



Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro de Tecnologia e Ciências

Faculdade de Geologia

Laís Alves Silva

**Aspectos tafonômicos e icnológicos de mamíferos quaternários em
ambientes deposicionais de cavernas da Bahia**

Rio de Janeiro

2024

Laís Alves Silva

**Aspectos tafonômicos e icnológicos de mamíferos quaternários em ambientes
deposicionais de cavernas da Bahia**

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. Fernando Henrique de Souza Barbosa

Rio de Janeiro

2024

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC/C

S586 Silva, Laís Alves.
Aspectos tafonômicos e icnológicos de mamíferos quaternários em ambientes deposicionais de cavernas da Bahia / Laís Alves Silva. – 2024.
159 f. : il.

Orientador: Hermínio Ismael de Araújo Júnior.
Coorientador: Fernando Henrique de Souza Barbosa.

Tese (Doutorado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Geologia.

1. Paleontologia. – Teses. 2. Mamífero fóssil – Bahia – Teses. 3. Geologia histórica – Teses. I. Araújo Júnior, Hermínio Ismael de. II. Barbosa, Fernando Henrique de Souza. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. IV. Faculdade de Geologia. IV. Título.

CDU 56(813.8)

Bibliotecária responsável: Ingrid Pinheiro – CRB-7: 7048

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese Tese, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Laís Alves Silva

**Aspectos tafonômicos e icnológicos de mamíferos quaternários em ambientes
deposicionais de cavernas da Bahia**

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 21 de junho de 2024.

Orientador: Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior

Faculdade de Geologia – UERJ

Coorientador: Prof. Dr. Fernando Henrique de Souza Barbosa

Faculdade de Geologia – UERJ

Banca Examinadora: _____

Prof. Dr. Alexandre Liparini Campos

Universidade Federal de Minas Gerais

Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira

Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Kleberson de Oliveira Porpino

Universidade do Estado do Rio Grande do Norte

Prof. Dr. Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio

Universidade Federal Fluminense

Prof. Dr. Rafael Costa da Silva

Museu de Ciências da Terra, Companhia de Pesquisa de Recursos
Minerais

Rio de Janeiro

2024

DEDICATÓRIA

Dedico esta Tese ao meu companheiro de vida, Patrick D'Orleans Farias Marinho, aos meus pais, Luiz Alves Silva e Natália Alves Silva, e a minha irmã, Ana Clara Alves Silva.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), pela orientação e auxílio durante esta importante fase do meu desenvolvimento acadêmico, pela confiança no meu trabalho, pelo carinho e amizade cultivados ao longo deste período e por ser uma inspiração.

Ao Prof. Dr. Fernando Henrique de Souza Barbosa, pela coorientação, pelas contribuições e suporte dados durante a realização desta pesquisa, pelo incentivo constante ao meu desenvolvimento científico e pela sincera amizade.

Ao Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas, curador da coleção do Laboratório de Ecologia e Geociências do Instituto Multidisciplinar em Saúde da Universidade Federal da Bahia, campus Anísio Teixeira (IMS/CAT-UFBA), pelo auxílio prestado durante a coleta de dados, bem como pela colaboração na revisão de alguns manuscritos que compõem os resultados desta tese.

Ao Prof. Dr. Cástor Cartelle, curador da coleção do Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC-MG), pela disponibilidade de livre acesso à coleção.

Ao biólogo e amigo Luciano Vilaboim Santos, do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG, pelo grande auxílio prestado não apenas durante a coleta de dados no Museu, mas também durante toda a execução deste trabalho.

Aos Drs. Alexandre Liparini Campos e Rafael Costa da Silva pelas contribuições fornecidas durante os Seminários de Doutorado, que permitiram um bom desenvolvimento desta pesquisa.

Ao M.Sc. Ronaldo Araujo Leoni, pelas contribuições na elaboração dos artigos que compõem os resultados desta Tese, pelas horas dedicadas a discutir Tafonomia e pela amizade de sempre.

Ao Igor Marino de Oliveira, estagiário no Museu de Ciências Naturais da PUC-MG, pelo auxílio prestado durante a coleta de dados do material da coleção.

Aos amigos do Laboratório de Paleontologia da UERJ por todo apoio dado ao longo do Doutorado, em especial a Letícia Paiva Belfort, João Paulo da Costa e André Vieira de Araújo pela parceria e contribuições durante essa jornada.

Aos Grupos de Espeleologia “Sociedade Espeleológica Azimute” (SEA) e “Grupo Ambiental de Proteção, Paleontologia e Espeleologia” (GAPPE) pelo suporte e assistência durante as coletas nas cavernas Toca da Barriguda e Gruta do Engrunado.

Ao Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas por ter cedido o mapa da caverna Toca da Barriguda.

A Marianni Picciani, secretária do Programa de Pós-graduação em Geociências da UERJ, pela ajuda com as demandas durante o Doutorado.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES; 602327/2021-00) pelo custeio e apoio a esta pesquisa através da bolsa de Doutorado concedida.

Ao Programa de Pós-graduação em Geociências da UERJ pela oportunidade de estudo no Doutorado.

A todas as pessoas que colaboraram para a realização deste trabalho.

A ciência é muito mais que um corpo de conhecimentos. É uma maneira de pensar.

Carl Sagan

RESUMO

SILVA, Laís Alves. *Aspectos tafonômicos e icnológicos de mamíferos quaternários em ambientes deposicionais de cavernas da Bahia*. 2024. 159 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2024.

A presente tese tem como objetivo elucidar aspectos tafonômicos e icnológicos dos fósseis de mamíferos do Quaternário encontrados em cavernas do estado da Bahia, Brasil, visando contribuir para o aprimoramento do conhecimento dos processos de preservação desses fósseis em ambiente cárstico. Foram investigadas três cavernas quanto aos aspectos tafonômicos e duas cavernas quanto aos aspectos icnológicos. A amostra analisada compreende 2042 fósseis de mamíferos depositados nas coleções do Laboratório de Ecologia e Geociências do Instituto Multidisciplinar em Saúde da Universidade Federal da Bahia, Vitória da Conquista, Bahia, e do Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais. Para atender aos objetivos propostos, foram elaborados quatro artigos científicos que compõem os capítulos desta tese. Em cada artigo, os resultados obtidos são correlacionados com diferentes aspectos dos fósseis e seu contexto deposicional. Os capítulos 4 e 6 abordam as características tafonômicas dos depósitos das cavernas Toca da Barriguda, Gruta do Engrunado e Poço Azul. As análises revelaram semelhanças entre as cavernas e dentro de cada uma delas em relação às feições bioestratinômicas de intemperismo, corrosão e impregnação. As diferenças observadas estão relacionadas à integridade física, transporte, incrustação, processos biogênicos e composição faunística da tanatocenose. Espécimes completos preservados *in situ* sem sinais de transporte e características de transporte curto foram observados em todas as cavernas, sugerindo um modelo de acumulação mista do tipo *in situ*/periférica. O capítulo 5 discute os aspectos icnológicos dos fósseis provenientes das cavernas Toca da Barriguda e Gruta dos Brejões. Os traços fósseis foram atribuídos às icnoespécies *Cubiculum inornatus* e *Karethraichnus kulindros*, possivelmente produzidos por larvas de besouros dermestídeos durante a pupação. A análise icnológica e a interpretação tafonômica sugerem que as carcaças não foram enterradas imediatamente após a morte, permanecendo em exposição subaérea e resultando na fase seca de decomposição. Por fim, o capítulo 7 apresenta contribuições paleobiológicas da espécie *Myrmecophaga tridactyla* com base em características paleopatológicas. A lesão observada na ulna do animal foi causada por uma queda significativa de altura com a mão esticada e força rotativa. O desenvolvimento de um calo ósseo indica uma resposta reparadora avançada. Sugere-se que o animal caiu de uma elevação, sofreu a lesão, passou por um processo avançado de cicatrização e buscou abrigo na caverna, de onde não conseguiu escapar. Os resultados desta tese contribuem para a compreensão dos processos de deposição e preservação de fósseis em ambientes cársticos, além de oferecerem novos insights sobre a paleoecologia e paleobiologia dos mamíferos da região.

Palavras-chave: caverna. mamíferos; tafonomia; iconologia; quaternário.

ABSTRACT

SILVA, Laís Alves. *Taphonomic and ichnological aspects of quaternary mammals in depositional environments of caves in Bahia*. 2024. 159 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2024.

This present thesis aims to elucidate the taphonomic and ichnological aspects of Quaternary mammal fossils found in caves in the state of Bahia, Brazil, with the goal of enhancing the understanding of the preservation processes of these fossils in karst environments. Three caves were investigated for taphonomic aspects and two caves for ichnological aspects. The analyzed sample comprises 2042 mammal fossils housed in the collections of the Laboratório de Ecologia e Geociências do Instituto Multidisciplinar em Saúde da Universidade Federal da Bahia, Vitória da Conquista, Bahia, and the Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais. To achieve the proposed objectives, four scientific articles were developed, which constitute the chapters of this thesis. In each article, the results obtained are correlated with different aspects of the fossils and their depositional context. Chapters 4 and 6 address the taphonomic characteristics of the deposits from the Toca da Barriguda, Gruta do Engrunado, and Poço Azul caves. The analyses revealed similarities between the caves and within each cave regarding the bio-stratigraphic features of weathering, corrosion, and impregnation. The observed differences are related to physical integrity, transport, encrustation, biogenic processes, and the faunal composition of the thanatocoenosis. Complete specimens preserved in situ without signs of transport and with short transport characteristics were observed in all caves, suggesting a mixed accumulation model of the in situ/peripheral type. Chapter 5 discusses the ichnological aspects of fossils from the Toca da Barriguda and Gruta dos Brejões caves. The trace fossils were attributed to the ichnospecies *Cubiculum inornatus* and *Karethraichnus kulindros*, possibly produced by dermestid beetle larvae during pupation. The ichnological analysis and taphonomic interpretation suggest that the carcasses were not immediately buried after death, remaining exposed subaerially, resulting in the dry stage of decomposition. Finally, Chapter 7 presents the paleobiological contributions of the species *Myrmecophaga tridactyla* based on paleopathological characteristics. The lesion observed on the animal's ulna was caused by a significant fall from a height with an outstretched hand and rotational force. The development of a bone callus indicates an advanced reparative response. It is suggested that the animal fell from an elevation, suffered the injury, underwent an advanced healing process, and sought shelter in the cave, from which it could not escape. The results of this thesis contribute to the understanding of the processes of fossil deposition and preservation in karst environments, as well as offer new insights into the paleoecology and paleobiology of the region's mammals.

