



Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro de Tecnologia e Ciências

Faculdade de Geologia

André Vieira de Araújo

**Sistemática filogenética e paleobiologia do gênero *Cartelles*
(*Primates: Platyrrhini: Atelidae*) do Quaternário do Brasil**

Rio de Janeiro

2024

André Vieira de Araújo

**Sistemática filogenética e paleobiologia do gênero *Cartelles* (Primates:
Platyrrhini: Atelidae) do Quaternário do Brasil**

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Geociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
Área de concentração: Geociências.

Orientador: Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior

Coorientador: Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas.

Rio de Janeiro

2024

André Vieira de Araújo

**Sistemática filogenética e paleobiologia do gênero *Cartelles* (Primates: Platyrrhini:
Atelidae) do Quaternário do Brasil**

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Geociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Geociências.

Aprovada em 18 de dezembro de 2024.

Orientador: Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior
Faculdade de Geologia - UERJ

Coorientador: Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas
Instituto Multidisciplinar em Saúde - UFBA

Banca Examinadora: _____

Prof.^a Dr.^a. Ana Maria Ribeiro
Universidade Federal do Rio Grande do Sul- UFRGS

Prof. Dr. Kleberon de Oliveira Porpino
Universidade do Estado do Rio Grande do Norte - UERN

Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Prof.^a Dr.^a. LÍlian Paglarelli Bergqvist
Instituto de Geociências - UFRJ

Prof. Dr. Marco Aurélio Gallo de França
Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF)

Rio de Janeiro

2024

DEDICATÓRIA

Ao Professor Rubens Antônio, nosso querido “Professor Rubão”, cuja paixão pela visão holística do conhecimento foi a fagulha que acendeu em mim o gosto pelo pensamento científico. Foram em suas aulas de Geologia, durante minha graduação, que aprendi a observar o mundo atento às histórias contadas pelas rochas, pelos fósseis e pelo tempo. Que esta tese carregue um pouco do espírito investigativo e da inspiração que você compartilhou comigo.

AGRADECIMENTOS

Chegou o momento de reconhecer as pessoas e instituições que, de tantas formas, contribuíram para que este sonho se tornasse realidade.

Primeiramente, agradeço à minha família, meus pais, irmãos e minha companheira Isla, por todo o apoio emocional, paciência e amor incondicional.

Ao Instituto Federal do Sertão Pernambucano, que acreditou na importância de investir na qualificação de seus professores e permitiu meu afastamento para encarar essa etapa desafiadora.

À turma da Sociedade Espeleológica Azimute, por compartilhar não só sonhos e aventuras, mas também pela parceria nas expedições que resultaram em tantas descobertas fósseis, fundamentais para minha formação como Paleontólogo.

Ao professor Mário Dantas, minha eterna gratidão por ter acendido em mim a paixão pela Paleontologia e pela confiança em me deixar estudar o valioso fóssil que deu norte a esta pesquisa. Sua orientação e apoio foram luz em todas as etapas do caminho.

Ao pessoal de Nova Redenção, especialmente aos amigos Didi e Son, que nos receberam com tanto carinho, oferecendo hospitalidade e companheirismo inesquecíveis durante as expedições à Gruta do Engrunado.

Ao meu orientador, Professor Hermínio Araújo-Júnior, obrigado por sua confiança, amizade, conselhos e por sempre me mostrar que o aprendizado vai muito além dos artigos científicos.

Aos amigos e colaboradores dos artigos que estiveram ao meu lado, construindo essa pesquisa em cada etapa: Mário Cozzuol, Alexandre Liparini, João Paulo da Costa, Laís Alves, Silva e Fernando Henrique Barbosa.

À Marianni Picciani, que sempre resolveu tudo com rapidez, praticidade e eficiência, facilitando tanto o processo.

Ao amigo Erickson Batista Oliveira que juntamente com João Paulo da Costa ajudaram a compor algumas das figuras apresentadas neste documento.

A Lauren Halenar-Price e Jeffrey Spears, por compartilharem seus conhecimentos em primatologia e morfometria geométrica, além de disponibilizarem sua biblioteca de scans.

A Richard Kay, Roben Beck, Daniel Casali, Marco França e Estevan Eltink, por gentilmente esclarecerem dúvidas cruciais sobre sistemática filogenética.

Ao Professor Cástor Cartelle e Luciano Vilaboim, do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG, pelo apoio essencial na coleta de dados.

Ao João Oliveira, do Museu Nacional da UFRJ, pela disponibilidade e ajuda sempre que precisei acessar e escanear os primatas brasileiros.

Aos amigos do Laboratório de Geociências da UFBA, pelo suporte e trocas valiosas, e ao programa de Pós-Graduação da UERJ pela oportunidade de realizar este estudo.

Por fim, a todos que, de forma direta ou indireta, contribuíram para que esta jornada fosse possível, meu mais sincero obrigado. Essa conquista é nossa!

RESUMO

ARAÚJO, André Vieira. **Sistemática filogenética e paleobiologia do gênero *Cartelles* (Primates: Platyrrhini: Atelidae) do Quaternário do Brasil**. 2024.188 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2024.

A família Atelidae possui 29 espécies viventes que ocupam o posto de maiores primatas do Novo Mundo em consideração ao tamanho corporal. Os membros viventes dessa família estão reunidos em dois grupos: Alouattinae e Atelinae. Dentro de Alouattinae ocorre um único representante atual, (*Alouatta*), esse gênero é o que possui maior número de espécies (16) e maior distribuição geográfica, que se estende do México a Argentina; Atelinae por sua vez conta com três gêneros viventes (*Lagothrix* com quatro espécies, *Ateles* com sete espécies e *Brachyteles* com duas espécies de ocorrência restrita ao Brasil). A descoberta de fósseis da família Atelidae tem adicionado informações importantes para o entendimento da diversidade e evolução dos primatas do Novo Mundo, tornando essa linhagem uma das mais representadas do Quaternário. No entanto, a afinidade de alguns espécimes fósseis com os taxa viventes é matéria de discussão e atualmente, diferentes pontos de vista têm sido propostos para explicar as relações evolutivas dos atelídeos. Na presente tese, um novo fóssil de um atelídeo de grande porte composto por um crânio, dentário esquerdo, úmero direito e outros materiais pós- cranianos encontrado em uma caverna brasileira é descrito, e o estudo desse novo material fornece uma oportunidade para testar hipóteses de relações evolutivas e dessa forma contribuir para preencher as lacunas sobre a história evolutiva desses primatas. Os resultados apresentados respondem quais relações evolutivas podem ser reinterpretadas à luz da descrição de um novo espécime bem como das implicações da avaliação de feições patológicas identificadas no fóssil *Cartelles coimbrafilhoi*. Além disso, informações paleobiológicas e paleoecológicas do novo espécime auxiliam a delinear novas ideias sobre a história biogeográfica e ecológica desses primatas durante o Pleistoceno.

Palavras-chave: quaternário; macacos neotropicais; paleobiologia; morfometria geométrica.

ABSTRACT

ARAÚJO, André Vieira. **Phylogenetic systematic and paleobiology of the genus *Cartelles* (Primates: Platyrrhini: Atelidae) from the Quaternary of Brazil**. 2024.188 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2024.

The Atelidae family has 29 living species that rank among the largest primates in the New World in terms of body size. The living members of this family are grouped into two groups: Alouattinae and Atelinae. Alouattinae has a single living representative (*Alouatta*). This genus has the greatest number of species (16) and the widest geographic distribution from Mexico to Argentina. Atelinae, on the other hand, has three living genera (*Lagothrix* with 4 species, *Ateles* with 7 species, and *Brachyteles* with two species and restricted occurrence to Brazil). The discovery of fossils from the Atelidae family has added crucial details to our understanding of the diversity and evolution of New World primates, making this lineage one of the most well-represented in Quaternary. However, the similarity between some fossil species and living organisms is still up for debate, and various theories have currently been put forth to explain the relationships between atelids and their evolutionary ancestors. In the present thesis, a new fossil of a giant Atelid composed of a skull, mandibular left, right humerus, and other material postcranial is described. The study of this new material provides an excellent opportunity to test hypotheses regarding the relationships between extant and current members of the Atelidae family, filling in the gaps in our knowledge regarding the evolutionary history of these prehistoric animals. The results provide an answer to the question of whether evolutionary relationships can be reinterpreted in light of the description of a new species as well as the evaluation of new morphological traits found in the fossil *Cartelles coimbrafilhoi*. In addition to this, information about the new species' paleobiology and paleoecology helps to outline novel hypotheses about the biogeographic and ecological history of these primates during the Pleistocene.

