21 e 2.22).

Pré-molares P₂-P₄

Todos os exemplares subfósseis e espécies atuais não possuem o dente P₁. O P₂ é considerado o menor dos pré-molares, possuindo uma pequena cúspide principal e um cíngulo lingual bem evidente. Os dentes P₃-P₄ possuem uma cúspide principal protoconido (prd), uma pequena cúspide acessória (ca) mesial, uma cúspide acessória distal mais desenvolvida e um cíngulo lingual (cli) distal bem evidente. O P₄ se diferencia do P₃ por ser o maior dente pré-molar e por possuir as cúspides acessórias mais desenvolvidas. Os dentes P₂-P₄ das espécies atuais possuem uma morfologia bem conservadora, semelhante aos subfósseis (Figuras 2.21 e 2.22).

A respeito do espaçamento entre os pré-molares dos subfósseis, foi observado uma variação individual nos exemplares. Os tipos observados foram entre o P₃-P₄, entre o P₄-M₁ e/ou em ambos. Em alguns exemplares, todos os dentes C_i-M₁ apresentaram um espaçamento, enquanto outros não foi observado nenhum espaçamento (Figuras 2.21 e 2.22). Nos espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* estes espaçamentos são pouco visíveis, sendo este padrão o mais comum. Todos os pré-molares dos subfósseis e espécies atuais possuem duas raízes cada um, sendo uma mesiolabial (anterior) e uma distolingual (posterior).

Figura 2.22 - Vista oclusal dos dentes inferiores de *Conepatus* subfósseis coletados em grutas calcárias da Bahia. (A) fragmento mandibular E (MCL 23567); (B) fragmento mandibular D (MCL23498). Abreviaturas: **ca** cúspide acessória, **cli** cíngulo lingual, **P₂-P₄** pré-molares, **prd** protoconido, **M₁** molar.



Fonte: o autor.

Molares M_1 - M_2

O M_1 é o maior dente do corpo mandibular dos subfósseis, sendo a área do trigonido (Tr) igual ou levemente maior que a área do talonido (Ta). O talonido possui uma morfologia mais quadrangular, enquanto o trigonido possui um formato triangular. Quando comparadas as duas áreas, a superfície da coroa do trigonido é mais alta que do talonido, entretanto, isso pode variar conforme o desgaste dentário (Figura 2.23).

Na região do trigonido estão localizadas três cúspides, sendo o protoconido (prd) mesiolabial, paraconido (pad) mesial e o metaconido (med) mesiolingual. Entre as cúspides do paraconido e do protoconido há um paracristideo (prc), esta estrutura tem um formato de uma lâmina curva projetada na região labial. A respeito da altura das cúspides, o protoconido é a maior cúspide do M_1 . Assim como observado nos subfósseis, os M_1 dos espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* apresentaram semelhanças morfológicas em relação às estruturas descritas (Figura 2.23).

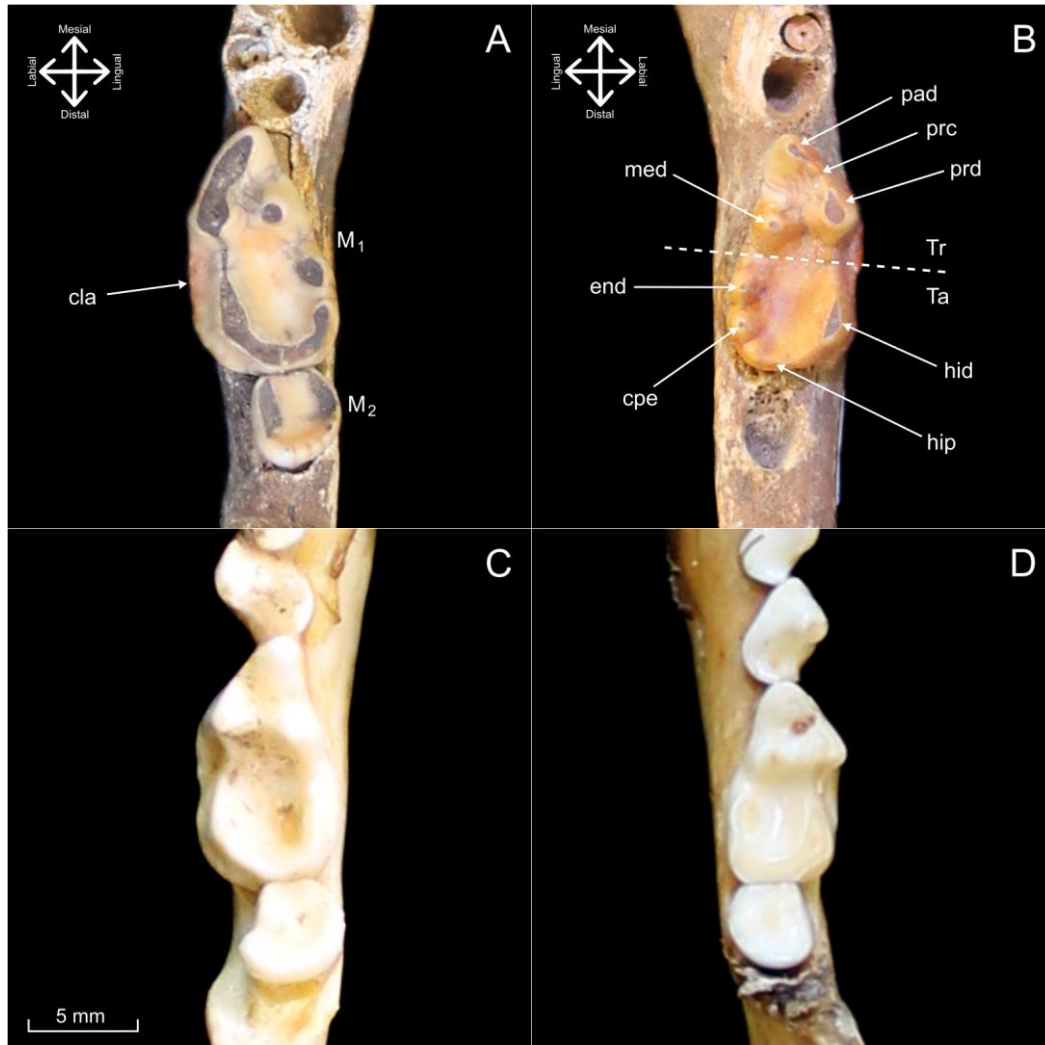
Na região do talonido estão localizadas as estruturas do hipoconido (hid) distolabial, hipocolunido (hip) distal e entoconido (end) distolingual. Em exemplares subfósseis com pouco desgaste oclusal, o M_1 possui uma pequena cúspide posterior ao entoconido (cpe) localizada na região distolingual (Figura 2.23). Em alguns espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* pode-se notar esta pequena cúspide. Em todos os exemplares subfósseis e espécies atuais não foi observado a presença de um entocolunido.

Em vista lingual, entre o metaconido e o entoconido, existe uma depressão em forma de “v”. Na parte distal do dente M_1 está localizado o hipocolunido, esta estrutura encontra-se paralela a região mesial do M_2 (Figura 2.23).

Entre as regiões do trigonido e do talonido está inserido um cíngulo labial (cla) bem marcado nos exemplares subfósseis. Quando comparado às espécies atuais, esta estrutura é semelhante a *C. amazonicus*, uma vez que em *C. chinga* este cíngulo é menos perceptível (Figura 2.23).

O M_2 é o último dente do corpo mandibular dos subfósseis, sua morfologia é circular do tipo bunodonte e apresenta uma única raiz. A morfologia deste dente é similar à observada nas espécies atuais (Figura 2.23).

Figura 2.23 - Vista oclusal dos molares inferiores de *Conepatus*. **(A)** fragmento mandibular E, subfóssil (MCL 23572); **(B)** fragmento mandibular D, subfóssil (MCL 23583); **(C)** corpo mandibular E, *C. amazonicus* (MN 29990); **(D)** corpo mandibular D, *C. chinga* (Cenpat - Conicet CC03). Abreviaturas: **cla** cíngulo labial, **cpe** cúspide posterior ao entoconido, **end** entoconido, **hid** hipoconido, **hip** hipocolunido, **M₁-M₂** molares, **med** metaconido, **pad** paraconido, **prc** paracristideo, **prd** protoconido, **Ta** talonido, **Tr** trigonido. A linha tracejada indica o limite entre Tr e Ta.



Fonte: o autor.

4.2. Análise quantitativa

4.2.1. Análises preliminares

Com o teste estatístico Shapiro-Wilk W foi observado que grande parte dos dados (92%) apresentaram uma distribuição normal. Somente as variáveis LM e LB não apresentaram esta normalidade (Tabela 2.2).

Por meio dos testes estatísticos ANOVA e Kruskal-Wallis observou-se que os exemplares subfósseis de *Conepatus* e os espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* apresentaram todas as médias das variáveis mensuradas estatisticamente significativas ($p < 0,05$) (Tabela 2.2). De acordo com o teste de Tukey, foram detectados quais os grupos que apresentaram diferenças significativas nas médias das variáveis mensuradas entre os subfósseis e as espécies atuais. Este teste demonstrou que os subfósseis possuem 75% das médias das variáveis semelhantes a *C. amazonicus*, diferindo de *C. chinga* (Tabela 2.3).

Os resultados das análises descritivas e dos testes estatísticos aplicados indicaram que os subfósseis de *Conepatus* coletados em grutas calcárias da Bahia possuem semelhanças com a espécie *C. amazonicus*, apesar de serem relativamente maiores que as espécies atuais.