Keywords: cave; mammals; taphonomy; iconology; quaternary.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Diagrama das principais vias tafonômicas.....	15
Quadro 1 –	Subdivisões da tafonomia e principais processos que afetam o registro fossilífero de vertebrados.....	15
Quadro 2 –	Trabalhos tafonômicos com vertebrados de cavernas no Brasil.....	17
Quadro 3 –	Referências que apresentam discussões sobre modificações ósseas em fósseis atribuídas a ação de coleópteros.....	19
Figura 2 –	Coluna estratigráfica simplificada bacia intracratônica do São Francisco destacando os Grupos Bambuí e Macaúbas.....	26
Figura 3 –	Coluna estratigráfica simplificada dos Supergrupos Espinhaço e São Francisco, com destaque para o Grupo Una.....	27
Figura 4 –	Mapa de localização das cavernas Toca da Barriguda, Gruta dos Brejões, Gruta do Engrunado e Poço Azul.....	29
Figura 5 –	Mapa topográfico da caverna Toca da Barriguda.....	30
Figura 6 –	Planta baixa do sistema de cavernas Toca da Boa Vista e da Toca da Barriguda.....	31
Figura 7 –	Entrada da caverna Gruta dos Brejões, Bahia, Brasil.....	32
Figura 8 –	Gruta do Engrunado.....	33
Figura 9 –	Mapa topográfico representando a planta baixa do setor principal e o perfil do “abismo do medo” que acessa os níveis inferiores da Gruta do Engrunado.....	33
Figura 10 –	Poço Azul, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.....	34
Figura 11 –	Mapa topográfico da caverna Poço Azul.....	35
Quadro 4 –	Amostragem do material analisado.....	36
Figura 12 –	Infográfico com as principais icnotaxobases de bioersões em ossos.....	39

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ANOSIM	Análise de similaridades
CAT	Campus Anísio Teixeira
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
CCC	Coeficiente de correlação cofenética
CSF	Cratón do São Francisco
FGEL	Faculdade de Geologia
FTI	<i>Fluvial Transport Index</i>
IMS	Instituto Multidisciplinar em Saúde
MNE	Número Mínimo de Elementos
MNI	Número Mínimo de Indivíduos
NISP	Número de Partes Esqueletais Identificáveis
PAST	<i>Paleontological Statistics</i>
PPGG	Programa de Pós-graduação em Geociências
PUC	Pontifícia Universidade Católica
TBR	Toca da Barriguda
TBV	Toca da Boa Vista
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UFBA	Universidade Federal da Bahia

LISTA DE SÍMBOLOS

%	Porcentagem
kg	Quilograma
km	Quilômetro
m	Metro
Ma	Milhão de anos

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	13
1	OBJETIVOS.....	24
1.1	Objetivo geral.....	24
1.2	Objetivos específicos.....	24
2	CONTEXTO GEOLÓGICO.....	25
2.1	Toca da Barriguda.....	29
2.2	Gruta dos Brejões.....	31
2.3	Gruta do Engrunado.....	32
2.4	Poço Azul.....	34
3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	36
3.1	Materiais.....	36
3.2	Métodos.....	37
3.2.1	<u>Análises macroscópicas.....</u>	<u>37</u>
3.2.2	<u>Análises estatísticas.....</u>	<u>39</u>
3.2.3	<u>Terminologias.....</u>	<u>40</u>
4	A TAPHONOMIC ANALYSIS OF MAMMALS IN DIFFERENT DEPOSITS IN A CAVE FROM BRAZILIAN QUATERNARY.....	41
5	NECROPHAGOUS INSECTS DAMAGE IN BONES OF QUATERNARY MAMMALS FROM CAVES IN BRAZIL: TAPHONOMIC AND PALEOECOLOGICAL IMPLICATIONS.....	71
6	PLEISTOCENE MAMMALIAN FOSSIL ACCUMULATION FROM CHAPADA DIAMANTINA, NORTHEASTERN BRAZIL: NEW INSIGHTS ON THE PRESERVATION OF CAVE DEPOSITS.....	102
7	REVEALING AN ANCIENT INJURY: ULNA FRACTURE IN A LATE PLEISTOCENE <i>Myrmecophaga tridactyla</i> LINNAEUS, 1758 JUVENILE INDIVIDUAL.....	131
	DISCUSSÕES GERAIS E CONCLUSÕES	144
	REFERÊNCIAS	148

INTRODUÇÃO

O estudo de depósitos fossilíferos possibilita uma abrangente compreensão de diferentes aspectos relacionados aos organismos do passado, incluindo os processos de soterramento e das alterações que os vestígios orgânicos sofreram desde o momento da morte até a sua descoberta e subsequente coleta (BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985; LYMAN, 1994). Nesse contexto, a tafonomia e a icnologia constituem diferentes áreas da ciência que podem ser utilizadas como ferramentas e subsídios fundamentais para o estudo desses processos transformadores, assim como para a elucidação da qualidade paleoecológica contidas na acumulação fossilífera (BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985; ARAÚJO-JÚNIOR; BISSARO-JÚNIOR, 2017; PAES-NETO; FRANCISCHINI, 2020).

Ao considerar os depósitos fossilíferos quaternários do Brasil, as cavernas e os tanques naturais destacam-se como locais que abrigam a maior quantidade de fósseis preservados desse período geológico. Todavia, os estudos tafonômicos, de maneira geral, estão majoritariamente concentrados aos fósseis provenientes dos tanques naturais (e.g., ARAÚJO-JÚNIOR et al., 2013; 2015; MARTINS et al., 2022; ANDRADE et al., 2023; FRANÇA et al., 2023). Em contrapartida, no que refere às cavernas, embora estes locais possuam um significativo registro fossilífero, a maioria das pesquisas se restringe essencialmente à aspectos taxonômicos e paleoecológicos (e.g., CARTELLE; HARTWIG, 1996; ARAÚJO et al., 2016; CARTELLE et al., 2008; DANTAS et al., 2021; 2022; ALVES-SILVA et al., 2023; LIMA et al., 2023), com uma escassez de investigações direcionadas à compreensão dos processos preservacionais que afetaram os fósseis em tais depósitos. Investigações que integram informações dos fósseis e seu contexto deposicional são recentes na literatura científica (e.g., LIMA, 2017; SILVA et al., 2019; ELTINK et al., 2020; TRIFILIO et al., 2022).

Em relação ao aspecto icnológico, observa-se uma escassez ainda maior de estudos considerando fósseis provenientes de ambientes cársticos (e.g., COSTA et al., 2023; TRIFILIO et al., 2023), restringindo não apenas a compreensão dos possíveis traços e seus contextos ecológicos, mas também dos aspectos da icnologia sistemática, essenciais para a identificação e diferenciação dos vestígios.

Nos ambientes cársticos brasileiros, o Estado da Bahia se destaca por sua abundância de cavernas, figurando como o terceiro estado brasileiro com o maior número de cavernas catalogadas (ICMBio, 2023). Essas cavernas abrigam uma extensa diversidade de fósseis de

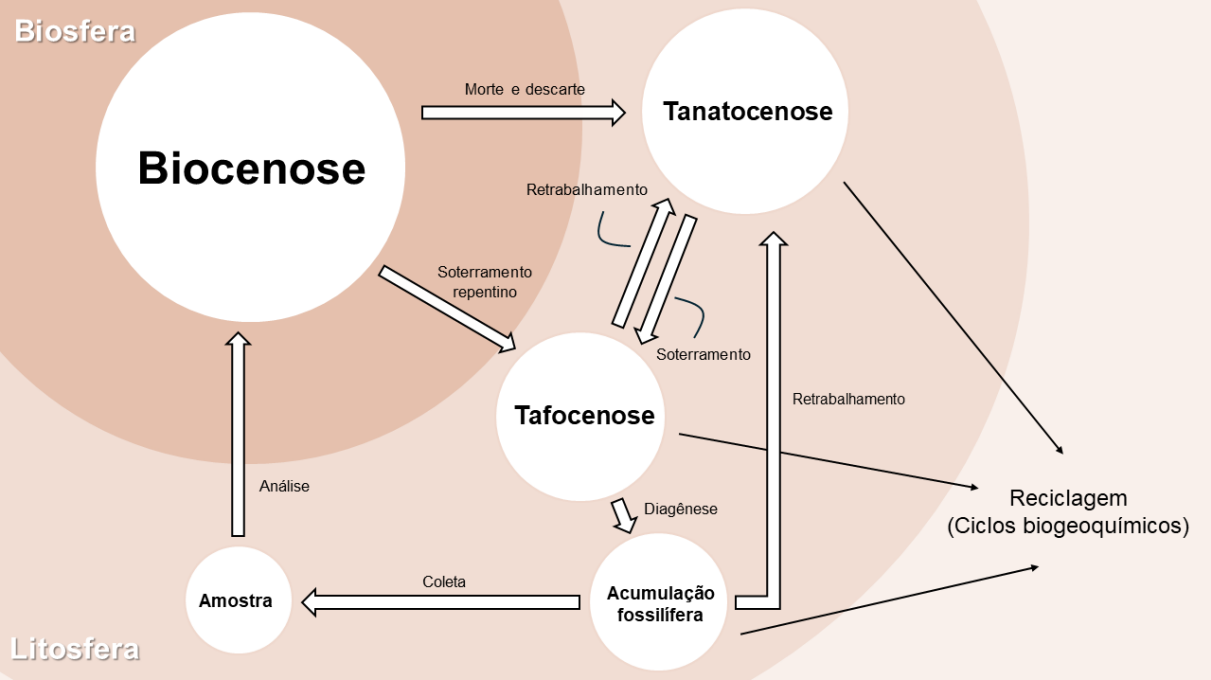
vertebrados do Quaternário, tornando-se um estado de grande importância para investigações paleontológicas do Brasil (e.g., CZAPLEWSKI; CARTELLE, 1998; AULER et al., 2006; CARTELLE et al., 2019; PUJOS et al., 2023). Diante dessa perspectiva, a presente pesquisa visa contribuir para o aprofundamento do conhecimento sobre os processos deposicionais e os padrões de preservação dos fósseis em ambientes cavernícolas durante o Quaternário no Brasil. Além disso, esta tese irá contribuir para o aprimoramento do conhecimento sobre a paleobiologia e paleoecologia de vertebrados.

Aspectos gerais da tafonomia de vertebrados

O estudo dos fósseis nos possibilita reconstruir diversos aspectos do passado, incluindo a compreensão dos processos relacionados ao soterramento e as transformações que os restos orgânicos sofreram após a morte (BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985; LYMAN, 1994). A análise desses processos é o que caracteriza a tafonomia (*sensu* BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985).

Embora o registro fossilífero possua informações valiosas tanto do ponto de vista biológico quanto geológico, a qualidade dessas informações pode ser incompleta e irregular. Nesse contexto, a tafonomia se apresenta como uma ferramenta fundamental para a compreensão e interpretação dessas informações (BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985; BEHRENSMEYER et al., 2000; SIMÕES et al., 2010; ARAÚJO-JÚNIOR; BISSARO-JÚNIOR, 2017). Após a morte, os organismos podem passar por um processo de reciclagem (ciclo biogeoquímico) ou permanecerem no ciclo geológico, onde terão a possibilidade de ficarem preservados nos sedimentos ou nas rochas sedimentares e estarem sujeitos a um conjunto de processos sedimentológicos e biológicos de alteração (ARAÚJO-JÚNIOR; BISSARO-JÚNIOR, 2017) (Figura 1).

Figura 1 - Diagrama das principais vias tafonômicas dos restos orgânicos.



Nota: Biocenose = assembleia de vida; Tanatocenose = assembleia de morte, derivada da biocenose e subsequentemente modificada por processos bioestratinômicos; e Tafocenose = assembleia soterrada e preservada (LYMAN, 1994).

Fonte: ARAÚJO-JÚNIOR; BISSARO-JÚNIOR, 2017. Adaptado pela autora, 2024.

As transformações que ocorrem nos animais, após a sua morte, podem ser ocasionadas por agentes químicos, físicos e biológicos (BEHRENSMEYER, 1975; SHIPMAN, 1981; LYMAN, 1994; SIMÕES et al., 2010; ARAÚJO-JÚNIOR; BISSARO-JÚNIOR, 2017). De maneira didática, tais transformações, podem ser subdivididas em duas categorias temporal e processualmente: Bioestratinomia e Fossildiagênese (Quadro 1).

