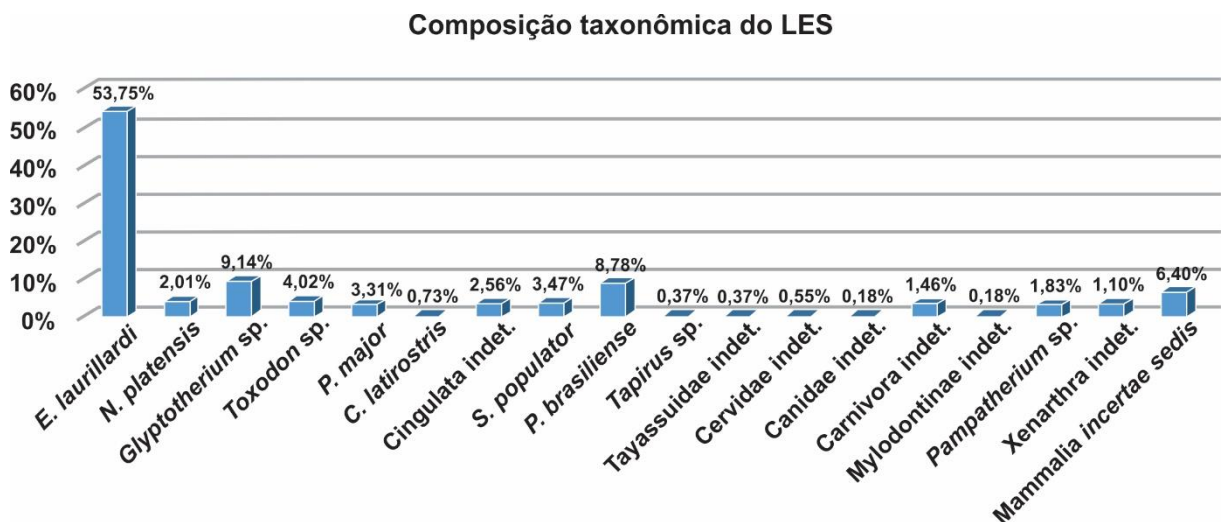


4. RESULTADOS

4.1. Composição taxonômica e estágios ontogenéticos

A assembleia fóssilífera do LES é composta por pelo menos 17 táxons distintos (CABRAL-DE-CARVALHO, 1966; DAMASCENO, 1973; OLIVEIRA, 1986; SOUZA-CUNHA, 1966; SANTOS, 2001; SANTOS *et al.*, 2002; PORPINO & SANTOS, 2003; PORPINO *et al.*, 2004, 2005, 2009; ARAÚJO-JÚNIOR & PORPINO, 2011; Figura 11), sendo seis táxons identificados a nível de espécie. Os demais táxons foram atribuídos a níveis de gênero (4), família (4), ordem (2) e superordem (1). Além desses, 35 elementos esqueléticos só puderam ser identificados a nível de classe devido à alta fragmentação.

Figura 11 – Composição taxonômica do LES e representatividade dos táxons no depósito.



Fonte: O autor, 2018.

4.1.1. Mamíferos

A assembleia de mamíferos compreende pelo menos 16 táxons, dentre os quais foi possível identificar: (i) *Eremotherium laurillardi* Lund, 1842 (Folivora: Megatheriidae); (ii) *Glyptotherium* sp. (Cingulata: Glyptodontidae); (iii) *Pachyarmatherium brasiliense*, Porpino, Fernícola & Bergqvist, 2009 (Cingulata: Pachyarmatheriidae); (iv) *Toxodon* sp. (Notoungulata: Toxodontidae); (v) *Smilodon populator* Lund, 1942 (Carnivora: Felidae); (vi) *Palaeolama major* Liais, 1872 (Artiodactyla: Camelidae); (vii) Cingulata indet.; (viii) *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888; Proboscidea: Gomphotheriidae); (ix) *Pampatherium* sp. (Cingulata: Pampatheriidae); (x) Carnivora indet.; (xi) Xenarthra indet.; (xii) Cervidae indet. (Artiodactyla: Cervidae); (xiii) *Tapirus* sp. (Perissodactyla: Tapiridae); (xiv) Tayassuidae indet. (Artiodactyla: Tayassuidae); (xv) Canidae indet. (Carnivora: Canidae); (xvi) Mylodontidae indet. (Folivora: Mylodontidae); e Mammalia *incertae sedis*.

Os valores de NISP e MNI para essa assembleia foram calculados em 543 e 41 (Figura 12), respectivamente, o que reflete a dominância de mamíferos no depósito. Contudo é importante ressaltar os altos valores de MNI de *P. brasiliense* (7), que apresentou seis indivíduos adultos e um subadulto, e de *E. laurillardi* (10), com cinco indivíduos adultos e cinco indivíduos subadultos.

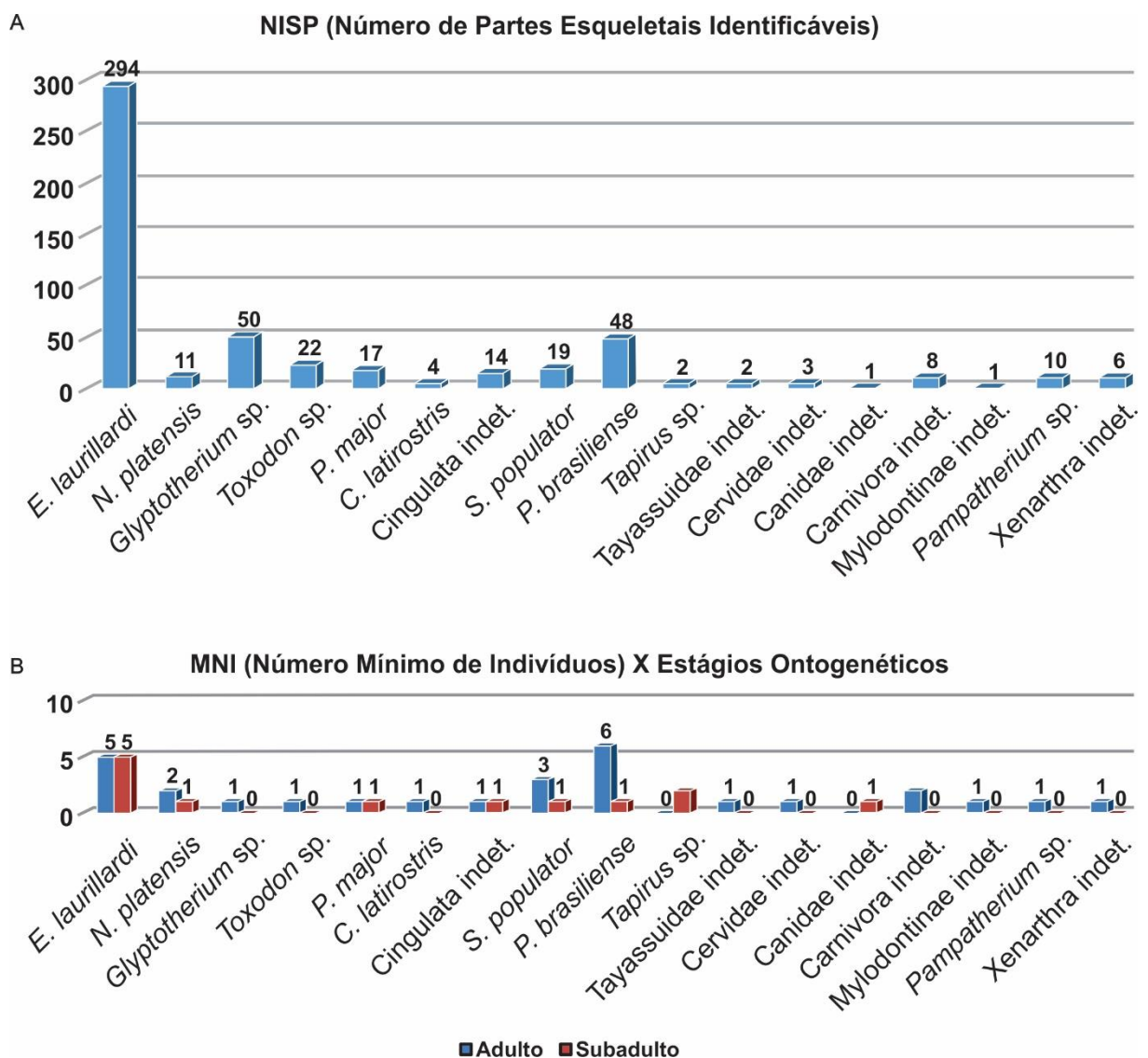
4.1.2. Não-mamíferos

Somente dois táxons não-mamíferos foram identificados no registro fóssil do LES. São dois répteis pertencentes a um indivíduo subadulto de *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (Crocodylia: Alligatoridae) e um Testudinae indet. (Reptilia: Testudinata). Entretanto, este último foi excluído das análises por ser representado somente por osteodermos e, portanto, não foi contabilizado entre os 17 táxons abordados neste trabalho.

4.1.3 Estágios ontogenéticos

Dos 547 espécimes, apenas quatro não puderam ser avaliados quanto ao estágio ontogenético. Os demais contabilizam 390 espécimes pertencentes a adultos (71,30%) e 153 ossos pertencentes a subadultos (27,97%).

Figura 12 – Unidades quantitativas.



Legenda: A. valores de NISP para cada táxon do LES; B. Valores de MNI discriminado para cada táxon em função dos estágios ontogenéticos observados.

Fonte: O autor, 2018.

4.2 Padrões tafonômicos

4.2.1 Articulação

As considerações sobre a articulação dos fósseis foram baseadas em Cabral-de-Carvalho (1966), coletor do material, o qual constatou não somente um alto grau de desarticulação, como também mistura entre espécimes de diferentes táxons. Entretanto, sabe-se que alguns fragmentos de carapaças de *P. brasiliense* foram encontrados ainda articulados (CABRAL-DE-CARVALHO, 1966).

4.2.2. Representatividade óssea e fragmentação

Em relação à integridade física dos fósseis, aproximadamente 45,52% são fragmentos, 28,70% são parciais e somente 25,59% estão completos.

4.2.3. Seleção por transporte

4.2.3.1. Equivalência hidráulica

Não há equivalência hidráulica entre o tamanho dos ossos e a granulometria dos sedimentos nos quais os fósseis foram depositados.

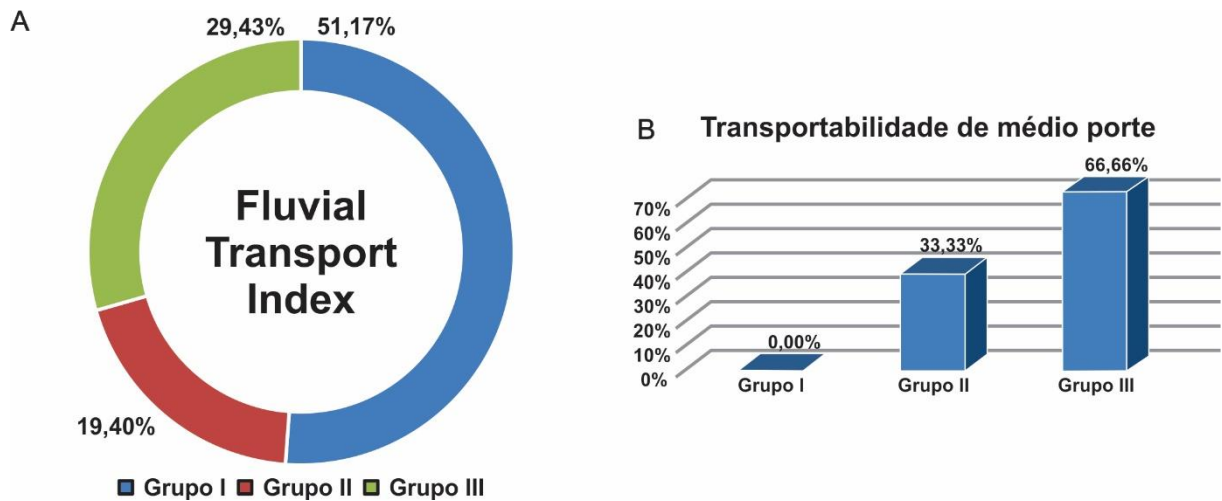
4.2.3.2. *Fluvial Transport Index (FTI)*

Essa análise revelou que a maior parte dos ossos pertencem ao Grupo I, o qual inclui os elementos mais transportáveis (Figura 13). Entretanto, é importante mencionar que há uma significativa representatividade do Grupo III (elementos menos transportáveis), pois é o segundo grupo a apresentar mais elementos nas cavernas do LES.

4.2.3.3. Transportabilidade de vertebrados de médio porte (*TMV*)

Há apenas alguns espécimes pertencendo a animais de médio porte, o que gerou resultados bem superficiais. Porém foi observado que o Grupo III (elementos menos transportáveis) é o mais presente na amostra.

Figura 13 – Grupos de transportabilidade.



Legenda: A. Grupos de transportabilidade de FTI; B. Grupos de transportabilidade para vertebrados de médio porte.

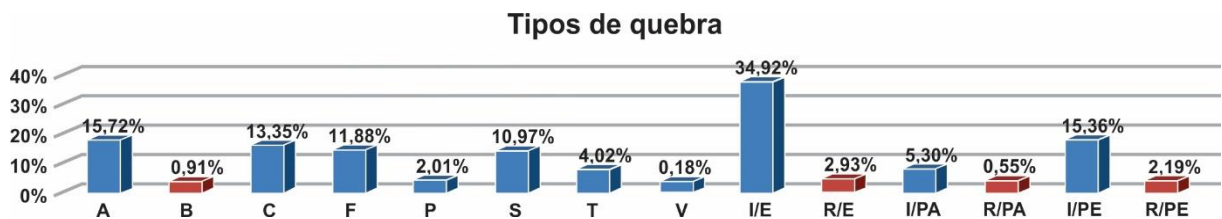
Fonte: O autor, 2018.

4.2.4. Modificações ósseas não-biogênicas

4.2.4.1. Quebras

Foram identificados 14 tipos morfológicos de quebras (Figura 14), com destaque àquelas produzidas na etapa pré-fossildiagenéticas (97,80%). As quebras pós-fossildiagenéticas representam apenas 4,75%.

Figura 14 – Tipos morfológicos de quebras (para ossos longos) encontradas no LES.



Legenda: A. Articular; B. Abatimento; C. Colunar; F. Descamação; P. Perfuração; S. Serrilhada; T. Aparagem; V. Em forma de “V”; I/E. Irregular e espiralada; R/E. Regular e espiralada; I/PA. Irregular e paralela; R/PA. Regular e paralela; I/PE. Irregular e perpendicular; R/PE. Regular e perpendicular; Barras azuis representam quebras pré-fossilização e barras vermelhas, quebras pós-fossilização.

4.2.4.2. Marcas de ressecamento

Os estágios de menor intensidade de ressecamento foram os que predominaram nos ossos, sendo o estágio 0 o mais presente nas amostras (80,99%). O estágio 1 corresponde a 11,70% e o estágio 2 a 5,67%. Entretanto, há fósseis que alcançaram até os estágios 3 (1,46%) e 4 (0,18%), e o estágio 5 não foi observado (Figura 15).

Figura 15 – Marcas de ressecamento.