Tabela 2.2 - Análises descritivas e de variâncias (ANOVA e Kruskal-Wallis) entre os subfósseis de *Conepatus* coletados em grutas calcárias da Bahia e as espécies *C. amazonicus* e *C. chinga*.

Variáveis	Subfósseis				<i>C. amazonicus</i>				<i>C. chinga</i>				Shapiro-Wilk W		Anova		Kruskal-Wallis	
	N	Média	DP	(min – max)	N	Média	DP	(min – max)	N	Média	DP	(min – max)	W	p	F	p	H	p
BS	18	70.47	3.93	(63.23 – 76.32)	15	68.29	4.55	(61.19 – 76.06)	16	57.94	3.65	(51.69 – 65.14)	0.96	0.142	45.08	0.000	-	-
CON	18	79.15	4.54	(70.36 – 86.23)	15	76.99	4.71	(69.93 – 85.05)	16	66.63	4.19	(59.67 – 75.20)	0.97	0.212	36.62	0.000	-	-
MAS	18	42.62	2.10	(38.14 – 45.18)	15	41.16	2.39	(38.40 – 46.36)	16	36.26	2.05	(32.58 – 40.54)	0.97	0.169	38.67	0.000	-	-
PO	18	26.23	2.01	(21.53 – 29.13)	15	24.44	1.84	(22.07 – 28.24)	16	21.36	1.32	(19.12 – 23.51)	0.96	0.129	32.99	0.000	-	-
CPO	18	22.40	1.29	(19.31 – 25.52)	15	21.17	1.40	(19.21 – 23.65)	16	17.17	1.24	(14.59 – 18.69)	0.95	0.055	72.10	0.000	-	-
PAL	18	33.18	2.40	(29.41 – 37.61)	15	31.81	2.49	(26.74 – 36.69)	16	26.38	2.55	(22.56 – 31.50)	0.97	0.359	34.78	0.000	-	-
PPAL	18	37.17	2.04	(33.96 – 41.31)	15	36.23	3.23	(28.67 – 40.72)	16	31.57	1.54	(29.13 – 34.66)	0.97	0.293	26.93	0.000	-	-
AC	18	27.41	1.00	(24.93 – 29.10)	15	26.92	1.85	(24.20 – 30.87)	16	25.39	1.55	(23.13 – 27.87)	0.98	0.468	8.40	0.000	-	-
LDM	18	24.11	1.14	(21.81 – 25.64)	15	23.21	1.27	(21.18 – 25.03)	16	20.82	1.11	(18.78 – 22.87)	0.96	0.109	35.16	0.000	-	-
LI	18	12.29	1.00	(10.18 – 14.06)	15	11.60	0.64	(10.45 – 12.57)	16	10.09	0.76	(8.85 – 11.25)	0.99	0.805	31.12	0.000	-	-
LC	18	21.19	1.71	(17.89 – 23.71)	15	19.79	2.02	(17.10 – 23.57)	16	17.08	1.26	(14.25 – 18.76)	0.97	0.197	25.68	0.000	-	-
LM	18	33.36	1.70	(28.59 – 35.46)	15	31.35	1.40	(29.06 – 33.52)	16	27.29	1.23	(24.54 – 28.83)	0.95	0.049	-	-	36.01	0.000
DC	18	5.72	0.85	(4.25 – 7.32)	15	5.44	0.75	(4.37 – 6.78)	16	4.73	0.59	(3.69 – 5.82)	0.96	0.146	7.74	0.001	-	-
PM3	18	3.61	0.39	(3.00 – 4.38)	15	3.74	0.31	(3.14 – 4.36)	16	3.38	0.22	(3.08 – 3.79)	0.97	0.244	5.08	0.010	-	-
PM4	18	7.42	0.60	(6.10 – 8.39)	15	7.34	0.51	(6.55 – 8.27)	16	6.90	0.29	(6.23 – 7.43)	0.98	0.476	5.25	0.009	-	-
CM	18	10.27	0.60	(8.97 – 11.25)	15	10.27	0.58	(9.49 – 11.42)	16	8.87	0.51	(8.11 – 9.60)	0.97	0.331	33.06	0.000	-	-
LMO	18	10.93	0.57	(9.59 – 11.97)	15	10.75	0.66	(9.64 – 12.16)	16	9.23	0.53	(8.27 – 9.88)	0.98	0.388	41.48	0.000	-	-
CB	18	7.86	0.61	(6.83 – 8.61)	15	7.92	0.69	(7.04 – 9.77)	16	6.83	0.40	(6.02 – 7.42)	0.98	0.498	18.19	0.000	-	-
LB	18	5.90	0.31	(5.39 – 6.43)	15	6.57	0.62	(5.68 – 7.67)	16	5.60	0.33	(5.18 – 6.36)	0.92	0.002	-	-	21.97	0.000
CF	18	5.40	0.70	(4.06 – 6.67)	15	4.60	0.90	(3.02 – 5.67)	16	3.48	0.39	(2.78 – 3.94)	0.95	0.052	32.83	0.000	-	-
LF	18	1.61	0.14	(1.33 – 1.82)	15	1.48	0.40	(1.01 – 2.49)	16	0.94	0.26	(0.49 – 1.49)	0.98	0.631	26.41	0.000	-	-
CCA	15	10.89	0.67	(9.81 – 11.83)	11	10.21	0.50	(9.34 – 10.89)	11	8.74	0.61	(7.70 – 9.41)	0.97	0.465	40.75	0.000	-	-
ACO	15	24.88	1.73	(22.43 – 27.97)	11	24.42	2.43	(21.37 – 28.21)	11	21.51	1.66	(17.51 – 23.61)	0.98	0.673	10.47	0.000	-	-
CMAN	15	51.16	2.81	(45.60 – 54.88)	11	49.04	3.63	(43.50 – 54.38)	11	42.84	3.09	(37.81 – 47.93)	0.96	0.159	22.80	0.000	-	-

Abreviaturas: vide Tabela 2.1.

Obs. Valores **p** em negrito indicam diferenças estatisticamente significativas.

Fonte: o autor.

Tabela 2.3 - Teste de Tukey entre os subfósseis de *Conepatus* coletados em grutas calcárias da Bahia e as espécies *C. amazonicus* e *C. chinga*.

Variáveis	Teste Tukey (valor <i>p</i>)		
	Subfósseis vs. <i>C. amazonicus</i>	Subfósseis vs. <i>C. chinga</i>	<i>C. amazonicus</i> vs. <i>C. chinga</i>
BS	0.282	0.000	0.000
CON	0.364	0.000	0.000
MAS	0.145	0.000	0.000
PO	0.015	0.000	0.000
CPO	0.027	0.000	0.000
PAL	0.266	0.000	0.000
PPAL	0.498	0.000	0.000
AC	0.623	0.001	0.013
LDM	0.084	0.000	0.000
LI	0.057	0.000	0.000
LC	0.058	0.000	0.000
LM	0.001	0.000	0.000
DC	0.534	0.001	0.026
PM3	0.466	0.118	0.007
PM4	0.902	0.012	0.037
CM	0.999	0.000	0.000
LMO	0.674	0.000	0.000
CB	0.949	0.000	0.000
LB	0.000	0.143	0.000
CF	0.005	0.000	0.000
LF	0.389	0.000	0.000
CCA	0.025	0.000	0.000
ACO	0.834	0.000	0.002
CMAN	0.240	0.000	0.000

Abreviaturas: vide Tabela 2.1.
Obs. Valores *p* em negrito indicam diferenças estatisticamente significativas.

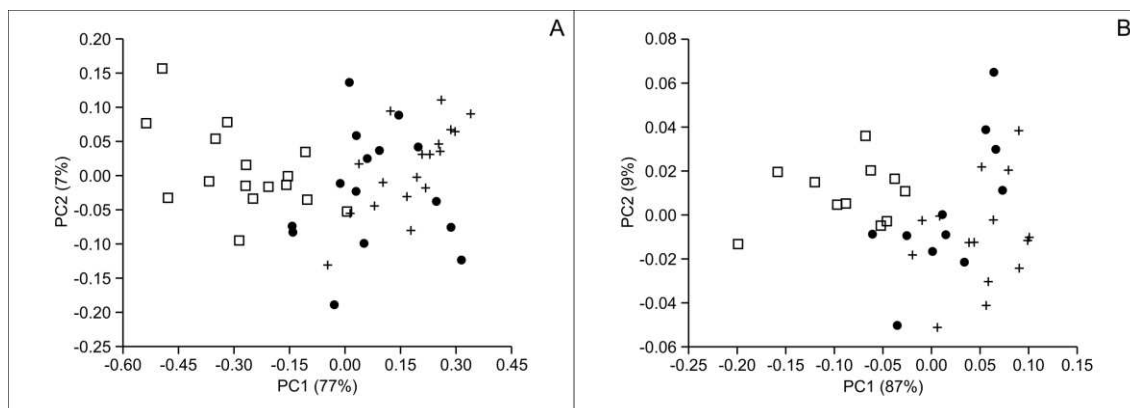
Fonte: o autor.

4.2.2. Análises multivariadas

Análises de Componentes Principais

Por meio da análise multivariada (ACP), os eixos que melhor explicam a variância observada no estudo das estruturas dos crânios entre os subfósseis e os indivíduos de *C. amazonicus* e *C. chinga* são o PC1 e PC2, com 77% e 7% respectivamente, totalizando 84% da variância observada. Para as estruturas das mandíbulas, os eixos que melhor explicam a variância são o PC1 e PC2, com 87% e 9% respectivamente, totalizando 96% da variância observada (Gráfico 2.1, Tabela 2.4).

Gráfico 2.1 - Análises de Componentes Principais (PC1 e PC2) realizadas com os exemplares subfósseis de *Conepatus* coletados em grutas calcárias da Bahia e as amostras populacionais das espécies atuais. + subfósseis; ● *C. amazonicus*; □ *C. chinga*. (A) crânios; (B) mandíbulas.