Quadro 1 - Subdivisões da tafonomia e principais processos que afetam o registro fossilífero de vertebrados.

TAFONOMIA				
Morte	BIOESTRATINOMIA		FOSSILDIAGÊNESE	
	Soterramento	Necrólise	Compressão litostática	Coleta
		Mumificação	Enraizamento	
		Desarticulação	Permineralização	
		Necrofagia	Substituição	
		Intemperismo	Incrustação	
		Processos antropogênicos	Recristalização	
		Pisoteio	Corrosão	
		Abrasão	Deformação	
		Transporte	Fragmentação	

Fonte: BISSARO-JÚNIOR, et al., 2014. Adaptado pela autora, 2024.

Os processos que ocorrem logo após a morte do indivíduo, pré-soterramento, e que atuam diretamente sobre as partes duras dos organismos, compreende a Bioestratinomia (BEHRENSMEYER, 1978; MARTIN, 1999; SIMÕES et al., 2010; BEHRENSMEYER; MILLER, 2012). Os principais processos bioestratinômicos são: desarticulação, intemperismo, abrasão, transporte, pisoteio, marcas de insetos, marcas de carnívoros e marcas de ferramentas humanas (HAYNES, 1980; SHIPMAN, 1981; LYMAN, 1994; SELVAGGIO, 1994; KAISER, 2000; DOMINATO et al., 2009; SIMÕES et al., 2010).

Além do estudo bioestratinômico, a tafonomia se preocupa com os estudos fossildiagnéticos (pós-soterramento), que consideram os aspectos químicos e físicos da consolidação dos remanescentes biológicos. Na fossildiagnese os principais processos são: deformação, recristalização, incrustação, corrosão, substituição e permineralização (HOLZ; SIMÕES, 2002; MEDEIROS, 2010).

Visão geral dos estudos tafonômicos em cavernas no Brasil

Desde o início do século XIX, os depósitos de cavernas têm desempenhado um papel importante na pesquisa paleontológica brasileira, em virtude dos estudos pioneiros conduzidos pelo naturalista dinamarquês Peter Wilhelm Lund (1801-1880), durante uma década de intensas pesquisas, nas grutas calcárias brasileiras (HOLTEN; STERLL, 2011). Ao longo dos séculos subsequentes, uma série de pesquisadores têm persistido na investigação desses depósitos, promovendo o avanço do conhecimento sobre a paleofauna do período Quaternário (e.g., CARTELLE; MAHECHA, 1984; CARTELLE et al., 2008; HUBBE et al., 2011).

Devido ao alto grau de preservação, esses ambientes são propícios à deposição de restos de vertebrados que podem variar de elementos isolados (e.g., GOMES et al., 2019; CASTRO et al., 2014) a carcaças inteiras (e.g., CARTELLE; FONSECA, 1982; PUJOS et al., 2023), sobretudo de mamíferos (e.g., CARTELLE, 1995; 1999; CARTELLE; HARTWIG, 1996).

No Brasil, foram realizados trabalhos com tafonomia de vertebrados relacionados a cavernas nos seguintes estados: Bahia, Minas Gerais, Piauí, Rio Grande do Norte e Tocantins (Quadro 2), possibilitando uma compreensão mais profunda do paleoambiente e do paleoclima que caracterizaram o habitat desses animais. Esses estudos são realizados em dois

contextos distintos, no primeiro são consideradas as análises de materiais dos mais diversos táxons de um mesmo depósito (e.g., VASCONCELOS et al., 2015; TRIFILIO et al., 2022), no segundo contexto são investigados apenas elementos de um único indivíduo do depósito (e.g., GASPARINI et al., 2016; LEONI et al., 2022; LEONI et al., 2024).

Quadro 2 - Trabalhos tafonômicos com vertebrados de cavernas no Brasil (continua).

Estado	Caverna	Título	Referência
Bahia	Toca da Boa Vista e Toca dos Ossos	<i>U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves</i>	AULER et al., 2006
	Gruta da Lapinha	Tafonomia e morfologia de cingulados quaternários da Gruta da Lapinha, Iramaia - BA	JESUS, 2015
	Gruta da Presa I	Análise tafonômica da acumulação esquelética na Gruta da Presa I, no município de Paripiranga, BA: inferências paleoambientais e paleoclimáticas	LIMA, 2017
	Grutas da Serra do Ramalho	<i>Diversity and preservation of Pleistocene tetrapods from caves of southwestern Bahia, Brazil</i>	SILVA et al., 2019
	Gruta do Ioiô	<i>Mammalian fossils from Gruta do Ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology</i>	ELTINK et al., 2020
	Lapa do Bode	<i>Taphonomic aspects of the Tamandua tetradactyla Linnaeus, 1758, from the Lapa do Bode cave, Ituaçu, Bahia, Brazil</i>	LEONI et al., 2022
	Toca da Boa Vista	<i>First fossil record of a Turkey vulture (Cathartes aura) in northeast of Brazil: Taxonomy, ichnology, and taphonomic history</i>	LEONI et al., 2024
Minas Gerais	Lapa Nova	<i>A large Cervidae Holocene accumulation in Eastern Brazil: an example of extreme taphonomical control in a cave environment</i>	HUBBE; AULER, 2012
	Cavidade ES-08	Mamíferos Quaternários da Cavidade Es-08, Município de Prudente de Moraes, Minas Gerais: Análises Tafonômica e Taxonômica	VASCONCELOS et al., 2015
	Caverna Cuvieri	<i>Diagenetic changes on bone histology of Quaternary mammals from a tropical cave deposit in southeastern Brazil</i>	MAYER et al., 2020

Quadro 2 - Trabalhos tafonômicos com vertebrados de cavernas no Brasil (conclusão).

Piauí	Sumidouro do Sansão	<i>The dominance of an extant gregarious taxon in an attritional accumulation: Taphonomy and palaeoecological implications</i>	MAYER et al., 2018
Rio Grande do Norte	Caverna F3	<i>Mammal Taphonomy in a Cave Deposit From Quaternary of Brazil</i>	TRIFILIO et al., 2022
Tocantins	Gruta do Urso	<i>A Quaternary very young juvenile Tapirus Brisson, 1762 (Mammalia, Perissodactyla) from a cave deposit in northern Brazil: taxonomy and taphonomy</i>	GASPARINI et al., 2016
	Gruta do Urso	<i>Taphonomic Aspects of Deer (Mammalia, Cetartiodactyla, Cervidae) Remains from a Quaternary Cave Deposit in Northern Brazil</i>	MALDONADO et al., 2016
	Gruta Tacho de Ouro	<i>Mamíferos Fósseis do Quaternário da Gruta Tacho de Ouro, Tocantins, Norte do Brasil: Diversidade, Tafonomia e Aspectos Paleoicnológicos e Paleoambientais</i>	BUCHMANN et al., 2017

Fonte: A autora, 2024.

ICNOLOGIA EM SUBSTRATO ÓSSEO

Assim como a tafonomia, a icnologia é uma importante ferramenta utilizada para investigar a informação no registro fossilífero, auxiliando na reconstrução paleoecológica e paleoambiental. Os icnofósseis (estruturas biogênicas) são estruturas morfológicamente recorrentes resultante da ação comportamental de um organismo vivo, modificando o substrato (BERTLING et al., 2006).

O estudo dos traços encontrados em restos esqueléticos de vertebrados, associado a análises paleoecológicas, paleopatológicas, paleobiológicas e tafonômicas, pode aprimorar a compreensão dos processos bioestratigráficos relacionados à deposição e fossilização desses organismos (ROBERTS et al., 2007; BADER et al., 2009; PIRRONE et al., 2014a; 2014b; ARAÚJO-JÚNIOR E BISSARO-JÚNIOR, 2017; PAES-NETO; FRANCISCHINI, 2020). As modificações biogênicas observadas nos ossos podem revelar diversas informações importantes, como tempo de exposição das carcaças, características do ambiente de deposição, relações ecológicas, interações tróficas das paleocomunidades, variações sazonais e condições climáticas na região onde os organismos foram depositados (LAUDET;

ANTOINE, 2004; PAES-NETO; FRANCISCHINI, 2020; CRUZADO-CABALLERO et al., 2021; GUARIDO et al., 2021).

Existem vários agentes que podem, potencialmente, causar a bioerosão dos elementos ósseos em ambientes continentais, sendo os principais: insetos e vertebrados (PAES-NETO; FRANCISCHINI, 2020). Cada um desses grupos exibe diferentes comportamentos que resultam em traços *post-mortem* distintos, os quais podem estar associados a atividades como necrofagia ou predação.

Bioerosões ósseas produzidas por insetos em ambientes continentais têm sido amplamente documentadas em estudos paleoicnológicos, onde são considerados como importantes agentes tafonômicos, uma vez que constituem, em sua maioria, o registro de eventos *post-mortem* em vertebrados (ROBERTS et al., 2007; HOLDEN et al., 2013). Algumas ordens são identificadas como possíveis produtores, cada uma apresentando características distintas, incluindo Hymenoptera (e.g., PITTONI, 2009), Lepidoptera (BADER et al., 2009), Diptera (e.g., GLADYKOWSKA-RZECZYCKA; PARAFINIUK, 2001) e, os mais comuns, Isoptera (e.g., BACKWELL et al., 2012; XING et al., 2013) e Coleoptera (e.g., MARTIN; WEST, 1995; LAUDET; ANTOINE, 2004; BADER et al., 2009; CRUZADO-CABALLERO et al., 2021; GATTA et al., 2021).

Entre as ordens registradas como possíveis produtores de marcas em ossos, a discussão acerca da ação dos coleópteros tem sido amplamente apresentada em trabalhos por todo o mundo (as principais referências estão apresentadas no quadro 3). No entanto, poucos registros são encontrados no Brasil. As modificações ocasionadas por esse grupo são de grande relevância para pesquisas em paleoecologia e tafonomia, uma vez que esses organismos são sensíveis a variações em parâmetros ambientais como temperatura e umidade (ROBERTS et al., 2007).

