



Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Centro de Tecnologia e Ciências

Faculdade de Geologia

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio

**Integrando tafonomia, paleoicnologia e geomatemática a análises
paleontológicas de vertebrados quaternários preservados em
cavernas da Região Intertropical Brasileira**

Rio de Janeiro

2023

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio

**Integrando tafonomia, paleoicnologia e geomatemática a análises paleontológicas
de vertebrados quaternários preservados em cavernas da Região Intertropical
Brasileira**

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. Kleberson de Oliveira Porpino

Rio de Janeiro

2023

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ/REDE SIRIUS/CTCC

T827 Trifilio, Lucas Henrique Medeiros da Silva.
Integrando tafonomia, paleoicnologia e geomatemática a análises paleontológicas de vertebrados quaternários preservados em cavernas da Região Intertropical Brasileira / Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio.– 2023.
182 f. : il.

Orientador: Hermínio Ismael de Araújo Júnior.
Coorientador: Kleberon de Oliveira Porpino.

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

1. Geologia estratigráfica - Teses. 2. Paleontologia – Vertebrados -Teses. 3. Tafonomia - Teses. 4. Sedimentologia - Cavernas - Quaternário - Teses. 5. Icnologia – Teses. I. Araújo Júnior, Hermínio Ismael de. II. Porpino, Kleberon de Oliveira. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Faculdade de Geologia. IV. Título.

CDU: 551.79

Bibliotecária Responsável: Priscila Freitas Araujo/ CRB-7: 7322

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

Assinatura

Data

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio

**Integrando tafonomia, paleoicnologia e geomatemática a análises paleontológicas
de vertebrados quaternários preservados em cavernas da Região Intertropical
Brasileira**

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 novembro de 2023.

Orientador: Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior

Faculdade de Geologia – UERJ

Coorientador: Prof. Dr. Kleberson de Oliveira Porpino

Universidade Estadual do Rio Grande do Norte - UERN

Banca examinadora:

Prof. Dr. Rafael Costa da Silva

Serviço Geológico do Brasil – SGB

Prof^a. Dr^a. Lílían Paglarelli Bergqvist

Instituto de Geociências – UFRJ

Prof. Dr. Celso Lira Ximenes

Petróleo Brasileiro S/A – PETROBRÁS

Prof. Dr. Hernani Aquini Fernandes Chaves

Faculdade de Geologia – UERJ

Prof^a. Dr^a. Claudia Ines Montalvo

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales – UNLPAM

Rio de Janeiro

2023

DEDICATÓRIA

Dedico esta tese a todos aqueles que se importam com a ciência, com a vida, com o futuro e com o presente, mas sem nunca se esquecer do passado e suas lições.

AGRADECIMENTOS

Ao longo deste doutorado, muitos obstáculos surgiram, dos quais a maioria foi superada. Entretanto, a vida não é vivida sozinha. Sempre precisamos de pessoas boas por perto, e algumas não tão boas também, para que a gente aprenda a lidar com as intempéries que venham a aparecer. Talvez a vida seja, mas não resumida a tal, um longo caminho com obstáculos e auxílios. Portanto, eu acredito que seja de extrema importância sermos gratos a tudo que nos ocorre ao longo de nossa trajetória.

Inicialmente, eu quero agradecer a todo o apoio da minha família, que desde o início do meu doutorado me deram apoio moral, emocional e financeiro. Como todo estudante, também fui refém de um bolsa defasada pelos governos federal e estadual, que limitava bastante meu custo de vida e minha disposição de continuar escrevendo minha tese. De “bônus”, precisamos enfrentar uma pandemia aliada à ignorância de negacionistas, que tornou nosso “retorno ao normal” muito mais lento do que esperado, e que contribuiu negativamente para minha produção acadêmica. Portanto, eu devo imensamente a todos os meus familiares que apoiaram nesses momentos tão difíceis.

A pandemia teve um ponto positivo, colocando em minha vida uma mulher espetacular, que hoje divide o teto e a vida comigo. Sou grato a ela, Aline Lima, por todo o apoio e companheirismo, principalmente pelos seus conselhos nos meus momentos e fraqueza e insegurança. Você nunca saiu do meu lado e sempre achava um modo de acalmar meu coração.

Agradeço aos meus orientadores, os professores Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior e Dr. Kleber de Oliveira Porpino por todas as correções, críticas, elogios e sugestões, que contribuíram imensamente para minha evolução acadêmica. E claro, por toda a paciência e por não desistirem de mim durante essa pandemia que me tirou completamente do rumo do meu doutorado.

Agradeço aos meus amigos, verdadeiros amigos, que permaneceram na minha vida e não permitiram que a pandemia nos afastasse. Mesmo à distância física, a amizade perdura e as conversas não se extinguem. Em especial, ao amigo de longa data do colégio, Lio Lucena, aos amigos da graduação em Geologia, Mateus de Araújo Silva, Alexandre Paixão, Samir Valcácio, Plínio Lima, Tyrone Vilela, Ariane Felix, e aos amigos que fiz durante o mestrado e doutorado, Thaís Parméra e Ulisses Dardon (*in memoriam*).

Agradeço ao Prof. Dr. Rafael Costa da Silva por ter concedido acesso à coleção de vertebrados fósseis do Museu de Ciências da Terra e do Serviço Geológico do Rio de Janeiro, os quais foram de extrema importância para compor minha tese.

Agradeço à Dr. Yumi Asakura e ao Prof. Dr. Edison Vicente Oliveira por terem concedido acesso à coleção de vertebrados fósseis do Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal do Pernambuco, os quais foram de extrema importância para compor minha tese.

Agradeço aos colegas de trabalho do Laboratório de Paleontologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro pelos trabalhos desenvolvidos juntos e pelos debates sobre paleontologia, Tafonomia e icnologia.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Faculdade de Geologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro pela vaga que conquistei para cursar o doutorado e pelos auxílios financeiros que permitiram que eu fosse coletar dados para a tese e apresentar um resumo no 37º Congresso Brasileiro de Espeleologia na cidade de Curitiba/PR.

Agradeço à CAPES pela bolsa concedida durante quatro anos e meio de doutorado, e pelo auxílio PROAP concedido em 2022, sem os quais seria impossível coletar os dados da tese e, portanto, cursar o doutorado.

Qualquer um de nós é mestre, que sabe contos, mitos, lendas, versos, superstições, que sabe fazer caretas, apertar mão, bater palmas e tudo quanto caracteriza a cultura anônima e coletiva.

Luís da Câmara Cascudo

RESUMO

TRIFILIO, Lucas Henrique Medeiros da Silva. **Integrando tafonomia, paleoicnologia e geomatemática a análises paleontológicas de vertebrados quaternários preservados em cavernas da Região Intertropical Brasileira**. 2023. 182 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

Depois que um animal morre, seus restos irão se comportar como partículas sedimentares e, portanto, estarão sujeitos a todos os processos físicos, químicos e biológicos presentes no ambiente. Toda e qualquer interação sofrida por esses restos fica preservada em suas superfícies na forma de feições tafonômicas, as quais permitem entender como essa matéria orgânica presente na biosfera se preserva no registro geológico, e icnológicas, as quais permitem inferir relações paleoecológicas. Dentre os depósitos fossilíferos, as cavernas possuem um alto potencial para preservação desses restos por longos períodos por serem estruturas quase que totalmente isoladas da superfície. No Brasil, as cavernas situadas dentro da Região Intertropical Brasileira abrigam grande diversidade da Megafauna Quaternária, mas com muitos estudos não abrangendo os modos de preservação de suas assembleias fossilíferas. Portanto, para esta tese, cinco assembleias fossilíferas de cavernas da Região Intertropical Brasileira foram estudadas dos pontos de vista tafonômico e icnológico. As análises tafonômicas permitiram inferir quais fatores ambientais contribuíram para a acumulação e preservação das assembleias fossilíferas dentro das cavernas do Complexo Suíço e F3, no Rio Grande do Norte, e Toca das Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras, na Bahia. Além disso, análises de agrupamento e fatores permitiram determinar três modos de preservação comuns a todas as cavernas. O agrupamento principal incluiu quebras irregulares, intemperismo ausente/leve e ausências de abrasão e corrosão, implicando que os restos foram rapidamente soterrados durante a bioestratinomia. As análises de fatores permitiram inferir que a incrustação foi a principal feição a segregar o Complexo Suíço e a Lapa dos Peixes das cavernas. Por fim, os dados icnológicos permitiram identificar marcas de predação e necrofagia de vertebrados carnívoros, além de marcas de necrofagia produzidas por insetos osteófagos durante os processos de decomposição do tecido mole.

Palavras-chave: depósitos fossilíferos; quaternário; análise de agrupamentos; análise de fatores; nordeste.

ABSTRACT

TRIFILIO, Lucas Henrique Medeiros da Silva. **Integrating taphonomy, paleoichnology and geomathematics to paleontological analyzes of Quaternary vertebrates preserved in caves in the Brazilian Intertropical Region.** 2023. 182 f. Tese (Doutorado em Geociências) – Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

Following death, an animal's remains take on the characteristics of sedimentary particles and are thus susceptible to all environmental physical, chemical, and biological processes. All of the interactions that these remains underwent are preserved on their surfaces as taphonomic features, which help the understanding of how this organic matter from the biosphere is preserved in the geological record, and ichnological features, which help to infer paleoecological relationships. Due to their practically total isolation from the surface, caves have a high potential for long-term preservation of these fossilized remains among fossiliferous deposits. A wide variety of Quaternary Megafauna can be found in Brazil's caves in the Brazilian Intertropical Region, although many studies do not discuss how to preserve their fossil assemblages. Thus, five fossiliferous assemblages from caves in the Brazilian Intertropical Region were examined from an ichnological and taphonomic perspective for this thesis. The environmental conditions that led to the formation and preservation of fossiliferous assemblages in the caves of Complexo Suíço and F3, in Rio Grande do Norte State, and Toca das Onças, Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras, in Bahia State, could be inferred because of taphonomic analyses. Moreover, it was possible to identify three common preservation modes for all caves using cluster and factor analyses. The major group suggested that the bones were quickly buried during biostratinomy, as evidenced by irregular breaks, absent or light weathering, and absences of abrasion and corrosion. Using factor analyses, it was observed that the primary feature separating the Complexo Suíço and Lapa dos Peixes from the other caves was incrustation. Lastly, the ichnological data allowed the identification of predation and necrophagy marks of carnivorous animals, as well as necrophagy marks from osteophagous insects during the decay processes of soft tissue.

Keywords: fossil deposits; quaternary; cluster analysis; factor analysis; northeast.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Estados da Região Intertropical Brasileira.....	19
Figura 2 -	Localização da caverna do Complexo Suíço.....	26
Figura 3 -	Caverna do Complexo Suíço.....	27
Figura 4 -	Lajedo do Rosário e seus pavimentos cársticos.....	28
Figura 5 -	Perfil espeleológico do Complexo Suíço.....	29
Figura 6 -	Localização da Toca das Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras.....	31
Figura 7 -	Planta espelotopográfica da Toca das Onças.....	32
Figura 8 -	Cráton São Francisco com detalhe para a Bacia de São Francisco.....	33
Figura 9 -	Lapa dos Peixes.....	36
Figura 10 -	Planta da Lapa dos Peixes.....	37
Figura 11 -	Gruna das Três Cobras.....	38
Figura 12 -	Planta da Gruna das Três Cobras.....	38

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Depósitos fossilíferos brasileiros de caverna que apresentam estudos tafonômicos.....	39
Tabela 2 - Depósitos fossilíferos brasileiros de caverna que apresentam estudos icnológicos.....	42
Tabela 3 - Procedências e quantitativo do material analisado.....	44
Tabela 4 - Composição taxonômica das cavernas estudadas.....	45
Tabela 5 - Sequência de desarticulação.....	46
Tabela 6 - Estágios de intemperismo e feições observadas.....	47
Tabela 7 - Estágios de abrasão, corrosão e incrustação, e feições observadas para cada assinatura tafonômica.....	48
Tabela 8 - Valores referentes ao porte, índices de transportabilidade e integridade física.....	49
Tabela 9 - Atributos adaptados para as análises multivariadas.....	54

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AF	Análise de Fatores
CSF	Cráton São Francisco
DGEO	Departamento de Geologia
FTI	<i>Fluvial Index Transpotation</i>
MCC	Museu Câmara Cascudo
MCT	Museu de Ciências da Terra
PAST	<i>Paleontological Statistics</i>
PETROBRÁS	Petróleo Brasileiro S/A
RIB	Região Intertropical Brasileira
SGB	Serviço Geológico do Brasil
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UERN	Universidade do Estado do Rio Grande do Norte
UFPE	Universidade Federal de Pernambuco
UFRN	Universidade Federal do Rio Grande do Norte
UNLPAM	Universidad Nacional de La Pampa

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	16
1	CONTEXTO GEOLÓGICO.....	23
1.1	Bacia Potiguar.....	23
1.1.1	<u>Formação Jandaíra.....</u>	25
1.1.2	<u>Caverna do Complexo Suíço.....</u>	25
1.2	Cráton São Francisco.....	29
1.2.1	<u>Aulacógeno Paramirim.....</u>	30
1.2.1.1	Grupo Ulna.....	30
1.2.1.1.1	Formação Salitre.....	30
1.2.1.1.2	Toca das Onças.....	31
1.2.2	<u>Bacia de São Francisco.....</u>	33
1.2.2.1	Grupo Bambuí.....	34
1.2.2.1.1	Formação Sete Lagoas.....	35
1.2.2.1.2	Lapa dos Peixes.....	35
1.2.2.1.3	Gruna das Três Cobras.....	37
2	ESTADO DA ARTE DAS PESQUISAS EM TAFONOMIA E ICNOLOGIA EM DEPÓSITOS QUATERNÁRIOS DE CAVERNAS BRASILEIRAS.....	39
2.1	Tafonomia.....	39
2.2	Icnologia.....	42
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	44
3.1	Material.....	44
3.2	Métodos.....	44
3.2.1	<u>Análises macroscópicas.....</u>	46
3.2.2	<u>Análises de dados multivariados.....</u>	50
3.2.2.1	Etapas para a realização das análises geomatemáticas.....	53
4	RESULTADOS.....	55
5	DISCUSSÃO.....	56
5.1	Manuscrito 1.....	56
5.1.1	<u>Ação de mamíferos carnívoros.....</u>	56

5.1.2	<u>Ação de insetos</u>	57
5.2	Manuscrito 2	57
5.2.1	<u>Aspectos tafonômicos</u>	57
5.2.1.1	Integridade física.....	57
5.2.1.1.1	Agente de fragmentação <i>post-mortem</i> biostratinômica.....	58
5.2.1.1.2	Fragmentação pós-fossilização.....	60
5.2.1.2	Abrasão.....	61
5.2.1.3	Incrustação e corrosão.....	61
5.2.1.4	Abundância relativa.....	62
5.2.1.5	Transporte e deposição dos restos.....	63
5.2.1.5.1	Complexo Suíço.....	63
5.2.1.5.2	F3.....	63
5.2.1.5.3	Toca das Onças.....	64
5.2.1.5.4	Lapa dos Peixes.....	64
5.2.1.5.5	Gruna das Três Cobras.....	66
5.2.1.6	Análise de Agrupamento (Modo R).....	67
5.2.1.7	Análise de Fatores (Modo Q).....	68
5.2.2	<u>Histórias tafonômicas</u>	69
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	71
	REFERÊNCIAS	72
	APÊNDICE A - Manuscrito publicado na revista <i>Ichnos</i>	89
	APÊNDICE B - Comprovante de publicação do manuscrito submetido à revista <i>Ichnos</i>	142
	APÊNDICE C – Manuscrito submetido à revista <i>Journal of South American Earth Sciences</i>	143
	APÊNDICE D – Comprovante de submissão do manuscrito submetido à revista <i>Journal of South American Earth Sciences</i>	189

INTRODUÇÃO

A paleontologia é a ciência que estuda os fósseis, que são evidências diretas ou indiretas de seres vivos que viveram no passado. O registro direto compreende restos de organismos que foram protegidos da decomposição através da ação de agentes bióticos e abióticos (SHIPMAN, 1981a), enquanto os indiretos referem-se aos traços comportamentais produzidos por animais e plantas preservados no substrato (BUATOIS; MÁNGANO, 2011), e às impressões das superfícies dos organismos no sedimento, como moldes de conchas e marcas de folhas (CASSAB, 2010).

Após morrerem, os restos dos organismos comportam-se como partículas sedimentares (i.e., bioclastos; SEILACHER, 1970) e passam a interagir com processos físico-químicos presentes no ambiente e com outros organismos (BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985; FERNÁNDEZ-JALVO; SCOTT; ANDREWS, 2010). Tais interações são as mais destrutivas (FERNÁNDEZ-JALVO; SCOTT; ANDREWS, 2010) e representam as alterações e informações mais importantes carregadas pelos fósseis (HILL, 1980; LYMAN, 1994a). Entretanto, caso esses restos sejam soterrados, pode ocorrer prevenção ou redução dos danos sofridos (FERNÁNDEZ-JALVO; SCOTT; ANDREWS, 2010; LYMAN, 1994b), aumentando as chances de preservação e induzindo os processos de fossilização (FERNÁNDEZ-JALVO; SCOTT; ANDREWS, 2010).

Com o intuito de melhor entender todas as informações presentes nos fósseis, seja após a morte do organismo ou soterramento de seus restos, o pesquisador Ivan Efremov definiu uma nova ciência dentro da paleontologia e paleoecologia, chamada de tafonomia (do grego: leis do sepultamento; EFREMOV, 1940; LYMAN, 1994a). A tafonomia é uma ferramenta de investigação multidisciplinar focada na análise de restos e traços (FERNÁNDEZ-JALVO; SCOTT; ANDREWS, 2010), a fim de entender como a matéria orgânica presente na biosfera se preserva no registro geológico (BEHRENSMEYER; MILLER, 2012; EFREMOV, 1940; FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016a; LYMAN, 1994a).

Em uma análise tafonômica, o principal objetivo é entender como os processos de fossilização afetaram a qualidade do registro fossilífero (BEHRENSMEYER; KIDWELL, 1985). Para alcançá-lo, é necessário observar as modificações presentes nos fósseis, identificar os possíveis agentes e reconstruir a história tafonômica, a qual representará uma cronologia de como os processos modificadores afetaram os restos após a morte dos

organismos (LYMAN, 1994a). Pode-se dizer, portanto, que a interpretação das feições tafonômicas, a fim de reconstruir a história *post-mortem* de um organismo ou de uma assembleia inteira, é similar à ciência forense utilizada na análise de restos humanos (BEHRENSMEYER; MILLER, 2012).

Com relação às evidências indiretas, ainda é possível fazer interpretações além das tafonômicas. A icnologia (do grego: *ikhnos* significa traço e *logía* significa ciência) é o ramo que estuda detalhadamente todas as feições biogênicas preservadas no registro fóssilífero (paleoicnologia) ou atual (neoicnologia) (BROMLEY, 1996). Tais feições são traços comportamentais (BROMLEY, 1996; BUATOIS; MÁNGANO, 2011; XING et al., 2013) que podem ficar preservados em rochas, sedimentos, grãos (BROMLEY, 1996), ossos (BUATOIS; MÁNGANO, 2011; MIKULÁŠ et al., 2006; PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014) e qualquer tipo de substrato que se preserve no registro geológico

A aplicação da icnologia se concentra em identificar relações sinecológicas entre os seres vivos e o ambiente em que vivem. Para tal objetivo, é necessário classificar cada traço de acordo com as classes etológicas a que pertence, como alimentação, locomoção e habitação (BUATOIS; MÁNGANO, 2011). Aliado à etologia, a correta descrição das morfologias e a identificação icnotaxonômica dos traços são imprescindíveis, pois permitem uma interpretação mais fiel da história tafonômica da assembleia fóssilífera.

Por último, a geomatemática tem sido uma importante ferramenta para estudos tafonômicos (e.g., ARAÚJO-JÚNIOR; PORPINO; BERGQVIST, 2017; BAR-OZ; DAYAN, 2003; MARTIN et al., 2021; REEVES; SANSOM, 2023). Ela compreende um conjunto de técnicas matemáticas e estatísticas aplicadas em diversos estudos das geociências. Dentre os vários métodos disponíveis, as análises multivariadas são as mais utilizadas na paleontologia (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001), pois permitem compreender mudanças em diversos atributos simultaneamente (DAVIS, 2002a). Tais análises relacionam simultaneamente pelo menos uma variável preditora/independente e duas ou mais variáveis-resposta/dependentes (GOTELLI; ELLISON, 2011; MANLY, 2008a). No caso da tafonomia, as variáveis preditoras são os fósseis e as variáveis-resposta são as assinaturas tafonômicas.

Cavernas como depósitos fóssilíferos

Qualquer porção da litosfera que esteja a jusante de um fluxo sedimentar pode acumular restos de organismos. O talvegue de um rio, a base de uma plataforma continental, uma mélangue, ou uma simples depressão no embasamento cristalino são possíveis jazigos.

Entretanto, nem todos os ambientes são propícios para preservar os restos, a depender do tipo de intempérie que atuará em cada lugar do planeta.

As cavernas, por exemplo, têm sido amplamente estudadas do ponto de vista paleontológico, devido ao seu alto potencial para preservação de restos de vertebrados por longos períodos (BRAIN, 1980; GILLIESON, 1996; SIMMS, 1994). Isso porque elas são estruturas quase que totalmente isoladas da superfície, fato que permite proteger os ossos de agentes modificadores e que mantêm seu interior com temperatura e umidade praticamente constantes (ANDREWS, 1990; GILLIESON, 1996; SIMMS, 1994).

Geomorfologicamente, as cavernas são cavidades rochosas formadas por processos naturais e que permitem o acesso do ser humano (BRASIL, 2008). Nesse contexto, as cavernas mais comuns são feições cársticas geradas por dissolução química em rochas de alta solubilidade, baixa porosidade primária e alta permeabilidade secundária (SIMMS, 1994), as quais podem ter sua gênese afetada por atividade tectônica e variação do nível do mar (GILLIESON, 1996).

A acumulação de fósseis dentro das cavernas, no entanto, depende da morfologia da caverna (ANDREWS, 1990; BRAIN, 1980; SIMMS, 1994), do tempo que esteve aberta (BRAIN, 1980), dos hábitos dos animais aos quais os fósseis pertencem e da funcionalidade da caverna para a fauna, seja atual ou pretérita (ANDREWS, 1990; SIMMS, 1994). Em algumas cavernas africanas, por exemplo, os restos foram depositados devido à morte natural de animais dentro ou próximo da caverna, e por necrófagos que a usaram como covil (BRAIN, 1980). Em outro exemplo, na *Grotte du Bison*, França, os pesquisadores interpretaram a caverna como um covil de predadores e ocupação temporária de humanos (ENLOE, 2012). Ou seja, há uma grande variedade de modos de acumulação não só entre as cavernas, mas também dentro de uma mesma caverna.

De forma geral, as cavernas podem acumular restos de organismos de duas formas distintas (*sensu* ANDREWS, 1990), a depender dos regimes climáticos da região e das interações ecológicas nas proximidades da caverna (ANDREWS, 1990; SIMMS, 1994): (i) deposição *in situ*, quando usada como abrigo ou covil, ou quando os animais se aprisionam; e (ii) deposição por transporte, quando os restos são carregados por fluxos hídricos para o interior da caverna.

Região Intertropical Brasileira

A Região Intertropical Brasileira (RIB; Figura 1) é uma área com aproximadamente 2.140.00 km², que inclui 88.000 km² da Mata Atlântica e os biomas do Cerrado e Caatinga, e abrange os estados da Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí, Rio de Janeiro, Espírito Santo e Minas Gerais (CARTELLE, 1999). Entretanto, tem sido sugerida a inserção do Mato Grosso do Sul na RIB, devido à sua similaridade paleofaunística com os demais estados da região (ver OLIVEIRA et al., 2017).

Figura 1 – Estados da Região Intertropical Brasileira.



Nota: Estados marcados em cinza correspondem à delimitação atual da Região Intertropical Brasileira, segundo Cartelle (1999) e Oliveira et al. (2017).

Fonte: O autor, 2023.

Os depósitos fossilíferos da RIB abrigam grande diversidade da Megafauna Quaternária, sendo considerados endêmicos vários dos táxons encontrados. Muitos desses

foram coletados no século XIX pelo naturalista dinamarquês Peter W. Lund nas cavernas da região de Lagoa Santa, em Minas Gerais (CARTELLE, 1999, 2012). Entretanto, todo o material por ele recuperado (aproximadamente 12 mil espécimes) foi enviado ao *Zoologisk Museum Copenhagen*, juntamente com suas anotações (CARTELLE, 1999, 2012).

O legado de Lund continuou no século XX, quando houve um aumento no número de coleta de fósseis na RIB e, conseqüentemente, uma ampliação do conhecimento acerca da paleontologia quaternária do Brasil (e.g., CABRAL-DE-CARVALHO, 1966; CARTELLE, 1992; OLIVEIRA et al., 1986; PAULA-COUTO, 1978, 1979; SALLES et al., 1999; SOUZA-CUNHA, 1966). Contudo, somente no século XXI os fósseis das cavernas brasileiras passaram a ser alvo de estudos tafonômicos mais completos, como os espécimes da caverna Bauzinho de Ossos (Lagoa Santa/MG; PERÔNICO; SRBEK-ARAÚJO, 2002), Lapa do Sumidouro (Lagoa Santa/MG; PILÓ et al., 2004), Toca da Boa Vista (Campo Formoso/BA; AULER et al., 2006), Toca da Barriguda (Campo Formoso/BA; AULER et al., 2006), Toca das Onças (Jacobina/BA; AULER et al., 2006), Toca dos Ossos (Ourolândia/BA; AULER et al., 2006), Lapa Nova (Vazante/MG; HUBBE; AULER, 2012), Caverna ES-08 (Prudente de Moraes/MG; VASCONCELOS et al., 2015), Lapa dos Peixes (Carinhanha/BA; SILVA et al., 2019), Gruta das Três Cobras (Serra do Ramalho/BA; SILVA et al., 2019), Toca da Pedreira (Ourolândia/BA; DANTAS; SILVA, 2019), Gruta do Ioiô (Palmeiras/BA; CASTRO; MONTEFELTRO; LANGER, 2014; ELTINK et al., 2020), Gruta do Cuvieri (Lagoa Santa/MG; MAYER et al., 2020), Lapa do Bode (LEONI et al., 2022) e caverna F3 (TRIFILIO et al., 2022).

Além das cavernas da RIB, há também importantes estudos tafonômicos realizados em caverna de áreas de fronteira da RIB, como a Gruta do Urso (GASPARINI et al., 2015; MALDONADO et al., 2016) e a Gruta Tacho de Ouro (BUCHMANN et al., 2017), ambas em Aurora do Tocantins/TO.

Caracterização dos problemas e justificativa

A Região Intertropical Brasileira possui uma gigantesca quantidade de depósitos cársticos, especialmente nos estados da Bahia, Minas Gerais e Rio Grande do Norte, bastante representativos em termos fossilíferos para o Quaternário. Portanto, se faz necessário um estudo mais aprofundado acerca da gênese das acumulações fossilíferas nesse tipo de depósito, buscando analisar localidades em diferentes latitudes dentro da região, a fim de identificar possíveis variações preservacionais.

Atualmente não há um modelo de deposição que englobe todos os ambientes cársticos, devido, principalmente, a diversidades morfológicas e diferentes padrões de deposição nesses ambientes (ANDREWS, 1990; SIMMS, 1994). As análises isoladas de cada depósito cárstico permitem a interpretação de uma história individual. Entretanto, a avaliação conjunta das cavernas permite inferir a existência de padrões gerais e vieses regionais, elucidando cada uma delas a partir de todos os processos e eventos envolvidos desde a formação das tanatocenoses até a coleta dos fósseis.

Os estudos icnológicos também são escassos, visto que análises sistemáticas dos traços, discussões a respeito dos potenciais agentes e contexto ecológico raramente são abordadas nas análises tafonômicas (e.g., ARAÚJO-JÚNIOR; PORPINO; BERGQVIST, 2011; ARAÚJO-JÚNIOR; BARBOSA; SILVA, 2017; DOMINATO et al., 2011). Por fim, a aplicação de análises geomatemáticas é limitada a poucos estudos tafonômicos (e.g., ANDRADE et al., 2023; ARAÚJO-JÚNIOR; PORPINO; BERGQVIST, 2017), negligenciando, portanto, discussões referentes às similaridades tafonômicas entre diferentes depósitos.

Objetivos

Gerais

Realizar um panorama investigativo sobre aspectos tafonômicos, paleoicnológicos e paleoecológicos de fósseis de mamíferos preservados em quatro cavernas da Região Intertropical Brasileira.

Específicos

- a) Identificar e interpretar assinaturas tafonômicas macroscópicas nos fósseis de cada assembleia fossilífera;
- b) Descrever a história tafonômica para cada assembleia fossilífera;
- c) Inferir variações ambientais a partir das assinaturas tafonômicas analisadas;
- d) Descrever e interpretar padrões, diferenças e semelhanças entre as assembleias fossilíferas de cada cavernas a partir de análises geomatemáticas;
- e) Descrever a morfologia e identificar taxonomicamente os traços fósseis;
- f) Discutir o significado paleoecológico da presença dos traços fósseis.

g) Atribuir cada traço fóssil a seu provável produtor.

Finalidade

Esta tese visa ampliar os estudos tafonômicos para os depósitos quaternários da Região Intertropical Brasileira, a aplicação de análises geomatemáticas nos trabalhos de tafonomia e as discussões acerca da paleofauna icnológica em substratos ósseos do Quaternário do Brasil.

1 CONTEXTO GEOLÓGICO

Nesta tese foram estudadas quatro cavernas quaternárias, desenvolvidas em rochas carbonáticas de três bacias sedimentares do Brasil. A primeira delas é a Caverna do Complexo Suíço, que está inserida nos carbonatos da Formação Jandaíra da Bacia Potiguar, na porção setentrional do Estado do Rio Grande do Norte. A Toca das Onças situa-se na porção centro-norte do Estado da Bahia e está inserida nos carbonatos da Formação Salitre da Bacia de Irecê, na região norte do Cráton São Francisco. Por fim, a Lapa dos Peixes e a Gruna das Três Cobras são cavernas desenvolvidas nos carbonatos da Formação Sete Lagoas da Bacia de São Francisco, nas porções sul do Cráton São Francisco e sudoeste do Estado da Bahia.

1.1 Bacia Potiguar

Assim como as demais bacias cretáceas do Estado do Rio Grande do Norte, a Bacia Potiguar tem sua evolução tectônica relacionada ao rifteamento entre as placas africana e sul-americana durante o Neocomiano (ANGELIM et al., 2006). Da sua área total, 21.000km² estão na sua porção emersa e 27.000km², submersos (BERTANI; COSTA; MATOS, 1990). Ela está localizada nas porções setentrional potiguar e leste do Estado do Ceará, sendo limitada a oeste pelo Alto de Fortaleza, a leste pelo Alto de Touros, a sul pelo embasamento cristalino e a norte pelo Oceano Atlântico, estendendo-se até a isóbata de 2000 m (ANGELIM et al., 2006; BERTANI; COSTA; MATOS, 1990; PESSOA-NETO et al., 2007). Seu arcabouço tectono-estrutural é constituído por um conjunto de grábens assimétricos preenchidos por três supersequências (ANGELIM et al., 2006; PESSOA-NETO et al., 2007): Rifte (com duas fases durante o Neoberriasiano/Eoaptiano), Pós-rifte (Aptiano-Albiano) e Drifte (a partir do Albiano inicial).

A primeira fase da Supersequência Rifte, chamada de fase Rifte I, é caracterizada por afinamento crustal e subsidência mecânica do embasamento, levando ao desenvolvimento dos semi-grábens Apodi, Umbuzeiro, Guamaré e Boa Vista, e dos altos internos do embasamento Canudos, Quixaba, Mossoró, Serra do Carmo e Macau (ANGELIM et al., 2006; BERTANI; COSTA; MATOS, 1990; PESSOA-NETO et al., 2007). Nessa fase houve a deposição e formação dos depósitos lacustrinos, flúvio-deltaicos e fandeltaicos da Formação Pendências

(ARARIPE; FEIJÓ, 1994; PESSOA-NETO et al., 2007). A fase Rifte II é marcada por uma mudança de cinemática do eixo de rifteamento devido ao início do processo de deriva continental, causando movimentos transcorrentes durante essa etapa do rifteamento (PESSOA-NETO et al., 2007). Nessa fase tem-se os sedimentos flúvio-deltaico-lacustrinos das porções superiores da Formação Pendências e aos leques aluviais e sistemas fluviais de alta energia da Formação Pescada (ARARIPE; FEIJÓ, 1994; PESSOA-NETO et al., 2007).

A Supersequência Pós-Rifte marca a transição dos depósitos continentais para marinhos, com eventos de subsidência térmica e deposição de sedimentos flúvio-lacustres da Formação Alagamar (PESSOA-NETO et al., 2007).

A Supersequência Drifte compreende dois conjuntos de sequências, as marinhas transgressivas (Eoalbiano-Eocampaniano) e as marinhas regressivas (Neocampaniano-Holoceno). A primeira delas compreende a formação de uma plataforma rasa siliciclástica com sedimentações carbonática e turbidítica associadas (PESSOA-NETO et al., 2007). O arcabouço sedimentar é representado pelos arenitos flúvio-marinhos proximais da Formação Açu e marinhos distais da Formação Quebradas, e pelos carbonatos de mar raso da Formação Ponta do Mel (PESSOA-NETO et al., 2007). Durante o Cenomaniano-Turoniano, ocorreu um máximo transgressivo, que afogou todo o sistema e permitiu a deposição dos carbonatos da Formação Jandaíra (ARARIPE; FEIJÓ, 1994; PESSOA-NETO et al., 2007). Após o afogamento do máximo transgressivo, o mar recuou e provocou diversos eventos regionais, dando início à formação das sequências marinhas regressivas (PESSOA-NETO et al., 2007). A sedimentação é marcada pela deposição dos sedimentos fluviais, estuarinos e de leques costeiros da Formação Barreiras (BEZERRA; MELLO; SUGUIO, 2006), pelos sedimentos de plataforma mista das formações Tibau e Guamaré, e pelos turbiditos intercalados de folhelhos da Formação Ubarana (PESSOA-NETO et al., 2007).

Todas as supersequências aqui citadas estão associadas a três eventos magmáticos principais. O primeiro deles, datado em $132,2 \pm 1$ Ma, corresponde ao Magmatismo Rio Ceará-Mirim, que está relacionado ao rifteamento no final do Neocomiano e ocorre na forma de diques de diabásio de direção E-O próximo à borda sul da bacia (PESSOA-NETO et al., 2007). Em seguida, houve o Magmatismo Serra do Cuó, com $93 \pm 0,8$ Ma, localizado na borda sul da bacia e caracterizado por derrames basálticos alcalinos durante o Turoniano (SOUZA et al., 2004). Por último, houve diversos pulsos referentes ao Magmatismo Macau, os quais são registrados intercalados aos sedimentos das sequências marinhas regressivas da Supersequência Drifte e representados por basaltos datados do Eoceno/Oligoceno, com idades entre 70 e 5 Ma, e picos entre $48,9 \pm 2,9$ e $31,4 \pm 1,5$ Ma (PESSOA-NETO et al., 2007).

1.1.1 Formação Jandaíra

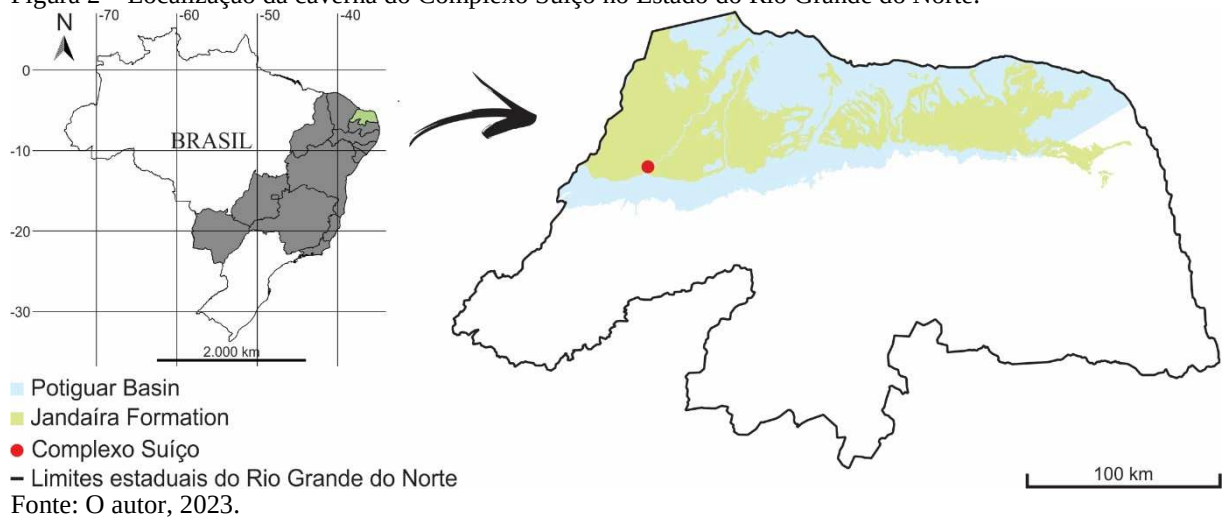
A Formação Jandaíra compreende um pacote de rochas carbonáticas representadas por duas diferentes sequências deposicionais, uma datada do Neoturoniano ao Eosantoniano e outra, do Neosantoniano ao Eocampaniano (PESSOA-NETO et al., 2007). São rochas constituídas de calcarenitos bioclásticos, calcilutitos, dismicritos, dolomitos e argilitos (ANGELIM et al., 2006), cujo pacote litológico atinge até 600 m de espessura na porção da plataforma interna atual (PESSOA-NETO et al., 2007).

Morfologicamente, os carbonatos são intensamente carstificados e compreendem diversas formas de relevo endocársticas e exocársticas, como cavernas, dolinas, vales, cânions, lapiás e lajedos (MAIA et al., 2012). O processo de carstificação ocorre em função dos diferentes sistemas de falhas cretáceos e cenozoicos, diretamente relacionados à deformação rúptil pós-rúptil de direção NO-SE, que estão aliados à alta solubilidade e porosidade do calcário (MAIA et al., 2012).

1.1.2 Caverna do Complexo Suíço

Parte do material estudado nesta tese provém da caverna do Complexo Suíço (S 5°33'42.500", O 37°38'39.700", SIRGAS 2000; figuras 2 e 3), uma das poucas cavidades fossilíferas catalogada no Lajedo do Rosário, no município de Felipe Guerra/RN. Este lajedado está inserido no contexto dos carbonatos da Formação Jandaíra da Bacia Potiguar, no município de Felipe Guerra/RN, e possui aproximadamente 0,75 km² de área, estando orientado das direções NE-SO e N-S (CARNEIRO et al., 2015; SILVA, 2015; Figura 4A).

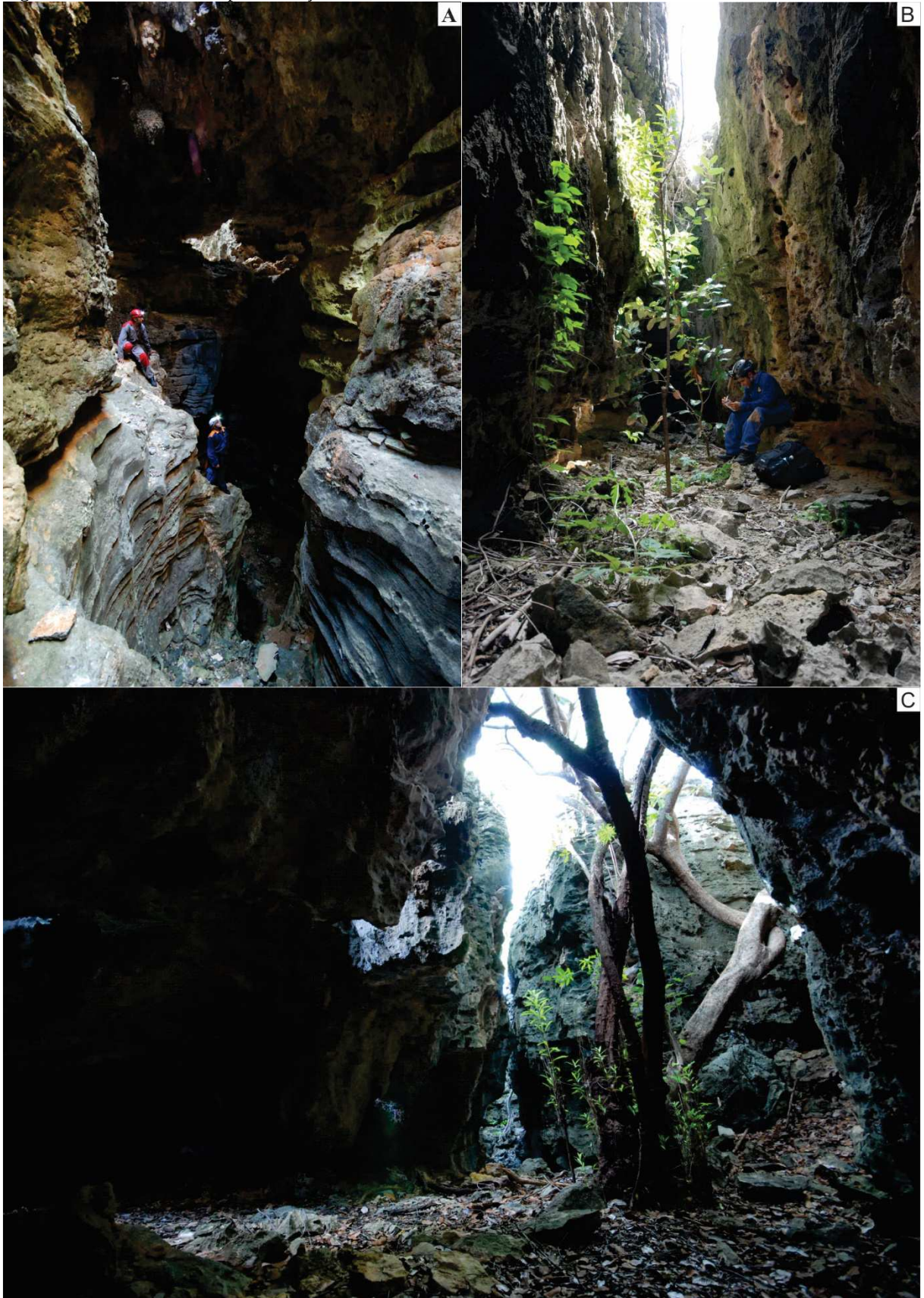
Figura 2 – Localização da caverna do Complexo Suíço no Estado do Rio Grande do Norte.



O lajedo é subdividido em três pavimentos exocársticos (SILVA, 2015), sendo o primeiro o mais basal e com pouca carstificação, inexistência de lapielização, fraturas de pequenas dimensões e muita vegetação (Figura 4B). O intermediário abriga fraturas relevantes, pouca lapielização, cavernas (incluindo o Complexo Suíço) e dolinas, ocasionalmente com fauna e vegetação (Figura 4C). Por último, o pavimento mais ao topo é bastante carstificado e lapielizado, apresentando intenso fraturamento com colapso de blocos e formação de claraboias e cavernas, por vezes ocupadas por vegetação e fauna atuais (Figura 4D).

Com relação à caverna, esta apresenta um desenvolvimento horizontal de 208,22 m, e vertical de 17,82 m, e é acessada com o auxílio de cordas por uma de suas claraboias, com 5 m de profundidade (Figura 5; SILVA, 2015). Possui poucos espeleotemas, mas apresenta um grande salão central de onde se ramificam condutos meandantes de teto baixo e textura ruiforme, estando todos preenchidos por uma camada de argila carbonática (SILVA, 2015).

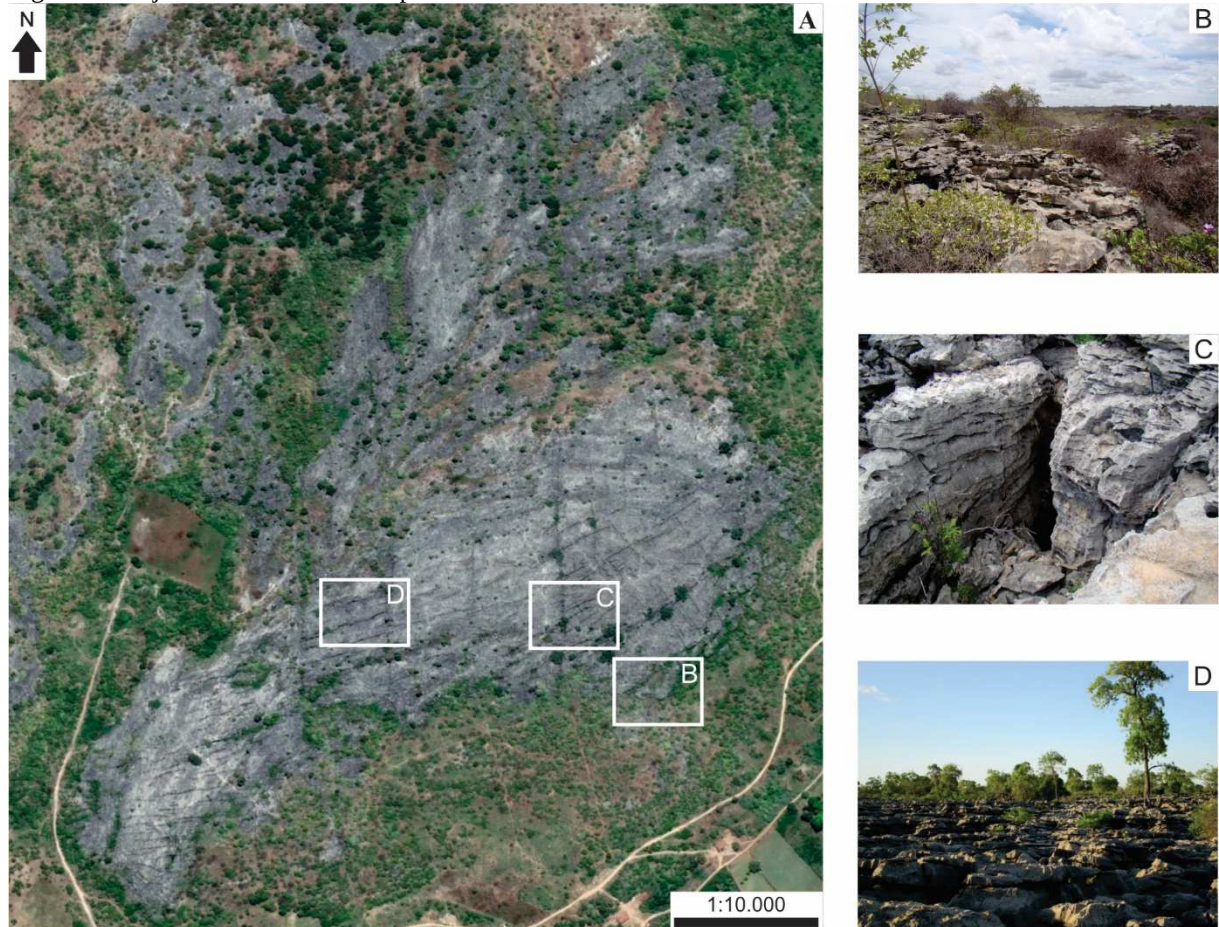
Figura 3 – Caverna do Complexo Suíço.



Legenda: A) Salão principal. B) Galeria em contato com a superfície. C) Vegetação (oiticica) dentro da caverna.
Fonte: O autor, 2023. Fotos de Solon Almeida Netto.

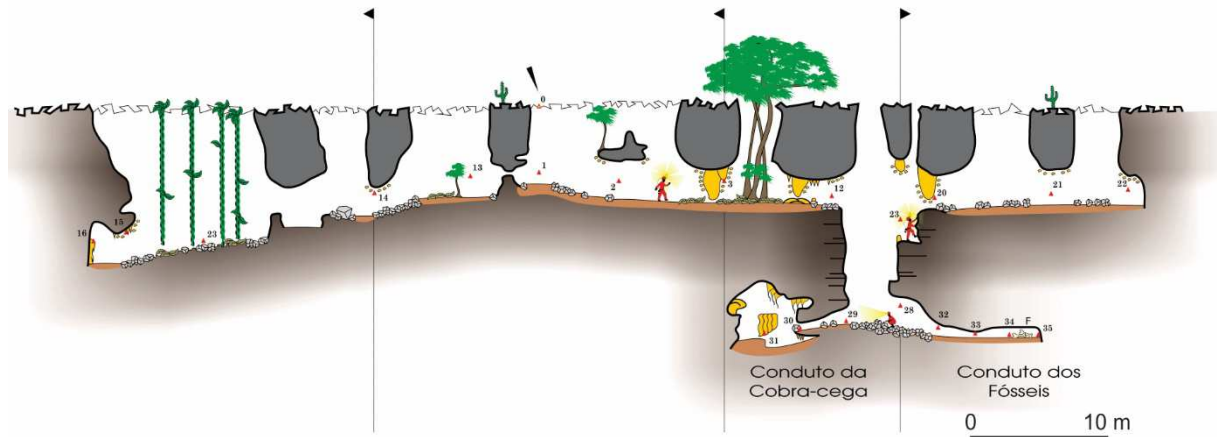
Os fósseis foram encontrados parcialmente soterrados no sedimento argiloso de uma galeria com 5 m de desenvolvimento horizontal e direção NE-SO (SILVA, 2015). Esta pequena galeria, a qual foi denominada de Conduto dos Fósseis, não possui porções de acúmulo de água e tem sua gênese relacionada aos processos de incasão (colapso de blocos no interior da gruta) e circulação de águas pluviais (SILVA, 2015).

Figura 4 – Lajedo do Rosário e seus pavimentos cársticos.



Legenda: A) Lajedo do Rosário. Em B, C e D, pavimentos 1,2 e 3, respectivamente.
Fonte: A) Modificado do Google Earth. B-D) O autor, 2023.

Figura 5 – Perfil espeleológico do Complexo Suíço.



Fonte: Modificado de Silva, 2015. Perfil elaborado pela Sociedade Espeológica Potiguar em 2009.

1.2 Cráton São Francisco

O Cráton do São Francisco (CSF) compreende uma área continental que se estabilizou tectonicamente ao final do Evento Transamazônico (ALMEIDA, 1977), e que não foi afetada pelos eventos orogenéticos do ciclo Brasileiro durante o Neoproterozóico (ALMEIDA, 1977; ALKMIN, 2004). Constituiu um único cráton contínuo com o Cráton do Congo até o Cretáceo, quando houve a formação do Oceano Atlântico (ALKMIN, 2004; TROMPETE et al., 1992). É limitado a oeste e sul pela Faixa Brasília, a leste pelo Oceano Atlântico, a sudeste pela Faixa Araçuaí, a nordeste pela Faixa Sergipana, a norte pela Faixa Riacho do Pontal e a noroeste pela Faixa Rio Preto (ALMEIDA, 1977). Possui três unidades morfotectônicas, sendo a Bacia do São Francisco, a sul, o Aulacógeno do Paramirim, ao norte, e uma grande parte do Rifte Recôncavo-Tucano-Jatobá, a leste (ALKMIN, 2004).