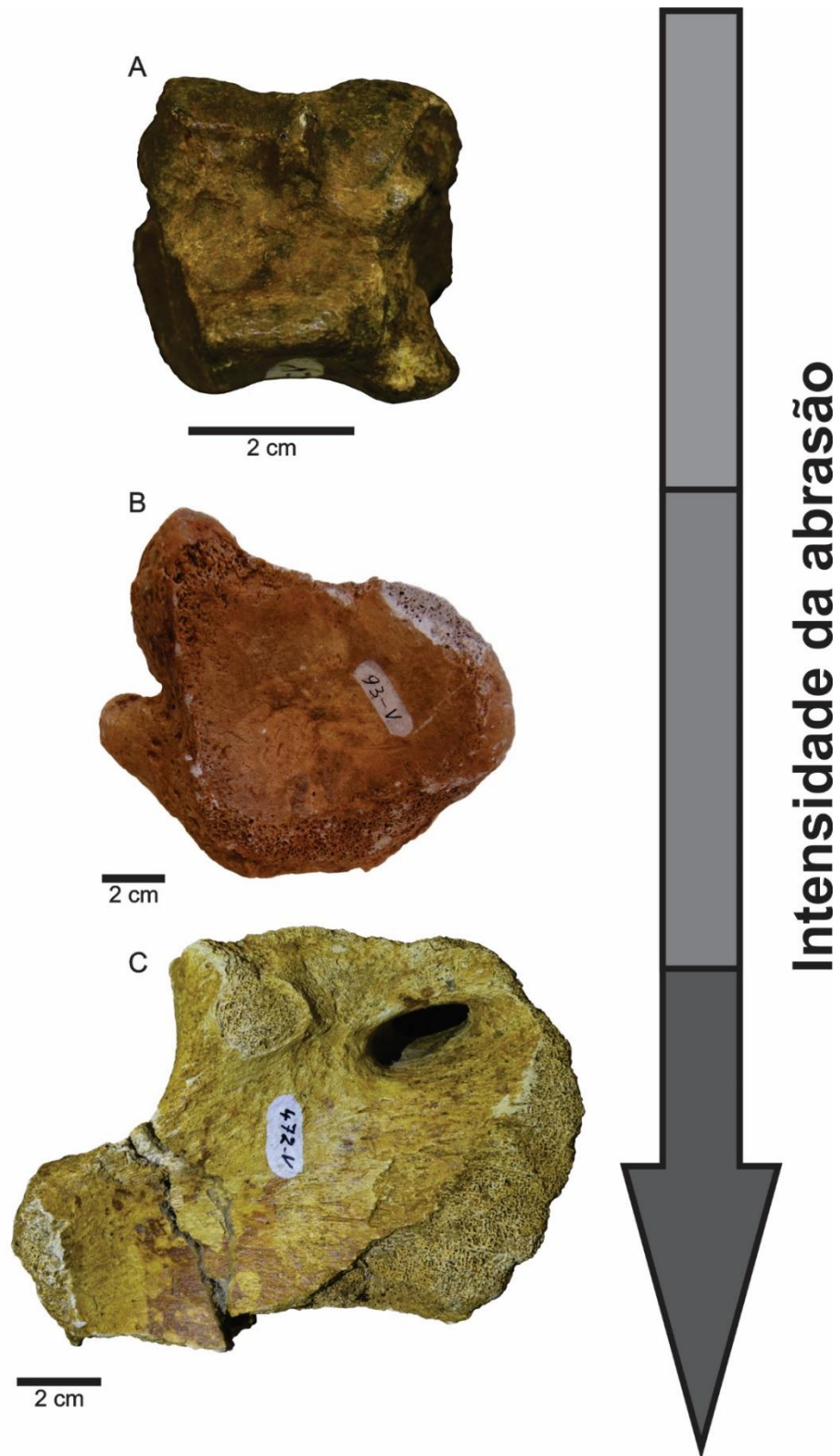
Legenda: A. Ectocuneiforme (MCC 427-V) com estágio 0 de intemperismo; B. Metacarpo (MCC 328-V) apresentando estágio 1 de intemperismo; C. Clavícula (MCC 329-V) com estágio 2 de intemperismo; D. Vértebra (MCC 115-V) apresentando estágio 3 de intemperismo; E. Tibia (MCC 118-V) apresentando estágio 4 de intemperismo. Todos os ossos pertencem a indivíduos de *E. laurillardi*.

Fonte: O autor, 2018.

4.2.4.3. Marcas de abrasão

Mais da metade das amostras não apresenta sinais de abrasão (Figura 16), ou seja, permaneceram no estágio 0 (52,29%). Porém também foi possível observar fósseis no estágio 1 (37,11%) e no estágio 2 (10,60%).

Figura 16 – Marcas de abrasão



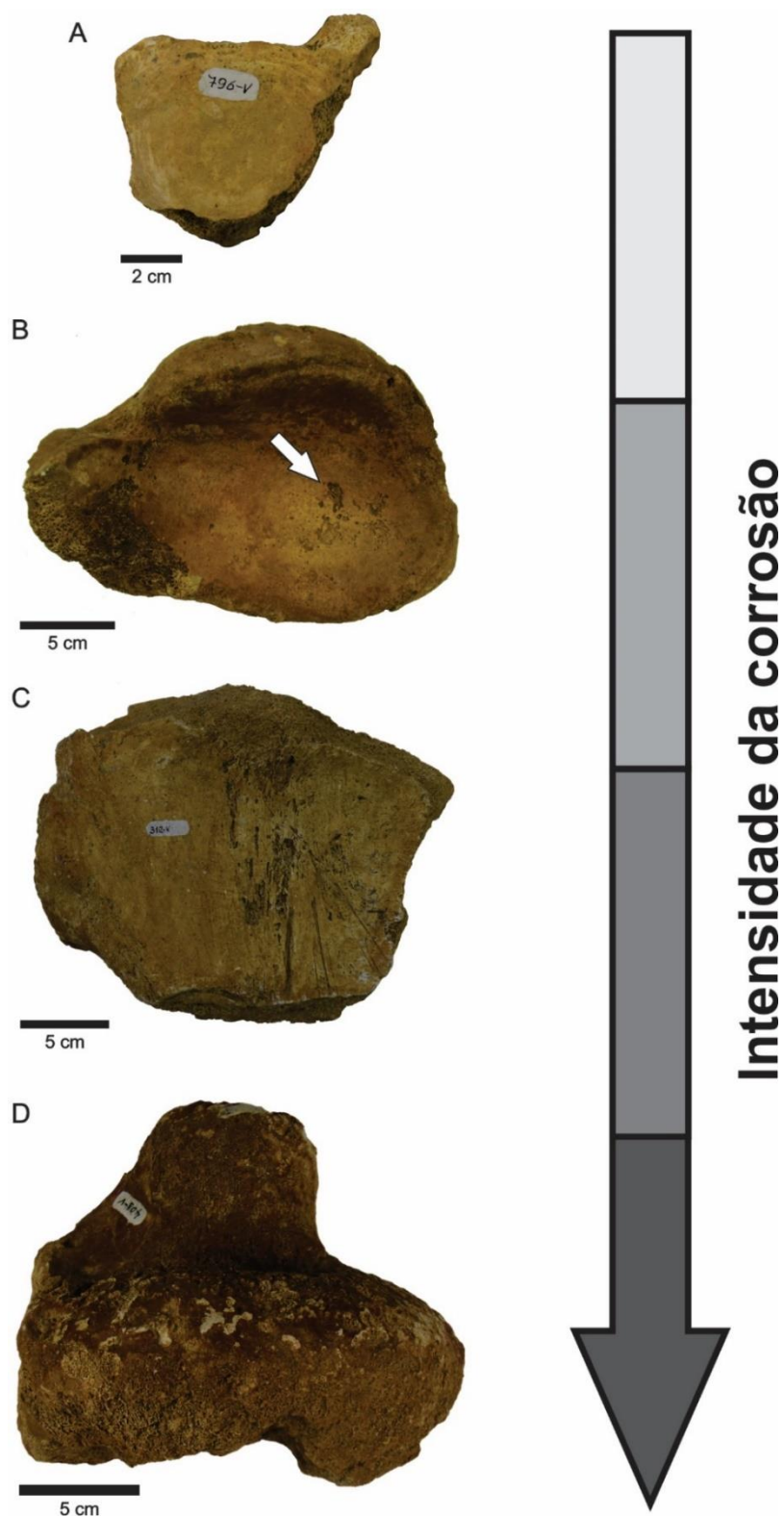
Legenda: A. Metatarso (MCC 176-V) de *Glyptotherium* sp. em estágio 0 de abrasão; B. Metatarso (MCC 93-V) de *E. laurillardi* com bordas abradidas, representando o estágio 1 de abrasão; C. Fragmento ósseo (MCC 472-V) de *Mammalia incertea sedis* apresentando estágio 2 de abrasão.

Fonte: O autor, 2018.

4.2.4.4. Marcas de corrosão

Foram identificados todos os níveis corrosivos nos fósseis da assembleia (Figura 17). A predominância é dos fósseis sem alteração (53,93%), embora os níveis de maior intensidade corrosiva também tenham sido observados em alguns fósseis.

Figura 17 – Marcas de corrosão.



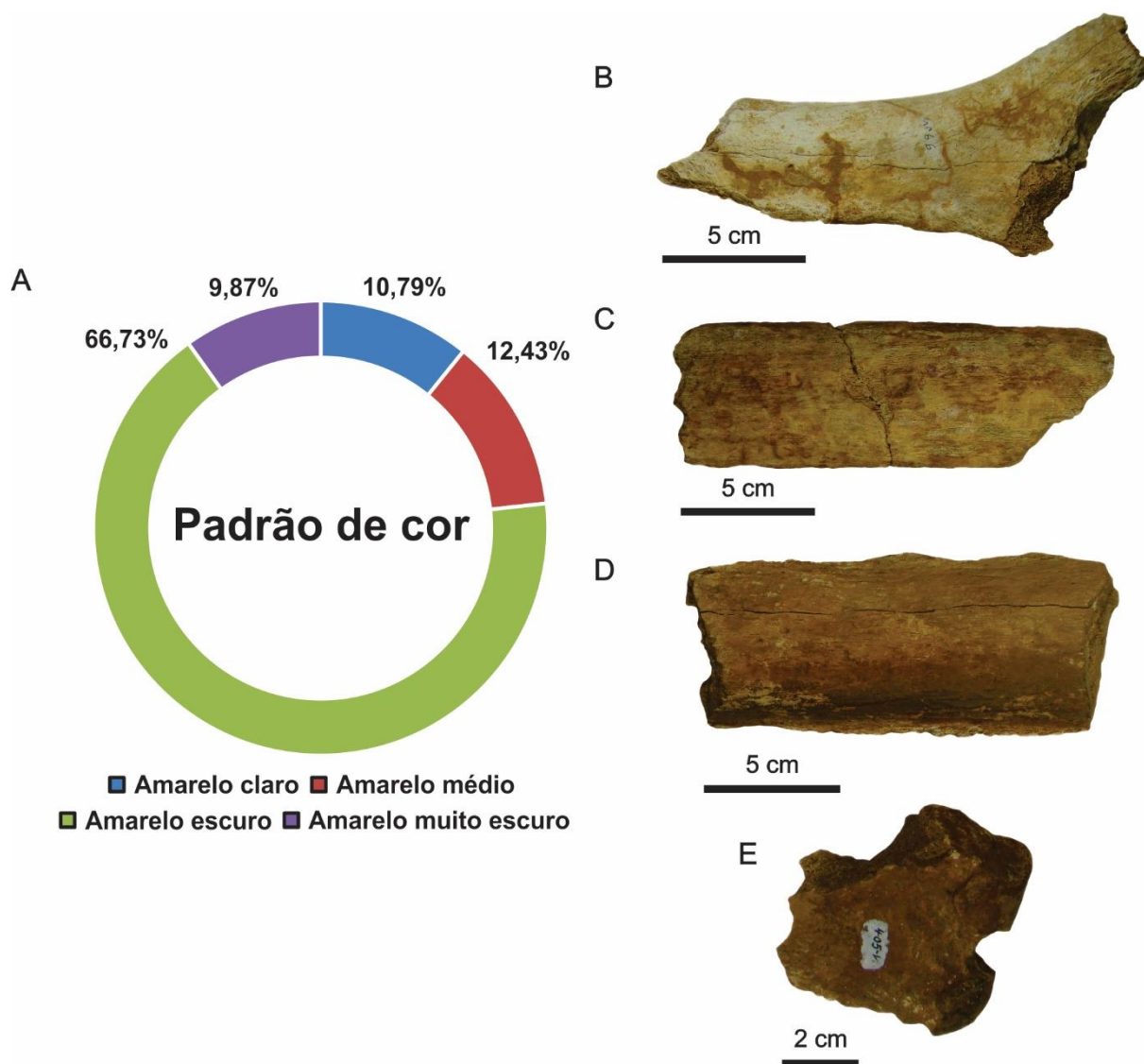
Legenda: A. Vértebra (MCC 796-V) apresentando estágio 0 de corrosão EL; B. Metacarpo (MCC) apresentando estágio 1 de corrosão; C. Bacia (MCC 32-V) apresentando estágio 2 de corrosão; D. Astrágalo (MCC 210-V) apresentando estágio 3 de corrosão. Todos os fósseis pertencem a indivíduos de *E. laurillardi*. Seta branca indicando a porção corroída.

Fonte: O autor, 2018.

4.2.5 Evidências pós-soterramento

Essas feições estão relacionadas à coloração dos ossos e à presença de permineralização, incrustação, sobrecrecimento de minerais ou deformação. As cores observadas possuem pouca variação dentro das tonalidades de amarelo (carta 10YR), apresentando apenas quatro tons principais (Figura 18): (i) amarelo escuro (DY, código 7/8); (ii) amarelo médio (MY, código 8/8); (iii) amarelo claro (LY, código 8/4); e (iv) amarelo muito escuro (VY, código 6/8).

Figura 18 – Padrão de cor.



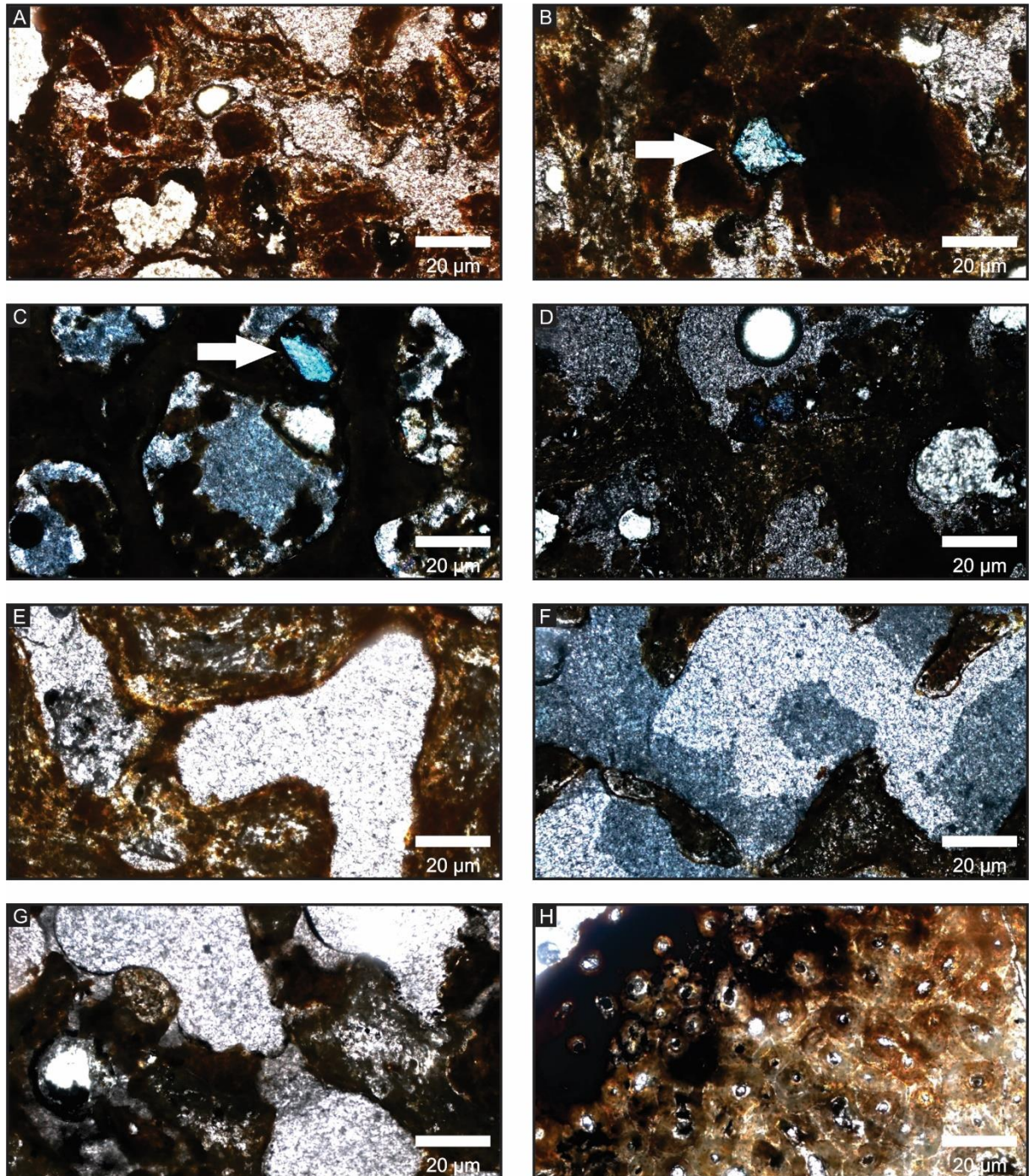
Legenda: A. Gráfico refletindo as colorações encontradas no LES; B. Amarelo claro (MCC 990-V); C. Amarelo médio (MCC 829); C. Amarelo escuro (MCC 805-V); D. Amarelo muito escuro (MCC 405-V). Todos os fósseis são costelas de *E. laurillardi*.