Quadro 3 - Referências que apresentam discussões sobre modificações ósseas em fósseis atribuídas a ação de coleópteros. (continua)

Idade / Localidade	Título	Referência
Triássico / Brasil	<i>Oldest evidence of osteophagic behavior by insects from the Triassic of Brazil</i>	PAES-NETO et al., 2016
Triássico / Brasil	<i>New bioerosion traces in rhynchosaur bones from the Upper Triassic of Brazil and the oldest occurrence of the ichnogenera Osteocallis and Amphifaoichnus</i>	CUNHA et al., 2024

Quadro 3 - Referências que apresentam discussões sobre modificações ósseas em fósseis atribuídas a ação de coleópteros. (continuação)

Jurássico / Estados Unidos	<i>Preliminary report on borings in Jurassic dinosaur bones: Evidence for Invertebrate-Vertebrate Interactions</i>	HASIOTIS et al., 1999
Jurássico / Estados Unidos	<i>Reconnaissance of Upper Jurassic Morrison Formation ichnofossils, Rocky Mountain Region, USA: paleoenvironmental, stratigraphic, and paleoclimatic significance of terrestrial and freshwater ichnocoenoses</i>	HASIOTIS, 2004
Jurássico / Estados Unidos	<i>Application of Forensic Science Techniques to Trace Fossils on Dinosaur Bones from a Quarry in The Upper Jurassic Morrison Formation, Northeastern Wyoming</i>	BADER et al., 2009
Jurássico / China e da África do Sul	<i>The earliest fossil evidence of bone boring by terrestrial invertebrates, examples from China and South Africa</i>	XING et al., 2016
Jurássico / China	<i>Dinosaur taphonomy of the Jurassic Shishugou Formation (Northern Junggar Basin, NW China) insights from bioerosional trace fossils on bone</i>	AUGUSTIN et al., 2021
Jurássico-Cretáceo / Espanha	<i>Bioerosion and palaeoecological association of osteophagous insects in the Maastrichtian dinosaur <i>Arenysaurus ardevoli</i></i>	CRUZADO-CABALLERO et al., 2021
Cretáceo / Estados Unidos	<i>Non-Marine Borings in Dinosaur Bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Northwestern Montana</i>	ROGERS, 1992
Cretáceo / Estados Unidos e Madagáscar	<i>Continental insect borings in Dinosaur bone: examples from the Late Cretaceous of Madagascar and Utah</i>	ROBERTS et al., 2007
Cretáceo / Coreia do Sul	<i>Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea</i>	PAIK, 2000

Quadro 3 - Referências que apresentam discussões sobre modificações ósseas em fósseis atribuídas a ação de coleópteros. (continuação)

Cretáceo / Argentina	<i>A New Ichnospecies of Cubiculum from Upper Cretaceous Dinosaur Bones in Western Argentina</i>	PIRRONE et al., 2014a
Cretáceo / Nigéria	<i>Holes in Bones: Ichnotaxonomy of Bone Borings</i>	HOPNER; BERTLING, 2017
Cretáceo / México	<i>Insect damage in dinosaur bones from the Cerro del Pueblo Formation (Late Cretaceous, Campanian) Coahuila, Mexico</i>	SERRANO-BRAÑAS et al., 2018
Cretáceo / Marrocos	<i>Biological modification of bones in the Cretaceous of North Africa</i>	OZEKI et al., 2020
Cretáceo / Argélia	<i>First study of continental bioerosion traces on vertebrate remains from the Cretaceous of Algeria</i>	BENYOUCEF; BOUCHEMLA, 2023
Oligoceno / Mioceno da França	<i>Des chambres de pupation de Dermestidae (Insecta: Coleoptera) sur un os de mammifère tertiaire (phosphorites du Quercy): implications taphonomiques et paléoenvironnementales</i>	LAUDET e ANTOINE, 2004
Oligoceno, Mioceno e Pleistoceno-Holoceno / Uruguai	<i>Insect trace fossils in glyptodonts from Uruguay</i>	PEREA et al., 2020
Plio-Pleistoceno / África do Sul	<i>On some fossil Arthropoda from the Limeworks, Makapansgat, Potgietersrus</i>	KITCHING, 1980
Pleistoceno / Estados Unidos	<i>Stewart's Cattle Guard site: An analysis of bison remains in a Folsom kill-butcher campsite</i>	JODRY; STANFORD, 1992
Pleistoceno / Estados Unidos	<i>The recognition and use of dermestid (Insecta: Coleoptera) pupation chambers in paleoecology</i>	MARTIN; WEST, 1995
Pleistoceno / Estados Unidos	<i>Trace Fossils in an Archaeological Context: Examples from Bison Skeletons, Texas, USA</i>	WEST; HASIOTIS, 2007.
Pleistoceno / Estados Unidos	<i>Paleoecological and Taphonomic Implications of Insect-Damaged Pleistocene Vertebrate Remains from Rancho La Brea, Southern California</i>	HOLDEN et al., 2013

Quadro 3 - Referências que apresentam discussões sobre modificações ósseas em fósseis atribuídas a ação de coleópteros. (conclusão)

Pleistoceno / Itália	<i>Dermestid pupal chambers on Late Pleistocene faunal bones from Cava Muracci (Cisterna di Latina, central Italy): Environmental implications for the central Mediterranean basin during MIS 3</i>	GATTA et al., 2021
Pleistoceno / Brasil	Ação de insetos em vértebras de <i>Stegomastodon waringi</i> (Mammalia, Gomphotheriidae) do Pleistoceno de Águas de Araxá, Minas gerais, Brasil	DOMINATO et al., 2009
Pleistoceno / Brasil	<i>Evidence of scavenging on remains of the gomphother Haplomastodon waringi (Proboscidea: Mammalia) from the Pleistocene of Brazil: Taphonomic and paleoecological remarks</i>	DOMINATO et al., 2011;
Pleistoceno / Brasil	Registro da ação de insetos em um dentário de <i>Eremotherium laurillard</i> (Megatheriidae, Mammalia), Formação Rio Madeira, Rondônia, Brasil	NASCIMENTO et al., 2011
Quaternário / Brasil	The paleoichnofauna in bones of Brazilian Quaternary cave deposits and the proposition of two new ichnotaxa	TRIFILIO et al., 2023

Fonte: A autora, 2024.

Estrutura geral da tese

A presente Tese está em conformidade com as normas estabelecidas pelo regulamento interno atualmente vigente (Deliberação Nº 34/2018) para apresentação de Teses e Dissertações do Programa de Pós-graduação em Geociências (PPGG) da Faculdade de Geologia (FGEL) da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), a qual determina que teses podem ser apresentadas com o modelo de integração de artigos científicos em forma de capítulos.

Esse documento foi elaborado integrando os artigos científicos ao corpo da tese nos capítulos 4, 5, 6 e 7. De acordo com as exigências do PPGG/UERJ, além dos capítulos de

resultados, o documento contém os seguintes itens obrigatórios: “introdução”, “objetivos”, “materiais e métodos” e “discussão e conclusões”.

O capítulo 4 abrange o manuscrito intitulado “*A taphonomic analysis of mammals in different deposits in a cave from Brazilian Quaternary*”, que será submetido ao periódico *Journal of Quaternary Science* (Qualis CAPES 2016/2020 A1). Neste artigo, são delineados e comparados os padrões tafonômicos observados nas acumulações fossilíferas de mamíferos quaternários em depósitos localizados em diferentes galerias da caverna Toca da Barriguda, situada no município de Campo Formoso, Bahia.

O capítulo 5 engloba o artigo “*Necrophagous insects damage in bones of Quaternary Mammals from caves in Brazil: Taphonomic and paleoecological implications and proposition of a new ichnospecies*”, o qual foi submetido ao periódico *Journal of Quaternary Science* (Qualis CAPES 2016/2020 A1). Este estudo investiga a ação de insetos necrófagos em ossos de mamíferos quaternários, provenientes das cavernas Toca da Barriguda e Gruta dos Brejões, ambas localizadas no estado da Bahia. O manuscrito descreve e caracteriza bioerosões ósseas, oferecendo informações paleobiológicas acerca do possível produtor, além de apresentar considerações tafonômicas e paleoambientais.

O capítulo 6 compreende o artigo intitulado “*Pleistocene mammalian fossil accumulation from Chapada Diamantina, northeastern Brazil: New insights on the preservation of cave deposits*”, o qual será submetido ao periódico *Historical Biology* (Qualis CAPES 2016/2020 A2). Este manuscrito apresenta um estudo tafonômico das concentrações fossilíferas nos depósitos das cavernas Grutas do Engrunado e Poço Azul, ambas localizadas na região da Chapada Diamantina, Bahia.

O capítulo 7 consiste no artigo “*Revealing an ancient injury: Ulna fracture in a Late Pleistocene *Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus, 1758 juvenile individual*”, publicado no periódico *Journal of South American Earth Sciences* (Qualis CAPES 2016/2020 A2) em 2023. Neste estudo, descrevemos uma fratura óssea na ulna de um indivíduo juvenil da espécie *Myrmecophaga tridactyla* (tamanduá-bandeira) coletado na caverna Gruta do Engrunado, bem como apresentamos considerações paleobiológicas para o indivíduo com base na lesão.

1 OBJETIVOS

Descrever aspectos tafonômicos e icnológicos em fósseis de mamíferos do Quaternário de cavernas do estado da Bahia, Nordeste do Brasil, contribuindo para o aprimoramento do conhecimento dos aspectos deposicionais e preservacionais de fósseis em cavernas.

1.2 Objetivos específicos

- a) Identificar e interpretar os principais processos tafonômicos que afetaram os fósseis de mamíferos nas cavernas Toca da Barriguda, Gruta do Engrunado e Poço Azul.
- b) Definir semelhanças e diferenças nas feições tafonômicas analisadas, dentro de um mesmo depósito e entre as cavernas.
- c) Construir uma história tafonômica das cavernas Toca da Barriguda, Gruta do Engrunado e Poço Azul.
- d) Descrever e interpretar os icnofósseis presentes nos ossos estudados nas cavernas Toca da Barriguda e Gruta dos Brejões.
- e) Reconhecer e interpretar aspectos paleopatológicos que, associados a informações tafonômicas, contribuam para a compreensão de fenômenos preservacionais em cavernas e aspectos paleobiológicos em mamíferos.