Fonte: o autor.

No eixo PC1, foi observado que grande parte das variáveis relacionadas às estruturas dos crânios, principalmente as variáveis da largura do forame palatino médio anterior (LF), do comprimento do forame palatino anterior (CF) e do comprimento alveolar do canino (DC) possuem maior influência sobre a distribuição dos indivíduos no espaço multivariado (Tabela 2.4), agregando os subfósseis com *C. amazonicus*. Os valores positivos estão relacionados aos indivíduos que possuem um maior tamanho das estruturas ósseas dos crânios, enquanto os valores negativos são representados por indivíduos menores. Nota-se que os exemplares subfósseis e *C. amazonicus* tendem a possuir crânios maiores e robustos, diferenciando nitidamente de *C. chinga* no espaço multivariado. Este padrão corrobora as análises estatísticas, ANOVA e Kruskal-Wallis, onde os subfósseis possuem maior semelhança morfométrica com a espécie *C. amazonicus* (Gráfico 2.1A).

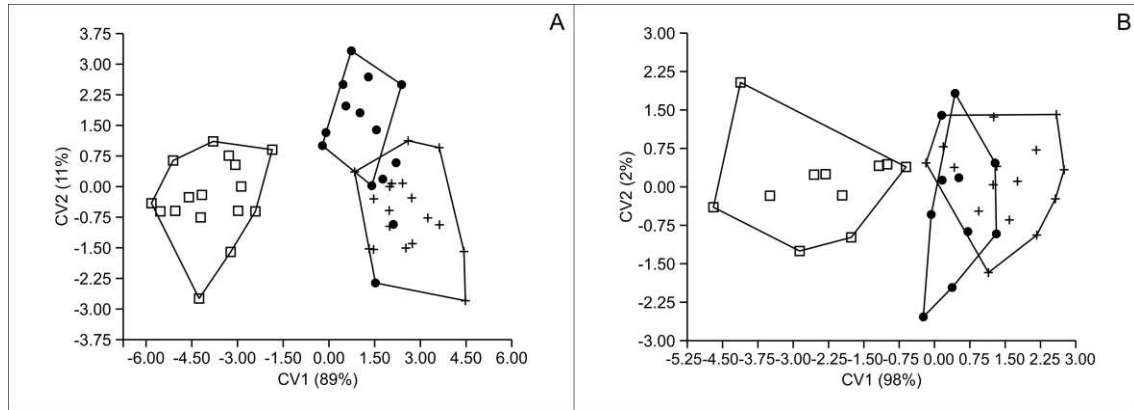
Nas mandíbulas, as variáveis do comprimento alveolar do dente carnassial M_1 (CCA) e do comprimento do corpo mandibular (CMAN) possuem maior influência sobre a distribuição dos indivíduos no eixo PC1 do espaço multivariado (Tabela 2.4), agregando os subfósseis com *C. amazonicus*. Nesta análise foi observado também que grande parte dos exemplares subfósseis e de *C. amazonicus* tendem a possuir maiores estruturas mandibulares, diferenciando de *C. chinga* onde assumem completamente os valores negativos (Gráfico 2.1B).

Análises de Variáveis Canônicas

Por meio da análise discriminante (AVC), os eixos que melhor explicam a variância observada no estudo das estruturas dos crânios entre os grupos formados pelos exemplares subfósseis e os espécimes de *C. amazonicus* e *C. chinga* são o CV1 e CV2, com 89% e 11% respectivamente, totalizando 100% do poder discriminante. O mesmo ocorre para as medidas

mandibulares, onde os eixos que melhor explicam a variância são o CV1 e CV2, com 98% e 2% respectivamente, totalizando 100% do poder discriminante (Gráfico 2.2, Tabela 2.4).

Gráfico 2.2 - Análises de Variáveis Canônicas (CV1 e CV2) realizadas com os exemplares subfósseis de *Conepatus* coletados em grutas calcárias da Bahia e as amostras populacionais das espécies atuais. + subfósseis; ● *C. amazonicus*; □ *C. chinga*. (A) crânios; (B) mandíbulas.



Fonte: o autor.

No eixo CV1, foi observado que grande parte das variáveis relacionadas às estruturas dos crânios, principalmente as variáveis da largura do forame palatino médio anterior (LF), do comprimento do forame palatino anterior (CF) e da largura da constrição pós-orbital (CPO), possuem maior influência sobre a distribuição dos grupos no espaço multivariado (Tabela 2.4), agregando os subfósseis com *C. amazonicus*. Quando comparado com a espécie *C. chinga*, os subfósseis e *C. amazonicus* tendem a possuir os forames palatinos maiores e uma constrição pós-orbital menos acentuada, conforme observado nos valores positivos do CV1 (Gráfico 2.2A).

A respeito das variáveis da mandíbula, foi observado que as variáveis do comprimento alveolar do dente carnassial M₁ (CCA) e do comprimento do corpo mandibular (CMAN) possuem maior influência sobre a distribuição dos grupos no eixo CV1 do espaço multivariado (Tabela 2.4), agregando os subfósseis com *C. amazonicus*. Assim como as demais variáveis da mandíbula, a análise demonstra que os subfósseis tendem a possuir um corpo mandibular mais robusto e o alvéolo do dente carnassial M₁ mais desenvolvido, semelhante a *C. amazonicus* e distinto de *C. chinga* que assume completamente os valores negativos do CV1 (Gráfico 2.2B).

Tabela 2.4 - Coeficientes dos componentes principais 1 e 2 (PC1 e PC2) e das variáveis canônicas 1 e 2 (CV1 e CV2) dos subfósseis de *Conepatus* coletados em grutas calcárias da Bahia e das populações de *C. amazonicus* e *C. chinga* com base nas variáveis cranianas e mandibulares.

Variáveis	ACP		AVC	
	PC1	PC2	CV1	CV2
Crânio				
BS	0.1856	0.0783	0.0133	0.0066
CON	0.1679	0.0812	0.0117	0.0062
MAS	0.1511	-0.0024	0.0109	0.0022
PO	0.1891	0.0631	0.0130	-0.0000
CPO	0.2205	-0.0175	0.0176	0.0034
PAL	0.2256	0.1002	0.0154	0.0088
PPAL	0.1593	0.0878	0.0108	0.0089
AC	0.0918	0.0361	0.0049	0.0046
LDM	0.1383	0.0753	0.0098	0.0012
LI	0.1884	0.0893	0.0128	0.0033
LC	0.2139	0.2038	0.0137	0.0048
LM	0.1668	0.0619	-	-
DC	0.2327	0.3775	0.0121	0.0080
PM3	0.0861	-0.0055	0.0056	0.0071
PM4	0.0753	-0.0165	0.0049	0.0008
CM	0.1433	0.0165	0.0105	0.0087
LMO	0.1539	0.0667	0.0119	0.0061
CB	0.1266	-0.1188	0.0106	0.0005
LB	0.0657	-0.1603	-	-
CF	0.3931	0.4579	0.0269	0.0108
LF	0.5753	-0.7127	0.0387	0.0133
Eigenvalue	0.055	0.005	8.418	0.992
Variância (%)	77.14	7.15	89.46	10.54
Mandíbula				
CCA	0.6004	-0.7700	0.0248	-0.0019
ACO	0.5623	0.5984	0.0169	-0.0309
CMAN	0.5686	0.2214	0.0202	-0.0149
Eigenvalue	0.005	0.000	2.903	0.068
Variância (%)	87.18	9.93	97.70	2.30

Abreviaturas: vide Tabela 2.1.
Obs. Valores em negrito indicam maiores coeficientes.

Fonte: o autor.

5. DISCUSSÃO

Em estudos taxonômicos, as estruturas e/ou caracteres presentes nos crânios dos carnívoros possibilitam uma identificação precisa, tornando a descrição do táxon mais confiável, como é o caso dos mefitídeos (COUES, 1877; RAY *et al.*, 1963; SCHMIDT-KITTLER, 1981; BRYANT *et al.*, 1993; WOLSAN, 1999). Dentre as estruturas observadas, a presença de uma câmara acessória no ouvido médio formada pela expansão do recesso epitimpânico nas regiões do mastoide e esquamosal, é considerada um caractere único derivado, compartilhado por todos os mefitídeos (SCHMIDT-KITTLER, 1981; BRYANT *et al.*, 1993; WOLSAN, 1999). Por outro lado, estudos recentes conduzidos por Geraads e Spassov (2016) ressaltam que o encurtamento da linha dos dentes pré-molares e a presença de um hipocone no P⁴, são características importantes da família Mephitidae. Outros caracteres relacionados às formações ósseas do crânio, como o desenvolvimento do processo mastoideo, a região da bula timpânica e do meato acústico externo (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008), bem como a morfologia dentária (COUES, 1877; RAY *et al.*, 1963; WANG *et al.*, 2013), são condições importantes que permitem a identificação mais precisa do grupo.

Por meio da análise morfológica, foi observado que os crânios dos subfósseis coletados nas grutas calcárias da Bahia possuem semelhanças relatadas para os mefitídeos fósseis e atuais do gênero *Conepatus* (CHURCHER; VAN ZYLL DE JONG, 1965; FORASIEPI, 2003; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008; RUIZ-RAMONINI *et al.*, 2014; SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2019), estando mais próximo de *C. amazonicus*, porém, levemente maiores. Este fato já foi reportado anteriormente em outros estudos, onde os exemplares de mamíferos pleistocênicos/holocênicos eram ligeiramente maiores que seus correlatos viventes, como no caso de *Caipora bambuorum*, um primata robusto que se assemelha ao macaco-aranha (*Ateles paniscus*) (CARTELLE; HARTWIG, 1996). Segundo estes mesmos autores, a maior umidade no final do Pleistoceno e início do Holoceno poderia ter influenciado a biomassa daqueles mamíferos.