Seu embasamento é constituído por fragmentos de um orógeno paleoproterozóico, que afloram nas porções norte e sul do cráton, e por bacias de antepaís a nordeste do Quadrilátero Ferrífero e entre a Bacia do São Francisco e o Aulacógeno de Paramirim (ALKMIN, 2004). Tal orógeno é representado por quatro unidades: (1) rochas do tipo TTG (3,4 Ga e 3,2 Ga), granitoides (3,2-3,1 Ga e 2,8-2,7 Ga) e *green-stone belts* (3,3 Ga, 3,2 Ga e 3,0-2,8 Ga) do Bloco Gavião (3,4-2,7 Ga); (2) migmatitos (3,0-2,9 Ga) e granitoides (2,8-2,7 Ga) do Bloco Jequié; (3) granitos e tonalitos (3,0-2,9 Ga) do Bloco Serrinha; e (4) rochas do tipo TTG (2,6-2,1 Ga) e shoshoníticas (2,4 Ga).

1.2.1 Aulacógeno Paramirim

O Aulacógeno (rifte abortado) de Paramirim está localizado na porção norte do CSF e compreende, principalmente, duas bacias intracratônicas parcialmente invertidas, as quais são preenchidas pelos sedimentos Paleo-Mesoproterózoicos do Supergrupo Espinhaço e neoproterozóicos do Supergrupo São Francisco (ALKMIN, 2004; CRUZ; ALKMIN, 2006).

Uma destas bacias é a Bacia de Irecê, que possui área estimada em 30.000 km² (REIS et al. 2013) e é limitada a norte pelo embasamento paleoproterozóico dos itabiritos e quartzitos do Complexo Xique-Xique (SOUZA et al., 1993). Estratigraficamente, o Supergrupo Espinhaço ocorre na base dessa bacia, compreendendo os mesmos sedimentos siliciclásticos de origem eólica e marinha encontrados na Bacia do São Francisco e o Supergrupo São Francisco repousa no topo, englobando os sedimentos turbidíticos do Grupo São Onofre, e os depósitos do Grupo Una (ALKMIN, 2004).

1.2.1.1 Grupo Una

Este grupo está depositado sobre as rochas siliciclásticas mesoproterozóicas do Grupo Chapada Diamantina, e corresponde aos diamictitos da Formação Bebedouro, na base, e aos carbonatos marinhos da Formação Salitre, no topo (MISI; VEIZER, 1998). A Formação Bebedouro é correlata do Grupo Macaúbas, e representa um evento de subsidência mecânica dentro do aulacógeno, com consequente reativação do sistema de riftes do Supergrupo Espinhaço (ALKMIN, 2004).

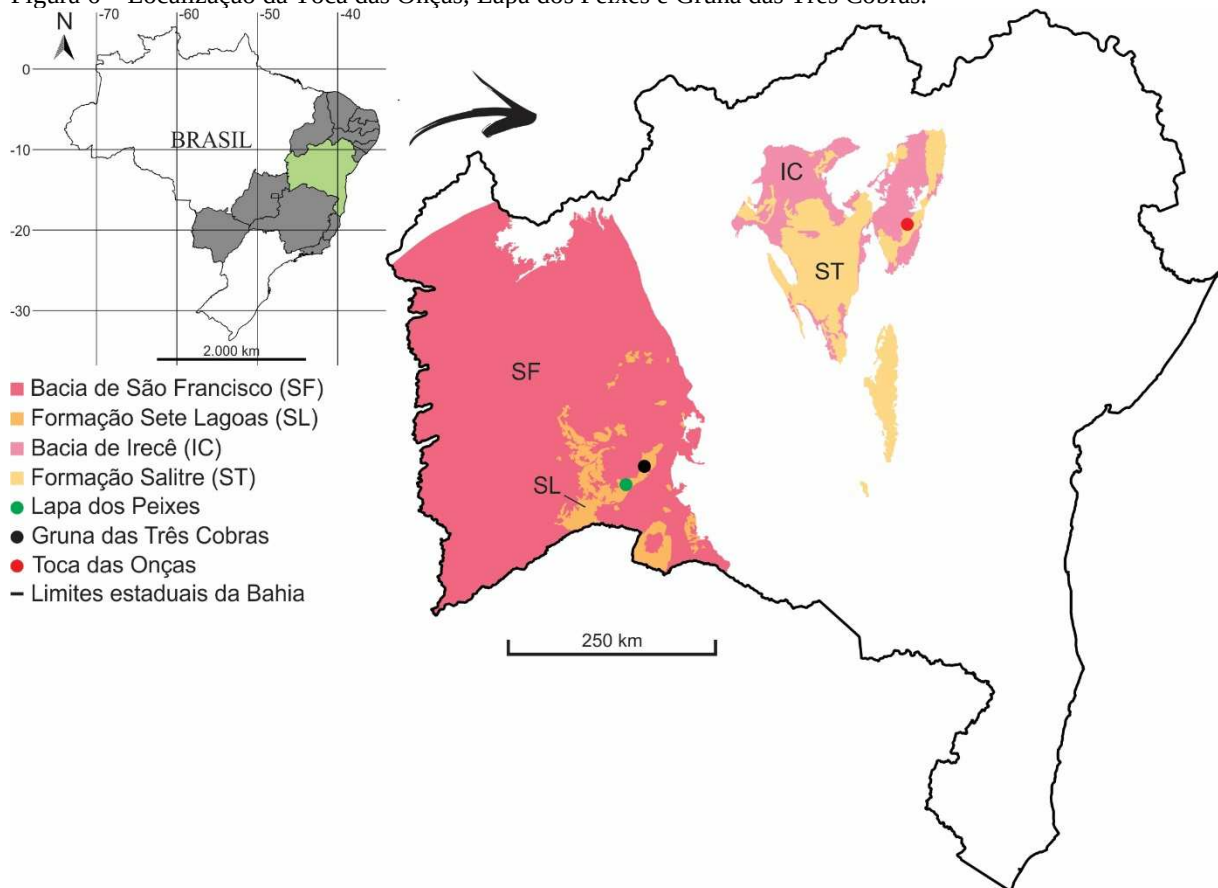
1.2.1.1.1 Formação Salitre

A Formação Salitre é correlata às formações do Grupo Bambuí, e compreende uma plataforma carbonática neoproterozóica (MISI; VEIZER, 1998; REIS et al., 2013) definida por dois grandes ciclos regressivo-transgressivos e formada por calcilutitos, calcarenitos e calcirruditos associados localmente a estromatólitos fosfáticos (SOUZA, 1993).

1.2.1.1.2 Toca das Onças

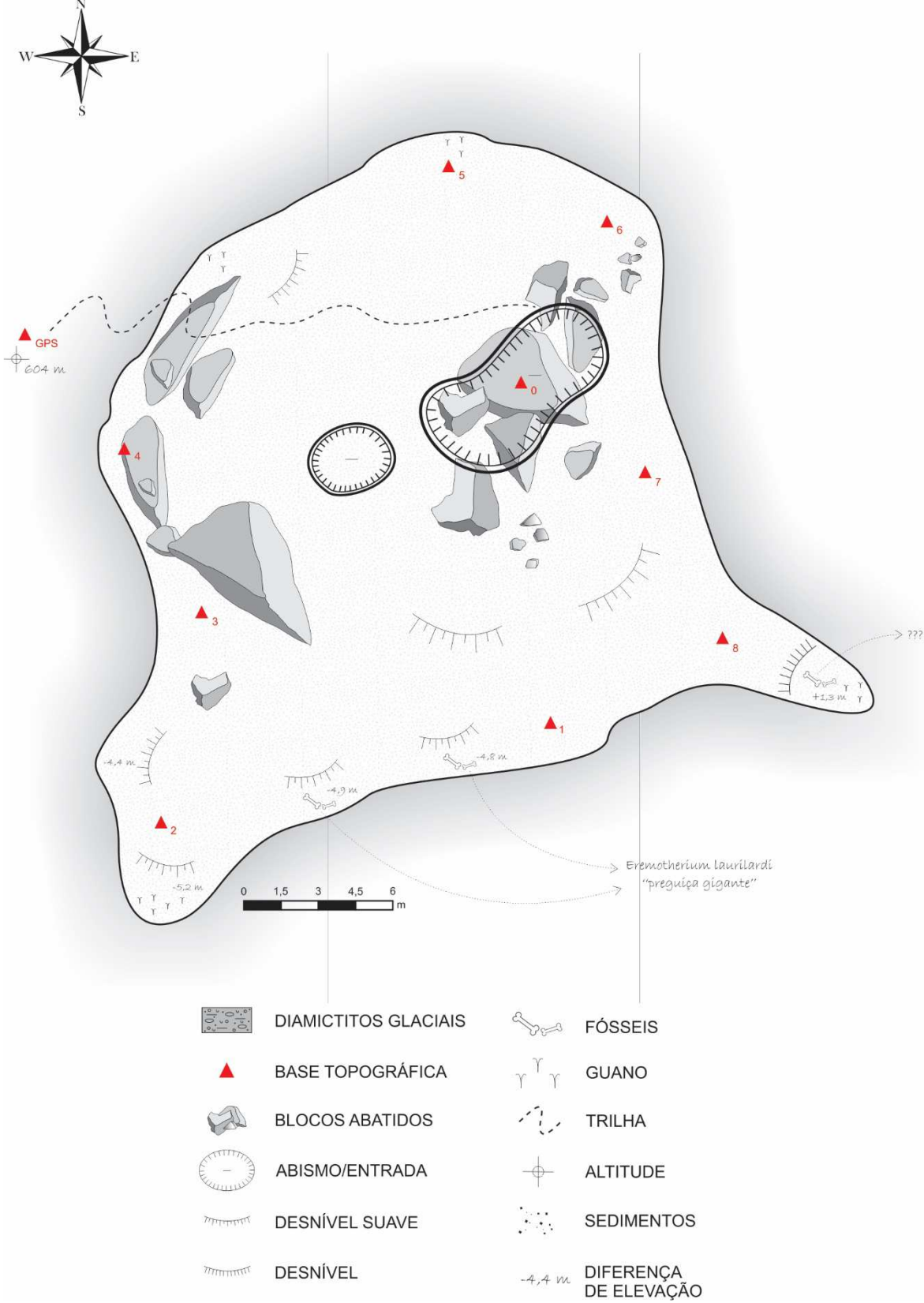
A Toca das Onças (S 10°55'40.8", O 40°49'29.1", SIRGAS 2000) é uma caverna inserida no contexto dos carbonatos da Formação Salitre, na Bacia de Irecê, e está localizada no vilarejo de Caatinga do Moura, município de Jacobina/BA (ARAÚJO et al., 2018; LESSA et al., 1998; ROLIM, 1974; Figura 6). O acesso se dá por uma dolina de colapso com 16 m² de área e 4,5 m de desnível (Figura 6). Estruturalmente, a caverna compreende duas cavidades naturais não conectadas e um salão com aproximadamente 23 m de desenvolvimento horizontal e 60 m³ de volume (ARAÚJO et al., 2018). É preenchida por argila e blocos colapsados do teto (ROLIM, 1974).

Figura 6 – Localização da Toca das Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras.



Fonte: O autor, 2023.

Figura 7 – Planta espeleotopográfica da Toca das Onças.

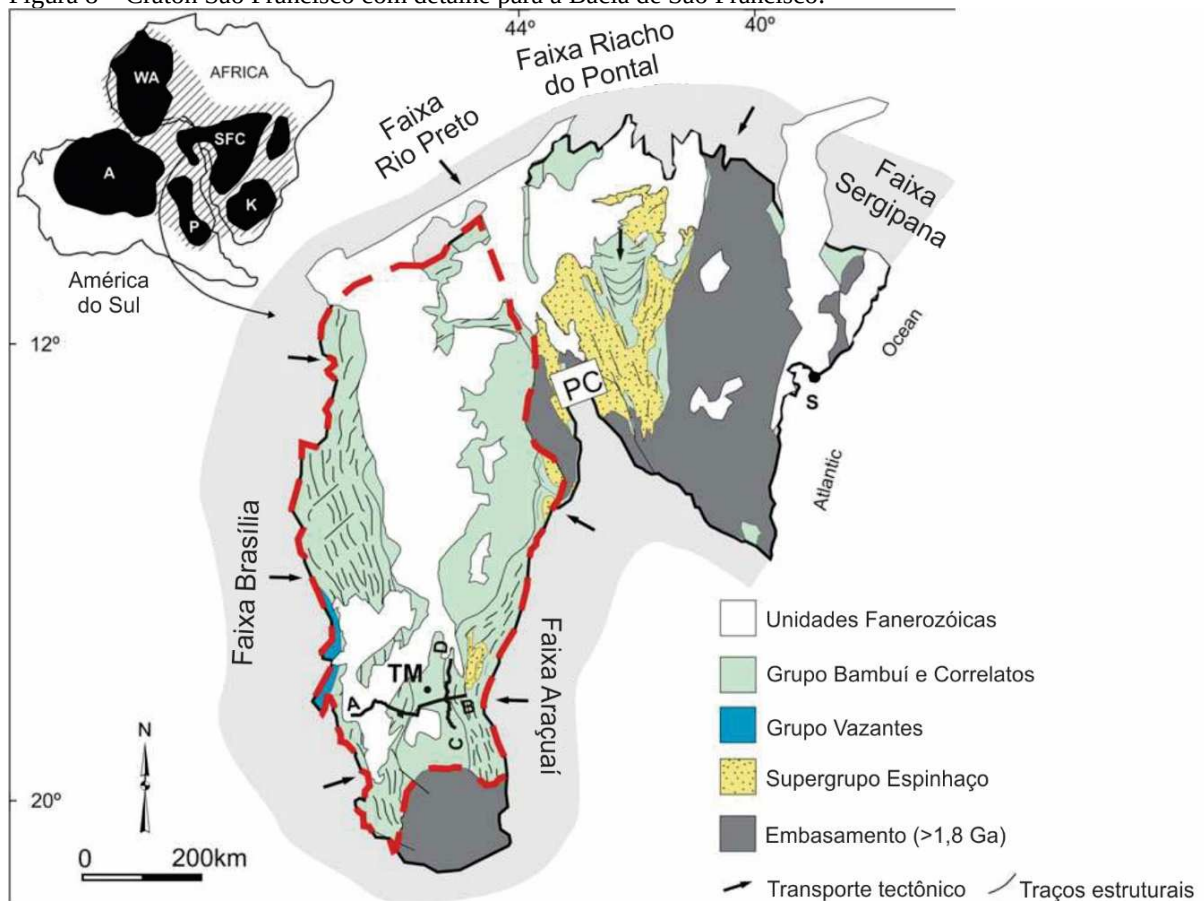


Fonte: Modificado de Araújo et al., 2018.

1.2.2 Bacia de São Francisco

Esta bacia compreende a porção sul do CSF (Figura) e ocupa uma área de aproximadamente 350.000 km² (ALKMIN; MARTINS-NETO, 2001) entre os estados da Bahia, Minas Gerais e Goiás (ALKMIN; MARTINS-NETO, 2001; ALKMIN, 2004). Ela é preenchida pelos depósitos paleo-mesoproterozóicos do Supergrupo Espinhaço, o qual constitui sedimentos eólicos na base e pelitos e arenitos marinhos no topo (ALKMIN, 2004), e pelos depósitos neoproterozóicos do Supergrupo São Francisco, que compreendem diamictitos, arenitos e pelitos glaciocontinentais e carbonatos (ALKMIN, 2004; DARDENNE, 1978).

Figura 8 – Crátão São Francisco com detalhe para a Bacia de São Francisco.



Fonte: Modificado de Reis et al., 2017.

1.2.2.1 Grupo Bambuí

O Grupo Bambuí é formado por rochas de ciclos transgressivos-regressivos depositados em uma bacia de *foreland* situada entre o Cráton São Francisco e a Faixa Brasília (FREITAS et al., 2021), e sobreposta aos metassedimentos do grupos Paranoá (DARDENNE, 1978, 2000) e Araí, e ao embasamento granito-gnaissico (DARDENNE, 2000). Este grupo ocupa toda a borda leste da Faixa Brasília, da qual sofre influência tectônica, mas também é limitado e afetado tectonicamente a leste pela Faixa Araçuaí (DARDENNE, 2000; FREITAS et al., 2021).

Em termos litológicos, o Grupo Bambuí é subdividido em seis formações (DARDENNE, 1978), as quais podem variar nominalmente dependendo da sua área de ocorrência (Goiás, Minas Gerais e Bahia). Da base para o topo tem-se as seguintes formações: (1) Jequitaiá ou Bebedouro; (2) Sete Lagoas ou Januária; (3) Serra de Santa Helena; (4) Lagoa do Jacaré; (5) Serra da Saudade; e (6) Três Marias.

Seu contexto tectonossedimentar inicia-se com a deposição dos tilitos e diamictitos da Formação Jequitaiá, a qual compreende um episódio de glaciação em escala continental e marca o início da deposição dos sedimentos do Grupo Bambuí no Proterozóico Final (DARDENNE, 1978, 2000). Após a deglaciação, houve uma rápida transgressão marinha aliada a uma imediata subsidência da bacia, permitindo a implantação de um ambiente marinho (DARDENNE, 2000). Por fim, ocorreram três megaciclos deposicionais (DARDENNE, 2000): o primeiro foi responsável pela deposição dos calcilutitos e dolomitos da Formação Sete Lagoas; o segundo, pela deposição dos folhelhos e siltitos da Formação Serra de Santa Helena, e dos calcários de plataforma dominada por tempestades e marés da Formação Lagoa do Jacaré; e o terceiro, pela deposição dos folhelhos e argilitos verdes da Formação Serra da Saudade, e dos siltitos e arcósias verde-escuro de plataforma rasa dominada por tempestades da Formação Três Marias (DARDENNE, 1978, 2000).

Em termos de idade, não há vulcanismo associado, tornando a idade imprecisa. Portanto, com base na abertura do Rife Macaúbas, há 950 Ma, e no fim do Ciclo Brasileiro, há 600 Ma, o Grupo Bambuí tem sua deposição associada ao Neoproterozóico (DARDENNE, 2000).

Neste trabalho foram analisados fósseis de duas cavernas inseridas nos carbonatos da Formação Sete Lagoas, a qual é descrita a seguir. A caverna da Lapa dos Peixes e a Gruna das

Três Cobras estão situadas na borda sudeste do Platô da Serra do Ramalho, mais especificamente nas cidades de Carinhanha (BA) e Serra do Ramalho (BA), respectivamente.

1.2.2.1.1 Formação Sete Lagoas

Esta formação compreende lentes de calcários e dolomitos inseridas numa sequência margosa e pelítica (DARDENNE, 1978), cuja base é marcada por calcilitos pretos, migrando com engrossamento ascendente até o topo para calcários e dolomitos (DARDENNE, 2000). Em termos estratigráficos, a base para o topo é dividida da seguinte forma (DARDENNE, 1978): (1) dolomitos laminados e lenticulares, beges e sublitográficos; (2) calcários dolomíticos e argilosos de coloração arroxeada; (3) calcários cinza argilosos e finamente laminados; (4) calcários acinzentados e microcristalinos, finamente laminados; (5) calcários acinzentados com oolitos ou intraclastos lamelares, cristalinos a microcristalinos; (6) dolomitos róseos com oolitos e intraclastos, e sacaroidais; (7) dolomitos laminados e litográficos de cor bege, com intraclastos lamelares e/ou oolitos. Podem ocorrer estromatólitos colunares intercalados, mas de forma rara; e (8) calcários acinzentados, cristalinos, oolíticos e intraclásticos.

1.2.2.1.2 Lapa dos Peixes

A caverna da Lapa dos Peixes (S 13°49'22.1" O 43°57'25.2", SIRGAS 2000; figuras 5 e 9) possui 7.020 m de desenvolvimento horizontal (SILVA et al., 2019; TRAJANO; SECUTTI; BICHUETTE, 2009) e 14 m de desenvolvimento vertical, sendo preenchida por sedimentos que variam desde silte até areia grossa e fósseis de vertebrados pleistocênicos (SILVA et al., 2019). É subdividida em porções à jusante e à montante em função da sua dinâmica hidrológica atual e evolução (SILVA et al., 2019). A primeira corresponde a uma galeria principal, a qual é cortada por um rio temporário (SILVA et al., 2019; TRAJANO; SECUTTI; BICHUETTE, 2009), mas de extremas oscilações de fluxo durante os períodos chuvosos (SILVA et al., 2019). A porção à montante compreende uma rede de condutos meandantes, labirínticos e anastomosados (SILVA et al., 2019; TRAJANO; SECUTTI;

BICHUETTE, 2009). Na sua extremidade distal ocorrem infiltrações de água vadosa que alimentam um pequeno rio afluente (SILVA et al., 2019; TRAJANO; SECUTTI; BICHUETTE, 2009), mas também há evidências de oscilações de água subterrânea com alagamentos pontuais (SILVA et al., 2019). Os fósseis foram coletados somente nessa porção à montante, e encontravam-se expostos dentro da caverna devido aos intensos processos de carstificação, os quais estão associados a uma grande exposição das rochas aos processos pluviais e erosivos (SILVA et al., 2019).

A porção à montante da Lapa dos Peixes também possui uma subdivisão em quatro setores (Figura 10), os quais são correspondentes às porções da caverna em que os fósseis foram coletados (SILVA et al., 2019). Tais setores são nomeados LPI, LPII, LPIII e LPIV e representam, portanto, quatro acumulações diferentes dentro da mesma caverna. O setor LPI está localizado na galeria principal, em uma porção próxima à entrada sul da caverna, enquanto o setor LPIV se localiza em galerias secundárias próximas à entrada nordeste. E os setores LPII, e LPIII estão situados em porções mais internas da caverna, também em galerias secundárias.

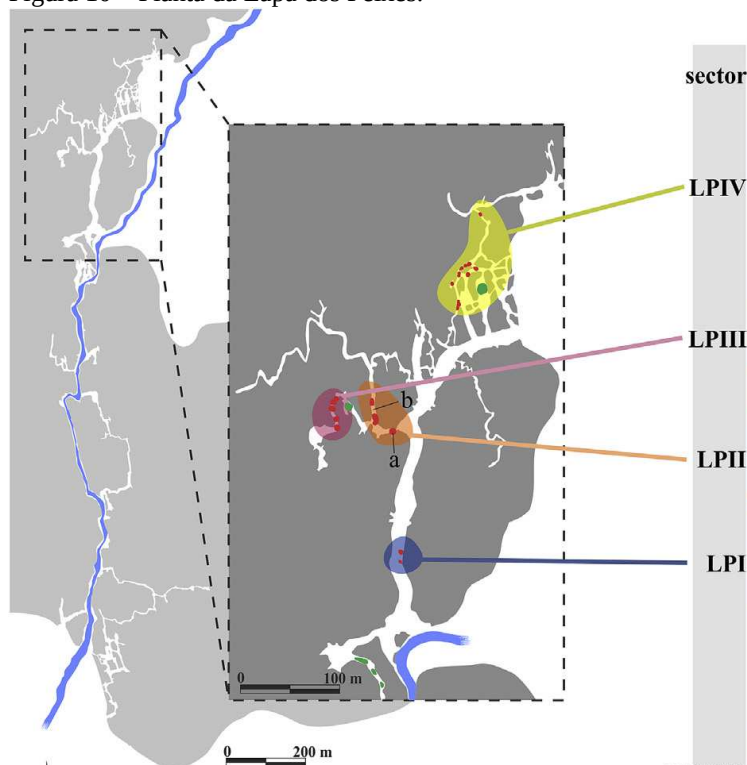
Figura 9 – Lapa dos Peixes.



Nota: A) Canal fluvial inativo. B) Galeria com fósseis expostos.

Fonte: Modificado de Silva et al., 2019.

Figura 10 – Planta da Lapa dos Peixes.



Nota: Setores e subsetores de acumulação diferenciados pelas cores e letras de “a” a “e”, respectivamente.

Fonte: Modificado de Silva et al., 2019.

1.2.2.1.3 Gruna das Três Cobras

A Gruna das Três Cobras (S 13°37'7,58", O 43°45'11,49", SIRGAS 2000; figuras 6 e 11) possui 5.620 m de desenvolvimento horizontal e 32 m de desenvolvimento vertical, e, assim como a Lapa dos Peixes, também é preenchida por sedimentos que variam desde silte a areia grossa, contendo fósseis de vertebrados do Quaternário (SILVA et al., 2019). Morfologicamente, essa caverna apresenta galerias labirínticas e profundas, fissuras de dissolução conectadas à subsuperfície e mais de uma entrada, o que permite o aumento dos fluxos hídricos para dentro da caverna (SILVA et al., 2019).

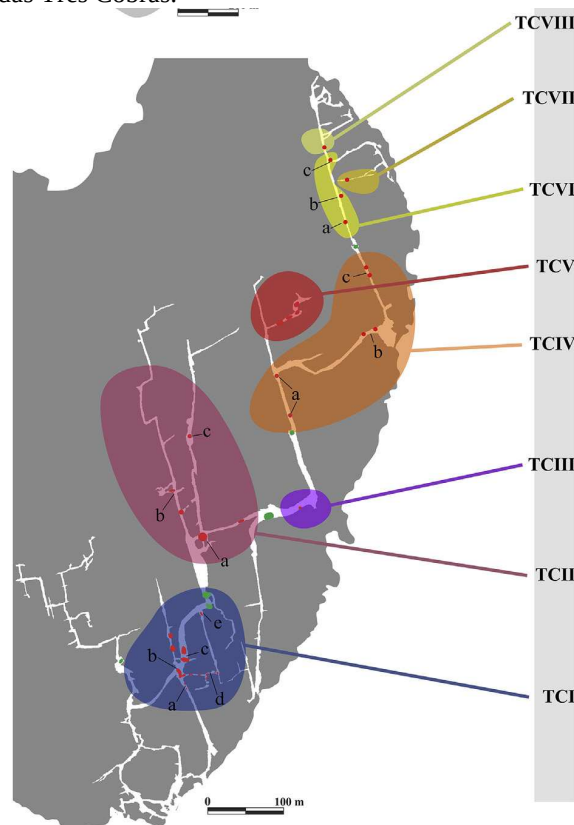
Sua dinâmica hídrica interna varia em função do regime fluvial da região, e tem papel importante na preservação dos fósseis dessa caverna (SILVA et al., 2019). A água transporta os sedimentos mais finos para as porções mais distais, mas também expõe os fósseis menos transportáveis (SILVA et al., 2019). E assim como para a Lapa dos Peixes, essa caverna também é subdividida, mas apresentando oito setores de acumulação de fósseis (Figura 12).

Figura 11 – Gruna das Três Cobras.



Nota: A) Galeria com fósseis expostos. B) Fissuras com percolação de água pluvial.
 Fonte: Modificado de Silva et al., 2019a.

Figura 12 – Planta da Gruna das Três Cobras.



Nota: Setores e subsetores de acumulação diferenciados pelas cores e letras de “a” a “e”, respectivamente.
 Fonte: Modificado de Silva et al., 2019.

2 ESTADO DA ARTE DAS PESQUISAS EM TAFONOMIA E ICNOLOGIA EM DEPÓSITOS QUATERNÁRIOS DE CAVERNAS BRASILEIRAS

2.1 Tafonomia

Os estudos tafonômicos mais detalhados em cavernas brasileiras tiveram início somente no século XXI, e foram desenvolvidos em assembleias fossilíferas quaternárias dos estados de Minas Gerais, Bahia, Rio Grande do Norte e Tocantins (Tabela 1). Em Minas Gerais, há estudos tafonômicos nas assembleias fossilíferas nas cavernas de Bauzinho de Ossos (Lagoa Santa), Lapa do Sumidouro (Lagoa Santa), Lapa Nova (Vazante), Caverna ES-08 (Prudente de Moraes) e Gruta Cuvieri (Lagoa Santa).

Tabela 1 – Depósitos fossilíferos brasileiros de caverna que apresentam estudos tafonômicos.

Caverna	Localidade	Referências
Bauzinho dos Ossos	Lagoa Santa/MG	Perônico e Srbek-Araújo (2002)
Lapa do Sumidouro	Lagoa Santa/MG	Piló et al. (2014)
Gruta Cuvieri	Lagoa Santa/MG	Mayer et al. (2020)
Caverna ES-08	Prudente de Moraes/MG	Hubbe e Auler (2012)
Lapa Nova	Vazante/MG	Vasconcelos, Meyer e Campello (2015)
Toca da Boa Vista	Campo Formoso/BA	Auler et al. (2006)
Toca da Barriguda	Campo Formoso/BA	Auler et al. (2006)
Toca das Onças	Jacobina/BA	Auler et al. (2006)
Toca dos Ossos	Ouroândia/BA	Auler et al. (2006)
Toca da Pedreira	Ouroândia/BA	Dantas e Silva (2019)
Gruta do Ioiô	Palmeiras/BA	Castro, Montefeltro e Langer (2014); Eltink et al. (2020)
Lapa dos Peixes	Carinhanha/BA	Silva et al. (2019)
Gruta das Três Cobras	Serra do Ramalho/BA	Silva et al. (2019)
Lapa do Bode	Ituaçu/BA	Leoni et al. (2022)
F3	Baraúna/RN	Trifilio et al. (2022)
Gruta do Urso	Aurora do Tocantins/TO	Gasparini et al. (2015); Maldonado et al. (2016)
Gruta do Tacho de Ouro	Aurora do Tocantins/TO	Buchmann et al. (2017)

Fonte: O autor, 2023.

Um dos trabalhos pioneiros foi desenvolvido na caverna Bauzinho de Ossos. Neste estudo, Perônico e Srbek-Araújo (2002) concluíram que a deposição dos ossos ocorreu através de vários eventos de carreamento e com diferentes intensidades. Ainda em Lagoa Santa, tem-se a Lapa do Sumidouro (PILÓ et al., 2004) e a Gruta Cuvieri (MAYER et al., 2020). Piló et al. (2004) concluíram que a deposição das carcaças no interior da Lapa do Sumidouro ocorreu

de duas formas distintas. Para os restos humanos, a caverna foi utilizada como cemitério, permitindo que os ossos fossem preservados *in-situ*, enquanto para os restos animais, a deposição ocorreu devido a fluxos hídricos carreando os ossos para dentro da caverna. Para a Gruta Cuvieri, a preservação da assembleia fossilífera ocorreu *in-situ* após os animais ficarem aprisionados dentro da caverna (MAYER et al., 2020).

A Lapa Nova teve sua assembleia fossilífera de cervídeos formada devido ao aprisionamento desses animais na caverna (HUBBE; AULER, 2012). Ainda segundo os autores, esses aprisionamentos teriam sido causados devido à abundância de cervídeos próximo à entrada da caverna ou uma propensão desses animais de entrarem na Lapa Nova.

Vasconcelos, Meyer e Campello (2015) realizaram um estudo tafonômico na Caverna ES-08 e concluíram que a deposição dos ossos ocorreu devido a enxurradas de lama. Tal afirmação é baseada em uma falta de padrão de direção e distribuição, ao alto grau de abrasão e fragmentação e a baixa seleção dos fósseis.

A Bahia é o Estado com maior número de cavernas estudadas do ponto de vista tafonômico (Tabela 1). Na literatura foi possível encontrar trabalhos sobre as assembleias fossilíferas da Toca da Boa Vista (Campo Formoso), Toca da Barriguda (Campo Formoso), Toca dos Ossos (Ourolândia), Toca das Onças (Jacobina), Gruta Ioiô (Palmeiras), Lapa dos Peixes (Carinhanha), Gruta das Três Cobras (Serra do Ramalho), Toca da Pedreira (Ourolândia) e Lapa do Bode (Ituaçu).

Auler et al. (2006) inferiram que as assembleias fossilíferas da Toca da Boa Vista, Toca da Barriguda e Toca das Onças foram preservadas *in-situ*. Eles afirmam que, para a Toca da Boa Vista e Toca da Barriguda, os animais entraram na caverna em busca de água ou ambiente fresco e ficaram presos até suas mortes. Adicionalmente, alguns ossos foram transportados para outras porções da caverna durante períodos de alagamento. Para a Toca das Onças, a acumulação ocorreu devido à queda dos animais, visto que a caverna compreende uma câmara de entrada vertical, com posterior desarticulação e fragmentação dos restos esqueléticos por água que escoava para dentro da caverna (AULER et al., 2006).

A Toca dos Ossos teve sua assembleia fossilífera formada devido ao transporte de restos de animais pelas claraboias da superfície (AULER et al., 2006). Os autores ainda afirmam que os ossos menores foram, provavelmente, remobilizados para outras porções da caverna devido a inundações intermitentes, enquanto os maiores ficaram concentrados em alguns pontos da caverna.

Castro, Montefeltro e Langer (2014) sugerem que a preservação dos fósseis da Gruta Ioiô ocorreu *in-situ*, visto que a fauna utilizava essa caverna como refúgio permanente ou

temporário. Eltink et al. (2020) fizeram uma nova exploração na Gruta Ioiô e concluíram que há duas acumulações distintas, sendo uma subaquática e sem apresentar danos intensos, e outra com fósseis mais fragmentados e com incrustação.

Silva et al. (2019) descreveram quatro modos tafonômicos para a Lapa dos Peixes, em Carinhanha, e Gruna das Três Cobras, em Serra do Ramalho. O primeiro engloba ossos com estágios de 0 a 1 de intemperismo (danos formados devido à exposição prolongada dos restos na superfície), sem abrasão, pouco transportáveis e com pouca ou nenhuma quebra irregular. O segundo modo caracteriza-se por ossos muito transportáveis, com quebras irregulares, abrasão e pelo menos estágio 2 de intemperismo. O terceiro modo consiste em ossos com marcas de necrofagia, e o quarto é indeterminado devido aos ossos estarem muito fragmentados com quebras regulares.

Na Toca da Pedreira, Dantas e Silva (2019) classificaram a assembleia fossilífera como periférica. Eles ainda afirmam que houve mistura temporal de 0-15 anos para os ossos de *Eremotherium laurillardii* (Lund, 1842) e 0-3 anos para os ossos de *Toxodontinae* indet. A fragmentação ocorreu durante o transporte dos fósseis por um fluxo hídrico de alta energia (DANTAS; SILVA, 2019).

Na Lapa do Bode, Leoni et al. (2022) identificaram um indivíduo de *Tamandua tetradactyla* Linnaeus, 1758 que morreu vítima de predação. Sua carcaça foi desarticulada e teve contato com fluxos hídricos dentro da caverna, causando o transporte dos restos e as feições de intemperismo (LEONI et al., 2022).

No Rio Grande do Norte, um estudo tafonômico foi realizado na assembleia fossilífera da caverna F3, localizada no município de Baraúna. Trifilio et al. (2022) identificaram quatro modos de preservação, dos quais três são controlados pelas variações climáticas e um por interações sinecológicas. No primeiro modo, os ossos ficaram expostos por menos de um ano durante um período árido. No segundo modo, a exposição dos restos também foi por um curto tempo, mas ocorreu durante um período úmido. O terceiro modo consiste em ossos que ficaram mais tempo expostos e, portanto, foram submetidos às variações úmidas e secas. O quarto modo compreende ossos com marcas de mordida e insetos. De forma geral, a maioria dos animais morreram nas proximidades da entrada da caverna e foram soterrados em menos de um ano (TRIFILIO et al., 2022).

Em Tocantins, todos os trabalhos envolvendo tafonomia de cavernas se restringem a duas cavernas no município de Aurora do Tocantins/TO, a Gruta do Urso e a Gruta Tacho de Ouro. Para a Gruta do Urso, os ossos foram transportados por fluxos hídricos de baixa energia após a morte dos animais fora da caverna (GASPARINI et al., 2015; MALDONADO et al.,

2016). Segundo os autores, os restos foram submetidos a necrofagia e desenvolveram feições de intemperismo antes de serem depositados. Para a Gruta Tacho de Ouro, Buchmann et al. (2017) concluíram que os animais morreram fora da caverna e, posteriormente, seus restos foram transportados por um fluxo hídrico de baixa energia.

2.2 Icnologia

Com relação à icnologia, há estudos em cavernas da Bahia, Rio Grande do Norte e Tocantins (Tabela 2). Na Bahia, tem-se a Gruta da Lapinha, localizada no município de Iramaia, na qual Moura et al. (2021) identificaram lesões produzidas por pulgas, bactérias e fungos em osteodermos de *Holmesina cryptae* Moura et al., 2019. Os autores também descreveram uma nova icnoespécie para o icnogênero *Karetraichnus* Zonneveld et al. 2016, nomeada *K. minimum*, e um novo icnogênero e icnoespécie, nomeado *Violinichnus punctatus*.

Tabela 2 – Depósitos fossilíferos brasileiros de caverna que apresentam estudos icnológicos.

Caverna	Localidade	Referências
Gruta da Lapinha	Iramaia/BA	Moura et al. (2021)
F3	Baraúna/RN	Araújo-Júnior, Barbosa e Silva (2017); Trifilio et al. (2022); Trifilio, Araújo-Júnior e Porpino (2023)
Gruta do Urso	Aurora do Tocantins/TO	Maldonado et al. (2016)

Fonte: O autor, 2023.

No Rio Grande do Norte, estudos foram realizados somente na assembleia fossilífera da caverna F3, em Baraúna. Araújo-Júnior, Barbosa e Silva (2017) encontraram marcas de predação/necrofagia em osso de *E. laurillardi*, *Glyptotherium* sp. e *Smilodon populator* Lund, 1841. Tais marcas compreendem arranhões associados a predação por *Protocyon troglodytes* (Lund, 1838) e/ou *Cerdocyon thous* Linnaeus, 1766 (ARAÚJO-JÚNIOR; BARBOSA; SILVA, 2017). Na mesma caverna, de Lima e Porpino (2018) descreveram lesões e infecções causadas por pulgas, fungos e bactérias em osteodermos de *Glyptotherium* sp. e *Pachyarmatherium brasiliense* Porpino, Fernicola e Bergqvist, 2009. Por fim, Trifilio et al. (2022) fizeram uma reavaliação dos fósseis da F3 e identificaram novas espécies com marcas de interações sinecológicas. Tais marcas consistem em arranhões, incisões e perfurações causadas por carnívoros e insetos (TRIFILIO et al., 2022).

No Tocantins, a Gruta do Urso, localizada em Aurora do Tocantins, apresenta espécimes de cervídeos com marcas de predação/necrofagia (MALDONADO et al., 2016). Segundo os autores, alguns ossos possuem arranhões nas diáfises, as quais foram produzidas por canídeos, e marcas de remoção óssea, provavelmente produzidas por felídeos.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material

O material analisado consiste em 641 espécimes cranianos, pós-cranianos e dentários de quatro depósitos quaternários de cavernas da RIB (Tabela 3), pertencentes a 34 táxons previamente identificados em outros trabalhos anteriores (Tabela 4). Esses espécimes estão depositados em coleções do Museu Câmara Cascudo/UFRN (Natal/RN), Museu de Ciências da Terra da Serviço Geológico do Brasil (Rio de Janeiro/RJ) e Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal de Pernambuco (Recife/PE). Os dados coletados na dissertação de mestrado do autor, referentes a 547 espécimes da caverna F3 do Lajedo da Escada (Baraúna/RN), foram incorporados nas análises icnológicas e geomatemáticas.

Tabela 3 – Procedências e quantitativo do material analisado.

Caverna	Fósseis	Instituição guardiã
Complexo Suíço	113	Museu Câmara Cascudo/UFRN
Lapa dos Peixes	114	Museu de Ciências da Terra/CPRM
Gruna das Três Cobras	258	Museu de Ciências da Terra/CPRM
Toca das Onças	156	Laboratório de Paleontologia/UFPE
Caverna F3	543	Museu Câmara Cascudo/UFRN

Fonte: o autor, 2023.

3.2 Métodos

Os dados tafonômicos macroscópicos foram coletados seguindo os métodos estabelecidos por Andrews (1990), Araújo-Júnior (2016), Araújo-Júnior e Bissaro-Júnior (2017), Behrensmeyer (1991), Behrensmeyer e Miller (2012), Eberth, Rogers e Fiorillo (2007), Fernández-Jalvo, Scott e Andrews (2010), Fernández-Jalvo e Andrews (2016b), Pirrone, Buatois e Bromley (2014), Lyman (1994c), Shipman (1981b), Simões, Rodrigues e Bertoni-Machado (2010), os quais têm sido comumente utilizados em estudos tafonômicos.

Tabela 4 – Composição taxonômica das cavernas estudadas.

Táxon	Complexo Suíço	Lapa dos Peixes	Gruna das Três Cobras	Toca das Onças	Caverna F3
Canidae indet.					X
Carnivora indet.		X			X
<i>Catonyx cuvieri</i>		X	X	X	
Cervidae indet.		X	X		X
Cetartiodactyla indet.			X		
<i>Chrysocyon brachyurus</i>			X		
Cingulata indet.		X			X
<i>Didelphis</i> sp.			X		
<i>Eremotherium laurillardi</i>		X		X	X
Felidae indet.			X		
Glyptodontidae indet.			X		
<i>Glyptotherium</i> sp.					X
<i>Holmesina majus</i>			X		
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	X				
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>			X		
Mammalia indet.		X	X	X	X
Megalonychidae indet.			X		
Megatheriidae indet.			X		
Mylodontinae indet.					X
<i>Nechoerus</i> sp.		X	X		
<i>Nothrotherium maquinensis</i>		X	X		
<i>Notiomastodon platensis</i>			X	X	X
<i>Pachyarmatherium brasiliense</i>					X
<i>Palaeolama major</i>		X	X		
<i>Pampatherium</i> sp.					X
<i>Panthera onca</i>			X		
Scelidotheriinae indet.		X	X		
<i>Smilodon populator</i>			X		X
<i>Tapirus</i> sp.		X	X		X
<i>Tayassu pecari</i>		X	X		
Tayassuidae indet.			X		X
<i>Toxodon</i> sp.					X
Toxodontidae indet.			X	X	
<i>Valgipes bucklandi</i>		X	X		
Xenarthra indet.		X	X		X
<i>Xenorhinotherium bahiensis</i>			X		

Nota: Complexo Suíço (*sensu* SILVA, 2015); Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras (*sensu* SILVA et al., 2019a); Toca das Onças (*sensu* ROLIM, 1974); Caverna F3 (*sensu* TRIFILIO et al., 2022).

Fonte: O autor, 2023.

3.2.1 Análises macroscópicas

Cada espécime fóssil foi detalhadamente analisado, sendo observada cada assinatura tafonômica, utilizando, quando necessário, lupas de mão e/ou estereoscópicas. As dimensões de cada fóssil, bem como as marcas encontradas, foram mensuradas a partir de paquímetros, trenas e da própria escala das lupas estereoscópicas.

Os seguintes atributos tafonômicos e paleoecológicos foram avaliados: (A) estágios ontogenéticos; (B) desarticulação; (C) fragmentação e representatividade óssea; (D) índices de transportabilidade; (E) padrões de quebra; (F) marcas de intemperismo; (G) marcas de corrosão; (H) marcas de abrasão; (I) marcas de pisoteio; (J) marcas de dentes; (K) marcas de inseto; (L) incrustação; e (M) deformação.

A desarticulação compreende a separação e dispersão dos ossos de uma carcaça e pode ser causada por atividades bióticas, como ataques de carnívoros, pisoteio e ação humana, ou abióticas, como transporte por processos sedimentares (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016c; LYMAN, 1994b). Alguns trabalhos com faunas atuais (e.g., HILL & BEHRENSMEYER, 1984) propõem uma sequência de desarticulação para os ossos de alguns animais herbívoros em função do tipo de articulação (HILL & BEHRENSMEYER, 1984; LYMAN, 1994b; Tabela 5).

Tabela 5 – Sequência de desarticulação.

Sequência de desarticulação	Juntas
Estágio 1	Escápula-carcaça
Estágio 2	Mandíbula-crânio
Estágio 3	Articulação do ombro
Estágio 4	Crânio-coluna vertebral
Estágio 5	Membros posteriores-carcaça
Estágio 6	Membros anteriores-carcaça
Estágio 7	Metacarpos e falanges entre si
Estágio 8	Vértebras cervicais entre si
Estágio 9	Vértebras torácicas entre si
Estágio 10	Vértebras lombares entre si
Estágio 11	Sacro-carcaça

Fonte: Adaptado de Hill & Behrensmeyer (1984).

O intemperismo é um processo de decomposição física e química das microestruturas orgânicas e inorgânicas dos ossos, cuja intensidade varia em função do tempo de exposição subaérea e/ou das condições ambientais internas do depósito (BEHRENSMEYER, 1978), do tipo de osso (BEHRENSMEYER; MILLER, 2012; LYMAN; FOX, 1989) e do táxon (LYMAN; FOX, 1989). Entretanto, visto que há sobreposição temporal de alguns estágios

(ver BEHRENSMEYER, 1978), e que o tempo estimado para cada estágio se refere somente ao tempo de exposição dos restos após a decomposição do tecido mole (LYMAN; FOX, 1989), essa tese irá avaliar o intemperismo somente em relação à intensidade (Tabela 6). Entretanto, desde que haja um controle de que alguns fósseis pertençam a um mesmo indivíduo, será feita uma discussão mais detalhada acerca das marcas de intemperismo.

Tabela 6 – Estágios de intemperismo e feições observadas.

Estágio	Feições
Estágio 0	Sem alteração
Estágio 1	Rachaduras superficiais
Estágio 2	Rachaduras bem marcadas e formação de lascas
Estágio 3	Textura fibrosa e áspera
Estágio 4	Lascas de diferentes tamanhos
Estágio 5	Osso sem forma original

Fonte: Modificado de Behrensmeyer (1978).

A abrasão compreende o desgaste da superfície óssea devido à fricção gerada pela colisão de partículas durante transporte hidráulico ou aéreo (SHIPMAN, 1981c). Sua intensidade varia em função das condições do osso, do tempo em que o osso ficou submetido ao agente abrasivo e do tipo de sedimento em que ele estava depositado (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016d). Para tal feição, a intensidade foi mensurada com base no estágio de desgaste das estruturas originais dos ossos (*sensu* HUNT, 1978; FIORILLO, 1988; Tabela 7).

A corrosão corresponde a um desgaste químico na superfície óssea devido à exposição dos ossos a condições quimicamente reativas, seja pela ação de água acidificada, algas, umidade nos sedimentos e/ou atmosfera da caverna, solo coberto por vegetação ou imersão em água (FERNÁNDEZ-JALVO, 2016e). As feições geradas podem ter morfologias distintas, a depender do tipo de agente modificador (FERNÁNDEZ-JALVO, 2016e). A intensidade da corrosão foi avaliada conforme a profundidade do dano e a superfície óssea desgastada (Tabela 7; TRIFILIO et al., 2022).

A incrustação compreende uma crosta de minerais precipitados sobre o bioclasto devido ao excesso de carbonato de cálcio ou atividade de organismos (MEDEIROS, 2010). Sedimentos e fragmentos de ossos também podem ser observados incrustados nos fósseis (ver TRIFILIO et al., 2022). Assim como para o intemperismo, abrasão e corrosão, a incrustação também pode ser classificada em estágios, mas nesse caso, é classificada de acordo com a cobertura da superfície do osso pelo material incrustante (Tabela 7; MALDONADO et al., 2016).

Tabela 7 – Estágios de abrasão, corrosão e incrustação, e feições observadas para cada assinatura.

Assinatura	Estágios	Intensidade	Feições
Abrasão	Estágio 0	Sem abrasão	Sem sinais de quebras ou arredondamento
	Estágio 1	Pouca abrasão	Superfícies polidas e pouco arredondamento das extremidades
	Estágio 2	Abrasão moderada	Superfícies polidas e extremidades bem arredondadas
	Estágio 3	Abrasão intensa	Osso completamente arredondado
Corrosão	Estágio 0	Sem corrosão	Sem sinais de corrosão
	Estágio 1	Pouca corrosão	Não atinge o osso esponjoso
	Estágio 2	Corrosão moderada	Corrosão em menos de 50% da superfície e atinge osso o esponjoso
	Estágio 3	Corrosão intensa	Corrosão em mais de 50% da superfície e atinge o osso esponjoso
Incrustação	Estágio 0	Sem incrustação	Superfície não coberta
	Estágio 1	Incrustação leve	Até 50% da superfície coberta
	Estágio 2	Incrustação intensa	Mais de 50% da superfície coberta

Fonte: Abrasão: Adaptado de Fiorillo (1988). Corrosão: Trifilio et al. (2022). Incrustação: Maldonado et al. (2016).

O porte dos animais foi levado em consideração para as análises de transportabilidade e equivalência hidráulica. Para os fósseis pertencentes a animais de grande e mega porte (Tabela 8; *sensu* PREVOSTI; VISCAÍNO, 2006) foi utilizada a classificação de transportabilidade do *Fluvial Transport Index (FTI, sensu* FRISON; TODD, 1986), enquanto para os animais de médio porte, os Índices de Voorhies (*sensu* VOORHIES, 1969).

As quebras foram analisadas com relação ao estágio tafonômico em que foram geradas. Se apresentam bordas irregulares ou ásperas, as quebras foram geradas antes da fossilização, enquanto extremidades regulares ou lisas indicam quebras após a fossilização (SHIPMAN, 1981d). De modo geral, elas podem ser formadas enquanto o animal está vivo (quebras *ante-mortem*) ou morto (*post-mortem*), ou ainda como causa da morte do indivíduo (quebras *perimortem*). Para uma fragmentação *ante-mortem* é necessário que os fósseis apresentassem marcas de cicatrização óssea (SHIPMAN, 1981d). Para quebras *perimortem*, devem estar presentes marcas que reflitam direta ou indiretamente o modo como o animal morreu, como fraturas ou traços de interação sinecológica (LYMAN, 1994b SHIPMAN, 1981c).

Para a paleontologia, só é possível atribuir a morte do animal a uma fratura em casos excepcionais, pois as condições em que os fósseis se encontram nem sempre são as ideais

para reconhecê-las. Em casos de fragmentação *post-mortem*, os prováveis agentes são os processos de decomposição resultantes da desarticulação (BEHRENSMEYER, 1975), do intemperismo de alto grau (BEHRENSMEYER, 1978), ácidos húmicos e orgânicos (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016e), atividades necrófagas (HAYNES, 1980; LYMAN, 1994b; SHIPMAN, 1981c), pisoteio (FIORILLO, 1987), atividade humana (BUNN, 1981; POTTS; SHIPMAN, 1981) e eventos abióticos, como queda de blocos (TRIFILIO et al., 2022), pressão litostática (MEDEIROS, 2010) ou rolamento durante transporte por fluxos hídricos (ASLAN; BEHRENSMEYER, 1996; BEHRENSMEYER; MILLER, 2012).

O grau de fragmentação ou integridade física dos fósseis está intimamente relacionado às quebras. Independentemente do tipo de quebra, se irregular ou regular, este parâmetro assinala somente o quão completo ou fragmentado está o espécime (Tabela 8).

Tabela 8 – Valores referentes ao porte, índices de transportabilidade e integridade física.

Atributos	Atribuições	Descrição
Porte	Pequeno	Até 10 Kg
	Médio	Entre 10 e 100 Kg
	Grande	Entre 100 e 1000 Kg
	Mega	Acima de 1000 Kg
FTI	FTI < 50	Pouca
	50 < FTI < 75	Moderada
	FTI > 75	Muito
Índices de Voorhies	Grupo I	Pouca
	Grupo I&II	Pouca a moderada
	Grupo II	Moderada
	Grupo II&III	Moderado a muito
	Grupo III	Muito transportáveis
Integridade física	Completo	Acima de 95%
	Parcial	Entre 50 e 95%
	Fragmento	Até 50%

Fonte: Porte: Prevosti e Viscaíno (2006); FTI: Frison e Todd (1986); Índices de Voorhies: Voorhies (1969); Integridade física: Araújo-Júnior et al. (2013).