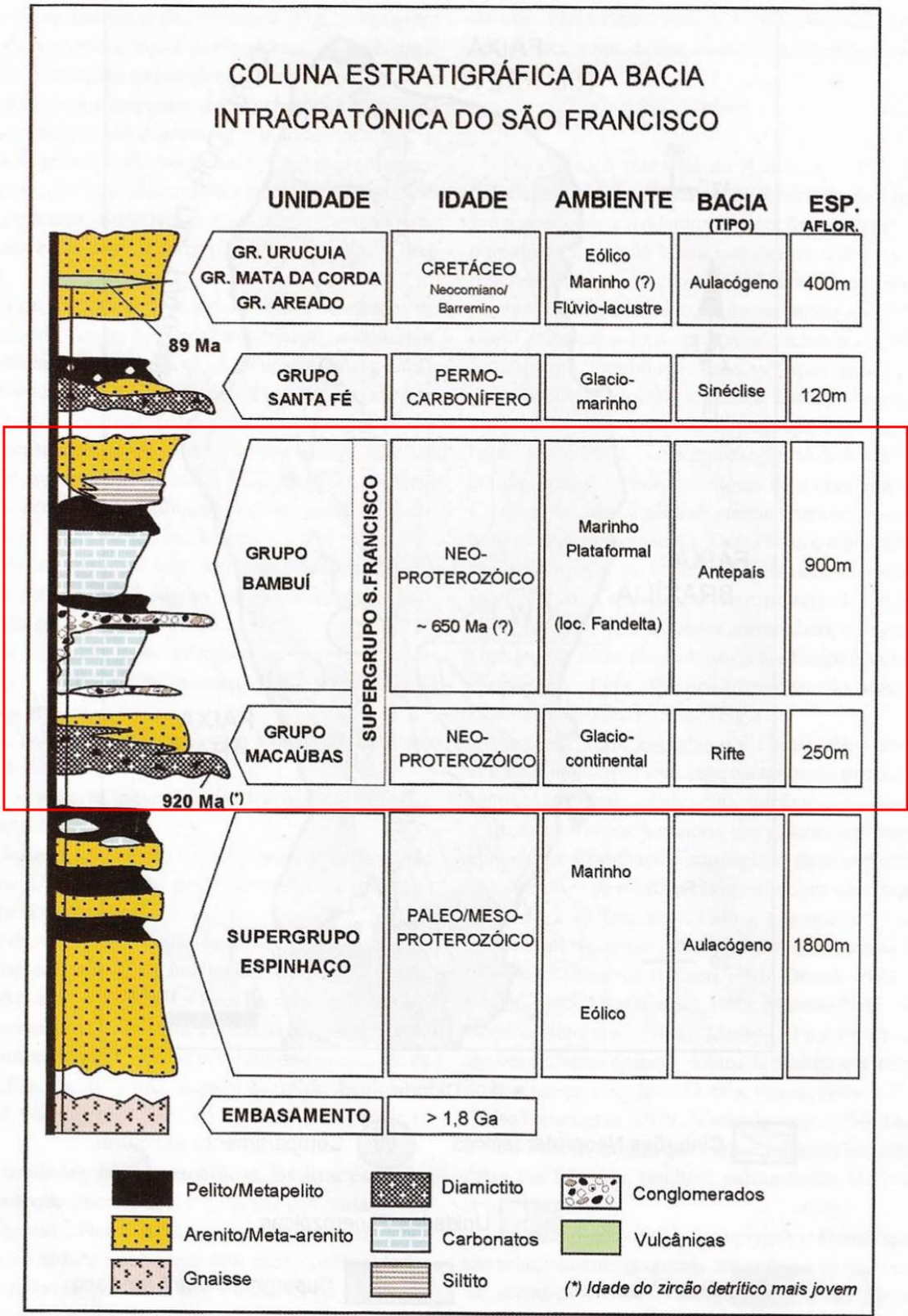
2 CONTEXTO GEOLÓGICO

As áreas de estudo desta tese estão inseridas em uma região essencialmente cratônica, denominada Cráton do São Francisco (CSF) (ALMEIDA, 1967). O CSF consiste em um extenso núcleo estabilizado no final do Proterozoico e limitado por rochas que foram deformadas durante o Ciclo Brasileiro, no Neoproterozoico (ALMEIDA, 1977). As coberturas do interior do cráton se acumularam em uma bacia de caráter extensional, relacionada a um rifte abortado formando uma margem passiva (BRITO-NEVES et al., 1979; 1980; DOMINGUEZ, 1993).

Em área, o CSF abrange uma ampla região, situado, principalmente, nos estados da Bahia e Minas Gerais, sendo envolvido por faixas móveis neoproterozoicas: Araçuaí, limite sudeste; Brasília, limites sul e oeste; Rio Preto, noroeste; Riacho do Pontal e Sergipana, no trecho mais setentrional (ALMEIDA, 1977; ALKMIM, 2004). A configuração regional do CSF é definida por três grandes domínios morfotectônicos: a oeste a Bacia do São Francisco, a leste parte do Rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá e, no domínio central, localiza-se o Aulacógeno do Paramirim (ALKMIM; MARTINS-NETO, 2012). Nessa unidade se depositaram as rochas dos supergrupos Espinhaço (Mesoproterozoico) e São Francisco (Neoproterozoico).

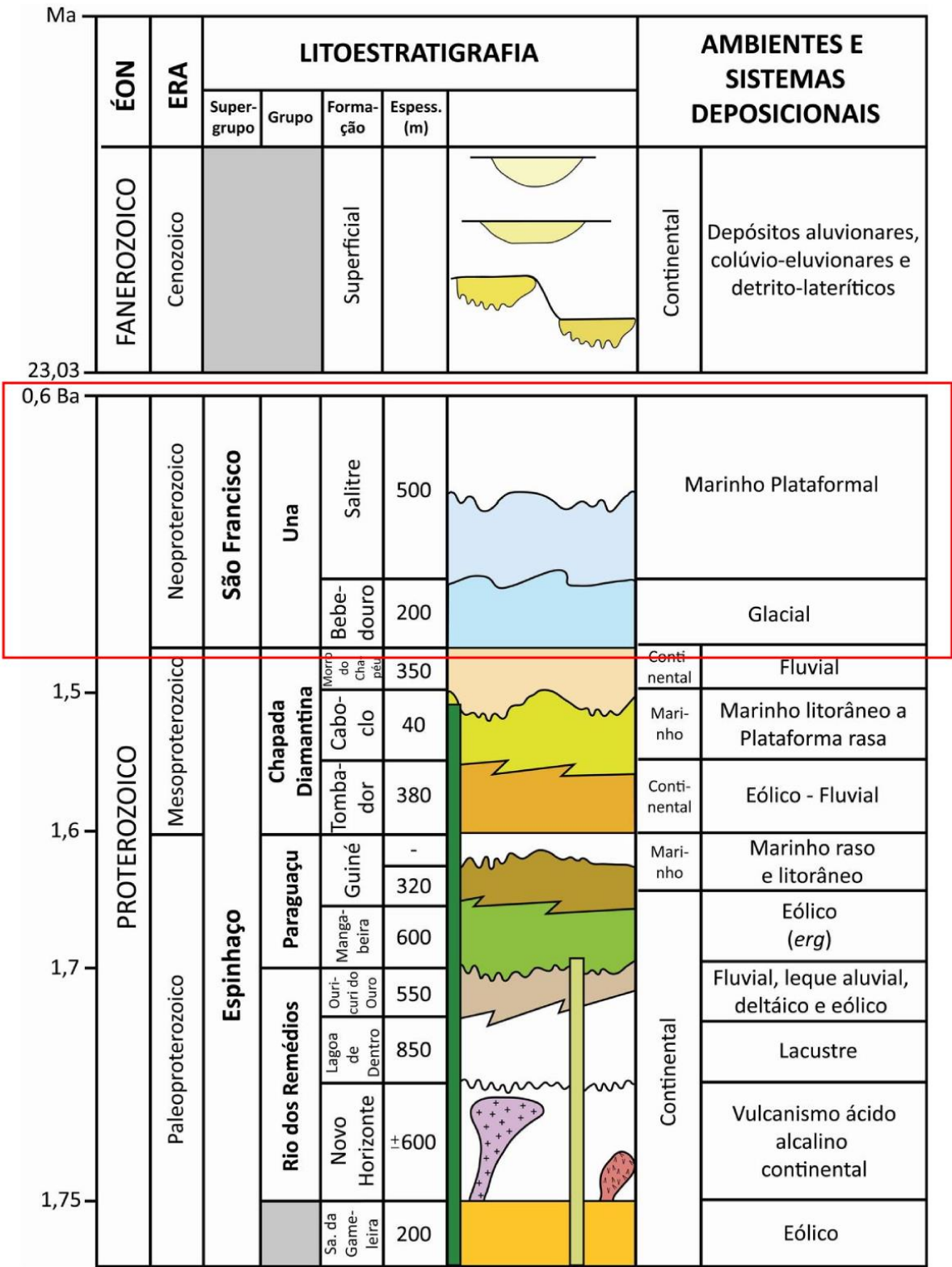
A deposição do Supergrupo São Francisco ocorreu em um sítio deposicional de evolução policíclica, ambientado em diferentes contextos tectônicos, durante o Neoproterozoico (DOMINGUEZ, 1993). No estado da Bahia, o supergrupo São Francisco ocorre em duas regiões: Bacia do São Francisco e Chapada Diamantina. A primeira região é representada pelos grupos Macaúbas e Bambuí (Figura 2) e a segunda pelo Grupo Una, que compreende as formações Bebedouro e Salitre (Figura 3) (SILVA, 1994).

Figura 2 - Coluna estratigráfica simplificada bacia intracratônica do São Francisco destacando os Grupos Bambuí e Macaúbas.



Fonte: ALKIMIM; MARTINS-NETO (2001). Adaptado pela autora, 2024.

Figura 3 - Coluna estratigráfica simplificada dos Supergrupos Espinhaço e São Francisco, com destaque para o Grupo Una.



Fonte: SPOHR (2014). Adaptado pela autora, 2024.

O Grupo Una se desenvolveu em uma bacia intracratônica ampla e rasa, e as duas sub-bacias foram separadas tectonicamente (ARAUJO, 2012). O nome Grupo Una refere-se aos sedimentos carbonáticos e terrígenos que afloram nas bacias de Irecê, Una-Utinga e Ituaçu (SILVA, 1994).

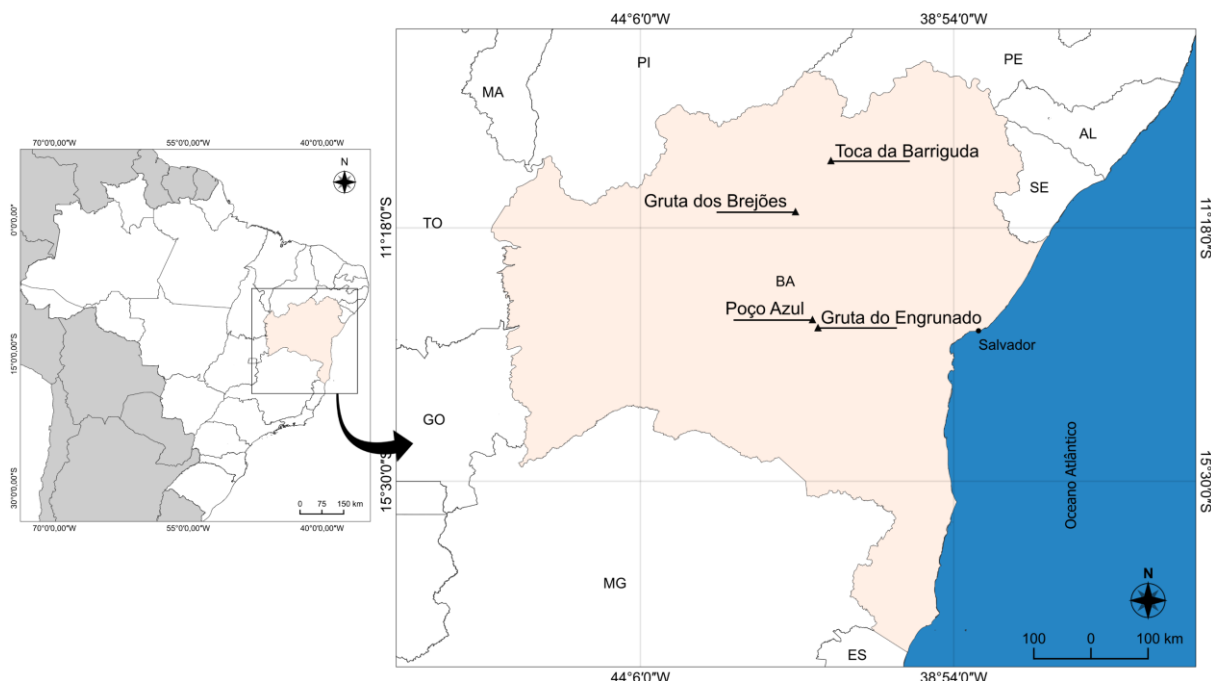
A Formação Bebedouro, que ocorre na base, é constituída de diamictitos, arenitos e pelitos, ordenados em camadas, alternadas ou não, limitadas por contatos bruscos, erosivos e gradativos (GUIMARÃES, 1996), já a formação Salitre, que ocorre no topo, é constituída por uma sequência carbonática, com pequenas intercalações de terrígenos (SOUZA et al., 1993). A deposição inicial do grupo, a Formação Bebedouro ocorreu no início do Neoproterozóico e relaciona-se a um evento glacial continental. Com o surgimento gradativo de um clima semi-árido, houve uma liberação das águas das geleiras que contribuíram para a elevação do nível médio das marés. Esse processo auxiliou na elevação e propiciou as condições para deposição das unidades carbonáticas da Formação Salitre, em ambientes de supra, inter e submaré (GUIMARÃES, 1996; SAMPAIO, 2001).