Análise dos crânios

Os ossos nasais dos subfósseis e das espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* são retraídos no sentido rostrocaudal e apresentam uma morfologia curva na extremidade rostral. Nos subfósseis, a extremidade rostral do nasal ultrapassa levemente ou atinge o mesmo nível da face distal alveolar dos caninos, fato similar ao que ocorre em *C. amazonicus* e diferente de *C. chinga*, cuja extremidade está no mesmo nível da face mesial alveolar dos caninos. Este padrão encontrado no presente estudo também é semelhante ao descrito para os fósseis de *C. semistriatus* da Venezuela (RUIZ-RAMONINI *et al.*, 2014).

Assim como observado em algumas espécies do gênero *Conepatus*, os subfósseis apresentam a região do osso frontal levemente inflada. Entretanto, difere de *C. sanmiguelensis* com localidade tipo no México, cuja região é suavemente arqueada (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008). Segundo Wang e Carranza-Castañeda (2008), a morfologia inflada do osso frontal pode ser comumente observada em algumas espécies atuais do gênero *Conepatus*, corroborando os resultados aqui descritos.

A caixa craniana dos subfósseis é bem robusta e segundo Martin (1978), independente dos sexos, os ossos parietais são expandidos no sentido caudal. Isso faz com que a região tenha a aparência mais arredondada. Essa morfologia é uma das características que separam o gênero *Conepatus* de *Mephitis* (MARTIN, 1978). Todos os subfósseis analisados possuíam esta região bem desenvolvida e arredondada, sendo mais robustos que os exemplares atuais.

Segundo Coues (1877) os mefitídeos tendem a possuir a região do processo pós-orbital pouco desenvolvida, uma constrição pós-orbital relativamente visível e o arco zigomático ligeiramente arqueado e delgado. Essas condições foram observadas em todos exemplares subfósseis e nos espécimes de *C. amazonicus*, sendo a constrição pós-orbital de *C. chinga* mais evidente.

Como visto na descrição morfológica, as cristas sagitais e nucais possuem diferentes níveis de desenvolvimento nos subfósseis, bem como nas espécies *C. amazonicus* e *C. chinga*. Segundo van Gelder (1968), o desenvolvimento destas estruturas pode variar de acordo com o sexo e/ou idade do indivíduo. Essa característica foi observada nas espécies atuais, onde os machos adultos possuem as cristas mais desenvolvidas que as fêmeas. Em alguns exemplares subfósseis observou-se uma crista sagital muito sutil seguindo entre as linhas temporais até a região occipital. Essa morfologia é similar ao padrão “liriforme” descrito por Gonzalez *et al.* (2010) em um fóssil de *Conepatus* sp. do Chile. Aparentemente, as linhas temporais se estendem até a região caudal do crânio formando este padrão proposto pelo autor.

Sobre a morfologia da crista nugal, os padrões observados neste trabalho assemelham às estruturas descritas por Forasiepi (2003) e van Gelder (1968) formando uma sinuosidade na porção de encontro com a crista sagital. Por outro lado, *C. sanmiguelensis* possui essa região bem mais desenvolvida no sentido caudal, dando um aspecto reto à parte terminal da crista nugal (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008).

Em relação à expansão do osso palatino, foi observado que essa característica diferencia os subfósseis estudados das espécies *C. sanmiguelensis* e *C. chinga*, que possuem uma menor expansão desta estrutura. Segundo Wang e Carranza-Castañeda (2008), essa condição primitiva pode ser observada em *C. chinga* [= *C. humboldtii*], onde outras espécies do gênero possuem uma maior expansão do osso palatino. Essa expansão faz com que a espinha nasal caudal do osso palatino seja projetada no sentido caudal, distanciando da face distal do M¹. Todos os subfósseis analisados neste trabalho possuem o osso palatino bem expandido no sentido caudal, assim como

o fóssil de *C. semistriatus* (RUIZ-RAMONINI *et al.*, 2014) e a espécie atual *C. amazonicus*. Segundo Coues (1877), diferente de *Conepatus*, outros gêneros como *Mephitis* e *Spilogale* possuem uma menor expansão do osso palatino.

As bulas timpânicas dos subfósseis e das espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* não possuem as bordas caudal e rostral infladas. Segundo Hunt (1974) essa condição primitiva pode ser observada em todos os mefitídeos.

Foi observado que os subfósseis possuem o processo paracondilar semelhante ao da espécie *C. amazonicus* e distinto de *C. chinga*. Sua morfologia é robusta e curto dorsoventralmente. Segundo Bryant *et al.* (1993), o processo paracondilar pode não ser um bom caractere para se avaliar, visto que a morfologia tende a variar em relação à sua orientação anatômica. Neste trabalho, observou-se que os espécimes de *C. chinga* possuem uma estrutura mais fina e alongada, diferente do observado nos subfósseis.

Por meio da análise morfológica do holótipo descrito por Wang e Carranza-Castañeda (2008), os autores relatam que a espécie *C. sanmiguelensis* possui semelhanças com alguns caracteres das espécies que ocorrem na América do Norte, diferenciando das espécies da América do Sul. Apesar de ter encontrado similaridades em alguns processos anatômicos característicos para *Conepatus*, a presença do P² e a morfologia do M¹ diferem esta espécie dos subfósseis e demais exemplares atuais analisados.

Em alguns exemplares subfósseis há um pequeno canal condilar localizado na região cranial dos côndilos occipitais, próximo à porção do osso exoccipital. Os espécimes atuais analisados não possuem este canal. Ainda há dúvidas sobre esta estrutura, visto que não é comumente relatada para o gênero *Conepatus*. Segundo Bryant *et al.* (1993), os mefitídeos atuais não possuem esta estrutura, pois é considerada presente apenas nos ancestrais do grupo. Em um dos trabalhos de Wang *et al.* (2005), há uma menção desse canal para um mefitídeo primitivo representante do gênero extinto *Martinogale*, corroborando a ancestralidade deste caractere.

Utilizando o estudo morfológico e morfométrico do crânio e mandíbula, observou-se que os subfósseis são levemente maiores que os espécimes de *C. amazonicus*, e distintos de *C. chinga* neste aspecto. Características como a retração do osso nasal ao nível da face distal do canino, o desenvolvimento da constrição pós-orbital e a expansão do osso palatino, aproximam os subfósseis da espécie *C. amazonicus*. Além disso, os exemplares subfósseis e *C. amazonicus* possuem 75% de semelhanças das variáveis mensuradas, resultado também evidenciado nas ACPs e AVCs onde os espaços multivariados demonstram maior similaridade entre eles.

Os mefitídeos fósseis relatados no estado Minas Gerais - Brasil, foram identificados por Lund e Winge (WINGE, 1895) como representantes de *C. chinga*. De acordo com os resultados aqui obtidos, será necessário reavaliar estes restos que estão depositados no Museu de Copenhague para confirmação taxonômica. O esperado é que estes exemplares sejam identificados com *C. amazonicus*. Este estudo foi o primeiro a descrever a morfologia dos

subfósseis de mefitídeos utilizando abordagem taxonômica detalhada, visto que os trabalhos anteriores apenas mencionam a ocorrência das jaritatacas de acordo com a localização geográfica (WINGE, 1895; PAULA COUTO, 1950; CARTELLE, 1995; CARTELLE; HARTWIG, 1996; GUÉRIN *et al.*, 1996; CARTELLE, 1998; LESSA *et al.*, 1998; FAURE *et al.*, 1999; AULER *et al.*, 2006).

Análise das mandíbulas

Os subfósseis analisados neste trabalho possuem as mandíbulas robustas, proporcionalmente maiores no sentido rostrocaudal que as espécies viventes. Sua morfologia se assemelha às espécies *C. semistriatus* (RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014), *C. sanmiguelensis* (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008), *C. altiramus* (REIG, 1952; SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2019) e a espécie brasileira *C. amazonicus*. Com uma mandíbula menor, *C. chinga* difere em tamanho (SCHIAFFINI *et al.*, 2013; SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2019).

Na face vestibular, abaixo dos alvéolos do P₃ até M₁, são encontrados alguns forames nutritivos e mentonianos. Os padrões observados nos subfósseis também são similares ao observados em *C. primaevus* (FORASIEPI, 2003), *C. semistriatus* (RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014), *C. sanmiguelensis* (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008) e nas espécies atuais *C. amazonicus* e *C. chinga*.

A borda ventral do corpo mandibular dos subfósseis apresenta uma leve curvatura até a região alveolar posterior do M₂. Esta morfologia é distinta de *C. altiramus* (REIG, 1952; SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2019) e *C. primaevus* (FORASIEPI, 2003), que possuem esta curvatura menos acentuada. A espécie *C. talarae* (CHURCHER; VAN ZYLL DE JONG, 1965) também possui uma morfologia similar à dos subfósseis, bem como as espécies atuais *C. amazonicus* e *C. chinga*.

Em comparação à espécie *C. chinga*, a região do processo coronoide dos subfósseis é mais robusta e orientada ligeiramente no sentido caudal. Este fato pode estar relacionado ao ângulo formado pela borda caudal do ramo da mandíbula em direção ao côndilo, formando um ângulo reto. Em *C. primaevus* esta região é quase reta (FORASIEPI, 2003), bem como em *C. semistriatus* (RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014). Nas espécies atuais, esta angulação é ligeiramente mais obtusa (COUES, 1877) e, assim como nos subfósseis, o processo coronoide dos espécimes de *C. amazonicus* é bem robusto.