Fonte: O autor, 2018.

A permineralização é um tipo de fossilização presente, apesar de pouca intensa nos fósseis do LES. Porém, um fêmur (MCC 1141-V) de *P. brasiliense* apresentou sobrecrecimento de minerais (Figura 20A). Também foi observada incrustação em três mandíbulas (MCC 205-V, MCC 2976-V e MCC 2981-V; Figura 20D) de *E. laurillardi*, as quais são compostas por carbonato e/ou fragmentos de ossos.

A deformação foi observada em apenas uma falange (MCC 231-V) de *E. laurillardi* e um fêmur (MCC 1145-V) de *P. brasiliense*. A falange apresenta encurtamento no eixo cranial-caudal e alongamento nos eixos dorsal-palmar e distal-proximal, fazendo com que o osso pareça mais curto e mais espesso que o normal. O fêmur apresenta encurtamento do eixo cranial-caudal e alongamento dos eixos proximal-distal e medial-lateral, fazendo com que a peça se torne mais fina e mais alongada que um fêmur não deformado (figuras 20B e 20C).

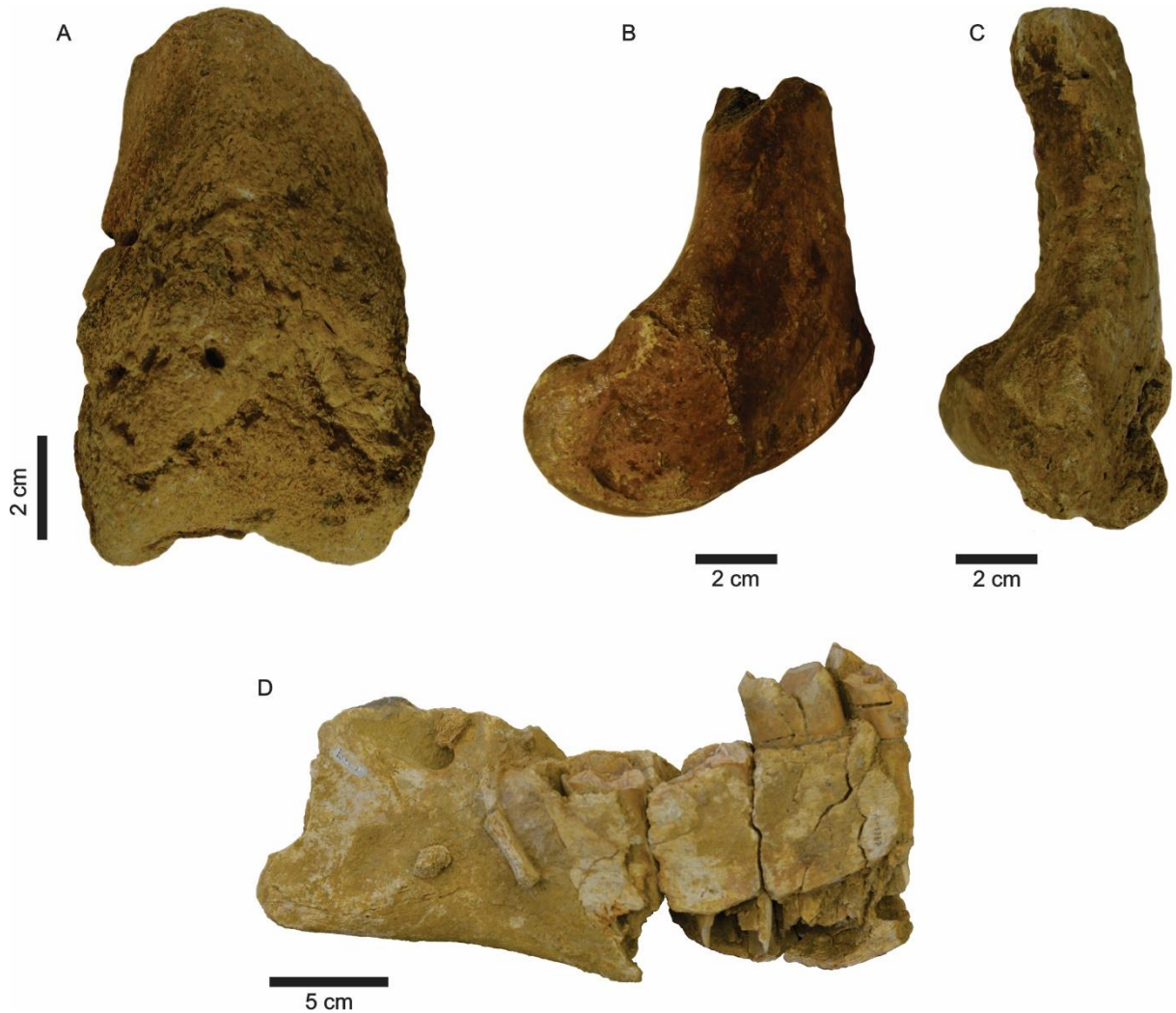
Figura 19 – Fotomicrografias das oitos lâminas confeccionadas a partir de ossos de *Mammalia incertae sedis*.



Legenda: Notar o preenchimento raro ou ausente dos poros. Em B e C, setas brancas indicam poucos cristais de calcita preenchendo os poros. Todas as fotos apresentam aumento de 50X. A, E, F, G e H em nicóis paralelos e B, C e D em nicóis cruzados.

Fonte: O autor, 2018.

Figura 20 – Feições de pós-soterramento.



Legenda: A. Fêmur (MCC 1141-V; vista anterior) de *P. brasiliense* apresentando sobrecrecimento de minerais; B. Fêmur (MCC 998-V; vista medial) de *P. brasiliense* sem distorção; C. Fêmur (MCC 1145-V; vista medial) de *P. brasiliense* apresentando deformação; D. Mandíbula (MCC 2891-V, vista lateral) de *E. laurillardi* com inscrustação.

Fonte: O autor, 2018.

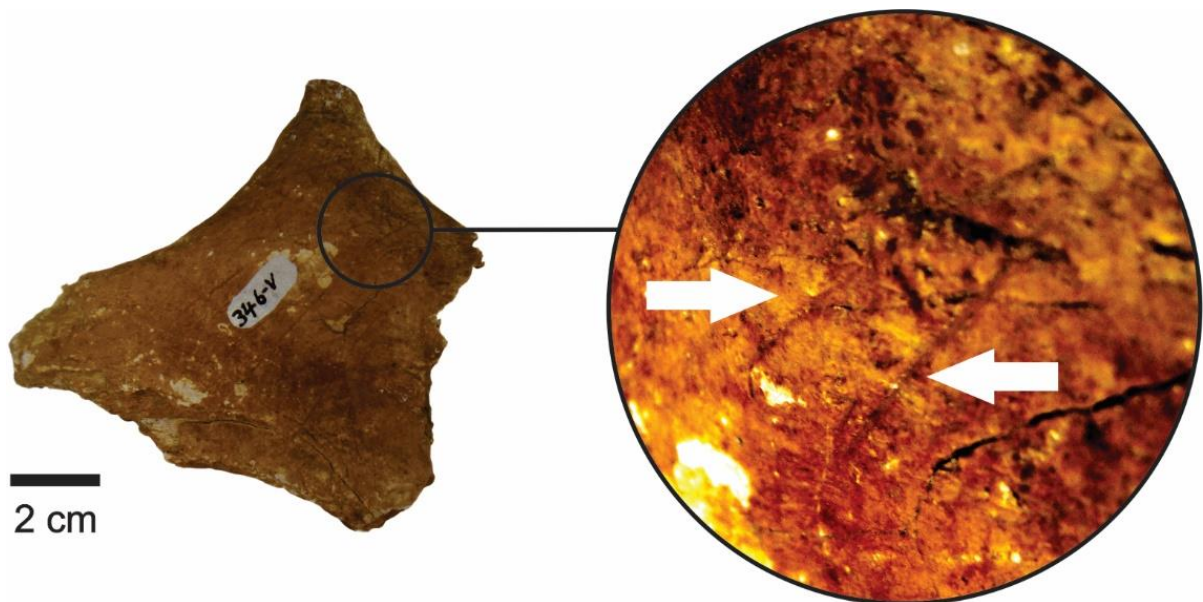
4.2.6. Estruturas biogênicas

Nesse tópico serão apresentadas as marcas de pisoteio e raízes, as quais não são descritas de acordo com as classificações icnológicas, apesar de serem formadas por processos biológicos. A descrição das bioturbações por insetos (0,36% da amostra) e marcas de mordida (3,29% da amostra) são novidades para a assembleia do LES e, portanto, serão discutidas no tópico referente à icnologia (5.6. Icnologia sistemática).

4.2.6.1 Marcas de pisoteio

Somente 2,19% dos fósseis apresentam esse tipo de marca (Figura 21), os quais incluem ossos de *E. laurillardi*, *Glyptotherium* sp., *P. major*, *P. brasiliense* e *Cingulata* indet. Os traços possuem comprimentos inferiores a 2 cm e larguras inferiores a 0,1 cm, sendo distinguíveis das marcas de mordida apenas por apresentarem relevo em forma de “V”.

Figura 21 – Marcas de pisoteio em atlas (MCC 346-V) de *E. laurillardi*.



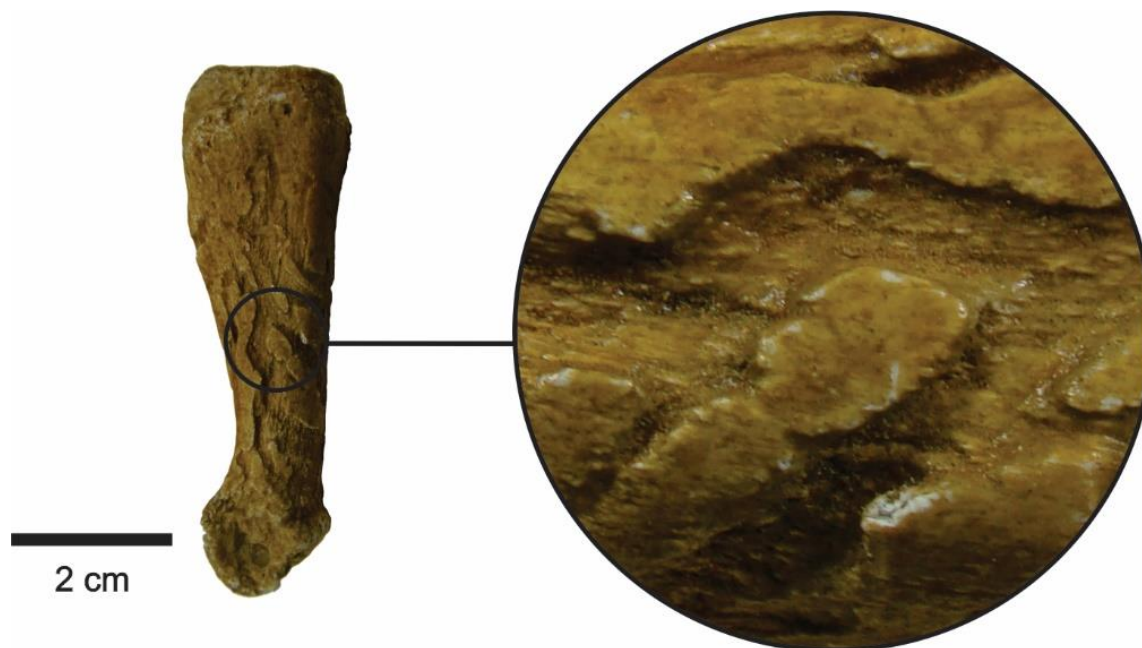
Nota: Setas brancas indicam as marcas de pisoteio.

Fonte: O autor, 2018.

4.2.6.2. Marcas de raízes

O fóssil que apresenta esse tipo de marca é um metapodial de *P. major* (MCC 73-V; Figura 22). A feição possui um padrão dendrítico e se localiza na porção medial do espécime, apresentando um ramo principal paralelo ao maior eixo do osso com 5,09 cm de comprimento, 0,58 cm de espessura e 0,2 cm de profundidade. Há também cinco ramos secundários com a mesma profundidade do ramo principal, porém variando de 1,44 cm a 2,15 cm de comprimento e 0,1 cm a 1,3 cm de espessura.

Figura 22 – Marcas de raízes em metapodial de *P. major* (MCC 73-V; vista palmar).



Fonte: O autor, 2018.

4.2.7. Icnologia sistemática

4.2.7.1 Marcas de mordida (arranhões)

Icnogênero *Machichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák, 2006

Machichnus bohemicus Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák, 2006

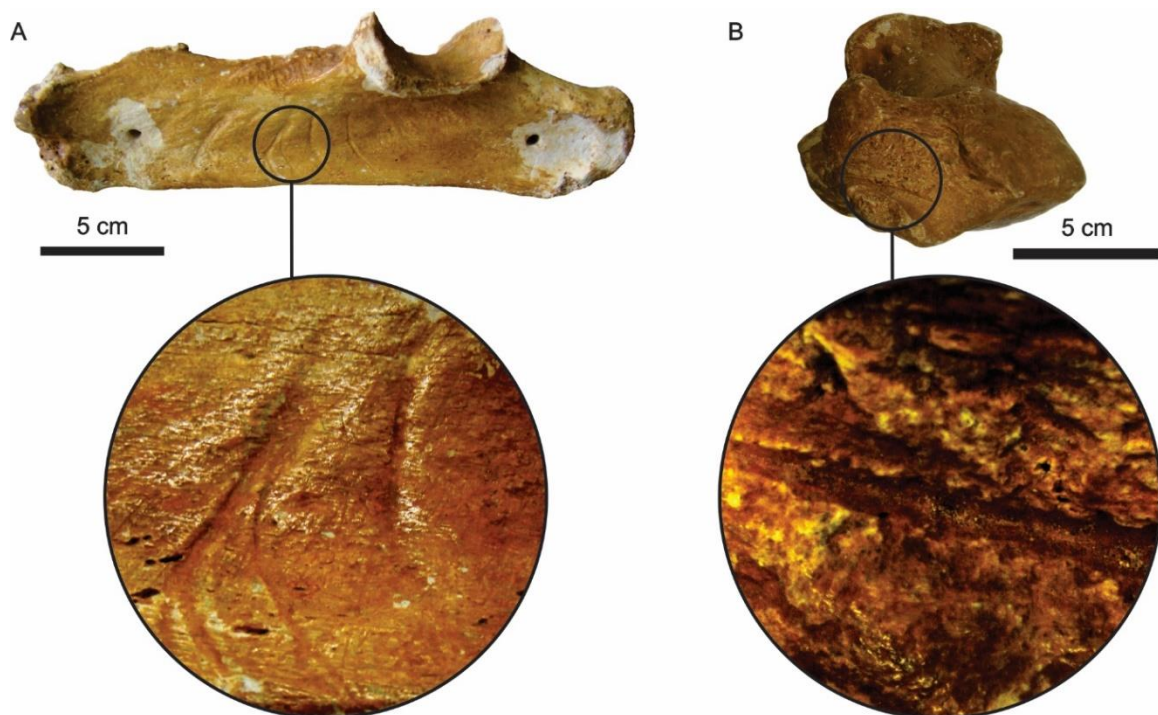
4.2.7.1.1 Material analisado

Os arranhões da icnoespécie *M. bohemicus* foram encontradas em uma costela (MCC 441-V) e uma cabeça de fêmur (MCC 816-V) de *E. laurillardi* subadultos, um

ectocuneiforme (MCC 476-V) de um *E. laurillardii* adulto, uma vértebra caudal (MCC 242-V), um rádio (MCC 482-V) e um calcâneo (MCC 485-V) de um *Glyptotherium* sp. adulto, uma tíbia (MCC 411-V) de um *S. populator* adulto, uma vértebra (MCC 689-V) de um *Cingulata* indet. adulto e duas vértebras caudais (MCC 388-V e MCC 1195-V) de um *Xenarthra* indet. Todos os espécimes analisados apresentaram as marcas somente no osso cortical (Figura 23B; Tabela 7).