Keywords: quaternary; new world monkey; paleobiology; geometric morphometrics.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Diferenças nas narinas em antropóides.....	15
Figura 2 –	Filogenia da Ordem Primates.....	16
Figura 3 –	Diversidade de primatas platirrininos	18
Figura 4 –	Filogenia de Platyrrhini	18
Figura 5 –	Úmero e fêmur de <i>Protopithecus brasiliensis</i>	24
Figura 6 –	<i>Caipora bambuiorum</i> (IGC-UFMG 05)	25
Figura 7 –	<i>Cartelles coimbrafilhoi</i> (IGC-UFMG 06)	26
Figura 8 –	Crânios fósseis e viventes de Atelidae	27
Figura 9 –	Delimitação do Cráton do São Francisco.....	32
Figura 10 –	Crânio LEG 1743.....	34
Figura 11 –	Maxilares direito e esquerdo (LEG 1744 e 1745)	35
Figura 12 –	Dentário esquerdo (LEG 1746)	35
Figura 13 –	Elementos pós cranianos LEG 1747-1749.....	36
Figura 14 –	Abordagem morfométrica utilizada nesse estudo	40
Figura 15 –	Cladogramas esquemáticos das relações evolutivas em Atelidae.....	128
Figura 16 –	Cladogramas esquemáticos das relações dos Atelídeos do Quaternário brasileiro.....	130
Figura 17 –	Distância de Procrustes entre os gêneros viventes de Atelidae.....	136
Figura 18 –	Comparação da crista supracondilar (<i>brachioradialis flange</i>)	144

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Registro paleontológico da família Atelidae.....	22
Tabela 2 –	Medidas lineares na pélvis.....	142
Tabela 3 –	Medidas lineares do úmero de Atelidae.....	143

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	14
1	OBJETIVOS	29
1.1	Geral	29
1.2	Específicos	29
2	CONTEXTO GEOLÓGICO	31
3	MATERIAL E MÉTODOS	33
3.1	Material	33
3.2	Métodos	37
3.2.1	<u>Geocronologia</u>	37
3.2.2	<u>Estimativa de massa corporal</u>	37
3.2.3	<u>Morfometria geométrica 3D</u>	38
3.2.4	<u>Análise isotópica ($\delta^{13}C$)</u>	40
3.2.5	<u>Análise paleopatológica</u>	42
3.2.6	<u>Análise filogenética</u>	42
4	GIANTS BY NATURE: A NEW TRIBE OF EXTINCT SOUTH AMERICAN PRIMATES	44
5	MULTIPROXY APPROACH TO RECONSTRUCT THE PALEODIET OF EXTINCT LATE PLEISTOCENE PRIMATES (PRIMATES: PLATYRRHINI: ATELIDAE)	83
6	METABOLIC BONE DISEASE IN AN EXTINCT NEOTROPICAL PRIMATE	100
7	DISCUSSÃO	127
7.1	Sistemática filogenética de Atelidae	127
7.2	Implicações taxonômicas da variação morfométrica em Atelidae	132
7.3	Uma nova espécie de platirrino para o Quaternário do Brasil	134
7.4	As diferenças são suficientes para eleger um novo gênero?	135
7.5	Quais informações <i>Cartelles</i> sp nov. pode fornecer sobre a paleobiologia dos primatas do Quaternário do Brasil	136
7.6	Quão grande são os primatas do Quaternário do Brasil?	138
7.7	Paleodieta dos primatas do Quaternário do Brasil	139

7.8	Implicações da paleopatologia de <i>Cartelles coimbrafilhoi</i>	140
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	145
	REFERÊNCIAS	146
	APÊNDICE A –Tabela1- Termos e definições em morfometria geométrica.....	159
	APÊNDICE B – Dimensions	165

INTRODUÇÃO

Primates (lat. Primates) é a ordem dos mamíferos que compreende os lêmures, os símios e o homem, derivados, provavelmente, de um ancestral comum e que ocorrem em todo o mundo, exceto nos polos e na Austrália (REDFORD & EISENBERG, 1992; REIS et al., 2008). É uma das ordens mais velhas entre os mamíferos, ocorrendo do Cretáceo superior (65 milhões de anos) ao Recente, e seu aparecimento remonta a irradiação adaptativa dos mamíferos placentários basais associadas à transição que ocorreu no Cretáceo/Paleógeno (EIZIRIK et al., 2004; YODER & YANG, 2004).

A ordem Primates divide-se nas subordens Strepsirrhini (do grego *strepho*, curvo, e *rhinos*, nariz) e Haplorrhini (do grego *aploos*, simples, e *rhinos*, nariz). Strepsirrhini inclui os “lêmures”, os “lóris” e o “ai-ai”, todos animais que habitam o Velho Mundo e que apresentam como sinapomorfia uma estrutura nasal em que o nariz está ligado ao lábio superior. Entre os Haplorrhini encontram-se os “társios” e os “macacos” representados por formas com marcantes transformações no antigo rinário mamaliano resultando em um encurtamento facial progressivo, com crescente perda parcial do olfato e formando uma narina separada do lábio superior (SHOSHANI et al., 1996; REIS et al., 2008).

A subordem Haplorrhini é composta pelas infraordens Tarsiiformes e Simiiformes (=Anthropoidea) (WILLIAM et al., 2010; SPRINGER et al., 2012). Os Tarsiiformes são representados por um único gênero relictivo, *Tarsius*, atualmente encontrado nas ilhas do sudeste asiático. Os társios são animais arborícolas noturnos e excepcionais predadores (ROSENBERGER 2010). Apesar de já terem sido incluídos entre os Strepsirrhini em classificações anteriores (SCHWARTZ & TATTERSALL, 1987), com o acúmulo crescente de informações oriundas da descoberta de novos fósseis e análises moleculares, os tarsiiformes estão no centro das discussões sobre a origem dos primatas mais derivados, os Anthropoidea (FRANZEN et al., 2009; ROSENBERGER & PREUSCHOFT, 2012).

Os simiiformes também conhecidos como antropoides formam a infraordem com maior diversidade do grupo Haplorrhini, grupo de primatas que comporta os “macacos”, “símios” e humanos, incluindo os membros viventes e ancestrais fósseis (HERLYN, 2016). No Brasil todos os integrantes do grupo dos antropoides são conhecidos como macacos, exceto o homem (REIS et al., 2008).

Os antropóides são essencialmente divididos em: Primatas do Velho Mundo (Parvordem Catarrhini) e Primatas do Novo Mundo (Parvordem Platyrrhini) esses dois grupos divergiram de um ancestral comum há aproximadamente 40 milhões de anos (STEIPER et al., 2006; PERELMAN et al., 2011; GRANDI et al., 2018).

A classificação dos primatas antropóides refere-se à feição de suas narinas: Catarrhini significa nariz para baixo e inclui os primatas do Velho Mundo e os homínídeos que têm narinas apontando para baixo e um septo nasal estreito enquanto que, Platyrrhini, significa nariz achatado, e inclui os primatas do Novo Mundo os quais possuem narinas apontando para fora e um septo largo, ver Figura 1 (ANKEL-SIMONS, 2007).

Figura 1- Diferenças nas narinas em antropóides.