A deformação compreende uma mudança espacial de dois ou mais pontos anatômicos (LYMAN, 1994d), e pode ser causada por ação humana ou pressão litostática (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016a).

Além dos danos corrosivos causados por algas e vegetação, outras feições biogênicas são comumente encontradas associadas aos fósseis, como marcas de mordida, de insetos e de pisoteio. Nesta tese, essas assinaturas serão representadas como presentes ou ausentes nos fósseis, e discutidas quanto aos possíveis agentes. O pisoteio é representado por arranhões com relevo em “V” (FIORILLO, 1984, 1987, 1988), quebras e deslocamento espacial

(LYMAN, 1994e), e podem fornecer informações sobre a natureza e tamanho de agente (EBERTH; ROGERS; FIORILLO, 2007).

As marcas de insetos são produtos de atividades necrófagas (KAISER, 2000) e podem apresentar distintas feições (PIRRONE, BUATOIS; BROMLEY, 2014). Além de estarem associadas à alimentação de insetos e larvas (e.g. BRITT; SCHEETZ; DANGERFIELD, 2008; BRITT et al., 2009; FEFJAR; KAISER, 2005; KAISER, 2000; ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007; XING et al., 2013), também podem representar icnitos de habitação (e.g., XING et al., 2013).

As marcas de dentes são impressões deixadas nos ossos durante a mordida de carnívoros, as quais, em função da movimentação do dente, podem ocorrer na forma de arranhões, sulcos ou incisões (HAYNES, 1980, 1983). As incisões (menos penetrantes) ou perfurações (mais penetrantes) representam pressão direta sobre os ossos e possuem forma ovalada (POBINER, 2008), enquanto os arranhões e sulcos são traços lineares e apresentam relevo em forma de “U” (BUNN, 1981; POBINER, 2008; POTTS; SHIPMAN, 1981).

Os estágios ontogenéticos são importantes para diferenciar o tipo de assembleia formada, se por eventos de mortalidade em massa (catastrófica), morte seletiva (natural) ou acumulação a longo prazo (EBERTH; ROGERS; FIORILLO, 2007). Em uma morte natural, os indivíduos mais vulneráveis (muito jovens e muito idosos) irão compor a maior parte dos fósseis encontrados (SHIPMAN, 1981e). A morte catastrófica, no entanto, irá englobar todos os indivíduos, sejam vulneráveis ou não, e, portanto, poderá representar a população de forma mais fiel (EBERTH; ROGERS; FIORILLO, 2007).

3.2.2 Análises de dados multivariados

Nesta etapa, os dados tafonômicos foram submetidos a análises de Agrupamentos (modo R) e Fatores através do software *Paleontological Statistics* (PAST) versão 4.07b. A análise de agrupamento é um método de exploração e visualização utilizado para agrupar as variáveis de acordo com suas diferenças e similaridades (DAVIS, 2002a; GOTELLI; ELLISON, 2011; HAMMER; HARPER, 2006b; MANLY, 2008b). Os grupos podem ser gerados de quatro formas (DAVIS, 2002a): (i) particionamento, que isola os agrupamentos mais densos daqueles mais escassos; (ii) origem arbitrária, que cria os agrupamentos com base na similaridade entre as variáveis e pontos arbitrários iniciais; (iii) similaridade mútua,

que agrupa variáveis com similaridade comum com outras variáveis; e (iv) agrupamento hierárquico, que agrupa os pares de variáveis mais similares e que possuam as mais altas similaridades.

Além da escolha do tipo de agrupamento, também é necessário definir uma distância de similaridade, um coeficiente de correlação, um modo de agrupamento e um algoritmo de agrupamento. O coeficiente de correlação pode ser paramétrico (“ r ” de Pearson), o qual indica se existe uma correlação entre duas variáveis quantitativas numa relação linear, ou não paramétrico (Spearman), que não exige variáveis quantitativas nem relação linear.

Com relação às distâncias de similaridades, estas podem ser métricas ou semimétricas, e devem obedecer a três propriedades (GOTELLI; ELISSON, 2011): (i) distância mínima é zero. Nesse caso, as amostras são idênticas; (ii) a medida de distância é sempre positiva se objetos não forem idênticos; e (iii) a medida de distância é simétrica. Adicionalmente, as distâncias métricas precisam satisfazer a desigualdade triangular.

Dentre as distâncias métricas, a mais comum é a Euclidiana, a qual consiste na distância linear entre dois pontos (HAMMER; HARPER, 2006b). Entretanto, outras distâncias também são descritas na literatura, como Manhattan, Corda, Mahalanobis, Chi-quadrado e Jaccar (GOTELLI; ELISSON, 2011). Dentre as distâncias semimétricas, as mais comuns são a de Bray-Curtis e Sørensen.

Com relação ao algoritmo de agrupamento, há quatro principais (HAMMER; HARPER, 2006b): (i) UPGMA ou ligação média, no qual a distância entre dois grupos é igual a média de todas as distâncias entre os membros desses dois grupos; (ii) Junção do vizinho mais distante ou ligação completa, no qual a distância entre dois grupos é igual a distância entre o membro mais distante de cada grupo; (iii) Agrupamento de centroides, no qual a distância entre dois agrupamentos é igual a distância entre os centroides dos dois grupos; e (iv) Método de Ward, no qual os agrupamentos menores são agrupados para formar grupos maiores.

Após realizada a análise de agrupamento, o programa gerou um valor de correlação cofenética. Essa correlação é uma média numérica da similaridade entre uma matriz de valores cofenéticos, que é uma matriz de correlações aparentes contida no dendrograma, e uma matriz de correlação original (DAVIS, 2002a). Quanto mais próximo de 1, mais lineares seriam os pontos de ambas as matrizes e, portanto, mais precisa é a correlação demonstrada no agrupamento (DAVIS, 2002a).

Para finalizar as análises de agrupamento, foi realizado um teste de Análise de Similaridade (ANOSIM; equação 1). Ela consiste em um teste não-paramétrico baseado na

distância para avaliar o quão significantes são as diferenças entre os agrupamentos (HAMMER; HARPER, 2006c). O valor de “R” (teste estatístico) deve ser próximo de +1 para que o teste indique dissimilaridade entre os grupos, e o valor de “p” (probabilidade) deve ser próximo de 0 para indicar que o teste é significativo (HAMMER; HARPER, 2006c).

$$d_{jk} = 1 - \frac{\sum_i |x_{ji} - x_{ki}|}{\sum_i (x_{ji} + x_{ki})} \quad (1)$$

Onde:

d = distância de similaridade;

x = ponto no espaço multidimensional.

Para esta tese, os seguintes parâmetros de agrupamento foram utilizados: (i) agrupamento hierárquico, visando quais variáveis são mais similares; (ii) modo R, pois o objetivo era identificar quais variáveis dependentes (feições) são as mais similares em termos de abundância em cada caverna (variáveis independentes); (iii) distância de similaridade de Bray-Curtis (equação 2), o qual compreende em um índice semi-métrico adequado para análises de abundância (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001); (iv) algoritmo de agrupamento UPGMA, o qual une os grupos com base na distância média entre os agrupamentos e é mais indicado para dados ecológicos (HAMMER; HARPER, 2006b); e (v) coeficiente de correlação paramétrico linear r , pois foi utilizada a correlação linear para comparar as variáveis dependentes. Na prática, a análise com esses parâmetros gerou um dendrograma de agrupamentos das feições tafonômicas e uma tabela com os valores de significância.

$$R = \frac{rb - rw}{n(n-1)/4} \quad (2)$$

Onde:

R = teste estatístico;

rb = média de todas as distâncias entre grupos;

rw = média de todas as distâncias dentro dos grupos;

n = número total de amostras.

A Análise de Fatores é um método que consiste em reduzir o número de variáveis para uma melhor interpretação dos dados (GOTELLI & ELLISON, 2011; MANLY, 2008c). Assim como nas análises de agrupamento, ela pode gerar resultados no modo R, enfatizando a

relação entre as variáveis dependentes, ou modo Q, com foco nas relações entre as variáveis independentes (DAVIS, 2002b). Na prática, essa técnica extrai os autovalores (comprimento dos eixos das componentes principais) e autovetores (direções dos eixos das componentes principais) de uma matriz de produtos cruzados (DAVIS, 2002b). Cada autovalor é representado por uma barra dentro do gráfico, enquanto os autovetores consistem nos eixos discriminados no gráfico. Para os dados dessa tese, o modo Q foi o único utilizado, pois os objetivos dessa análise eram identificar quais cavernas mais se assemelhavam em função das feições tafonômicas e inferir as justificativas para tais similaridades ou diferenças.

3.2.2.1 Etapas para realização das análises geomatemáticas

A primeira etapa foi fazer um agrupamento manual entre as feições que indiquem interpretações similares. Os estágios de 0 a 2 de intemperismo compreendem danos leves e representam pouco tempo de exposição subaérea, enquanto os estágios de 3 a 5 indicam danos intensos e muito tempo de exposição subaérea. Para abrasão, corrosão e incrustação, a divisão compreenderá a ausência de dano (estágio 0) em um grupo e a presença de dano (estágio 1 e acima) em outro grupo. Para integridade física será considerado um grupo para os fósseis completos e outro para os fósseis que possuem algum nível de fragmentação, ou seja, com menos de 95% da estrutura original. Tipos de quebras e marcas de mordida e de insetos não necessitam de um novo agrupamento. O agrupamento de cada atributo é independente. Portanto, para as análises multivariadas, os dados serão analisados conforme dispostos na Tabela 9.

A segunda e última etapa antes de executar as análises no PAST é realizar as transformações dos dados. Por consistir em valores de abundância, os dados trabalhados nesta tese são dados de contagem, e tendem a seguir a distribuição de Poisson, a qual é utilizada para variáveis que não se correlacionam ou não possuem uma tendência (DAVIS, 2002c). Transformando-os em valores contínuos, os dados ficarão aptos para as análises, pois possuirão uma distribuição mais simétrica e variâncias mais uniformes. Isso pode ser obtido aplicando uma simples transformação para raiz quadrada (*square-root transformation*), ou seja, cada valor de “x” é agora “ $\sqrt{x}$ ”.

A segunda transformação necessária é a normalização dos dados em função da variância (equação 3). Essa técnica impede que as análises sejam tendenciosas para a as

variáveis com maiores variâncias (HAMMER; HARPER, 2006d). O PAST, contudo, realiza automaticamente a normalização dos dados antes de executar as análises solicitadas.

Tabela 9 – Atributos adaptados para as análises multivariadas.

Atributos	Agrupamentos
Integridade física	Completo Incompleto = Parciais e fragmentos
Intemperismo	Ausente/leve = Estágios 0, 1 e 2 Intenso = Estágios 3, 4 e 5
Abrasão	Sem abrasão = Estágio 0 Com abrasão = Estágios 1, 2 e 3
Corrosão	Sem corrosão = Estágio 0 Com corrosão = Estágios 1, 2 e 3
Incrustação	Sem incrustação = Estágio 0 Com incrustação = Estágios 1 e 2
Quebras	Sem quebras Irregulares Regulares

Fonte: O autor, 2023.

$$x'_i = \frac{x_i - \bar{x}_i}{\sqrt{S^2}} \quad (3)$$

Onde:

x' = variável normalizada;

x = variável x ;

$\bar{x}$ = média dos valores da coluna da variável x ;

$\sqrt{S^2}$ = desvio padrão.

4 RESULTADOS

Os resultados desta tese compreendem dois manuscritos enviados a revistas científicas e estão disponíveis nos apêndices A e C. O Apêndice A apresenta o primeiro manuscrito da tese, o qual foi publicado na revista *Ichnos* e é intitulado “*The paleoichnofauna in bones of Brazilian Quaternary cave deposits and the proposition of two new ichnotaxa*” (DOI: 10.1080/10420940.2023.2271125).

O Apêndice C contém o segundo manuscrito da tese, o qual foi submetido à revista *Journal of South American Earth Sciences* e é intitulado “*Taphonomic histories of Quaternary fossil accumulations preserved in Brazilian cave deposits*” (Número de submissão: SAMES-S-24-00496).

O Apêndice B inclui a primeira página do artigo publicado na revista *Ichnos*, enquanto o Apêndice D inclui o e-mail-resposta comprovando a submissão do segundo manuscrito à revista *Journal of South American Earth Sciences*.

5 DISCUSSÃO

Esta tese consistiu em análises tafonômicas e icnológicas de cinco assembleias fossilíferas de depósitos de cavernas da Região Intertropical Brasileira, da qual dois manuscritos foram produzidos. O primeiro manuscrito, o qual está disposto no Anexo A, refere-se à identificação e significado dos traços fósseis encontrados em fósseis do Complexo Suíço, F3 e Gruna das Três Cobras. O segundo manuscrito, o qual está disposto no Anexo C, refere-se à interpretação das histórias tafonômicas do Complexo Suíço, F3, Toca das Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras.

5.1 Manuscrito 1

Neste artigo foram identificados traços produzidos por atividades de alimentação, refúgio e pupa, os quais compreendem ranhuras superficiais, em sua maioria, e perfurações nas superfícies cortical e esponjosa dos ossos. Os traços de alimentação são produtos de predação e necrofagia por mamíferos carnívoros e insetos. Marcas de pupa e refúgio, por outro lado, foram atribuídas somente a insetos osteófagos.

5.1.1 Ação de mamíferos carnívoros

Os traços identificados como resultado da ação de mamíferos carnívoros compreendem somente evidências de alimentação, as quais foram atribuídas aos icnogêneros *Machichnus* Mikuláš et al., 2006 e *Nihilichnus* Mikuláš et al., 2006. Os traços de *Machichnus* representam a ação necrófaga de *Procyon troglodytes* (Lund, 1838) e ocorrem em ossos de *Eremotherium laurillardi* e *Glyptotherium* sp. Osborne, 1903 provenientes da caverna F3, e *Tayassu pecari* Link, 1795, *Valgipes bucklandi* (Lund, 1839) e Mammalia indet. provenientes da Gruna das Três Cobras. Os traços de *Nihilichnus* compreendem a ação predatória e/ou necrófaga de *P. troglodytes*, *Smilodon populator* Lund, 1842 e/ou *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) e foram identificados em fósseis de *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888), *E.*

laurillardi, *S. populator* e *Pachyarmatherium brasiliense* Porpino et al., 2009 provenientes da caverna F3, e *Mammalia* indet. provenientes da Gruna das Três Cobras.

5.1.2 Ação de insetos

A bioerosões produzidas por insetos foram atribuídas ao icnogêneros *Cuniculichnus* Höpner e Bertling, 2017, *Gunnellichnus* Zonneveld, AbdelGawad e Miller 2022, *Karethraichnus* Zonneveld et al., 2015, *Munitusichnus* Parkinson, 2016, *Osteocallis* Roberts, Rogers e Foreman., 2007 e *Taotieichnus* Xing et al., 2013.

Os traços de *Cuniculichnus*, *Gunnellichnus* e *Karethraichnus* representam a ação necrófaga de larvas e besouros de insetos dermestídeos, os quais foram identificados em fósseis de *E. laurillardi* e *Palaeolama major* Liais, 1872 provenientes da caverna F3, *Holmesina paulacoutoi* Cartelle e Bohórquez, 1985 provenientes do Complexo Suíço e *Xenarthra* indet. provenientes da Gruna das Três Cobras. Os traços de *Taotieichnus* compreendem atividades de necrofagia e habitação por cupins, e foram identificados em fósseis de *E. laurillardi* e *Mammalia* indet. provenientes da caverna F3, e *Catonyx cuvieri* (Lund, 1839) provenientes da Gruna das Três Cobras. Por fim, os traços de *Munitusichnus* foram produzidos para pupa, alimentação e habitação de larvas de insetos dermestídeos em um osso de *E. laurillardi*.

5.2 **Manuscrito 2**

5.2.1 Aspectos tafonômicos

5.2.1.1 Integridade física

Entre as assembleias fossilíferas das cinco cavernas, há predomínio de quebras irregulares nos espécimes, sugerindo fragmentação antes da fossilização (SHIPMAN, 1981b).

A partir desse resultado, as quebras pré-fossilização podem ser consideradas como *ante-mortem*, *perimortem* ou *post-mortem* (bioestratinômica). As quebras *ante-mortem* ocorrem quando o animal ainda está vivo e o osso apresenta sinais de cura. Nenhuma quebra *antemortem* ocorre nos fósseis analisados. As quebras *perimortem* estão relacionadas à morte do animal e podem ser formadas durante/após um acidente (por exemplo, a queda do animal em uma caverna) ou predação. Estas foram identificadas em três vértebras de um indivíduo de *Eremotherium laurillardi* (Lund, 1842) que caiu no interior da Toca das Onças (ver BARBOSA et al., 2022).

Não é fácil fazer a diferenciação entre marcas de predação e marcas de necrofagia em uma carcaça. No entanto, Trifilio et al. (2023) identificaram vestígios que podem indicar predação em ossos de *E. laurillardi*, *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888), *Pachyarmatherium brasiliense* Porpino et al. (2009), e *Smilodon populator* Lund, 1842 da caverna F3, e ossos de Mammalia indet. da Gruna das Três Cobras.

A maioria das quebras irregulares parece ser de origem bioestratinômica *post-mortem*, as quais podem ser produzidas por intemperismo (BEHRENSMEYER, 1978), transporte (ASLAN; BEHRENSMEYER, 1996; BEHRENSMEYER; MILLER, 2012), retrabalhamento (BEHRENSMEYER, 1975), colapso de blocos (TRIFILIO et al., 2022), pressão litostática (SAUNDERS, 1975), ácidos (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016b), atividades necrófagas (HAYNES, 1980; LYMAN, 1994b; SHIPMAN, 1981C), pisoteio (FIORILLO, 1987), interação humana (BUNN, 1981; POTTS; SHIPMAN, 1981) ou queda dos restos mortais sobre uma rocha ou sedimento dentro da caverna.

5.2.1.1.1 Agentes de fragmentação post-mortem bioestratinomica

A fragmentação só ocorre durante o transporte em ossos frescos se a estrutura óssea estiver enfraquecida (ASLAN; BEHRENSMEYER, 1996; BEHRENSMEYER, 1991; BEHRENSMEYER; MILLER, 2012). As interações predador-presa (HAYNES, 1980) e o intemperismo intenso (BEHRENSMEYER, 1978) são dois processos que frequentemente enfraquecem a estrutura óssea.

Marcas de predação/necrofagia foram identificadas em ossos da F3 (ARAÚJO-JÚNIOR et al., 2017; TRIFILIO et al., 2023), Complexo Suíço e Gruna das Três Cobras (TRIFILIO et al., 2023). Apesar dessas marcas representarem uma espécie de quebra, elas são

danos superficiais que não afetaram a estrutura óssea. Contudo, o intemperismo intenso que foi observado em ossos apresentando quebras bioestratinômicas irregulares da F3, Complexo Suíço e Lapa dos Peixes pode ter enfraquecido a estrutura óssea destes espécimes. Para a Lapa dos Peixes, esta correlação intemperismo-fragmentação não pode ser estabelecida porque não estão disponíveis dados do FTI ou Voorhies para ossos intensamente intemperizados. Para a F3, a ocorrência conjunta de intemperismo intenso e quebras irregulares em ossos transportáveis sustentam a possibilidade de terem sido quebrados durante o transporte.

A carcaça de um indivíduo de *Holmesina paulacoutoi* Cartelle e Bohórquez, 1985 foi encontrada semi-articulada e em posição anatômica dentro do Complexo Suíço, sugerindo exposição dos restos mortais a condições ambientais de baixa energia e/ou soterramento rápido após a morte do animal (BEHRENSMEYER, 1991). Este arranjo anatômico dos ossos também indica que a carcaça do pampatério não foi realocada após a morte. O elevado número de ossos completos também favorece um ambiente mais estável para a tanatocenose, permitindo inferir, portanto, que os restos não sofreram transporte.

Colapsos de blocos dentro das cavernas foram documentados na Toca das Onças (ARAÚJO et al., 2018), Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras (SILVA et al., 2019), o que implica que o impacto da rocha é um provável agente fragmentado. Para o Complexo Suíço, no entanto, há registro de blocos desabados apenas na entrada do “Conduto dos Fósseis”, mas não dentro dele (SILVA, 2015).

Marcas de pisoteio ocorrem em ossos de *E. laurillardi*, *Glyptotherium* sp., *Palaeolama major* Liai, 1872, *P. brasiliense* e *Cingulata* indet. de F3 (TRIFILIO et al., 2022). Essas marcas são sulcos com relevo em forma de V em seção transversal, orientados aleatoriamente na superfície do osso cortical. Não foi possível discernir se o pisoteio também foi a causa das quebras nos eixos dos ossos.

Um fêmur deformado de *P. brasiliense* de F3 sugere a ação de pressão litostática (TRIFILIO et al., 2022). A porção proximal do osso está faltando e algumas lascas foram removidas. A hipótese mais provável é que o osso tenha sido submetido à pressão enquanto estava fresco e elástico, causando quebras pontuais adicionais.

A fragmentação gerada pelo ácido provavelmente derivou dos agentes de corrosão existentes nos ambientes cavernícolas, como água da chuva infiltrada rica em ácido carbônico (H_2CO_3) (SIMMS, 1994), umidade, algas, ácidos orgânicos da vegetação e guano de morcego (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016b), uma vez que as cavernas funcionavam como habitats para morcegos (CZAPLEWSKI; CARTELLE, 1998).

O número de espécimes corroídos varia consideravelmente entre as assembleias. O Complexo Suíço é a única caverna que não apresenta marcas de corrosão em seus fósseis. Essa ausência, porém, ocorreu devido à intensa incrustação e será discutida posteriormente. Na Lapa dos Peixes, os fósseis não corroídos se destacam por não apresentarem quebras bioestratinômicas irregulares. Na F3, mais de 30% dos espécimes apresentam corrosão e quebras bioestratinômicas irregulares, enquanto Gruna das Três Cobras e Toca das Onças atingem 5,8% e 7%, respectivamente.

Nenhuma das cavernas possui vegetação em seu interior, o que descarta a corrosão por ácidos orgânicos vegetais. Em relação ao guano de morcego, alguns estudos realizados no Brasil (e.g., PILÓ et al., 2023) e na Europa (e.g., AUDRA et al., 2019) examinaram os elevados níveis de acidez desses excrementos, permitindo que seja um agente de corrosão válido para ossos em assembleias de cavernas. Na F3, Trifilio et al. (2022) sugeriram que a umidade durante os períodos úmidos poderia ser um provável agente de corrosão. Por fim, a água da chuva acidificada certamente esteve em contato com os exemplares da F3, Gruna das Três Cobras e Toca das Onças, o que permitiu a fragmentação.

Confirmar se uma colisão com rochas ou com o chão da caverna causou quebras nos ossos é um desafio, embora não possamos ignorar a fragmentação causada pela queda de restos mortais em cavernas verticais. Segundo Trifilio et al. (2022), a queda de restos da superfície causou o acúmulo principal em F3. Na Toca das Onças e no Complexo Suíço, ossos podem ter caído pelas poucas aberturas do teto da caverna.

Outro processo que leva à fragmentação é o retrabalhamento. Behrensmeyer (1975) propõe que uma assembleia com fósseis predominantemente fragmentados provavelmente sofreu retrabalhamento porque, mesmo quando enterrados, os ossos perdem matéria orgânica e tornam-se extremamente frágeis, destruindo rapidamente as partes menos duráveis. Em relação a Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras, Silva et al. (2019) identificaram que as enchentes intermitentes muitas vezes exumavam os ossos, expondo os restos mortais aos agentes fragmentadores.

5.2.1.1.2 Fragmentação pós-fossilização

Além das quebras irregulares, há algumas quebras regulares nos fósseis encontrados em todas as cavernas, exceto no Complexo Suíço. Somente em restos fossilizados esse tipo de

ruptura ocorre durante o sepultamento ou após a exumação (SHIPMAN, 1981b), expondo-os a agentes modificadores do ambiente, como intemperismo, água e ácidos.

5.2.1.2 Abrasão

As marcas de abrasão são causadas pelo impacto dos sedimentos contra a superfície dos restos ou durante o seu transporte até o depósito (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016c). Contudo, devemos avaliar cada assembleia de forma independente para determinar os agentes abrasivos corretos.

O Complexo Suíço não possui marcas de abrasão visíveis, as quais podem ter sido encobertas pela incrustação ou não foram geradas na superfície óssea. Os restos preservados *in situ* foram depositados diretamente nos sedimentos da caverna, sem exposição à superfície externa ou transporte dentro das cavernas. Isso exclui sedimentos transportados pelo vento e choques contra as paredes das cavernas como agentes de abrasão. Além disso, os ossos transportados apresentam frequentemente marcas de abrasão em todas as superfícies (FERNÁNDEZ-JALVO; ANDREWS, 2016c), enquanto os espécimes analisados nesse trabalho apresentam abrasão apenas nas bordas. Portanto, os sedimentos transportados pela água provavelmente produziram as marcas de abrasão. Na Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras, Silva et al. (2019) observaram erosão causada por inundações intermitentes, que provavelmente afloraram e desgastaram os fósseis.

As assembleias que sofreram transporte foram inicialmente depositadas fora ou em outras porções do interior das cavernas. Aqueles na superfície externa podem ter sido desgastados por sedimentos transportados pelo vento ou pela água e/ou durante o transporte. Em contraste, aqueles transportados dentro das cavernas descartam a possibilidade de impacto de sedimentos transportados pelo vento.

5.2.1.3 Incrustação e corrosão

A incrustação em cavernas calcárias pode ser atribuída à supersaturação de carbonato de cálcio (CaCO_3) no sedimento, resultando na formação de uma crosta na superfície do osso

(MEDEIROS, 2010). Essa elevada concentração de CaCO_3 pode neutralizar os efeitos ácidos da água presente no sistema (SIMMS, 1994) e, consequentemente, prevenir a ocorrência de danos corrosivos. Em outras palavras, uma relação inversamente proporcional entre corrosão e incrustação é esperada em uma assembleia preservada contemporaneamente. No entanto, tal cenário somente foi observado para o Complexo Suíço. Para as demais cavernas, há inferências de restos preservados em diferentes condições de umidade, implicando em mistura temporal ou preservação em diferentes pontos das cavernas.

Devido a escavações prévias na Toca das Onças (ARAÚJO et al., 2018) e F3, as camadas sedimentares foram significativamente alteradas, além de não ter ocorrido controles tafonômicos estratigráficos durante a coleta. Portanto é impossível identificar se existem áreas com diferentes condições de preservação dentro destas cavernas.

Diferentemente das demais cavernas, a Lapa dos Peixes e a Gruna das Três Cobras possuem subsetores que são diferentemente afetados por inundações durante períodos úmidos (SILVA et al., 2019), as quais contribuem para a ocorrência de fósseis com e sem marcas de corrosão e incrustação. Na Lapa dos Peixes, a quantidade de fósseis incrustados é de 100% nos setores LPI e LPII, enquanto LPIII e LPIV possuem 84,8% e 45,1%, respectivamente. Com relação à corrosão, somente o setor LPIV possui fósseis com essa feição, indicando que há uma concentração menor de CaCO_3 nos sedimentos desse setor e/ou que os restos foram preservados em diferentes condições de preservação. Visto que somente 2,8% dos fósseis possuem marcas de corrosão, alegar uma baixa quantidade de CaCO_3 não é a justificativa adequada.

Para a Gruna das Três Cobras, há baixa quantidade de fósseis corroídos para todos os setores e predomínio de incrustação somente nos setores TCI e TCIV. Assim como para a Lapa dos Peixes, a melhor hipótese é a de diferentes condições e períodos de preservação para os fósseis da assembleia.

5.2.1.4 Abundância relativa

Com relação ao Número Mínimo de Indivíduos (MNI) identificados em cada caverna, há apenas um animal adulto preservado no Complexo Suíço, enquanto há também subadultos presentes nas demais cavernas. Foram contabilizados 40 indivíduos na F3, 12 indivíduos na Toca das Onças, 20 indivíduos na Lapa dos Peixes e 44 indivíduos na Gruna das Três Cobras.

Com exceção do Complexo Suíço, todas as cavernas possuem acumulações multitáxicas. A F3 foi classificada por Trifilio et al. (2022) também como monodominante devido ao elevado Número de Elementos Esqueletais Identificáveis (NISP) para *E. laurillardi* em relação aos demais táxons. Tal predominância ocorre devido à alta resistência de seus ossos a processos destrutivos (ARAÚJO-JÚNIOR ET AL., 2015; SANTOS et al., 2002). Além disso, esse táxon é o mais abundante nos depósitos fossilíferos do Quaternário do Brasil (ARAÚJO-JÚNIOR et al., 2013; SANTOS et al., 2002).

A Toca das Onças também registrou predomínio de *E. laurillardi* em relação aos demais táxons, contabilizando 94,2% e 66,7% do NISP e MNI totais, respectivamente, da caverna. Ela foi classificada como monodominante, mas de baixa diversidade, por apresentar apenas quatro táxons.

A Lapa dos Peixes e a Gruna das Três Cobras possuem 12 e 24 táxons identificados, respectivamente. Entretanto, como nenhum de seus táxons possui mais de 50% do MNI ou NISP maior que 50% do MNI e NISP totais, suas assembleias são classificadas como multidominantes.

5.2.1.5 Transporte e deposição dos restos

5.2.1.5.1 Complexo Suíço

O indivíduo adulto de *H. paulacoutoi* pode ter caído através da atual entrada vertical ou andando através de alguma entrada não mapeada ou não mais existente da caverna. A hipótese de queda, no entanto, é pouco provável visto que não seria esperado fraturas ósseas após uma queda de 15 m de altura.

5.2.1.5.2 F3

Atualmente, a F3 possui somente uma entrada medindo 1,5 m de diâmetro, limitando a entrada de animais de grande e mega porte. Portanto, os restos foram depositados após a

desarticulação das carcaças ou os animais acessaram a caverna por alguma entrada não mais existente. A hipótese mais provável é a de que os maiores animais morreram na superfície e tiveram seus restos transportados posteriormente por fluxos hídricos.

5.2.1.5.3 Toca das Onças

A Toca das Onças possui um grande salão com aberturas no teto e uma dolina (ARAÚJO et al., 2018), a qual se formou após o colapso estrutural de uma porção do teto da caverna. No entanto, não se pode descartar que existiram outras entradas.

Os dados de transportabilidade inferem que todos os indivíduos pertencentes a *E. laurillardi* e Toxodontidae indet. morreram dentro da caverna e tiveram seus restos preservados *in-situ*. Com relação à preguiça, as similaridades tafonômicas observadas, tais como ausência de intemperismo intenso e corrosão, permitem inferir que os oito animais foram preservados sob as mesmas condições e, conseqüentemente, que pertencem à mesma população.

Um cenário possível é o de que os indivíduos de *E. laurillardi* entraram na caverna por uma abertura horizontalizada, que não mais existe atualmente, em busca de abrigo. Visto que a dolina é a única abertura larga o suficiente para permitir a entrada desses animais (massa estimada $mass = 4486.47 \pm 185.98$ kg; sensu BARBOSA et al., 2023), há um segundo cenário em que as preguiças possam ter caído durante o colapso da dolina. Tal hipótese de queda é sustentada pela presença de fraturas em vértebras de um indivíduo de *E. laurillardi* (BARBOSA et al., 2022). E para o Toxodontidae indet., há também a possibilidade de queda na dolina ou acesso por uma abertura não mais existente.

5.2.1.5.4 Lapa dos Peixes

A Lapa dos Peixes é uma caverna dividida em quatro setores de acumulação, nomeados de LPI a LPIV. O setor LPI é o setor mais a jusante da caverna, ou seja, representa a última região antes da água sair da Lapa dos Peixes. Há restos preservados *in-situ* pertencentes a *P. major*, sugerindo que esse animal morreu nesse setor, e uma costela

periféricamente preservada de Mammalia indet., a qual pode ter sido transportada de outro setor por fluxos hídricos.

Os setores mais internos da Lapa dos Peixes são LPII e LPIII, localizados mais próximos de uma claraboia e em galerias secundárias. Dada a proximidade entre eles (ver Silva et al., 2019), os restos mortais de *Nothrotherium maquinense* Lund, 1839 encontrados em ambos os setores poderão pertencer aos mesmos indivíduos. É provável que as inundações possam ter transportado alguns ossos – incluindo os de difícil transporte – de um setor para outro. De qualquer forma, estes animais foram preservados *in situ*. Além disso, o setor LPII possui um osso de *Nechoerus* sp. que é dificilmente transportável, sugerindo preservação *in situ*, e um osso moderadamente transportável de *E. laurillardi* que pode ter sido trazido da superfície através da claraboia.

Junto com restos de *N. maquinense* e Mammalia indet., LPIII também possui um osso dificilmente transportável de Carnivora indet., sugerindo uma preservação *in situ*. A ausência de ossos com marcas de predação/necrofagia não permite inferir se o LPIII funcionou como covil para este animal e, conseqüentemente, se houve interação sinecológica com *N. maquinense*.

O LPIV é o setor mais a montante (ver SILVA et al., 2019) e mais taxonomicamente diverso da Lapa dos Peixes. Há restos preservados *in situ* de *Catonyx cuvieri* Lund, 1839, *Tapirus* sp., *Tayassu pecari* (Link, 1795) e *Valgipes bucklandi* Lund, 1846; restos periféricamente preservados de Cervidae indet. e Scelidotheriinae indet.; e restos preservados *ex-situ* de Cingulata indet. Embora restos de *P. major* e Mammalia indet. também estejam presentes, os seus índices de transportabilidade não puderam ser determinados.

Os animais preservados *in situ* podem ter acessado a Lapa dos Peixes caindo acidentalmente nas claraboias, entrado caminhando pelas entradas horizontais em busca de abrigo ou terem sido transportados pela água como carcaças flutuantes. A primeira hipótese é improvável, pois as claraboias são muito pequenas para permitir a entrada de animais grande e mega porte. As segunda e terceira hipóteses parecem mais prováveis devido a presença de entradas horizontais que permitiriam a entrada desses animais. Adicionalmente, a galeria principal é um paleocanal fluvial (SILVA et al., 2019) que pode ter servido de reservatório de água para a paleofauna local. De acordo com Shipman (1981d), embora o aporte alimentar esteja escasso, é provável que os animais permaneçam perto de uma fonte de água em condições secas até morrerem, o que pode levar à preservação *in situ*. Outra possibilidade é que esses animais tenham entrado na caverna e ficado presos devido às enchentes, conforme sugerido por Silva et al. (2019).

Os restos preservados perifericamente e ex-situ foram transportados de outro setor ou da superfície externa. Possíveis agentes de transporte são os fluxos hídricos (rio ou chuva) e outros animais. Dada a falta de marcas de predação/necrofagia, os agentes de transporte mais prováveis são os fluxos fluviais e as águas pluviais.

Em suma, os indivíduos pertencentes a *C. cuvieri*, *Neochoerus* sp., *N. maquinense*, *P. major*, *Tapirus* sp., *T. pecari* e *V. bucklandi* provavelmente entraram na caverna como carcaças flutuantes ou caminhando pelas entradas horizontais. Os demais animais morreram dentro ou fora da caverna. De qualquer forma, seus restos mortais foram preservados em lugares diferentes dos quais morreram.

5.2.1.2.5 Gruna das Três Cobras

A Lapa dos Peixes é uma caverna dividida em oito setores de acumulação, nomeados de TCI a TCVIII. Restos preservados in situ foram identificados em todos os setores, exceto em TVIII, incluindo fósseis pertencentes a 10 táxons de grande a mega porte e dois táxons de médio porte. Restos perifericamente preservados ocorrem em todos os setores, incluindo sete táxons de grande porte e cinco táxons de médio porte. Restos preservados ex-situ foram identificados apenas em TCI, TCII e TCVI e pertencem a dois táxons de grande porte.

A presença de restos pertencentes a todos os grupos de transportabilidade de uma mesma espécie e em um mesmo setor, tais como fósseis de *C. cuvieri*, *P. major* e *V. bucklandi* no setor TCI, provavelmente indica que os animais morreram neste setor e que seus restos mortais foram rapidamente soterrados, evitando dispersão.

Com relação aos animais de grande e mega porte, o modo de acumulação deve ser o mesmo da Lapa dos Peixes, ou seja, carcaças d'água ou entrada autóctone, visto que as claraboias não possuem dimensões largas o suficiente que permita o acesso desses animais. Apenas os animais de pequeno e médio porte conseguiriam acessar a caverna pelas claraboias.

Não foi possível identificar se os ossos de Mammalia indet. e Xenarthra indet. encontrados em alguns setores pertencem a um mesmo táxon. Eles podem ser de um ou mais táxons encontrados na caverna.

Em suma, os indivíduos pertencentes a *C. cuvieri*, *Cetartiodactyla* indet., *Glyptodontidae* indet., *Holmesina majus* Simpson, 1930, *Megatheriidae* indet., *Neochoerus* sp., *P. major*, *S. populator*, *Toxodontidae* indet., *V. bucklandi* e *Xenorhinotherium bahiense*

Cartelle e Lessa, 1988 provavelmente caminharam ou entraram na caverna como carcaças flutuantes pelas entradas horizontais. Os demais animais morreram dentro ou fora da caverna. Os animais de pequeno e médio porte também podem ter entrado por alguma das claraboias. De qualquer forma, seus restos mortais foram preservados em local diferente de onde morreram.

5.2.1.6 Análise de Agrupamento (modo R)

Das 13 variáveis tafonômicas analisadas, nove foram agrupadas em três grupos bem definidos. O Grupo 1 inclui as feições mais predominantes nos fósseis das assembleias da F3, Complexo Suíço, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras (intemperismo ausente/leve, sem corrosão, quebra irregular, incompleto e sem abrasão), bem como as variáveis com correlações significativas mais fortes. Na assembleia da Toca das Onças, a diferença em relação à quantidade de ossos sem abrasão e com abrasão não é significativa, permitindo, portanto, a inclusão da variável “sem abrasão” como uma variável comum a todas as assembleias. Portanto, o Grupo 1 reflete o principal modo tafonômico para as assembleias das cinco cavernas analisadas, indicando que a formação de fraturas irregulares seguidas de soterramento rápido é o principal mecanismo de preservação.

O segundo grupo produzido nas Análises de Cluster compreende as variáveis “com abrasão” e “sem incrustação”. O agrupamento dessas duas variáveis ocorreu porque todas as assembleias, com exceção dos espécimes do Complexo Suíço, possuem fósseis com abrasão e sem incrustação, sugerindo que a água, carbonato de cálcio (CaCO_3) e rápido soterramento são variáveis acessórias mais importantes para a preservação dos restos. A água é indiretamente responsável pela produção de marcas de abrasão nos restos, pois transporta sedimentos e os espécimes mais transportáveis. A baixa quantidade de CaCO_3 nos sedimentos e o rápido soterramento evitam a formação de incrustação nos restos. Portanto, o Grupo 2 consiste no segundo modo tafonômico para as assembleias das cinco cavernas analisadas.

O terceiro grupo inclui “completo” e “sem quebras”. Esse agrupamento ocorreu devido a existência de restos completos e sem quebras em todas as cavernas, sugerindo rápido soterramento e/ou estrutura óssea mais resistente e, portanto, evitando a formação de feições tafonômicas.

Por fim, as variáveis “com incrustação”, “com corrosão”, “quebra regular” e “intemperismo intenso” não se agruparam a nenhuma outra variável porque elas são as feições tafonômicas menos comuns identificadas nos fósseis. A incrustação predomina apenas nas assembleias do Complexo Suíço e Lapa dos Peixes. A corrosão foi identificada somente em alguns ossos das assembleias da F3, Toca da Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras. Quebras regulares ocorrem apenas em alguns ossos das assembleias da F3, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras. O intemperismo intenso é a característica tafonômica menos presente nos fósseis, e está limitado a alguns ossos da Lapa dos Peixes e F3.

5.2.1.7 Análises de Fatores (modo Q)

As Análises de Fatores produziram cinco gráficos de barra, dos quais somente quatro possuem variâncias significantes. O primeiro fator (PC1) corresponde a 86,55% da variância e, portanto, representa a principal associação entre as cavernas. É importante notar que o Complexo Suíço e a Lapa dos Peixes são as únicas que apresentam *scores* negativos, indicando que elas possuem as assembleias menos comuns na associação.

A incrustação é a variável que separa o Complexo Suíço e a Lapa dos Peixes das demais cavernas. As análises de cluster revelaram que o principal modo de preservação não incluiu as variáveis “sem incrustação” ou “com incrustação”, indicando que a incrustação é irrelevante na determinação deste modo. Portanto, como o Complexo Suíço e a Lapa dos Peixes são as únicas cavernas que apresentam incrustações na maior parte de seus ossos, é razoável concluir que a variável “com incrustação” é a principal causa dessa segregação.

O segundo fator (PC2) responde por 6,49% da variância e indica uma segregação entre a F3 e as demais cavernas. Dado que a F3 tem padrões comparáveis aos das outras cavernas, nenhuma das variáveis parece ter produzido esta separação. A caverna F3, como as demais, apresenta prevalência de ossos incompletos e não corroídos, quebras irregulares e intemperismo ausente/leve. Possui também abundância de ossos sem abrasão, semelhantes ao Complexo Suíço, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras, além de ossos sem incrustação, semelhantes à Toca das Onças e Gruna das Três Cobras. Quanto às variáveis incomuns, a F3 compartilha a ocorrência de ossos completos, sem quebras e incrustados com todas as cavernas; corrosão com Toca das Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras; quebras

regulares com a Lapa dos Peixes e a Gruna das Três Cobras; e intemperismo intenso com o Complexo Suíço e Lapa dos Peixes.

A única distinção significativa entre a F3 e as demais cavernas é o número de fósseis analisados. A assembleia da F3 possui 543 fósseis (ver TRIFILIO et al., 2022), enquanto o Complexo Suíço contém 144 fósseis, a Toca das Onças contém 156 fósseis, a Lapa dos Peixes contém 114 fósseis e a Gruna das Três Cobras contém 258 fósseis. A F3 possui o dobro de fósseis da Gruna das Três Cobras, que possui a segunda maior assembleia. Portanto é possível supor que a caverna F3 foi separada das demais cavernas devido à sua abundância fossilífera em comparação com as demais assembleias.

O terceiro fator (PC3) corresponde a 4,92% da variância e indica uma segregação da Toca das Onças e da Gruna das Três Cobras das demais cavernas. A Toca das Onças e a Gruna das Três Cobras possuem *scores* negativos porque suas assembleias não possuem fósseis com marcas de intemperismo intenso. Embora essa feição seja incomum a todas as assembleias, ela é uma variável que sugere que essas duas assembleias sofreram mais danos em função de variações ambientais que as demais, possibilitando, portanto, tal segregação.

O quarto fator (PC4) corresponde a 1,87% da variância e indica uma segregação da Lapa dos Peixes, Gruna das Três Cobras e F3 das demais cavernas. Isso ocorreu porque apenas essas três cavernas apresentavam quebras regulares. Dado que a “quebra regular” é uma variável incomum, as assembleias Complexo Suíço e Toca das Onças, que carecem desta característica pós-fóssildiagnética, tiveram *scores* positivos e foram separadas das demais cavernas.

5.2.2 Histórias tafonômicas

Um indivíduo de *Holmesina paulacoutoi* pode ter acessado a caverna por alguma entrada não mapeada ou não mais existente, ou ter caído através da atual entrada. De toda forma, o animal morreu dentro da caverna. Sua carcaça ficou exposta aos sedimentos argilosos que preenchem a caverna e água, os quais permitiram a formação de camadas de inscrutação. Essa mesma incrustação pode ter protegido os fósseis de sofrerem danos por intemperismo, abrasão e corrosão, além de evitar quebras e desarticulação de alguns ossos. Entretanto, alguns fósseis estão apenas parcialmente incrustados, permitindo que ficassem

parcialmente expostos a variação de temperatura e umidade dentro da caverna e desenvolvessem marcas de intemperismo intenso.

Com relação às cavernas F3, Toca das Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das três Cobras, estas apresentam diferentes modos de deposição dos restos, mas modos de preservação semelhantes. A maioria dos fósseis possui quebras irregulares formadas devido ao retrabalhamnto, colapso de blocos e exposição à água da chuva acidificada.

A abrasão foi produzida devido ao impacto de sedimentos carregados pela água contra a superfície dos ossos. Em relação aos restos preservados *ex-situ* e perifericamente, a abrasão foi produzida durante o processo de transporte. Na Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras, por exemplo, os fósseis foram exumados devido à erosão causada pelos fluxos hídricos (SILVA et al., 2019), produzindo as marcas de abrasão.

As marcas de corrosão podem ter sido produzidas pela água acidificada ou pelo contato com o guano de morcegos, visto que várias espécies comumente habitam as cavernas brasileiras. Adicionalmente, a grande quantidade de fósseis encrustados nas cinco cavernas permite sugerir que há uma supersaturação de CaCO_3 nos sedimentos, inibindo a capacidade de corrosão da água.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos desenvolvidos nesta tese visam o entendimento das histórias tafonômicas de mamíferos quaternários preservados em depósitos de cavernas da Região Intertropical Brasileira. Para alcançar tal objetivo, foram realizados dois manuscritos contendo análises tafonômicas e icnológicas nos fósseis coletados em duas cavernas do Rio Grande do Norte (Complexo Suíço e F3) e três cavernas da Bahia (Toca das Onças, Lapa dos Peixes e Gruna das Três Cobras).

O primeiro manuscrito, o qual está presente no Apêndice A, teve como objetivo identificar traços comportamentais presentes nos fósseis e inferir relações paleoecológicas. Entretanto, somente as cavernas Complexo Suíço, F3 e Gruna das Três Cobras apresentaram tais traços relacionados a mordidas por outros mamíferos carnívoros e insetos, implicando em relação sinecológicas entre a fauna local e as carcaças dos animais.

O segundo manuscrito, o qual está presente no Apêndice C, compreende a interpretação das histórias tafonômicas de cada caverna. Para alcançar tal objetivo, alguns métodos foram aplicados: (i) identificação macroscópica de feições tafonômicas bioestratinômicas em cada fóssil de cada caverna e seus significados ambientais; (ii) identificação dos modos de acumulação para cada caverna; e (iii) realização de análises estatísticas multivariadas a fim de determinar os modos tafonômicos comum às cinco cavernas.

Quando integrados os resultados e discussões dos dois manuscritos, é possível inferir praticamente toda a história bioestratinômica de cada assembleia fossilífera. No Complexo Suíço, um único animal possuía vários ossos ainda articulados e em posição anatômica, sugerindo que seu jazigo sofreu poucas interferências ambientais. Para a F3, quase todos os animais morreram fora da caverna e sofreram alterações tafonômicas antes de terem seus restos transportados para dentro da caverna. A Toca das Onças possui uma população de *E. laurillardi* que caiu durante o colapso de uma dolina. A Lapa dos Peixes e a Gruna das Três Cobras possuem um modo de preservação misto, tendo predominância de animais que morreram dentro da caverna.

De modo geral, todas as assembleias tiveram contato com a água da chuva, a qual causou a formação de abrasão (exceto Complexo Suíço), corrosão e incrustação. A variação de umidade e temperatura também esteve presente e afetou principalmente espécimes expostos ou parcialmente expostos, causando danos de intemperismo.

REFERÊNCIAS

- ALKMIN, F. F.; MARTINS-NETO, M. A. A bacia intracratônica do São Francisco: arcabouço estrutural e cenários evolutivos. In: PINTO, C. P.; MARTINS-NETO, M. (Eds.). *A Bacia do São Francisco geologia e recursos naturais*. Belo Horizonte: SBG, 2001. p. 9-30.
- ALKMIN, F. F. O que faz de um cráton um cráton? O Cráton do São Francisco e as revelações almeidianas ao delimitá-lo. In: MANTESSOS-NETO, V.; BARTORELLI, A.; CARNEIRO, C. D. R.; BRITO-NEVES, B. B. (Eds.). *Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução e Obra de Fernando Flávio de Almeida*. Auckland: BECA, 2004. p. 17-36.
- ALMEIDA, F. F. M.; HASUI, Y.; BRITO NEVES, B. B.; FUCK, R. A. Províncias estruturais brasileiras. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, VIII, 1977, Campina Grande. Anais. Recife: SBG – Núcleo Nordeste, 1977. p. 363-392.
- ANDRADE, L. C.; OLIVEIRA, E. V.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; BARBOSA, F. H. S. Mammal taphonomy from a singular Late Pleistocene debris flow tank deposit in northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science*. DOI: 10.1002/jqs.3558.
- ANDREWS, P. 1990. *Owls, caves and fossils*. London: The Natural History Museum.
- ANGELIM, L. A. A.; NESI, J. R.; TORRES, H. H. F.; MEDEIROS, V. C.; SANTOS, C. A.; VEIGA JUNIOR, J. P.; MENDES, V. A. *Geologia e Recursos Minerais do Estado do Rio Grande do Norte*. Recife: CPRM – Serviço Geológico do Brasil, 2006.
- ARARIPE, P. T.; FEIJÓ, F. J. *Boletim de Geociências da Petrobras: Bacia Potiguar*. v. 8. Rio de Janeiro: PETROBRAS, 1994. p. 127-141. Relatório técnico.
- ARAÚJO, A. V.; ELTINK, E. N.; MAGARÃO JÚNIOR, S.; ESPÍRITO SANTO, T. M.; OLIVEIRA, E. B.; CAJADO, E. M.; SILVA, H. G. Caracterização do Geossítio Toca das Onças no município de Jacobina, Bahia, Brasil. *Scientia Plena*, [S.l.], v. 14, n. 12, 125302, 2018. DOI: 10.14808/sci.plena.2018.125302

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P. Marcas de dentes de carnívoros/carniceiros em mamíferos Pleistocênicos do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, [S. l.], v. 14, n. 3, p. 291-296, set./dez. 2011. DOI: 10.4072/rbp.2011.3.08

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P. Origin of bonebeds in Quaternary tank deposits. *Journal of South American Earth Sciences*, [S. l.], v. 76, 257e263, 2017a. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2017.03.012>

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; BARBOSA, F. H. S.; SILVA, L. H. M. Overlapping paleoichnology, paleoecology and taphonomy: Analysis of tooth traces in a Late Pleistocene-early Holocene megafaunal assemblage of Brazil and description of a new ichnotaxon in hard substrate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S.l.], v. 468, p. 122-128, 2017b. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.12.007>.

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; BISSARO-JÚNIOR, M. C. Tafonomia de vertebrados em ambientes continentais. In: HORODYSKI, R. S.; ERTHAL, F. (Orgs.). *Tafonomia: Métodos, processos e aplicação*. Curitiba: Editora CRV, 2017. p. 175-236.

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I. Classifying vertebrate assemblages preserved in Quaternary tank deposits: Implications for vertebrate taphonomy and paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S.l.], v. 445, p. 147-152, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.12.025>

ASLAN, A.; BEHRENSMEYER, A. K. Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: the East Fork River, Wyoming. *Palaaios*, v. 11, n. 5, p. 411-421, 1996. DOI: 10.2307/3515209

AULER, A. S., PILÓ, L. B., SMART, P. L., WANG, X., HOFFMANN, D., RICHARDS, D. A., LAWRENCE EDWARDS, R., NEVES, W. A., CHENG, H. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 240, p. 508-522, 2006. DOI: 10.1016/j.palaeo.2006.03.002

BARBOSA, F. H. S., H.I. ARAÚJO-JÚNIOR, H.I., COSTA, I., A.V.A. Araújo, E.V. OLIVEIRA, E. V. 2022. Spinal fracture reveals an accident episode in *Eremotherium laurillardi* shedding light on the formation of a fossil assemblage. *Sci. Rep.* 12, 4119. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08107-1>.