Os traços nas peças MCC 476-V, MCC 242-V, MCC 411-V e MCC 482-V foram previamente estudados por Araújo-Júnior *et al.* (2017a) e atribuídos a *Machichnus bohemicus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák, 2006. Entretanto foram encontrados outros cinco fósseis (MCC 441-V, MCC 816-V, MCC 485-V, MCC 698-V, MCC 398-V e MCC 1195) apresentando arranhões típicos de marcas de mordida da icnoespécie *M bohemicus*.

Figura 23 – Marcas de mordida do tipo arranhão.



Legenda: A. *Machichnus fatimae* em ulna (MCC 491-V; vista lateral); B. *Machichnus bohemicus* em calcâneo (MCC 485-V; vista caudal). Todos os ossos pertencem a *Glyptotherium* sp.

Fonte: O autor, 2018.

Ichnogênero *Machichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák, 2006

Machichnus fatiame Araújo-Júnior, Barbosa & Silva, 2017

4.2.7.1.2 Material analisado

Os arranhões da icnoespécie *M. fatiame* foram encontradas na porção cortical de uma ulna (MCC 491-V; Figura 23A) de um *Glyptotherium* sp. adulto. e atribuídas à icnoespécie *M. fatiame*. Tal peça foi previamente estudada por Araújo-Júnior *et al.* (2017a).

Tabela 7 – Medidas das marcas de arranhão.

PEÇA	ARRANHÕES	COMPRIMENTO (CM)	ESPESSURA (CM)	LOCALIZAÇÃO
MCC 441-V	Quatro retilíneos	7 a 15	0,1 em média	Porção lateral
MCC 816-V	Sete retilíneos	1,2 a 3,8	0,1 em média	Superfície articular da cabeça do fêmur
MCC 485-V	Retilíneos	2,4	0,1	Tuberosidade
		0,8	0,05	Tuberosidade
		1,1	0,1	Porção medial
		1,0	0,1	Porção medial
		2,0	0,1	Sustentáculo
		0,9	0,1	Sustentáculo
MCC 698-V	Quatro retilíneos	0,75	0,1	Porção caudal
		em média	em média	
		1,0	0,1	Porção ventral
MCC 398-V	Retilíneos	2,0	0,1	Lado esquerdo
		1	0,1	Lado esquerdo
MCC 1195	Retilíneos	2,5	0,1	Lado esquerdo
		1,25	0,1	Lado esquerdo

Fonte: O autor, 2018.

4.2.7.2. Marcas de mordida (perfurações)

As perfurações são marcas irregulares e profundas que ocorrem em pouca quantidade nas bordas de um mesmo osso (dentro ou na superfície de osso poroso) e são comumente produzidas pelos molares de grandes gatos, lobos e hienas (HAYNES, 1983).

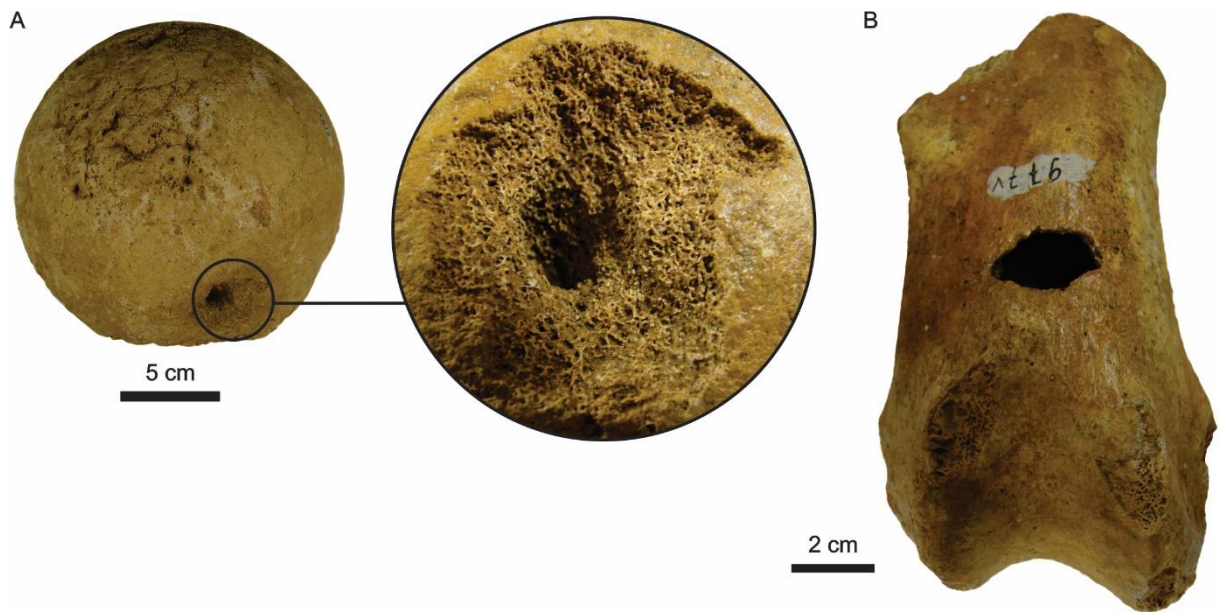
Ichnogênero *Nihilichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák, 2006

Nihilichnus nihilicus Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák, 2006

4.2.7.2.1. Material analisado

Os ossos que apresentam perfurações por mordida são duas cabeças de fêmur (MCC 489-V e MCC 815-V) e um metacarpo (MCC 335-V) de *E. laurillardi* subadultos, uma vértebra (MCC 102-V), um cuneiforme (MCC 144-V) e um lunar (MCC 197-V) de *E. laurillardi* adultos, um fêmur (MCC 977-V) de *P. brasiliense* adulto, uma vértebra (MCC 191-V) de *S. populator* adulto e um ectocuneiforme (MCC 455-V) de *Glyptotherium* sp. adulto. Todas as perfurações observadas atingem o osso poroso, ocorrem em pouca quantidade e apresentam morfologia elíptica com bordas irregulares (Figura 24; Tabela 8).

Figura 24 – Marcas de mordida do tipo perfuração.



Legenda: A. *Nihilichnus nihilicus* em cabeça de fêmur (MCC 815-V) de *E. laurillardi*; B. *Nihilichnus nihilicus* em fêmur (MCC 977-V; vista anterior) de *P. brasiliense*.

Fonte: O autor, 2018.

Tabela 8 – Medidas das marcas de perfuração.

PEÇA	PERFURAÇÕES	MAIOR DIÂMETRO (CM)	MENOR DIÂMETRO (CM)	PROFUNDIDADE	LOCALIZAÇÃO
MCC 489-V	Elíptica	2,1	1,4	0,6	Superfície articular para a bacia
	Elíptica	0,9	0,6	0,6	Superfície articular para a bacia
MCC 815-V	Elíptica	3,5	3,3	3	Superfície articular para a bacia
MCC 335-V	Elíptica	1,8	1,5	1,2	Porção medial
MCC 102-V	Elíptica	1,7	1,3	1,2	Superfície articular cranial
MCC 144-V	Elíptica	2,5	1,6	5,1	Borda da superfície articular
MCC 197-V	Quatro elípticas	0,5 a 0,9	0,4 a 0,5	0,2 a 0,3	Superfície articular
MCC 977-V	Elíptica	1,61	0,92	2,15	Superfície anterior da porção distal da diáfise
	Elíptica	0,83	0,70	0,42	Superfície posterior da porção distal da diáfise
MCC 161-V	Elíptica	0,79	0,61	1,20	Superfície articular da porção caudal
	Elíptica	1,40	1,29	0,80	Superfície articular da porção cranial
MCC 455-V	Seis elípticas	1,0 (Em média)	0,7 (Em média)	1,4 (Em média)	Borda da articulação

Fonte: O autor, 2018.

4.2.7.3. Marcas de insetos

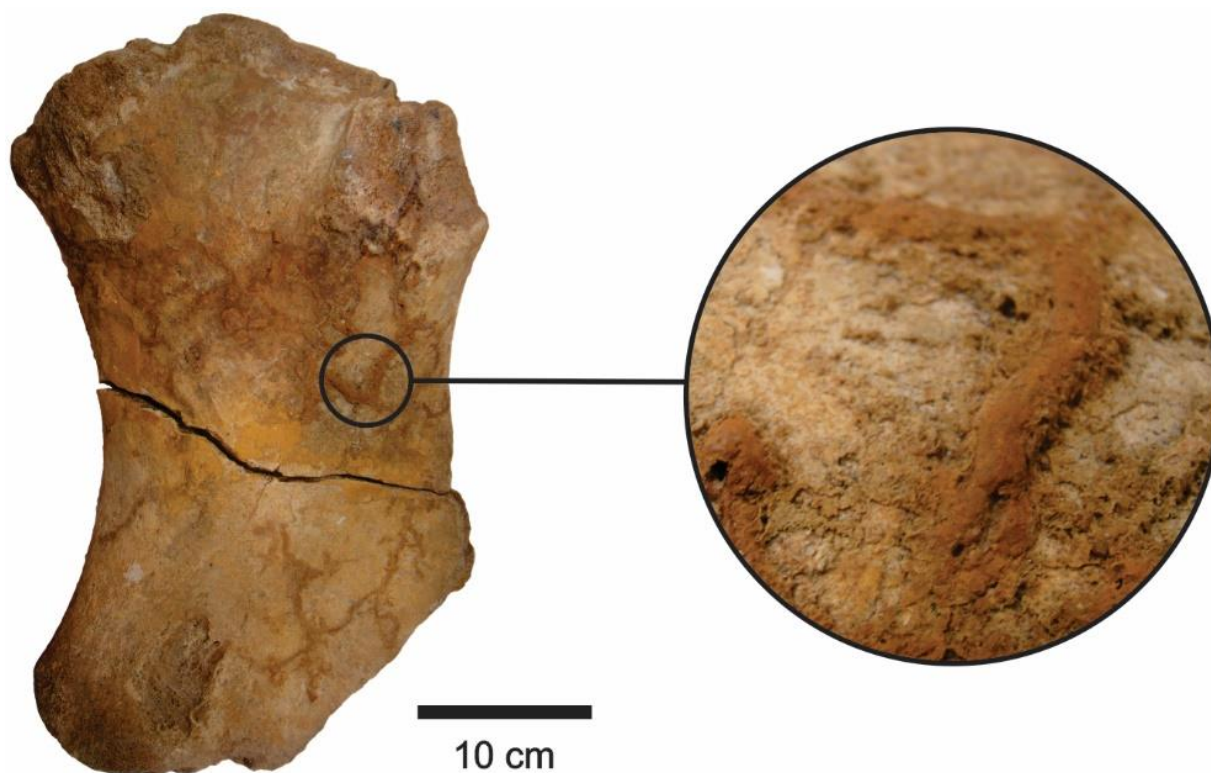
Ichnogênero *Taotieichnus* Xing, Roberts, Harris, Gingras, Ran, Zhanga, Xu, Burns & Dong,
2013

Taotieichnus orientalis Xing, Roberts, Harris, Gingras, Ran, Zhanga, Xu, Burns & Dong,
2013

4.2.7.2.1. Material analisado

Foi observado que um fêmur (MCC 2980-V) de *E. laurillardi* subadulto e um fragmento de bacia (MCC 1143-V) de *Mammalia incertae sedis* apresentam sulcos em epirrelevo positivo (traços preenchidos por sedimento) e negativo (traços de bioerosão). Esses traços apresentam ramos principais e secundários na forma de sulcos simples, câmaras e ramos na forma de “Y” e “L” (Figura 25).

Figura 25 – *Taotieichnus orientalis* em fêmur de *E. laurillardi* (MCC 2980-V; vista anterior).



Fonte: O autor, 2018.

4.2.7.2.2. Descrição dos traços

4.2.7.2.2.1. MCC 2980-V

Os traços simples são levemente sinuosos nas porções em que são mais espessos e muito curvados nas porções em que são mais finos. Tais traços são sempre contínuos, independentemente se estão em relevos positivo ou negativo. É visto também que, nos limites entre um relevo e outro, há uma continuidade do relevo positivo por baixo do relevo positivo, isto é, o relevo positivo é um preenchimento dos traços de bioerosão.

Há um ramo na forma de “Y” em epirrelevo negativo com um ângulo aproximado de 45° entre os ramos, e um traço simples principal, ambos ocorrendo próximos à porção distal da diáfise. Com relação ao epirrelevo positivo, há um ramo principal com 7,42 cm de

comprimento e 0,54 cm e 0,22 cm de diâmetros médios, e um ramo secundário com 3,16 cm de comprimento e 0,55 cm e 0,29 cm de diâmetros médios. Com relação ao relevo negativo, o ramo principal possui 7,0 cm de comprimento e 0,54 cm e 0,11 cm de diâmetros, e um ramo secundário possui 1,5 cm de comprimento e 0,54 cm e 0,15 cm de diâmetros.

4.2.7.2.2.2. MCC 1143-V

Na MCC 1143-V, há uma câmara com 2,59 cm de comprimento e 1,11 cm e 0,43 cm espessura média e um ramo na forma de “L” com um ângulo aproximado de 90° entre os ramos, ambos em epirrelevo positivo na superfície articular do íleo. Um ramo na forma de “Y” com 1,95 cm de comprimento e 0,84 cm e 0,41 cm de diâmetros. Não há traços em epirrelevo negativo.

Os espécimes do LES apresentam todos os caracteres observados no holótipo (= espécime-tipo usado para a descrição de uma nova espécie) da icnoespécie *T. orientalis*. Entretanto, apesar dos icnofóssil encontrado no LES apresentar ramos em forma de “L”, esta é apenas uma variação angular da bifurcação em “Y” e não caracteriza uma nova icnoespécie.

4.2.8 Traços patológicos

Foram observadas alterações ósseas patológicas em apenas 2,38% dos fósseis (figura 26), as quais compreendem, de modo geral, lesões artríticas (ver BARBOSA *et al.*, 2014a; ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2017a) e infecções em ossos de *E. laurillardi*, *Glyptotherium* sp. e *P. brasiliense*.

Figura 26 – Erosão causada por infecção em fêmur (MCC 1145-V; vista anterior) de *P. brasiliense*.



Fonte: O autor, 2018.