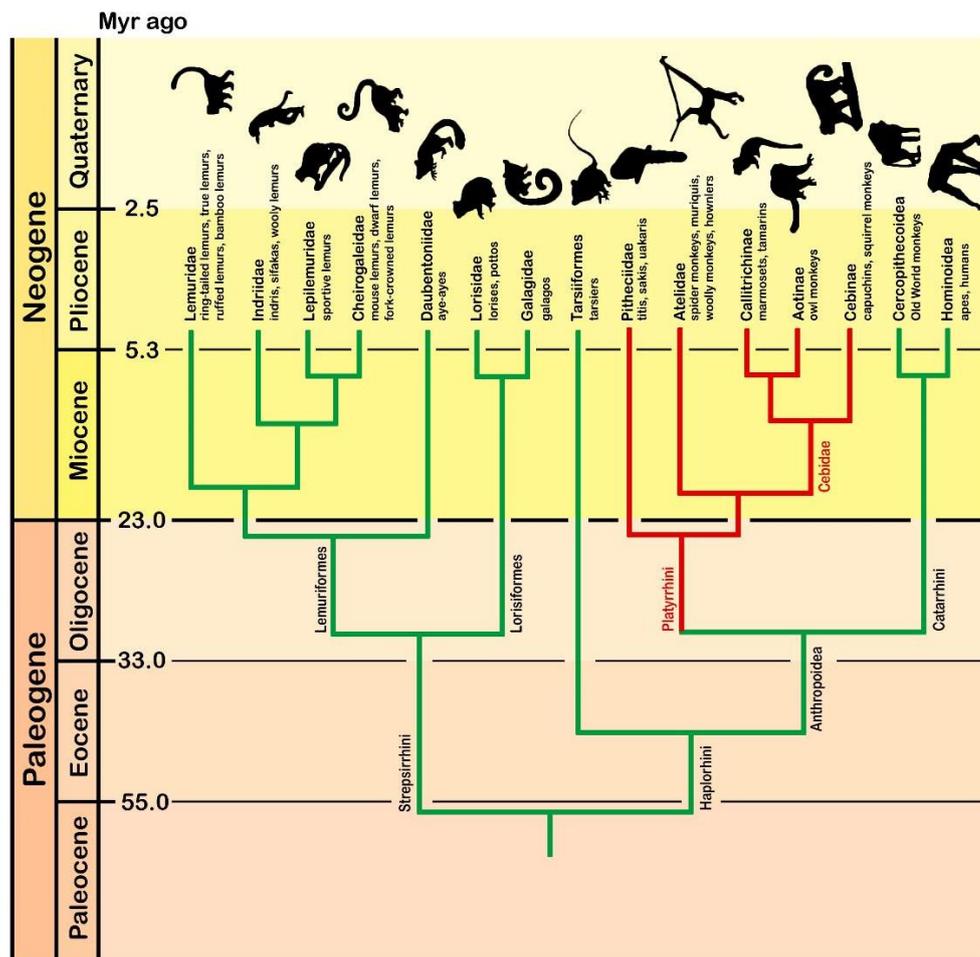
Legenda: a) Narina Platyrrhini apontadas para fora e separadas por um amplo septo nasal.

b) narinas Catarrhini apontadas para baixo e separadas por um estreito septo nasal.

Fonte: ANKEL- SIMONS, 2007. Adaptado pelo autor, 2024.

A parvordem Catarrhini inclui as famílias Cercopithecidae (babuínos, mandris e rhesus entre outros), Hylobatidae (gibões) e a mais conhecida família Hominidae, onde estão o orangotango, gorila, chimpanzé/ bonobos e os homínídeos. Entre os homínídeos *Homo sapiens* a única espécie vivente (WILLIAMS et al., 2010; SPRINGER et al., 2012; HERLYN, 2016). Catarrinos e platirinos compartilham vários caracteres derivados, formando, portanto, um clado monofilético denominado Anthropeidea (Figura 2).

Figura 2- Filogenia da ordem Primates



Fonte: WILLIAMS et al., 2010. Adaptado pelo autor, 2024.

Os macacos do Novo Mundo (Platyrrhini) são um dos mais diversos grupos de primatas, ocupando atualmente uma ampla área de florestas tropicais e subtropicais da América do Sul e Central, exibindo grande variação na ecologia, morfologia e comportamento (RYLANDS & MITTERMEIER, 2009; FLEAGLE, 2013).

São atributos morfológicos compartilhados entre os platirrininos: presença de três pré-molares; bula auditiva bastante inflada e um padrão de sutura zigomático-parietal na região do *pterion* (FLEAGLE, 2013; HERLYN, 2016). Esses caracteres são interpretados como sinapomorfias, isto é, novidades evolutivas que são compartilhadas por um grupo exclusivo, reforçando a hipótese de uma ancestralidade comum entre esses grupos (ROSENBERGER, 2002).

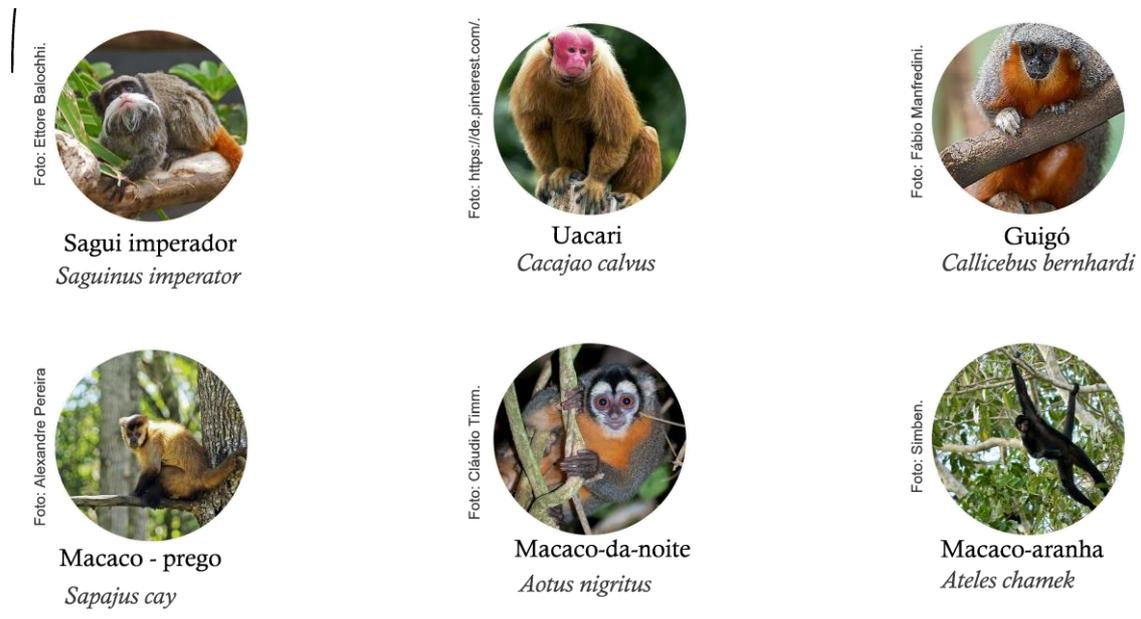
A maioria dos autores aceitam que Platyrrhini está dividido em três famílias: Cebidae, Pitheciidae e Atelidae (RYLANDS et al., 2012; SPRINGER et al., 2012;

FLEAGLE, 2013). A família Cebidae é a que possui o maior número de espécies entre os macacos do Novo Mundo. As espécies são graciosas e ágeis nos movimentos. São representadas pelos “macacos-prego”, “micos” e saguis (REIS et al., 2008). A família Pitheciidae possui quatro gêneros: *Pithecia* (DESMAREST 1804); *Chiropotes* (LESSON 1840); *Cacajao* (LESSON 1840) e *Callicebus* (THOMAS 1903). As espécies dentro dessa família estão entre as mais chamativas da natureza, como por exemplo o “Ucari branco” com a cabeça pelada e a face vermelha, diferindo de todos os demais primatas (BARNETT, 2005). Os Pitecíneos apresentam diversas características compartilhadas que refletem uma adaptação do grupo para uma especialização no consumo de sementes (KAY et al., 2013).