A formação Salitre foi inicialmente denominada Calcário Salitre, sendo sua localidade tipo estabelecida no vale do rio Salitre, no Estado da Bahia. Essa unidade consiste em uma sequência carbonática com pequenas intercalações de rochas siliciclásticas, depositada em uma bacia do tipo rampa carbonática formada no contexto de um mar epicontinental (DOMINGUEZ, 1993; MISI; VEIZER, 1996).

Considerando a estratigrafia, a Formação Salitre está sobreposta à Formação Bebedouro e sotoposta às coberturas superficiais Fanerozoicas (ALKMIN; MARTINS-NETO, 2012). As exposições destas formações ocorrem em sinclinais que comumente são referidas como “bacias” ou “sub-bacias” (SANTANA, 2016). A Formação Salitre é constituída por rochas carbonáticas, calcíticas e dolomíticas, com intercalações de rochas terrígenas (SANTANA, 2016).

Nas próximas seções são apresentadas, individualmente, as descrições dos depósitos cársticos estudados neste trabalho: Toca da Barriguda (Campo Formoso), Gruta dos Brejões (São Gabriel, João Dourado e Morro do Chapéu), Gruta do Engrunado (Nova Redenção) e Poço Azul do Milú (Nova Redenção), localizadas no estado da Bahia, Brasil (Figura 4).

Figura 4 - Mapa de localização das cavernas Toca da Barriguda, Gruta dos Brejões, Gruta do Engrunado e Poço Azul.

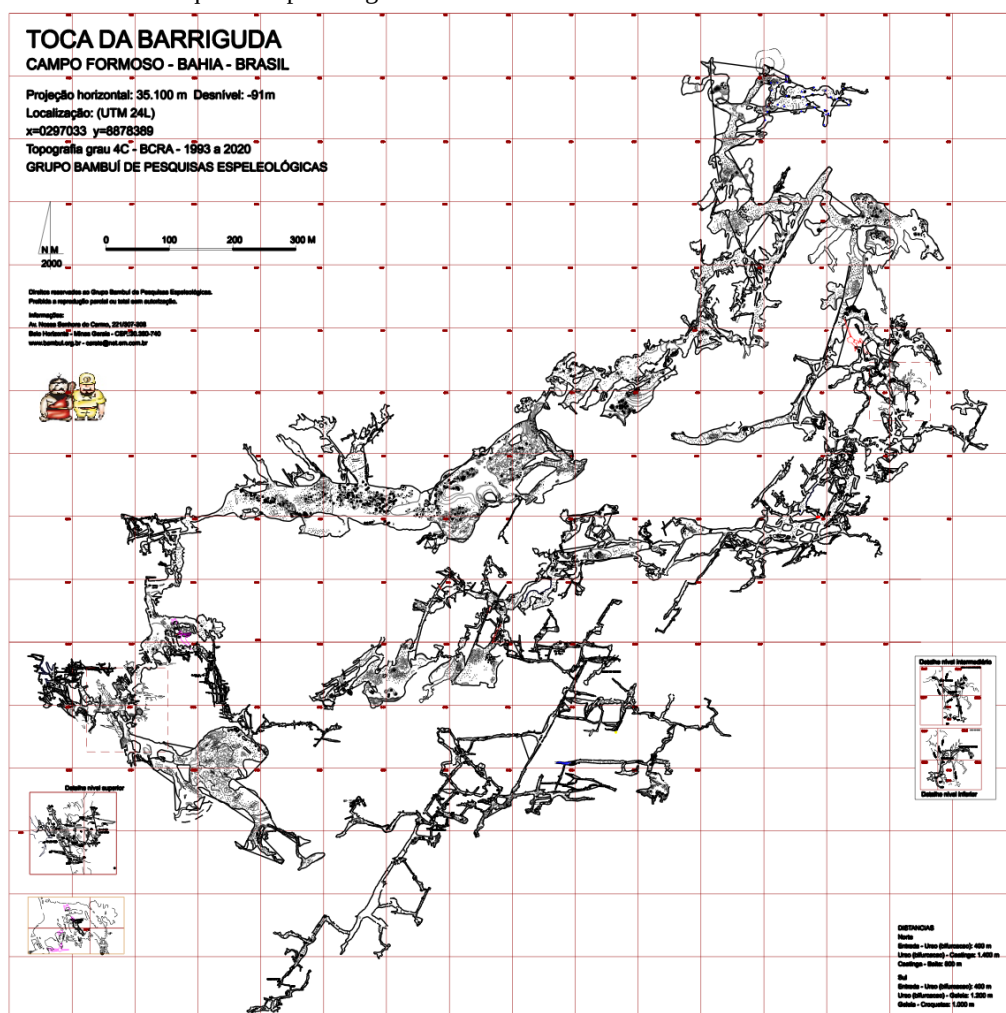


Fonte: A autora, 2024.

2.1 Toca da Barriguda

A Toca da Barriguda (TBR) ($10^{\circ}08'26''\text{S}$, $40^{\circ}51'08''\text{W}$), localizada no município de Campo Formoso, no norte do Estado da Bahia (Figura 4), é uma das maiores cavernas da América do Sul. Assim como as demais cavernas no Grupo Una, na região de Campo Formoso, a TBR possui uma morfologia com padrão ramiforme (AULER; SMARTM, 2003), caracterizada por galerias irregulares semelhantes a ramos que se estendem, de forma aleatória, além da porção central da caverna (PALMER, 1991) (Figura 5). A caverna se desenvolveu em rochas carbonáticas pré-cambrianas da Formação Salitre, datadas de aproximadamente 600-670 Ma, compreendendo principalmente calcários marinhos e dolomitas (MISI; VEIZER, 1998; AULER et al., 2017).

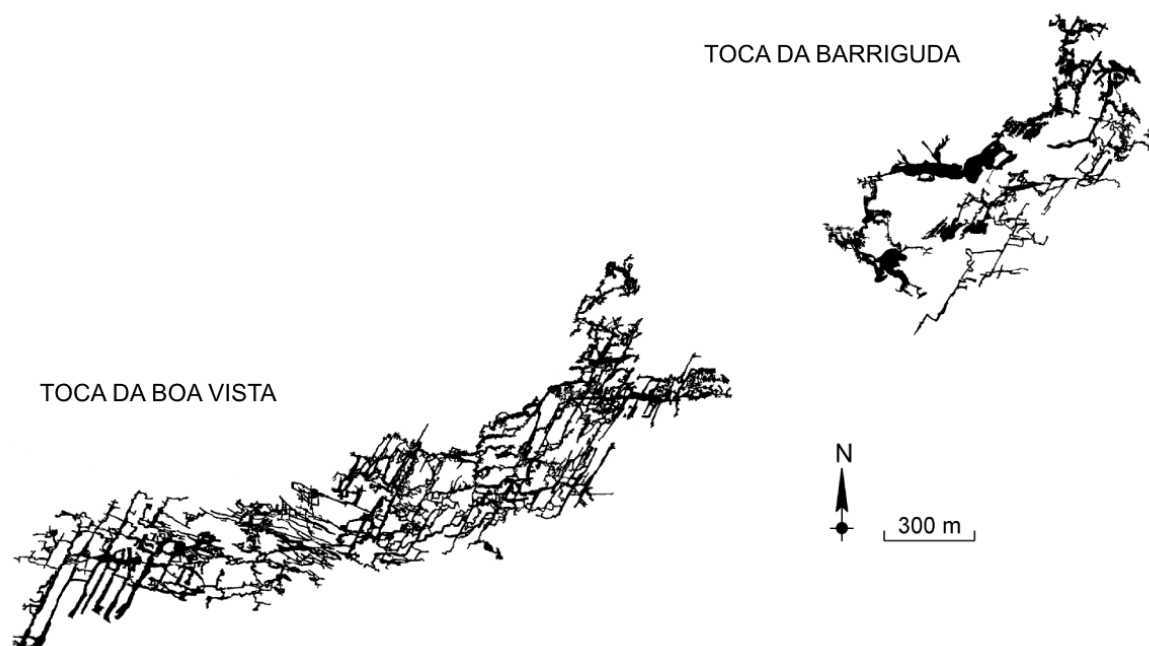
Figura 5 - Mapa da Caverna Toca da Barriguda cedido pelo Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas.



Fonte: GRUPO BAMBUÍ DE PESQUISAS ESPELEOLÓGICAS, 2024.

A TBR faz parte do mesmo complexo que a Toca da Boa Vista (TBV) (AULER; SMART, 2002) e por compartilharem uma história evolutiva e características similares, essas cavernas são chamadas de sistema de cavernas TBV-TBR (AULER et al., 2017) (Figura 6). Segundo Auler et al. (2017), o início da espeleogênese desse sistema, provavelmente, ocorreu a dezenas ou centenas de milhões de anos. Nesta perspectiva, este sistema está entre as cavernas mais antigas do mundo.

Figura 6 - Planta baixa do sistema de cavernas Toca da Boa Vista e da Toca da Barriguda.



Fonte: AULER; SMART, 2002. Adaptado pela autora, 2024.

A partir da década de 1990, o sistema de cavernas TBV-TBR passou a ser amplamente estudado, principalmente em pesquisas voltadas ao Quaternário (e.g., CZA PLEWSKI; CARTELLE, 1998; HARTWIG; CARTELLE, 1996; AULER et al. 2004; DANTAS et al., 2022).

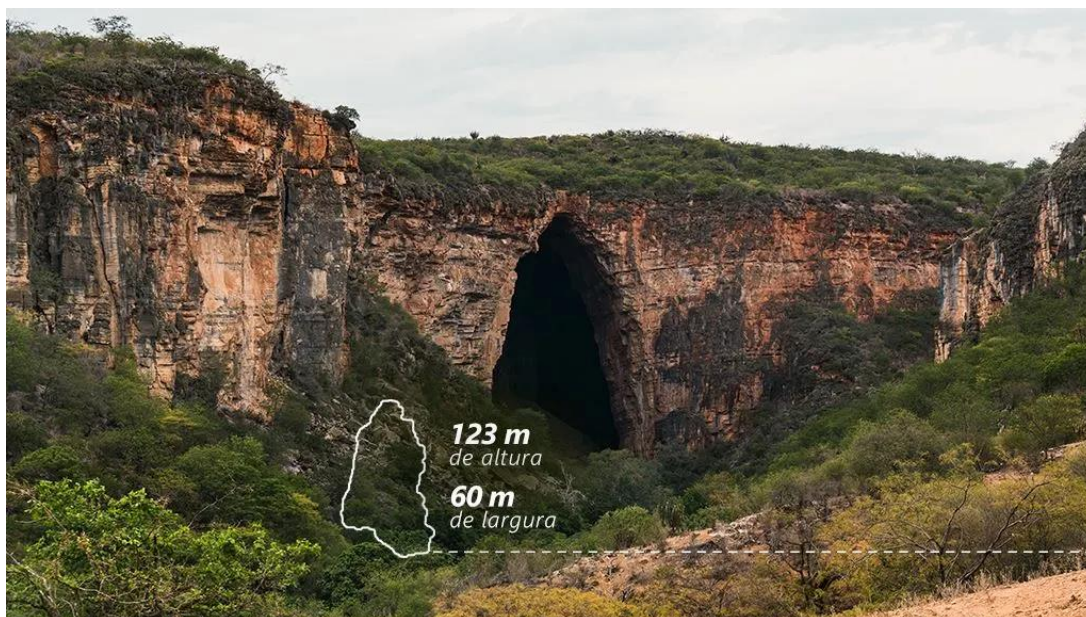
2.2 Gruta dos Brejões

A Gruta dos Brejões (11°00'26"S 41°26'04"O) está localizada ao norte da Chapada Diamantina no município de Morro do Chapéu, Bahia, Brasil (Figura 4). Desenvolvida durante o Neoproterozóico, a gruta situa-se na porção norte da borda oriental da Bacia Sedimentar de Irecê e é majoritariamente constituída de litologia calcária pertencente à Formação Salitre (BERBERT-BORN; KARMANN, 2002). A caverna desenvolve-se no vale do rio Jacaré, localmente também denominado de Vereda do Romão Gramacho (BERBERT-BORN; KARMANN, 2002; VOLKMER-RIBEIRO et al., 2010).