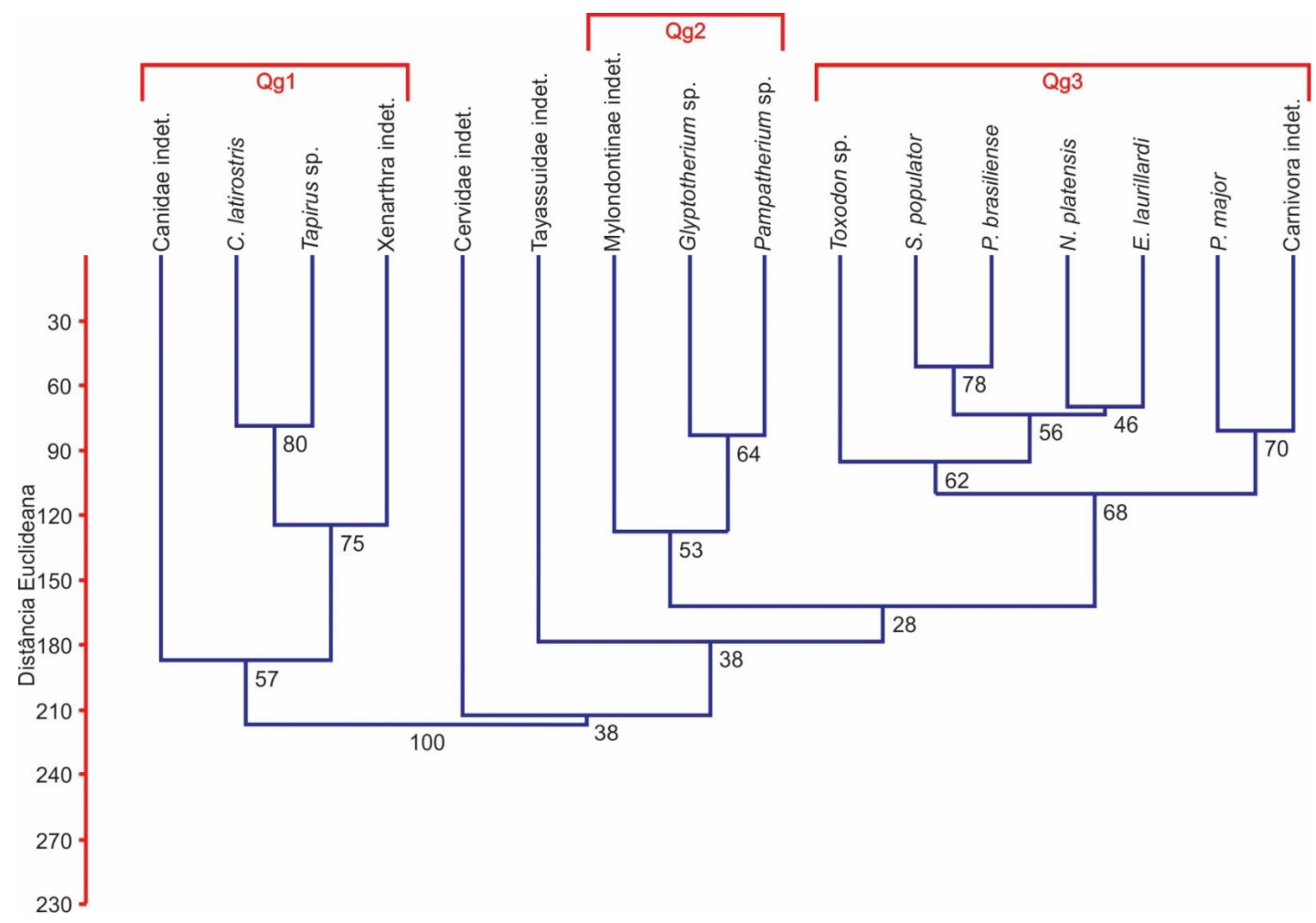
4.2.9 Análises multivariadas

4.2.9.1. Análises de *Cluster*

O modo Q revelou três agrupamentos de táxons, os quais foram nomeados como Qg1, Qg2 e Qg3 (Figura 27). O teste ANOSIM mostrou valores de $R = 0.5024$ e $p = 0.0059$, o que implica que as diferenças entre os grupos estão bem marcadas e são significativas. O grupo Qg1 agrupou Canidae indet., *C. latirostris*, *Tapirus* sp. e *Xenarthra* indet. devido ao estágio ontogenético em que os quatro se encontram (subadulto).

O modo R permitiu classificar dois grupos de assinaturas tafonômicas, nomeados como Rg1 e Rg2, que ocorrem separados em 100% das replicações de *bootstrap* (Figura 28). O primeiro agrupou as quebras bioestratinômicas, o estágio ontogenético adulto, amarelo escuro (DY, código 7/8) e todas as feições de ausência de dano (*e.g.* sem corrosão e sem marcas biogênicas), exceto as de ausência de abrasão, e o Rg2 agrupou todas as demais feições.

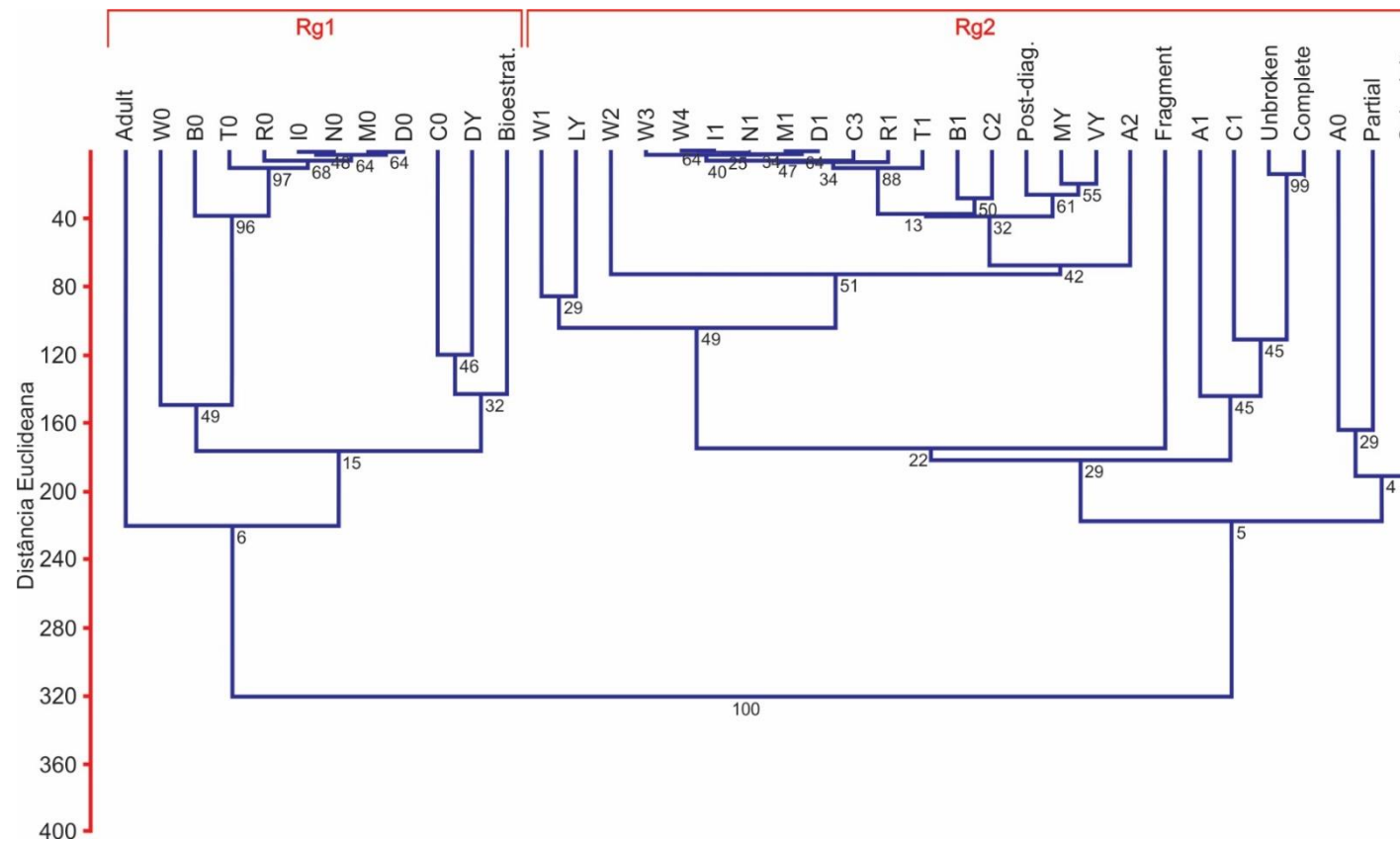
Figura 27 – Dendrograma resultante da análise de agrupamento (modo Q) entre táxons.



Nota: Os valores que aparecem no dendrograma referem-se às replicações de *bootstrap*.

Fonte: O autor, 2018

Figura 28 – Dendrograma da análise de agrupamento (modo R) entre categorias de assinaturas tafonômicas.



Legenda: Adult (adulto); W0 (intemperismo 0); B0 (ausência de mordida); T0 (ausência de pisoteio); R0 (ausência marca de raiz); I0 (sem bioturbações por insetos); N0 (incrustação 0); M0 (ausência de sobrecrecimento mineral); D0 (ausência de deformação); C (corrosão 0); DY (amarelo escuro); Bioestrat (quebras pré-fossilização); W1 (intemperismo 1); LY (amarelo claro); W2 (intemperismo 2); W3 (intemperismo 3); W4 (intemperismo 4); I1 (presença de bioturbações por insetos); N1 (incrustação 1); M1 (presença de sobrecrecimento mineral); D1 (presença de deformação); C3 (corrosão 3); R1 (presença de marcas de raiz); T1 (presença de pisoteio); B1 (presença de mordida); C2 (corrosão 2); Post-diag (quebras pós-fossilização); MY (amarelo médio); VY (amarelo muito escuro); A2 (abrasão 2); Fragment (peças fragmentadas); A1 (abrasão 1); C1 (corrosão 1); Unbroken (sem quebras); Complete (peças completas); A0 (abrasão 0); Partial (peças parciais); Subadult (subadulto). Os valores que aparecem no dendrograma referem-se às replicações de *bootstrap*.

4.2.9.2. Análises de Correspondência (AC)

A análise de correspondência mostrou uma grande proximidade entre todas as feições (Figura 29), diferentemente das análises de *cluster*, que revelam dois grupos de assinaturas bem distintos. Entretanto é possível perceber algumas assinaturas mais afastadas do conjunto, devido, em termos percentuais, elas serem as que ocorrem em menor frequência nos fósseis. São elas: (i) intemperismo 2; (ii) subadulto; (iii) abrasão 2; (iv) presença de mordida; (v) peças completas; (vi) peças sem quebra; (vii) peças parciais; e (viii) peças fragmentadas. Também é possível notar que nenhuma das classificações para integridade física dos ossos foi agregada ao conjunto principal.

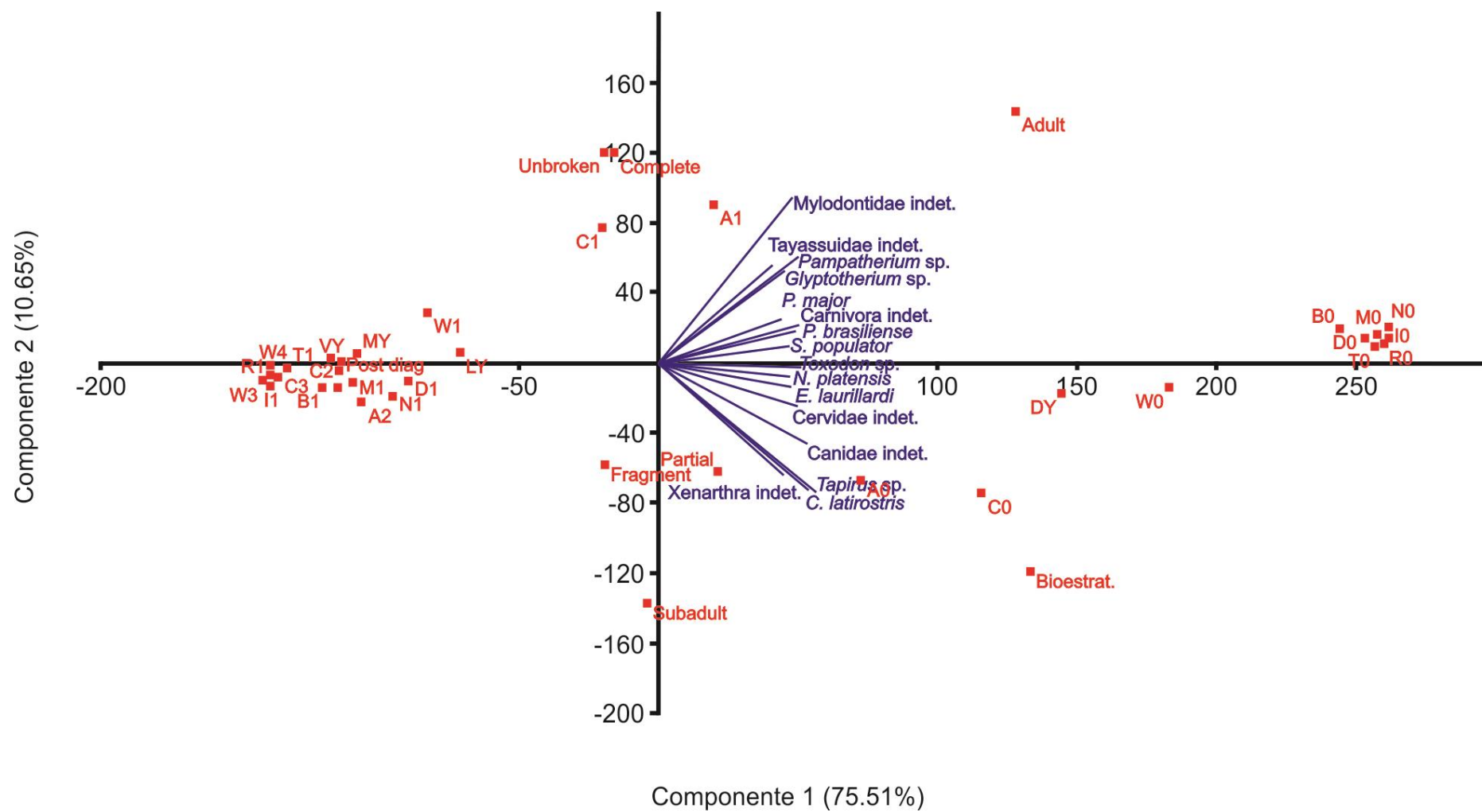
Com relação aos táxons, estes também se apresentam próximos, apesar da distinção observada na análise de *cluster*. Mas, assim como para as feições, alguns táxons foram plotados nas porções mais periféricas do agrupamento: (i) Cervidae indet.; e (ii) Xenarthra indet.

Fonte: O autor, 2018.

4.2.9.3. Análises de Componentes Principais (ACP)

As ACP mostraram uma tendência vetorial de todos os táxons às feições agrupadas no Rg1, isto é, àquelas que indicam ausência de dano, e um distanciamento das feições presentes no Rg2 (Figura 30).

Figura 30 – Diagrama com plotagem dos valores obtidos para categorias de assinaturas tafonômicas e táxons na Análise de Componentes Principais.



Legenda: Ver figura 28.

Fonte: O autor, 2018.

5 DISCUSSÃO

5.1 História tafonômica da assembleia fossilífera do Lajedo da Escada

5.1.1 Interpretações taxonômicas e ontogenéticas

A acumulação fossilífera do LES é classificada como multitáxica monodominante, devido à grande quantidade de fósseis de *E. laurillardi*. Essa abundância é explicada, provavelmente, devido aos ossos desse animal não apresentarem canal medular, o que os tornam altamente resistentes aos processos destrutivos (SANTOS *et al.*, 2002; ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2013a).