É na família Atelidae que se encontram os maiores primatas neotropicais e os únicos que apresentam cauda preênsil (LIMA et al., 2007). Essa família possui quatro gêneros vivos que formam um clado monofilético que surgiu cerca de 15-20 milhões de anos atrás (PEREZ et al., 2013). Os membros vivos dessa família estão reunidos em dois grupos: Alouattinae, com um único representante atual (*Alouatta*); e Atelinae, com três gêneros vivos (*Lagothrix*, *Ateles* e *Brachyteles*).

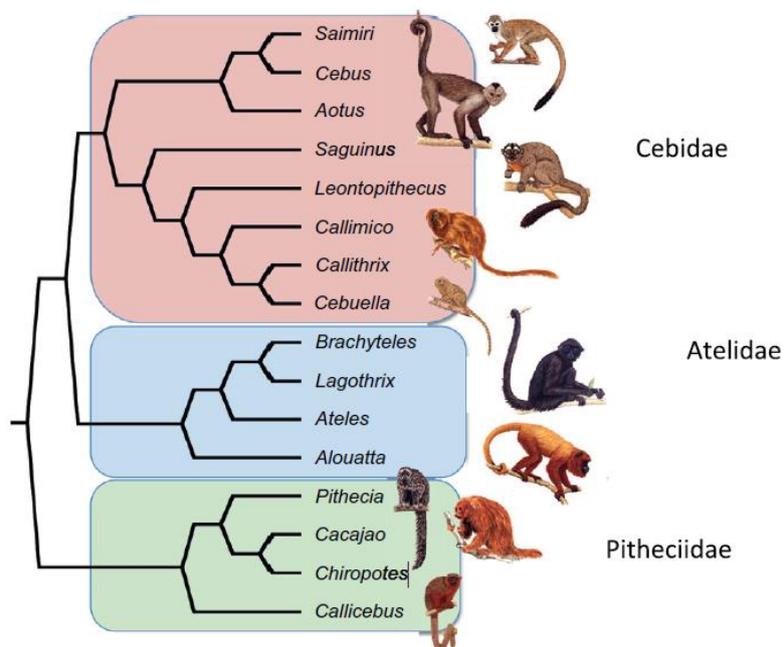
Uma amostra da diversidade de platirrinos está representada na (Figura 3) e a filogenia desses primatas observada no cladograma (Figura 4) reflete uma irradiação adaptativa relacionada ao tamanho do corpo e aos nichos alimentares, e faz parte da proeminente evolução dos mamíferos na América do Sul (ROSENBERGER et al., 2011; ARISTIDE et al., 2016).

Figura 3 - Diversidade de primatas platirrinos.



Fonte: Biodiversity4all.org. Adaptado pelo autor, 2024.

Figura 4 - Filogenia de Platyrrhini.



Fonte: Kay, 2015. Adaptado pelo autor, 2024.

Origem e evolução de Platyrrhini

Platyrrhini é um clado monofilético sustentado tanto por dados moleculares (ZISCHLER, 2007), como também por algumas feições anatômicas (FLEAGLE, 2013; HERLYN, 2016). No entanto, as questões relacionadas ao último ancestral comum dos platirrininos e relacionadas a maneira como eles chegaram às Américas ainda não são completamente entendidas (JURMAIN et al., 2008).

O enredo da história evolutiva de Platyrrhini pode ser descrito a partir do conhecimento sobre a origem e evolução dos primeiros primatas. Durante o período Eoceno ocorreram uma série de irradiações adaptativas que levaram a diversificação dos primeiros lêmures, macacos e símios (CHESTER et al., 2015). É bem estabelecido que fósseis do Eoceno da Europa e América do Norte conhecidos como Adapiformes estão relacionados a irradiação dos primatas do grupo Strepsirrhine, enquanto outro grupo de fósseis os Omomyiformes apresentam feições que os relacionam com a irradiação dos primatas do tipo társios (KIRK et al., 2011; STRAIT, 2001). Entretanto, tanto Adapiformes quanto Omomyiformes compartilham feições com o grupo antropoide, o que resulta na falta de consenso sobre a natureza dos relacionamentos entre adapiformes, omomyiformes, társios e antropoides. Diante disso, três diferentes hipóteses têm sido articuladas na literatura para explicar a origem de Anthrooidea. i) a hipótese da origem adapiformes (GINGERICH 1980; SIMONS & RASMUSSEN, 1994), ii) a hipótese da origem omomyiformes (BEARD & MACPHEE, 1994) iii) a hipótese da origem társio (CHAIMANEE et al., 2012).

Por muito tempo se pensou que fósseis relacionados ao *Aegyptopithecus* encontrados em depósitos do Oligoceno (30 milhões de anos) no Egito representavam os estágios iniciais do clado Anthrooidea (SIMONS & RASMUSSEN, 1994; SIMONS, 2001). Porém, tornou-se aparente que devido ao seu crânio alongado, ao tamanho relativamente grande e os tipos de dentes, esses fósseis estão relacionados aos catarrinos basais e não representa um bom modelo para um antropoide basal, em vez disso, os antropoides mais antigos exibem feições como o fechamento completo do processo pós-orbital além de ser muito menor e mais primitivo que *Aegyptopithecus* (MILLER et al., 2005; KAY, 2015). Nos últimos anos a busca por fósseis relacionados a origem dos antropoides se expandiu do Norte da África para Ásia e América do Sul e atualmente existe um debate entre os paleoantropologistas tanto sobre a geografia quanto sobre qual grupo teria dado origem ao clado Anthrooidea (ROSS & KAY, 2004).

Animais que datam de 40 milhões de anos de depósitos da China atribuídos a família Eosimiidae foram propostos como antropoides basais (GEBO et al., 2000). Em Myanmar na Ásia foram encontrados fósseis de pequenos primatas eosimídeos com características semelhantes aos antropoides (CIOCHON & GUNNELL, 2002). No entanto o último ancestral comum entre platirrinos e catarrinos poderia ter a aparência de espécimes do tipo parapithecídeos do norte da África aproximadamente 37 milhões de anos (SEIFFERT, 2006; KAY, 2015). Descobertas na Amazônia peruana revelaram os fósseis *Perupithecus ucayalensis* (BOND et al., 2015) e *Ucayalipithecus perdita* (SEIFFERT et al., 2020) relacionado ao clado Parapithecoidea do Eoceno da África-Arábia sugerindo um evento de dispersão desses primatas para a América do Sul entre 35 e 32 milhões de anos. Uma evidência de um outro evento de dispersão surgiu na Amazônia brasileira, a partir de um dente fóssil pertencente a *Ashanninkacebus simpsoni*, o qual possui fortes afinidades com primatas antropoides basais do sudeste asiático (MARIVAUX et al., 2023). Nenhum desses fósseis são diretamente relacionados aos platirrinos vivos, significando que alguns grupos taxonômicos de primatas de alguma forma chegaram até a América do Sul durante o Eoceno, mas somente um desses grupos sobreviveu até o presente.

Além do debate sobre o ancestral antropoide que deu origem ao grupo do platirrinos, outro mistério ainda em pauta é como ocorreu a colonização dos primatas na América do Sul em algum tempo no Eoceno a partir de ancestrais africanos e ou asiáticos. A América do Sul era uma ilha durante o Eoceno, e os primatas colonizadores necessitaram cruzar o mar aberto a partir da África. Embora a distância entre os continentes durante esse período fosse mais curta do que é atualmente, esse fato levou muitos paleontólogos a proporem uma hipótese da origem de platirrinos a partir de ancestrais da América do Norte (SIMPSON, 1940).

Todavia, os platirrinos são muito mais semelhantes morfologicamente com os primatas africanos que com os fósseis de primatas norte-americanos. Na época, os antropoides estavam surgindo no norte da África, enquanto os únicos primatas na América do Norte eram do grupo dos adapiformes e omomyiformes. Apesar da falta de um tubo auditivo ósseo, os primeiros platirrinos, compartilhavam muitas características com outros antropoides africanos, incluindo o completo fechamento do pós-orbital e a fusão da sínfise mandibular (WILLIAMS et al., 2010).