A partir do estudo morfológico e morfométrico, observou-se que os subfósseis possuem uma mandíbula mais robusta, similar à espécie *C. amazonicus* e distinta de *C. chinga*. Por meio dos testes estatísticos e dos espaços multivariados das ACPs e AVCs, os resultados evidenciam maior similaridade dos subfósseis com os indivíduos de *C. amazonicus*, semelhante ao relatado para as análises dos crânios.

Análise da arcada dentária superior

As características analisadas nas dentições dos subfósseis confirmam que os exemplares são representantes válidos do gênero *Conepatus*, diferenciando-se de *Mephitis* (RAY *et al.*, 1963), pois não existem outros gêneros conhecidos para a América do Sul (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008).

Em *C. primaevus* é relatada uma pequena cúspide acessória nas regiões mesial e distal do canino (FORASIEPI, 2003). Somente a cúspide acessória distal foi observada nas espécies atuais. Devido ao processo de fossilização dos subfósseis, não foi observada esta cúspide acessória na região distal. Aparentemente *C. primaevus* é a única espécie do gênero em que se é relatada as duas cúspides acessórias do canino (FORASIEPI, 2003). A morfologia observada nos subfósseis e espécies atuais são similares à espécie *C. semistriatus* (RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014).

De acordo com a literatura (RAY *et al.*, 1963; BRYANT *et al.*, 1993; BASKIN, 1998; WOLSAN, 1999), os mefitídeos perderam ao longo da evolução alguns pré-molares e, por este motivo, a série pré-molar inicia com o P³. Em todo material aqui analisado não foi observado nenhum P¹. Um dos fósseis mais antigos descritos para o gênero, *C. sanmiguelensis*, possui um pequeno P² (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008). Este dente não foi observado nos subfósseis coletados nas grutas da Bahia. Entretanto, em um único exemplar fóssil de *C. chinga* relatado por Lund e Winge proveniente das grutas de Lagoa Santa - MG, foi descrito um pequeno P² (WINGE, 1895). Neste estudo, foi observado que dois exemplares subadultos de *C. amazonicus* possuem também um pequeno P². Nos demais espécimes atuais não foi observada esta estrutura. A presença ou ausência deste dente provavelmente está relacionada a uma questão evolutiva, onde a diminuição da maxila poderia ter resultado na agenesia do dente, fazendo com que o germe dentário fosse formado cada vez menos até a perda completa da estrutura (JERNVALL; THESLEFF, 2000; AL-ANI *et al.*, 2017). Segundo Coues (1877), o padrão normal observado corresponde ao seguimento P³-P⁴, sendo em raras ocasiões encontrado um pequeno P² em alguns representantes do gênero *Conepatus*. Segundo Wang e Carranza-Castañeda (2008) a presença do P² é um caractere consistente e representa uma forma vestigial de redução de dentes nos mefitídeos.

O P³ dos subfósseis apresenta uma morfologia similar quando comparado com as espécies atuais e outros fósseis descritos para a América do Sul, sendo possível observar uma cúspide principal, um cingulo lingual bem desenvolvido e uma cúspide acessória na região distal (FORASIEPI, 2003; RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014). Por outro lado, a espécie *C. sanmiguelensis* aparenta não possuir uma cúspide acessória na região distal do dente (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008), isso faz com que esta espécie se diferencie dos subfósseis e das demais formas de mefitídeos atuais.

Os subfósseis possuem a morfologia do P⁴ similar ao observado nas espécies atuais e fósseis (CHURCHER; VAN ZYLL DE JONG, 1965; FORASIEPI, 2003; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008; RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014). Muitos autores relatam que a cúspide da região do talon lingual, quando presente, corresponde a um protocone. Segundo Geraads e Spassov (2016) a denominação correta para esta cúspide é hipocone, porque se interliga dentro do trigonido do M¹. Mediante estas observações foi adotado neste estudo a designação de protocone, assim como é descrito por demais autores.

A estrutura interna (lingual) do P⁴ nos subfósseis da Bahia, incluindo o cingulo lingual e a região distal ao protocone, possui uma morfologia mais robusta diferenciando-se de um exemplar relatado por Lund e Winge (WINGE, 1895). Estes autores descrevem a região distal ao protocone menos estendida, fazendo com que a estrutura interna tenha um formato estreito e menos comprido. Talvez este fato possa estar associado às variações individuais dentro do grupo.

Corroborando as características descritas para os mefitídeos, os subfósseis analisados também não possuem o entalhe do dente carnassial P⁴. Essa condição derivada pode ser vista em todos os representantes do grupo (BASKIN, 1998; WOLSAN, 1999; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008).

Análises realizadas por Wang e Carranza-Castañeda (2008) utilizando os dentes molares, demonstram que *C. sanmiguelensis* está associada ao clado das espécies que ocorrem na América do Norte, diferenciando das outras que ocorrem na América do Sul. Aparentemente a dentição desta espécie é mais robusta do que as espécies menores como *C. talarae*, *C. chinga* [= *C. humboldtii*]. Estudos realizados com a espécie *C. talarae* também demonstram que a dentição de *C. chinga* difere morfometricamente das espécies encontradas na América do Norte (CHURCHER; VAN ZYLL DE JONG, 1965). Por outro lado, foi observado que os fósseis de *C. semistriatus* da Venezuela aparentemente possuem um posicionamento transicional entre as espécies da América do Norte e América do Sul, fazendo com que essa espécie compartilhe caracteres de ambas regiões (RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014). Conforme descrito por Wang e Carranza-Castañeda (2008), *C. sanmiguelensis* bem como *C. semistriatus* (espécimes da localidade tipo) possuem uma combinação de caracteres primitivos e derivados podendo ser consideradas como espécies transicionais para o gênero.

Os subfósseis descritos neste trabalho possuem um M¹ expandido na porção do hipocone, fazendo com que o dente tenha um formato de paralelogramo igual ao observado em *C. amazonicus*. Diferente do observado, a espécie *C. chinga* apresenta um M¹ com uma morfologia mais quadrangular, apresentando semelhanças com *C. sanmiguelensis* (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008). A espécie *C. primaevus* difere dos subfósseis analisados, pois possui um hipocone menos desenvolvido (FORASIEPI, 2003), bem como observado em *C. mercedensis* (SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2018). A morfologia observada no fóssil de *C. semistriatus* (RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014) aparentemente também é similar aos subfósseis da Bahia. Segundo

Forasiepi (2003), entre o metacone e o hipocone do M¹ há uma cúspide acessória evidente em *C. primaevus*. Essa cúspide não foi observada nos subfósseis, nem nas espécies atuais estudadas.

Os espécimes relatados em Lagoa Santa (WINGE, 1895; PAULA COUTO, 1950) possuem uma morfologia muito parecida com os subfósseis encontrados na Bahia, porém, em um único espécime já citado acima o M¹ é diferente em relação aos demais exemplares. O molar deste espécime se assemelha muito ao observado em *C. chinga*, sendo que os demais possuem uma morfologia bem similar a *C. amazonicus*. Como esses exemplares não se encontram no Brasil, uma reavaliação é necessária para investigar essas características, visto que a morfologia dentária desses animais é bem distinta.

Análise da arcada dentária inferior

Os dentes incisivos, caninos e pré-molares inferiores dos subfósseis possuem uma morfologia similar à dentição analisada nas espécies *C. amazonicus* e *C. chinga*. Os subfósseis e as espécies atuais possuem variações individuais nos espaçamentos entre os dentes pré-molares. Segundo Forasiepi (2003), outras espécies fósseis como *C. primaevus* e *C. altiramus* possuem espaçamentos nos pré-molares, diferenciando-se de *C. mercedensis* que aparentemente não possui um espaçamento evidente. Na grande maioria dos espécimes de *C. amazonicus* e de *C. chinga* não foi observado espaçamentos. Em todo material analisado não foi observado a presença de um P₁, sendo essa característica também descrita para outras espécies do gênero (FORASIEPI, 2003; WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008; RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014; SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2019).

Nos exemplares subfósseis estudados foi possível observar todas as estruturas presentes na dentição do M₁, assim como nos representantes atuais do gênero *Conepatus* (RAY *et al.*, 1963; BRYANT *et al.*, 1993). Observou-se que os subfósseis possuem a área do talonido aparentemente igual ou levemente maior que a área do trigonido. Esse padrão citado é relatado para as espécies do gênero *Conepatus*, sendo um caractere que os distingue dos demais gêneros (RAY *et al.*, 1963; BRYANT *et al.*, 1993).

Na região labial do M₁ foi observado um cíngulo bem desenvolvido nos subfósseis e levemente marcado em *C. amazonicus*. Em outras espécies fósseis como *C. primaevus* também é evidenciado um pequeno cíngulo labial, enquanto *C. cordubensis* e *C. mercedensis* não possuem esta estrutura (FORASIEPI, 2003). Aparentemente este desenvolvimento pode estar relacionado aos hábitos alimentares, onde a morfologia dentária pode ter sido influenciada mediante a especialização alimentar. Sabe-se que os mefitídeos e mustelídeos tiveram perdas e adaptações dentárias, como é o caso dos dentes carnassiais (BASKIN, 1998; WOLSAN, 1999). Assim, a redução do cíngulo labial pode também ter passado por um longo processo evolutivo, bem como os carnassiais.