A predominância de mamíferos adultos permite descartar uma hipótese de morte catastrófica dos indivíduos, na qual seria esperado um equilíbrio quantitativo entre adultos e subadultos (SHIPMAN, 1981a). No entanto, entre os indivíduos de *E. laurillardi*, foram identificados cinco adultos e cinco subadultos. As possíveis explicações dessa discrepância são a resistência óssea, em comparação com os demais táxons, a abundância desse táxon durante o Pleistoceno da RIB (ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2015) ou morte catastrófica. Esta última hipótese é menos plausível devido aos restos de *E. laurillardi* estarem em diferentes estágios de preservação, sugerindo momentos diferentes de *inputs* de carcaças.

Os fósseis de *P. brasiliense* também revelaram aspectos intrigantes, pois apresentam um elevado valor de MNI em comparação com outros depósitos que apresentam registro desse táxon, e porções articuladas da carapaça (CABRAL-DE-CARVALHO, 1966). Para cingulados, é esperado que a carapaça se desarticule em vários osteodermos (SANTOS *et al.*, 2002) devido à decomposição dos tecidos moles em subsuperfície (LYMAN, 1994). Tal fato só é adiado caso haja um rápido soterramento (SHIPMAN, 1981a; BEHRENSMEYER, 1991;

LYMAN, 1994), o que só ocorre quando os ossos são rapidamente transportados para o interior da caverna ou quando o animal morre dentro dela (AULER *et al.*, 2006).

Apesar do hábito subterrâneo de moradia que os cingulados adotam, a hipótese de que as cavernas funcionaram como moradia para esses animais deve ser descartada devido às limitações morfológicas das cavernas, isto é, não haveria como animais terrestres entrarem ou saírem pelas aberturas das cavernas. Portanto, a hipótese mais provável é de que as cavernas funcionaram como armadilha por queda de alguns indivíduos de *P. brasiliense*, com consequente morte e preservação. Tal fato ainda é suportado pela abundância de indivíduos e pelo alto grau de articulação de alguns fragmentos de carapaças. Feições fossilígenas observadas em alguns espécimes desse cingulado (*e.g.* sobrecrescimento mineral e deformação) indicam maior tempo de fossilização, sugerindo ainda que alguns indivíduos de *P. brasiliense* não seriam sincrônicos aos demais da assembleia fossilífera do LES.

5.1.2 Fragmentação

O alto grau de fragmentação dos fósseis está relacionado a transporte (VOORHIES, 1969), exposição subaérea (BEHRENSMEYER, 1991), interações sinecológicas (biocenose-tanatocenose; SHIPMAN, 1981a; HAYNES, 1983), e/ou colapso de blocos, o que resulta de soterramento tardio (SHIPMAN, 1981a; BEHRENSMEYER, 1991; LYMAN, 1994; HOLZ & SIMÕES, 2002). Com relação ao transporte, este é evidenciado pelas feições de abrasão e pelos dados de transportabilidade (*FTI*, *TMV* e equivalência hidráulica).

5.1.3 Evidências de transporte

A abrasão, quando presente, só é observada em uma única superfície do osso, o que permite descartar que os ossos sofreram longo transporte para dentro da caverna, mas permite sugerir que ficaram inertes e expostos a fluxos de sedimentos. Quanto maior for a intensidade da abrasão observada, maior foi o tempo que osso ficou exposto a fluxos de sedimentos, seja fora ou dentro da caverna.

Em depósitos de caverna, a abrasão pode indicar transporte dos restos, quando todas as superfícies do osso estão igualmente abradidas, ou obstáculo, quando o osso está posicionado entre algum fluxo (FERNANDEZ-JALVO & ANDREWS, 2016), que pode ocorrer quando o osso está inerte no substrato.

Os dados de *TMV* não foram significativos devido à pequena quantidade de fósseis de médio porte, mas por apresentarem somente elementos de baixa transportabilidade, tais elementos poderiam sugerir pouca distância do local de morte, isto é, uma assembleia *ex situ* (*sensu* ARAÚJO-JÚNIOR, 2016). Com relação aos de *FTI*, há quantidades significativas de elementos de fácil e difícil transporte, o que indica pequena distância do local de morte e permite classificar a assembleia como periférica (*sensu* ARAÚJO-JÚNIOR, 2016). A ausência de equivalência hidráulica entre os ossos e os sedimentos também sustenta a hipótese de proximidade ao local de morte, o que leva a sugerir que os animais morreram próximo à entrada das cavernas (com exceção do *P. brasiliense*) e seus restos foram transportados para seu interior, posteriormente. A morfologia da caverna apresenta dois sumidouros de profundidades desconhecidas, o que não descarta que haja acumulações ósseas presentes neles, principalmente com relação aos ossos mais transportáveis.

5.1.4. Alterações por fatores externos ao depósito

A exposição subárea também pode ser responsável pela fragmentação e pode ser inferida a partir de feições que indiquem soterramento tardio, como marcas de ressecamento, pisoteio e mordida e morfologia das quebras. Para as marcas de ressecamento, grande parte dos ossos apresentam pouca ou nenhuma feição gerada por intemperismo, o que descarta longo tempo de exposição. Entretanto, alguns fósseis apresentam estágios mais elevados de intemperismo, que sugere longo tempo de exposição.

Em uma assembleia sincrônica é esperado que haja uniformidade quanto às feições de ressecamento, pois todos os ossos estavam expostos ao mesmo ambiente. Entretanto, quando são observados diferentes estágios preservacionais numa mesma assembleia – fato constatado na assembleia fossilífera do LES – pode-se inferir que os espécimes estavam expostos a diferentes condições de preservação, possivelmente em momentos distintos, implicando em mistura temporal na assembleia fossilífera (ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2013).

5.1.4.1. Modificações biológicas

As marcas de pisoteio também são evidências de soterramento tardio, pois refletem uma interação entre a fauna local ainda vivente e o osso (FIORILLO, 1989). Sua presença nos fósseis é indicativa de que houve interação sinecológica entre alguns bioclastos e a fauna local, e que, para aqueles com evidências de intemperismo, houve soterramento tardio.

As marcas de mordida representam uma interação de alimentação, seja por predação ou necrofagia, e em ambos os casos, refletem não só um maior tempo de exposição, como também relações autoecológicas (ver HAYNES, 1980, 1982, 1983; ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2011, 2017a; DOMINATO *et al.*, 2011). Em algumas situações, é possível sugerir um táxon específico de predador/necrófago somente pelo tipo e dimensões do traço deixado no osso.

As marcas de mordida do tipo arranhão encontradas nos ossos de *E. laurillardi* e *S. populator* foram produzidos por animais de pequeno ou médio porte, e refletem uma atividade necrófaga. Devido aos grandes portes de *E. laurillardi* e de *S. populator*, e ao fato deste último ser o maior predador da época, os supostos agentes seriam incapazes de caçá-los (ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2017a). Com relação àquelas encontradas na ulna do *Glyptotherium* sp., estas são compatíveis com um animal de grande porte, que seria apto a predação do cingulado (ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2017a). Adicionalmente, alguns ossos desse indivíduo apresentam lesões artríticas (BARBOSA *et al.*, 2014a), fato que pode ter contribuído para que o *Glyptotherium* sp. ficasse susceptível à predação (ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2017a). Entretanto, os arranhões também foram encontrados em outros espécimes de *E. laurillardi*, *Glyptotherium* sp., *Cingulata* indet. e *Xenarthra* indet., e atribuídos necrofagia por carnívoros de pequeno a médio porte.

As marcas de mordida do tipo perfuração encontradas em ossos de *E. laurillardi*, *P. brasiliense*, *S. populator* e *Glyptotherium* sp. foram produzidas por indivíduos de grande porte, dado as dimensões dos traços. A ocorrência delas no *P. brasiliense* sugere que pelo menos um indivíduo foi predado fora da caverna, visto que a morfologia das cavernas era um fator limitante à entrada de animais em seu interior. Para o indivíduo de *Glyptotherium* sp., que apresenta também as ranhuras por mordida, sugere-se que ambos os tipos de marcas foram produzidos pelo mesmo indivíduo ou grupo do mesmo táxon. Para *S. populator*, a interpretação é a mesma apresentada para as ranhuras, isto é, ação de necrófagos. E para o *E. laurillardi*, pelo seu porte, sugere-se que as mordidas também foram produzidas após a morte do animal.

Com relação às marcas de inseto, estas foram comparadas com outros sulcos produzidos por insetos que se encontram preservados no registro fossilífero. O traço mais similar ao aqui observado é o da icnoespécie *Taotieichnus orientalis* Xing, Roberts, Harris, Gingras, Ran, Zhanga, Xu, Burns & Dong, 2013, a qual ocorre em ossos de dinossauros do Jurássico Inferior da China. Ela compreende traços de habitação (*Domichtnia*) em epirrelevo positivo, mas também uma sutil bioerosão produzida por insetos decompositores ou qualquer tipo de organismos de solo detritívoros (XING *et al.*, 2013). O fato de haver uma continuidade do relevo negativo por baixo do relevo positivo permite sugerir que ambos os traços (positivos e negativos) foram produzidos pelos mesmos agentes, mas só os positivos preservaram o preenchimento.

5.1.5 Quebras

Com relação à morfologia das quebras, estas contribuem muito superficialmente quanto ao conhecimento do seu agente gerador, pois cada tipo de quebra pode ser produzido por diferentes processos (SHIPMAN, 1981a). As quebras observadas nos fósseis do LES são, majoritariamente, bioestratinômicas, sugerindo que os ossos foram quebrados antes da fossildiagênese. Entretanto, fósseis que apresentam quebras relativas à pós-fossilização estiveram sujeitos à exumação e posterior soterramento em associação a espécimes com quebras bioestratinômicas, sendo, portanto, evidências inequívocas de mistura temporal.

5.1.6 Alterações geradas dentro das cavernas

5.1.6.1. Modificações corrosivas

Próximo ao fim da etapa bioestratinômica, quando os ossos já estão acomodados no sedimento da caverna, as alterações tafonômicas convergem para as marcas corrosivas. Apesar da predominância de fósseis sem alteração corrosiva – que indica baixas umidades, vegetação esparsa próxima a entrada caverna (FERNANDEZ-JALVO & ANDREWS, 2016) ou baixa disponibilidade de carbonatos associada aos elementos terrígenos (SIMMS, 1994) – alguns ossos apresentam níveis elevados de danos, sugerindo diferentes condições de preservação.

Os ossos mais corroídos foram preservados em um solo mais úmido, provavelmente numa porção mais próxima da entrada da caverna, ou teve um soterramento mais tardio, fazendo com que ficassem mais tempo submetidos à ação de água percolante na cavidade. A maior parte dos ossos com alto grau corrosivo se enquadra no Grupo III do *FTI* (menos

transportáveis), o que permite sugerir que quanto mais próximo da entrada da caverna, maior teria sido a frequência de ossos com altos níveis corrosivos. Entretanto, alguns ossos classificados como facilmente transportáveis também apresentaram intensa corrosão, indicando que a percolação de fluidos pode ter atingido porções mais internas da caverna.

5.1.6.2. Modificações pós-fossildiagnéticas

Quando comparados os dados de cores com os das lâminas delgadas, as diferenças de tonalidade se tornam pouco significativas. A análise das lâminas mostrou que as taxas de permineralização nos poros do osso são muito baixas para qualquer uma das cores observadas, isto é, não há como inferir se houve diferentes condições de fossilização na assembleia apenas analisando os dados de coloração.

A permineralização, apesar de ser pouco presente nos ossos, provocou sobrecrecimento mineral em um fêmur de *P. brasiliense*, o que suporta a hipótese de presença de água nos sedimentos onde esse osso estava soterrado. As mandíbulas de *E. laurillardi* com incrustação de ossos e sedimento também reforçam a alta umidade no depósito durante a fossildiagnese, sugerindo que os ossos incrustados foram submetidos a diferentes condições de fossilização em relação aos demais ossos. A deformação, observada em poucos espécimes, descarta a hipótese de haver mecanismos de compressão intensos na caverna.

As bioturbações por insetos foram atribuídas à icnoespécie *T. orientalis*, cujos traços são produzidos por insetos decompositores ou detritívoros na porção cortical do osso e representam icnitos de habitação (*Domichinia*; *sensu* XING *et al.*, 2013). Tais traços foram encontrados em fósseis de dinossauro do Jurássico Inferior da China (XING *et al.*, 2013), entretanto, para a acumulação das cavernas do LES, o registro estratigráfico foi ampliado para o Pleistoceno Final-Nortegripiano.

A pouca ocorrência de marcas de raízes permite inferir que havia pouca vegetação nas proximidades da caverna ou que praticamente todos os fósseis foram soterrados nas porções

mais internas das cavernas. Todos os dados relacionados à fossildiagênese sugerem que a histórica fossildiagênese do LES se apresenta uniforme, apesar das pequenas exceções.

5.1.7. Interpretações estatísticas

Os dados das análises multivariadas agruparam os táxons e as feições mais frequentemente observadas nos fósseis, o que permite, juntamente com todos os demais dados, contar a história tafonômica do LES de forma mais fiel. Com relação às feições, o modo de preservação principal nesse depósito é caracterizado por quebras bioestratinômicas, indivíduos adultos, cor amarelo escuro e ausência de intemperismo, marcas biogênicas, corrosão, permineralização e deformação. Isto é, não possuir alterações tafonômicas é a condição principal de fossilização nas cavernas do LES. A exceção é aplicada somente à ausência de abrasão, porque, provavelmente, é uma feição pouco significativa para a formação da assembleia fossilífera.

Observando os resultados da análise de correspondência, também se nota que nenhuma das classificações para integridade física dos ossos foi agregada ao conjunto principal, isso porque, provavelmente, para a formação dessa assembleia, o grau de fragmentação dos ossos seja um fator pouco informativo para a proposição de um modelo tafonômico para as cavernas dos LES.

Com relação aos táxons, *C. latirostris*, Canidae indet., *Tapirus* sp. e *Xenarthra* indet. são os que aparecem mais distantes do grupo principal devido a todos apresentarem somente indivíduos subadultos, que é uma assinatura considerada exótica à assembleia. Cervidae indet. e Tayassuidae indet. também são considerados exóticos, pois, além de estarem plotados na periferia do grupo principal, não agruparam com outros táxons na análise de *cluster*.

5.1.8 Interpretação tafonômica dos depósitos do LES

Os fósseis do LES são atribuídos, comparativamente às datações mais recentes em espécimes da megafauna da Região Intertropical Brasileira (RIB; *sensu* CARTELLE, 1999), ao intervalo Pleistoceno Médio-Nortegripiano (Holoceno Médio; AULER *et al.*, 2006; SILVA, 2008; DANTAS *et al.*, 2013; RIBEIRO *et al.*, 2014).

Em suma, a histórica tafonômica das cavernas do LES reflete mistura temporal, devido às feições que sugerem diferentes condições ambientais e de fossilização, e mistura espacial, pois há evidências suportando que alguns animais caíram dentro das cavernas, enquanto outros morreram fora da caverna e tiveram seus restos transportados para o depósito por mecanismos predominantemente não-biológicos. Isto é, para a geração do depósito fossilífero, as cavernas funcionaram como armadilha por queda e acumulação de restos por transporte hidráulico de curta distância após a morte do animal.

5.2 **Comparação com outros depósitos de caverna**

Para as cavernas, os modos tafonômicos não apresentam um padrão geral, como para os tanques (ver ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2017b). Entretanto é possível designar um modelo de acumulação para cada caverna a partir dos modos tafonômicos analisados. A Toca da Boa Vista, a Toca da Barriguda e a Toca das Onças (Campo Formoso, Bahia) foram interpretadas como armadilhas, nas quais os animais entravam em busca de água e ficavam aprisionados nas cavernas (AULER *et al.*, 2006). Para a Toca dos Ossos (Ourolândia, Bahia) e as cavernas de Lagoa Santa (Minas Gerais), a acumulação foi gerada por escoamento para dentro das cavernas (AULER *et al.*, 2006).