Os meios pelos quais uma população de pequenos primatas do norte da África conseguiu se dispersar pelo atlântico, sobreviver e colonizar a América do Sul

permanece um mistério. Um cenário plausível é que a colonização teria ocorrido através de balsas de vegetação levados ao mar por uma tempestade. Essa hipótese da balsa de vegetação também é utilizada para explicar de que forma os roedores chegaram a América do Sul (ANTOINE et al., 2012).

Os primeiros platirrinos se dispersaram pelo subcontinente com muita rapidez, uma vez que, os primatas mais antigos conhecidos são da Amazônia peruana de aproximadamente 36 a 38 milhões de anos durante o Eoceno tardio (BOND et al., 2015; SEIFFERT et al., 2020) e registrados na Bolívia 10 milhões de anos mais tarde (FLEAGLE & TEJEDOR, 2002). No Mioceno, entre 20 e 15 milhões de anos são conhecidos espécimes no Chile e Patagônia (TEJEDOR & NOVO, 2017). Todos esses registros corroboram o que é reconhecido como primeiro estágio na evolução platirrina (ROSENBERG et al., 2009). Adicionalmente muitos fósseis do Mioceno Médio (12-15 milhões de anos), têm sido recuperados da área de “La Venta”, Colômbia, onde foram encontrados primatas anatomicamente mais semelhantes aos primatas vivos (HARTWIG & MELDRUM, 2002; WHEELER, 2010).

Para o período Quaternário, fósseis de primatas foram encontrados em cavernas em Cuba (RIVERO & ARREDONDO), outras ilhas do Caribe (MAC PHEE & HOROVITZ, 2004; MAC PHEE & MELDRUM, 2006; TALLMAN & COOKE, 2016), e notadamente, fósseis de Atelidae em cavernas do Brasil (CARTELLE & HARTWIG, 1996; HARTWIG & CARTELLE, 1996; HALENAR & ROSENBERGER, 2013).

A expansão geográfica dos platirrinos que se iniciou no Oligoceno alcançou sua distribuição mais ao sul entre 20 e 15 milhões de anos. Durante o Mioceno e Plioceno a expansão seguiu em direção a América Central e Caribe, e as recentes descobertas dos mais antigos registros de platirrinos da América do Norte, corrobora a hipótese da colonização da América do Norte durante o Mioceno, coincidindo com o progressivo fechamento do Istmo do Panamá (BACON et al., 2015; BLOCK et al., 2016).

A ocupação de uma diversidade de nichos ecológicos durante a sua relativamente rápida dispersão pelo continente americano desempenhou um papel central na excepcional evolução e diversificação dos Macacos do Novo Mundo (KAY et al., 2008; ARISTIDE et al., 2015). Os padrões de mudanças macro evolutivas no clado estão marcados principalmente por mudanças no tamanho do corpo (SILVESTRO et al., 2019), no formato do crânio (ARISTIDE et al., 2018), mandíbula (ROCATTI et al., 2017) e comportamento locomotor (HALENAR, 2011).

Diversidade de formas fósseis de Atelidae

A diversidade de Atelidae compreende os seguintes gêneros fósseis (†) e recentes (PEREZ et al., 2013; ROSENBERGER et al., 2015)

Alouatta (Lacépède, 1799), *Ateles* (Geoffroy, 1806), *Lagothrix* (Geoffroy e St Hilaire, 1812), *Brachyteles* (Spix 1823), *Protopithecus*[†] (Lund 1836), *Stirtonia*[†] (Herskovitz, 1970), *Paralouatta*[†] (Rivero e Arredondo, 1991), *Caipora*[†] (Cartelle e Hartwig, 1996), *Cartelles*[†] (Halénar & Rosenberger, 2013), *Solimoa*[†] (Kay e Cozzuol, 2006).

No Brasil, fósseis de Atelidae são majoritariamente representados em depósitos cavernícolas de idade Pleistoceno-Holoceno (Tabela 1) adicionando informações importantes para o entendimento da diversidade e evolução dos platirrinos (ROSENBERGER et al., 2015).

Tabela 1 – Registro paleontológico da família Atelidae

Táxon	Época/idade	Localidade
* <i>Protopithecus brasiliensis</i>	Pleistoceno- Holoceno	Minas Gerais, Brasil.
* <i>Caipora bambuorum</i>	Pleistoceno- Holoceno	Bahia, Brasil.
* <i>Cartelles coimbrafilhoi</i>	Pleistoceno- Holoceno	Bahia, Brasil.
* <i>Alouatta mauroi</i>	Pleistoceno- Holoceno	Bahia, Brasil.
* <i>Paralouatta varonai</i>	Pleistoceno- Holoceno	Cueva del Mono fóssil, Cuba.
<i>Solimoa acrensis</i>	Mioceno (9 milhões de anos)	Acre, Brasil.
<i>Stirtonia</i> sp	Mioceno (12.8-13.6 milhões de anos)	La Venta, Colômbia; Acre, Brasil.
<i>Paralouatta marianae</i>	Mioceno (17.5-18.5 milhões de anos)	Domo de Zaza, Cuba.

Nota: *para esses espécimes foi considerado a datação relativa.

Fonte: O autor, 2024.

No que diz respeito aos fósseis brasileiros a primeira descoberta foi realizada em 1836 pelo cientista dinamarquês Peter Lund, que encontrou no interior de uma caverna em Minas Gerais, fragmentos de fêmur e úmero de um primata duas vezes maior que qualquer platirrino vivente (Figura 5). Esses fósseis foram descritos como *Protopithecus brasiliensis* (Lund, 1836) e mencionado por Darwin (1859) no livro a Origem das espécies junto com outras descobertas de fósseis de primatas (HARTWIG, 1995). Assim, *Protopithecus* descoberto por Lund não é somente o primeiro fóssil primata descoberto na América do Sul, mas também o primeiro do mundo (TEJEDOR, 2008). No entanto, o material encontrado por Lund não foi datado diretamente, e não se conhece o período a qual pertence o fóssil, mas é atribuído ao Pleistoceno, devido a fauna fóssil associada ao mesmo sítio onde foi encontrado (HALENAR, 2012).

Protopithecus brasiliensis foi atribuído à subfamília Atelinae cujo representantes viventes são o macaco - aranha (*Ateles*), o miqui (*Brachyteles*) e o macaco - barrigudo (*Lagothrix*). Uma das mais intrigantes características de *Protopithecus* é o tamanho e a robustez dos seus ossos longos, comparados com seus parentes viventes. Com equações de regressão para estimar o tamanho corporal baseados no volume da cabeça do fêmur em primatas do velho mundo, Hartwig, (1995) estimou uma massa entre 22 e 25 kg para o *P. brasiliensis*. Utilizando equações de regressão para a massa, comprimento total do corpo e comprimento da cabeça e corpo de elemento pós-cranianos de primatas do Novo Mundo (Platyrrhini) a massa para *Protopithecus* foi estimada em 20 kg, não tão grande quanto a estimativa original, mas ainda assim, aproximadamente 150% maior que qualquer espécime vivente de primatas do Novo Mundo (HALENAR, 2011).

Um hiato temporal de mais de um século se passou até uma nova descoberta fóssil relacionadas a primatas da família Atelidae. No início dos anos 1950 foi descoberto em La Venta (Colômbia) fragmentos dentários reconhecidos como pertencentes ao gênero *Alouatta* (STIRTON, 1951). Em 1970, Hershkovitz propôs *Stirtonia tatacoensis* para os fósseis encontrados por Stirton, além de outros materiais dentários isolados encontrados em La Venta até o começo dos anos 1960 (HERSHKOVITZ, 1970; KAY et al., 1987). No final dos anos 1980 uma segunda espécie, *S. victoriae*, foi descoberta em La Venta (KAY et al., 1987). *Stirtonia* é o maior dos primatas encontrado em La Venta (6kg) e com idade aproximada de 13,2 milhões de anos (Mioceno Médio). Molares isolados que se assemelham a *Stirtonia* e *Alouatta* também foram encontrados em depósitos do Mioceno Tardio no Rio Acre, Brasil (KAY & FRAILEY, 1993; KAY & COZZUOL, 2006). Não há controvérsias sobre a posição

filogenética de *Stirtonia* como pertencente ao clado dos Alouattinae e de dieta folívora (ROSENBERG et al., 2011; ROSENBERG et al., 2015).