Em todos os exemplares subfósseis e nas espécies atuais não foi observada a presença de um entocolunido. Muitos subfósseis apresentaram uma cúspide posterior ao entoconido, corroborando Forasiepi (2003), que relata a presença desta estrutura em *C. cordubensis*, mas não a evidencia em *C. primaevus*. Por outro lado, os fósseis de *C. semistriatus* (RUIZ-RAMONI *et al.*, 2014); *C. altiramus* (REIG, 1952; SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2019) e *C. talarae* (CHURCHER; VAN ZYLL DE JONG, 1965), possuem um entocolunido paralelo ao metaconido. Assim como os subfósseis estudados, *C. sanmiguelensis* (WANG; CARRANZA-CASTAÑEDA, 2008), *C. mercedensis* (SCHIAFFINI; PREVOSTI, 2019) e as espécies *C. amazonicus* e *C. chinga* também não possuem um entocolunido.

6. CONCLUSÕES

- Os subfósseis de *Conepatus* analisados neste trabalho possuem caracteres similares à espécie atual *C. amazonicus* como a retração do osso nasal ao nível da face distal do canino, o formato da constrição pós-orbital, a expansão do osso palatino, a morfologia do corpo mandibular, bem como a dentição superior e inferior.
- Por meio da distribuição geográfica e pelos resultados obtidos na análise morfológica e morfométrica, a espécie *C. chinga* não se correlaciona com os subfósseis da Bahia.
- Assim como *C. amazonicus*, os subfósseis não possuem um entocolunido no M₁. Essa característica distingue os subfósseis de *C. semistriatus* e de outros representantes fósseis relatados para a América do Sul.
- As análises multivariadas refletem uma similaridade vista nos testes estatísticos dos crânios e mandíbulas, onde os exemplares subfósseis e os indivíduos de *C. amazonicus* tendem a possuir maiores similaridades nas variáveis mensuradas, diferenciando da espécie *C. chinga*.
- Mediante as análises desenvolvidas neste trabalho, os subfósseis da Bahia são considerados exemplares válidos para o táxon *C. amazonicus*.
- Os registros fósseis são extremamente importantes, pois podem solucionar lacunas taxonômicas na classificação dos táxons atuais bem como nos padrões de distribuição geográfica para os diferentes grupos dos mefitídeos encontrados na América do Sul.

REFERENCIAL BIBLIOGRÁFICO

AL-ANI, A. H.; ANTOUN, J. S.; THOMSON, W. M.; MERRIMAN, T. R.; FARELLA, M. Hypodontia: an update on its etiology, classification, and clinical management. **BioMed Research International**, v. 2017, p. 1-9, 2017.

AMEGHINO, F. **Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina**. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias, 1889. 1027 p.

AULER, A. S.; PILÓ, L. B.; SMART, P. L.; WANG, X.; HOFFMANN, D.; RICHARDS, D. A.; EDWARDS, R. L.; NEVES, W. A.; CHENG, H. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 240, n. 3-4, p. 508-522, 2006.

AULER, A. S.; SMART, P. L. Toca da Boa Vista (Campo Formoso), BA: a maior caverna do Hemisfério Sul. *In*: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: SIGEP, 2002. v. 1, p. 444-452.

BASKIN, J. A. Mustelidae. *In*: JANIS, C. M.; SCOTT, K. M.; JACOBS, L. L.; GUNNELL, G. F.; UHEN, M. D. (eds.). **Evolution of Tertiary mammals of North America: terrestrial carnivores, ungulates, and ungulate like mammals**. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. v. 1, p. 152-173.

BOCQUENTIN, M. J. **Mammifères fossiles du Pléistocène Supérieur de Muaco, Etat de Falcon, Venezuela**. 1979. Tese (Doutorado) – Paléontologie des vertèbres et paléontologie humaine, L' Université Pierre et Marie Curie, Paris, 1979.

BORRERO, L. A.; MARTIN, F. M.; PRIETO, Y. A. La Cueva Lago Sofía 4, Última Esperanza, Chile: una madriguera de felino del Pleistoceno tardío. *In*: ANALES DEL INSTITUTO DE LA PATAGONIA, SERIE CIENCIAS HUMANAS, 1997, Punta Arenas. **Anais...** Punta Arenas: Universidad de Magallanes, 1997. v. 25, p. 103-122.

BOULE, M.; THEVENIN, A. **Mammifères fossiles de Tarija**. Paris: Imprimerie nationale, 1920. 256 p.

BRYANT, H. N.; RUSSELL, A. P.; FITCH, W. D. Phylogenetic relationships within the extant Mustelidae (Carnivora): appraisal of the cladistic status of the Simpsonian subfamilies. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 108, n. 4, p. 301-334, 1993.

BURMEISTER, C. G. Fauna Argentina, primera parte: mamíferos fósiles. *In*: ANALES DEL MUSEO PÚBLICO DE BUENOS AIRES, 1864, Buenos Aires. **Anais...** Buenos Aires: Sociedad Paleontológica de Buenos Aires, 1864. v. 1, p. 87-232.

CARTELLE, C. **A Fauna Local de Mamíferos Pleistocênicos da Toca da Boa Vista (Campo Formoso-BA)**. 1995. Tese (Doutorado em Morfologia) – Instituto de Geociências, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 1995.

CARTELLE, C. Um pequeno urso do Pleistoceno final da Bahia. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 21, p. 171-189, 1998.

CARTELLE, C., DE IULIIS, G.; PUJOS, F. A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). **Comptes Rendus Palevol**, v. 7, n. 6, p. 335-346, 2008.

CARTELLE, C.; HARTWIG, W. C. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 93, p. 6405-6409, 1996.

CHURCHER, C. S.; VAN ZYLL DE JONG, C. G. *Conepatus talarae* n. sp. from the Talara Tar-seeps, Peru. **Life Sciences Division, Royal Ontario Museum - University of Toronto**, v. 62, p. 1-15, 1965.

COUES, E. **Fur-bearing Animals: A Monograph of North American Mustelidae**. Washington: Government Printing Office, 1877. 416 p.

DYCE, K. M.; WENSING, C. J.; SACK, W. O. **Tratado de anatomia veterinária**. 4. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2010. 856 p.

EVANS, H. E.; LAHUNTA, A. **Miller's anatomy of the dog**. 4. ed. Elsevier Health Sciences, 2013. 872 p.

FAURE, M.; GUÉRIN, C.; PARENTI, F. The Holocene megafauna from the Toca do Serrote do Artur (São Raimundo Nonato archaeological area, Piauí, Brazil). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 329, p. 443-448, 1999.

FEIJÓ, A.; LANGGUTH, A. Mamíferos de médio e grande porte do Nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 22, n. 1, p. 3-225, 2013.

FLYNN, J. J.; FINARELLI, J. A.; ZEHR, S.; HSU, J.; NEDBAL, M. A. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. **Systematic Biology**, v. 54, n. 2, p. 317-337, 2005.

FORASIEPI, A. M. Nuevo registro de *Conepatus primaevus* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) del Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie**, v. 5, n. 1, p. 21-29, 2003.

FRASSINETTI, D.; ALBERDI, M. Los macromamíferos continentales del Pleistoceno Superior de Chile: Reseña histórica, localidades, restos fósiles, especies y dataciones. **Estudios Geológicos**, v. 57, n. 1-2, p. 53-69, 2001.

GERAADS, D.; SPASSOV, N. 2016. Musteloid carnivores from the upper Miocene of South-Western Bulgaria, and the phylogeny of the Mephitidae. **Geodiversitas**, v. 38, n. 4, p. 543-559, 2016.

GERVAIS, H.; AMEGHINO, F. **Los mamíferos fósiles de l'Amérique du Sud**. Paris: F. Savy, 1880. 225 p.

GONZÁLEZ, E.; PREVOSTI, F. J.; PINO, M. Primer registro de Mephitidae (Carnivora: Mammalia) para el Pleistoceno de Chile. **Magallania**, Chile, v. 38, n.2, p. 239-248, 2010.

GUÉRIN, C.; CURVELLO, M. A.; FAURE, M.; HUGUENEY, M.; MOURIER-CHAUVIRÉ, C. The Pleistocene fauna of Piauí (northeastern Brazil): palaeoecological and biochronological implications. **Fundamentos**, v. 1, n. 1, p. 55-103, 1996.

GUIMARÃES, M. M.; FERREIRA, R. L. 2014. Morcegos cavernícolas do Brasil: novos registros e desafios para conservação. **Revista Brasileira de Espeleologia**, v. 2, n. 4, p. 1-33, 2014.

HAMMER, Ø. **PAST Paleontological statistics version 3.14**: reference manual. University of Oslo, 2016. 252 p.

HOFFSTETTER, R. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivie). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, v. 35, n. 2, p. 194-202, 1963.

HOFFSTETTER R. Vertebrados Cenozoicos y mamíferos Cretácicos del Perú. *In*: CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGÍA, 4., 1970, Caracas. **Resumos...** Caracas: Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 1970. v. 2, p. 971-983.

HONAKER, J.; KING, G.; BLACKWELL, M. Amelia II: A Program for Missing Data. **Journal of Statistical Software**, v. 45, n. 7, p 1-47, 2011.

HUNT, R. M. The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. **Journal of Morphology**, v. 143, n. 1, p. 21-75, 1974.

JERNVALL, J.; THESLEFF, I. Reiterative signaling and patterning during mammalian tooth morphogenesis. **Mechanisms of Development**, v. 92, n. 1, p. 19-29, 2000.

KIPP, V. H. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Conepatus* Molina, 1782. **Zeitschr fur Säugetierk**, v. 30, n.4, p. 193-232, 1965.

KÖNIG, H. E.; LIEBICH, H. G. **Anatomia dos Animais Domésticos**: Texto e Atlas Colorido. 6. ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 2016. 824 p.

LEMON, R. R. H.; CHURCHER., C. S. Pleistocene geology of the Talara region, Northwest Peru. **American Journal of Science**, v. 259, p. 410-429, 1961.