A caverna é dividida em dois segmentos, denominados Brejões I e Brejões II, separados por um trecho desmoronado (BERBERT-BORN; KARMANN, 2002). A Gruta dos Brejões destaca-se por se conectar com o exterior através de dolinas de abatimentos, com a

entrada principal atingindo mais de 100 m de altura (Figura 7), e por apresentar grandes condutos, salões, espeleotemas e claraboias (BERBERT-BORN; KARMANN, 2002).

Figura 7 - Entrada da caverna Gruta dos Brejões, Bahia, Brasil.

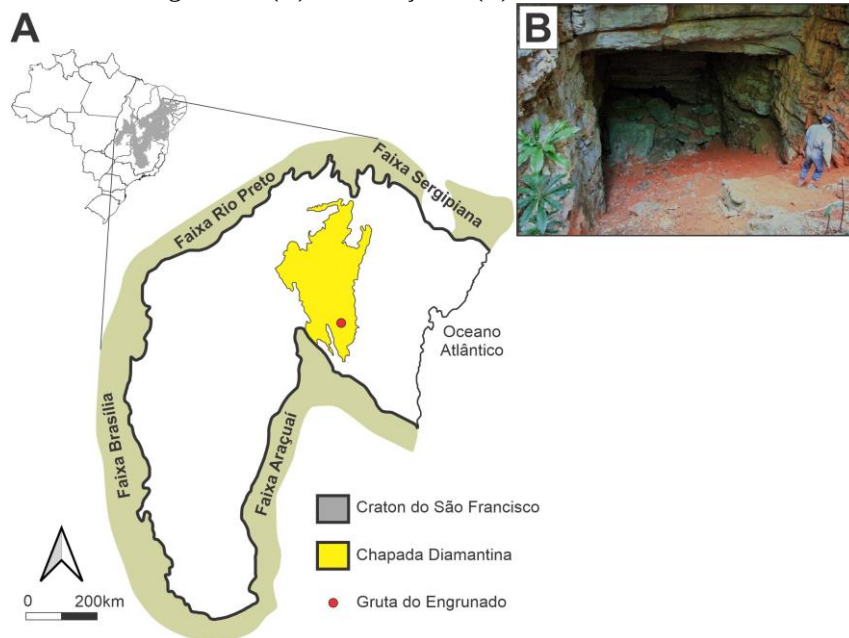


Fonte: MARTINS (2022).

2.3 Gruta do Engrunado

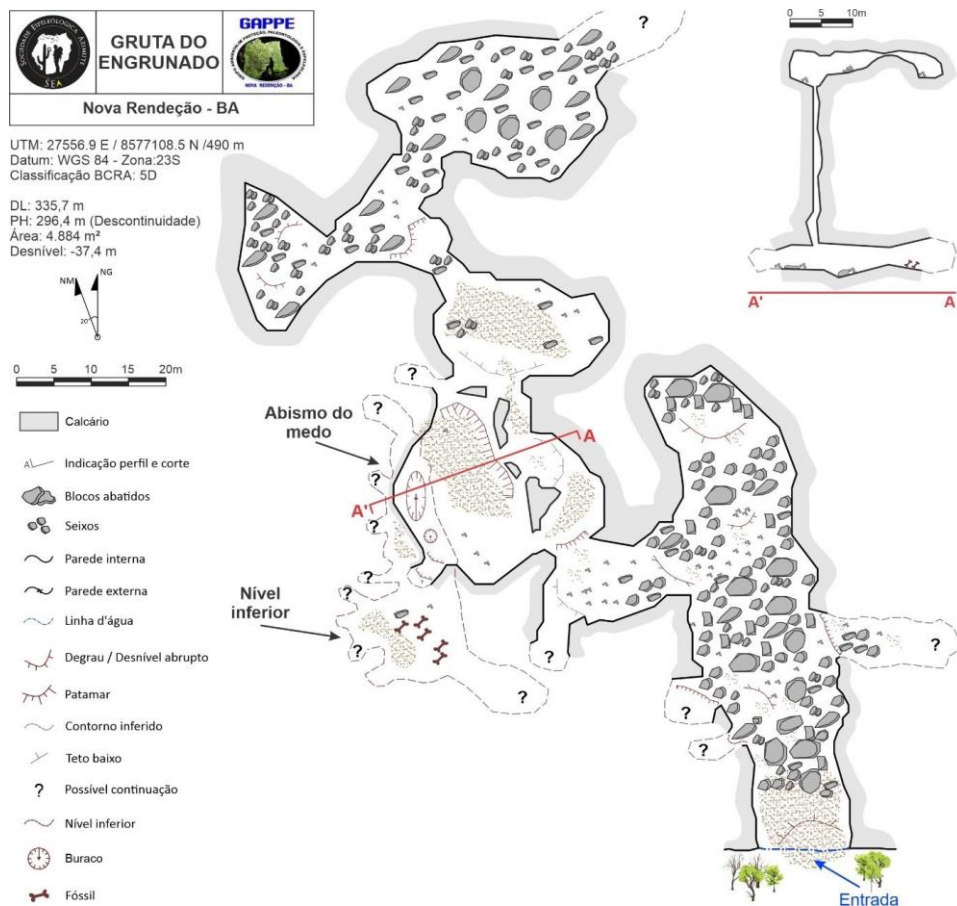
A Gruta do Engrunado (12°86'30"S, 41°06'81"O) está localizada no município de Nova Redenção, região da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil (Figura 4). A entrada da caverna consiste em um amplo conduto principal, com fendas em seu interior interligando galerias e continuações em níveis inferiores (Figura 8 e 9) (ARAÚJO et al., 2022). A caverna está inserida no Grupo Una, domínio da sub-bacia Una-Utinga (Neoproterozóico) de caráter intracratônico, constituída por uma sequência de sedimentos carbonáticos epicontinentais-marinhos (SILVA, 1994).

Figura 8 - Gruta do Engrunado: (A) Localização; e (B) Entrada da caverna.



Fonte: ARAÚJO et al. (2022).

Figura 9 - Mapa topográfico representando a planta baixa do setor principal e o perfil do “abismo do medo” que acessa os níveis inferiores da Gruta do Engrunado.



Fonte: ARAÚJO et al. (2022).

2.4 Poço Azul

A caverna Poço Azul ($12^{\circ}46'49.71''$ S; $41^{\circ}09'02.72''$ O), conhecida também como Poço Azul do Milú, encontra-se às margens do Rio Paraguaçu, no município de Nova Redenção, na região da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil (Figura 4 e 10). A caverna está localizada dentro do contexto geológico do Supergrupo São Francisco, no Grupo Una, no domínio da sub-bacia Una-Utinga. Trata-se de sedimentos neoproterozoicos intracratônicos, compreendendo uma sequência de depósitos carbonáticos epicontinentais-marinhos (SILVA, 1994).

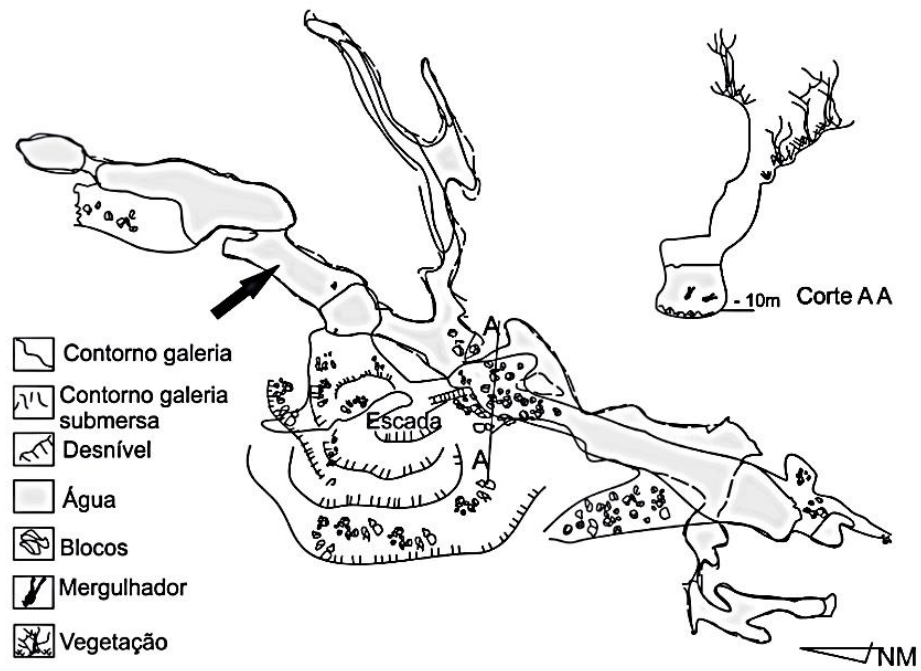
Figura 10 - Poço Azul, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.



Fonte: RENNE [s.d.].

A gruta ocorre no interior de uma dolina de colapso assimétrica, com aproximadamente 50 metros de diâmetro, interceptando o nível freático 30 metros abaixo (RUBBIOLI, 1998) (Figura 11).

Figura 11 - Mapa topográfico da caverna Poço Azul.



Nota: Seta = conduto de local de coleta dos fósseis.

Fonte: VASCONCELOS et al. (2016). Adaptado pela autora, 2024.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

No total, foram analisados 2042 espécimes (Quadro 4), compreendendo elementos cranianos, dentes isolados e elementos pós-cranianos. Todos os espécimes foram previamente resgatados por diferentes grupos de pesquisa ao longo dos últimos 30 anos. Os fósseis provenientes das cavernas Toca da Barriguda e Gruta do Engrunado estão depositados no acervo científico do Laboratório de Ecologia e Geociências do Instituto Multidisciplinar em Saúde da Universidade Federal da Bahia, campus Anísio Teixeira (IMS/CAT-UFBA), localizado no município de Vitória da Conquista, Bahia. Os materiais provenientes das cavernas Gruta dos Brejões e Poço Azul estão depositados na coleção do Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais (MCL) da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC-MG), situado no município de Belo Horizonte, Minas Gerais.

As análises tafonômicas foram conduzidas nas cavernas Toca da Barriguda, Gruta do Engrunado e Poço Azul, enquanto as análises icnológicas foram realizadas em fósseis das cavernas Toca da Barriguda e Gruta dos Brejões.