Figura 5 – Fragmento distal do Úmero direito (UZM 1623) e fêmur esquerdo sem a porção distal (UZM 3530) de *Protopithecus brasiliensis* em vista anterior e posterior.

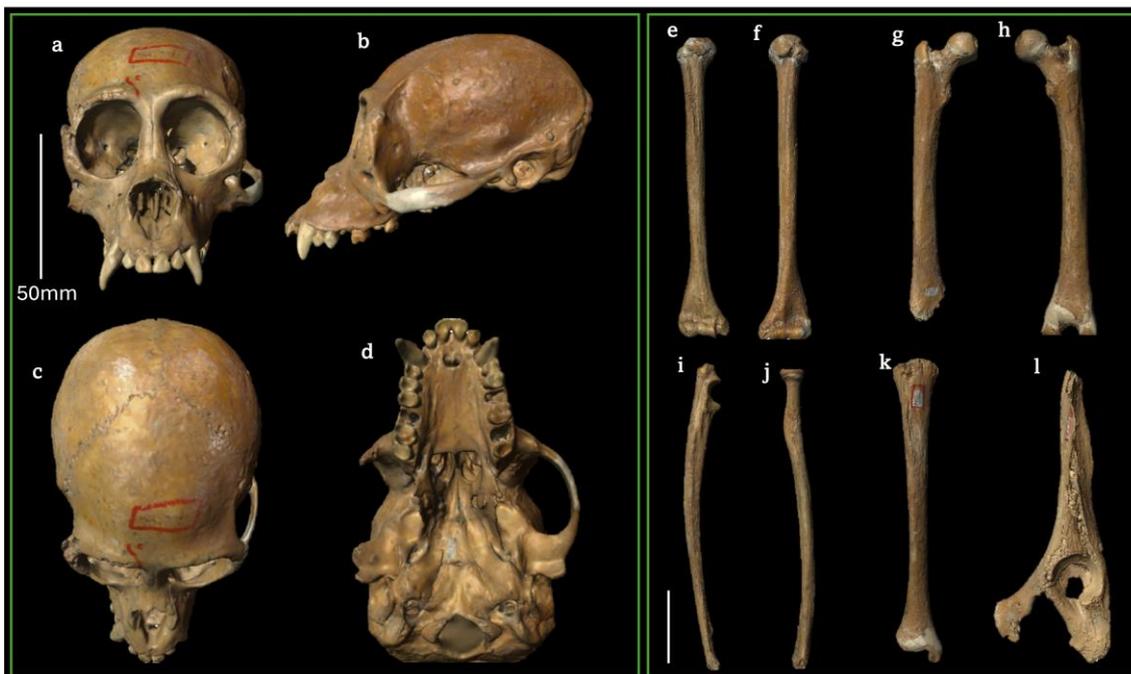


Foto: Cortesia de Lauren Halenar-Price. Escala: 1cm.

Em 1992, dois esqueletos quase completos de Atelidae “gigantes” foram encontrados na Toca da Boa Vista (TBV), caverna situada em Campo Formoso no interior do estado da Bahia, cerca de 1200 km da caverna onde foi encontrado o *P. brasiliensis* (GUEDES & SALLES, 2005). Um desses esqueletos foi imediatamente alocado em um novo gênero e espécie, *Caipora bambuiorum* (Figura 6). Etimologicamente: “caipora” é uma referência a criatura folclórica, mencionado como um grande macaco que habita as matas e “bambuiorum”, é um reconhecimento ao Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, equipe que encontrou os fósseis na Toca da Boa Vista (CARTELLE & HARTWIG, 1996). O espécime é um esqueleto composto de crânio e elementos pós cranianos de um indivíduo sub adulto que compartilha muitas similaridades morfológicas com os atuais macacos-aranha (*Ateles*). Algumas das características compartilhadas são: caixa craniana globular, molares bunodontes e um pós-crânio adaptado a locomoção suspensória. Entretanto, *C. bambuiorum* é muito maior e mais robusto que *Ateles*, o tamanho do corpo para um sub adulto é estimado em 20 kg, o dobro de um *Ateles* vivente (JONES, 2008; COOKE et al., 2016). Novos estudos

Figura 6 - *Caipora bambuiorum* (IGC-UFMG 05).

avaliando o endocrânio questionam a posição filogenética de *C. bambuiorum* e colocam o espécime mais relacionado ao gênero vivente *Brachyteles* (ARISTIDE et al., 2019).



Legenda: Crânio: a) vista anterior; b) lateral, c) superior e d) ventral. Pós-crânio: e) úmero esquerdo, f) úmero direito, em vista anterior, g) fêmur esquerdo, h) fêmur direito; em vista anterior; i) ulna direita, j) radio direito, k) tíbia esquerda, l) Inonimado.

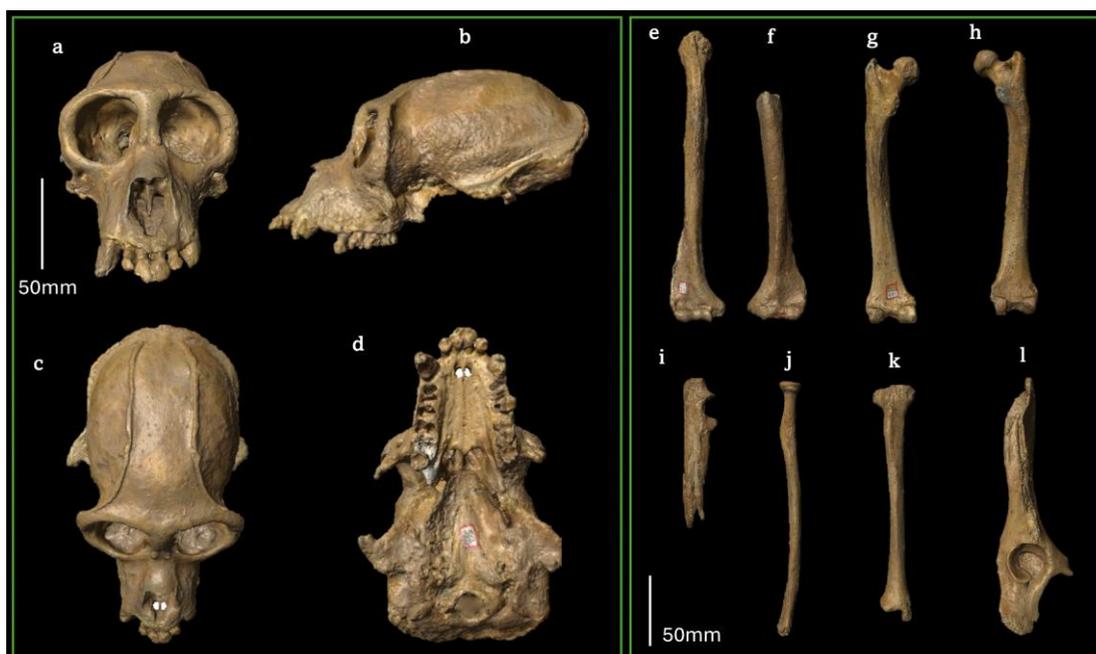
Fonte: O autor, 2024.

Um outro esqueleto quase completo foi encontrado a poucos metros de *C. bambuiorum* e foi inicialmente atribuído a *Protopithecus brasiliensis* baseado nas dimensões comparáveis entre os dois espécimes (CARTELLE & HARTWIG, 1996; HARTWIG & CARTELLE, 1996). Uma maior atenção foi dada a esses restos fósseis encontrados na (TBV) e um novo estudo esclareceu que apesar de tamanho similar, existia importantes diferenças morfológicas envolvendo o úmero e o fêmur do material encontrado por Lund em Lagoa Santa (*Protopithecus*) e esse novo esqueleto (HALENAR & ROSENBERGER, 2013). As diferenças incluíam: maiores dimensões e a presença de um rebordo brachioradialis na porção distal do úmero direito do espécime da Bahia; uma diferença na forma e tamanho da tuberosidade gluteal e trocânter menor na porção proximal do fêmur proximal (HALENAR & ROSENBERGER, 2013; COOKE et al., 2016). Conseqüentemente, um novo táxon foi proposto para acomodar o

material encontrado na Bahia: *Cartelles coimbrafilhoi* (HALENAR & ROSENBERGER, 2013).