BEHLING, H., ARZ, H. W., PÄTZOLD, J., WEFER, G. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews*, [S. l.], v. 19, p. 981-994, 2000.

BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, [S. l.], v. 11, p. 105-119, 1985.

BEHRENSMEYER, A. K. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, [S.l.], v. 4, n. 2, p. 150-162, 1978. Acesso: <http://www.jstor.org/stable/2400283>.

BEHRENSMEYER, A. K.; MILLER, J. H. Building links between Ecology and Paleontology using taphonomic studies of recent vertebrate communities, In: LOUYS, J. (Ed.). *Paleontology in Ecology and Conservation*. Berlin: Springer, 2012. Cap. 5, p. 69-91.

BEHRENSMEYER, A. K. Terrestrial vertebrate accumulations. In: ALLISON, P.A., BRIGGS, D.E.G. (Eds.). *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. New York: Plenum Press, 1991. Cap. 6, p. 291-335.

BERTANI, R. T.; COSTA, I. G.; MATOS, R. M. D. Evolução tectonosedimentar, estilo estrutural e hábitat na Bacia Potiguar. In: RAJA GABAGLIA, G. P.; MILANI, E. J. (Orgs.), *Origem e evolução das bacias sedimentares*. Rio de Janeiro: PETROBRÁS, 1990. p. 291-310.

BEZERRA, F. H R.; MELLO, C. L.; SUGUIO, K. A Formação Barreiras: Recentes avanços e antigas questões. *Geologia USP, Série Científica*, São Paulo, v. 6, n. 2, p. III-V, 2006. DOI: <https://doi.org/10.5327/S1519-874X2006000300001>.

BRAIN, C. K. Some criteria for the recognition of bone-collecting agencies in African caves. In: BEHRENSMEYER, A. K.; HILL, A. P. *Fossils in the making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 1980. Cap. 7, p. 107-130.

BRASIL. Decreto nº 6.640, de 07 de novembro de 2008. Dá nova redação aos arts. 1º, 2º, 3º, 4º e 5º e acrescenta os arts. 5-A e 5-B ao decreto nº 99.556, de 1º de outubro de 1990, que dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional. *Diário Oficial da União*, Poder Executivo, Brasília, DF, 10 nov. 2008. Seção 1, p. 8.

BRITT, B. B.; EBERTH, D. A.; SCHEETZ, R. D.; GREENHALGH, B. W.; STADTMAN, K. L. Taphonomy of debris-flow dinosaur bonebeds at Dalton Wells, Utah (Lower Cretaceous, Cedar Mountain Formation, USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S. l.], v. 280, p. 1-22, 2009. DOI:10.1016/j.palaeo.2009.06.004.

BRITT, B. B.; SCHEETZ, R. D.; DANGERFIELD, A. A Suite of Dermestid Beetle Traces on Dinosaur Bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. *Ichnos*, [S. l.], v. 15, n. 2, p. 59-71, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/10420940701193284>.

BROMLEY, R. *Trace Fossils: Biology, taphonomy and applications*. 2nd ed. Salisbury: Springer-Science + Business Media, 1996.

BUATOIS, L. A.; MANGANO, M. G. The basics of ichnology. In:_____. *Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. Cap. 1. p. 5-24.

BUCHMANN, R.; GUIMARÃES, M. S.; ROCHA-DOS-SANTOS, B. C. A.; PINHEIRO, R. S.; ROTTI, A.; ÁVILLA, L. S.; FREITAS, J.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I. Mamíferos fósseis do Quaternário da Gruta Tacho de Ouro, Tocantins, Norte do Brasil: Diversidade, tafonomia e aspectos paleoicnológicos e paleoambientais. *Revista Brasileira de Paleontologia*, [S.l.], v. 20, n. 2, p. 203-218, 2017. DOI: 10.4072/rbp.2017.2.05.

BUNN, H. T. Archaeological evidence for meat-eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora and Olduvai Gorge. *Nature*, London, v. 291, p. 574-577, 1981.

CABRAL-DE-CARVALHO, J. N. Considerações sobre a fauna pleistocênica do Lajedo da Escada. *Arquivos do Instituto de Antropologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte*, Natal, [s. n.], p. 303-313, 1966.

CARNEIRO, M. A.; BEZERRA, F. H. R.; SILVA, C. C. N.; MAIA, R. P.; CAZARIN, C. L. Controle estrutural do sistema cárstico epigenético na Formação Jandaíra, Bacia Potiguar. *Geociências*, São Paulo, v. 34, n. 2, p. 199-209, 2015

CARTELLE, C. (1992). *Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca das Ossos (Ouro-lândia, Bahia, Brasil)*. 1992. 516 p. Tese de Doutorado (Programa de Pós-Graduação em Morfologia) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 1992.

CARTELLE, C. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In: EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. (Eds.). *Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics*. V. 3. Chicago: The University of Chicago Press, 1999. Cap. 4 p. 27-46.

CARTELLE, C. Um pouco de história. In:_____. *Das grutas à luz: Os mamíferos pleistocênicos de Minas Gerais*. Belo Horizonte: Bicho do Mato Editora, 2012, p. 14-45.

CASSAB, R. C. T. Objetivos e princípios. In: CARVALHO, I. S. (Ed.). *Paleontologia: Conceitos e Métodos*. 3ª ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2010. Cap. 1, p. 3-12.

CASTRO, M. C.; MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. The Quaternary vertebrate fauna of the limestone cave Gruta do Ioiô, northeastern Brazil. *Quaternary International*, v. 352, 164e175, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.06.038>.

CRUZ, S. C. P.; ALKMIM, F. F. The tectonic interaction between the Paramirim aulacogen and the Araçuaí belt, São Francisco craton region, Eastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 78, n. 1, 151e173, 2006.

DANTAS, M. A. T.; SILVA, M. M. Megamamíferos Pleistocênicos da Toca da Pedreira, Ouro-lândia, Bahia, Brasil: Taxonomia e Inferências Tafonômicas. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*, Rio de Janeiro, v. 42, n. 1, p. 158-165, 2019. DOI: http://dx.doi.org/10.11137/2019_1_158_165.

DARDENNE, M. A. Síntese sobre a estratigrafia do Grupo Bambuí no Brasil Central. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 30, 1978, Recife. *Anais*. Recife: SBG, 1978, p. 597-610.

DARDENNE, M. A. The Brasília Fold Belt. In: INTERNATIONAL GEOLOGICAL CONGRESS, 31, 2000, Rio de Janeiro. *Tectonic Evolution of South America*. Rio de Janeiro: IUGS, 2000, p. 231-263.

DAVIS, J. C. Analysis of multivariate data. In:_____. *Statistics and Data Analysis in Geology*. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons, 2002a. Cap. 6, p. 461-600.

DAVIS, J. C. Matrix algebra. In:_____. *Statistics and Data Analysis in Geology*. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons, 2002b. Cap. 3, p. 123-158.

DAVIS, J. C. Analysis of sequences of data. In:_____. *Statistics and Data Analysis in Geology*. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons 2002c. Cap. 4, p. 159-292.

DE LIMA, F. C. G.; PORPINO, K. O. Ectoparasitism and infections in the exoskeletons of large fossil cingulates. *PLoS ONE*, [S. l.], v. 13, n. 10, e0205656, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205656>.

EBERTH, D. A., ROGERS, R. R., FIORILLO, A. R. A Practical Approach to the Study of Bonebeds. In: ROGERS, R. R., EBERTH, D. A., FIORILLO, A. R. (Eds.). *Bonebeds: genesis, analysis and paleobiological significance*. Chicago: The University of Chicago Press, 2007. Cap. 5, p. 265-332.

EFREMOV, I. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, [S.l.], v. 74, n. 2, p. 81-93, set. 1940.

ELTINK, E.; CASTRO, M.; MONTEFELTRO, F. C.; DANTAS, M. A. T.; SCHERER, C. S.; OLIVEIRA, P. V.; LANGER, M. C. Mammalian fossils from Gruta do Ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology. *Journal of South American Earth Sciences*, [S. l.], v. 98, 102379, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102379>.

ENLOE, J. G. Middle Palaeolithic Cave Taphonomy: Discerning Humans from Hyenas at Arcy-sur-Cure, France. *International Journal of Osteoarchaeology*, [S.l.], v. 22, p. 591-602, 2012. DOI: 10.1002/oa.1276.

FEFJAR, O.; KAISER, T. M. Insect bone-modification and palaeoecology of Oligocene mammal-bearing sites in the Doupov Mountains, northwestern Bohemia. Dvůrce, Detan, Valec (NW Bohemia). *Palaeontologia Electronica*, v. 8, n. 1, 11 p., 2005.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; ANDREWS. Introduction and rationale. In: DELSON, E.; SARGIS, E. J. (Eds.). *Atlas of taphonomic identifications*. Dordrecht: Springer, 2016a. Cap. 1, p. 1-6.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; ANDREWS, P. *Atlas of taphonomic identifications*. Dordrecht: Springer, 2016b, 359p.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; ANDREWS. Disarticulation and completeness. In: DELSON, E.; SARGIS, E. J. (Eds.). *Atlas of taphonomic identifications*. Dordrecht: Springer, 2016c. Cap. 10, p. 311-326.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; ANDREWS. Abrasion and rounding. In: DELSON, E.; SARGIS, E. J. (Eds.). *Atlas of taphonomic identifications*. Dordrecht: Springer, 2016d, Cap. 6, p. 169-200.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; ANDREWS. Corrosion and digestion. In: DELSON, E.; SARGIS, E. J. (Eds.). *Atlas of taphonomic identifications*. Dordrecht: Springer, 2016e, Cap. 8, p. 235-282.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; SCOTT, L.; ANDREWS, P. Taphonomy in paleoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, [S.l.], v. 30, p. 1292-1302, 2010. DOI: 10.1016/j.quascirev.2010.07.022

FIORILLO, A. R. An introduction to the identification of trample marks. *Current Research in the Pleistocene*, [S.l.], v. 1, p. 47-48, 1984.

FIORILLO, A. R. Trample marks: caution from the Cretaceous. *Current Research in the Pleistocene*, [S.l.], v. 4, p. 73-75, 1987.

FIORILLO, A. R. Taphonomy of Hazard Homestead Quarry (Ogallala Group), Hitchcock County, Nebraska. *Contributions to Geology*, [S.l.], v. 26, n. 2, p. 57-97. 1988.

FREITAS, A. R.; UHLEIN, A.; DANTAS, M. V. S.; MENDONÇA, T. K. Caracterização em multiescala de carbonatos neoproterozóicos da Pedreira GMD, Formação Lagoa do Jacaré, Grupo Bambuí, Paraopeba-MG. *Geologia USP, Série científica*, v. 21, n. 1, p. 103-120, 2021. DOI: <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9095.v21-163573>.

FRISON, G. C.; TODD, L. C. 1986. *The Colby Mammoth Site: Taphonomy and Archaeology of a Clovis Kill in Northern Wyoming*. 1st ed. Albuquerque: University of New Mexico Press, 1986.

GASPARINI, G. M.; HOLANDA, E. C.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; ÁVILLA, L. S. A Quaternary very young juvenile *Tapirus* Brisson, 1762 (Mammalia, Perissodactyla) from a cave deposit in northern Brazil: taxonomy and taphonomy. *Historical Biology*, [S.l.], p. 1-9, 2015. DOI: 10.1080/08912963.2015.1035269.

GILLIESON, D. S. *Caves: Processes, Development and Management*. 1st ed. Oxford: Blackwell, 1996.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. Análise de dados multivariados. Tradução de Mirim Plaza Pinto. In:_____. *Princípios de estatística em ecologia*. LANDEIRO, V. L. (Sup. Tec.). Porto Alegre: Artmed, 2011. Cap. 12, p. 401-463.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T. Basic statistical methods. In:_____. *Paleontological Data Analysis*. Malden: Blackwell Publishing, 2006a. Cap. 2, p. 8-60.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T. Introduction to multivariate data analysis. In:_____. *Paleontological Data Analysis*. Malden: Blackwell Publishing, 2006b. Cap. 3, p. 61-77.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T. Paleobiogeography and paleoecology. In:_____. *Paleontological Data Analysis*. Malden: Blackwell Publishing, 2006c. Cap. 6, p. 183-253.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T. Morphometrics. In:_____. *Paleontological Data Analysis*. Malden: Blackwell Publishing, 2006d. Cap. 4, p. 78-156.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, [S.l.], v. 4, n. 1, 9 p., 2001.

HAYNES, G. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology*, [S.l.], v. 6, n. 3, p. 341-351, 1980.

HAYNES, G. A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. *Paleontological Society*, [S. l.], v. 9, p. 164-172, 1983.

HILL, A.; BEHRENSMEYER, A. K. Disarticulation Patterns of Some Modern East African Mammals. *Paleobiology*, [S. l.], v. 10, n. 3, p. 366-376, 1984.

HILL, A. P. Early Postmortem Damage to the Remains of Some Contemporary East African Mammals. In: BEHRENSMEYER, A. K.; HILL, A. P. *Fossils in the making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 1980. Cap. 8, p. 131-152.

HUBBE, A.; AULER, A. S. A large Cervidae Holocene accumulation in Eastern Brazil: an example of extreme taphonomical control in a cave environment. *International Journal of Speleology*, Tampa, v. 41, n. 2, p. 297-305, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.15>.

HUNT, R. M. Depositional setting of a Miocene mammal assemblage, Sioux County, Nebraska (U.S.A.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S.l.], v. 24, p. 1-52, 1978.

KAISER, J. M. Proposed insect modification to fossil mammalian bone from Plio-Pleistocene hominid-bearing deposits of Laetoli (northern Tanzania). *Annals of the Entomological Society of America*, [S.l.], v. 93, p. 693-700, 2000.

LEONI, R. A.; SILVA, L. A.; DANTAS, M. A. T.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I. Taphonomic aspects of the *Tamandua tetradactyla* Linnaeus, 1758, from the Lapa do Bode cave, Ituaçu, Bahia, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, [S. l.], v. 113, 103669, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103669>.

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

LYMAN, R. L.; FOX, G. L. A Critical Evaluation of Bone Weathering as an Indication of Bone Assemblage Formation. *Journal of Archaeological Science*, [S. l.], v. 16, p. 293-317, 1989.

LYMAN, R. L. What is taphonomy? In:_____. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994a. Cap. 1, p. 1-1.

LYMAN, R. L. Vertebrate mortality, skeletonization, disarticulation, and scattering. In:_____. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994b. Cap. 5, p. 114-160.

LYMAN, R. L. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994c, 524 p.

LYMAN, R. L. Diagenenesis. In:_____. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994d. Cap. 11, p. 417-433.

LYMAN, R. L. Other biostratinomic factors. In:_____. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994e. Cap. 9, p. 354-403.

MAIA, R. P.; SOUSA, M. O. L.; BEZERRA, F. H. R.; XAVIER NETO, P.; LIMA, E. N. M.; SILVA, C. C. N.; SANTOS, R. F. Importância do controle tectônico para a formação da paisagem cárstica na Bacia Potiguar, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geomorfologia*, v. 13, n. 4, p. 451-463, 2012.

MALDONADO, V.; MONTEIRO, L. G. P.; ROTTI, A.; PEREIRA, C.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; AVILLA, L. S. *Journal of Sedimentary Environments*, Rio de Janeiro, v. 1, n. 2, p. 234-248, 2016. DOI: 10.12957/jse.2016.23026.

MANLY, B. F. J. O material de análise multivariada. In:_____. *Métodos Estatísticos Multivariados: Uma introdução*. 3. ed. Tradução de Sara Ianda Correa Carmona. Porto Alegre: Bookman, 2008a. Cap. 1, p. 13-28.

MANLY, B. F. J. Análise de agrupamentos. In:_____. *Métodos Estatísticos Multivariados: Uma introdução*. 3. ed. Tradução de Sara Ianda Correa Carmona. Porto Alegre: Bookman, 2008b. Cap. 9, p. 139-156.

MANLY, B. F. J. Análise de fatores. In:_____. *Métodos Estatísticos Multivariados: Uma introdução*. 3. ed. Tradução de Sara Ianda Correa Carmona. Porto Alegre: Bookman, 2008c. Cap. 7, p. 105-118.

MARTIN, C.; MAESEN, P.; MINCHILLI, D.; FRANCIS, F.; VERHEGGEN, F. Forensic taphonomy: Characterization of the gravesoil chemistry using a multivariate approach combining chemical and volatile analyses. *Forensic Science International*, v. 318,110569, 2021. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.forsciint.2020.110569>.

MAYER, E. L.; HUBBE, A.; BOTHA-BRINK, J.; RIBEIRO, A. M.; HADDAD-MARTIM, P. M.; NEVES, W. Diagenetic changes on bone histology of Quaternary mammals from a tropical cave deposit in southeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S. l.], v. 537, 109372, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109372>.

MEDEIROS, M. A. Fossildiagênese. In: CARVALHO, I. S. *Paleontologia: Conceitos e métodos*. 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2010. Cap. 5, p. 65-78.

MIKULÁŠ, R.; KADLECOVÁ, E.; FEJFAR, O.; DVORÁK, Z. Three New Ichnogenera of Biting and Gnawing Traces on Reptilian and Mammalian Bones: A Case Study from the Miocene of the Czech Republic. *Ichnos*, [S. l.], v. 13, p. 113-127, 2006. DOI: 10.1080/10420940600850729.

MISI, A.; VEIZER, J. Neoproterozoic carbonate sequences of the Una Group, Irecê Basin, Brazil: chemostratigraphy, age and correlations. *Precambrian Research*, [S. l.], v. 89, n. 1-2, p. 87-100, 1998. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0301-9268\(97\)00073-9](https://doi.org/10.1016/S0301-9268(97)00073-9).

MOURA, J. F.; NASCIMENTO, C. S. I.; PEIXOTO, B. de C. P. e M.; de BARROS, G. E. B.; ROBBI, B.; FERNANDES, M. A. Damaged armour: Ichnotaxonomy and paleoparasitology of bioerosion lesions in osteoderms of Quaternary extinct armadillos. *Journal of South American Earth Sciences*, [S. l.], v. 109, 103255, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103255>.

NOVELLO, V. F., CRUZ, F. W., VUILLE, M., STRÍKIS, N. M., LAWRENCE-EDWARDS, R., CHENG, H., SUELLYN EMERICK, S., DE PAULA, M. S., LI, X. BARRETO, E. S., KARMANN, I., SANTOS, R. V. A high-resolution history of the South American Monsoon from Last Glacial Maximum to the Holocene. *Scientific Reports*, Londres, v. 7, 44267, 2017. DOI: 10.1038/srep44267.

OLIVEIRA, A. M.; BECKER-KERBER, B.; CORDEIRO, L. M., BORGHEZAN, R.; AVILLA, L. S.; PACHECO, M. L. A. F., SANTOS, C. M. D. Quaternary mammals from Central Brazil (Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul) and comments on paleobiogeography and paleoenvironments. *Revista Brasileira de Paleontologia*, Rio de Janeiro, v. 20, n. 1, p. 31-44, 2017. DOI: 10.4072/rbp.2017.1.03

OLIVEIRA, L. D. D. Considerações sobre a ocorrência de *Paleolama major* (Liais, 1872) no Quaternário do Rio Grande do Norte. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, 12, 1986, João Pessoa. Resumos. João Pessoa: SBG – Núcleo Nordeste, 1986. p. 44-47.

PAULA-COUTO, C. Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Espírito Santo. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v. 50, n. 3, p. 365-379, 1978.

PAULA-COUTO, C. *Tratado de Paleomastozoologia*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 1979.

PERÔNICO, C.; SRBEK-ARAÚJO, A. C. Diversidade Faunística Baseada em Escavação Tafonomicamente Orientada de Material Sub-Recente Preservado em Caverna da Região Cárstica de Lagoa Santa, Minas Gerais. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p.195-198, jul./set. 2002.

PESSOA NETO, O. C.; SOARES, U. M.; SILVA, J. G. F.; ROESNER, E. H.; FLORENCIO, C. P.; SOUZA, C. A. V. *Boletim de Geociências da Petrobras: Bacia Potiguar*. v. 15, n. 2. Rio de Janeiro: PETROBRAS, maio/nov. 2007. p. 357-369.

PILÓ, L. B.; AULER, A. S.; NEVES, W. A.; WANG, X.; CHENG, H.; LAWRENCE EDWARDS, R. Revisitando a Lapa do Sumidouro: marco paleo-antropológico do Quaternário americano. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 7, n. 3, p. 337-348, Set/Dez 2004.

PIRRONE, C. A.; BUATOIS, L. A.; BROMLEY, R. G. Ichnotaxobases for bioerosion trace fossil in bones. *Journal of Paleontology*, [S.l.], v. 88, n. 1, p. 195-203, 2014. DOI: 10.1666/11-058.

POBINER, B. Paleoeological information in predator tooth marks. *Journal of Taphonomy*, [S. l.], v. 6, n. 3-4, p. 373-397, 2008.

POKINES, J., FAILLACE, K., BERGER, J. PIRTLE, D., SHARPE, M., CURTIS, A., LOMBARDI, K., ADMANS, J. The effects of repeated wet-dry cycles as a component of bone weathering. *Journal of Archaeological Science: Reports*, v. 17, p. 433-441, 2018. DOI: 10.1016/j.jasrep.2017.11.025.

POTTS, R.; SHIPMAN, P. Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, London, v. 291, p. 577-580, 1981.

PREVOSTI, F. J.; VIZCAÍNO, S. F. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, [S. l.], v. 51, n. 3, p. 407-422, 2006.

REEVES, J. C.; SANSOM, R. S. Multivariate mapping of ontogeny, taphonomy and phylogeny to reconstruct problematic fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society B*, London, v. 290, 20230333, 2023. DOI: 10.1098/rspb.2023.0333.

REIS, H. L. S.; GOMES, C. J. S.; FRAGOSO, D. G. C.; KUCHENBECKER, M. O cinturão epidérmico de antepaís da Bacia de Irecê, Cráton do São Francisco: principais elementos estruturais e modelagem física analógica. *Geologia USP, Série Científica*, São Paulo, v. 13, n. 4, p. :125-139, dez. 2013.

REIS, H. L. S.; SUSS, J. F.; FONSECA, R. C. S.; ALKMIN, F. F. Ediacaran forebulge grabens of the southern São Francisco basin, SE Brazil: Craton interior dynamics during West Gondwana assembly. *Precambrian Research*, [S. l.], v. 302, p. 150-170, nov. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.09.023>.

ROBERTS, E. M.; ROGERS, R. R.; FOREMAN, B. Z. Continental Insect Borings in Dinosaur Bone: Examples from the late Cretaceous of Madagascar and Utah. *Journal of Paleontology*, [S.l.], v. 81, p. 201-208, 2007.

ROLIM, J. L. *Paleontologia e estratigrafia do Pleistoceno continental do Nordeste brasileiro “Formação Cacimbas”*. 1974. 117 p. Dissertação de mestrado (Programa de Pós-Graduação em Geociências) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1974.

SALLES, L. O.; CARVALHO, G. S.; WEKSLER, M.; SICURO, F. L.; ABREU, F.; CAMARDELLA, A. R.; GUEDES, P. G.; AVILLA, L. S.; ABRANTES, E. A. P.; SAHATE, V.; COSTA, I. S. A. Mammals from the Quaternary of Serra da Mesa (Goiás, Brazil). *Publicações Avulsas do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, v. 78, 1e15, 1999.

SEILACHER, A. Arbeitskonzept Zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, [S. l.], v. 3, n. 4, p. 393-396, oct. 1970. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1970.tb00830.x>.

SHIPMAN, P. Introduction. In:_____. *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Cambridge: Harvard University Press, 1981a. Cap. 1, p. 1-16.

SHIPMAN, P. *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Cambridge: Harvard University Press, 1981b.

SHIPMAN, P. Tracing the taphonomic history of an assemblage. In:_____. *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Cambridge: Harvard University Press, 1981c. Cap. 5, p. 99-122.

SHIPMAN, P. Postdeposition and postfossilization distortion. In:_____. *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Cambridge: Harvard University Press, 1981d. Cap. 7, p. 171-190.

SHIPMAN, P. Why do bones and teeth become fossils? In:_____. *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Cambridge: Harvard University Press, 1981e. Cap. 2, p. 17-44.

SILVA, L. H. M. *Contribuições espeleológicas e paleontológicas da caverna do Complexo Suíço e geodiversidade do Lajedo do Rosário, Felipe Guerra/RN*. 2015. 71 p. Monografia (Graduação em Geologia). Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2015.

SILVA, R. C.; BERBERT-BORN, M.; BUSTAMANTE, D. E. F.; SANTORO, T. N.; SEDOR, F.; AVILLA, L. S. Diversity and preservation of Pleistocene tetrapods from caves of southwestern Bahia, Brazil. *Journal of South America Earth Sciences*, v. 90, p. 233-254, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.12.004>.

SIMMS, M. J. Emplacement and preservation of vertebrates in caves and fissures. *Zoological Journal of the Linnean Society*, [S.l.], v. 112, p. 261-283, 1994.

SIMÕES, M. G.; RODRIGUES, S. C.; BERTONI-MACHADO, C. Procedimentos metodológicos em Tafonomia, In: CARVALHO, I. S. (Ed.). *Paleontologia: Conceitos e Métodos*. 3. ed. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2010. Cap. 23, p. 413-430.

SOUZA-CUNHA, F. L. Explorações paleontológicas no Pleistoceno do Rio Grande do Norte. *Arquivos do Instituto de Antropologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte*, Natal, v. 2, n. 1-2, p. 75-116, 1966.

SOUZA, S. L.; BRITO, P. C. R.; SILVA, R. W. S. *Estratigrafia, Sedimentologia e Recursos Minerais da Formação Salitre na Bacia de Irecê, Bahia*. Salvador: CBPM, 1993. V. 2: Série Arquivos Abertos.

SOUZA, Z. S.; VASCONCELOS, P. M.; NASCIMENTO, M. A. L.; SILVEIRA, F. V.; PAIVA, H. S.; SILVEIRA DIAS, L. G.; VIEGAS, M. C. D.; GALINDO, A. C.; OLIVEIRA, M. J. R. Geocronologia e geoquímica do magmatismo cretácico a terciário do NE do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 42, 2004, Araxá. Resumos. Araxá: SBG, 2004.

STRÍKIS, N. M., CHIESSI, C. M., CRUZ, F. W., VUILLE, M., CHENG, H., BARRETO, E. A. S., MOLLENHAUER, G., KASTEN, S., KARMANN, I., LAWRENCE-EDWARDS, R., BERNAL, J. P., SALES, H. R. Timing and structure of Mega-SACZ events during Heinrich Stadial 1. *Geophysical Research Letters*, v. 42, p. 5477–5484A, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1002/2015GL064048>.

TRAJANO, E.; SECUTTI, S.; BICHUETTE, M. E. Natural history and population data of fishes in caves of the Serra do Ramalho karst area, Middle São Francisco basin, northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, v. 9, n. 1, p. 129-133, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000100015>.

TRIFILIO, L. H. M. S.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K. O.; BARBOSA, F. H. S. Mammal Taphonomy in a Cave Deposit from Quaternary of Brazil. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 10, 830190. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.830190>.

TROMPETTE, R. R.; UHLEIN, A.; SILVA, M.E.; KARMANN, I. The Brazilian Craton of Sao Francisco – a review. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 22, p. 481-486, 1992.

UTIDA, G., CRUZ, F. W., SANTOS, R. V., SAWAKUCHI, A. O., WANG, H., PESSEDA, L. C. R., NOVELLO, V. F., VUILLE, M., STRAUSS, A. M., BORELLA, A. C., STRÍKIS,

N. M., GUEDES, C. C. F., ANDRADE, F. R. D., ZHANG, H., CHENG, H., LAWRENCE-EDWARDS, R. Climate changes in Northeastern Brazil from deglacial to Meghalayan periods and related environmental impacts. *Quaternary Science Reviews*, v. 250, 106655, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106655>.

VASCONCELOS, A. G.; MEYER, K. E. B.; CAMPELLO, M. S. Mamíferos quaternários das cavidades ES-08, município de Prudente de Morais, Minas Gerais: Análises tafonômica e taxonômica. *Revista Brasileira de Paleontologia*, [S.l.], v. 18, n. 1, p. 171-190, jan./abril 2015. DOI: 10.4072/rbp.2015.1.12.

VOORHIES, M. R. Taphonomy and populations dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions to Geology*, [S.l.], v. 1, p. 1-69, 1969.

XING, L.; ROBERTS, E. M.; HARRIS, J. D.; GINGRAS, M. K.; RAN, H.; ZHANG, J.; XU, X.; BURNS, M. E.; DONG, Z. Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, [S.l.], v. 388, p. 58-68, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.07.028>.

APÊNDICE A – Manuscrito publicado na revista *Ichnos*.

The paleoichnofauna in bones of Brazilian Quaternary cave deposits and the proposition of two new ichnotaxa

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio^a, Hermínio Ismael de Araújo Júnior^b and Kleberson de Oliveira Porpino^c.

^aPrograma de Pós-Graduação em Geociências, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil; ^bUniversidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Geologia, Departamento de Estratigrafia e Paleontologia, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. ^cUniversidade do Estado do Rio Grande do Norte, Departamento de Ciências Biológicas, Mossoró, RN, Brazil.

Keywords: Paleoichnology; Traces Fossils; Vertebrates; Quaternary; Brazilian Intertropical Region; Caves; Brazil.

Running head: Paleoichnites in Brazilian fossils

Corresponding author: trifilio.lucas@outlook.com (L.H.M.d.S. Trifilio), Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier, 524, 20550-013, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, +55 21 965789188.

ABSTRACT

The Quaternary vertebrate paleontology of the Brazilian Intertropical Region is well-known, but there are only a few publications on bone ichnology. In this paper, we analyzed trace fossils in 23 bones of the Gruna das Três Cobras, Complexo Suíço, and F3 caves, which are located in Bahia and Rio Grande do Norte states, in the Brazilian Intertropical Region. We discovered gnaw marks assigned to *Machichnus* and bite marks attributed to *Nihilichnus*, as well as insect modifications referring to single (*Cuniculichnus*, *Gunnelichnus*, *Karethraichnus*, and *Osteocallis*) and multiple behaviors (*Munitusichnus*, and *Taotieichnus*). Additionally, we proposed the new ichnospecies *Nihilichnus sulcatus* n. isp. (bite mark) and *Cuniculichnus cascudo* n. isp. (insect feeding mark). Regarding the predation/scavenger marks, *Protocyon troglodytes* was the probable primary modification agent, but some traces may also be attributed to *Smilodon populator* and *Caiman latirostris*. *Cuniculichnus*, *Karethraichnus*, *Munitusichnus*, and *Osteocallis* are attributed to dermestids, whereas termites probably produced *Gunnelichnus* and *Taotieichnus*.

KEYWORDS

Paleoichnology; traces fossils; vertebrates; Quaternary; Brazilian Intertropical Region; caves; Brazil

Introduction

The Brazilian Quaternary vertebrate fauna has been studied since the nineteenth century, when the Danish naturalist Peter Lund arrived in Brazil. He devoted most of his life to studying the cave deposits of the state of Minas Gerais, and he collected about 12,000 fossils in over 60 caves in this state alone, propelling Brazil to the forefront of the international paleontological scenario (Cartelle, 2012). During the following centuries, several researchers continued those investigations, expanding our understanding of the taxonomy of vertebrates from caves and other Quaternary deposits.

Most of such caves are in the Brazilian Intertropical Region (BIR sensu Cartelle, 1999; Oliveira et al., 2017), one of the most important regions for Quaternary paleontology, as its deposits host a wide diversity of vertebrate fossils, mostly belonging to the megafauna (see Cabral-de-Carvalho, 1966; Cartelle, 1999; Paula-Couto, 1978, 1979). The paleofauna of these caves is well known from a taxonomic standpoint, and many additional paleontological studies have been carried out since the beginning of the twenty first century, including taphonomy (e.g. Auler et al., 2006; Eltink et al., 2020; Leoni et al., 2022; Silva et al., 2019; Trifilio et al., 2022), isotope-supported paleoecology (e.g. Dantas et al., 2020, 2022) and radiocarbon dating (e.g. Dantas et al., 2013; Hubbe & Auler, 2012). Relatively few studies have been completed on the ichnology of these fossils (e.g. de Lima & Porpino, 2018; Leoni et al., 2022; Silva et al., 2019; Trifilio et al., 2022) and thus the potential tracemakers and their ecological contexts are barely understood (e.g. Araújo-Júnior et al., 2011, 2017; Costa et al., 2023; Dominato et al., 2009, 2011; Moura et al., 2021; Paes-Neto et al., 2016, 2018).

The paucity of ichnological studies can be problematic for several reasons. Predation by carnivorous vertebrates, necrophagy by invertebrates and opportunistic vertebrates, and decomposition of soft tissues by fungi are some events that occur on thanatocoenoses, and which are better understood through careful ichnological investigations. It is crucial to evaluate this evidence of past behaviors in accordance with the correct ichnotaxonomic principles because - just as systematics helps us distinguish between species and understand their relationships - systematic ichnology is essential for identifying each trace fossil and inferring its ecological meaning, as in the studies conducted by Mikuláš et al. (2006), Roberts et al. (2007), Araújo-Júnior et al. (2017) and several other papers. Additionally, among

several hundred valid ichnotaxa described so far, only ~8% represent ichnotaxa in osteic (bone) substrate (Wisshak et al., 2019).

In this contribution, we describe the ichnotaxa preserved in the bone substrate from Quaternary cave deposits of the Brazilian Intertropical Region and analyze the palaeoecological evidence provided by each type of trace identified. One new ichnospecies attributed to insect activity, and one new ichnospecies interpreted as a bite mark are described.

Geological setting

The trace fossils described herein occur in Quaternary bones collected from three caves in the Brazilian Intertropical Region named F3, Complexo Suíço and Gruna das Três Cobras (Figure 1). The F3 (see Cabral-de-Carvalho et al., 1966; Trifilio et al., 2022) and Complexo Suíço (see Silva, 2015) caves occur in Upper Cretaceous calcareous outcrops of the Jandaíra Formation in the Potiguar Basin (Araripe & Feijó, 1994; Pessoa-Neto et al., 2007). F3 is in the Baraúna municipality and Complexo Suíço is in Felipe Guerra municipality, in the Rio Grande do Norte State, Brazil. Gruna das Três Cobras cave (see Silva et al., 2019) occurs in the Neoproterozoic calcareous rocks of the Sete Lagoas Formation, São Francisco Basin (Dardenne, 1978, 2000; Silva et al., 2019) in the municipality of Serra do Ramalho, Bahia State, Brazil.

The F3 cave has two galleries, two sinks, and a main hall, with vertical development and a dominantly clay filling (Cabral-de-Carvalho et al., 1966; Trifilio et al., 2022). Like the F3 cave, the Complexo Suíço cave is more vertically developed and filled with clay-rich sediment. In addition, it has a main hall and three galleries (Silva, 2015). Finally, the Gruna das Três Cobras contains several horizontal galleries and a filling that ranges from fine to coarse sand (Silva et al., 2019).

The deposition of bones in the sediments of the caves occurred in different ways for each cave. In the F3, the animals perished outside the cave, allowing the production of the traces; then, the bones were transported into the cave (Trifilio et al., 2022). The marks on the bones found in the Complexo Suíço were made when the animal fell into the cave and was subsequently entrapped in a gallery until its death (Silva, 2015). Finally, the accumulation at Gruna das Três Cobras was formed by remains of animals that entered the cave and died inside it plus bones of animals that died outside and were transported into it (Silva et al., 2019).

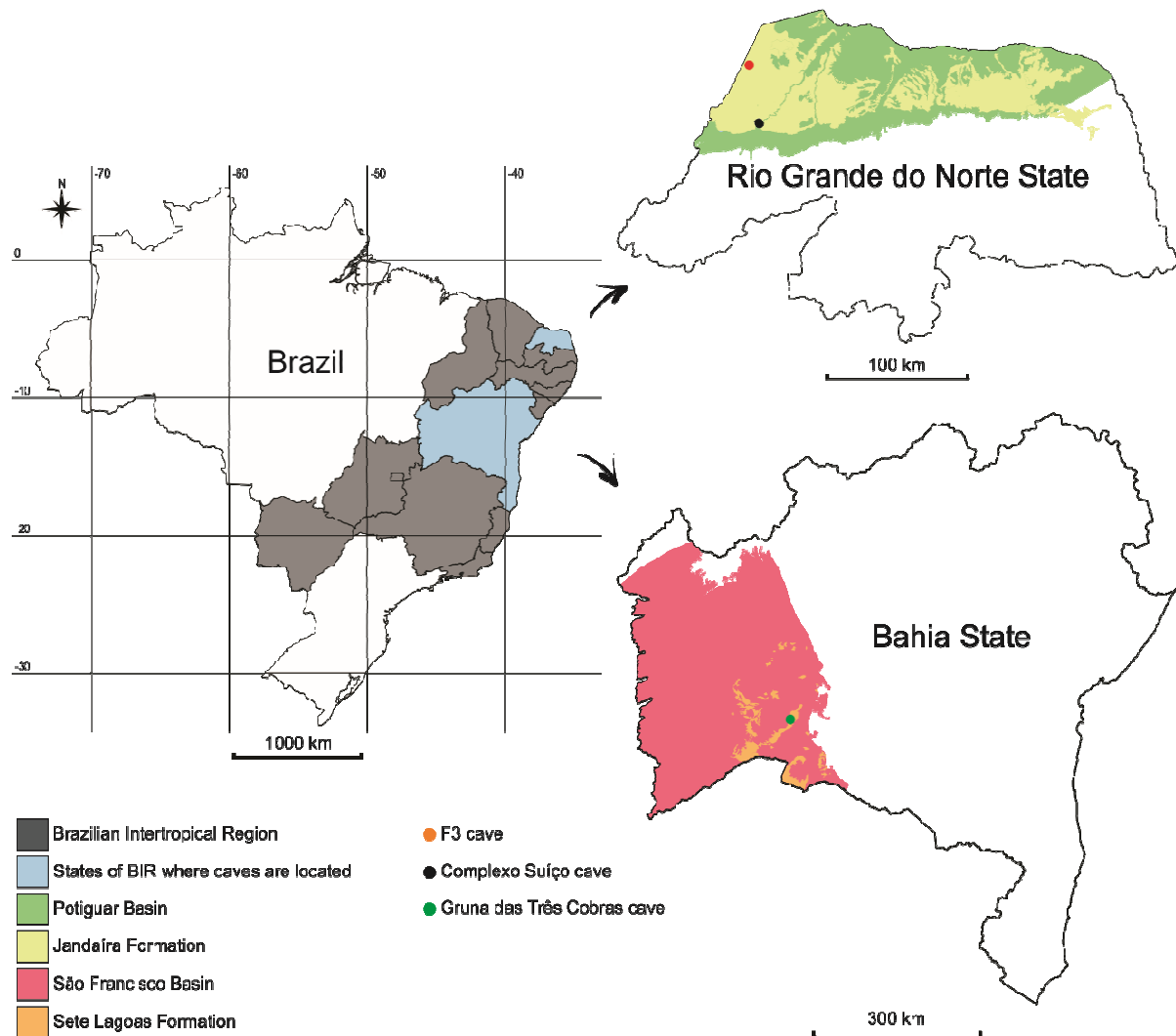


Figure 1. Map of the study areas, with emphasis on the basins and formations where the caves are located.

Material and methods

Fossil bones bearing the ichnites analyzed herein belong to the following mammalian taxa: *Tayassu pecari* Link, 1795, *Catonyx cuvieri* (Lund, 1839), *Valgipes bucklandi* (Lund, 1839), *Eremotherium laurillardi* (Lund, 1842), *Smilodon populator* Lund, 1842, *Palaeolama major* Liais 1872, *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888), *Glyptotherium* sp. Osborn, 1903, *Holmesina paulacoutoi* Cartelle & Bohórquez, 1985, and Mammalia indet. These bones are housed in the Museu Câmara Cascudo of Universidade Federal do Rio Grande do Norte (MCC), Natal city, Rio Grande do Norte State, Brazil, and Museu de Ciências da Terra (MCT), Rio de Janeiro city, Rio de Janeiro State, Brazil. See Table 1 for details.

The ichnites were identified and described based on the ichnotaxobases summarized by Pirrone, Buatois, and Bromley (2014; Table 2) and the description of ichnotaxa reported in the literature. Then we interpreted the ethological class and suggested a potential tracemaker.

Based on the morphology and dimensions of each trace, and predator-prey interactions inferred from the fossil record by previous works, we associate the observed traces with taxa that are known to have occurred in the same region and during the same time interval.

The ichnites were identified and described based on the ichnotaxobases summarized by Pirrone, Buatois, and Bromley (2014; Table 2) and the description of ichnotaxa reported in the literature. Then we interpreted the ethological class and suggested a potential tracemaker. Based on the morphology and dimensions of each trace, and predator-prey interactions inferred from the fossil record by previous works, we associate the observed traces with taxa that are known to have occurred in the same region and during the same time interval.

Terminology

Ichnological assessments of bone-modification traces have used a diversity of terms to refer to the ichnites, such as marks (e.g. Young et al., 2015; Zonneveld, Fiorillo, et al., 2022), traces (e.g. Moura et al., 2021; Parkinson, 2016; Zonneveld, Zonneveld, et al., 2022; Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022), grooves (e.g. Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022), furrows (e.g. Parkinson, 2016), scores (e.g. Arriaza et al., 2017; Young et al., 2015), scratches (e.g. Mikuláš et al., 2006), punctures (e.g. Young et al., 2015), borings (e.g. Karl & Nyhuis, 2012; Parkinson, 2016; Zonneveld et al., 2015, Zonneveld, Zonneveld, et al., 2022; Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022), depressions (e.g. Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022), impressions (e.g. Cruickshank, 1986), holes (e.g. Moura et al., 2021; Tomassini et al., 2016; Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022), pits (e.g. Young et al., 2015; Zonneveld et al., 2015, Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022), and boreholes (e.g. Sato & Jenkins, 2020). Some are used in a general sense, while others are specific to some types of ichnites. However, not all ichnologists adhere to the same guidelines.

Zonneveld, Fiorillo, et al. (2022) standardized the traces discovered in various contexts. Incorporating definitions from other authors, they categorized the biogenic features based on their meaning and utilization. However, some terms are confusing. Consequently, we propose a simplification of some terms used in this work.

Even though "mark" is the recommended term, "trace" is also acceptable when referring to ichnites (Zonneveld, Fiorillo, et al., 2022). In their study, Zonneveld, Fiorillo, et al. (2022) used the term "mark" to classify all biogenic features (e.g. bite mark, claw mark, and cut mark), and we agree. However, we also believe there is neither a problem nor a risk of confusion if the terms "trace" or "ichnite" refer to the ichnites in a general sense. Therefore,

we use “mark” when alluding to a specific feature (e.g. bite traces should be referred to as bite marks).

Table 1. Specimens that contain trace fossils and their respective cave deposits.

Number	Bone	Taxon	Cave deposit
MCC 73-V	Metapodial	<i>Palaeolama major</i>	F3
MCC 90-V	Vertebra	<i>Notiomastodon platensis</i>	F3
MCC 102-V	Vertebra	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 161-V	Vertebra	<i>Smilodon populator</i>	F3
MCC 197-V	Lunar	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 441-V	Rib	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 455-V	Ectocuneiform	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 485-V	Calcaneus	<i>Glyptotherium</i> sp.	F3
MCC 489-V	Femur	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 815-V	Femur	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 817-V	Femur	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 977-V	Left femur	<i>Pachyarmatherium brasiliensis</i>	F3
MCC 1143-V	Pelvis	Mammalia indet.	F3
MCC 1250-V	Humerus	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 2980-V	Right femur	<i>Eremotherium laurillardi</i>	F3
MCC 3264.7-V	Left humerus	<i>Holmesina paulacoutoi</i>	Complexo Suíço
MCC 3264.22-V	Vertebrae	<i>Holmesina paulacoutoi</i>	Complexo Suíço
MCC 3264.107-V	Rib	<i>Holmesina paulacoutoi</i>	Complexo Suíço
MCT 3947-M	Left femur	<i>Catonyx cuvieri</i>	Gruna das Três Cobras
MCT 3981-M	Left ulna	<i>Valgipes bucklandi</i>	Gruna das Três Cobras
MCT 4001-M	Metapodial	Xenarthra indet.	Gruna das Três Cobras
MCT 4070-V	Right radio	<i>Tayassu pecari</i>	Gruna das Três Cobras
MCT 4109-V	Bone fragment	Mammalia indet.	Gruna das Três Cobras
MCT 4150-V	Humerus	Mammalia indet.	Gruna das Três Cobras

We also believe there is confusion between the terms "hole," "pit," and "penetrating." According to Zonneveld et al. (2015), a hole is a perforation penetrating a bone completely. In contrast, a pit is a perforation that terminates within the bone and does not reach the internal surface. "Penetrative" refers to traces that completely perforate a bone, while "non-penetrative" refers to traces that terminate within the bone (Zonneveld et al., 2015; Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022). According to these statements, all holes are

penetrative, and all pits are non-penetrative. However, this raises other questions: Shouldn't that imply that every hole is a trace that completely penetrates the bone and thus has at least two openings to the surface? Or does the phrase "completely perforate" have a different meaning? We believed it would be simpler if "penetrating" implied that the trace reached the cancellous bone, while "non-penetrating" refers to a perforation limited to the cortical bone. Thus, we prefer to define holes as perforations that reach the cancellous bone and may have one or more surface apertures, whereas pits are perforations limited to cortical bone.

Table 2. Ichnotaxobases for bioerosion traces according Pirrone et al. (2014).

Ichnotaxobases	Attributes
General morphology	Pits
	Holes
	Chambers
	Tubes
	Channels
	Furrows
	Grooves
	Striae
Bioglyphs	Absent
	Paired and opposed
	Parallel and arcuate
Filling	Absent
	Meniscate backfill
	Pelleted filling
	Presence of bone fragments
Branching	Absent
	On cortical bone
	In spongy bone
Site of emplacement	Cortical bone
	Spongy bone and internal microstructures
Pattern of occurrence	Individual
	Grouped
	Paired
	Lined
	Overlapping
	Arcuate

We also utilized the terms "furrow," "tube," and "predation/scavenging" when describing traces. A furrow indicates a longitudinal scratch on the edges of the bones (Haglund et al., 1988), whereas the word tube refers to the central portion of a hole with two openings, resembling a pipe. The term "predation/scavenging" refers to traces produced by the interaction of a carnivorous' tooth with a bone, including gnaw marks associated with vertebrate tracemakers, bite marks, and tooth marks.

Systematic ichnology

Ichnogenus *Cuniculichnus* Höpner & Bertling, 2017

Type ichnospecies:

Cuniculichnus variabilis Höpner & Bertling, 2017

Original diagnosis:

See Höpner & Bertling, 2017.

Revised diagnosis:

Pits and holes in the osteic substrate that are sub-horizontally to horizontally oriented to the surface of the bone. They are cylinder-shaped with one or more elliptical openings to the surface.

Remarks:

We suggest some modifications to the original diagnosis to make it more consistent with the ichnotaxobases of Pirrone, Buatois, and Bromley (2014). First, "tunnel" was changed to "pits and holes" to encompass all perforations. Second, "more or less horizontal" was altered to "sub-horizontally to horizontally" for a more formal style. Thirdly, it is more straightforward to refer to the shape of the holes as "cylindrical-shaped" instead of "rounded cross-section." Lastly, referring to this trace as notches, holes, or tunnels is confusing because their morphologies are distinct. Notches refer to non-penetrative perforations known as pits, whereas holes are penetrative perforations. The term "tunnel" is incorrect, per the ichnotaxobases of Pirrone, Buatois, and Bromley (2014). Instead, we should employ the term "tube," which refers to a cylindrical hole. When using this term as an ichnogenic characteristic, all ichnospecies must exhibit a tube-like morphology. Therefore, the term "tube" should be used as an ichnospecific rather than an ichnogenic feature. As an ichnogenic description, "pits and holes" is the most appropriate expression.

Cuniculichnus variabilis Höpner & Bertling, 2017

Original diagnosis:

See Höpner & Bertling, 2017.

Revised diagnosis:

Pits and holes primarily parallel to the bone fiber, with smooth walls, an elliptical opening, and passive filling.

Remarks:

We deem it necessary to exclude tunnels/tubes from the original diagnosis because their morphology differs from cavities and pits. The tubes must have been attributed as ichnotaxobases to a different ichnospecies of *Cuniculichnus*. The term "notches" has been changed to "pits," "aperture" has been changed to "opening," and "rounded" has been changed to "elliptical."

Analyzed material and provenance:

A humerus (MCC 3264.7-V) of *H. paulacoutoi* from the Quaternary sediments of Complexo Suíço cave, Felipe Guerra municipality, Rio Grande do Norte state, Brazil.

Description:

The humerus MCC 3264.7-V has an elliptical hole on the proximal surface of the greater trochanter (Figure 2F and G) that measures 6 mm in depth and 5 to 7 mm in diameter. This puncture is parallel to the bone fiber, has irregular borders, reaches the cancellous bone, and lacks branching, filling, and bioglyphs.

Comments:

Munitusichnus is characterized by a crescent-shaped perforation surrounding a circular hole (Parkinson, 2016), a feature not observed in our sample. *Thatchtelithichnus* was ruled out because it has a protrusion inserted into a circular to subcircular perforation (Zonneveld et al., 2015), whereas our sample has a single elliptical opening. *Cubiculum* is characterized by holes with a ratio between their maximum and minimum diameters spanning from 2:1 to 5:1 (Xing et al., 2016), while our sample is closer to 1:1. *Osedacoides* consists of cylindrical perforations with branched bases (Karl et al., 2012), which was not observed in our specimens. In contrast to the observed trace in our sample, *Nihilichnus* consists of elliptical perforations with irregular jags in the border of the holes (Mikuláš et al., 2006) and, therefore, was disregarded. *Clavichnus* comprises claviform-shaped tubes sub-perpendicular to perpendicular orientated to the bone surface, whereas *Osteichnus* consists of U-shaped chambers orientated obliquely to the bone surface (Höpner & Bertling, 2017). *Karethraichnus* was ruled out because it consists of circular perforations perpendicularly oriented to the bone

surface (Zonneveld et al., 2015). *Cuniculichnus*, as seen in MCC 3264.7-V, consists of cylindrical holes parallel to the bone surface with one opening to the surface.

For the ichnogenus *Cuniculichnus*, only *Cuniculichnus variabilis* Höpner & Bertling, 2017 has been described. Holes with smooth walls, elliptical openings, and perforation axis parallel to the bone fibers characterizes this ichnospecies. All these features were observed in our specimen.

Cuniculichnus cascudo n. isp.

Etymology of ichnospecies:

The ichnospecies epithet honors the Câmara Cascudo Museum, a scientific institution that houses one of the most significant Quaternary paleontology collections in Brazil, named after one of its founders, the Brazilian anthropologist Luís da Câmara Cascudo.

Holotype and provenance:

Holes in a humerus (MCC 3264.7-V) of *H. paulacoutoi* from the Quaternary sediments of Complexo Suíço cave, Felipe Guerra municipality, Rio Grande do Norte state, Brazil.

Paratype and provenance:

Holes in an ectocuneiform (MCC 455-V) of *E. laurillardi* from the Quaternary sediments of F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte state, Brazil, and a metapodial (MCT 4001-M) of *Xenarthra* indet. from the Quaternary sediments of Gruna das Três Cobras cave, Serra do Ramalho municipality, Bahia state, Brazil.