As análises na Gruta do Urso (Aurora do Tocantins, Tocantins) mostraram que os restos foram transportados por uma curta distância para o interior da caverna devido à pouca evidência de abrasão nos fósseis (GASPARINI *et al.*, 2015). Entretanto, evidências de

intemperismo, desarticulação, mumificação e marcas de mordida sugerem que os ossos ficaram até cinco anos expostos antes de serem soterrados (MALDONADO *et al.*, 2016). A Gruta do Tacho de Ouro (Aurora do Tocantins, Tocantins) apresenta as mesmas interpretações tafonômicas da Gruta do Urso: morte fora da caverna com posterior exposição subaérea e transporte por fluxo hídrico (BUCHMANN *et al.*, 2017).

A cavidade ES-08 (Prudente de Moraes, Minas Gerais) teve sua assembleia formada através fluxos trativos e/ou gravitacionais ossos e enxurradas carregadas de lama e ossos (VASCONCELOS *et al.*, 2015).

Nas cavernas do *Cradle of Humankind* (Malapa, África do Sul), as análises tafonômicas revelaram um cenário de armadilha por morte natural e transporte por fluxo de detritos. Nelas, uma das porções acumulava os restos, os quais eram posteriormente carregados para as porções mais inferiores da caverna (VAL *et al.*, 2015).

Na caverna GD1 (Gondolin, África do Sul), a assembleia foi formada por transporte hídrico, devido à presença de feições que indicam transporte. Entretanto, marcas de ressecamento indicam que os fósseis sofreram exposição subaérea e ataque corrosivo de ácidos orgânicos da vegetação, a qual estava presente nos sedimentos em que os ossos se encontravam (ADAMS *et al.*, 2007).

As Cavernas Tufa (Taung, África do Sul) revelaram que a acumulação fossilífera foi gerada por transporte hidráulico, apresentando uma distribuição mais esparsa dos fósseis nas porções mais úmidas e mais compacta nas porções mais secas das cavernas (MCKEE, 2010).

A caverna *Grotte du Bison* (Arcy-sur-Cure, França) apresentou três modelos para a formação da assembleia fossilífera: (i) caverna usada como covil de acumulação e defecação por hienas, devido à presença de coprólitos, e como ocupação temporária de outros carnívoros; (ii) caverna como ocupação humana, em função da presença de materiais culturais; e (iii) caverna como moradia de pequenos mamíferos, devido à presença de regurgito de corujas, roedores e morcegos (ENLOE, 2012).

Para as cavernas quaternárias do Brasil, o transporte por fluxo hidráulico é o processo de acumulação predominante (ver AULER *et al.*, 2006; VASCONCELOS *et al.*, 2015; MALDONADO *et al.*, 2016; BUCHMANN *et al.*, 2017), apesar de, em alguns casos, ocorrer morte dos animais dentro da caverna, gerando uma acumulação *in situ* (ver AULER *et al.*, 2006). As cavernas sul-africanas, de modo geral, apresentam predomínio de acumulações

geradas por transporte biológico (ver HENDEY & SINGER, 1965; SUTCLIFFE, 1970; BRAIN, 1980; ADAMS *et al.*, 2007; MCKEE, 2010; VAL *et al.*, 2015), os quais podem ocorrer por mecanismos autópodas – quando os animais entram por conta própria na caverna – e/ou por agentes alópodes – quando os predadores/necrófagos levam as carcaças para o interior da caverna (BRAIN, 1981).

Em termos de acumulação, as cavernas do Lajedo da Escada possuem os mesmos processos de acumulação que as cavernas da África do Sul, França e Brasil (*i.e.* transporte hidráulico). Entretanto, dada às morfologias das cavernas africanas serem mais acessíveis, estas se tornam excelentes abrigos ou covis à fauna local. As cavernas do LES são tipicamente abismos, com acessos de dimensões limitantes, o que restringiria a entrada de grande parte dos táxons encontrados. No entanto, como dito no tópico anterior, essas cavernas também funcionaram como abrigo para alguns indivíduos de *P. brasiliense*, gerando acumulação *in situ*.

5.3. Comparação com outros depósitos do Quaternário brasileiro

Para o Quaternário do Brasil, são conhecidos quatro tipos de depósitos fossilíferos: (i) tanques (ver WALDHERR *et al.*, 2017); (ii) cavernas (ver VASCONCELOS *et al.*, 2018); (iii) ravinas (ver SANTOS, 2001; SANTOS *et al.*, 2002; PORPINO *et al.*, 2004); e (iv) depósitos fluviais (ver SANTOS *et al.*, 2011; ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2012).

O modo de acumulação em tanques ocorre por transporte hidráulico, queda dos animais quando se aproximavam da borda ou morte *in situ* (no caso de animais que usavam o interior do tanque como habitat) (PAULA-COUTO, 1980; BERGQVIST *et al.*, 1997; ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2013a, 2017b; ARAÚJO-JÚNIOR & MOURA, 2014). Entretanto, dois contextos sedimentares podem ser interpretados para a formação das acumulações. O primeiro faz referência a uma assembleia com baixas taxas de misturas temporal e espacial, o que implica em uma maior fidelidade acerca das interpretações paleoecológicas e da biocenose. No segundo, por outro lado, à medida que o retrabalhamento se torna mais intenso,

maiores serão as taxas de mistura temporal e mais tendenciosos serão os resultados (ARAÚJO-JÚNIOR *et al.*, 2017b).

Para as ravinas, há apenas um estudo referente aos modos de preservação, o qual foi realizado na Ravina do Leon (Apodi, Rio Grande do Norte) por Santos *et al.* (2002). As análises mostraram que os animais morreram fora do depósito e ficaram expostos em superfície antes de sofrerem curto transporte para dentro da ravina (SANTOS *et al.*, 2002). Os autores ainda citam que, pela análise de lâminas delgadas, a permineralização e a substituição são os processos fossilídiagenéticos predominantes.

Para os depósitos fluviais do Quaternário brasileiro, ainda há poucos trabalhos abordando estudos tafonômicos devido, provavelmente, à baixa taxa de preservação dos restos nesse tipo de depósito. Nas assembleias de Araras/Periquitos, Prainha e Taquara (Rondônia), as análises mostraram uma grande mistura temporal e espacial, devida a ocorrência conjunta de ossos altamente fragmentados e animais semiarticulados (SANTOS *et al.*, 2011).

Quando comparados os quatro tipos de depósitos, nota-se que os processos de acumulação são muito semelhantes, pois em todos, os restos são transportados por fluxos hidráulicos. Entretanto, como esperado, as cavernas podem apresentar modos de acumulação mais diversos que os demais depósitos, fato esse explicado pelas funcionalidades da caverna para as biocenoses e às morfologias que estas feições subterrâneas apresentam.

CONCLUSÕES

A assembleia fossilífera do Lajedo da Escada é caracterizada por:

- a) A maior parte da acumulação fossilífera de vertebrados do LES foi transportada hidraulicamente, não havendo evidências de transporte biológico de espécimes para o interior das cavernas, caracterizando uma assembleia periférica;
- b) Alguns indivíduos de *P. brasiliense* morreram no interior das cavernas depois de caírem pelo teto destas e consistem, portanto, em espécimes acumulados *in situ*;
- c) A soma das duas conclusões acima reflete mistura espacial (= *spatial-mixing*);
- d) Presença de feições que indicam longa exposição subaérea em contraste com evidências de rápido soterramento indicando mistura temporal;
- e) Diferentes condições de soterramento identificadas com base nos estágios distintos de corrosão;
- f) Baixa quantidade de marcas de raízes, podendo indicar que a vegetação era escassa nas proximidades da entrada da caverna durante os períodos de gênese das tanatocenoses;
- g) Alguns fósseis permaneceram na zona fótica da caverna, sendo submetidos à ação de insetos;
- h) Distintos contextos climáticos, que estão refletidos nos aspectos fossildiagnéticos da tafocenose, como atestado pelo baixo grau de permineralização (indicando baixa umidade ou fluidos dentro da caverna) de alguns espécimes em associação com alguns ossos com sobrecrecimento mineral (indicando condições mais úmidas na caverna);
- i) *Eremotherium laurillardi* é o táxon mais abundante nas cavernas do LES, as quais foram classificadas como pertencentes a uma assembleia multitáxica monodominante;
- j) Análises estatísticas multivariadas atestaram que feições de ausência de dano (exceto abrasão 0), estágio ontogenético adulto, cor amarelo escuro e

quebras bioestratinômicas consistem no modo tafonômico mais representativo da tafocenose de LES;

- k) A representatividade ontogenética de subadultos parece ser um fator preponderante para a semelhança tafonômica entre os espécimes de Canidae indet., *Caiman latirostris*, *Tapirus* sp. e *Xenarthra* indet.;
- l) Cervidae indet. e Tayassuidae indet. são os táxons mais estranhos à assembleia principal, os quais podem ter sido introduzidos à tafocenose final por eventos que levaram à mistura temporal e/ou espacial;
- m) O grau de fragmentação não é uma variável representativa para o estabelecimento de modos tafonômicos das cavernas do LES;
- n) A história tafonômica das cavernas do LES inclui vários *inputs* de ossos, os quais estavam dispostos próximos às entradas das cavernas e ficaram submetidos a diferentes condições ambientais e de transporte;
- o) O pouco transporte atribuído aos restos para a caverna sugerem que a assembleia fossilífera do LES é periférica;
- p) As doenças, juntamente com as evidências de mordida, tiveram papel fundamental para a acumulação óssea de *Glyptotherium* sp., pois permitiram uma susceptibilidade do animal à predação.

Em um contexto mais amplo, as comparações entre a assembleia fossilífera do LES e outros depósitos do Brasil e do mundo levaram a concluir que:

- q) A morfologia das cavernas foram, provavelmente, um fator determinante para a formação da acumulação do LES. Entretanto, quando comparadas com outras cavernas brasileiras, o tipo de entrada aparenta ser um fator limitante somente ao porte dos animais;
- r) Há similaridades entre os processos de acumulação nas cavernas e nos depósitos de tanque do Quaternário brasileiro;
- s) Comparações com depósitos de ravinas e fluviais quaternários brasileiros são precipitadas, visto que há poucos dados disponíveis na literatura sobre seus aspectos tafonômicos;
- t) São necessários mais estudos em cavernas, em especial às da RIB, para que uma melhor comparação a nível regional possa ser elaborada.

Por fim:

- u) A icnoespécie *Nihilichnus nihilicus* tem sua amplitude estratigráfica ampliada do Mioceno Inferior para o Pleistoceno Superior-Nortegripiano;
- v) A icnoespécie *Taotieichnus orientalis* tem sua amplitude estratigráfica ampliada do Jurássico Inferior para o Pleistoceno Superior-Nortegripiano.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, J. W.; HERRIES, A. I. R.; KUYKENDALL, K. L.; CONROY, G. C. Taphonomy of a South African cave: Geological and hydrological influences on the GD 1 fossil assemblage at Gondolin, a Plio-Pleistocene paleocave system in the Northwest Province, South Africa. **Quaternary Science Reviews**, [S.l.], v. 26, p. 2526 – 2543, 2007.
- ALMEIDA, F. F. M.; HASUI, Y.; BRITO NEVES, B. B.; FUCK, R. A. Províncias estruturais brasileiras. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, 1977, Campina Grande. **Anais...** [S.l.]: SBG, 1977. v. 7, p. 242 – 258.
- ANDREWS, P. 1990. **Owls, caves and fossils**. London: The Natural History Museum, 231 p.
- ANDREWS, P.; COOK, J. Natural modifications to bones in a temperate setting. **Man**, [S.l.], v. 20, p. 675 – 691, 1985.
- 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 – Escala 1:500.000. In: ANGELIM, Luiz Alberto de Aquino. **Programa Geologia do Brasil**. Recife: CPRM – Serviço Geológico do Brasil, 2006. 119p.
- ARARIPE, P. T.; FEIJÓ, F. J. Bacia Potiguar. In: **Boletim de Geociências da Petrobras**, Rio de Janeiro: [s.n.], 1994. n. 8, p. 127 – 141.
- 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.
- ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; BISSARO-JÚNIOR, M. C. Tafonomia de vertebrados em ambientes continentais. In: HORODYSKI, R. S.; ERTHAL, F. **Tafonomia: Métodos, processos e aplicação**. Curitiba: Editora CRV, 2017, p. 175 – 236.
- ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; MOURA, G. J. B. Anuros (Amphibia, Anura) do Pleistoceno Final-Holoceno inicial de Itapipoca, Estado do Ceará, Brasil: Taxonomia, Paleoecologia e Tafonomia. **Revista Brasileira Paleontologia**, [S.l.], v. 17, p. 373 – 388, 2014.
- ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K. O. Assembleias fossilíferas de mamíferos do Quaternário do Estado do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil: diversidade e aspectos tafonômicos e paleoecológicos. **Pesquisas em Geociências**, [S.l.], v. 38, n. 1, p. 67 – 83, 2011.
- 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, p. 291 – 296, 2011.
- ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; BISSARO-JÚNIOR, M. C.; SANTOS, T. T.; ALVES, R. S.; BERGQVIST, L. P. Tafonomia da megafauna pleistocênica brasileira: Fluvial Transport

Index (FTI) em análises de representatividade óssea. **Revista Brasileira de Paleontologia**, [S.l.], v. 15, p. 95 – 104, 2012.

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K. O.; XIMENES, C. L.; BERGQVIST, L. P. Unveiling the taphonomy of elusive natural tank deposits: a study case in the Pleistocene of northeastern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 378, p. 52 – 74, 2013a.

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P. Taphonomic analysis of a late Pleistocene vertebrate accumulation from Lage Grande paleontological site, Pernambuco state, northeastern Brazil: new remarks on preservational aspects of tank deposits. **Quaternary International**, [S.l.], v. 317, p. 88 – 101, 2013b.

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P. 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. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [S.l.], v. 437, p. 1 – 17, 2015.

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, 2017a.

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, p. 257 – 263, 2017b.

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

BARBOSA, F. H. S.; LUNA, C. A. Lesiones en la coraza y endoesqueleto de un ejemplar de *Panochthus Burmeister*, 1866 (Mammalia, Glyptodontia) de la Provincia de Córdoba, Argentina. **Revista del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Arturo Umberto”**, [S.l.], v. 1, p. 9 – 26, 2014.

BARBOSA, F. H. S.; PORPINO, K. O.; FRAGOSO, A. B. L.; SANTOS, M. F. C. F. Osteomyelitis in Quaternary mammal from the Rio Grande do Norte State, Brazil. **Quaternary International**, [S.l.], v. 299, p. 90 – 93, 2013.

BARBOSA, F. H. S.; PORPINO, K. O.; FRAGOSO, A. B. L.; OLIVEIRA, E. V. Arthritis in a Glyptodont (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). **Plos One**, [S.l.], v. 9, n. 2, p. 1 – 5, 2014a.

BARBOSA, F. H. S.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; OLIVEIRA, E. V. Neck osteoarthritis in *Eremotherium laurillardii* (Lund, 1842; Mammalia, Xenarthra) from the Late Pleistocene of Brazil. **International Journal of Paleopathology**, [S.l.], v. 6, p. 60 – 63, 2014b.

BARBOSA, F. H. S.; PORPINO, K. O.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; BERGQVIST, L. P.; ROTHSCCHILD, B. M. Articular and vertebral lesions in the Pleistocene sloths (Xenarthra, Folivora) from the Brazilian Intertropical Region. **Historical Biology**, [S.l.], p. 1 – 15, 2017a.

BARBOSA, F. H. S.; PORPINO, K. O.; BERGQVIST, L. P.; ROTHSCCHILD, B. M. Elucidating bone diseases in Brazilian Pleistocene Sloths (Xenarthra, Folivora): First cases reported for the Nothrotheriidae and Megalonychidae families. **Ameghiniana**, [S.l.], v. 54, p. 331 – 340, 2017b.

BARBOSA, F. H. S.; PORPINO, K. O.; ROTHSCCHILD, B. M.; CABRAL, U. G.; BERGQVIST, L. P. Arthritic lesions and congenital fusion in foot bones of *Panochthus* sp. (Xenarthra, Cingulata). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, p. 1 – 6, 2017c.