O espécime *C. coimbrafilhoi* (Figura 7) apresenta uma curiosa combinação de traços Alouattinae na morfologia craniana e femoral, e traços Atelinae em sua cintura escapular e membros superiores e uma dentição mais primitiva que Alouattinae que são especializados em consumo de folhas (COOKE et al., 2016).

Figura 7 - *Cartelles coimbrafilhoi* (IGC-UFGM 06).



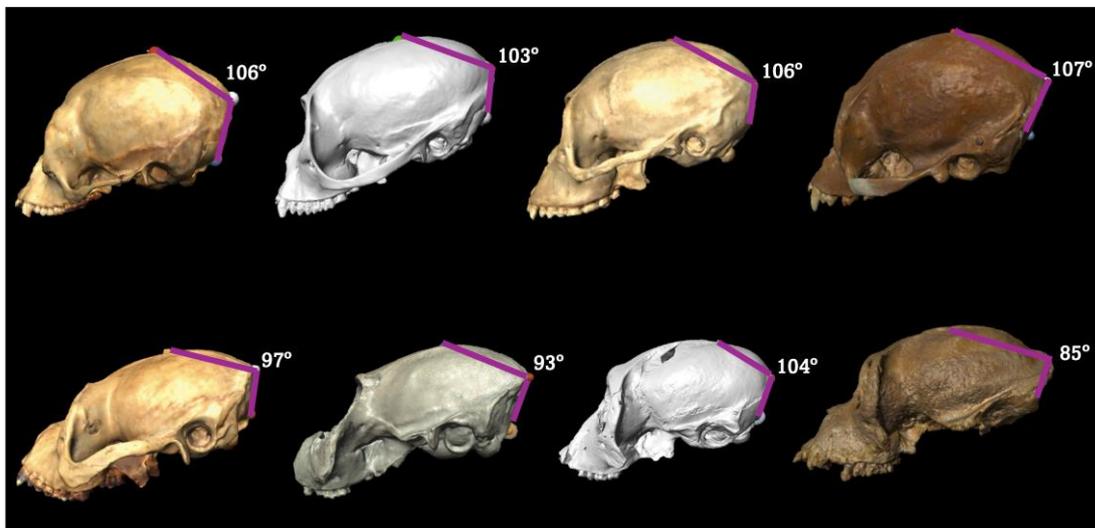
Legenda: Crânio: a) vista anterior; b) lateral, c) superior e d) ventral. Pós-crânio: e) úmero esquerdo em vista anterior, f) úmero direito em vista anterior, g) fêmur esquerdo em vista posterior, h) fêmur direito em vista posterior; i) ulna direita em vista lateral, j) rádio direito em vista lateral, k) tíbia esquerda em vista anterior, l) pélvis em vista lateral.

Fonte: O autor, 2024.

Em Cuba, no início dos anos 1990 foi descrito o primeiro espécime de platirrino atelídeo para o Caribe. *Paralouatta varonai* foi descrita a partir de um bem preservado crânio encontrado em uma caverna no Vale Vinãles no oeste cubano (RIVERO & ARREDONDO, 1991). Uma espécie adicional *Paralouatta marianae* foi descrita a partir de um astrágalo encontrado no sítio Domo de Zaza em sedimentos do Mioceno datados de 17.5 -18-5 milhões de anos (MACPHEE et al., 2003). O crânio de *Paralouatta* apresenta forte semelhança com o de *Alouatta* (Figura 8). No entanto, sua dentição não apresenta as adaptações para dieta folívora vista em *Alouatta*, e o pós-

crânio é único entre os platirrinos (MACPHEE & MELDRUM, 2006; COOKE et al., 2016).

Figura 8 - Crânios em vista lateral de gêneros vivos de Atelidae e fósseis que já foram previamente atribuídos a Atelidae.



Legenda: da esquerda para direita na parte superior: *Ateles*, *Lagothrix*, *Brachyteles*; *Caipora*. Parte inferior: *Alouatta*; *Paralouatta*; *Anthillothrix* e *Cartelles*. As similaridades ligando *Alouatta* e *Paralouatta* especialmente na forma do neurocrânio e do plano nucal, são indicados por ângulos menos obtusos, enquanto *Caipora* apresenta ângulos mais obtusos similar aos atelíneo.

Fonte: O autor. 2024.

As últimas descobertas fósseis relacionadas a família Atelidae ocorreram no Brasil em meados dos anos 2000. *Solimoea acrensis*, espécie descrita a partir de um conjunto de dentes isolados encontrados em sedimentos da Formação Solimões no Acre datado do Mioceno tardio (KAY & COZZUOL, 2006). Inicialmente considerado um atelíneo basal, mas outros autores consideram como alouattíneo (ROSENBERGER et al., 2015). Finalmente, *Alouatta mauroi*, é uma espécie descrita a partir de fragmentos da face e parte da órbita, ossos do crânio frontal e parietal, encontrados na Gruta dos Brejões, caverna localizada no estado da Bahia (TEJEDOR et al., 2008). *Solimoea acrensis* e *Alouatta mauroi* não foram incluídos nas análises da presente tese porque não foi possível ter acesso aos mesmos.

Justificativa

A evolução dos platirrinos é controversa. A maioria dos estudos descritos na literatura está de acordo de que eles constituem um clado monofilético que possuem um ancestral comum com espécies africanas. No entanto, a posição filogenética de alguns taxóons vivos e a afinidade com alguns espécimes fósseis ainda é incerta para diversas famílias dentro dos platirrinos. Atualmente, diferentes pontos de vista têm sido propostos para explicar as relações evolutivas e a irradiação adaptativa da família que compreende os maiores primatas do Novo Mundo (família Atelidae). Os membros vivos dessa família estão reunidos em dois clados irmãos: Alouattinae, com um único representante atual o bugio (*Alouatta*); e Atelinae, com três gêneros vivos (*Lagothrix*, *Ateles* e *Brachyteles*).

Até o momento, não existe consenso no registro fóssil de gêneros extintos relacionados a linhagens vivas de Atelidae excetuando *Stirtonia* do Mioceno da Colômbia que compartilha afinidades filogenéticas com os atuais bugios (*Alouatta*).

Caipora foi inicialmente relacionado a linhagem de *Ateles*, porém, novos estudos discutem a afinidade desse fóssil com *Brachyteles*. *Cartelles* é considerado um quebra-cabeça do ponto de vista evolutivo, que requer maiores explicações. Esse espécime apresenta uma morfologia craniana derivadas do clado do bugio, enquanto sua dentição não apresenta nenhuma das características relacionadas a dieta altamente folívora deste clado, além de apresentar características dos membros locomotores superiores incompatíveis com *Alouatta*.

Foi sugerido anteriormente que *Protopithecus* descrito por Lund, está relacionado ao gênero *Brachyteles*, devido a localidade tipo com regiões de Mata Atlântica, bioma onde os atuais *Brachyteles* vivem em uma distribuição bem restrita. No entanto, a ausência de um material crânio-dentário torna obscura a posição filogenética de *Protopithecus* na árvore filogenética da família Atelidae e por fim não se conhece nenhum espécime fóssil relacionado ao gênero *Lagothrix*.

Recentemente, um novo fóssil de um gigante platirrino composto por um crânio, dentário esquerdo, úmero direito e outros materiais pós cranianos foi encontrado em uma caverna na Chapada Diamantina, Bahia - Brasil. O estudo desse novo material fornece uma oportunidade para testar hipóteses de relações filogenéticas entre os espécimes atuais e extintos da família Atelidae e dessa forma contribuir para preencher

as lacunas de nosso conhecimento sobre a história evolutiva e diversificação de platirrininos que não sobreviveram aos tempos modernos.