LESSA, G.; CARTELLE, C.; FARIA, H. D.; GONÇALVES, P. R. Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno final-Holoceno em grutas calcárias do estado da Bahia. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 21, n. 46-47, p. 157-169, 1998.

LESSA, G.; GONÇALVES, P. R.; PESSÔA, L. M. Variação geográfica em caracteres cranianos quantitativos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Caviidae). **Arquivos do Museu Nacional**. v. 63, n. 1, p. 75-88, 2005.

MACNEISH, R. S.; PATTERSON, T. C.; BROWMAN, D. L. The Central Peruvian prehistoric interaction sphere. **Papers of the Robert S. Peabody Foundation for Archaeology**, Andover, v. 7, p. 1-97, 1975.

MARRA, R. J. C. **Critérios de relevância para classificação de cavernas no Brasil**. 2008. Tese (Doutorado em Desenvolvimento Sustentável) – Centro de Desenvolvimento Sustentável, Universidade Federal de Brasília, Brasília, 2008.

MARSHALL, L. G.; BERTA, A.; HOFFSTETTER, R.; PASCUAL, R.; REIG, O. A.; BOMBIN, M.; MONES, A. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. **Paleovertebrata**, Montpellier, p. 1-76, 1984.

MARSHALL, L. G.; WEBB, S. D.; SEPKOSKI, J. J.; RAUP, D. M. Mammalian evolution and the great American interchange. **Science**, v. 215, n. 4538, p. 1351-1357, 1982.

MARTIN, R. A. A new late Pleistocene *Conepatus* and associated vertebrate fauna from Florida. **Journal of Paleontology**, v. 52, n. 5, p. 1079-1085, 1978.

PAULA COUTO, C. **Peter Wilhelm Lund: memórias sobre a paleontologia brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Nacional do Livro, 1950. 589 p.

PAULA COUTO, C. **Tratado de Paleomastozoologia**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1979. 590 p.

POPOWICS, T. E. Postcanine dental form in the Mustelidae and Viverridae (Carnivora: Mammalia). **Journal of Morphology**, v. 256, n. 3, p. 322-341, 2003.

R CORE TEAM. R: A language and Environment for Statistical Computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. 2018. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 13 jun. 2019.

RAY, C. E.; OLSEN, S. J.; GUT, H. J. Three mammals new to the Pleistocene fauna of Florida, and a reconsideration of five earlier records. **Journal of Mammalogy**, v. 44, n. 3, p. 373-395, 1963.

REIG, O. A. Sobre la presencia de mustelidos mefitinos en la formación de Chapadmalal. **Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata**, v. 1, n. 1, p. 45-51, 1952.

ROTH, S. Descripción de los restos encontrados en la Caverna de Ultima Esperanza. **Revista del Museo de La Plata**, Argentina, v. 9, p. 421-453, 1899.

RUIZ-RAMONI, D.; SOLÓRZANO, A. D.; RINCÓN, A. D. Record of skunk, *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae) for Pleistocene-Holocene of northern South America. **Caribbean Journal of Science**, Puerto Rico, v. 48, n. 2-3, p. 117-126, 2014.

SALAS, R.; STUCCHI, M. Reporte preliminar de *Lama guanicoe* (Mammalia, Artiodactyla, Camelidae) en el Pleistoceno superior de Aguada de Lomas, Arequipa. *In*: CONGRESO PERUANO DE GEOLOGÍA, 11., 2002, Lima. **Resumos...** Lima: Sociedad Geológica del Perú, 2002.

SATO, J. J.; WOLSAN, M.; MINAMI, S.; HOSODA, T.; SINAGA, M. H.; HIYAMA, K.; YAMAGUCHI, Y.; SUZUKI, H. Deciphering and dating the red panda's ancestry and early adaptive radiation of Musteloidea. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 53, n. 3, p. 907-922, 2009.

SCHIAFFINI, M. I.; GRABRIELLI, M.; PREVOSTI, F. J.; CARDOSO, Y. P.; CASTILLO, D.; BO, R.; CASANAVE, E.; LIZARRALDE, M. Taxonomic status of Southern South American *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 167, n. 2, p. 327-344, 2013.

SCHIAFFINI, M. I.; PREVOSTI, F. J. Taxonomy and systematic of fossil hog-nosed skunks, genus *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae) from Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 89, p. 140-157, 2019.

SCHMIDT-KITTLER, N. Zur Stammesgeschichte der mardervenvandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora). **Eclogae Geologicae Helvetiae**, v. 74, p. 753-801, 1981.

STAHL, P. W.; ATHENS, J. S. A high elevation zooarchaeological assemblage from the Northern Andes of Ecuador. **Journal of Field Archaeology**, v. 28, n. 1-2, p. 161-176, 2001.

VAN GELDER, R. G. A taxonomic revision of the spotted skunks (genus *Spilogale*). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 117, art. 5, p. 229-392, 1959.

VAN GELDER, R. G. The genus *Conepatus* (Mammalia, Mustelidae): variation within a population. **American Museum Novitates**, n. 2322, p. 1-37, 1968.

WANG, X.; CARRANZA-CASTAÑEDA, O. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 154, n. 2, p. 386-407, 2008.

WANG, X.; CARRANZA-CASTAÑEDA, O.; ARANDA-GÓMEZ, J. J. A transitional skunk, *Buisnictis metabatos* sp. nov. (Mephitidae, Carnivora), from Baja California Sur and the role of southern refugia in skunk evolution. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 12, n. 3, p. 291-302, 2013.

WANG, X.; WHISTLER, D. P.; TAKEUCHI, G. T. A new basal skunk *Martinogale* (Carnivora, Mephitinae) from late Miocene Dove Spring Formation, California, and origin of new world mephitines. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 4, p. 936-949, 2005.

WINGE, H. **Jordfundne og nulevende rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien**. Copenhagen: E Museo Lundii, 1895. 130 p.

WOLSAN, M. Oldest mephitine cranium and its implications for the origin of skunks. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 44, p. 223-230, 1999.

APÊNDICE A – Exemplos atuais e subfósseis analisados

Tabela 1 - Exemplos atuais analisados.

Espécie	Tombo	Sexo (M, F)	Procedência (Estado-País)	Idade (J, SB, A)	Descrição
<i>C. amazonicus</i>					
	MCN(M) 1814	F	MG	A	Crânio sem os arcos zigomáticos (D/E) e com os ossos nasais fragmentados
	MCN(M) 1876	F	MG	A	Crânio, mandíbula sem o I ₁ (E)
	MCN(M) 2052	F	MG	A	Crânio, mandíbula sem o I ₁ (D/E)
	MCN(M) 3147	F	MG	A	Crânio sem os arcos zigomáticos (D/E). Mandíbula
	MCN(M) Não catalogado 01	?	MG	SB	Crânio sem os arcos zigomáticos (D/E) e o I ³ (D). O I ² (D) encontra-se fragmentado
	MCN(M) Não catalogado 02	F	?	SB	Crânio sem o arco zigomático (D), I ¹ -I ³ , C ⁵ e P ³ (D/E). Os P ⁴ encontram-se fragmentados
	MCN(M) Não catalogado 03	M	MG	A	Crânio sem o arco zigomático (D) e M ¹ (D/E). Os C ⁵ , P ³ e P ⁴ estão fragmentados. Sem a região dos ossos basioccipitais e côndilos occipitais
	MN 1500	F	PE	A	Crânio e mandíbula
	MN 1501	F	PE	A	Crânio sem o arco zigomático (D)
	MN 3000	?	GO	SB	Crânio sem o arco zigomático (D). Corpo mandibular (D) com o processo coronoide fragmentado
	MN 13385	M	MG	A	Crânio e mandíbula
	MN 29990	F	CE	A	Crânio sem a região dos ossos basioccipitais, côndilos occipitais e com a porção final dos ossos parietais fragmentada. Corpo mandibular (E) com o processo coronoide fragmentado (exemplar descrito por Lichtenstein em 1838)
	MN 59335	F	GO	A	Crânio sem os I ¹ -I ³ (D/E). Mandíbula sem os I ₁ -I ₃ , P ₂ , P ₃ e M ₂ (D/E). Os M ₁ encontram-se fragmentados
	MN 63316	?	PI	SB	Fragmentos da pré-maxila e maxila (E). Mandíbula sem o M ₂ (D)
	MN Não catalogado 02	?	?	SB	Crânio com a região dos ossos basioccipitais e côndilos occipitais ausentes. Mandíbula sem os I ₁ -I ₂ e M ₂ (D)
	MN Não catalogado 10	?	?	A	Mandíbula (E)
	MZUFV 4422	F	MG	A	Crânio e mandíbula
	MZUSP 1009	M	SP	J	Crânio com o arco zigomático (D) fragmentado. Mandíbula
	MZUSP 1010	F	SP	A	Crânio e mandíbula
	MZUSP 2649	M	BA	A	Crânio e mandíbula (exemplar descrito por von Ihering em 1911)
	MZUSP 3067	M	MG	A	Crânio com o C ⁵ (D) fragmentado. Mandíbula
	MZUSP 3068	M	MG	A	Crânio sem o I ² (D). Mandíbula sem os I ₁ e I ₃ (D/E)
	MZUSP 3538	?	SP	J	Crânio sem os arcos zigomáticos (D/E). Mandíbula
	MZUSP 8453	F	PB	J	Crânio sem o arco zigomático (D). Mandíbula sem os I ₂ (D) e I ₁ -I ₃ (E)
	MZUSP 32091	F	MG	A	Crânio com os arcos zigomáticos (D/E) fragmentados. Sem os P ³ , P ⁴ e M ¹ (D) e com os I ¹ (D/E) e P ³ e P ⁴ (E) fragmentados. Sem a região dos ossos basioccipitais e côndilos occipitais
<i>C. chinga</i>					
	CENPAT-CONICET Não catalogado CC01	M	ARG	A	Crânio sem os I ¹ e I ³ (D); I ¹ -I ² e C ⁵ (E). C ⁵ (D) fragmentado
	CENPAT-CONICET Não catalogado CC02	F	ARG	A	Crânio sem o arco zigomático (E) e o C ⁵ (D). Os demais dentes encontram-se fragmentados
	CENPAT-CONICET Não catalogado CC03	F	ARG	A	Crânio sem os I ¹ -I ³ (D/E) e C ⁵ (D)
	CENPAT-CONICET Não catalogado CC04	M	ARG	A	Crânio e mandíbula. O crânio encontra-se sem os arcos zigomáticos (D/E) e o P ⁴ fragmentado
	MN 688	F	?	A	Crânio sem o arco zigomático (E), I ¹ -I ³ e C ⁵ (D/E). P ⁴