Diagnosis:

Sub-cylindrical to cylindrical holes with two opposite openings to the surface. The perforation between the openings resembles a sinuous tube, penetrating both cortical and cancellous bone. They lack branching, filling, and bioglyphs, and their openings' borders are irregular. Additionally, the tubes of each hole overlap one another.

Description:

The humerus MCC 3264.7-V has two holes on the greater tuberosity (Figure 2A–F). On the caudal surface, there are two openings (Figure 2A and B) that are 5 to 8 mm (Figure

2B, on the right) and 7 to 9 mm (Figure 2B, on the left) in diameter, respectively. On the cranial surface, they are connected through a sinuous tube with two other openings (Figure 2C–F), which are 5 to 7 mm (Figure 2D) and 7 to 9 mm (Figure 2E) in diameter, respectively. A tube connects the smaller opening on the caudal surface (Figure 2B, on the left) to the larger opening on the cranial surface (Figure 2E). The larger opening on the caudal surface (Figure 2B, on the right) is connected to the smaller opening on the cranial surface (Figure 2D) by another tube. The total depth of each hole consists of the distance between their openings, which comprises the total length of the entire tube. Each tube is the same length, approximately 43 mm.

The ectocuneiform MCC 455-V has two holes, of which two openings are on the concave surface (Figure 3A and B), and two openings are on the convex portion (Figure 3C and D). Both portions encompass the articular surface to the lunate. The first two openings measure 7 to 9 mm (Figure 3B, below) and 7 to 11 mm (Figure 3B, above) in diameter, respectively, and are connected to the openings on the convex portion. The last two openings measure 9 to 15 mm (Figure 3C, above) and 3 to 5 mm (Figure 3C, below) in diameter, respectively. A tube connects the smaller opening on the concave surface (Figure 3B, below) to the larger opening on the convex surface (Figure 3C, above). The larger opening on the concave surface (Figure 3B, above) is connected to the smaller opening on the convex surface (Figure 3C, below) by another tube. As a result, the overall depth of each hole is approximately 26 mm, which is equal to the spacing between their openings.

There are two openings in the articular surface of the proximal epiphysis of the metapodial MCT 4001-M of *Xenarthra* indet (Figure 3E and F) measuring 3 to 5 mm (Figure 3E, on the left), and 3 to 5 mm (Figure 3E, on the right) in diameter, respectively. They are connected to two openings on the dorsal surface of the proximal metaphysis (Figure 3G and H), which measure 5 to 8 mm (Figure 3G, above), and 5 mm (Figure 3G, below) in diameters. A tube connects the smaller opening on the dorsal surface (Figure 3G, below) to the right opening on the articular surface (Figure 3E, on the right). Another tube connects the larger opening on the dorsal surface (Figure 3G, above) to the left opening on the articular surface (Figure 3E, on the left). The overall depth of each hole is approximately 25 mm.

Comments:

Munitusichnus is characterized by a circular hole with an adjacent crescent-shaped perforation (Parkinson, 2016), whereas *Thatchtelithichnus* consists of a circular perforation with a central platform that is restricted to the cortical bone (Zonneveld et al., 2015). These

features were not observed in our specimens. *Nihilichnus* (Mikuláš et al., 2006), *Cubiculum* (Roberts et al., 2007), and *Osteichnus* (Höpner & Bertling, 2017) lack the cylindrical morphology observed in our marks. *Osedacoides* is characterized by cylindrical perforations with a branched base and only a single opening to the surface (Karl et al., 2012). *Clavichnus* consists of thin tubes, but it was ruled out due to its orientation perpendicular to the bone surface (Höpner & Bertling, 2017). *Karethraichnus* consists of circular holes that can assume a cylindrical pattern with two openings to the surface, but whose walls are perpendicular to the bone surface and have a straight or convex morphology (Zonneveld et al., 2015). Our puncture marks are unbranched and have walls not perpendicular to the bone surface but inclined and sinuous. *Cuniculichnus* consists of cylindrical holes oriented sub-horizontally to horizontally relative to the surface of the bone (Höpner & Bertling, 2017), which resemble the perforations we observed.

Cuniculichnus is a monospecific ichnogenus containing only *C. variabilis*. This ichnospecies is characterized by pits and holes mainly parallel to the bone fiber, with smooth walls, an elliptical opening, and passive filling. Our trace consists of holes with elliptical openings and continuous, sinuous, overlapping tubes sub-horizontally oriented to the bone surface. The tubes can also be straight and do not overlap, according to the tube-morphology traces described by Höpner and Bertling (2017). Due to the presence of cylindrical holes with an associated tube connecting two openings, the traces described here belong to a new ichnospecies.

Interpretation:

Cuniculichnus is associated with dermestid larval feeding mechanisms preceding pupation (Höpner & Bertling, 2017), i.e. fodinichnia.

Ichnogenus *Gunnellichnus* Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022

Gunnellichnus akolouthiste Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022

Analyzed material and provenance:

A metapodial (MCC 73-V) of *P. major* from the Quaternary sediments of the F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte State, Brazil.

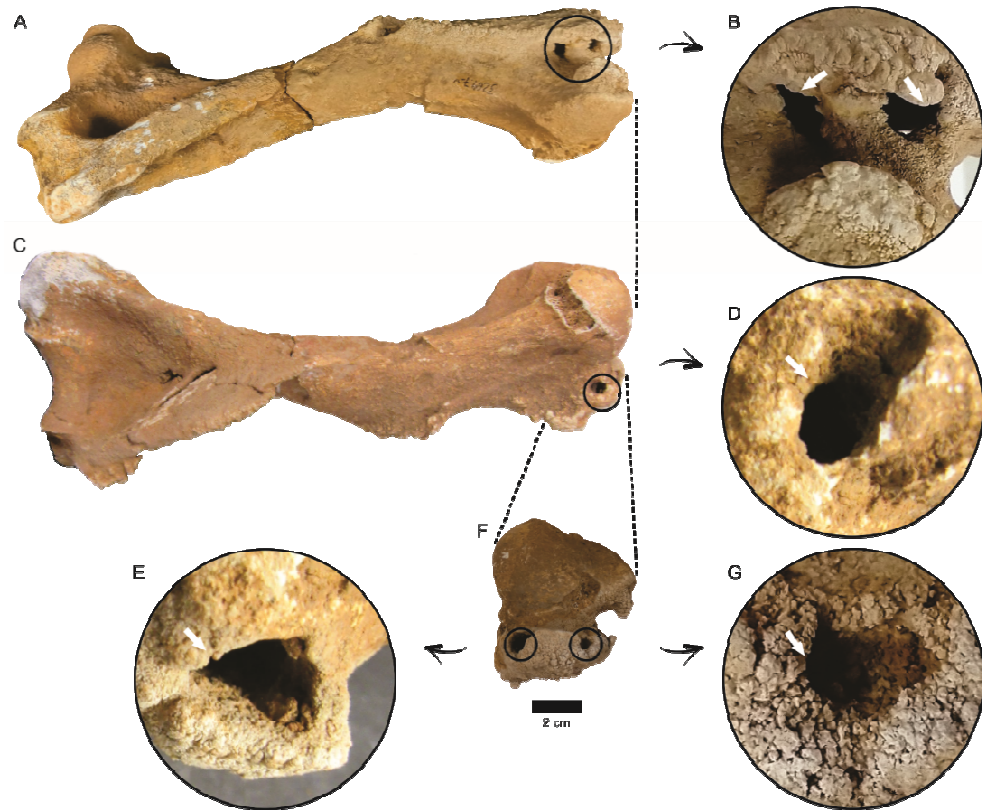


Figure 2. Dermestid puncture assigned to *Cuniculichnus cascudo* n. isp. (A-F) and *C. variabilis* (F-G) in a humerus (MCC 3264.7-V) of *Holmesina paulacoutoi*. Posterior, anterior, and proximal views in A, C and F, respectively. White arrows indicate the puncture marks.

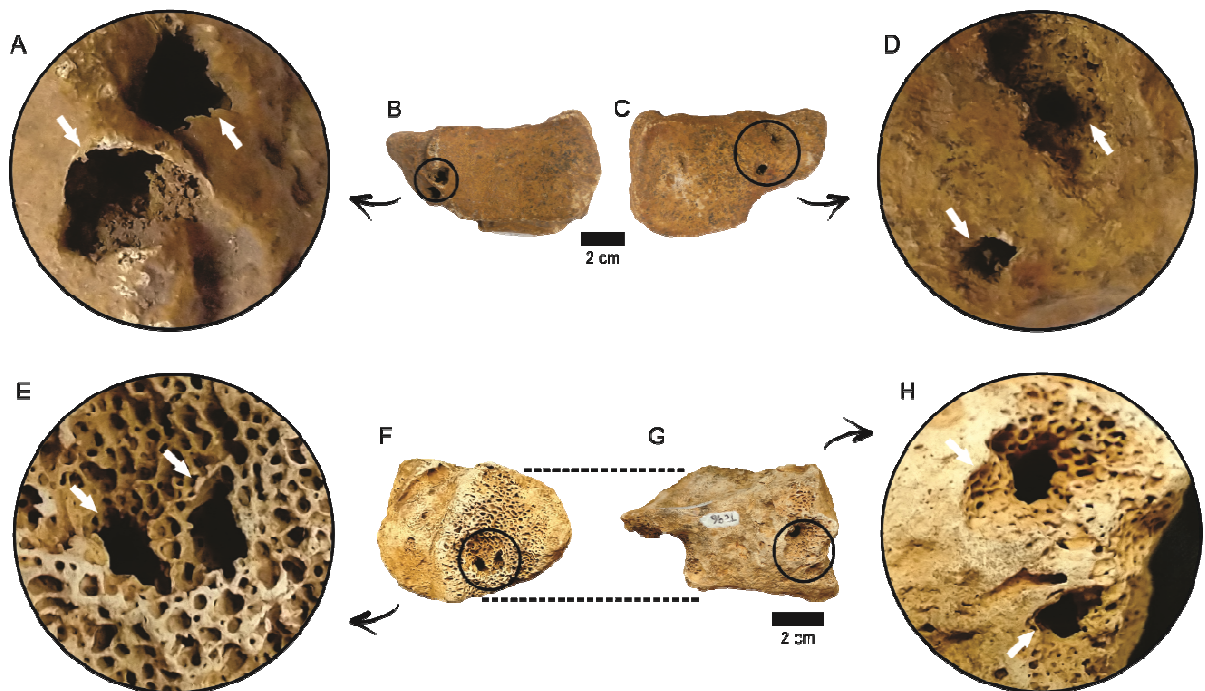


Figure 3. Dermestid puncture assigned to *Cuniculichnus cascudo* n. isp. A-D. Ectocuneiform (MCC 455-V) of *Eremotherium laurillardi*. E-H. Metapodial (MCT 4001-M) of *Xenarthra* indet. Palmar and dorsal view in B and C, respectively. Proximal and lateral view in F and G, respectively. White arrows indicate the puncture marks.

Description:

A major furrow that branches into eight minor furrows in the cortical bone (Figure 4). All marks are arcuate and feature gently serrated edges. Bioglyphs or filling are absent, but the bottoms of the marks are rough and irregular. The length of the main branch is 49 mm and its width ranges from 12 to 53 mm, while the length and width of the secondary branches are 6 to 12 mm and 0.3 to 2.4 mm, respectively.

Comments:

Sulculites (Vialov & Nesson, 1974), *Linichnus*, *Knethichnus* (Jacobsen & Bromley, 2009) and *Amphifaoichnus* (Pirrone & Buatois, 2016) consist of unbranched furrows, in contrast with our traces. *Machichnus* was ruled out because its furrows are perpendicular to the bone's edge (Mikuláš et al., 2006), whereas the furrows on our sample are parallel to subparallel to the length of the bone. *Taotieichnus* consists of branched, straight to gently arcuate, simple furrows on the bone surfaces (Xing et al., 2013), comparable to the trace observed on MCC 73-V. Nevertheless, *Taotieichnus* typically exhibits both bioerosion and biodeposition furrows with smooth borders (Xing et al., 2013), whereas our furrows only display bioerosion and serrated edges. Finally, our traces are similar to *Gunnellichnus*, which consists of shallow furrows on the cortical surface of the bone with smoothly scalloped to gently edges (Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022).

Gunnellichnus has two ichnospecies described: *G. moghraensis* (type ichnospecies) and *G. akolouthiste* (Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022). The main difference between them is that *G. moghraensis* has wide, unbranched furrows, whereas *G. akolouthiste* has narrow, branched furrows. Given that our trace consists of a main furrow that branches into additional narrow furrows, it is compatible with *G. akolouthiste*.

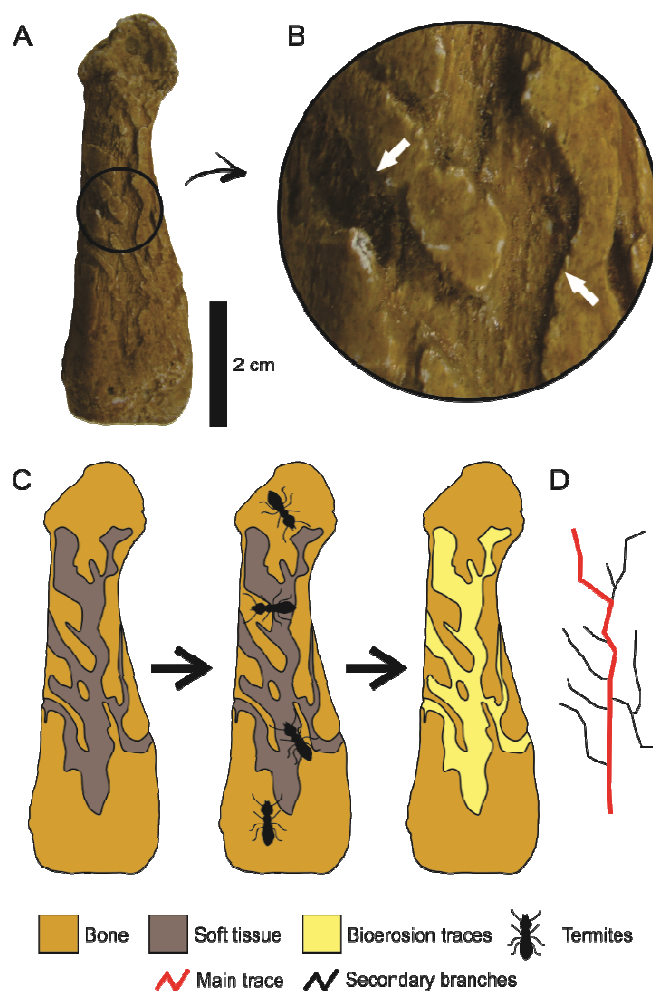


Figure 4. Termite furrows assigned to *Gunnellichnus akolouthiste* n. igen. et isp. A. Metapodial (MCC 73-V) of *Palaeolama major* in lateral/medial view. B. Details of bioerosion furrows, with the main trace to the right. C. Termites scavenger process in bone diagram. D. Orientation of furrows. White arrows indicate the furrows.

Ichnogenus *Karethraichnus* (Zonneveld et al., 2015)

Karethraichnus lakkos (Zonneveld et al., 2015)

Analyzed material and provenance:

Two femoral heads (MCC 489-V and MCC 817-V) of *E. laurillardi* from the Quaternary sediments of F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte state, Brazil, and two vertebrae (MCC 3264.22-V) and a humerus (MCC 3264.7-V) of *H. paulacoutoi* from the Quaternary sediments of Complexo Suíço cave, Felipe Guerra municipality, Rio Grande do Norte state, Brazil.

Description:

All the punctures discussed in this topic are perpendicularly oriented to the bone surface and have elliptical openings. They have irregular borders, reach the cancellous bone, and lack branching, filling, and bioglyphs.

The femoral head MCC 817-V has two elliptical holes in the center of the articular surface (Figure 5A–C). They have 14 to 24 mm in diameter and 12 mm in depth, and 11 to 22 mm in diameter and 6 mm in depth. Although sediment may be visible inside the holes, this is likely not a result of biological activity but rather of burial.

The right side of the vertebral body MCC 3264.22-V (Figure 5D and E) has a hole measuring 6 to 10 mm in diameter and 3 mm in depth. The femoral head MCC 489-V has two holes on the articular surface (Figure 5F and G) measuring 11 to 16 mm in diameter and 4 mm in depth, and 5 to 9 mm in diameter and 3 mm of depth. The humerus MCC 3264.7-V has an elliptical hole on the proximal surface of the greater trochanter (Figure 2F and G) that measures 6 mm in depth and 5 to 7 mm in diameter.

Comments:

Munitusichnus was ruled out because it consists of a crescent-shaped hole that embraces a circular hole (Parkinson, 2016), whereas our perforations are single and elliptical. *Clavichnus* and *Cuniculichnus* consist of cylindrical tubes oriented perpendicularly and parallelly to the bone surface, respectively, and *Osteichnus* consists of U-shaped chambers orientated obliquely to the bone surface (Höpner & Bertling, 2017). Our perforations are hemispherical and perpendicularly oriented to the bone surface. *Osedacoides* consists of holes with a branched bottom (Karl et al., 2012), an unobserved feature in our specimens. *Thatchtelithichnus* was also disregarded because it consists of circular to subcircular perforations with a central platform (Zonneveld et al., 2015), whereas our samples do not present this protrusion. *Cubiculum* was ruled out because its holes have a ratio of 2:1 to 5:1 between their maximum and minimum diameters (Xing et al., 2016). In contrast, the holes we observed are closer to 1:1. *Nihilichnus* consists of individual or grouped elliptical holes in the cortical and cancellous bone (Mikuláš et al., 2006), which resembles the perforations we observed. However, *Nihilichnus* has irregular jags in the border of the holes (Mikuláš et al., 2006), a feature not observed in our holes. *Karethraichnus* comprises circular perforations perpendicularly oriented to the bone surface (Zonneveld et al., 2015), as evidenced in our specimens.

Karethraichnus has four known ichnospecies: (i) *Karethraichnus lakkos* Zonneveld et al., 2015; (ii) *Karethraichnus fiale* Zonneveld et al., 2015; (iii) *Karethraichnus zaratan* Sato & Jenkins, 2020; and (iv) *Karethraichnus minimum* Moura et al., 2021. *Karethraichnus fiale* was ruled out because it consists of perpendicularly oriented cylindrical to bi-convex or flask-shaped holes in both cortical and cancellous bone (Zonneveld et al., 2015). *Karethraichnus minimum* consists of circular to elliptical holes with an internal morphology resembling an inverted cone (Moura et al., 2021). *Karethraichnus lakkos* and *K. zaratan* are highly similar. However, the former is typically restricted to cortical bone and has hemispherical to cylindrical-shaped walls (Zonneveld et al., 2015), whereas *K. zaratan* penetrates cancellous bone and has hemispherical to clavate-shaped walls (Sato & Jenkins, 2020). Even though our traces consist of holes that reach the cancellous bone, none have clavate morphology. Therefore, it is more appropriate to attribute them to *K. lakkos*.

Ichnogenus *Machichnus* Mikuláš et al., 2006

Type ichnospecies:

Machichnus regularis Mikuláš et al., 2006

Original diagnosis:

See Mikuláš et al., 2006.

Revised diagnosis:

Single or grouped parallel or subparallel furrows perpendicular to the edge of hard substrates. They typically lack bioglyphs and filling and have uniform dimensions and shape. The furrow surface is smooth or longitudinally striated.

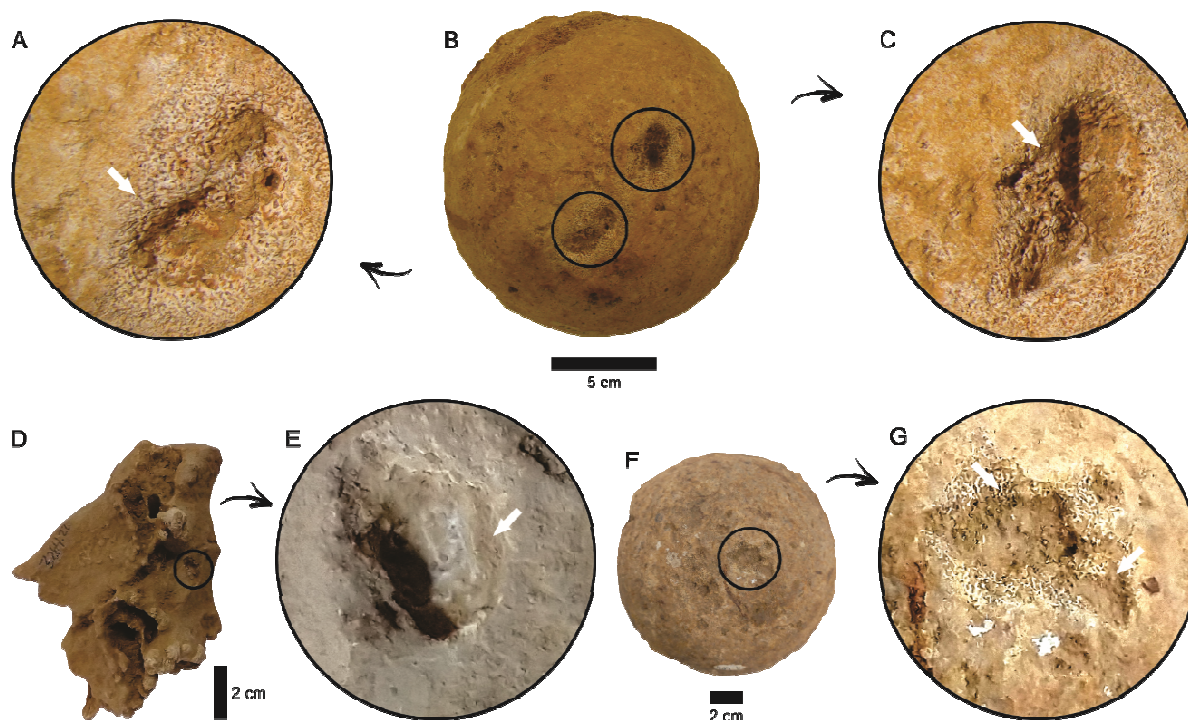


Figure 5. Insect punctures assigned to *Karethraichnus lakkos*. A-C. Femoral head (MCC 817-V) of *Eremotherium laurillardi*. D-E. Vertebrae (MCC 3264.22-V) of *Holmesina paulacoutoi*. F-G. Femoral head (MCC 489-V) of *E. laurillardi*. Proximal views in B and F. Lateral view in D. White arrows indicate the punctures.

Remarks:

To standardize each trace pattern, we added two ichnotaxobases (sensu Pirrone, Buatois, and Bromley, 2014) to the original diagnosis of Mikuláš et al. (2006). Because none of the *Machichnus* ichnospecies contain bioglyphs or filling, these characteristics were added to the ichnogeneric diagnosis.

Machichnus bohemicus Mikuláš et al., 2006

Analyzed material and provenance:

A rib (MCC 441-V) of *Eremotherium laurillardi* and a calcaneus (MCC 485-V) of *Glyptotherium* sp. from the Quaternary sediments of the F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte State, Brazil; a left ulna (MCT 3981-M) of *Valgipes bucklandi* and a right radius (MCT 4070-M) of *Tayassu pecari* from the Quaternary sediments of the Gruna das Três Cobras cave, Serra do Ramalho municipality, Bahia State, Brazil.

Description:

The gnaw marks have a smooth inner surface and only affect the cortical bone. Their borders are smooth or slightly serrated, and, in cross-section, the furrows are U-shaped, shallow, and straight. Furthermore, they lack bioglyphs, branching, and filling.

The lateral surface of the diaphysis of the radius MCT 4070-M has seven grouped parallel furrows that are perpendicular to the edge of the bone (Figure 6A–E). These furrows range from 5 to 7 mm long, with a width of up to 1 mm. The ulna MCT 3981-M has two single furrows in the distal portion of the diaphysis (Figure 6F–H) that are parallel to one another and perpendicular to the edge of the bone. They measure 15 and 12 mm in length, and 1 mm in width.

The calcaneus MCC 485-V has only one lined furrow subparallel to the edge of bone in the proximal surface at the site of insertion of the calcaneal tendon (Figure 6I–K). It measures 25 mm in length and 1 mm in width. On the ventral surface of the proximal portion of a rib (MCC 441-V), there are two sets of grouped furrows (Figure 6L–N) parallel to each other and sub-perpendicular to the edge of the bone. The first set consists of two furrows 8 and 7 mm long. The second set, which is more distal, consists of three furrows 9, 7, and 6 mm long. Each furrow is 1 mm wide.

Comments:

All observed gnaw marks are straight and lack the radial/stellate pattern of the ichnogenus *Gnathichnus* (Bromley, 1975) or the characteristic arching furrows of the ichnogenus *Osteocallis* (Roberts et al., 2007). We also ruled out the ichnogenera *Linichnus* and *Knethichnus* due to the absence of a serrated morphology in our specimens (Jacobsen & Bromley, 2009). The furrows described here are oriented perpendicularly to the edge of the bone and are longitudinally striated, as in *Machichnus* (see Mikuláš et al., 2006). Additional characteristics of this ichnogenus, such as parallel furrows showing homogeneous shape and size, are seen in the ulna MCT 4070-M.

Machichnus is distinguished primarily by the size and quantity of the furrows on the bone surface (Mikuláš et al., 2006). Because our specimens contain a small number of discrete furrows, we can rule out the ichnospecies *M. regularis* and *M. multilineatus* (Mikuláš et al., 2006), which consist of groups of furrows that cover more than 80% of the bone surface. We can also rule out *M. fatimae* because the maximum width of our grooves is 1.1 mm, whereas the average width of the marks of *M. fatimae* is 4 mm, and because *M. fatimae* commonly shows bifurcated marks (Araújo-Júnior et al., 2017). *Machichnus normani*, *M. harlandi* and *M. jeansi* are found only in siliceous substrates (Chumakov et al., 2013).

Besides, *M. normani* and *M. harlandi* have V-shaped furrows cross-section profiles, and *M. jeansi* is characterized by furrows that taper to one end of the furrow (Chumakov et al., 2013). In contrast, our samples are U-shaped in cross-section and do not taper to one end. On the other hand, the ichnospecies *M. bohemicus* consists of small groups of gnaw marks with a width of up to 0.1 cm that cover 10 to 50% of the bone surface (Mikuláš et al., 2006), as in the trace described here.

Machichnus isp.

Analyzed material and provenance:

A bone fragment (MCT 4109-M) of Mammalia indet. from the Quaternary sediments of Gruna das Três Cobras cave, Serra do Ramalho municipality, Bahia State, Brazil.

Description:

The bone fragment (MCT 4109-M) has three parallel furrows that are sub-perpendicular to the edge of the bone (Figure 6O–Q). They penetrate the cancellous bone, have smooth borders and bottoms, and are cross-sectionally U-shaped. The furrows are 5, 16, and 15 mm long and 3 mm wide, with no filling, branching, or bioglyphs. The smallest furrow appears partially destroyed but is similar in size to the other furrows.

Comments:

The gnaw marks lack the radial/stellate pattern characteristic of *Gnathichnus* (see Bromley, 1975), the serrated morphology characteristic of *Linichnus* and *Knethichnus* (see Jacobsen & Bromley, 2009), and the bowing characteristic of *Osteocallis* (see Roberts et al., 2007). The furrows associated with *Machichnus* are the most similar in having a smooth surface and a perpendicular orientation relative to the edge of the bone, and a parallel orientation relative to each other (see Mikuláš et al., 2006).

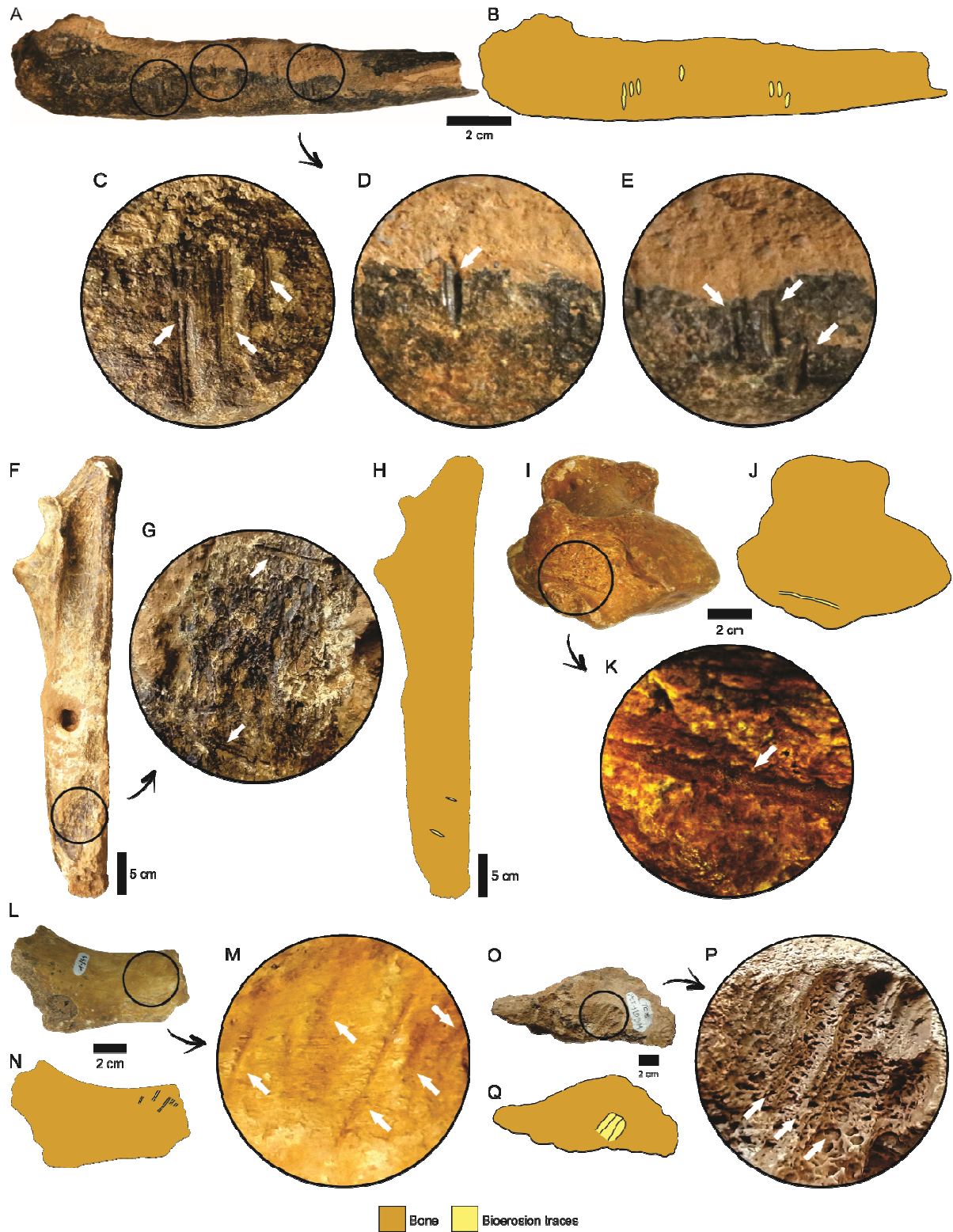


Figure 6. Gnaw marks assigned to *Machichnus bohemicus* (A-N) and *Machichnus* isp. (O-Q). A-E. Right radius (MCT 4070-M) of *Tayassu pecari*. F-H. Left ulna (MCT 3981-M) of *Valgipes bucklandi*. I-K. Calcaneus (MCC 485-V) of *Glyptotherium* sp. L-N. Rib (MCC 441-V) of *Eremotherium laurillardi*. O-Q. Bone fragment (MCT 4109-M) of *Mammalia* indet. Lateral view in A and F. Distal view in I. Ventral view in L.

We exclude *Machichnus bohemicus* because the furrows on MCC 4109-V are up to 16 mm long and 3 mm wide, and discrete, thin furrows up to 10 mm long and 1 mm wide represent this ichnospecies (Mikuláš et al., 2006). The width and length are consistent with *M. fatimae*, but this ichnospecies has arcuate and occasionally bifurcated furrows (Araújo-Júnior et al., 2017), not present in our specimen. The cross-section of *M. normani* and *M. harlandi* is V-shaped (Chumakov et al., 2013), whereas our specimens are U-shaped. *Machichnus jeansi* has steep, narrow walls and thus lacks a uniform shape (Chumakov et al., 2013). *Machichnus. normani*, *M. harlandi*, and *M. jeansi* are also disregarded because their occurrence is restricted to siliceous substrate. The furrows we observed share the size and uniform shape of *M. multilineatus* and *M. regularis* (see Mikuláš et al., 2006) but lack their regular arcuate morphology. However, because our fossil is fragmented, diagnostic characteristics may have been lost, precluding an ichnospecific assignment.

Ichnogenus *Munitusichnus* Parkinson, 2016

Munitusichnus pascens Parkinson, 2016

Analyzed material and provenance:

A left humerus (MCC 1250-V) of *E. laurillardi* from the Quaternary sediments of F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte state, Brazil.

Description:

The left humerus MCC 1250-V has a pair of ellipsoidal holes on the caudal surface of the proximal metaphysis (Figure 7) that measures 8 to 17 mm in diameter, and 14 mm in depth, and 5 to 12 mm in diameter and 7 mm in depth. The former perforation has a crescent-shaped morphology that subtly embraces the latter, which has its perforation axis slightly oblique to the bone surface.

Comments:

We ruled out *Nihilichnus* (Mikuláš et al., 2006), *Cubiculum* (Roberts et al., 2007), *Osedacoides* (Karl et al., 2012), *Karethraichnus*, *Thatchtelithichnus* (Zonneveld et al., 2015), *Clavichnus*, *Cuninulicnus* and *Osteichnus* (Höpner & Bertling, 2017) because all of them lack holes with crescent-shaped morphology that partially surrounds another hole, which is diagnostic for *Munitusichnus* (see Parkinson, 2016). The holes we observed held the same characteristics as the ichnospecies *Munitusichnus pascens*, including a single mark extending

into cortical and cancellous bone and the absence of filling and bioglyphs (see Parkinson, 2016).

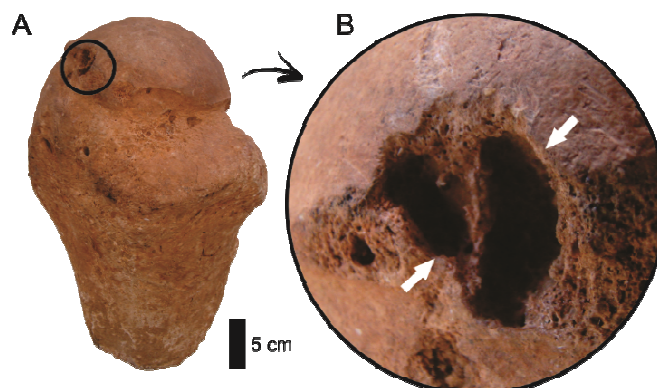


Figure 7. Dermestid punctures assigned to *Munitusichnus pascens* in the humerus (MCC 1250-V) of *Eremotherium laurillardi*. Posterior view. White arrows indicate the punctures.

Ichnogenus *Nihilichnus* Mikuláš et al., 2006

Type ichnospecies:

Nihilichnus nihilicus Mikuláš et al., 2006

Original diagnosis:

See Mikuláš et al., 2006.

Revised diagnosis:

Roughly triangular to ellipsoidal holes that lack bioglyphs and filling. Their perforation axis may be perpendicular or oblique to the surface of the bone. Individually or in groups, the holes reach the cortical and cancellous bone. Their borders can be soft or irregular, and the outer part of the margin of the cavity shows minute, irregular jags caused by a brittle deformation.

Remarks:

We deemed it necessary to revise the diagnosis of the ichnogenus *Nihilichnus* to replace an original descriptive term with a more inclusive one and to include an important attribute. First, the word "ovoid" was changed to "ellipsoidal" because "ovoid" means "egg-shaped" and therefore excluded the holes with symmetrical extremities; on the other hand, the term "ellipsoidal" also encompasses the egg-shaped holes. To identify ichnospecies within *Nihilichnus*, the angle between the perforation axis and the bone surface must be determined.

Nihilichnus nihilicus Mikuláš et al., 2006

Analyzed material and provenance:

A vertebra (MCC 90-V) of *Notiomastodon platensis*, a vertebra (MCC 102-V), a right lunate (MCC 197-V), a femoral head (MCC 815-V) and a humerus (MCC 1250-V) of *E. laurillardi*, a caudal vertebra (MCC 161-V) of *Smilodon populator* and a femur (MCC 977-V) of *Pachyarmatherium brasiliense* from the Quaternary sediments of F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte State, Brazil; and a humerus (MCT 4150-M) of Mammalia indet. from the Quaternary sediments of Gruna das Três Cobras cave, Serra do Ramalho municipality, Bahia State, Brazil.

Description:

All bite marks are elliptical to roughly triangular, reach the cancellous bone, have irregular borders, and lack branching, filling, or bioglyphs. The humeral head MCT 4150-M has three holes in its articular surface inclined toward the surface rather than perpendicular (Figure 8A and B). Their dimensions are 5 to 7 mm in diameter and 4 mm in depth, 7 mm in diameters and 4 mm in depth, and 7 to 9 mm in diameter and 4 mm in depth.

Near the metaphysis of a femoral head MCC 815-V, a single hole occurs on the articular surface of the bone (Figure 8C and D). This perforation measures 28 to 31 mm in diameter and 26 mm in depth. The vertebra MCC 102-V has a perforation in the cranial articulation of the vertebral body (Figure 8E and F) that measures 12 to 17 mm in diameter and 8 mm in depth. On the caudal articular surface of the vertebral body (MCC 90-V), there is a hole measuring 18 to 29 mm in diameter and 10 mm in depth (Figure 8G and H).

There are two holes in the femur (MCC 977-V), one on the anterior surface (Figure 8I and J) and the other on the posterior surface (Figure 8K and L). The first is 9 to 17 mm in diameter and 24 mm in depth, while the second is 8 mm in diameters and 4 mm in depth. There are also two perforations on the vertebral body MCC 161-V (Figure 8M), one on the cranial surface (Figure 8N) and the other on the caudal surface (Figure 8O). The first has 4 to 8 mm in diameter and 12 mm in depth, while the other has 11 to 14 mm in diameter and 13 mm in depth.

On the caudal surface of the proximal articulation of the humerus MCC 1250-V, there are two holes measuring 11 to 22 mm in diameter and 9 mm in depth and 12 to 18 mm in diameter and 5 mm in depth, respectively (Figure 8P and Q). The lateral palmar surface of the right lunate MCC 197-V has three perforations measuring 2 to 7 mm in diameter and 3 mm in

depth, 3 to mm in diameter and 2 mm in depth, and 4 to 6 mm in diameter and 2 mm in depth (Figure 9D and F).

Comments:

Brutalichnus was ruled out because it consists of straight to arcuate furrows associated with cortical and cancellous bone breaks (Mikuláš et al., 2006). *Linichnus* and *Knethichnus* are furrows without associated perforations (Jacobsen & Bromley, 2009), whereas our marks consist of single holes.

Holes on the anterior surface of the femur MCC 977-V and the caudal surface of the caudal vertebra MCC 161-V show one of the defining features of the ichnogenus *Cubiculum* (the depth is two to five times bigger than diameters; see Xing et al., 2016). However, because both specimens have holes on their opposing surfaces, suggesting that they were perforated by a carnivore's superior and inferior teeth, we do not consider them as *Cubiculum*.

Our marks are most similar to *Nihilichnus*. In the cortical and cancellous bone, they consist of ellipsoidal to triangular holes that occur singly or in groups. This ichnotaxon contains both *Nihilichnus nihilicus* Mikuláš et al., 2006 and *Nihilichnus covichi* Rasser et al., 2016. *Nihilichnus covichi*, unlike our specimens, has holes with small furrows on calcareous substrate (Rasser et al., 2016). *Nihilichnus nihilicus*, conversely, consists of ellipsoidal to roughly triangular holes similar to those described here. The perforations we identified have larger diameters than those described for the holotype (see Mikuláš et al., 2006). However, a similar variation has been previously reported (e.g. Di Gregorio & Araújo-Júnior, 2020).

Nihilichnus sulcatus n. isp.

Etymology:

From Latin, *sulcatus* means “with a furrow.” The ichnospecies epithet was chosen due to the presence of strange furrow branches associated with the typical holes of *Nihilichnus*.

Holotype:

Holes and furrows on a right lunate (MCC 197-V) of *E. laurillardi* from the Quaternary sediments of the F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte State, Brazil.

Diagnosis:

Ellipsoidal holes with branching furrows. Both holes and furrows penetrate through the cortical bone into the cancellous bone, but neither contains filling or bioglyphs. The holes are perpendicular to the bone surface and have sharp edges, whereas the furrows have a smooth bottom, U-shaped cross-sectional morphology, and smooth edges.

Description:

The right lunate MCC 197-V has a hole on the dorsal convex surface (Figure 9A–C) and four other holes on the concave surface (Figure 9D, E, and G). The first is 5 to 6 mm in diameter and 2 mm deep, and it is connected to a slightly arcuated furrow that begins at the puncture and measures 8 mm in length and up to 5 mm in width. The concave articular surface for capitate (Figure 9G) has four holes measuring 3 to 8 mm in diameter and 2 mm in depth, 2 to 5 mm in diameter and 3 mm in depth, 4 mm in diameters and 2 mm in depth, and 2 to 4 mm in diameter and 2 mm in depth, which are connected by five slightly furrows that measure 31 mm in total length and 2 mm in width.

Comments:

Among the bite marks described in the literature, we ruled out *Linichnus* and *Knethichnus* because they consist of single grooves (Jacobsen & Bromley, 2009), *Brutalichnus* because it consists of furrows with breaks (Mikuláš et al., 2006). These characteristics are not present in the trace of the specimen MCC 197-V. However, our sample shares similarities with *Nihilichnus*.

Nihilichnus nihilicus and *N. covichi* are the only *Nihilichnus* ichnospecies described thus far. The first includes only the typical ellipsoidal holes of this ichnogenus (see Mikuláš et al., 2006), whereas the second also has small furrows and is restricted to calcareous substrate (Rasser et al., 2016). *Nihilichnus sulcatus* n. isp. is distinct from these perforation marks in that it is the only one with furrow branches connected to the holes. However, *N. sulcatus* n. isp. can be classified as an ichnospecies of *Nihilichnus* because its holes exhibit the same diagnostic characteristics as those of this ichnogenus, such as ellipsoidal morphology and sharp edges.

Interpretation:

Nihilichnus represent perforations produced by the teeth of carnivores in bones of their preys (Mikuláš et al., 2006). The presence of furrows connected to the perforations is the primary distinction between *Nihilichnus sulcatus* n. isp. and other ichnospecies of

Nihilichnus. The holes developed likely as a consequence of the tooth slipping out during the biting on the bone.



Figure 8. Bite marks assigned to *Nihilichnus nihilicus*. A-B. Humeral head (MCT 4150-M) of Mammalia indet. C-D. Femoral head (MCC 815-V) of *Eremotherium laurillardi*. E-F. Vertebra (MCC 102-V) of *E. laurillardi*. G-H. Vertebra (MCC 90-V) of *Notiomastodon platensis*. I-L. Femur (MCC 977-V) of *Pachyarmatherium brasiliense*. M-O. Caudal vertebra (MCC 161-V) of *Smilodon populator*. P-Q. Humerus (MCC 1250-V) of *E.*

laurillardi. Proximal views in A, C, E and N. Distal view in G and O. Anterior view in J and P. Posterior view in K. Dorsal view in M. White arrows indicate the bite marks.

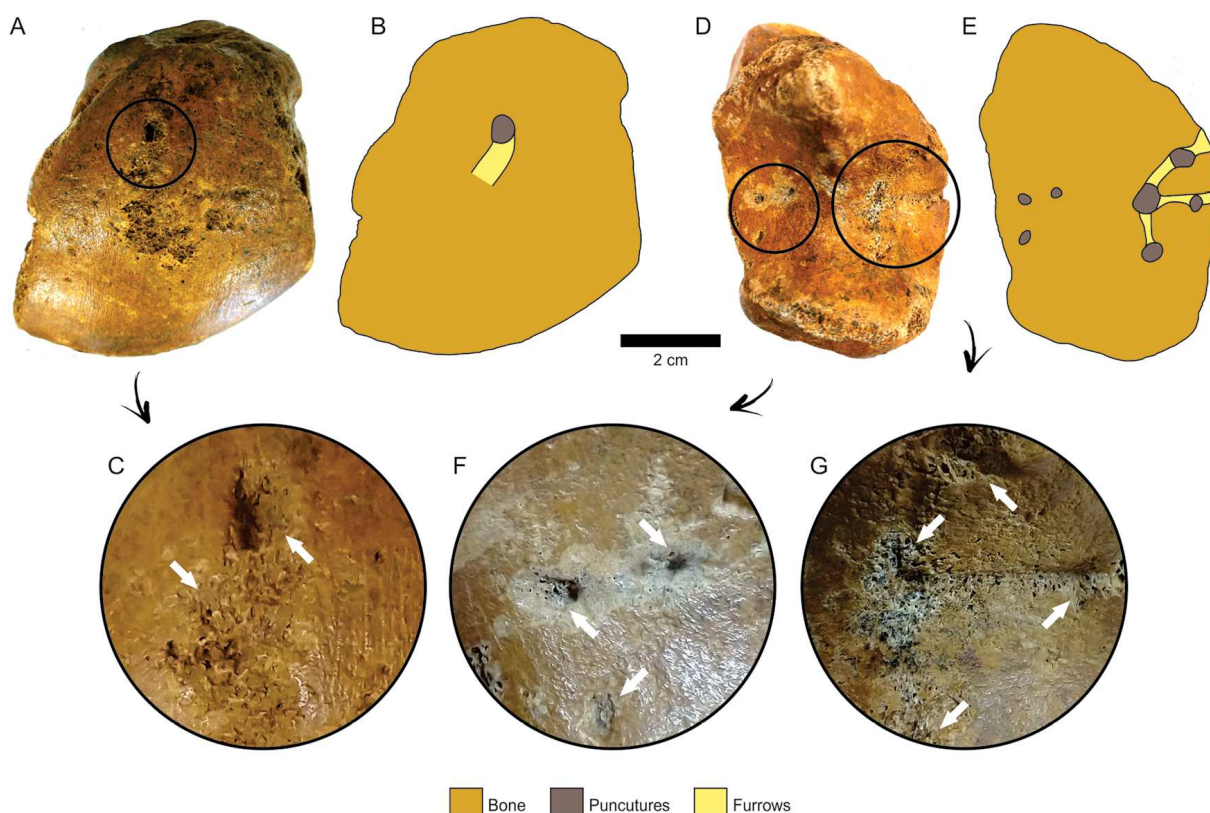


Figure 9. Bite marks assigned to *Nihilichnus sulcatus* n. isp. (A, B, C, D, E, and G) and *Nihilichnus nihilicus* (D and G) in a lunar (MCC 197-V) of *Eremotherium laurillardi*. Palmar view in A and B. Dorsal view in C and D. White arrows indicate the bite marks.

Ichnogenus *Osteocallis* (Roberts et al., 2007)

Osteocallis mandibulus Roberts et al., 2007

Analyzed material and provenance:

A rib fragment (MCC 3264.107-V) of *Holmesina paulacoutoi* from the Quaternary sediments of Complexo Suíço cave, Felipe Guerra municipality, Rio Grande do Norte State, Brazil, left ulna (MCT 3981-M) of *V. bucklandi* from Gruna das Três Cobras cave, Serra do Ramalho municipality, Bahia State, Brazil.

Description:

Two parallel furrows occur on the external side of the proximal part of the rib (MCC 3264.107-V; Figure 10A–C). These furrows start parallel to the border of the bone at the

metaphysis and arc slightly as they extend towards the edge containing the costal groove. Their width ranges from 1 to 2 mm, and their length is approximately 33 mm.

On the cranial surface of the proximal part of the ulna (MCT 3981-M), two pairs of arched furrows are parallel to each other and perpendicular to the edge of the bone (Figure 10D and E). The most proximal pair are 12 and 19 mm long, while the others are 20 and 7 mm long. Each furrow measures about 1 mm in width.

Comments:

The furrows on MCC 3264.107 and MCT 3981-M differ from *Machichnus* in being oriented parallel to the edge of the bone, in contrast to perpendicularly oriented (Mikuláš et al., 2006). It also differs from *Gnathichnus*, which has a radial/stellate pattern (Bromley, 1975).

Serrated borders are found in the ichnogenera *Linichnus* and *Knethichnus* (Jacobsen & Bromley, 2009) but not in our specimens. Lastly, the ichnogenus *Osteocallis* is characterized by shallow furrows arranged in single or multiple trails that are restricted to the cortical bone surface (Paes-Neto et al., 2016; Roberts et al., 2007), which are consistent with the furrows on the specimen MCC 3264.107 and the proximal portion of MCT 3981-M.

The ichnogenus *Osteocallis* includes two ichnospecies: *O. mandibulus* Roberts et al., 2007 and *O. infestans* Paes-Neto et al., 2016. The ichnospecies *O. infestans* was excluded because its furrows are not paired or actuate and have an irregular morphology (Paes-Neto et al., 2016). As in gnaw marks reported for MCC 3264.107 and MCT 3981-M, the ichnospecies *O. mandibulus* encompasses single or multiple groups of paired, shallow, and arcuate furrows in the cortical bone (Roberts et al., 2007). Moreover, the dimensions of the furrows described here match those of the holotype of this later ichnospecies (see Roberts et al., 2007).

Interpretation:

Due to its size, the ichnogenus *Osteocallis* is associated with a necrophagous or osteophagous behavior (fodinichnia) of insect larvae, such as modern bark beetles (Roberts et al., 2007).

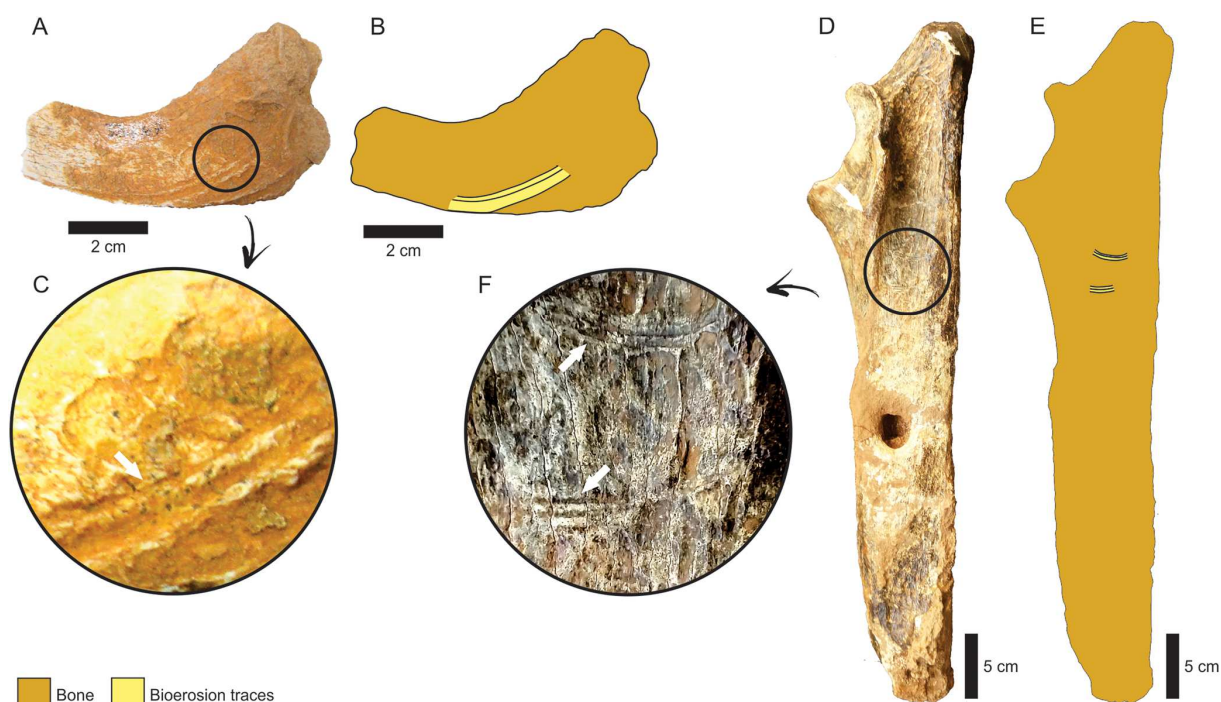


Figure 10. Dermestid furrows assigned to *Osteocallis mandibulus*. A-C Rib (MCC 3264.107-V) of *Holmesina paulacoutoi*. D-F. Left ulna (MCT 3981-M) of *Valgipes bucklandi*. A and D represent ventral and lateral surfaces, respectively.