OBJETIVOS

Esse trabalho tem como objetivo geral fornecer uma revisão sistemática, filogenética e paleoecológicas da família Atelidae.

São objetivos específicos:

- a) Descrever um novo espécime fóssil de Atelidae;
- b) Estimar relações filogenéticas entre os fósseis de Atelidae usando caracteres morfológicos;
- c) Quantificar a variação na forma da caixa craniana e na porção distal do úmero para avaliar similaridades e diferenças fenéticas entre os taxa fósseis e viventes de Atelidae;
- d) Reavaliar hipóteses paleobiológicas previamente propostas para *Cartelles coimbrafilhoi* (Atelidae) a partir de informações adicionais como a presença de paleopatologias.
- e) Realizar estudos geocronológicos e isotópicos do novo fóssil;
- f) Discutir uma paleodieta hipotética para o novo espécime a partir de dados isotópicos e da morfologia dental.

Organização da Tese

A presente tese está estruturada em capítulos de maneira a apresentar os resultados na forma de artigos científicos. Esse documento integra os artigos científicos nos itens 4, 5 e 6 (com a formatação específica dos periódicos escolhidos para submissão). Além dos tópicos de resultados, o documento contém os seguintes itens: “introdução”, “contexto geológico”, “material e métodos”, “discussão” e “considerações finais”.

No item 4 a descrição de um novo espécime e as hipóteses evolutivas realizadas a partir da morfometria geométrica e análises filogenéticas são apresentados no manuscrito

intitulado “*Giants by Nature: A New Tribe of Extinct South American Primates*”, submetido à revista Nature.

No trabalho a ser submetido na revista Quaternary Science Review é proposto uma reconstrução da paleodieta através da combinação de três diferentes abordagens - Análise isotópica, topografia dental e morfometria geométrica. Esse manuscrito está disponibilizado no item 5.

O item 6 exhibe o trabalho publicado na revista Internacional Journal of Paleopathology que reavalia aspectos paleobiológicos do espécime *Cartelles coimbrafilhoi* a partir de uma descoberta paleopatológica.

2 CONTEXTO GEOLÓGICO

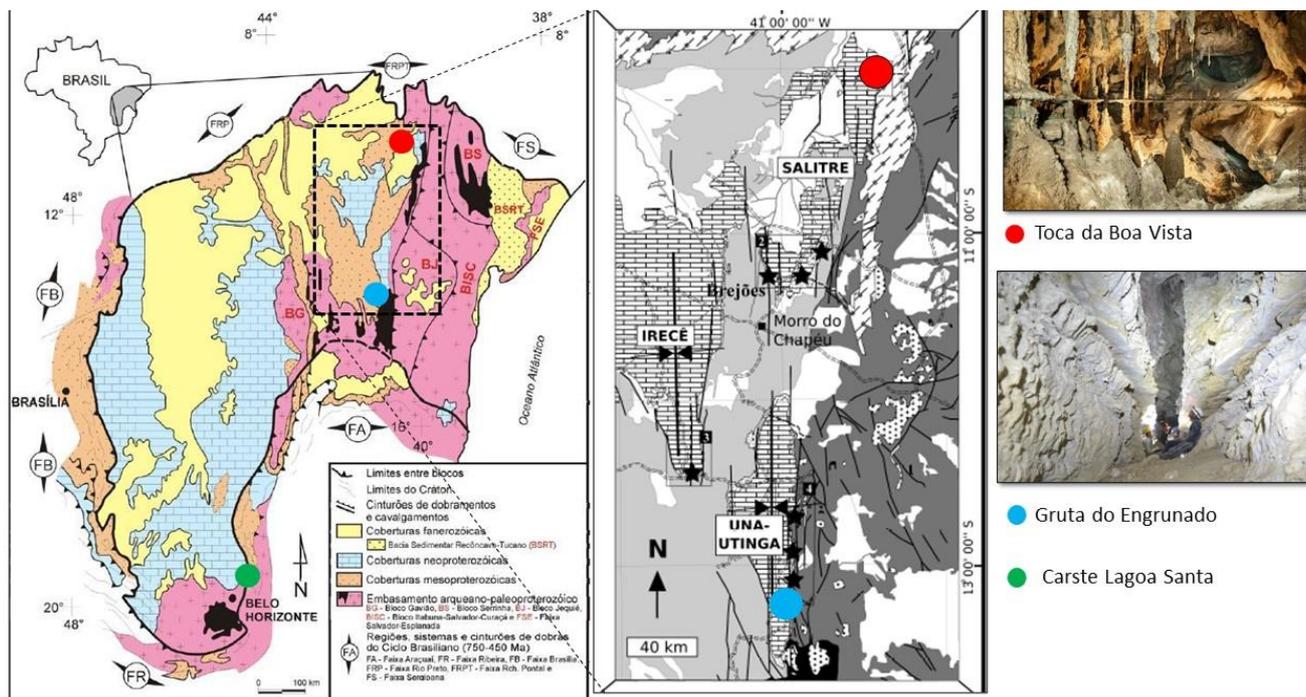
Todos os quatro fósseis que são foco da presente tese foram encontrados em depósitos cavernícolas do Quaternário. *Protopithecus brasiliensis* encontrado na Gruta do Baú, Lagoa Santa, Minas Gerais; *Caipora bambuiorum* e *Cartelles coimbrafilhoi* ambos descobertos na Toca da Boa Vista, Campo Formoso, Bahia, e o espécime novo resgatado da Gruta do Engrunado, Nova Redenção, Bahia. Todas essas cavidades estão inseridas no contexto geológico do Cráton do São Francisco.

O Cráton do São Francisco (Figura 9) é uma região estável preservada da colagem Orogênica durante a formação do Supercontinente Gondwana (ALKMIN, 2004; MISI et al., 2011). O embasamento da bacia é composto por rochas do Paleoproterozóico ao Mesoproterozóico e unidades metamórficas Arqueanas. O embasamento é coberto por uma sucessão de rochas que vão do Neoproterozóico ao recente (FRANCA-ROCHA, 2011; MISI et al., 2007).

No Cráton do São Francisco, as rochas sedimentares pertencem ao Supergrupo São Francisco que é subdividido em Grupo Bambuí na porção Sul e Grupo Una na parte norte. Gruta do Baú em Lagoa Santa está inserida no Grupo Bambuí enquanto Toca da Boa Vista e Gruta do Engrunado estão situados no Grupo Una. Bambuí e Una tem estratigrafias correlatas compostas por unidades inferiores de diamictitos, arenitos e lamitos e unidades carbonáticas no topo (SANCHES et al., 2007 FIGUEIREDO et al., 2009).

Os afloramentos do Grupo Una estão distribuídos em três áreas descontínuas chamadas de sub-bacias: Salitre (na porção norte), Irecê (na porção central) e Una-Utinga (na parte sul). Na Sub-Bacia do Salitre está inserido a Toca da Boa Vista e na Bacia Una-Utinga está localizada a Gruta do Engrunado.

Figura 9 - Delimitação do Cráton do São Francisco e a localização das cavernas carbonáticas nas regiões cársticas de Lagoa Santa, Una-Utinga e Salitre.



Fonte: Autor (Adaptado de Guimarães et al., 2011 e Alkmim et al., 2001).

A paisagem atual onde estão localizados os afloramentos do grupo Una é caracterizada predominantemente pelo clima semiárido que recebe uma média anual de chuvas por volta de 490mm, concentrados entre os meses de fevereiro e maio e com uma temperatura média anual de 26 °C. A vegetação é formada por arbustos e árvores baixas esparsadas e decíduas características do bioma Caatinga (AULER et al., 2009). Diversos trabalhos revelam, no entanto, que a paisagem nesses sítios era diferente durante o último máximo glacial entre 120 e 12 mil anos atrás. Com longos períodos de alta umidade a temperatura foi estimada em cerca de 5°C mais baixa que a atual e a ocorrência de intensas chuvas regionais proporcionou o surgimento de corredores de vegetação mais densa (OLIVEIRA et al., 1999; WANG et al., 2004; STRÍKIS et al., 2018).