Quadro 4 - Amostragem do material analisado.

Caverna	Amostra	Acervo científico	Estudos realizados
Toca da Barriguda	410	Laboratório de Ecologia e Geociências / IMS/CAT-UFBA	Tafonomia e icnologia
Gruta dos Brejões	5	Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais / PUC-MG	Icnologia
Gruta do Engrunado	263	Laboratório de Ecologia e Geociências / IMS/CAT-UFBA	Tafonomia, icnologia e paleopatologia
Poço Azul	1364	Laboratório de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais / PUC-MG	Tafonomia

Fonte: A autora, 2024.

3.2 Métodos

3.2.1 Análises macroscópicas

Neste estudo, foram identificadas e interpretadas feições tafonômicas macroscópicas, bem como aspectos taxonômicos quantitativos. Não foram considerados aspectos estratigráficos, dado que os materiais analisados estão depositados em coleções científicas e tais coletas não foram realizadas seguindo critérios tafonômicos. Os seguintes atributos tafonômicos foram avaliados: (i) composição e representação taxonômica; (ii) estágios ontogenéticos; (iii) representatividade óssea; (iv) grau de integridade física; (v) padrões de quebra; (vi) intemperismo; (vii) desarticulação; (viii) padrões de coloração e impregnação; (ix) abrasão; (x) corrosão; (xi) incrustação; e (xii) marcas de insetos.

Em relação à composição taxonômica, que se refere aos táxons presentes no depósito, foram adotados procedimentos que incluíram a contagem do Número de Partes Esqueléticas Identificáveis (NISP) e o cálculo do Número Mínimo de Indivíduos (MNI) (BADGLEY, 1986; LYMAN, 1994; 2008), com base no elemento esquelético mais abundantemente representado (LYMAN, 1994). Para a identificação do estágio ontogenético, foram considerados, nas vértebras, o grau de fusão entre o centro vertebral e o disco vertebral, e nos ossos longos, o grau de fusão das epífises. Dado que o estágio ontogenético reflete apenas o padrão de idade relativa dos indivíduos, optou-se pela classificação em adultos e juvenis (ARAÚJO-JÚNIOR et al., 2013).

A classificação do grau de integridade física foi estabelecida com base em três categorias: “completos”, “parciais” ou “fragmentados”. O termo “completos” foi atribuído aos espécimes que apresentaram mais de 95% do elemento esquelético original; “parciais” refere-se àqueles que conservaram entre 50% e 95% da estrutura original; enquanto “fragmentados” diz respeito aos exemplares que possuíam menos de 50% do elemento esquelético preservado (BEHRENSMEYER, 1991). Diferentemente dos adultos, os elementos de indivíduos juvenis, as epífises e as diáfise separadas foram considerados individualmente como completo, uma vez que a ausência de fusão não reflete uma quebra tafonômica. Os padrões de quebra dos elementos foram classificados de acordo com Shipman et al. (1981) em perpendicular e irregular, perpendicular e lisa, em espiral e colunar.

As marcas de intemperismo foram caracterizadas de acordo com os seis estágios estabelecidos por Behrensmeyer (1978), onde o estágio 0 representa o osso inalterado e o estágio 5 indica o grau mais avançado de alteração causada pelo intemperismo. Abaixo são descritos detalhadamente os estágios definidos por Behrensmeyer (1978):

- a) Estágio 0: o osso não apresenta sinais de rachaduras.
- b) Estágio 1: a superfície óssea começa a apresentar sinais de rachaduras, estendendo-se paralelamente ao maior eixo do elemento esquelético.
- c) Estágio 2: o perióstio, membrana de tecido conectivo que reveste exteriormente o osso, começa a soltar lascas e as rachaduras se intensificam.
- d) Estágio 3: a superfície óssea apresenta uma textura fibrosa, caracterizada por porções intemperizadas, homogêneas e ásperas do osso compacto. Toda a camada concêntrica externa foi removida.
- e) Estágio 4: grandes e pequenas lascas podem se soltar quando ocorre movimentação do osso. A superfície óssea apresenta textura fibrosa.
- f) Estágio 5: grandes lascas se soltam quando ocorre movimentação do osso. A forma do osso não pode ser identificada e o osso pode se desintegrar in situ.

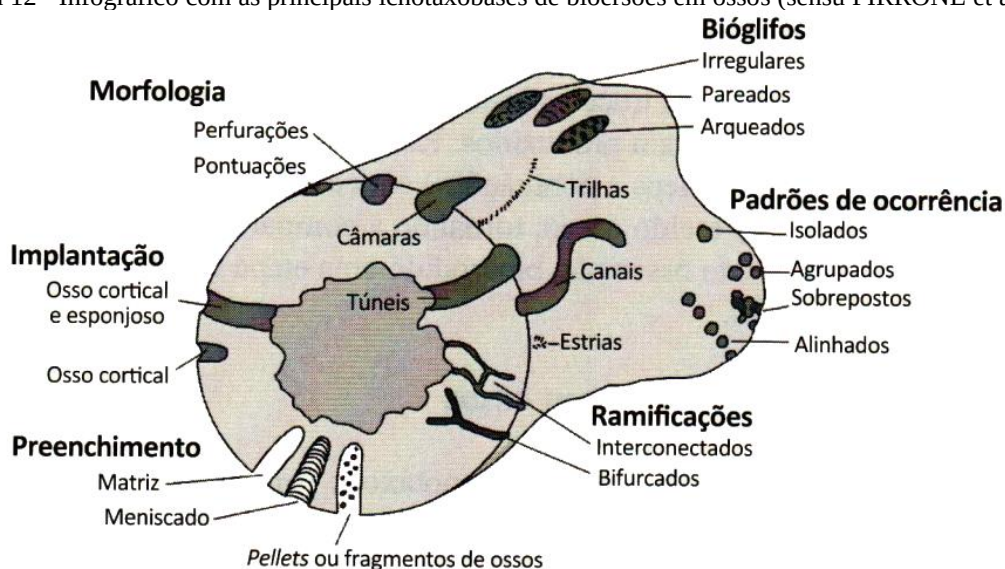
A análise de transportabilidade foi realizada com base nos estudos realizados por Voorhies (1969) e Frison & Todd (1986). Para os animais de menor porte (< 100 kg), os elementos esqueléticos foram agrupados em três grupos principais e dois intermediários de transportabilidade (VOORHIES, 1969): Grupo I - elementos quase que imediatamente removidos da carcaça por via hidráulica, formando acúmulos altamente selecionados; Grupo II - elementos removidos gradualmente e que são transportados em contato com o fundo; e Grupo III - elementos que tendem a apresentar pouco ou nenhum transporte. Os grupos intermediários (I & II e II & III) agrupam os ossos que apareceram, durante os experimentos de Voorhies (1969), em mais de um grupo.

Os animais de grande porte (> 100 kg) não podem ser classificados pelo mesmo método citado anteriormente devido às diferenças na morfologia e densidade dos ossos (ARAÚJO-JÚNIOR et al., 2012). Para esses animais, foi utilizado o método do *Fluvial Transport Index* (FTI) (FRISON; TODD, 1986). De acordo com o método FTI, os elementos são classificados em três grupos: grupo I – FTI maior ou igual a 75 (mais transportáveis); grupo II – FTI entre 74 e 50 (transporte intermediário); grupo III – FTI menor ou igual a 50 (menos transportáveis) (FRISON; TODD, 1986). As feições que representam abrasão,

corrosão, incrustação e sinais de bioerosão foram registradas em uma matriz binária (ausência e presença).

Para caracterizar as bioerosões em substrato ósseo, foram consideradas as icnotaxobases, que descrevem os padrões morfológicos, ramificações, padrões de ocorrência, bioglifos e preenchimento (PIRRONE et al., 2014b) (Figura 12). A sistemática icnológica foi estabelecida por meio de comparações com a literatura especializada (ROBERTS et al., 2007; PIRNONE et al., 2014a; PAES-NETO et al., 2016; PARKINSON, 2016; XING et al., 2016; HOPNER; BERTLING, 2017; SERRABO-BRANÃS et al., 2018; TRIFILIO et al., 2023).

Figura 12 - Infográfico com as principais icnotaxobases de bioersões em ossos (sensu PIRNONE et al., 2014b).



Fonte: PAES-NETO; FRANCISCHINI, 2020.

Para identificar os sinais paleopatológicos, foram conduzidas análises macroscópicas e exame de raio-X da fratura óssea utilizando o aparelho de raio-X 200/100 New Vet, MED 200, com corrente de 200mA e tensão de 100kV. Para caracterizar a lesão, foi utilizado o sistema de classificação de tipos de fratura e mecanismos de lesão proposto por Lovell (1997).

3.2.2 Análises estatísticas

Para verificar a existência de diferença significativa entre os grupos estudados no capítulo 6 desta tese, foi realizado um teste de Análise de Similaridade (ANOSIM - *analysis*

of similarities). O nível de significância considerado neste estudo foi de 0,05. Os valores dos atributos tafonômicos estudados foram expressos quantitativamente em frequência absoluta e/ou frequência relativa percentual (%).

As análises foram conduzidas utilizando os softwares PAST (*Paleontological Statistics*) versão 4.03 (HAMMER et al., 2001) e "R", versão 4.3.1 (2023). Os gráficos foram produzidos utilizando o Microsoft Excel 365 (versão 2403) e as bibliotecas *Matplotlib*, *Numpy*, *Pandas* e *Seaborn*, na linguagem de programação Python (versão 3.8.16).

3.2.3 Terminologias

A tafocenose foi categorizada, segundo a classificação de Eberth et al. (2007), em “monotáxica”, “paucitáxica” ou “multitáxica”, com base no número de táxons representados. As acumulações “monotáxicas” consistem em tafocenoses contendo remanescentes de um único táxon. Aquelas classificadas como “paucitáxicas” abrigam entre dois e nove táxons distintos. Por sua vez, as acumulações “multitáxicas” compreendem dez ou mais táxons representados. Em termos de dominância dentro da acumulação, um conjunto “monodominante” denota uma acumulação no qual um táxon constitui mais de 50% do NISP total ou MNI total. Por outro lado, um conjunto “multidominante” é aquele que nenhum táxon constitui mais de 50% do NISP total ou MNI total (EBERTH et al., 2007).

O uso dos termos “espécime” e “elemento esquelético” seguem as definições de Lyman (1994): (i) espécime, uma “unidade observacional” (osso completo ou fragmento ósseo); e (ii) elemento esquelético, “uma unidade anatômica natural de um esqueleto”. Em relação ao local de morte dos vertebrados, a classificação das acumulações foi conduzida conforme proposto por Araújo-Júnior (2016), em acumulações preservadas *in situ*, quando o animal morre no local em que foi encontrado, sem transporte; periféricas, quando sofrem pouco transporte do seu local de morte; e *ex situ*, quando são preservadas longe do seu local de morte.

Quanto ao porte dos mamíferos, foram adotadas as categorias sugeridas por Prevosti e Vizcaíno (2006) e Araújo-Júnior e Porpino (2011): (i) “porte pequeno”, referente a espécies com massa corporal inferior a 10 kg; (ii) “porte médio”, abrangendo indivíduos com massa corporal entre 10 e 100 kg; (iii) “grande porte”, englobando mamíferos cuja massa corporal varia de 100 a 1000 kg; e (iv) “megamíferos” acima de 1000 kg.