Ichnogenus *Taotieichnus* Xing et al., 2013

Taotieichnus orientalis Xing et al., 2013

Analyzed material and provenance:

A right femur (MCC 2980-V) of *E. laurillardi* and a pelvis fragment (MCC 1143-V) of Mammalia indet. from the Quaternary sediments of the F3 cave, Baraúna municipality, Rio Grande do Norte State, Brazil; a left femur (MCT 3947-M) of *Catonyx cuvieri* from the Quaternary sediments of Gruna das Três Cobras cave, Serra do Ramalho municipality, Bahia State, Brazil.

Description:

All furrows are straight or sinuous (Figure 11I–L) and are preserved in negative (bioerosion) and positive (biodeposition) epirelief along their length (Figure 11M). They lack bioglyphs and filling, and several exhibit branching (Figure 11I–K). The positive-relief furrows consist of clay and are hollow.

Along the caudal surface of the diaphysis of the femur (MCT 3947-M; Figure 11A) occur two Y-shaped junctions and 14 simple furrows preserved in positive epirelief (Figure 11B), and one simple furrow in negative epirelief (Figure 11C). The negative relief furrows

are 20 mm in total length, up to 2 mm in width, and up to 1 mm in height, while the positive relief furrows are 128 mm in total length, up to 3 mm in width and up to 1 mm in height. It is worth noting that there is a continuity of the negative relief underneath the positive relief in the limits between them (i.e. the bioerosion remain infilled by the biodeposition furrow).

The femur (MCC 2980-V) has simple and Y-shaped furrows along the caudal surface of the diaphysis (Figure 11D and E). Regardless of the type of relief, the simple furrows are continuous. They are slightly sinuous when they are thicker and appear arched when thinner. Like MCT 3947-M, the furrows found on MCC 2980 exhibit biodeposition infilling over the bioerosion feature. The Y-shaped furrow occurs in negative relief with an approximate angle of 45° between the branches. The positive relief furrow has two sizes: the major furrow is 74 mm long, up to 5 mm wide, and up to 2 mm high, while the smaller furrow is 32 mm long, up to 5 mm wide, and up to 3 mm high. The negative relief furrows also have two measurements: the major furrow is 70 mm long, up to 5 mm wide, and up to 1 mm high, while the secondary furrow is 15 mm long, up to 5 mm wide, and up to 1 mm high.

The bone fragment MCC 1143-V has two simple furrows and a Y-shaped junction with an opening of around 90° between the branches, both of which occur in positive epirelief and are located on the articular surface of the ileum (Figure 11F and G). The simple furrows are 4.5 cm in total length, up to 1.1 cm in width, and up to 0.4 cm in height.

Comments:

Sulculites was ruled out because it consists of unbranched furrows (Vialov & Nesson, 1974), in contrast to the branched furrows in our studied material. *Linichnus* and *Knethichnus* were discarded because these ichnotaxa have serrated borders (Jacobsen & Bromley, 2009), whereas ours are smooth. *Machichnus* was ruled out because their furrows are oriented perpendicular to the edge of the bone and parallel to each other (Mikuláš et al., 2006). The ichnogenus *Amphifaoichnus* (Pirrone & Buatois, 2016) was excluded because it is limited to unbranched furrows, while branching is the most common characteristic observed in our traces. The monospecific ichnogenus *Taotieichnus* includes the ichnospecies *T. orientallis*, which is described as a system of furrows on the bone surfaces that consist of chambers, Y-shaped branches, overlapping intersections, and straight to gently arcuate simple furrows that range from 1 to 22 mm in height and 2 to 22 mm in width (Xing et al., 2013). Except for chambers and overlapping intersections, which are not present in our sample, the scratch marks described here are consistent with the original diagnosis of *T. orientallis*.

Paleoecological implications

The traces described here are the result of perimortem and post-mortem interactions. Most are linked to necrophagous behaviors involving biting and gnawing, limiting the potential tracemakers to carnivorous/scavenging vertebrates and insects. We also observe a few marks of dwellings and pulpal chambers likely produced by osteophagous insects.

Concerning the marks left by vertebrate carnivores, we identified the ichnogenera *Machichnus* and *Nihilichnus*, which indicate distinct feeding methods by an individual or group of the same or different species. *Machichnus* represents gnaw marks on bones formed when soft tissue surrounds the bones (Mikuláš et al., 2006). *Nihilichnus*, on the other hand, consists of individual perforations produced by the entire tooth or dental nodes (Mikuláš et al., 2006).

The fossiliferous deposits of the Brazilian Quaternary include a moderate diversity of carnivores (see Table 3). To infer the most likely tracemakers, we limited our listing to animals that were collected from same cave as the damaged bones and/or taxa found in the same region. Regarding the F3 cave, we considered taxa occurring in the sedimentary deposits of this cave and of other Rio Grande do Norte State Quaternary deposits. These include *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (Marinho et al., 2005), *Cerdocyon thous* Smith, 1839, *Leopardus tigrinus* Schereber, 1775, *Procyon troglodytes* (Lund, 1838) (Porpino et al., 2004) and *Smilodon populator* (Lund, 1842) (Cabral-de-Carvalho, 1966; Porpino et al., 2004). For the Gruna das Três Cobras, we considered the taxa found in this cave and the Bahia State, including *Arctotherium brasiliense* (Lund, 1838), *C. thous*, *Leopardus pardalis* Linnaeus, 1758, *L. tigrinus*, *P. troglodytes*, *Puma concolor* Linnaeus, 1771 (Lessa et al., 1998), *Panthera onca* Linnaeus, 1758, *S. populator* (Lessa et al., 1998; Silva et al., 2019), and *Arctotherium wingei* (Ameghino, 1902) (Dantas et al., 2022).

There is an ichnological study for the F3 cave in which *M. bohemicus* and *M. fatimae* were identified in five fossil bones belonging to *Eremotherium laurillardi*, *Glyptotherium* sp. and *Smilodon populator* (see Araújo-Júnior et al., 2017). However, here we also noticed predation/scavenging marks in other additional bones of *Glyptotherium* sp., *E. laurillardi*, *S. populator*, as well as in *Pachyarmatherium brasiliense*, *Notiomastodon platensis*, and Mammalia indet.

Table 3. Carnivorous animals founded in Quaternary deposits from Brazil.

Taxon	Deposit	Locality (State)	Reference
<i>Arctotherium brasiliense</i> (Lund, 1838)	- Cave	- Bahia	- Lessa et al., 1999
<i>Arctotherium wingei</i> (Ameghino, 1902)	- Cave	- Bahia	- Dantas et al., 2021
<i>Caiman latirostris</i> Daudin, 1802	- Ravine - Fluvial system	- Rio Grande do Norte - Mato Grosso do Sul	- Marinho et al., 2005 - Geroto et al., 2019
<i>Cerdocyon thous</i> Smith, 1839	- Natural tanks - Cave - Ravine	- Ceará - Bahia - Rio Grande do Norte	- Bergqvist et al., 1997 - Lessa et al., 1999 - Porpino et al., 2004
<i>Crysocyon brachyurus</i> (Illiger, 1815)	- Cave	- Bahia	- Silva et al., 2019
<i>Dusicyon cf. D. avus</i> (Burmeister, 1866)	- Barrier-lagoon system	- Rio Grande do Sul	- Rodrigues et al., 2004
<i>Leopardus pardalis</i> Linnaeus, 1758	- Cave	- Bahia State	- Lessa et al., 1999
<i>Leopardus tigrinus</i> Schereber, 1775	- Cave - Ravine	- Bahia - Rio Grande do Norte	- Lessa et al., 1999 - Porpino et al., 2004
<i>Panthera onca</i> Linnaeus, 1758	- Cave - Cave	- Bahia - Bahia	- Lessa et al., 1999; - Silva et al., 2019
<i>Protocyon troglodytes</i> (Lund, 1838)	- Natural tanks - Cave - Cave - Ravine - Barrier-lagoon system - Cave	- Ceará and Paraíba - Bahia - Bahia - Rio Grande do Norte - Rio Grande do Sul - Bahia	- Bergqvist et al., 1997 - Cartelle & Langguth, 1999 - Lessa et al., 1999 - Porpino et al., 2004 - Oliveira et al., 2005 - Dantas et al., 2021
<i>Puma concolor</i> Linnaeus, 1771	- Cave	- Bahia	- Lessa et al., 1999
<i>Smilodon populator</i> (Lund, 1842)	- Natural tanks - Cave - Barrier-lagoon system - Ravine - Cave - Cave	- Ceará and Paraíba - Bahia - Rio Grande do Sul - Rio Grande do Norte - Bahia - Bahia	- Bergqvist et al., 1997 - Lessa et al., 1999 - Rodrigues et al., 2004 - Porpino et al., 2004 - Silva et al., 2019 - Dantas et al., 2021
<i>Otaria byronia</i> (Blainville, 1820)	- Barrier-lagoon system	- Rio Grande do Sul	- Rodrigues et al., 2004
Caninae cf. <i>Theriodictis</i>	- Barrier-lagoon system	- Rio Grande do Sul	- Rodrigues et al., 2004

Considerations about the gnaw marks

Regarding the traces that Araújo-Júnior et al. (2017) described, the authors attributed the larger furrows to an adult individual of *Protocyon troglodytes*. In contrast, the smaller furrows were attributed to a juvenile individual of *P. troglodytes* or an adult individual of *Cerdocyon thous*. This predator-prey interaction between *P. troglodytes* and *E. laurillardi* and *Glyptotherium* sp. mentioned by Araújo-Júnior et al. (2017) was inferred for another Brazilian locality (see Dantas et al., 2022), as well as scavenger behavior (Berta, 1989), which concurs with the hypothesis of carcass consumption by this taxon (see Araújo-Júnior et al., 2017).

We attribute the newly discovered furrows in fossils from the F3 cave to *M. bohemicus*. Following the interpretation of Araújo-Júnior et al. (2017), it is more likely that individuals of *P. troglodytes* made these gnaw marks. Nevertheless, we must pay close attention to the damage characteristics between the groups because different taxa can exhibit similar bite patterns. Epiphyses or end portions of bones can preserve diagnostic gnaw marks, but they are also removed by some animals during the feeding process (see Haynes, 1980, 1983).

Marks left by bears and felids are typically rare in the cortical tissue of bones, and they are rectangular and V-shaped, respectively (Haynes, 1983), which is quite dissimilar to what we observed in our samples. On the other hand, canid-gnawed bones exhibit U-shaped traces closer to the cortical tissue edges and perpendicular to the long axis of the bone (Haynes, 1980, 1983), resembling the furrows discovered in the rib (MCC 441-V) of *E. laurillardi* and the calcaneus (MCC 485-V) of *Glyptotherium* sp.

Assuming that canids have bitten the bones in F3, the most likely tracemakers are *P. troglodytes* and *C. thous*, reinforcing the hypothesis presented by Araújo-Júnior et al. (2017). However, due to the scavenger behavior of *P. troglodytes* (Berta, 1989) and its inferred predator-prey interaction with *E. laurillardi* and *Glyptotherium* sp. (Dantas et al., 2022), we decided to consider adult and subadult individuals of *P. troglodytes* as the more likely producers of the larger and smaller gnaw marks, respectively.

The furrows on the bones discovered in Gruna das Três Cobras cave have been attributed to *M. bohemicus* and *Machichnus* isp. Using the same comparison standards as for the F3 cave, only the canid gnawing pattern (i.e. U-shaped lines on the cortical tissue that run parallel to the long axis and are closer to the edges) matches the furrows observed on the left ulna (MCT 3981-M) of *V. bucklandi*, the right radius (MCT 4081-M) of *T. pecari*, and the bone fragment (MCT 4109-M) of *Mammalia* indet.

As the most likely tracemakers are canids, our suggestion for the animals responsible for these furrows in the Gruna das Três Cobras also falls on *P. troglodytes* and *C. thous*. As we discussed for the F3 cave traces, we believe it is more likely that these gnaw marks were also made by individuals of *P. troglodytes*. First, a proposed predator-prey interaction exists between *P. troglodytes* and *V. bucklandi* (Dantas et al., 2022), including necrophagy. Secondly, *T. pecari* has an estimated body mass of 22 kg (Schwarm et al., 2010), which falls within the estimated prey range of *P. troglodytes* (11 to 53 kg, according to Dantas et al., 2022).

Considerations about the bite marks

This kind of predator/scavenging mark is associated with hunting, consumption of soft tissues, or crushing of bones (Mikuláš et al., 2006). They were observed on a vertebra (MCC 90-V) of *Notiomastodon platensis*, a vertebra (MCC 102-V), a right lunate (MCC 197-V), a femoral head (MCC 815-V) and a humerus (MCC 1250-V) of *E. laurillardi*, a caudal vertebra (MCC 161-V) of *Smilodon populator* and a femur (MCC 977-V) of *P. brasiliense* from the F3 cave, and on a humerus (MCT 4150-M) of *Mammalia* indet. from the Gruna das Três Cobras cave. They were assigned to *N. nihilicus* and *N. sulcatus* n. isp.

Because *Nihilichnus* provides evidence of hunting, we limited the potential tracemakers to those with known predator-prey relationships, but we did not rule out necrophagy. There are synecological inferences of predation by *S. populator* (Dantas et al., 2020) and *P. troglodytes* (Dantas et al., 2022; Prevosti & Schubert, 2013), as well as scavenger activity by *C. latirostris* (Dantas et al., 2020) on *N. platensis*. Furthermore, Dominato et al. (2011) documented potential *N. platensis* carcass consumption by *P. troglodytes* in bones from the Brazilian Quaternary deposit of Araxá, Minas Gerais State, Brazil, despite the interaction resulting only in gnaw marks. The dimensions of the hole on the vertebra (MCC 90-V) of *N. platensis* suggest that adult *C. latirostris*, *P. troglodytes*, or *S. populator* produced it. However, without a dental morphometric analysis, we cannot discriminate any of those taxa as the likely tracemaker.

Smilodon populator (Dantas et al., 2020) and *P. troglodytes* (Araújo-Júnior et al., 2011, 2017; Dantas et al., 2022) are carnivorous with hypothesized predator-prey and/or scavenger interactions with *E. laurillardi*. Some holes are compatible with adult teeth, while others are compatible with subadults. As *P. troglodytes* is the inferred tracemaker of the gnaw marks reported by Araújo-Júnior et al. (2017) on bones of *S. populator*, this taxon could have also made the holes observed here. The F3 cave, however, has a Minimum Number of Individuals (MNI) of 10 individuals of *E. laurillardi*, spatial-mixing, and time-averaging (Trifilio et al., 2022). This implies the possibility that not every bone of *E. laurillardi* with predation/scavenging marks (gnawing and biting) belonged to the same individual or that the same or coeval taxa produced these traces. Therefore, we believe that *P. troglodytes* and *S. populator* may have been potential bone-modifying organisms in this case.

A tibia of *S. populator* has been previously reported with gnaw marks (Araújo-Júnior et al., 2017). Now a bite mark has been found in a caudal vertebra (MCC 161-V) from the same deposit. Furrows found on the tibia were attributed to an adult *C. thous* or subadult *P. troglodytes* (Araújo-Júnior et al., 2017). However, as explained above, only the subadult *P.*

troglydytes was considered a tracemaker for the bones analyzed by Araújo-Júnior et al. (2017). Comparatively, the holes on the caudal vertebra MCC 161-V are compatible with adult teeth. This indicates that both adult and subadult individuals consumed the carcass.

The damaged bones may belong to the same individual of *S. populator* because their dimensions are compatible. Therefore, there are two possible explanations for how these predation/scavenging marks were formed: (i) the tibia analyzed by Araújo-Júnior et al. (2017), and the caudal vertebra (MCC 161-V) belong to the same animal and were bitten by subadult (Araújo-Júnior et al., 2017) and adult individuals of *P. troglodytes*; or (ii) the caudal vertebra belongs to a different individual of *S. populator* and was bitten by *P. troglodytes* or other scavenger. The trace morphology in the caudal vertebra holds the possibility of the scavenger activity by an individual of *P. troglodytes*, but also by a Felidae.

The last bone with a bite mark in the F3 cave is a femur (MCC 977-V) of *P. brasiliense*. Regarding predator-prey interactions, this taxon may have been consumed by *P. troglodytes* (Dantas et al., 2022) or *S. populator* (Dantas et al., 2020). But can we determine whether there was predation or necrophagy?

Haynes (1983) studied carnivorous damage to herbivore bones, demonstrating the differences between cats and canids in their utilization of carcasses. Large cats scrape the trochlear rim in the early stages of femur consumption, whereas canids remove it (Haynes, 1983). Upon examining our specimen (Figure 6J and K), however, we observed that the trochlear rim is unaltered. This may indicate that the flesh on the bone was not consumed, which is supported by the fact that no other bones of this taxon have been discovered with bite marks. Therefore, the most likely explanation is that this *P. brasiliense* individual fled after being attacked by an adult *P. troglodytes*. Two factors may lend support for this inference: (i) there is an inferred hunting interaction between the *P. troglodytes* and *P. brasiliense* (Dantas et al., 2022); and (ii) considering the predation/scavenging marks on the other bones, *P. troglodytes* is the most likely agent for these bone modifications in the F3 cave.

Insect bioerosion

We identified four types of insect-made marks (furrows, and punctures) resulting from three distinct insect behaviors (feeding, dwelling, and pupation). *Cuniculichnus* and *Karethraichnus* punctures and *Gunnellichnus* and *Osteocallis* furrows reflect feeding habits (fodinichnia). *Taotieichnus* furrows are associated with dwelling (domichnia), and

fodinichnia. *Munitusihcnus* punctures consist of pupichnia, or pupation, fodinichnia and domichnia.

Identifying the species responsible for the bone damage is nearly impossible. First, there are no records of insect fossils in Brazil's Quaternary deposits. Second, even if we compared traces of extant insects, our interpretation would not be accurate because different species can generate similar features. Therefore, we focused on less specific groups (e.g. Family or Order) to identify potential tracemakers that are reported as bone modifiers, such larvae of dermestids (Britt et al., 2008; Genise, 2017), termites (Backwell et al., 2012; Britt et al., 2008; Genise, 2017), tenebrionids, ants (Genise, 2017) and moths (Britt et al., 2008; Huchet et al., 2013).

Because insects outside or inside the cave could have attacked the bones, there is a wide variety of potential agents. Concerning those with troglobitic habits, Trajano et al. (2016) summarized the diversity of invertebrates found in several caves of the Brazilian Intertropical Region, including Porifera, Mollusca, Onychophora, Annelids, and Arthropods. Although this is a study of the living fauna, this cave fauna helps us to infer which groups may have existed in the past and interacted with the bones. Furthermore, this diversity becomes even greater if we include the surface fauna.

The bones discovered in the cave of Complexo Suíço belonged to a single, semi-articulated carcass of an individual of *Holmesina paulacoutoi* (Silva, 2015), indicating that this animal likely perished within the cave. Due to the small entrance and the vertically more developed morphology of the F3 cave, the animals with insect marks most likely perished outside the cave and were transported inside after disarticulation (Trifilio et al., 2022). The insect-marked bones from Gruna das Três Cobras belong to *Catonix cuvieri*, *Valgipes bucklandi*, and *Xenarthra* indet. individuals. *Catonyx cuvieri* and *V. bucklandi* were preserved partially disarticulated in a region near the cave's entrance (Silva et al., 2019), suggesting that these animals perished within the cave. Therefore, the bones of Complexo Suíço and Gruna das Três Cobras appear to have been attacked by troglobitic scavenger insects, whereas the bones of F3 were attacked by scavenger insects from the surface.

Feeding

These traces are present on an ectocuneiform (MCC 455-V), a right femur (MCC 2980-V), a humerus (MCC 1250-V), and two femoral heads (MCC 489-V and MCC 817-V) of *E. laurillardi*, and a pelvis fragment (MCC 1143-V) of Mammalia indet. from F3 cave; a humerus (MCC 3264.7-V), a rib fragment (MCC 3264.107-V), and two vertebrae (MCC

3264.22-V) of *H. paulacoutoi* from Complexo Suíço cave; and on a left femur (MCT 3947-M) of *C. cuvieri*, a left ulna (MCT 3981-M) of *V. bucklandi* and a metapodial (MCT 4001-M) of *Xenarthra* indet. from Gruna das Três Cobras cave. This ethological class includes *Osteocallis mandibulus*, *Karethraichnus lakkos*, *Cuniculichnus variabilis*, and *Cuniculichnus cascudo* n. isp.

Coleopterans are the most prevalent invertebrates that have been interpreted to be associated with necrophagy in fossils (e.g. Britt et al., 2008; Ozeki et al., 2020; Roberts et al., 2007) and modern bones (e.g. Mayer & Vasconcelos, 2013; Schroeder et al., 2002; Vasconcelos & Araújo, 2012). On the other hand, bone-necrophagous termite species also likely occurred in the paleontological record (e.g. Behrensmeyer, 1978; Cosarinsky et al., 2005; Genise, 2017; Genise & Bown, 1994; Kaiser, 2000; Ozeki et al., 2020). Both types of insects leave similar scavenging marks, including pits and furrows (see Backwell et al., 2012; Britt et al., 2008; Kaiser, 2000; Pomi & Tonni, 2011; Roberts et al., 2007).

Dermestid larvae and adults tend to attack exposed carcasses (Huchet et al., 2013), but only when the remains are dry (Hefti et al., 1980). Additionally, the bones are only consumed when food and substrate are scarce. Termites, however, can attack both exposed and buried carcasses (Huchet et al., 2013).

Roberts et al. (2007) presumed dermestids made the *Osteocallis* furrows. As this type of insect is present in the troglobitic fauna of Brazil (see Trajano et al., 2016), we suggest dermestids as a potential tracemaker for *Osteocallis* described in our samples.

Cuniculichnus is a perforation produced by dermestid larvae when feeding on rotting flesh and decaying organic matter (Höpner & Bertling, 2017). This ichnotaxon was found only in the bones of an individual of *Holmesina paulacoutoi*, whose remains were partially buried and in anatomical position (Silva, 2015). Due to the similarities between our samples and the traces described by Höpner & Bertling, 2017, and the presence of dermestids in cave deposits, we also suggest this insect as the tracemaker (Figure 12).

Zonneveld et al. (2015) first described *Karethraichnus* as perforations produced by parasites in the carapace and plastron of Eocene freshwater turtles, suggesting that vermiform organisms (possibly leeches) were the likely tracemakers. The leech hypothesis was supported by subsequent work on modern pond turtles (Zonneveld & Bartels, 2022). *Karethraichnus lakkos* on tortoise shell was attributed to ticks (Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022). Collareta et al. (2022) attributed holes of *Karethraichnus* cf. *lakkos* on turtle carapaces to barnacles. Sato and Jenkins (2020) proposed the ichnospecies of *K. zartan* for perforations they attributed to pholadoid bivalves. The authors hypothesized that these mollusks pierced

the turtle's carapace to use it as a shelter. Moura et al. (2021) interpreted *K. minimum* to be flea-produced parasitic mark on the osteoderms of armadillos. Similar perforations made by fleas on the osteoderms of cingulates have also been observed in other investigations (de Lima & Porpino, 2018; Tomassini et al., 2016). Some of the osteoderms analyzed by de Lima and Porpino (2018) belong to the *Glyptotherium* sp. and *Pachyarmatherium brasiliense* specimens from the F3 cave in this paper.

Four points were taken into account: (i) because our samples come from a confined subaerial continental environment, leeches, bivalves and other aquatic organisms are disregarded as tracemakers; (ii) parasitism is only possible when the host animal is alive, and may result in bone remodeling (e.g. de Lima & Porpino, 2018). However, no evidence of bone remodeling was observed; (iii) based on the reported occurrences, *Karethraichnus* is restricted to the carapace and plastrons of turtles (Sato & Jenkins, 2020; Zonneveld et al., 2015; Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022; Zonneveld, Zonneveld, et al., 2022) and the dermal bone of armadillos (Moura et al., 2021); and (iv) fleas were disregarded as potential tracemakers because there is evidence of damage caused by this insect only on armadillos' carapaces as a result as parasitism.

The holes of *Karethraichnus* are very similar to those of *Cuniculichnus* and result from the same type of behavior, fodinichnia. *Cuniculichnus*, however, is evidence of necrophagy (Höpner & Bertling, 2017), whereas the former consists of parasitism (Zonneveld et al., 2015). As parasitism was ruled out, the traces of *Karethraichnus* observed in our samples likely resulted from necrophagy. We propose dermestids as potential tracemakers of *Karethraichnus* in the case studied here because these insects are common in rotting carcasses and are the main agents in other specimens of this study.

Gunnellichnus has been linked to fungal and/or bacterial infections in aquatic turtle shells (Zonneveld, AbdelGawad, et al., 2022). Our sample, however, belong to a continental mammal that was preserved in a cave environment (Trifilio et al., 2022). Like *Taotieichnus* furrows, the marks of *Gunnellichnus* that we described resemble contemporary termite foraging marks (see Xing et al., 2013). They also have a highly branched dendritic pattern but comprise solely bioerosion marks. Termites exude an acidic secretion in saliva or feces that corrodes bone and leaves holes and broad furrows (Backwell et al., 2012). This modification can occur in fresh, or fossil bones associated with consuming protein, calcium, and lipids (Backwell et al., 2012), as well as nitrogen and phosphorus (Watson & Abbey, 1986). Consequently, despite exhibiting a more branching morphology, *Gunnellichnus* also reflects the same producers (termites) and feeding patterns as *Taotieichnus*.

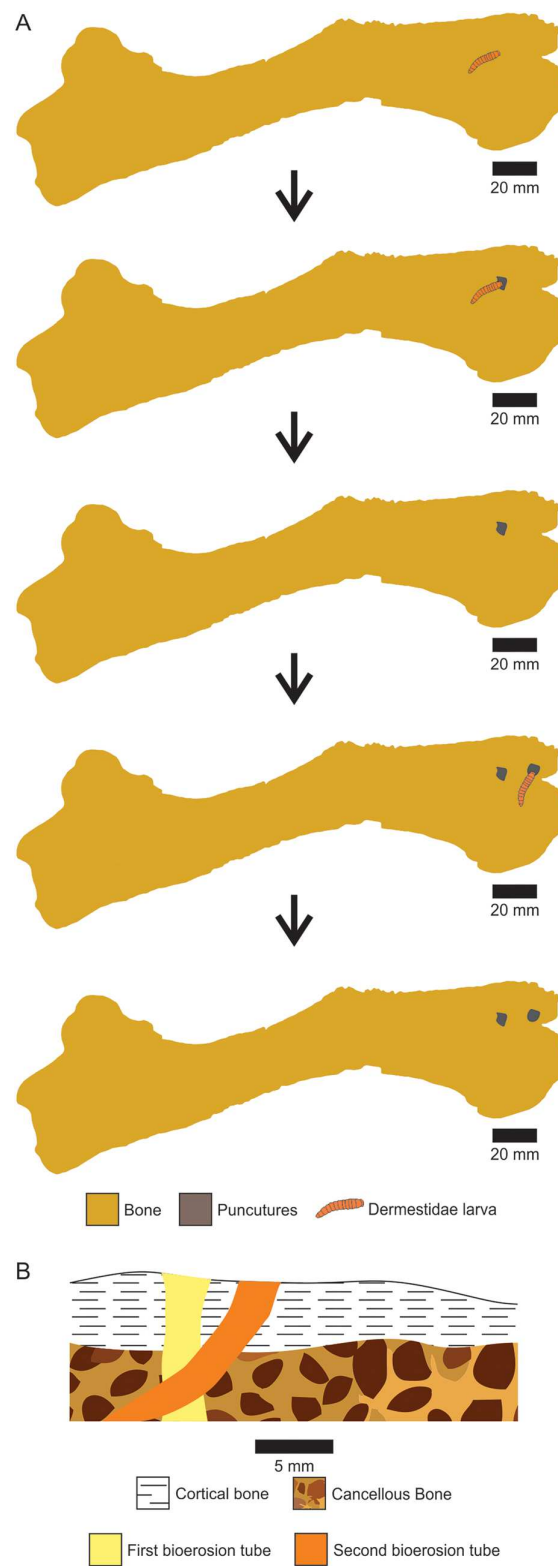


Figure 12. Representative illustration of the formation of the *Cuniculichnus cascudoï* n. isp.

Feeding and dwelling

These traces are found on a femur (MCC 2980-V) of *E. laurillardi*, and a pelvis fragment (MCC 1143-V) of Mammalia indet. from F3 cave, and a femur (MCT 3947-M) of *V. bucklandi* from Gruna das Três Cobras cave. *Taotieichnus orientalis* is the ichnotaxa related to these ethological classes.

Regarding the furrows of *Taotieichnus*, Xing et al. (2013) presumed that subterranean termites make the marks during foraging, which implies both feeding and sheltering behaviors. As our marks represent only the second occurrence of *Taotieichnus* in the fossil record, we follow here the conclusions of Xing et al. (2013) and attribute them to termites. In addition, our interpretation is supported by two additional factors: (i) the similarity with modern termite shelter tubes; and (ii) the occurrence of termite modification in other fossil records of cave deposits (e.g. Backwell et al., 2012).

Pupation, feeding, and dwelling

These traces are found on a humerus (MCC 1250-V) of *E. laurillardi* from the F3 cave. The holes of *Munitusichnus* reflect two different behaviors, with one hole serving as a shelter and the other as a feeding structure (Parkinson, 2016). Regarding the insects that construct pupal chambers (e.g. *Cubiculum*), many authors proposed dermestids as the tracemakers (e.g. Bader et al., 2009; Britt et al., 2008; Dominato et al., 2009; Huchet et al., 2013; Martin & West, 1995; Pirrone, Buatois, & González Riga, 2014; Roberts et al., 2007; Thompson et al., 2018; Xing et al., 2016; Zanetti et al., 2019). The pupation/dwelling hole of *Munitusichnus* shares similar characteristics with *Cubiculum*, including an ellipsoidal shape and rounded edges (Parkinson, 2016). The main differences are that *Cubibulum* lacks the crescent-shaped hole and is not oriented obliquely to the surface of the bone (Roberts et al., 2007). Another consideration is that feeding marks of dermestids are restricted only to adult beetles with mandibles (Britt et al., 2008), which does not rule out the possibility that dermestid larvae excavated the crescent-shaped hole. Because dermestids are the most likely tracemakers of the dwelling marks discovered in our specimens, we believe it is reasonable to ascribe dermestids as the tracemakers of *Munitusichnus*.

Conclusions

Twenty-three bones of F3, Complexo Suíço and Gruna das Três Cobras Brazilian caves displayed signs of synecological interaction, which were linked to predation/scavenger activities by vertebrates and scavenger activities by invertebrates. In fossil bones of *Eremotherium laurillardi*, *Glyptotherium* sp., *Notiomastodon platensis*, *Smilodon populator*,

Pachyarmatherium brasiliense, *Tayassu pecari*, and *Valgipes bucklandi*, we detected predation/scavenging marks related to *Machichnus bohemicus*, *Machichnus* isp., *Nihilichnus nihilicus*, and *N. sulcatus* n. isp. Regarding the traces left by insects, we recognized *Cuniculichnus variabilis*, *Cuniculichnus cascudo* n. isp., *Gunnellichnus akolouthiste*, *Karethraichnus lakkos*, *Munitusichnus pascens*, and *Osteocallis mandibulus* in fossils of *Catonyx cuvieri*, *E. laurillardi*, *Holmesina paulacoutoi*, *Mammalia* indet., *Palaeolama major*, and *Xenarthra* indet.

Concerning the gnaw and bite marks, *S. populator*, *C. latirostris*, and *P. troglodytes* are the likely tracemakers in *N. platensis* bones. In contrast, the bones of *E. laurillardi* were bitten by *S. populator* and/or *P. troglodytes*. The bone of *S. populator* was bitten by *P. troglodytes* or a Felidae. Finally, only *P. troglodytes* can be assigned as tracemaker for *P. brasiliense*, *T. pecari* and *V. bucklandi* bones.

Due to the difficulty of inferring a tracemaker for the damages caused by invertebrates, we categorize the marks based on their ethological class and assign them to tracemakers identified in previous research on invertebrate marks. The feeding marks include furrows and holes assigned to dermestids larvae and termites. The foraging marks (feeding and habitation) include filled and unfilled termite furrows. Traces with three purposes (pupation, feeding, and dwelling) were also assigned to dermestids.

Acknowledgements

We thank the Museu Câmara Cascudo of Universidade Federal do Rio Grande do Norte (MCC/UFRN), Dr. Rafael Costa da Silva, and Museu de Ciências da Terra of Serviço Geológico do Brasil (MCTer/SGB) by providing access to the fossils. LHMST thanks Anna K. Behrensmeyer for help in the identification of termite marks on bones and the financial support provided by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES; process n. 88882.450561/2019-01 of DS). HIAJr thanks to the financial support provided by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ; process n. E-26/201.371/2021), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; process n. 305576/2021-6) and Universidade do Estado do Rio de Janeiro (Prociencia grant: 38944-5).

Funding

Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), Conselho Nacional de

Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

ORCID

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio <http://orcid.org/0000-0002-4601-8308>

Hermínio Ismael de Araújo Júnior <http://orcid.org/0000-0003-4371-0611>

Kleberson de Oliveira Porpino <http://orcid.org/0000-0003-2081-3722>

References

- Araripe, P. T., & Feijó, F. J. (1994). Bacia Potiguar. *Boletim de Geociências Da Petrobrás*, 8(1), 127–141.
- Araújo-Júnior, H. I., Barbosa, F. H. de S., & Silva, L. H. M. (2017). Overlapping paleoichnology, paleoecology and taphonomy: Analysis of tooth traces in a Late Pleistocene-early Holocene megafaunal assemblage of Brazil and description of a new ichnotaxon in hard substrate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 468, 122–128. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.12.007>
- Araújo-Júnior, H. I., Porpino, K. de O., & Bergqvist, L. P. (2011). Marcas de Dentes de Carnívoros/Carniceiros Em Mamíferos Pleistocênicos do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(3), 291–296. <https://doi.org/10.4072/rbp.2011.3.08>
- Arriaza, M. C., Yravedra, J., Domínguez-Rodrigo, M., Mate-González, M. A., Vargas, E. G., Palomeque-González, J. F., Aramendi, J., González-Aguilera, D., Baquedano, E. (2017). On applications of micro-photogrammetry and geometric morphometrics to studies of tooth mark morphology: The modern Olduvai Carnivore Site (Tanzania). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 488, 103–112. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.01.036>
- Auler, A. S., Piló, L. B., Smart, P. L., Wang, X., Hoffmann, D., Richards, D. A., Edwards, R. L., Neves, W. A., Cheng, H. (2006). U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240, 508–522. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.002>
- Backwell, L. R., Parkinson, A. H., Roberts, E. M., d’Errico, F., & Huchet, J. B. (2012). Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 337–338, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.03.032>

- Bader, K. S., Hasiotis, S. T., & Martin, L. D. (2009). Application of forensic science techniques to trace fossils on dinosaur bones from a quarry in the Upper Jurassic morrison formation, northeastern wyoming. *Palaaios*, 24(3–4), 140–158. <https://doi.org/10.2110/palo.2008.p08-058r>
- Behrensmeyer, A. K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), 150–162.
- Bergqvist, L. P., Gomide, M., Cartelle, C., & Capilla, R. (1997). Faunas-locais de mamíferos pleistocênicos de Itapipoca/Ceará, Taperoá/Paraíba e Campina Grande/Paraíba. Estudo comparativo, bioestratinômico e paleoambiental. *Geociências*, 2(6), 23–32.
- Berta, A. (1989). *Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: carnivora)* (Vol. 132). University of California Press.
- Blissett, D., & Pickerill, R. K. (2007). Systematic ichnology of microborings from the Cenozoic White Limestone Group, Jamaica, West Indies. *Scripta Geologica*, 134, 77–108.
- Britt, B., Scheetz, R., & Dangerfield, A. (2008). A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the upper jurassic morrison formation, Wyoming, USA. *Ichnos*, 15(2), 59–71. <https://doi.org/10.1080/10420940701193284>
- Bromley, R. G. (1975). Comparative analysis of fossil and recent echinoid bioerosion. *Palaeontology*, 18(4), 725–739.
- Bromley, R. G. (1996). *Trace Fossils* (Second). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2875-7>
- Buatois, L., & Mángano, M. G. (2011). *Ichnology: Organism–substrate interactions in space and time*. Cambrigde Univesity Press.
- Cabral-de-Carvalho, J. N. (1966). Considerações sobre a fauna pleistocênica do Lajedo da Escada. *Arquivos Do Instituto de Antropologia de Natal*, 2(1–2), 303–313.
- Cabral-de-Carvalho, J. N., Campos-e-Silva, A., Vasconcelos, M. D. T., Oliveira, L. D. D., & Silva, D. D. (1966). Informações sobre a jazida fossilífera pleistocênica do Lajedo da Escada, município de Mossoró, Rio Grande do Norte. *Arquivos Do Instituto de Antropologia de Natal*, 2(1–2), 391–403.
- Cartelle, C. (1999). Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In J. F. Eisenberg & K. H. Redford (Eds.), *Mammals of the Neotropics: The central tropics* (pp. 7–46). Univesity of Chigado Press.
- Cartelle, C. (2012). *Das Grutas à Luz: Mamíferos pleistocênicos de Minas Gerais*. Bicho do Mato.

- Chumakov, N. M., Dronov, A. v., & Mikuláš, R. (2013). New ichnospecies of scratching traces from phosphatic nodules (Cenomanian, England). *Stratigraphy and Geological Correlation*, 21(3), 291–299. <https://doi.org/10.1134/S0869593813030027>
- Collareta, A., Merella, M., Bosselaers, M., Casati, S., Di Cencio, A., & Bianucci, G. (2022). A *Karethraichnus* boring on a turtle shell bone from the Miocene of Italy is assessed as the attachment scar of a platylepadid symbiont. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 303(3), 327–337. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2022/1052>
- Cole, A. R., & Palmer, T. J. (1999). Middle Jurassic worm borings, and a new giant ichnospecies of Trypanites from the Bajocian/Dinantian unconformity, southern England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 110(3), 203–209. [https://doi.org/10.1016/S0016-7878\(99\)80070-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7878(99)80070-4)
- Cosarinsky, M. I., Bellosi, E. S., & Genise, J. F. (2005). Micromorphology of Modern Epigeal Termite Nests and Possible Termite Ichnofossils: A Comparative Analysis (Isoptera). *Sociobiology*, 45(3), 1–34.
- Costa, J. P., Trifilio, L. H. M. S., Araújo-Júnior, H. I., & Ximenes, C. L. (2023): Trace fossils on megafaunal bone remains from Quaternary natural tank deposits of Brazil: A case study in João Cativo Paleontological site, Megafauna Valley, Brazil. *Ichnos*. <https://doi.org/10.1080/10420940.2023.2204232>
- Cruickshank, A. R. I. (1986). Archosaur predation on an east African Middle Triassic dicynodont. *Paleontology*, 19, 415–422.
- D'Alessandro, A., Bromley, R. G., & Stemmerik, L. (1987). Rutichnus: a new ichnogenus for branched, walled, meniscate trace fossils. *Source: Journal of Paleontology*, 61(6), 1112–1119.
- Dantas, M. A. T., Bernardes, C., Asevedo, L., Pansani, T. R., França, L. M., Aragão, W. S., Santos, F. S., Cravo, E., & Ximenes, C. L. (2021). Isotopic palaeoecology ($\delta^{13}\text{C}$) of three faunivores from Late Pleistocene of the Brazilian Intertropical Region. *Historical Biology*, 34(3), 507–514. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1933468>
- Dantas, M. A. T., Cherkinsky, A., Lessa, C. M. B., Santos, L. V., Cozzuol, M. A., Omena, É. C., da SILVA, J. L. L., Sial, A. N., & Bocherens, H. (2020). Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) of a Late Pleistocene vertebrate community from the Brazilian Intertropical Region. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 23(2), 138–152. <https://doi.org/10.4072/rbp.2020.2.05>

- Dantas, M. A. T., Dutra, R. P., Cherkinsky, A., Fortier, D. C., Kamino, L. H. Y., Cozzuol, M. A., Ribeiro, A. S., & Vieira, F. S. (2013). Paleoecology and radiocarbon dating of the Pleistocene megafauna of the Brazilian Intertropical Region. *Quaternary Research*, 79, 61–65. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yqres.2012.09.006>
- Dardenne, M. A. (1978). Síntese sobre a estratigrafia do Grupo Bambuí no Brasil Central. *Anais do XXX Congresso Brasileiro de Geologia*, 597–610.
- Dardenne, M. A. (2000). The Brasília fold belt. In U. G. Cordani, E. J. Milani, A. Thomaz-Filho, & D. A. Campos (Eds.), *Tectonic Evolution of South America* (pp. 231–264). International Union of Geological Sciences.
- de Lima, F. C. G., & Porpino, K. O. (2018). Ectoparasitism and infections in the exoskeletons of large fossil cingulates. *PLoS ONE*, 13(10), e0205656. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205656>
- Di Gregorio, E. D. B., & Araújo-Júnior, H. I. (2020). Ocorrência da Icnospecie Nihilichnus nihilicus Mikulás, Kadlecová, Fejfar & Dvorák (2006) em Vértebra de Crocodylia da Formação Solimões (Mioceno Superior da Bacia do Acre). *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, 43(1), 408–413.
- Dominato, V. H., Mothé, D., Avilla, L., & Bertoni-Machado, C. (2009). Insect action in vertebrae of Stegomastodon waringi (Mammalia, Gomphotheriidae) from the Pleistocene of Águas de Araxá, Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(1), 77–82. <https://doi.org/10.4072/rbp.2009.1.07>
- Dominato, V. H., Mothé, D., da Silva, R. C., & Avilla, L. dos S. (2011). Evidence of scavenging on remains of the gomphothere Haplomastodon waringi (Proboscidea: Mammalia) from the Pleistocene of Brazil: Taphonomic and paleoecological remarks. *Journal of South American Earth Sciences*, 31(2–3), 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2011.01.002>
- Eloi, I., de Oliveira, M. H., & Bezerra-Gusmão, M. A. (2020). Carcass consumption by *Nasutitermes callimorphus* (Blattodea: Isoptera) in highland forests from Brazil. *Journal of Threatened Taxa*, 12(9), 16187–16189. <https://doi.org/10.11609/jott.5510.12.9.16187-16189>
- Eltink, E., Castro, M., Montefeltro, F. C., Dantas, M. A. T., Scherer, C. S., Oliveira, P. V., & Langer, M. C. (2020). Mammalian fossils from Gruta do Ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102379. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102379>

- Genise, J. F. (2017). *Ichnoentomology* (N. Landman & P. J. Harries, Eds.; Vol. 37). Springer.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-28210-7>
- Genise, J. F., & Bown, T. M. (1994). New trace fossils of termites (insecta: Isoptera) from the late eocene-early miocene of egypt, and the reconstruction of ancient isopteran social behavior. *Ichnos*, 3(3), 155–183. <https://doi.org/10.1080/10420949409386386>
- Geroto, C. F. C., de Oliveira, A. M., & Janolla, T. A. (2019). Primeiro registro fóssil de Alligatoridae do Mato Grosso do Sul e o valor sistemático das rosáceas em Caimaninae. *Pesquisa e Ensino Em Ciências Exatas e Da Natureza*, 3(1), 98.
<https://doi.org/10.29215/pecen.v3i1.1152>
- Haynes, G. (1980). Evidence of Carnivore Gnawing on Pleistocene and Recent Mammalian Bones. *Paleobiology*, 6(3), 341–351.
- Haynes, G. (1982). Utilization and Skeletal Disturbances of North American Prey Carcasses. *Arctic*, 35(2), 266–281.
- Haynes, G. (1983). A Guide for Differentiating Mammalian Carnivore Taxa Responsible for Gnaw Damage to Herbivore Limb Bones. *Paleobiology*, 9(2), 164–172.
- Hefti, E., Trechsel, U., Rüfenacht, H., & Fleisch, H. (1980). Use of Dermestid Beetles for Cleaning Bones. *Calcified Tissue International*, 31, 45–47.
- Höpner, S., Bertling, M. (2017). Holes in Bones: Ichnotaxonomy of Bone Borings. *Ichnos*, 24(4), 259–282. <https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1289937>
- Hubbe, A., & Auler, A. S. (2012). A large Cervidae Holocene accumulation in Eastern Brazil: an example of extreme taphonomical control in a cave environment. *International Journal of Speleology*, 41(2), 297–305.
- Huchet, J. B., Deverly, D., Gutierrez, B., & Chauchat, C. (2011). Taphonomic evidence of a human skeleton gnawed by termites in a Moche-civilisation grave at Huaca de la Luna, Peru. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(1), 92–102.
<https://doi.org/10.1002/oa.1110>
- Huchet, J. B., le Mort, F., Rabinovich, R., Blau, S., Coqueugniot, H., & Arensburg, B. (2013). Identification of dermestid pupal chambers on Southern Levant human bones: Inference for reconstruction of Middle Bronze Age mortuary practices. *Journal of Archaeological Science*, 40(10), 3793–3803. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.04.025>
- Jacobsen, A. R., & Bromley, R. G. (2009). New ichnotaxa based on tooth im pres sions on di no saur and whale bones. *Geological Quaterly*, 53(4), 373–382.
- Kaiser, T. M. (2000). Proposed fossil insect modification to fossil mammalian bone from plio-Pleistocene hominid-bearing deposits of Laetoli (Northern Tanzania). *Annals of the*

- Entomological Society of America*, 93(4), 693–700. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2000\)093\[0693:PFIMTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2000)093[0693:PFIMTF]2.0.CO;2)
- Karl, H.-V., Gröning, E., & Brauckmann, C. (2012). Revision of *tropidemys seebachi portis*, 1878 (testudines: eucryptodira) from the kimmeridgian (late jurassic) of hanover (northwestern germany). *Studia Palaeocheloniologica*, 4, 11–24.
- Karl, H.-V., & Nyhuis, C. J. *Ctenochelys stenoporus* (Hay, 1905) (Testudines: Toxochelyidae) and *Clidastes* sp. (Squamata: Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of NW-Germany. *Studia Palaeocheloniologica*, 4, 129–142.
- Leoni, R. A., Silva, L. A., Dantas, M. A. T., & Araújo-Júnior, H. I. (2022). Taphonomic aspects of the *Tamandua tetradactyla* Linnaeus, 1758, from the Lapa do Bode cave, Ituaçu, Bahia, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 113, 103669. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103669>
- Lessa, G., Cartelle, C., Faria, H. D., & Gonçalves, P. R. (1998). Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno Final - Holoceno em grutas calcárias do Estado da Bahia. *Acta Geológica Leopoldensia*, 21(46/47), 157–169.
- Marinho, T. da S., Porpino, K. de O., & Santos, M. de F. C. F. dos S. (2005). Ocorrência de *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (Crocodylia: Alligatoridae) no Quaternário do Rio Grande do Norte, Brasil. In A. W. Kellner, D. D. R. Henriques, & T. Rodrigues (Eds.), *Resumos do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados* (p. 163).
- Martin, L. D., & West, D. L. (1995). The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 113, 303–310.
- Mayer, A. C. G., & Vasconcelos, S. D. (2013). Necrophagous beetles associated with carcasses in a semi-arid environment in Northeastern Brazil: Implications for forensic entomology. *Forensic Science International*, 226(1–3), 41–45. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2012.11.019>
- Mikuláš, R., Kadlecová, E., Fejfar, O., & Dvořák, Z. (2006). Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: A case study from the Miocene of the Czech Republic. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 13(3), 113–127. <https://doi.org/10.1080/10420940600850729>
- Moura, J. F., Nascimento, C. S. I., Peixoto, B. C. P. M., Barros, G. E. B., Robbi, B., & Fernandes, M. A. (2021). Damaged armour: Ichnotaxonomy and paleoparasitology of bioerosion lesions in osteoderms of Quaternary extinct armadillos. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103255. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103255>

- Nielsen, J. K., & Görmüş, M. (2004). Ichnotaxonomy and ethology of borings in shallow-marine benthic foraminifers from the Maastrichtian and Eocene of Northwestern and Southwestern Turkey. *Revista Italiana Di Paleontologia e Stratigrafia*, 110(2), 493–501.
- Oliveira, A. M., Becker-Kerber, B., Cordeiro, L. M., Borghezan, R., Avilla, L. S., Pacheco, M. L. A. F., & Santos, C. M. D. (2017). Quaternary mammals from central Brazil (Serra da bodoquena, mato grosso do sul) and comments on paleobiogeography and paleoenvironments. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 20(1), 31–44. <https://doi.org/10.4072/rbp.2017.1.03>
- Oliveira, É. V., Prevosti, F. J., & Pereira, J. C. (2005). *Procyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul and their paleoecological significance. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3), 215–220.
- Ozeki, C. S., Martill, D. M., Smith, R. E., & Ibrahim, N. (2020). Biological modification of bones in the Cretaceous of North Africa. *Cretaceous Research*, 114, 104529. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104529>
- Paes-Neto, V. D., Parkinson, A. H., Pretto, F. A., Soares, M. B., Schwanke, C., Schultz, C. L., & Kellner, A. W. (2016). Oldest evidence of osteophagic behavior by insects from the Triassic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 453, 30–41. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.03.026>
- Paes-Neto, V. D., Francischini, H., Martinelli, A. G., Marinho, T. S., Ribeiro, L. C. B., Soares, M. B., & Schultz, C. L. (2018). Bioerosion traces on titanosaurian sauropod bones from the Upper Cretaceous Marília Formation of Brazil. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 42(3), 415–426. <https://doi.org/10.1080/03115518.2018.1456561>
- Parkinson, A. H. (2016). Traces of Insect Activity at Cooper's D Fossil Site (Cradle of Humankind, South Africa). *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 23(3–4), 322–339. <https://doi.org/10.1080/10420940.2016.1202685>
- Paula-Couto, C. (1978). Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Espírito Santo. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 50(3), 365–379.
- Paula-Couto, C. (1979). *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências.
- Pessoa-Neto, O. da C., Soares, U. M., Silva, J. G. F., Roesner, E. H., Florencio, C. P., & Souza, C. A. V. (2007). Bacia Potiguar. *Boletim de Geociências Da Petrobrás*, 15(2), 357–369.
- Pirrone, C. A., & Buatois, L. A. (2016). Bioeroded Dinosaur Bones: Novel Signatures of Necrophagous Activity in a Cretaceous Continental Environment. *Ichnos: An*