MN 689	F	?	A	e M ¹ (D) fragmentados Crânio sem o arco zigomático (E), I ¹ -I ³ e C ⁵ (D/E). Mandíbula sem os I ₁ -I ₂ e M ₂ (D/E). P ₃ , P ₄ e M ₁ (D) fragmentados
MN 3128	M	RS	A	Crânio sem os I ¹ -I ³ e C ⁵ (D/E). Mandíbula sem os I ₃ e C _i (E) e M ₂ (D)
MN 3130	F	RS	A	Crânio com uma pequena parte do processo mastóideo (D) fragmentada, I ¹ -I ³ e C ⁵ ausentes
MZUSP 228	M	RS	A	Crânio e mandíbula
MZUSP 229	F	RS	A	Crânio sem o P ³ (E) e mandíbula sem o M ₂ (D)
MZUSP 2309	F	RS	A	Crânio. Mandíbula sem o C _i e M ₂ (E)
MZUSP 2310	F	RS	A	Crânio com a região da bula timpânica (E) fragmentada e sem o arco zigomático e o P ³ (E). Mandíbula sem o I ₁ (D), I ₁ -I ₃ e C _i (E), P ₂ e M ₂ (D/E)
MZUSP 2315	?	?	J	Crânio sem os I ¹ -I ³ (D), I ¹ -I ² (E) e P ⁴ (E). Mandíbula sem o P ₂ (D), C _i e M ₂ (E)
MZUSP 28974	F	URU	A	Crânio sem os I ² -I ³ (E) e C ⁵ (D/E). Sem a porção dos ossos basioccipital e côndilos occipitais. Mandíbula
MZUSP 257	M	ARG	A	Crânio sem a região do osso parietal (E). Mandíbula
MZUSP 258	F	ARG	A	Crânio e mandíbula
MZUSP 274	F	ARG	A	Crânio sem o arco zigomático e osso parietal (D). Sem a região dos ossos basioccipital e côndilos occipitais. A mandíbula encontra-se sem a região do processo coronoide e M ₂ (E)
MZUSP 1088	F	ARG	A	Crânio e mandíbula
MZUSP 2313	F	ARG	A	Crânio sem o I ³ (E) e com o C ⁵ , P ⁴ (E) e M ¹ (D) fragmentados

Abreviaturas: **A** adulto, **F** fêmea, **J** jovem, **M** macho, **SB** subadulto

Tabela 2 - Exemplos subfósseis de *Conepatus* coletados em grutas calcárias da Bahia.

Espécie	Tombo	Sexo (M, F)	Procedência (Sítio)	Idade (J, SB, A)	Descrição
Crânios com mandíbulas					
	MCL 7188	?	TBV	A	Crânio e mandíbula com poucos sinais de desgaste
	MCL 7265	?	TB	A	Fragmento maxilar (D/E), osso parietal e região da bula (E), corpos mandibulares desarticulados (D/E)
	MCL 7267	?	TBV	SB	Crânio quebrado em duas partes, região rostral e caudal. Mandíbula
	MCL 7314	M	TBV	A	Crânio e mandíbula com poucos sinais de desgaste
	MCL 23500	?	PA	A	Crânio quebrado em duas partes, região rostral e caudal. Corpo mandibular (E) bem preservado
Crânios sem mandíbulas					
	MCL 7264	?	TBV	A	Crânio preservado com o dente M ¹ (D)
	MCL 23478	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ⁴ -M ¹ (D/E)
	MCL 23480	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23481	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23482	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região do osso frontal, parietal e parte da bula timpânica direita preservada
	MCL 23483	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região do osso parietal e bulas timpânicas (D/E) preservadas
	MCL 23484	?	PA	A	Crânio preservado, sem a dentição
	MCL 23486	?	PA	SB	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23487	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ³ -M ¹ (D) e P ³ -P ⁴ (E)
	MCL 23488	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23489	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23490	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23491	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada. Sem os ossos da região do côndilo occipital (D) e basioccipital
	MCL 23492	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes M ¹ (D) e P ³ -M ¹ (E)
	MCL 23493	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes M ¹ (D) e P ³ -M ¹ (E)
	MCL 23494	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23495	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ³ -M ¹ (D). Região do jugal (E) quebrada
	MCL 23496	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada. Sem os ossos pterigoide, basisfenoide e basioccipital
	MCL 23497	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23499	?	PA	A	Crânio preservado com o dente P ³ (D)
	MCL 23501	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ⁴ -M ¹ (D/E)
	MCL 23502	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ³ -M ¹ (D/E)
	MCL 23503	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada
	MCL 23504	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ³ -M ¹ (D) e P ⁴ -M ¹ (E)
	MCL 23505	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ³ e M ¹ (E). Sem a região do osso jugal (D) e côndilos occipitais
	MCL 23506	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes M ¹ (D/E)
	MCL 23507	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal preservada. Sem o côndilo occipital (D)
	MCL 23508	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal parcialmente preservada. Sem os ossos pterigoide, basisfenoide, basioccipital e côndilos occipitais
	MCL 23509	?	PA	A	Crânio fragmentado com a região caudal parcialmente preservada. Sem os ossos basioccipital e o côndilo occipital (D)

MCL 23510A	?	PA	A	Crânio preservado com os dentes P ² -P ³ (D/E). Região do palatino ausente
MCL 23511	?	PA	A	Fragmento do osso parietal (D/E)
MCL 23512	?	PA	A	Fragmento do osso parietal e frontal (D)
MCL 23513	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo pós-glenoideo (D)
MCL 23514	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo pós-glenoideo (D)
MCL 23516	?	PA	A	Fragmento do osso parietal (D)
MCL 23529	?	PA	A	Fragmento do osso parietal e frontal (D/E)
MCL 23530	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo retroarticular (E)
MCL 23533	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo retroarticular (E)
MCL 23534	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo retroarticular (E)
MCL 23535	?	PA	A	Fragmento da bula timpânica (E)
MCL 23536	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo retroarticular (E)
MCL 23544	?	PA	A	Fragmento da bula timpânica (E)
MCL 23545	?	PA	A	Fragmento da bula timpânica (D)
MCL 23546	?	PA	A	Fragmento da maxila (D) com os dentes P ⁴ e M ¹
MCL 23547	?	PA	A	Fragmento da maxila (E) com o dente M1
MCL 23551	?	PA	A	Fragmento da maxila (E) com o dente M1
MCL 23552	?	PA	A	Fragmento da região da bula timpânica (E)
MCL 23553	?	PA	A	Fragmento da região da bula timpânica (E)
MCL 23560	?	PA	A	Fragmento da maxila (E) com os dentes P ³ -M ¹ . Porção alveolar da pré-maxila
MCL 23561	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo retroarticular (D/E)
MCL 23573	?	PA	A	Fragmento do osso da bula timpânica, processo mastoide e do processo retroarticular (E)

Mandíbulas

MCL 23479	?	PA	A	Mandíbula preservada com os dentes P ₃ e M ₁ (D) e C _i , P ₃ -M ₁ (E)
MCL 23485	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D/E) ambos com o dente M ₁
MCL 23498	?	PA	A	Mandíbula preservada com os dentes P ₂ -M ₁ (D/E)
MCL 23562	?	PA	A	Mandíbula preservada com os dentes P ₃ -M ₁ (E)
MCL 23563	?	PA	A	Mandíbula preservada com os dentes P ₃ , M ₁ (D) e P ₃ -M ₁ (E)
MCL 23564	?	PA	A	Mandíbula preservada com os dentes P ₃ -M ₁ (D) e C _i , P ₄ -M ₁ (E)
MCL 23565	?	PA	A	Mandíbula preservada com os dentes P ₃ , M ₂ (D/E). Porção rostral alveolar fragmentada
MCL 23566	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com os dentes P ₃ -M ₁
MCL 23567	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com os dentes P ₃ -M ₁ e (E) com os dentes C _i -M ₁
MCL 23568	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com os dentes P ₃ -M ₂
MCL 23569	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com os dentes P ₃ -M ₁
MCL 23570	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com o dente M ₁
MCL 23571	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (E) com os dentes C _i , P ₃ -M ₁
MCL 23572	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (E) com os dentes M ₁ -M ₂
MCL 23574	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com o dente M ₁
MCL 23575	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D)
MCL 23576	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D)
MCL 23578	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (E)
MCL 23579	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (E)
MCL 23581	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (E)
MCL 23582	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com os dentes M ₁ -M ₂
MCL 23583	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D) com o dente M ₁
MCL 23584	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (D)

MCL 23585	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (E)
MCL 23586	?	PA	A	Fragmento do corpo mandibular (E)

Abreviaturas: **A** adulto, **F** fêmea, **J** jovem, **M** macho, **PA** Poço Azul, **SB** subadulto, **TB** Toca da Barriguda e **TBV** Toca da Boa Vista