BEHRENSMEYER, A. K. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblage east of Lake Rudolf, Kenya. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, [S.l.], v. 146, p. 473 – 578, 1975.

BEHRENSMEYER, A. K. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. **Paleobiology**, [S.l.], v. 4, p. 150 – 162, 1978.

BEHRENSMEYER, A. K. Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. **Paleobiology**, [S.l.], v. 8, 211–227, 1982.

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, p. 291 – 335.

BEHRENSMEYER, A. K.; HOOK, R. W. Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. In: BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J. D.; DIMICHELE, W. A.; POTTS, R.; SUES, H. D.; WING, S. L. (Eds.). **Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals**. Chicago: University of Chicago Press, 1992, p. 15 – 136.

BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M. Taphonomy's contributions to paleobiology. **Paleobiology**. [S.l.], v. 11, n. 1, p. 105 – 119, 1985.

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-Verlag, 2012, p. 69 – 91.

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**, v. 2, 23 – 32, 1997.

BERGQVIST, L. P.; ALMEIDA, E. B.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I. Tafonomia da assembleia fóssilífera de mamíferos da “Fenda 1968”, Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, [S.l.], v. 14, p. 75 – 86, 2011.

BERTANI, R. T.; ALPOLUCENO NETO, A. F.; MATOS, R. M. D. O habitat do petróleo da Bacia Potiguar emersa. In: **Boletim de Geociências da Petrobras**. Rio de Janeiro: [s.n.], 1987. n. 1, p. 41 – 49.

BEZERRA, F. H. R; MELLO, C. L.; SUGUIO, K. A Formação Barreiras: recentes avanços e antigas questões. **Série científica**, São Paulo, v. 6, n. 2, p. III – VI, 2006.

BRAIN, C. K. Swartkrans as a case study in African cave taphonomy. **Palaeontologica Africana**, [S.l.], v. 23, p. 73 – 74, 1980.

BRAIN, C. K. **The hunters or the hunt?** An introduction to African caves taphonomy. Chicago: The University of Chicago Press, 1981, 365p.

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.

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.

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.

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**: Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, [s. n.], p. 303 – 313, 1966.

CABRAL-DE-CARVALHO, J. N.; CAMPOS E SILVA, A.; VASCONCELOS, M. D. T.; OLIVEIRA, L. D. D.; SILVA, D. D. Informação sobre a jazida fossilífera pleistocênica do Lajedo da Escada, município de Mossoró, Rio Grande do Norte. **Arquivos do Instituto de Antropologia**: Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, v. 2, n. 1-2, p. 392 – 395, 1966.

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. Chicago: The University of Chicago Press, 1999, p. 27 – 46.

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

CREMONINI, O. A.; GOULART, J. P. M.; SOARES, U. M. O Rifte Potiguar: novos dados e implicações tectônicas. In: BOLETIM DO 4º SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 1996, São Paulo. **Anais...** [S.l.: s.n.], 1996. p. 89 – 93.

CRUZ, J. B.; BENTO, M. D.; BEZERRA, F. H. R.; FREITAS, J. I.; CAMPOS, U. P.; SANTOS, D. J; Diagnóstico Espeleológico do Rio Grande do Norte. **Revista Brasileira de Espeleologia**, [S. l.], v. 1, n. 1, p. 1 – 24, 2010.

DAMASCENO, J. M. Ocorrência de *Toxodon platensis* Owen, 1840 em Olho d'água da Escada, Município de Mossoró, Rio Grande do Norte. **Arquivos do Instituto de Antropologia**: Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, v. 1, p. 1 – 18, 1973.

DANTAS, M. A. T.; DUTRA, R. P.; CHERKINSKY, A.; FORTIER, D. C.; KAMINO, K. H. Y.; COZZUOL, M. A.; RIBEIRO, A. S.; VIEIRA, F. S. Paleoecology and radiocarbon dating of the Pleistocene megafauna of the Brazilian Intertropical Region. **Quaternary Research**, [S.l.], v. 79, p. 61 – 65, 2013.

DAVIS, K. L. **A taphonomic approach to experimental bone fracturing and applications to several South African Pleistocene sites**. Ph.D dissertation, State University of New York, Binghamton, 1985.

DOMINATO, V. H. S.; MOTHE, D.; COSTA-DA-SILVA, R.; AVILLA, L. S. 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**, [S.l.], v. 31, p. 171 – 177, 2011.

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, 2007a, p. 265 – 332.

EBERTH, D. A., SHANNON, M., NOLAND, B. G. A bonebeds database: classification, biases and patterns of occurrence. In: ROGERS, R. R., EBERTH, D. A., FIORILLO, A. R. (Eds.), **Bonebeds: Genesis, Analysis and Paleobiological Significance**. Chicago: The University of Chicago Press, 2007b, p. 103 – 220.

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

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.

FERIGOLO, J. Non-human vertebrate paleopathology of some Brazilian Pleistocene mammals. In: ARAÚJO, A. J. G., FERREIRA, L. F. (Eds.), **Paleopatologia, Paleoepidemiologia**: Estudos Multidisciplinares. Panorama. Escola Nacional de Saúde Pública, Rio de Janeiro: Fundação Oswaldo Cruz, 1992, p. 213 – 234.

FERIGOLO, J. Paleopatologia em Mamíferos. In: CARVALHO, I. S., FERNANDES, A. C. S. (Eds.), **Iconologia**. São Paulo: Sociedade Brasileira de Geologia, 2007, p. 88 – 107.

FERIGOLO, J.; NEGRI, F. R.; BUCHMANN, F. S. Chronic osteomyelitis and infections arthritis in a ground sloth (Mammalia, Mylodontidae) from upper Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. In: 1ST PALEOPATHOLOGY ASSOCIATION MEETING IN SOUTH AMERICA, HUMAN MIGRATIONS AND DISEASES, Rio de Janeiro, 2005. **Abstracts**. Rio de Janeiro, p. 42, 2005.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; ANDREWS. Linear marks. In: DELSON, E.; SARGIS, E. J. (Eds.), **Atlas of taphonomic identifications**. Dordrecht: Springer, 2016, p. 25 – 100.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; SCOTT, L.; ANDREWS, P. Taphonomy in paleoecological interpretations. **Quaternary Science Reviews**, [S.l.], v. 30, p. 1292 – 1302, 2010.

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, p. 57 – 97, 1988.

FIORILLO, A. R. An experimental study of trampling: Implications for the fossil record. In: BONNICHSEN, R.; SORG, M. H. (Eds.). **Bone modification**. Orono: University of Maine, 1989, p. 61 – 72.

FRISON, G. C.; TODD, L. C. 1986. Taphonomic study of the Colby Site mammoth bones. In: FRISON, G. C. **The Colby Mammoth Site: Taphonomy and Archaeology of a Clovis Kill in Northern Wyoming**. 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: taxonomu and taphonomy. **Historical Biology**, [S.l.], p. 1 – 9, 2015.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, p.1 – 9, 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. Utilization and skeletal disturbances of North American prey carcasses. **Arctic**, [S.l.], v. 35, n. 2, p. 266 – 281, 1982.

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

HENDEY, Q. B.; SINGER, R. The faunal assemblages from the Gamtoos Valley shelters. **South African Archaeology Bulletin**, Cape Town, v. 20, n. 80, p. 206 – 213, 1965.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. **Elementos fundamentais de tafonomia**. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS, 2002, 321p.

HUGHES, A. R. Hyaenas versus australopithecines as agents of bone accumulation. **American Journal of Physical Anthropology**, [S.l.], v. 12, n. 4, p. 467 – 486, 1954.

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.

KIDWELL, S. M.; FLESSA, K. W. The quality of the fossil record: populations, species, and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, [S.l.], v. 26, p. 269 – 299, 1995.

LAWRENCE, D. R. Taphonomy and Information Losses in Fossil Communities. **Geological Society of America Bulletin**, [S.l.], v. 79, p. 1315 – 1330, 1968.

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

MACDONALD, J.; TERRELL-NIELD, C. E. What happens to animals when they die in caves?. **Cave Science**, [S.l.], v. 16, p. 115, 1989.

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**, [S.l.], 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.

MATOS, R. M. D. The northeast brazilian rift system. **Tectonics**, [S.l.], v. 11, p. 766 – 791, 1992.

MEDEIROS, M. A. Fossildiagênese, p. 65 – 77. In: CARVALHO, I. S. (ed.), **Paleontologia: Conceitos e Métodos**. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2010, 734 p.

MCKEE, J. K. Taphonomic processes of bone distribution and deposition in the Tufa Caves of Taung, South Africa. **Journal of Taphonomy**, [S.l.], v. 8, n. 2-3, p. 203 – 213, 2010.

MIKULÁŠ, R.; KADLECOVÁ, E.; FEJFAR, O.; DVOŘÁK, Z. Three new ichnogenes of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: a case study from the Miocene of the Czech Republic. **Ichnos**, [S.l.], v. 1, p. 1 – 15.

MONTALVO, C. I. Root traces in fossil bones from Huayquerian (Late Miocene) faunal assemblage of Telém, La Pampa, Argentina. **Acta Geológica Hispanica**, [S.l.], v. 37, p. 37 – 42, 2002.

MORELATTO, R.; FABIANOVICZ, R. Bacia Potiguar: Sumário geológico e setores em oferta. In: **Décima terceira rodada de licitações**. Rio de Janeiro: ANP, 2015.

MUNSELL, A. H.; **Munsell soil color charts**. Revised edition. New Windsor: Macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation, 1994, 29p.

OLIVEIRA, L. D. D. Considerações sobre a ocorrência de *Paleolama major* (Liais, 1872) no Quaternário do Rio Grande do Norte. In: XII SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO NORDESTE, 1986, João Pessoa. **Resumos**. Paraíba, 1986.

PAULA-COUTO, C. Fossil Pleistocene to sub-recent mammals from northeastern Brazil. I-Edentata Megalonychidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [S.l.], v. 52, p. 143 – 151, 1980.

PESSOA NETO, O. C. *et al.* Bacia Potiguar. In: **Boletim de Geociências da Petrobras**. Rio de Janeiro: [s.n.], v. 15, n. 2, p. 357 – 369, Maio/Novembro 2007.

PIRRONE, C. A.; BUATOIS, L. A.; BROMLEY, R. G. Ichnotaxobases for bioerosion trace fóssil in bones. **Journal of Paleontology**, [S.l.], v. 88, p. 195 – 203, 2014.

POBINER, B. Paleoecological information in predator tooth marks. **Journal of Taphonomy**, [S.l.], v. 6, p. 373 – 397, 2008.

PORPINO, K. O.; SANTOS, M. F. C. F. 2003. Novos registros de Artiodactyla e Perissodactyla para o Lajedo de Escada, Baraúnas/RN. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, 2003. **Anais...** Brasília, UnB, p. 226, 2003.

PORPINO, K. O.; SANTOS, M. F. C. F.; BERGQVIST, L. P. Registro de mamíferos fósseis no Lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, [S.l.], v. 7, n. 3, p. 349 – 358, 2004.

PORPINO, K. O.; MARINHO, T. S.; SANTOS, M. F. C. F. Ocorrência de Caiman latirostris Daudin, 1802 (Crocodylia: Alligatoridae) no Quaternário do Rio Grande do Norte, Brasil. In: II CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2005, Rio de Janeiro. **Boletim de resumos...**, Rio de Janeiro, 2005, p. 163.

PORPINO, K. O., FERNICOLA, J. C., BERGQVIST, L. P. A new cingulate (Mammalia: Xenarthra), *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the Late Pleistocene of Northeastern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [S.l.], v. 29, n. 3, p. 881 – 893, 2009.

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.

RIBEIRO, R. C.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; KINOSHITA, A.; FIGUEIREDO, A. M. G.; BAFFA, O.; CARVALHO, I. S. How much time is represented in the fossil record of tank deposits? In: SIMÕES, T. R.; FIGUEIREDO, R. G.; DELCOURT, R.; RODRIGUES, T. (Eds.), **Paleontologia em Destaque** – Boletim do IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Vitória, p. 115, 2014.

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.

ROGERS, R. R.; KIDWELL, S. M. A conceptual framework for the genesis and analysis vertebrate skeletal concentrations. In: ROGERS, R. R., EBERTH, D. A., FIORILLO, A. R. (Eds.), **Bonebeds: Genesis, Analysis and Paleobiological Significance**. Chicago: The University of Chicago Press, 2007, p. 1 – 63.

RUFFER, S. A. M. Studies in Palæopathology in Egypt. **Journal of Pathology and Bacteriology**. [S.l.], v. 18, p. 149 – 162, 1914.

SANTOS, M. F. C. F. **Geologia e Paleontologia de depósitos fossilíferos pleistocênicos do Rio Grande do Norte**. 2001, 70 p. Dissertação (Mestrado em Geodinâmica e Geofísica) – Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal.

SANTOS, M. F. C. F.; BERGQVIST, L. P.; LIMA-FILHO, F. P.; PEREIRA, M. M. V. Feições tafonômicas observadas em fósseis pleistocênicos do Rio Grande do Norte. **Revista de Geologia**, [S.l.], v. 15, p. 31 – 41, 2002.

SANTOS, T. T.; BISSARO-JÚNIOR, M. C.; KIPNIS, R. 2011. Caracterização tafonômica dos conjuntos fósseis da megafauna pleistocênica das localidades Araras/Periquitos, Prainha e Taquara, Formação Rio Madeira (Pleistoceno tardio, Brasil). In: I.S. CARVALHO; N. K. SRIVASTAVA, O. STROHSCHOEN, LANA, C. C. (eds). **Paleontologia: Cenários de Vida**, Volume 4, Editora Interciência, p. 433 – 444.

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

SHIPMAN, P. Application of scanning electron microscopy to taphonomic problems. In: CANTWELL, A. M.; GRIFFIN, J. B.; ROTHCHILD, N. A. (Eds.). **The research potential of anthropological museum collections**. New York: Annals of the New York Academy of Science, 1981b, p. 357 – 385.

SHIPMAN, P.; BOSLER, W.; DAVIS, K. L. Butchering of giant geladas at an Ancheulian site. **Current Anthropology**, [S.l.], v. 46, p. 77 – 86, 1981.

SILVA, J. L. L. **Reconstrução paleoambiental baseada no estudo de mamíferos pleistocênicos de Maravilha e Poço das Trincheiras, Alagoas, Nordeste do Brasil**. 2008. Tese de doutorado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

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, p. 413 – 430. In: CARVALHO, I. S. (ed.), **Paleontologia: Conceitos e Métodos**. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2010, 734 p.

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

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: 42º CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 2004, Araxá. **Resumos**. Minas Gerais, 2004.

SUTCLIFFE, A. J. Spotted hyaena: Crusher, gnawer, digester, and collector of bones. **Nature**, London, v. 227, p. 1110 – 1113, 1970.

VAL, A.; DIRKS, P. H. G. M.; BACKWELL, L. R.; D'ERRICO, F.; BERGER, L. R. Taphonomic analysis of the faunal assemblage associated with the hominins (*Australopithecus sedibas*) from the Early Pleistocene cave deposits of Malapa, South Africa. **Plos One**, [S.l.], v. 10, n. 6, p. 1 – 16, 2015.

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, 2015.

VASCONCELOS, A. G.; KRAEMER, B. M.; MEYER, K. E. B. Tafonomia em cavernas brasileiras: histórico e método de coleta de fósseis preservados em solo carbonatado. **Terra e didática**, Campinas, v. 14, n. 1, p. 49 – 68, 2018.

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.

WALDHERR, F. R.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; RODRIGUES, S. W. O. Origem e morfologia dos tanques naturais do Nordeste do Brasil. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 44, n. 3, p. 467 – 488, 2017.

XING, L.; Roberts, E. M.; Harris, J. D.; Gingras, M. K.; Ran, H.; Zhang, J.; Xu, X.; Burns, M. E.; Dong, Z. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [S.l.], v. 388, p. 58 – 68, 2013.