- International Journal of Plant and Animal*, 23(3–4), 340–348.
<https://doi.org/10.1080/10420940.2016.1178641>
- Pirrone, C. A., Buatois, L. A., & Bromley, R. G. (2014a). Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones. *Journal of Paleontology*, 88(1), 195–203. <https://doi.org/10.1666/11-058>
- Pirrone, C. A., Buatois, L. A., & González Riga, B. (2014b). A New Ichnospecies of Cubiculum from Upper Cretaceous Dinosaur Bones in Western Argentina. *Ichnos*, 21(4), 251–260. <https://doi.org/10.1080/10420940.2014.958225>
- Pomi, L. H., & Tonni, E. P. (2011). Termite traces on bones from the late pleistocene of Argentina. *Ichnos*, 18(3), 166–171. <https://doi.org/10.1080/10420940.2011.601374>
- Porpino, K. de O., Santos, M. de F. C. F. dos S., & Bergqvist, L. P. (2004). Registros de mamíferos fósseis no Lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(3), 349–358.
- Prevosti, F. J., & Schubert, B. W. (2013). First taxon date and stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) for the large hypercarnivorous South American canid *Procyon troglodytes* (Canidae, Carnivora). *Quaternary International*, 305, 67–73.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.07.003>
- Ramos-Pastrana, Y., Córdoba-Suarez, E., & Wolff, M. (2021). Osteophagia by *Nasutitermes guayanae* (Blattodea: Isoptera: Termitidae) on human bone remains in the Andean Amazon, Caquetá, Colombia. *Acta Amazonica*, 51(4), 347–351.
<https://doi.org/10.1590/1809-4392202100961>
- Rasser, M. W., Vallon, L. H., & Salvador, R. B. (2016). Perforations of Freshwater Snail Shells from the Miocene of Germany: *Nihilichnus covichi* n. isp. *Ichnos*, 23(3–4), 222–227. <https://doi.org/10.1080/10420940.2016.1164154>
- Roberts, E. M., Rogers, R. R., & Foreman, B. Z. (2007). Continental insect borings in dinosaur bone: Examples from the Late Cretaceous of Madagascar and Utah. *Journal of Paleontology*, 81(1), 201–208.
- Rodrigues, P. H., Prevosti, F. J., Ferigolo, J., & Ribeiro, A. M. (2004). Novos materiais de carnívora para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1), 77–86.
- Sato, K., & Jenkins, R. G. (2020). Mobile home for pholadoid boring bivalves: first example from a Late Cretaceous Sea turtle in Hokkaido Japan. *Palaos*, 35, 228–236.
<http://dx.doi.org/10.2110/palo.2019.077>

- Schroeder, H., Klotzbach, H., Oesterhelweg, L., & Püschel, K. (2002). Larder beetles (Coleoptera, Dermestidae) as an accelerating factor for decomposition of a human corpse. *Forensic Science International*, 127, 231–236.
- Schwarm, A., Ortmann, S., Rietschel, W., Kühne, R., Wibbelt, G., & Clauss, M. (2010). Function, size and form of the gastrointestinal tract of the collared Pecari tajacu (Linnaeus 1758) and white-lipped peccary *Tayassu pecari* (Link 1795). *European Journal of Wildlife Research*, 56(4), 569–576. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0348-2>
- Silva, R. C., Berbert-Born, M., Bustamante, D. E. F., Santoro, T. N., Sedor, F., & Avilla, L. dos S. (2019). Diversity and preservation of Pleistocene tetrapods from caves of southwestern Bahia, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 90, 233–254. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.12.004>
- Silva, L. H. M. (2015). *Contribuições espeleológicas e paleontológicas da Caverna do Complexo Suíço e geodiversidade do Lajedo do Rosário, Felipe Guerra/RN* [Graduation]. Universidade Federal do Rio Grande do Norte.
- Tappen, M. (1994). Bone weathering in the tropical rain forest. *Journal of Archaeological Science*, 21, 667–673.
- Thompson, J. E., Martín-Vega, D., Buck, L. T., Power, R. K., Stoddart, S., & Malone, C. (2018). Identification of dermestid beetle modification on Neolithic Maltese human bone: Implications for funerary practices at the Xemxija tombs. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 22, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.09.016>
- Tomassini, R. L., Montalvo, C. I., & Ezquiaga, M. C. (2016). The oldest record of flea/armadillos interaction as example of bioerosion on osteoderms from the late Miocene of the Argentine Pampas. *International Journal of Paleopathology*, 15, 65–68. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpp.2016.08.004>
- Trajano, E., Gallão, J. E., & Bichuette, M. E. (2016). Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. *Biodiversity and Conservation*, 25(10), 1805–1828. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1151-5>
- Trifilio, L. H. M. da S., Araújo-Júnior, H. I. de, Porpino, K. de O., & Barbosa, F. H. de S. (2022). Mammal Taphonomy in a Cave Deposit from Quaternary of Brazil. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.830190>

- Vasconcelos, S. D., & Araújo, M. C. S. (2012). Necrophagous species of Diptera and Coleoptera in northeastern Brazil: state of the art and challenges for the Forensic Entomologist. *Revista Brasileira de Entomologia*, 56(1), 7–14.
- Vialov, O. S., & Nessonov, L. A. (1974). Postmortem injuries of the shells of some early cretaceous turtles by bone damaging organisms. *Paleontologicheskii Sbornik*, 11, 99–103 (in Russian).
- Watson, J. A., & Abbey, H. M. (1986). The effects of termites (Isoptera) on bone: some archaeological implications. *Sociobiology*, 13(3), 245–254.
- Wisshak, M., Knaust, D., & Bertling, M. (2019). Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies*, 65, 24. <https://doi.org/10.1007/s10347-019-0561-8>
- Xing, L., Parkinson, A. H., Ran, H., Pirrone, C. A., Roberts, E. M., Zhang, J., Burns, M. E., Wang, T., & Choiniere, J. (2016). The earliest fossil evidence of bone boring by terrestrial invertebrates, examples from China and South Africa. *Historical Biology*, 28(8), 1108–1117. <https://doi.org/10.1080/08912963.2015.1111884>
- Xing, L., Roberts, E. M., Harris, J. D., Gingras, M. K., Ran, H., Zhang, J., Xu, X., Burns, M. E., & Dong, Z. (2013). Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 388, 58–68. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.07.028>
- Young, A., Stillman, R., Smith, M. J., Korstjens, A. H. (2015). Scavenger Species-typical Alteration to Bone: Using Bite Mark Dimensions to Identify Scavengers. *Journal of Forensic Science*, 2015(60), 1426–1435. <https://doi.org/10.1111/1556-4029.12839>
- Zanetti, N. I., Ferrero, A. A., & Centeno, N. D. (2019). Depressions of *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) on bones could be pupation chambers. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology*, 40(2), 122–124. <https://doi.org/10.1097/PAF.0000000000000449>
- Zonneveld, J. -P., & Bartels, W. S. (2022). The occurrence of bone modification features in the carapace and plastron of the extant red-eared slider *Trachemys scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839): implications for paleoecological analyses of fossil turtle assemblages. *Palaaios*, 37, 499 – 519. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2022.018>
- Zonneveld, J.-P., Bartels, W. S., Gunnell, G. F., McHugh, L. P. (2015) Borings in early Eocene turtle shell from the Wasatch Formation, South Pass, Wyoming. *Journal of Paleontology*, 89(5), 802–820. <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.61>

- Zonneveld, J.-P., Fiorillo, A. R., Hasiotis, S., Gingras, M. K. (2022a). Tooth marks, gnaw marks, claw-marks, bite marks, scratch marks, etc: terminology in ichnology. *Ichnos*, 29(2), 93-101. <https://doi.org/10.1080/10420940.2022.2058937>
- Zonneveld, J.-P., Zonneveld, Z. E. E., Bartels, W. S., Gingras, M. K., Head, J. J. (2022b). Bone modification features resulting from barnacle attachment on the bones of Loggerhead Sea turtles (*Caretta caretta*), Cumberland Island, Georgia, USA: implications for the paleoecological, and taphonomic analyses of fossil sea turtles. *Palaios*, 37, 650–670. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2022.021>
- Zonneveld, J.-P., AbdelGawad, M. K., Miller, E. R. (2022c). Ectoparasite borings, mesoparasite borings, and scavenging traces in early Miocene turtle and tortoise shell: Moghra Formation, Wadi Moghra, Egypt. *Journal of Paleontology*, 96(2), 304–322. <https://doi.org/10.1017/jpa.2021.92>

APÊNDICE B – Comprovante de publicação do manuscrito submetido à revista *Ichnos*.

ICHNOS
https://doi.org/10.1080/10420940.2023.2271125



Check for updates

The paleoichnofauna in bones of Brazilian Quaternary cave deposits and the proposition of two new ichnotaxa

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio^a , Hermínio Ismael de Araújo Júnior^b and Kleberson de Oliveira Porpino^c

^aPrograma de Pós-Graduação em Geociências, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil; ^bFaculdade de Geologia, Departamento de Estratigrafia e Paleontologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil; ^cDepartamento de Ciências Biológicas, Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, Mossoró, RN, Brazil

ABSTRACT

The Quaternary vertebrate paleontology of the Brazilian Intertropical Region is well-known, but there are only a few publications on bone ichnology. In this paper, we analyzed trace fossils in 23 bones of the Gruna das Três Cobras, Complexo Suiço, and F3 caves, which are located in Bahia and Rio Grande do Norte states, in the Brazilian Intertropical Region. We discovered gnaw marks assigned to *Machichnus* and bite marks attributed to *Nihilichnus*, as well as insect modifications referring to single (*Cuniculichnus*, *Gunnelichnus*, *Karethraichnus*, and *Osteocallis*) and multiple behaviors (*Munitusichnus*, and *Taotieichnus*). Additionally, we proposed the new ichnospecies *Nihilichnus sulcatus* n. isp. (bite mark) and *Cuniculichnus cascudoi* n. isp. (insect feeding mark). Regarding the predation/scavenger marks, *Protocyon troglodytes* was the probable primary modification agent, but some traces may also be attributed to *Smilodon populator* and *Caiman latirostris*. *Cuniculichnus*, *Karethraichnus*, *Munitusichnus*, and *Osteocallis* are attributed to dermestids, whereas termites probably produced *Gunnelichnus* and *Taotieichnus*.

KEYWORDS

Paleoichnology; traces fossils; vertebrates; Quaternary; Brazilian Intertropical Region; caves; Brazil

Nota: Captura de tela retirada da capa do artigo publicado.

Fonte: O autor, 2023.

APÊNDICE C – Manuscrito submetido à revista *Journal of South American Earth Sciences*.
Taphonomic histories of Quaternary fossil accumulations preserved in Brazilian cave deposits

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio ^{a,*}, Hermínio Ismael de Araújo-Júnior ^b, Kleberson de Oliveira Porpino ^c

^a Programa de Pós-Graduação em Geociências, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, rua São Francisco Xavier, 524, sala 4017, 20550-013, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. E-mail: trifilio.lucas@outlook.com

^b Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Geologia, Departamento de Estratigrafia e Paleontologia, rua São Francisco Xavier, 524, sala 2032, 20550-013, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. E-mail: herminio.ismael@yahoo.com.br

^c Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, Departamento de Ciências Biológicas, avenida Prof. Antônio Campos, 59610-210, Pres. Costa e Silva, Mossoró, RN, Brazil. E-mail: kleporpino@yahoo.com.br

* Corresponding author. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Faculdade de Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, rua São Francisco Xavier, 524, sala 4017, 20550-013, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. E-mail address: trifilio.lucas@outlook.com (L.H.M.S. Trifilio).

ABSTRACT: The taphonomic histories of five cave deposits in Brazil were interpreted, starting with the accumulation and taphonomic modes. Entrapment, shelter, and water transportation are the three modes of accumulating remains recognized among Complexo Suíço, F3, Toca das Onças, Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras caves. Regarding the primary taphonomic mode, Cluster Analysis identified a predominance of irregular breaks and low stages of weathering, as well as lack of corrosion and abrasion. Additionally, Factor Analysis suggests that the presence of incrustation is the main cause in the distinction between the deposits. Regarding the taphonomic histories, similar preservation conditions were experienced by the remains from F3, Toca das Onças, Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras, including fragmentation caused due to reworking, block collapses and acidified rainwater exposure, incrustation and abrasion from water-borne sediments, and corrosion because bat guano and acidified water.

Keywords: Fossil assemblages, mammals, cluster analysis, factor analysis, taphonomy, Brazil.

1. Introduction

Caves have been widely explored in paleontology due to their high potential for preserving vertebrate remains for extended periods (Brain, 1980; Simms, 1994; Gillieson, 1996). Multiple studies attribute this to the near-complete isolation of caves from the surface, protecting bones from weathering agents and maintaining a relatively constant internal temperature and humidity (Andrews, 1990a; Simms, 1994; Gillieson, 1996). However, this stability is not universal across all cave environments. Rainwater inflow may allow temperature and moisture variations, and cause damage to the deposited specimens. Additionally, both perennial (Toca da Boa Vista, Brazil; see Auler et al., 2006) and non-perennial rivers (Lapa dos Peixes, Brazil; see Silva et al., 2019) may occur inside caves, permanently or temporarily altering the entire underground system, respectively.

The modes of bone accumulation inside caves will be determined by their morphologies (Brain, 1980; Simms, 1994), size, structure, number of entrances (Andrews, 1990a), period it has been open (Andrews, 1990a; Brain, 1980), habits of the animals, and their attractiveness for the fauna, whether current or past (Andrews, 1990a; Simms, 1994). For example, in some African caves, the remains were deposited due to the natural death of animals in or near the cave and by scavengers who used it as a lair (Brain, 1980). In another case, they functioned as predator dens with temporary human occupation (see the case of Grotte du Bison; Enloe, 2012). In Lapa do Sumidouro, Lagoa Santa municipality, Minas Gerais State, Brazil, the cave worked as a deposit for animal carcasses conveyed by water and

a cemetery for the ancient natives (Piló et al., 2004). In other words, distinct preservation modes exist among caves and even within the same cave.

In general, caves can accumulate remains of vertebrates in two different ways, depending on the climatic regimes of the region and the ecological interactions near the cave (Andrews, 1990a; Simms, 1994): (i) *in situ* deposition, when the cave was used as a shelter or lair; or when animals became imprisoned; and (ii) deposition by transport, when the remains are carried into the cave by water flows or by predators/scavengers.

In Brazil, taphonomic studies in caves started only in the twenty-first century, including fossil assemblages in the states of Minas Gerais (Perônico and Srbek-Araújo, 2002; Piló et al., 2004; Hubbe and Auler, 2012; Vasconcelos et al., 2015; Mayer et al., 2020), Bahia (Auler et al., 2006; Castro et al., 2014; Dantas and Silva, 2019; Silva et al., 2019; Eltink et al., 2020), Tocantins (Gasparini et al., 2015; Maldonado et al., 2016; Buchmann et al., 2017) and Rio Grande do Norte (Trifilio et al., 2022). However, only few caves had their taphonomic data published (e.g., Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras, *sensu* Silva et al., 2019).

The purpose of this work is to infer the taphonomic histories of five Brazilian cave deposits, including the caves of Complexo Suíço and F3 (Rio Grande do Norte State, Brazil), and Lapa dos Peixes, Gruna das Três Cobras, and Toca das Onças (Bahia State, Brazil). To achieve this aim, we identified biostratinomic signatures and their likely agents and conducted multivariate analysis to identify the taphonomic modes and similarities among the cave assemblages.

2. Geological setting

F3 (S 5°11'06.840", W 37°43'25.440"; Fig. 1, Fig. 2A-B) and Complexo Suíço (S 5°33'42.500", W 37°38'39.700"; Fig. 1, 2C-D) are Quaternary caves embedded in limestones of the Upper Cretaceous Jandaíra Formation of the Potiguar Basin. Complexo Suíço has 208.22 m of horizontal and 17.82 m of vertical development and is filled with clay and buried fossils. There is a large hall from which meandering galleries branch, named *Conduto da Cobra Cega* (=Blind Snake Gallery) and *Conduto dos Fósseis* (= Fossil Gallery), as well as a few speleothems. The fossils could only be found within "*Conduto dos Fósseis*", a small gallery formed by collapsed blocks and rainwater circulation. F3 has a large hall measuring 12 m and 15 m of horizontal and vertical development, respectively, which is connected to a semicircular shaft with 1.5 m of diameter and two galleries 10 m long and 3.5 m in width (Cabral-de-Carvalho et al., 1966).

Toca das Onças is embedded in the limestones of the Neoproterozoic Salitre Formation of the Irecê Basin, located in the northern portion of São Francisco Craton (S 10°55'39.648", W 40°49'28.218"; Fig. 1, 2E-F). It consists of two unconnected natural cavities and a hall with a horizontal and vertical development of approximately 23 m and 4.5 m, respectively (Araújo et al., 2018).

Lapa dos Peixes (S 13°49'22.224", W 43°57'25.495"; Fig. 1, 2G-H) and Gruna das Três Cobras (S 13°37'6.564", W 43°45'10.253"; Fig. 1, 2I-J) are caves located in the southern portion of São Francisco Craton, inserted in the limestones of Neoproterozoic Sete Lagoas Formation of the São Francisco Basin.

Lapa dos Peixes has a horizontal and vertical development of 7020 m and 14 m, respectively (Trajano et al., 2009; Silva et al., 2019), and it is filled with sediments ranging from silt to coarse sand (Silva et al., 2019). According to fossil accumulation, it is subdivided into four sectors by Silva et al. (2019), labeled as LPI (Lapa dos Peixes sector 1) to LPIV (Lapa dos Peixes sector 4). LPI exhibits collapsed blocks and is close to the cave's south entrance and a river channel. Also, it is in the cave's main gallery, which corresponds to a river's paleochannel. LPII and LPIII are separated by a low-ceiling gallery at the cave's center. Moreover, LPII has collapsed blocks and coralloids encrusted on rocks and fossils. LPIV is located adjacent to the northeast entrance of a labyrinthine gallery complex.

Gruna das Três Cobras has 5620 m and 32 m of horizontal and vertical development, respectively, and it is filled with coarse sandy to silty sediments. This cave has labyrinthine and deep galleries, dissolution fissures connected to the subsurface, and multiple entrances, all increasing water flows into the cave (Silva et al., 2019). Its fossil accumulation was subdivided into eight accumulation areas by Silva et al. (2019) with the designations TCI (Gruna das Três Cobras sector 1) to TCVIII (Gruna das Três Cobras sector 8). TCI is adjacent to the cave's southern entrance and features two shafts, allowing rainwater to enter the cave. TCV and TCVII have no connection to the surface, whereas TCII, TCIII, TCIV, and TCVI have nearby shafts. TCVIII is located adjacent to the northeast entrance.

For more details, see Supplementary Material 1 for plans and profiles of the Complexo Suíço; Trifilio et al. (2022) for profile of F3; Araújo et al. (2018) for profiles and plans of Toca das Onças; and Silva et al. (2019) for plans of Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras.

3. Material and methods

We conducted macroscopic analyses in 543 fossils from F3, 113 fossils from Complexo Suíço, 156 fossils from Toca das Onças, 114 fossils from Lapa dos Peixes, 258 fossils from Gruna das Três Cobras. For the five caves, 34 taxa were previously identified (see Cabral-de-Carvalho, 1966; Rolim, 1974; Silva, 2015; Silva et al., 2019; Trifilio et al., 2022) (Table 1). The specimens of F3 and Complexo Suíço are housed in the collection of the Museu Câmara Cascudo of Universidade Federal do Rio Grande do Norte (MCC/UFRN; Rio Grande do Norte State, Brazil). The specimens of Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras are housed in the collection of Museu de Ciências da Terra of Serviço Geológico do Brasil (MCTer/SGB; Rio de Janeiro State, Brazil). The specimens of Toca das Onças are housed in the collection of Laboratório de Paleontologia of Universidade Federal de Pernambuco (LP/UFPE; Pernambuco State, Brazil).

3.1. Taphonomic analysis

We counted the Number of Identifiable Skeletal Parts (NISP), Minimum Number of Individuals (MNI) and relative abundance (sensu Eberth et al. 2007) as well as evaluated ontogenetic stages (sensu Hill and Behrensmeyer, 1984; Lyman, 1994b), bone fragmentation (sensu Araújo-Júnior et al., 2013), transportability indices (sensu Voorhies, 1969; Frison and Todd, 1986), type of assemblage (sensu Araújo-Júnior, 2016), break patterns (sensu Shipman, 1981b), weathering (sensu Behrensmeyer, 1978; Behrensmeyer and Miller, 2012), corrosion (sensu Trifilio et al., 2022), abrasion (sensu Hunt, 1978; Fiorillo, 1988), incrustation (sensu Maldonado et al., 2016), and deformation (sensu Lyman, 1994c). See Table 2 for details about each taphonomic feature and Table 3 for details about the size of each taxon.

3.2. Multivariate statistical analyzes

Using the Paleontological Statistics program (PAST) version 4.07b, the taphonomic data were submitted to Classical Cluster and Factor analyses (CABFAC). For cluster, we applied the following parameters: (i) hierarchical cluster method, which combines the most similar pairs of variables (Davis, 2002a); (ii) Bray-Curtis' similarity distance, which is a semi-metric index utilized for abundance data (Hammer et al., 2001; equation 1); (iii) linear parametric correlation coefficient r , because the linear correlation was used to compare the dependent variables (taphonomic features); (iv) R-mode, in which the taphonomic features are clustered based on their co-occurrences in distinct sites. It determines which taphonomic features (dependent variables) are most similar in terms of abundance in each cave

(independent variables) (see Hammer et al., 2001); and (v) Unweighted Pair Group Method using Arithmetic averages (UPGMA), which combines the groups according to the middle distance between the groups and is more suitable for ecological data (Hammer and Harper, 2006b).

$$d_{jk} = 1 - \frac{\sum_i |x_{ji} - x_{ki}|}{\sum_i (x_{ji} + x_{ki})} \quad (1)$$

In the equation 1 of the similarity distance of Bray-Curtis, the “d” is the similarity distance, and “x” is a point in the multidimensional space.

We also applied an Analysis of Similarities (ANOSIM; equation 2) one-way test to inspect the significance between the groups labeled in cluster analyses (Clarke, 1993). For the test to indicate dissimilarity between the groups, the “R” value (statistical test) must be closer to +1, and the “p” value (probability) must be less than 0.05 for the test to be significant (Hammer and Harper, 2006c).

$$R = \frac{rb - rw}{[n(n-1)/4]} \quad (2)$$

In equation 2 of the ANOSIM test, “R” is the statistical test, “rb” is the average of all distances between groups, “rw” is the average of all distances within groups, and “n” is the total number of samples.

For the Factor Analysis, which is a method that reduces the number of variables for a more accurate interpretation of the data (Manly, 2008b; Gotelli and Ellison, 2011), we utilized the Q-mode to determine which caves shared the most similar taphonomic features according to the taphonomic modes.

3.2.1. Analyses procedures

The first step was to collect the taphonomic data of each fossil from each cave and put them in a table (Supplementary Material 2). Second, to start the multivariate statistical analyses, we classified the features amenable to similar interpretations. As suggested by Behrensmeier (1978), we classified the weathering in “absent/soft weathering”, grouping the light damages of stages 0 to 2, and “intense weathering”, grouping the severe damages of stages 3 to 5. For abrasion, corrosion, and incrustation, we used the following categories: unabraded, uncorroded, and un-encrusted for stage 0, and abraded, corroded, and encrusted for stages 1 and above.

Regarding physical integrity, the fossils with less than 95% of their original structure (partial and fragment) are grouped as “incomplete”, whereas those with more than 95% of their original structure continue as “complete”. The types of breaks, and predation/scavenging marks do not require reclassification because they are evaluated solely based on the presence or absence in fossils.

Lastly, as we are working with abundance data, the analyses will likely adhere to Poisson’s distribution (Davis, 2002c), which applies to variables that do not correlate. Therefore, we used a square-root transformation to convert the data into continuous values, enabling them to have a symmetric distribution and a more uniform variance, i.e., each “x” value is now “ $\sqrt{x}$ ”.

4. Results and discussion

4.1. Physical integrity

Among the fossil assemblages of the five caves, there is a predominance of irregular breaks in the specimens (Fig. 3C, Fig. 3E-F, Fig. 4N, and Fig. 5I), suggesting fragmentation before fossilization (Shipman, 1981b). Therefore, the pre-fossilization breaks may be considered as antemortem, perimortem or postmortem (biostratinomic). Antemortem breaks occur when the animal is still alive, and the bone shows healing signs. No antemortem fractures occur in the analyzed fossils. Perimortem breaks are related to the death of the animal and may be formed during/after an accident (e.g., the fall of the animal into a cave) or predation. They were documented in three vertebrae of an individual of *Eremotherium laurillardi* (Lund, 1842) (Fig. 4A) that fell inside Toca das Onças (see Barbosa et al., 2022).

It is challenging to differentiate predation marks from scavenging marks on a carcass. However, Trifilio et al. (2023) identified some traces that may indicate predation in bones of *E. laurillardi*, *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888), *Pachyarmatherium brasiliense* Porpino et al. (2009), and *Smilodon populator* Lund, 1842 from F3 cave, and Mammalia indet. from Gruna das Três Cobras.

Therefore, the majority of irregular breaks seem to be of biostratinomic post-mortem origin, which may be produced by weathering (Behrensmeyer, 1978), transport (Aslan and Behrensmeyer, 1996; Behrensmeyer and Miller, 2012), reworking (Behrensmeyer, 1975), block collapse (Trifilio et al., 2022), lithostatic pressure (Saunders, 1975), acids (Fernández-Jalvo and Andrews, 2016b), scavenger activities (Haynes, 1980; Shipman, 1981c; Lyman, 1994b), trampling (Fiorillo, 1987), human interaction (Bunn, 1981; Potts and Shipman, 1981) or fall of the remains onto a rock or sediment inside the cave.

4.1.1. Agents of post-mortem fragmentation

Fragmentation only occurs during transport in fresh bones if the bone structure is weakened (Behrensmeyer, 1991; Aslan and Behrensmeyer, 1996; Behrensmeyer and Miller, 2012). Predator-prey interactions (Haynes, 1980) and intense weathering (Behrensmeyer, 1978) are two processes that frequently weaken the bone structure. Predation/scavenging marks were identified in bones from F3 (Araújo-Júnior et al., 2017; Trifilio et al., 2023), Complexo Suíço and Gruna das Três Cobras (Trifilio et al., 2023). However, despite these marks representing a type of break, they are minor damages that did not affect the bone structure. Intense weathering, on the other hand, was observed in bones presenting irregular biostratinomic breaks from F3, Complexo Suíço (Fig. 3B) and Lapa dos Peixes (Fig. 4G) and may have weakened the bone structure of these specimens. For Lapa dos Peixes, this weathering-fragmentation correlation cannot be established because no FTI or Voorhies data for intensely weathered bones are available. The co-occurrence of intense weathering and irregular breaks in one medium and four easily transportable bones for F3 support the possibility that they were broken during transportation.

The carcass of an individual of the pampathere *Holmesina paulacoutoi* Cartelle and Bohórquez, 1985 was found semi-articulated and in anatomical position within the Complexo Suíço, suggesting that the exposition of remains to low-energy environmental conditions and/or rapid buried after the animal's death (Behrensmeyer, 1991). This anatomical arrangement of the bones also indicates that the pampathere carcass was not relocated after death. The high number of complete bones also supports a more stable environment for the thanatocoenosis and, therefore, the remains did not undergo transportation.

Block collapses within the caves were documented within Toca das Onças (Araújo et al., 2018), Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras (Silva et al., 2019), implying that rock impact is a likely fragmenting agent but not very significant. For the Complexo Suíço, however, there is a record of collapsed blocks only at the entrance of “Conduto dos Fósseis” but not within it (Silva, 2015).

Trample marks occur in the bones of *E. laurillardi*, *Glyptotherium* sp., *Palaeolama major* Liais, 1872, *P. brasiliense*, and *Cingulata* indet. from F3, according to Trifilio et al. (2022). These features are furrows with a V-shaped relief in cross-section that are randomly oriented on the surface of the cortical bone. It was not possible to discern if trampling was also the cause for the breaks along the axes of bones.

A deformed femur of *P. brasiliense* from F3 suggests lithostatic pressure on this bone (Trifilio et al., 2022). The proximal portion of the bone is missing, and some splinters were

removed. The more likely hypothesis is that the bone was submitted to the pressure while still fresh and elastic, causing additional punctual breaks.

The acid-generated fragmentation likely derived from the corrosion agents that exist in the cave environments, such as infiltrated rainwater rich in carbonic acid (H_2CO_3) (Simms, 1994), moisture, algae, organic acids from vegetation and bat guano (Fernández-Jalvo and Andrews, 2016b), since caves functioned as habitats for bats (Czaplewski and Cartelle, 1998). The number of corroded specimens varies considerably between the assemblages. Complexo Suíço is the only cave that does not present corrosion features in its fossils. This absence, however, occurred because of the intense incrustation and will be discussed later. In Lapa dos Peixes, the no-corroded specimens are remarkable for not showing biostratinomic irregular breaks. In F3, more than 30% of the specimens have corrosion and biostratinomic irregular breaks, whereas Gruna das Três Cobras and Toca das Onças reach 5,8% and 7%, respectively.

None of the caves have vegetation inside, which rules out the corrosion by organic acids. Regarding the bat guano, some studies conducted in Brazil (e.g., Piló et al., 2023) and Europe (e.g., Audra et al., 2019) have examined the elevated acidity levels of these excrements, allowing it to be a valid corrosion agent for bones in cave assemblages (Fig. 4C, Fig. 4J-K, Fig. 5E-F). In F3, Trifilio et al. (2022) suggested that moisture during wet periods could be a likely corrosion agent. Lastly, the acidified rainwater certainly had been in contact with the specimens of F3, Gruna das Três Cobras and Toca das Onças, which allowed the fragmentation.

Confirming whether a collision with rocks or the cave floor caused breaks in bones is challenging, though we cannot ignore the fragmentation from remains falling into vertical caverns. According to Trifilio et al. (2022), the fall of remains from the surface caused the main accumulation in F3. At Toca das Onças and Complexo Suíço, bones may have dropped through the few openings in the cave roof.

Another process that leads to fragmentation is reworking. Behrensmeier (1975) proposes that an assemblage with predominantly fragmented fossils likely underwent reworking because, even when buried, bones lose organic matter and become extremely fragile and soft, quickly destroying the less durable parts. Regarding Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras, Silva et al. (2019) identified that the intermittent floods often exhumed the bones, exposing the remains to the fragmenting agents.

4.1.2. Post-fossilization fragmentation

Apart from the irregular breaks, we noticed some smooth breaks in fossils found in every cave (Fig. 4O, Fig. 5J) except Complexo Suíço. Only in fossilized remains does this type of break occur during burial or after exhumation (Shipman, 1981b), exposing them to modifier environment agents, such as weathering, water, and acids.

4.2. Abrasion

Regardless of whether the fossils are fresh or fossilized, the abrasion marks on the remains are caused by the impact of sediments or during transportation (Fernández-Jalvo and Andrews, 2016c). However, we must evaluate each assemblage independently to determine the right abrasive agents. Complexo Suíço has the only assemblage without a record of abrasion marks, which may have been covered up by the incrustation.

The in-situ preserved remains were deposited directly in the cave sediments, without exposure to the outer surface or transportation within the caves. This rules out wind-borne sediments and bumps against the caves' walls as abrasion agents. Additionally, transported bones frequently exhibit abrasion marks on all surfaces (Fernández-Jalvo and Andrews, 2016c), whereas our specimens are abraded only at the edges. Therefore, water-borne sediments likely produced the abrasion marks (Figs. 4H-I, and 5C-D). In Lapa dos Peixes and Gruta das Três Cobras, Silva et al. (2019) observed erosion caused by intermittent floods, which likely outcropped and abraded the fossils.

The moderately and easily transportable assemblages, i.e., the remains that underwent transportation were initially deposited outside or in other portions inside the caves. Those on the outer surface may have been abraded by wind-borne or water-borne sediments and/or during transportation. In contrast, those transported inside the caves rule out the possibility of wind-borne sediment impact.

4.3. Incrustation and corrosion

Incrustation in limestone caves can be attributed to the sediment's supersaturation of calcium carbonate (CaCO_3), resulting in a crust on the bone surface (Medeiros, 2010). This high concentration of calcium carbonate further helps to neutralize the acidity of the water (see Simms, 1994) and, consequently, the corrosion damages on the skeletal remains. Therefore, an inverse relationship is expected between corrosion and incrustation in a contemporaneously preserved assemblage. However, this scenario was observed only in the Complexo Suíço assemblage (Fig. 3A, 3D). Regarding the other caves, some of their remains

were preserved in dry conditions, while others were preserved in wet conditions, which could mean different seasons or areas inside the same cave.

Due to earlier excavations, the sedimentary layers of Toca das Onças were significantly altered (Araújo et al., 2018). In F3, there were no taphonomic and stratigraphic controls during fossil collection. Consequently, detecting former water channels or identifying dry and wet areas within these caves is impossible. Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras have sub-sectors that are differently affected by floods in wet periods (Silva et al., 2019), which undoubtedly contribute to the co-occurrence of encrusted, un-encrusted, corroded and uncorroded fossils.

In Lapa dos Peixes, the rates of encrusted fossils are 100% in LPI and LPII, 84.8% in LPIII, and 45.1% in LPIV, whereas only LPIV has corroded specimens (Fig. 4L-M). There was a high concentration of CaCO_3 in LPI, LPII and LPIII, allowing the bone incrustation and avoiding the corrosion. Almost half of the fossils from LPIV are encrusted, which could indicate a lower concentration of CaCO_3 or different periods and environmental conditions of preservation for the remains. As the corrosion rate is meager (2.8% of sample), the justification for low CaCO_3 is not the most appropriate. In Gruna das Três Cobras, the corrosion rates are very low for all sectors and the number of encrusted fossils (Fig. 5G-H) is only the majority for TCI and TCIV, which also brings up the possibility of different conditions and periods of preservation.

4.4. Relative abundance of assemblages

The MNI of each cave differs significantly from the others. A single animal can be found in Complexo Suíço, 40 individuals in F3, 12 individuals in Toca das Onças, 20 individuals in Lapa dos Peixes and 44 individuals in Gruna das Três Cobras (see Table 1 for details). Nonetheless, adults represent the majority in every cave.

Except for Complexo Suíço, which recorded a single individual of *Holmesina paulacoutoi*, all caves have multitaxic accumulations. Trifilio et al. (2022) classified the F3 cave as a multitaxic and monodominant due to the NISP of *E. laurillardi*. This animal does not have medullary channels, giving them higher resistance to destructive processes (Santos et al., 2002; Araújo-Júnior et al., 2015). Additionally, this species is the most abundant taxon in Quaternary deposits of Brazil (Santos et al., 2002; Araújo-Júnior et al., 2013). In short, this taxon has greater chances of preservation than other taxa, and using NISP to classify the relative abundance of this cave may not be appropriate. The F3 is therefore categorized as a high diversity multitaxic assemblage because it has at least 17 taxa. Furthermore, no taxon has

more than 50% of the entire MNI, enabling the F3 to be classified as a multidominant assemblage.

Likewise, *E. laurillardi* specimens predominate in Toca das Onças. This taxon reflects a monodominant assemblage, accounting for 94.2% of the entire NISP and 66.7% of the total MNI. This assemblage is also categorized as low diversity multitaxic because four taxa have been identified.

It was possible to distinguish between 12 taxa at Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras, indicating multitaxic assemblages with high diversity. These caves were further classified as multidominant since no taxon had more than 50% of MNI or NISP.

4.5. Transportation and deposition of remains

In Complexo Suíço, the single adult individual of *H. paulacoutoi* may have entered the cave by falling through the verticalized current entrance or walking through another unmapped or no longer existing opening. The hypothesis of fall is unlikely as bone fractures following a 15-meter fall were expected to occur.

Nowadays, the only opening in the ceiling of F3 measures 1.5 meters in diameter on average, preventing mega-sized animals from entering. Their remains were deposited either after they disarticulated or because an aperture that once allowed entry into the cave is currently closed. It is more plausible that these animals died on the surface and their remains were later moved inside the cave, given that many incomplete specimens probably broke after falling. In contrast, the fall while still alive seems plausible to the other animals.

Toca das Onças has a large hall with openings on the roof and a doline (Araújo et al., 2018), resulting from the structural collapse of a portion of the cave's roof. We cannot disregard, however, the possibility of the prior existence of other entrances. The FTI data indicates that all individuals of *E. laurillardi* and Toxodontidae indet. were in situ-preserved, i.e., they perished inside the cave.

Due to taphonomic similarities between the five adult and three subadult individuals of *E. laurillardi*, such as lack of corrosion and intense weathering, these animals probably were preserved under the same conditions and period, potentially belonging to the same population. A possible scenario is that these animals entered the cave through a horizontal opening that is no longer existent and used it as a shelter. Given that the doline is the only opening large enough for this giant animal (adult body mass = 4486.47 ± 185.98 kg; Barbosa et al., 2023) to enter, there is also a chance that these ground sloths fell with the ceiling's collapse, which is supported by the presence of damaged vertebrae. Like *E. laurillardi*, Toxodontidae indet. is a

mega-sized mammal and may have fallen through the doline or another no longer existent entrance.

Lapa dos Peixes and Grunas das Três Cobras are the only caves with defined sectors of fossil deposition and currently horizontal openings, setting them apart from the other caves. Given that distinct transportation conditions may have occurred for each sector, the accumulation modes within each sector differ according to their location within the caves.

4.5.1. Sectors of Lapa dos Peixes

LPI sector is the final deposition spot before water and sediments exit the cave and it is located downstream of the water flow that enters the cave. There are in situ-preserved bones belonging to an individual of *P. major*, which suggests that this animal died in this sector, and a rib (moderately transportable bone) of Mammalia indet. that might have been carried by water flows from another sector.

The innermost sectors of Lapa dos Peixes are LPII and LPIII, located closer to a shaft and in secondary galleries. Given their proximity (see Silva et al., 2019), the remains of *Nothrotherium maquinense* Lund, 1839 found in both sectors may belong to the same individuals. It is likely that some bones – including the hardly transportable ones – may have been moved from one sector to another by the water during the floods. In any case, these animals were preserved in situ. Furthermore, LPII has a bone of *Neochoerus* sp. that is hardly transportable, suggesting in-situ preservation, and a bone of *E. laurillardi* that is moderately transportable and may have been brought from the surface through the shaft.

Along with remains of *N. maquinense* and Mammalia indet., LPIII also has a femur (hardly transportable bone) of Carnivora indet., suggesting an in situ-preservation. The lack of bones with predation/scavenging marks does not allow to confirm if the LPIII worked as a den to this animal and, consequently, if there was a synecological interaction with *N. maquinense*.

LPIV is the most upstream (see Silva et al., 2019) and taxonomically diverse sector of Lapa dos Peixes. We identified in-situ preserved remains of *Catonyx cuvieri* Lund, 1839, *Tapirus* sp., *Tayassu pecari* (Link, 1795), and *Valgipes bucklandi* Lund, 1846; peripheral preserved remains of Cervidae indet., and Scelidotheriinae indet; and ex-situ preserved remains of Cingulata indet. Although remains of *P. major* and Mammalia indet. are also present, their transportability could not be determined.

The in-situ preserved animals may have accessed Lapa dos Peixes by accidentally falling through the shafts, walking through the horizontal entrances in search of shelter, or

being transported by water as floating carcasses. The shafts were too small for large and mega-sized animals to enter if their current dimensions had stayed the same. The second and third hypotheses seem more likely given the presence of horizontal entrances that allow animal ingress. Additionally, the main gallery is a fluvial paleochannel (Silva et al., 2019) that may have served as a water supply for the local paleofauna. According to Shipman (1981d), although food supplies are running low, animals are likely to remain near a water source in dry conditions, which can lead to in-situ preservation. Another possibility is that these animals entered the cave and became trapped due to flooding events, as suggested by Silva et al. (2019).

The remains of peripheral and ex-situ assemblages underwent transportation from another sector or outside surface. Possible transportation agents are hydric flows (river or rain) and other animals. Given the lack of predation/scavenging marks, the most likely transportation agents are the fluvial flows and rainwater.

In short, the individuals belonging to *C. cuvieri*, *Nechoerus* sp., *N. maquinense*, *P. major*, *Tapirus* sp., *T. pecari*, and *V. bucklandi* most likely walked or entered the cave as floating carcasses through the horizontal entrances. The remaining animals perished inside or outside the cave. In any case, their remains were transported from the dead place.

4.5.2. Sectors of Gruna das Três Cobras

In-situ preserved remains were identified in all sectors except TVIII, including fossils belonging to 10 large to mega-sized and two medium-sized taxa. Peripheral preserved remains occur in all sectors, including seven mega-sized and five medium-sized taxa. Ex-situ preserved remains were identified only in TCI, TCII, and TCVI and belong to two mega-sized taxa.

The presence of ex-situ, in-situ, and peripheral preserved remains of the same species in the same sector, such as *C. cuvieri*, *P. major*, and *V. bucklandi* in TCI, likely indicates that the animals perished within this sector and that their remains were quickly buried, preventing dispersal.

The pathway to Gruna das Três Cobras for the large and mega-sized animals must be the same as the Lapa dos Peixes. If their current dimensions are considered, only small to medium-sized animals can enter the cave by the shafts. The horizontal entrances are most likely how the large and mega-sized animals entered the cave, either by walking or as floating carcasses.

We cannot identify if the bones of unidentified Mammalia and Xenarthra found in some sectors belong to the same taxon, despite knowing that they belong to all categories of transportability. They might be from one or more taxa found in the cave.

In short, the individuals belonging to *C. cuvieri*, Cetartiodactyla indet., Glyptodontidae indet., *Holmesina majus* Simpson, 1930, Megatheriidae indet., *Nechoerus* sp., *P. major*, *S. populator*, Toxodontidae indet., *V. bucklandi*, and *Xenorhinotherium bahiense* Cartelle and Lessa, 1988 most likely walked or entered the cave as floating carcasses through the horizontal entrances. The remaining animals perished inside or outside the cave. The small and medium-sized may have also entered through any of the shafts. In any case, their remains were transported from the dead place.

4.6. Taphonomic modes

Nine taphonomic variables were clustered in three main groups in the R-cluster analyses. In contrast, four did not cluster with any other variable (Fig. 7). A cophenetic correlation value of 0.9556 was obtained. According to the ANOSIM test, the variables had a mean rank of 25.83 within them, a mean rank of 43.6 between them, a R value of 0.4556, and a p value of 0.0053. These values show that the clusters are significant.

The Group 1 includes the most prevalent features identified among the bones from the assemblages of F3, Complexo Suíço, Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras (incomplete, absent/soft weathering, unabraded, uncorroded and irregular break; see Table 3). Although most fossils of Toca das Onças are abraded, this cave has a large amount of unabraded remains (48.7%), allowing the inclusion of “unabraded” as a common variable for all assemblages. Therefore, the primary taphonomic mode for the five investigated caves (Group 1) suggests that the remains were broken before fossilization and avoid modifying agents like heat and moisture, most likely because of a quick burial.

Group 2 clustered “abraded” and “un-encrusted” and is the closest to the primary taphonomic mode (Group 1). Except for Complexo Suíço, all caves have fossils presenting abrasion marks and lacking incrustation (see Table 3), implying that water and calcium carbonate (CaCO_3) were secondary agents in preserving remains. The water carries sediments that impact the deposited remains, but also transports the easily and moderately transportable specimens, causing abrasion. Again, a quick burial was essential in preventing CaCO_3 from depositing on the remains.

The “complete” and “unbroken” are included in Group 3, which comprises the third and less common taphonomic mode. It does not imply that the remains avoided the

taphonomic agents, especially because several of them have signs of weathering, corrosion, abrasion, and incrustation, but that they avoided the breakage and/or have a strong bone structure.

Lastly, the variables “encrusted,” “corroded”, “smooth break,” and “intense weathering” were not grouped with any variables because they are the more uncommon features identified on the fossils. The incrustation predominates only on bones from Complexo Suíço and Lapa dos Peixes assemblages. Corrosion is present in a few bones from F3, Toca da Onças, Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras assemblages. Smooth breaks occur only on a few bones from F3, Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras. The intense weathering is the less present taphonomic feature in the fossils and occurs only on a few specimens of Lapa dos Peixes and F3.

4.7. Similarities and differences among the assemblages

We used Factor Analysis to compare the similarities and differences between the cave assemblages. The correlations among their taphonomic variables produced five bar charts (Fig. 7), only four of which had significant variances. The first factor (PC1; Fig. 7A) accounts for 86.55% of the variance, indicating the caves’ main association. It is worth noting that Complexo Suíço and Lapa dos Peixes have negative scores, meaning that their assemblages were influenced differently by the taphonomic features.

Incrustation was the feature that separated Complexo Suíço and Lapa dos Peixes from the other assemblages. Cluster analyses revealed that the primary mode of preservation (Group 1) did not include the variables “un-encrusted” or “encrusted,” indicating that incrustation is not relevant in determining this mode. This suggests that the presence of incrustation will always keep a fossil apart from the primary taphonomic mode. It is reasonable to conclude that the variable “encrusted” is the primary cause of this distinction because Complexo Suíço and Lapa dos Peixes are the only caves where incrustation predominates.

The second factor (PC2; Fig. 7B) accounts for 6.49% of the variance and indicates a segregation of F3 from the other assemblages. Given that F3 has comparable patterns to the other assemblages, none of the variables appear to have produced this separation. F3 assemblage, like the others, exhibits a prevalence of incomplete and uncorroded bones, irregular breakage, and absent/soft weathering. It also has an abundance of unabraded bones, like Complexo Suíço, Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras assemblages, as well as un-encrusted bones, like Toca das Onças and Gruna das Três Cobras assemblages. Regarding

the uncommon variables, F3 shares the occurrence of complete, unbroken, and encrusted bones with all caves; corrosion with Toca das Onças, Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras; smooth breaks with Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras; and intense weathering with Complexo Suíço and Lapa dos Peixes. The only significant distinction between F3 and the other caves is the number of specimens analyzed.

The assemblage of the F3 has 543 fossils (Trifilio et al., 2022), whereas Complexo Suíço contains 144 fossils, Toca das Onças contains 156 fossils, Lapa dos Peixes contains 114 fossils, and Gruna das Três Cobras contains 258 fossils. F3 has double the number of fossils as Gruna das Três Cobras, which has the second largest assemblage. As a result, it is possible to assume that F3 assemblage was separated from the other caves due to the fossiliferous abundance.

The third factor (PC3; Fig. 7C) accounts for 4.92% of the variance and indicates segregation of Toca das Onças and Gruna das Três Cobras from the other assemblages. Toca das Onças and Gruna das Três Cobras had negative scores because their assemblages lack intense weathering. Even though this feature is uncommon to all assemblages, it is a variable that suggests that the assemblage underwent more intense environmental variation than the others, making this distinction possible.

The fourth factor (PC4; Fig. 7D) accounts for 1.87% of the variance and indicates the segregation of Lapa dos Peixes, Gruna das Três Cobras, and F3 from the other caves. This occurred because only these three caves had smooth breaks. Given that “smooth break” is an uncommon variable, Complexo Suíço and Toca das Onças assemblages, which lack this post-fossildiagenetic feature, had positive scores and were separated from the other caves.

4.8. Taphonomic histories

In Complexo Suíço, the individual of *H. paulacoutoi* entered the cave via a no longer existing entrance and perished within one of the galleries. The carcass was exposed to clayey sediments and water, which resulted in an incrustation layer that shielded all the remains from weathering, abrasion, and corrosion and prevented most of the bones from breaking and disarticulation. However, some bones were only partially encrusted and were subject to the cave's internal moisture and temperature fluctuations, which allowed for intense weathering marks.

Although the input of remains varies throughout F3, Toca das Onças, Lapa dos Peixes, and Gruna das Três Cobras, their preservation modes are relatively similar. The remains in

thanatocoenosis underwent reworking, block collapses and exposure to acidified rainwater, resulting in irregular breaks.

Water-borne sediments inside the caves impacted the bones' surfaces, producing abrasion. Additionally, some transportable animals that perished outside the caves had their remains abraded during transportation. In Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras, the fossils were exhumed by hydric erosion which likely caused abrasion marks.

Since various species of bats live in the caverns, some corrosion marks may have been caused by bat guano and acidified rainwater. On the other hand, the high number of encrusted fossils in the five caves suggests that the supersaturation of CaCO_3 largely inhibited the capacity of the water to corrode.

5. Conclusions

The main way of accumulation in the caves under study is in-situ preservation, which means that the animals died and were preserved in the precise spots where they died. In addition, starvation, and dehydration from using the cave as a shelter or from being accidentally trapped are the causes that resulted in their deaths. The presence of in situ-, peripheral, and ex situ-preserved assemblages in Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras implies spatial mixing. Additionally, the remains were submitted to different environmental conditions, suggesting different inputs and, consequently, time-averaging.

The two main factors influencing fossiliferous cave deposits' formation are the exposure period prior to burial and water. The primary taphonomic mode demonstrates that the typical preservation pattern in the cave deposits is the absence of most taphonomic features (weathering, abrasion, and corrosion). On the other hand, the presence of weathering, abrasion, corrosion, and incrustation marks suggest that rainwater is the primary taphonomic agent.

CRediT authorship contribution statement

Lucas Henrique Medeiros da Silva Trifilio: Writing – original draft, Methodology, Investigation, Analysis, Discussion, Figures, Tables, Funding acquisition. **Hermínio Ismael de Araújo Júnior:** Writing – review and editing, Validation, Supervision, Funding acquisition. **Kleberson de Oliveira Porpino:** Writing – review and editing, Validation, Supervision.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence.

Data availability

Supplementary material.

Acknowledgments

We thank the Museu Câmara Cascudo of Universidade Federal do Rio Grande do Norte (MCC/UFRN), Museu de Ciências da Terra of Serviço Geológico do Brasil (MCTer/SGB) and Laboratório de Paleontologia of Universidade Federal de Pernambuco (LP/UFPE) for allowing access to paleontology collections. We also thank Rafael Costa da Silva for the pictures of Lapa dos Peixes and Gruna das Três Cobras, André Vieira de Araújo for the pictures of Toca das Onças, and Solon Almeida Netto for the pictures of Complexo Suíço. LHMST thanks to the financial support provided by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES; process n. 88882.450561/2019-01 of DS). HIAJr thanks to the financial support provided by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ; process n. E-26/201.371/2021), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; process n. 305576/2021-6) and Universidade do Estado do Rio de Janeiro (Prociencia grant: 38944-5).

References

- P. Andrews, Cave formation and taphonomy, in: P. Andrews (Ed.), *Owls, Caves, and Fossils*, The Natural History Museum, London, 1990a, pp. 91 - 106.
- P. Andrews, *Owls, Caves, and Fossils*, The Natural History Museum, London, 1990b.
- A.V. Araújo, E.N. Eltink, S. Magarão-Júnior, T.M. Espírito Santo, E.B., Oliveira, E.M. Cajado, H.G. Silva, 2018. Caracterização do Geossítio Toca das Onças no município de Jacobina, Bahia, Brasil. *Sci. Plena* 14(12), 125302. <https://doi.org/10.14808/sci.plena.2018.125302>.
- H.I. Araújo-Júnior, M.C. Bissaro-Júnior, *Tafonomia de vertebrados em ambientes continentais*, in R.S. Horodyski, F. Erthal (Eds.), *Tafonomia: Métodos, Processos e Aplicação*, Editora CRV, Curitiba, 2017, 175 - 236.
- H.I. Araújo-Júnior, K.O. Porpino, C.L. Ximenes, L.P. Bergqvist, *Unveiling the taphonomy of elusive natural tank deposits: a study case in the Pleistocene of northeastern Brazil*.

- Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 378 (2013) 52 – 74.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.04.001>.
- H.I. Araújo-Júnior, K.O. Porpino, L.P. Bergqvist, Vertebrate taphonomy and paleoecology in an Upper Pleistocene tank deposit of Paraíba, Brazil: taphonomic modes, evidence of temporal and spatial resolutions and paleoecological patterns of the Brazilian Intertropical Region, Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 437 (2015) 1 – 17.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.009>.
- H.I. Araújo-Júnior, Classifying vertebrate assemblages preserved in Quaternary tank deposits: implications for vertebrate taphonomy and paleoecology, Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 445 (2016) 147 – 152.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.12.025>.
- A. Aslan, A.K. Behrensmeyer, Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: the East Fork River, Wyoming, Palaios 11(5) 1996, 411 – 421. <https://doi.org/10.2307/3515209>.
- P. Audra, J. De Waele, I. Bentaleb, A. Chroňáková, V. Krišťufek, I.M. D'Angeli, C. Carbone, G. Madonia, M. Vattano, G. Scopelliti, D. Cailhol, N. Vanara, M. Temovski, J. Bigot, J. Nobécourt, E. Galli, F. Rull, A. Sanz-Arranz, Guano-related phosphate-rich minerals in European caves, Int. J. Speleol. 48(1) (2019), 75 – 105.
<https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.1.2252>.
- A.S. Auler, L.B. Piló, P.L. Smart, X. Wang, D. Hoffmann, D.A. Richards, R. Lawrence Edwards, W.A. Neves, H. Cheng, U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves, Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 240 (2006), 508 – 522. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.002>.
- F. H. S. Barbosa, H.I. Araújo-Júnior, I. Costa, A.V.A. Araújo, E.V. Oliveira, 2022. Spinal fracture reveals an accident episode in *Eremotherium laurillardi* shedding light on the formation of a fossil assemblage. Sci. Rep. 12, 4119. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08107-1>.
- H. Behling, H.W. Arz, J. Pätzold, G. Wefer, Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1, Quat. Sci. Rev. 19 (2020) 981 – 994.
- A.K. Behrensmeyer, J.H. Miller, Building links between Ecology and Paleontology using taphonomic studies of recent vertebrate communities, in: J. Louys (Ed.), Paleontology in Ecology and Conservation, Springer-Verlag, Berlin, 2012, pp. 69 - 91.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-25038-5_5.

- A.K. Behrensmeyer, The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya, *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 146 (1975), 473 – 578.
- A.K. Behrensmeyer, Taphonomic and ecologic information from bone weathering, *Paleobiology* 4, (1978), 150 – 162. <https://doi.org/10.1017/S0094837300005820>.
- A.K. Behrensmeyer, Terrestrial vertebrate accumulations, in: P.A. Allison, D.E.G. Briggs, *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, Plenum, New York, (1991), 291 - 335. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-5034-5_6.
- C.K. Brain, C. K. Some criteria for the recognition of bone-collecting agencies in African caves, in: A.K. Behrensmeyer, A.P. Hill (Eds.), *Fossils in the making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, The University of Chicago Press, Chicago, 1980, pp. 107 - 130.
- L.A. Buatois, M.G. Mangano, The basics of ichnology, in: L.A. Buatois, M.G. Mangano (Eds.), *Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time*, Cambridge University Press, Cambridge, 2011, pp. 5 - 24.
- R. Buchmann, M.S. Guimarães, B.C.A. Rocha-dos-Santos, R.S. Pinheiro, A. Rotti, L.S. Ávila, J. Freitas, H.I. Araújo-Júnior, H. I. Mamíferos fósseis do Quaternário da Gruta Tacho de Ouro, Tocantins, Norte do Brasil: Diversidade, tafonomia e aspectos paleoicnológicos e paleoambientais, *Rev. Bras. Paleontol.* 20 (2017) 203 – 218. <https://doi.org/10.4072/rbp.2017.2.05>.
- H.T. Bunn, Archaeological evidence for meat-eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora and Olduvai Gorge, *Nature* 291 (1981) 574 – 577. <https://doi.org/10.1038/291574a0>.
- J.N. Cabral-de-Carvalho, Considerações Sobre a Fauna Pleistocênica do Lajedo da Escada, *Arq. Inst. Antropol.* 2 1966 303 – 313.
- C. Cartelle, 1992 *Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca das Ossos (Ouroândia, Bahia, Brasil)* [Unpublished Doctoral Thesis]. Universidade Federal de Minas Gerais.
- C. Cartelle, Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil, in: J.F. Eisenberg, K.H. Redford (Eds.), *Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics*, The University of Chicago Press, Chicago, 1999, pp. 27 - 46.
- C. Cartelle, Um pouco de história, in: C. Cartelle (Ed.) *Das grutas à luz: Os mamíferos pleistocênicos de Minas Gerais*, Bicho do Mato Editora, Belo Horizonte, 2012, pp. 14 - 45.

- M.C. Castro, F.C. Montefeltro, M.C. Langer, 2014. The Quaternary vertebrate fauna of the limestone cave Gruta do Ioiô, northeastern Brazil. *Quat. Int.* 352, 164e175. doi: <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.06.038>.
- CECAV, Relatório anual 2022. https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/centros-de-pesquisa/cecav/publicacoes/relatorio-anual-2022_site.pdf, 2023 (accessed 04 July 2024).
- K.R. Clarke, Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18 (1993), 117 – 143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>.
- N.J. Czaplewski, C. Cartelle, Pleistocene bats from cave deposits in Bahia, Brazil, *Journal of Mammalogy* 79(3) (1998), 784 – 803.
- M.A.T. Dantas, M.M. Silva, Megamamíferos Pleistocênicos da Toca da Pedreira, Ourolândia, Bahia, Brasil: Taxonomia e Inferências Tafonômicas, *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ* 42(1) (2019) 158 – 165. https://doi.org/10.11137/2019_1_158_165.
- J.C. Davis, Analysis of multivariate data, in: J.C. Davis (Ed.), *Statistics and Data Analysis in Geology*, third ed., John Wiley & Sons, New York, 2002a, pp. 461–600.
- J.C. Davis, Matrix algebra, in: J.C. Davis (Ed.), *Statistics and Data Analysis in Geology*, third ed., John Wiley & Sons, New York, 2002b, pp. 123 - 158.
- J.C. Davis, Analysis of sequences of data, in: J.C. Davis (Ed.), *Statistics and Data Analysis in Geology*, third ed., John Wiley & Sons, New York, 2002c, pp. 159 - 292.
- E. Eltink, M. Castro, F.C. Montefeltro, M.A.T. Dantas, C.S. Scherer, P.V. Oliveira, M.C. Langer, M. C., (2020). Mammalian fossils from Gruta do Ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology, *J. South Am. Earth Sci.* 98, 102379. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102379>.
- J.G. Enloe, Middle Palaeolithic Cave Taphonomy: Discerning Humans from Hyenas at Arcy-sur-Cure, France, *Int. J. Osteoarchaeol.* 22 (2012) 591 – 602. doi: <https://doi.org/10.1002/oa.1276>.
- Y. Fernández-Jalvo, P. Andrews, Experimental effects of water abrasion on bone fragments, *J. Tapho.* 1 (2003) 147 - 163.
- Y. Fernández-Jalvo, P. Andrews, *Atlas of Taphonomic Identifications*, Springer, Dordrecht, 2016a. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7432-1>.
- Y. Fernández-Jalvo, P. Andrews, Corrosion and digestion, in: E. Delson, E. J. Sargis (Eds.), *Atlas of taphonomic identifications*, Springer, Dordrecht, 2016b, pp. 235 - 282.

- Y. Fernández-Jalvo, P. Andrews, Abrasion and rounding, in: E. Delson, E. J. Sargis (Eds.), *Atlas of taphonomic identifications*, Springer, Dordrecht, 2016c, pp. 169 - 200.
- Y. Fernández-Jalvo, L. Scott, P. Andrews, Taphonomy in paleoecological interpretations, *Quat. Sci. Rev.* 30 (2010) 1292 – 1302. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.07.022>.
- A.R. Fiorillo, An introduction to the identification of trample marks, *Curr. Res. Pleistocene* 1 (1984) 47 – 48.
- A.R. Fiorillo, Trample marks: caution from the Cretaceous, *Curr. Res. Pleistocene* 4 (1987) 73 – 75.
- A.R. Fiorillo, Taphonomy of Hazard Homestead Quarry (Ogallala Group), Hitchcock County, Nebraska, *Contrib. Geol.* 26 (1988) 57 – 97.
- G.C. Frison, L.C. Todd, Taphonomic study of the Colby Site mammoth bones, in: G.C. Frison (Ed.), *The Colby Mammoth Site: Taphonomy and Archaeology of a Clovis Kill in Northern Wyoming*, University of New Mexico Press, Albuquerque, 1986, pp.
- G.M. Gasparini, E.C. Holanda, H.I. Araújo-Júnior, L.S. Ávila. A Quaternary very young juvenile *Tapirus Brisson*, 1762 (Mammalia, Perissodactyla) from a cave deposit in northern Brazil: taxonomy and taphonomy, *Hist. Biol.* 28 (2015) 803–811. <https://doi.org/10.1080/08912963.2015.1035269>.
- D.S. Gillieson, *Caves: Processes, Development and Management*, first ed., Blackwell, Oxford, 1996.
- N.J. Gotelli, A.M. Ellison, Análise de dados multivariados, in: M.P. Pinto (Translator), *Princípios de estatística em ecologia*, Artmed, Porto Alegre, 2011, pp. 401 - 463.
- Ø. Hammer, D.A.T. Harper, Basic statistical methods, in: Ø. Hammer, D.A.T. Harper (Eds.), *Paleontological Data Analysis*, Blackwell Publishing, Malden, 2006a, pp. 8 - 60.
- Ø. Hammer, D.A.T. Harper, Introduction to multivariate data analysis, in: Ø. Hammer, D.A.T. Harper (Eds.), *Paleontological Data Analysis*, Blackwell Publishing, Malden, 2006b, pp. 61 - 77.
- Ø. Hammer, D.A.T. Harper, Paleobiogeography and paleoecology, in: Ø. Hammer, D.A.T. Harper (Eds.), *Paleontological Data Analysis*, Blackwell Publishing, Malden, 2006c, pp. 183 - 253.
- Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan, PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis, *Palaeontol. Electron.* 4(1) (2001) 9pp.
- G. Haynes, Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones, *Paleobiology* 6 (1980) 341 – 351. <https://doi.org/10.1017/S0094837300006849>.

- G. Haynes (1981). *Bone modifications and skeletal disturbances by natural agencies: studies in North America* [Doctoral thesis, Catholic University of America].
- G. Haynes, A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones, *Paleobiology* 9 (1983), 164 – 172.
<https://doi.org/10.1017/S0094837300007545>.
- A. Hill, A.K. Behrensmeyer, Disarticulation Patterns of Some Modern East African Mammals, *Paleobiology* 10(3) (1984) 366 – 376.
- A. Hubbe, A.S. Auler, A large Cervidae Holocene accumulation in Eastern Brazil: an example of extreme taphonomical control in a cave environment, *Int. J. Speleol.* 41(2) (2012), 297 – 305. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.15>.
- R.M. Hunt, Depositional setting of a Miocene mammal assemblage, Sioux County, Nebraska (U.S.A.), *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 24 (1978) 1 – 52.
[https://doi.org/10.1016/0031-0182\(78\)90006-8](https://doi.org/10.1016/0031-0182(78)90006-8).
- R.L. Lyman, *Vertebrate Taphonomy*, Cambridge University Press, Cambridge 1994a.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139878302>.
- R.L. Lyman, Vertebrate mortality, skeletonization, disarticulation, and scattering, in: R.L. Lyman (Ed.), *Vertebrate Taphonomy*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994b, pp. 114 - 160.
- R.L. Lyman, Diagenenesis in: R.L. Lyman (Ed.), *Vertebrate Taphonomy*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994c, pp. 417 - 433.
- R.L. Lyman, Other biostratigraphic factors, in: R.L. Lyman (Ed.), *Vertebrate Taphonomy*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994d, pp. 354 - 403.
- V. Maldonado, L.G.P. Monteiro, A. Rotti, C. Pereira, H.I. Araújo-Júnior, L.S. Avilla., Taphonomic aspects of deer (Mammalia, Cetartiodactyla, Cervidae) remains from a Quaternary cave deposit in Northern Brazil, *J. Sediment. Environ.* 1 (2016) 234 – 248.
<https://doi.org/10.12957/jse.2016.23026>.
- B.F.J. Manly, Análise de agrupamentos, in: *Métodos estatísticos multivariados: uma introdução*, third ed., S.I.C Carmona (Translator), Bookman, Porto Alegre, 2008a, 139 - 156.
- B.F.J. Manly, Análise de fatores, in: *Métodos estatísticos multivariados: uma introdução*, third ed., S.I.C Carmona (Translator), Bookman, Porto Alegre, 2008b, pp. 105 - 118.
- D.M. Martill, Bones as stones: The contribution of vertebrate remains to the lithologic record, in: S.K. Donovan (Ed.), *The processes of fossilization*, Columbia University Press, New York, 1991. 270 - 292.

- E.L. Mayer, A. Hubbe, J. Botha-Brink, A.M. Ribeiro, P.M. Haddad-Martim, W. Neves, 2020. Diagenetic changes on bone histology of Quaternary mammals from a tropical cave deposit in southeastern Brazil. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 537, 109372. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109372>.
- M.A. Medeiros, Fossildiagênese, in: I. S. Carvalho (Ed.), *Paleontologia: Conceitos e Métodos*, Editora Interciência, Rio de Janeiro, 2010, pp. 65 - 77.
- M.S. Micozzi, *Postmortem change in human and animal remains: a systematic approach*. Charles C. Thomas, Springfield, 1991.
- V.F. Novello, F.W. Cruz, M. Vuille, N.M. Stríkis, R. Lawrence-Edwards, H. Cheng, et al., 2017. A high-resolution history of the South American Monsoon from Last Glacial Maximum to the Holocene. *Sci. Rep.* 7, 44267. <https://doi.org/10.1038/srep44267>.
- L.D.D. Oliveira (1986). *Considerações sobre a ocorrência de Paleolama major (Liais, 1872) no Quaternário do Rio Grande do Norte* [Paper presentation]. 12th Simpósio Brasileiro de Geologia do Nordeste, João Pessoa, PB, Brazil.
- A.M. Oliveira, B. Becker-Kerber, L.M. Cordeiro, R. Borghezan, L.S. Avilla, M.L.A.F. Pacheco, C.M.D. Santos, Quaternary mammals from Central Brazil (Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul) and comments on paleobiogeography and paleoenvironments, *Rev. Bras. Paleontol.* 20(1) (2017) 31 – 44. <https://doi.org/10.4072/rbp.2017.1.03>.
- C. Paula-Couto, Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Espírito Santo. *An. Acad. Bras. Cienc.* 50(3) (1978), 365 – 379.
- C. Paula-Couto, *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 1979.
- C. Perônico, A.C. Srbek-Araújo, Diversidade Faunística Baseada em Escavação Tafonomicamente Orientada de Material Sub-Recente Preservado em Caverna da Região Cárstica de Lagoa Santa, Minas Gerais, *Arq. Mus. Nac.* 60(3) (2002) 195 – 198.
- L.B. Piló, A.S. Auler, W.A. Neves, X. Wang, H.R. Cheng, Lawrence Edwards, Revisitando a Lapa do Sumidouro: marco paleo-antropológico do Quaternário americano, *Rev. Bras. Paleontol.* 7(3) (2004) 337 – 348.
- C.A. Pirrone, L.A. Buatois, R.G. Bromley, Ichnotaxobases for bioerosion trace fossil in bones, *J. Paleontol.* 88(1) (2014), 195 – 203. <https://doi.org/10.1666/11-058>.

- J. Pokines, K. Faillace, J. Berger, D. Pirtle, M. Sharpe, A. Curtis, K. Lombardi, J. Admans, The effects of repeated wet-dry cycles as a component of bone weathering, *J. Archaeol. Sci. Rep.* 17 (2018) 433 – 441. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2017.11.025>.
- R. Potts, P. Shipman, Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania, *Nature* 291 (1981) 577 – 580.
- J.L. Rolim (1974). *Paleontologia e estratigrafia do Pleistoceno continental do Nordeste brasileiro “Formação Cacimbas”* [Master dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul]. Repositório digital LUME – UFRGS.
- L.O. Salles, G.S. Carvalho, M. Weksler, F.L. Sicuro, F. Abreu, A.R. Camardella, P.G. Guedes, L.S. Avilla, E.A.P. Abrantes, V. Sahate, I.S.A. Costa, 1999. Mammals from the Quaternary of Serra da Mesa (Goiás, Brazil). *Pub. Avul. Mus. Nac.* 78(1), e15.
- J.J. Saunders (1975). Late Pleistocene vertebrates of the western Ozark Highland, Missouri [Doctorate dissertation, The University of Arizona]. University Libraries, University of Arizona.
- N. Sekhon, V.F. Novello, F.W. Cruz, B.E. Wortham, T.G.R. Ribeiro, D.O. Breecker, 2021. Diurnal to seasonal ventilation in Brazilian caves. *Glob. Planet. Change* 197, 103378. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103378>.
- P. Shipman, *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*, Harvard University Press, Cambridge, 1981a.
- P. Shipman, Postdeposition and postfossilization distortion, in: P. Shipman (Ed.), *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*, Harvard University Press, Cambridge, 1981b, pp. 171 - 190.
- P. Shipman, Tracing the taphonomic history of an assemblage, in: P. Shipman (Ed.), *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*, Harvard University Press, Cambridge, 1981c, 99 - 122.
- P. Shipman, Why do bones and teeth become fossils?, in: P. Shipman (Ed.), *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*, Harvard University Press, Cambridge, 1981d, 17 - 44.
- P. Shipman, Faunal analysis, in: P. Shipman (Ed.), *Life History of a Fossil: An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*, Harvard University Press, Cambridge, 1981e, pp. 123 - 170.
- R.C., Silva, M. Berbert-Born, D.E.F. Bustamante, T.N. Santoro, F. Sedord, L.S. Avilla. Diversity and preservation of Pleistocene tetrapods from caves of southwestern Bahia,

- Brazil, J. South Am. Earth Sci. 90 (2019) 233 – 254. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.12.004>.
- L.H.M. Silva, (2015). Contribuições espeleológicas e paleontológicas da caverna do Complexo Suíço e geodiversidade do Lajedo do Rosário, Felipe Guerra/RN [Graduation monograph, Universidade Federal do Rio Grande do Norte]. Biblioteca Digital de Monografias – UFRN.
- M.J. Simms, Emplacement and preservation of vertebrates in caves and fissures, Zool. J. Linn. Soc. 112 (1994) 261 – 283. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1994.tb00320.x>.
- F.L. Souza-Cunha. Explorações paleontológicas no Pleistoceno do Rio Grande do Norte, Arq. Inst. Antropol. 2(1-2) (1966) 75 – 116.
- N.M. Stríkis, C.M. Chiessi, F.W. Cruz, M. Vuille, H. Cheng, E.A.S. Barreto, G. Mollenhauer, S. Kasten, I. Karmann, R. Lawrence-Edwards, J.P. Bernal, H. Sales. Timing and structure of Mega-SACZ events during Heinrich Stadial 1, Geophys. Res. Lett. 42 (2015) 5477 – 5484A. <https://doi.org/10.1002/2015GL064048>.
- E. Trajano, S. Secutti, M.E. Bichuette. Natural history and population data of fishes in caves of the Serra do Ramalho karst area, Middle São Francisco basin, northeastern Brazil, Biota Neotrop. 9(1) (2009) 129 – 133. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000100015>.
- L.H.M.S. Trifilio, H.I. Araújo-Júnior, K.O. Porpino, F.H.S. Barbosa, 2022. Mammal Taphonomy in a Cave Deposit from Quaternary of Brazil. Front. Ecol. Evol. 10, 830190. doi: <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.830190>.
- L.H.M.S. Trifilio, H.I. Araújo-Júnior, K.O. Porpino, The paleoichnofauna in bones of Brazilian Quaternary cave deposits and the proposition of two new ichnotaxa, Ichnos, 30(3) (2023) 207 – 234. <https://doi.org/10.1080/10420940.2023.2271125>.
- G. Utida, F.W. Cruz, R.V. Santos, A.O. Sawakuchi, H. Wang, L.C.R. Pessenda, V.F. Novello, M. Vuille, A.M. Strauss, A.C. Borella, N.M. Stríkis, C.C.F. Guedes, F.R.D. Andrade, H. Zhang, H. Cheng, R. Lawrence-Edwards, 2020. Climate changes in Northeastern Brazil from deglacial to Meghalayan periods and related environmental impacts. Quat. Sci. Rev. 250, 106655. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106655>.
- A.G. Vasconcelos, K.E.B Meyer, M.S. Campello, Mamíferos quaternários das cavidades ES-08, município de Prudente de Moraes, Minas Gerais: análises tafonômica e taxonômica, Rev. Bras. Paleontol. 18 (2015) 171 – 190. <https://doi.org/10.4072/rbp.2015.1.12>.

M.R. Voorhies, Taphonomy and populations dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska, Contrib. Geol. 1 (1969) 1 – 69.
https://doi.org/10.2113/gsrocky.8.special_paper_1.1.

Figure list:

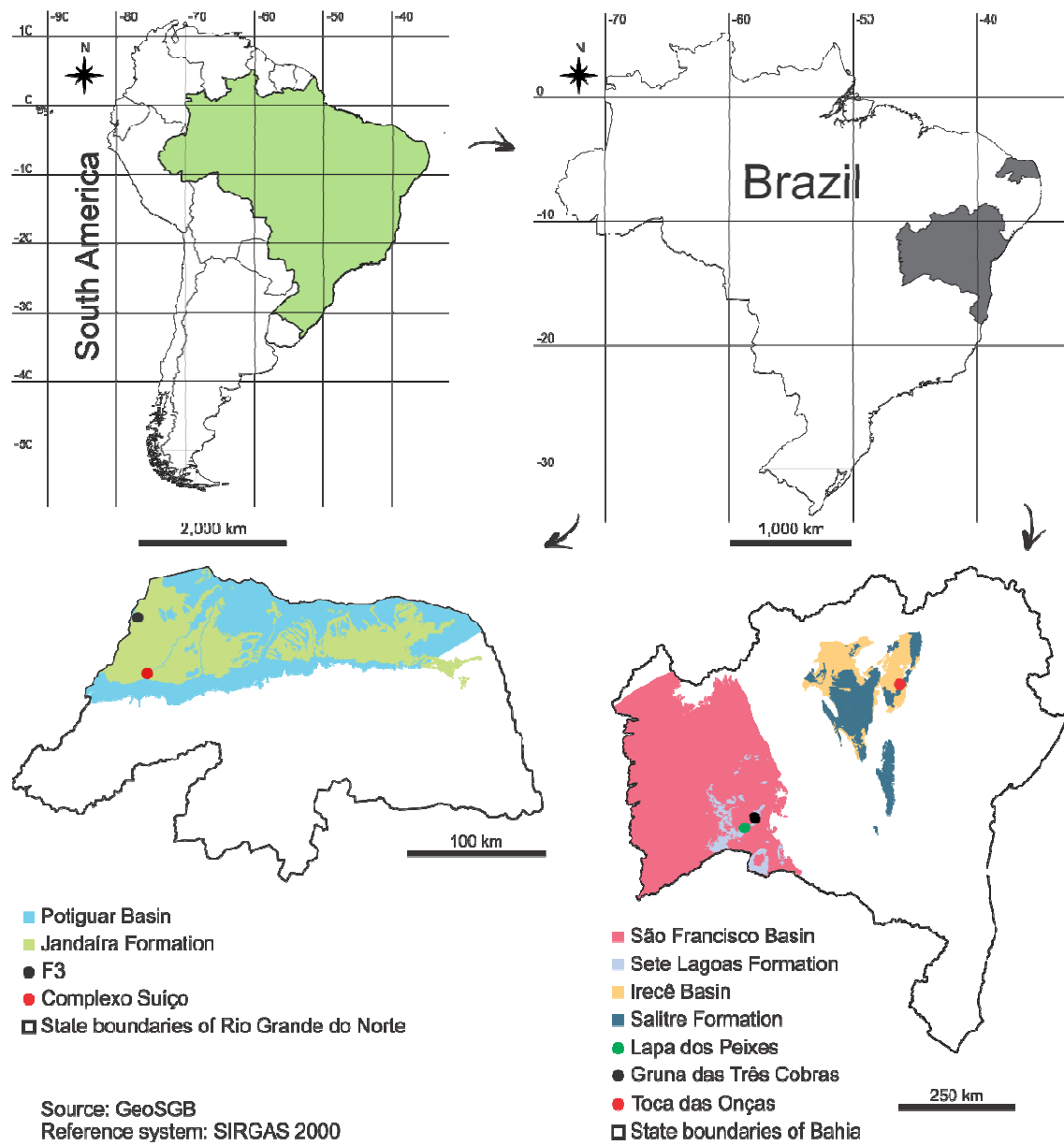


Figure 1. Localization map of the studied caves. (TWO COLUMNS)

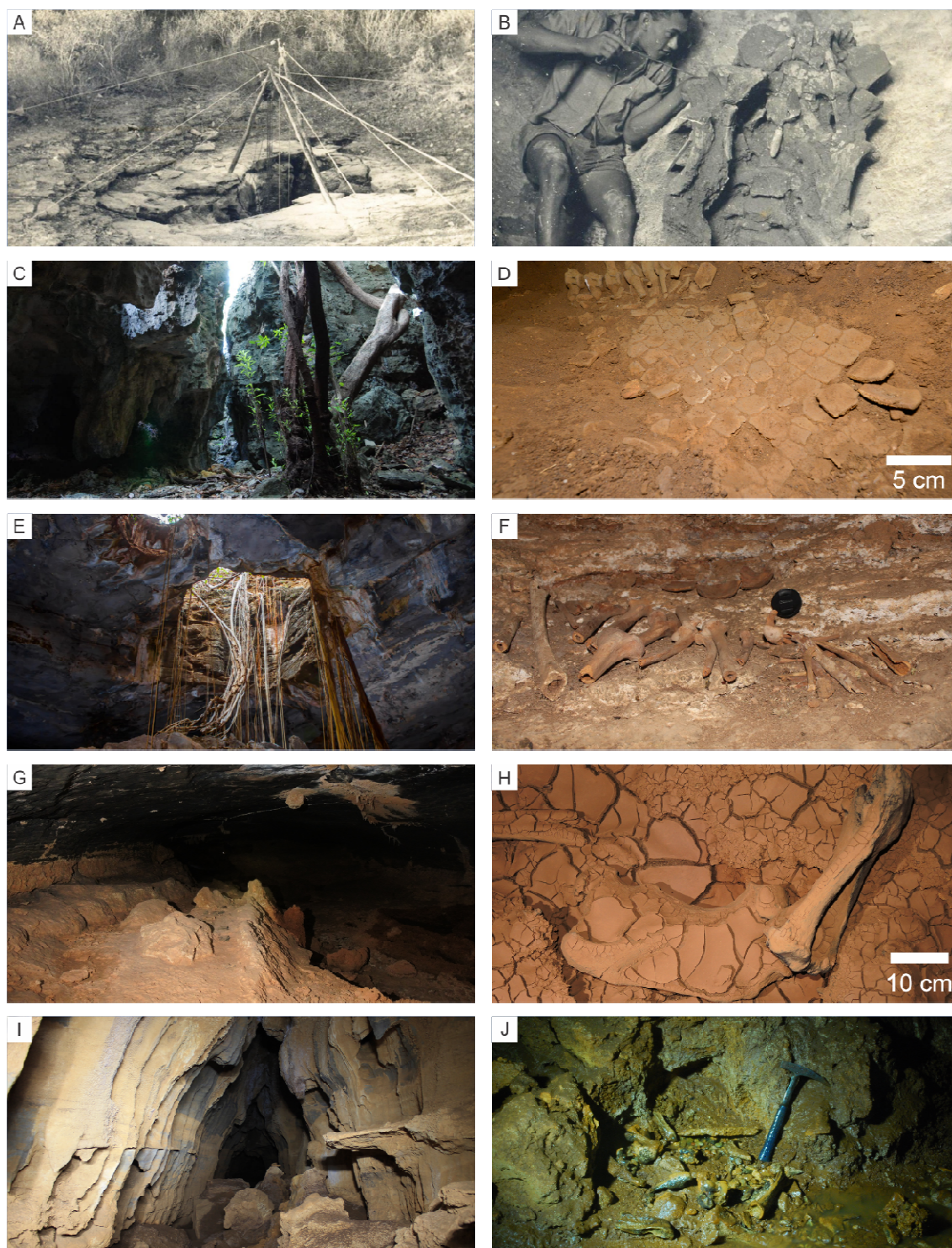


Figure 2. F3: A. Entrance. B. Fossils being collected. Complexo Suíço: C. Superior gallery. D. Fossil remains. Toca das Onças: E. Doline. F. Fossil remains. Lapa dos Peixes: G. Main gallery. H. Fossil remains. Gruna das Três Cobras: I. Gallery and collapsed blocks. J. Fossil remains. (TWO COLUMNS)

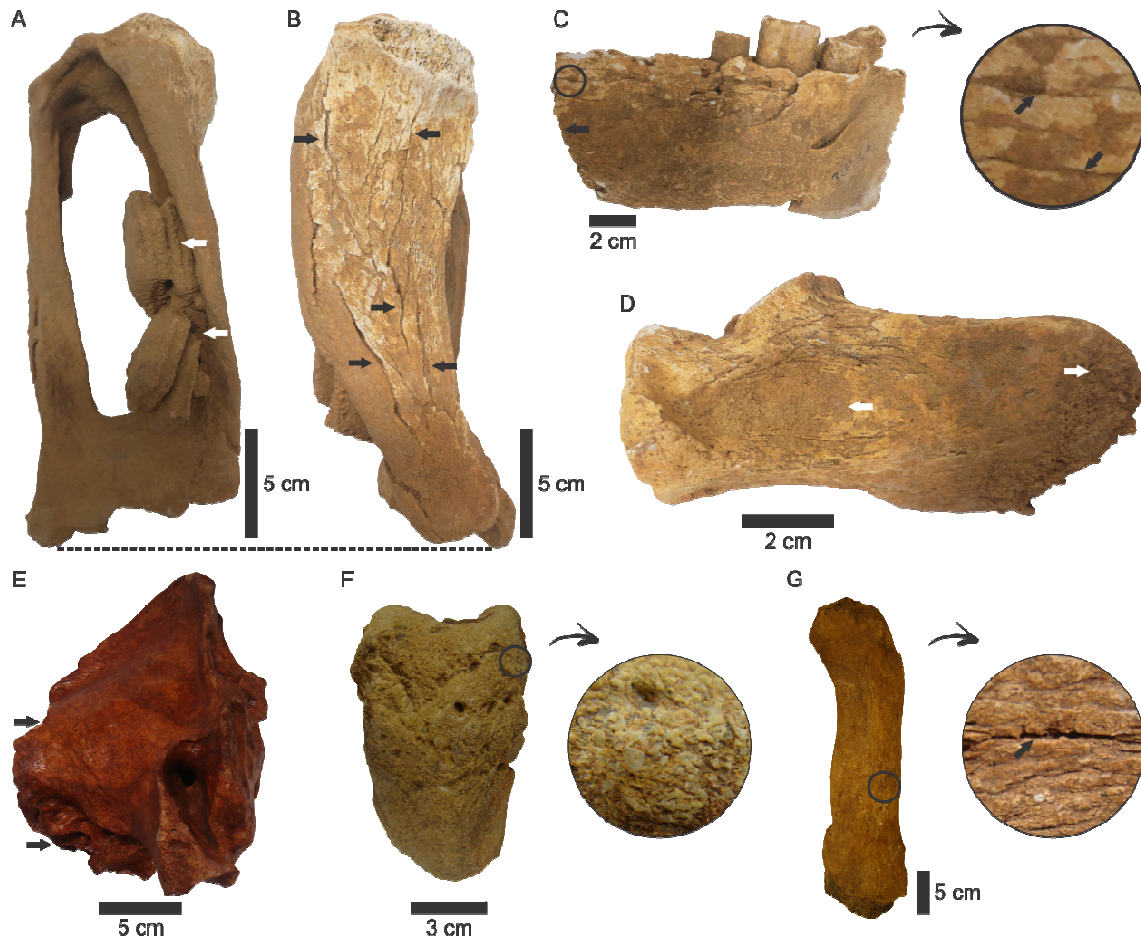


Figure 3. Taphonomic features on fossils from Complexo Suíço (A-D) and F3 (E-G). Tibia-fibula (MCC 3264.13-V) with stage 2 of incrustation (A, anterior view) and stage 3 of weathering (B, medial view). C. Mandible (MCC 3264.2-V) with stage 2 of weathering and irregular breaks, lateral view. D. Calcaneus (MCC 3264.14-V) with stage 1 of incrustation and complete, medial view. E. Cranium (MCC 976-V) of *Smilodon populator* with irregular breaks, left side. F. Femur (MCC 1141-V) of *Pachyarmatherium brasiliense* with mineral overgrowth, anterior view. G. Clavicle (MCC 329-V) of *Eremotherium laurillardi* with stage 2 of weathering, anterior view. All fossils from Complexo Suíço belong to *Holmesina paulacoutoi*. The black arrows point to breaks and weathering, and the white arrows point to incrustation. (TWO COLUMNS)

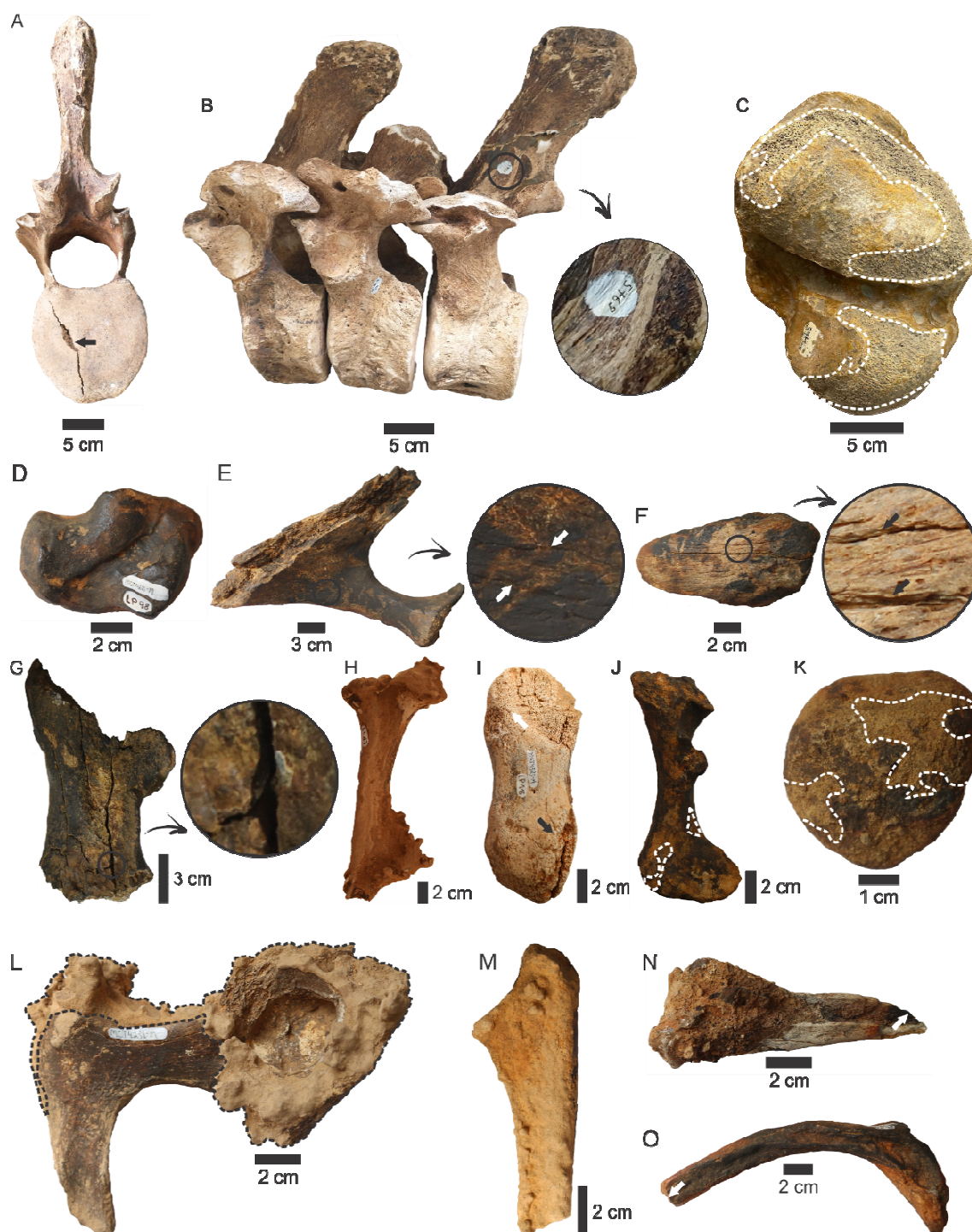


Figure 4. Taphonomic features on fossils from Toca das Onças (A-C) and Lapa dos Peixes (D-O). Lumbar vertebra (DGEO UFPE 5769) of *Eremotherium laurillardii* with perimortem fracture (A, posterior view) and stage 2 of weathering (B, left side). C. Astragalus (DGEO UFPE 8502) of *E. laurillardii* with stage 3 of corrosion. D. Navicular (MCT.M 4216) of *Catonyx cuvieri* without taphonomic features. E. Pelvis (MCT.M 4320) of Mammalia indet.

with stage 1 of weathering. F. Patella (MCT.M 4274) of *Valgipes bucklandi* with stage 2 of weathering. G. Bone fragment (MCT.M 4306) of Mammalia indet. with stage 3 of weathering. H. Tibia (MCT.M 4227) of *Nothrotherium maquinense* with stage 1 of abrasion. I. Carpus/tarsus (MCT.M 4323) of Mammalia indet. with stage 2 of abrasion. J. Metapodial (MCT.M 4250) of Scelidotheriinae ident. with stage 1 of corrosion. K. Patella (MCT.M 4318) of Cingulata indet. with stage 2 of corrosion. L. Pelvis (MCT.M 4231) of *N. maquinense* with stage 1 of incrustation. M. Ulna (MCT.M 4236) of *N. maquinense* with stage 2 of incrustation. N. Radius (MCT.M 4305) of Mammalia ident. with irregular breaks. O. Rib (MCT.M 4247) of Scelidotheriinae indet. with smooth breaks. The white arrows point to the weathering marks, abrasion, and breaks. The dashed lines in white and black outline corrosion and incrustation, respectively. (TWO COLUMNS)



Figure 5. Taphonomic features on fossils from Gruna das Três Cobras assemblages. A. Rib (MCT.M 4069) of *Palaeolama major* with stage 1 of weathering. B. Bone fragment (MCT.M 4152) of Mammalia indet. with stage 2 of weathering. C. Bone fragment (MCT.M 4198) of Mammalia indet. with stage 1 of abrasion. D. Femur (MCT.M 4210) of Mammalia indet. with stage 2 of abrasion. E. Cranium (MCT.M 4132) of Mammalia indet. with stage 1 of corrosion. F. Astragalus (MCT.M 4002) de Xenarthra indet. with stage 2 of corrosion. G. Pelvis (MCT.M 4068) of *P. major* with stage 1 of incrustation. H. Radius (MCT.M 4052) of *P. major* with stage 2 of incrustation. I. Femur (MCT.M 4082) of *Nechoerus* sp. with irregular breaks. J. Caudal vertebra (MCT.M 3998) of Xenarthra indet. with smooth break. K. Femur (MCT.M 4071) of *Tayassu pecari* without taphonomic features. The white arrows point to the weathering marks, abrasion, and breaks. The dashed lines in white and black outline the corrosion and the incrustation, respectively. (TWO COLUMNS)

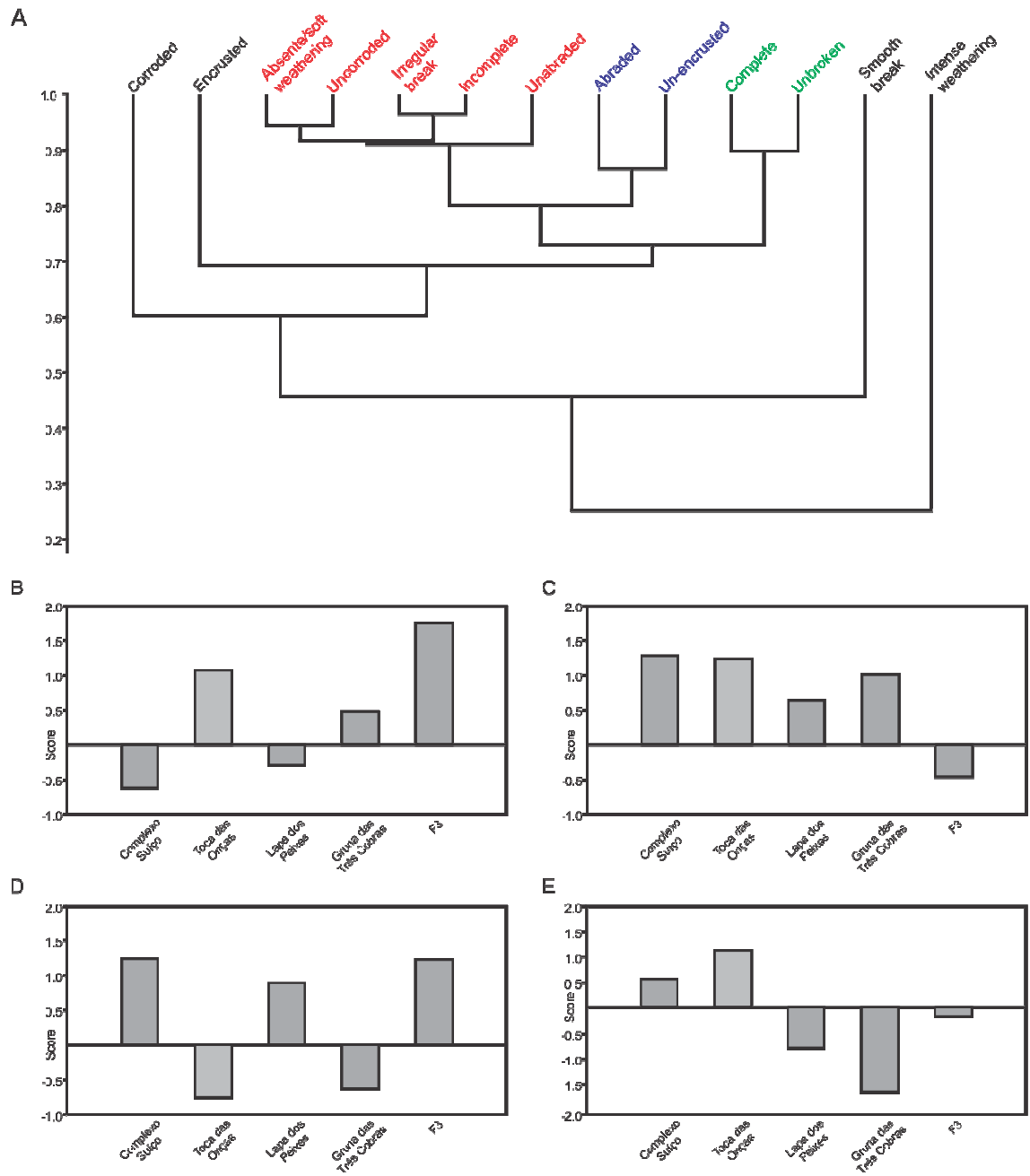


Figure 6. A. R-mode cluster analyses. Groups 1, 2 and 3 in red, blue and green, respectively. B. Q-mode factor analysis. B. Factor 1 (PC1). C. Factor 2 (PC2). D. Factor 3 (PC3). E. Factor 4 (PC4). (TWO COLUMNS)

Table list:

Table 1. Taxonomic composition and MNI of each cave (sensu Cabral-de-Carvalho, 1966; Rolim, 1974; Silva, 2015; Silva, et al. 2019; Trifilio et al., 2022). CS = Complexo Suíço; F3 = F3 cave; TO = Toca das Onças; LP = Lapa dos Peixes; TC = Gruna das Três Cobras; A = Adult; and S = Subadult.

Taxon	CS (A/S)	F3 (A/S)	TO (A/S)	LP (A/S)	TC (A/S)
Canidae indet.	0/0	0/1	0/0	0/0	0/0
Carnivora indet.	0/0	2/0	0/0	1/0	0/0
<i>Canis</i> indet.	0/0	0/0	0/0	1/0	4/1
Cervidae indet.	0/0	1/0	0/0	1/0	1/0
Cetartiodactyla indet.	0/0	0/0	0/0	0/0	0/1
<i>Chrysocyon</i> brachyurus	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
Cingulata indet.	0/0	1/1	0/0	1/0	0/0
<i>Didelphis</i> sp.	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
<i>Eremotherium</i> laurillardii	0/0	5/5	5/3	1/0	0/0
Felidae indet.	0/0	0/0	0/0	0/0	0/2
Glyptodontidae indet.	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0
<i>Glyptotherium</i> sp.	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0
<i>Holmesina</i> majus	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1
<i>Holmesina</i> paulacoutoi	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0
<i>Hydrochoerus</i> hydrochaeris	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
Mammalia indet.	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Megalonychidae indet.	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
Megatheriidae indet.	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0
Myodontinae indet.	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0
<i>Neochorus</i> sp.	0/0	0/0	0/0	1/0	2/2
<i>Nothrotherium</i> maquinensis	0/0	0/0	1/0	2/2	0/1
<i>Notiomastodon</i> platensis	0/0	2/1	2/0	0/0	0/1
<i>Pachyarmatherium</i> brasiliense	0/0	6/1	0/0	0/0	0/0
<i>Palaeolama</i> major	0/0	1/1	0/0	2/1	4/2
<i>Pampatherium</i> sp.	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0
<i>Panthera</i> onca	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
Scelidotheriinae indet.	0/0	0/0	0/0	1/1	2/0
<i>Smilodon</i> populator	0/0	3/1	0/0	0/0	1/0
<i>Tapirus</i> sp.	0/0	0/2	0/0	0/1	1/0
<i>Tayassu</i> pecari	0/0	0/0	0/0	1/0	2/0
Tayassuidae indet.	0/0	1/0	0/0	0/0	1/0
Toxodontidae indet.	0/0	0/0	1/0	0/0	1/0
<i>Toxodon</i> sp.	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0
<i>Valgipes</i> bucklandi	0/0	0/0	0/0	2/0	2/0
Xenarthra indet.	0/0	1/0	0/0	1/0	0/0
<i>Xenorhinotherium</i> bahiensis	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1

Table 2. Adjusted taphonomic features.

Attribute	Stage	Description
Animal size	Small-sized	Less than 10 kg
	Mid-sized	10–100 kg
	Large-sized	100–1,000 kg
	Mega-sized	Over 1,000 kg
Ontogeny	Subadult	Unfused epiphysis and sutures
	Adult	Fused epiphysis and sutures
Physical integrity	Fragment	Less than 50% of original structure
	Partial	50–95% of original structure
	Complete	More than 95% of original structure
Weathering	0	No signs
	1	Superficial cracking
	2	Well-marked cracks
	3	Fibrous and rough texture
	4	Small and large splinters
	5	Lost original form
Abrasion	0 (Unabraded)	No signs
	1 (Light abrasion)	Edges with little polish
	2 (Moderate abrasion)	Edges well rounded and polish in bone surface
	3 (Intense abrasion)	Edges extremely rounded and high polish in bone surface
Corrosion	0 (Uncorroded)	No signs
	1 (Light corrosion)	Corrosion does not reach the cancellous bone
	2 (Moderate corrosion)	Corrosion reaches the cancellous bone and less than 50% of the bone surface
	3 (Intense corrosion)	Corrosion reaches the cancellous bone and more than 50% of the bone surface
Incrustation	0 (Um-encrusted)	No signs
	1 (Light incrustation)	Up to 50% of the bone surface is encrusted
	2 (Intense incrustation)	More than 50% of bone surface is encrusted
Fluvial Transportability Index	FTI < 50	No/little transportability
	50 < FTI < 75	Moderate transportability
	FTI > 75	High transportability
Voorhies Index	Group I	No/little transportability
	Group I&II	Little to moderate transportability
	Group II	Moderate transportability
	Group II&III	Moderate to high transportability
	Group III	High transportability
Assemblage type	<i>In situ</i> -preserved	In the death place
	Peripheral	Little transport from the death place
	<i>Ex-situ</i> preserved	High transport from the death place

Table 3. Size of each taxon according to the estimated mass.

Taxon	Size	Mass (Kg)	Reference
<i>Catonyx cuvieri</i>	Large	780	Barbosa et al. (2023)
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Medium	30	Rodden et al. (2004)
<i>Didelphis</i> sp.	Small	2*	Smith et al. (2003)
<i>Eremotherium laurillardi</i>	Mega	4490	Barbosa et al. (2023)
<i>Glyptotherium</i> sp.	Large	750	Barbosa et al. (2023)
<i>Holmesina majus</i>	Large	195**	-
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	Large	195	Barbosa et al. (2023)
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	Medium	44	Ferraz et al. (2005)
<i>Nechoerus</i> sp.	Large	200	Ghizzoni (2014)
<i>Nothrotherium maquinensis</i>	Large	150	Barbosa et al. (2023)
<i>Notiomastodon platensis</i>	Mega	6865	Dantas (2022)
<i>Pachyarmatherium brasiliense</i>	Large	150	Barbosa et al. (2023)
<i>Palaeolama major</i>	Large	305	Dantas (2022)
<i>Pampatherium</i> sp.	Large	240***	Barbosa et al. (2023)
<i>Panthera onca</i>	Large	105	Hoogesteijn and Mondolfi (1996)
<i>Smilodon populator</i>	Large	330	Dantas (2022)
<i>Tapirus</i> sp.	Large	230****	Dantas et al. (2021)
<i>Tayassu pecari</i>	Medium	22	Schwarm et al. (2010)
<i>Toxodon</i> sp.	Mega	2226*****	Dantas (2022)
<i>Valgipes bucklandi</i>	Large	730	Barbosa et al. (2023)
<i>Xenorhinotherium bahiensis</i>	Mega	1126	Dantas (2022)

Table 4. Taphonomic features that are present and absent in each assemblage. The numbers 0 and 1 indicate absence and presence, respectively. *Predominating variable.

Taphonomic attribute	Complexo Suíço	Toca das Onças	Lapa dos Peixes	Gruna das Três Cobras	F3
Complete	1	1	1	1	1
Incomplete	1*	1*	1*	1*	1*
Unbroken	1	1	1	1	1
Irregular break	1*	1*	1*	1*	1*
Smooth break	0	0	1	1	1
Absent/soft weathering	1*	1*	1*	1*	1*
Intense weathering	1	0	1	0	1
Unabraded	1*	1	1*	1*	1*
Abraded	0	1*	1	1	1
Uncorroded	1*	1*	1*	1*	1*
Corroded	0	1	1	1	1
Un-encrusted	0	1*	1	1*	1*
Encrusted	1*	1	1*	1	1

APÊNDICE D – Comprovante de submissão do manuscrito submetido à revista *Journal of South American Earth Sciences*

