



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Bruno Cesar de Almeida Rocha dos Santos

**ANÁLISE TAFONÔMICA DOS FÓSSEIS DE MICROMAMÍFEROS DA
GRUTA DO URSO, TOCANTINS**

Rio de Janeiro

2021

Bruno Cesar de Almeida Rocha dos Santos

Análise tafonômica dos fósseis de micromamíferos da Gruta do Urso, Tocantins

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação Em Ciências Biológicas (PPGBIO), Instituto de Biociências (IBIO), da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), como pré-requisito à obtenção do título de mestre em ciências biológicas (Biodiversidade Neotropical).

Orientadores:

Dr. Leonardo dos Santos Avilla

Dr. Hermínio de Ismael Araújo
Júnior

Rio de Janeiro

2021

R Rocha dos Santos, Bruno Cesar de Almeida
/ Bruno Cesar de Almeida Rocha dos Santos. --
Rio de Janeiro, 2021.
54

Orientador: Leonardo dos Santos Avilla.
Coorientador: Hermínio de Ismael Araújo Júnior.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do
Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas, 2021.

1. Paleontologia. 2. Tafonomia . 3. Pleistoceno.
4. vertebrados. 5. aves de rapina. I. Avilla,
Leonardo dos Santos, orient. II. Araújo Júnior,
Hermínio de Ismael, coorient. III. Título.

Bruno Cesar de Almeida Rocha dos Santos

Análise tafonômica dos fósseis de micromamíferos da Gruta do Urso, Tocantins

Dissertação de Mestrado


Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO)

Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Neotropical (PPGBIO)

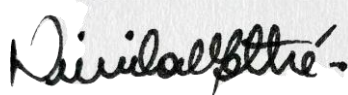
Conceito: A

Aprovada em 22/10/2021

Banca Examinadora:

 Documento assinado digitalmente
Lilian Paglarelli Bergqvist
Data: 10/12/2021 11:08:53-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof (a) Dr(a). Lílian Paglarelli Bergqvist (UFRJ)



Prof (a) Dr(a). Dimila Mothé Cordeiro dos Santos (UNIRIO)



Prof (a) Dr(a). Marcos de Souza Lima Figueiredo (UNIRIO)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer aos meus orientadores, Leonardo dos Santos Avilla e Hermínio de Ismael Araújo Júnior, por terem me ajudado na elaboração do projeto e execução da pesquisa.

Também gostaria de agradecer ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Neotropical da UNIRIO (PPGBIO) pela oportunidade e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado.

Um agradecimento para os membros da banca da qualificação, Dimila Mothé, Karoliny de Oliveira, Marcos Figueiredo e Davor Vrcibradic, por terem me ajudado com melhorias para esta dissertação.

Eu gostaria também de agradecer a Lilian Paglarelli Bergqvist e a Letícia Paiva Belfort por terem me ajudado e disponibilizado a minha entrada e permanência no Laboratório de Macrofósseis da UFRJ para fotografar alguns espécimes para o meu trabalho.

E pôr fim, aos meus colegas do Laboratório de Mastozoologia da UNIRIO (LAMAS) por terem me ajudado nas triagens, especialmente Carolina Pires e Pedro Ivo Mac Culloch, por terem me ajudado na pesquisa, enviando bibliografias e este último também por ter me ajudado na identificação de materiais.

Resumo

Análises tafonômicas de micromamíferos na América do Sul têm revelado importantes descobertas quanto à diversidade e ecologia pretéritas e atuais destes animais. Um total de 817 ossos de micromamíferos foi recuperado na Gruta do Urso, Tocantins, Norte do Brasil, e foi quantificado e analisado tafonomicamente. Deste total, a maioria apresenta fraturas pré-deposicionais (74%), enquanto que apenas 17% são de ossos completos. Marcas de corrosão digestiva estão presentes em 52% da amostra. As frequências de fraturas e marcas de corrosão digestiva nas epífises proximais de fêmures e distais de úmeros mostram semelhanças aos padrões observados para egagrópilas geradas por aves de rapina diurnas (falcões, águias e gaviões) na América do Sul, com valores intermediários entre corujas e mamíferos carnívoros. Outros agentes tafonômicos afetaram os ossos após o regurgito, como transporte, corrosão radicular, intemperismo físico e incrustação sedimentar. Os ossos com marcas de corrosão radicular experimentaram um soterramento total e prolongado em um solo com cobertura vegetal. Os padrões tafonômicos observados para os micromamíferos da Gruta do Urso mostram algumas semelhanças com os padrões observados para macromamíferos recuperados na mesma gruta, com a ação de animais carnívoros, transporte, intemperismo físico e incrustação sedimentar.

Palavras-chave: Quaternário; Mamíferos; Paleontologia; Aves de Rapina.

Abstract

Taphonomic analyses of micromammals in South America have revealed important discoveries regarding the past and current diversity and ecology of these animals. A total of 817 bones of micromammals were recovered in Gruta do Urso cave, Tocantins, Northern Brazil, and was quantified and analyzed taphonomically. Of this total, most show preidepositional fractures (74%), while 17% are complete. Marks of digestive corrosion are present in 52% of sample. The frequencies of fractures and marks of digestive corrosion in the proximal epiphyses of femurs and distal epiphyses of humeri show similarities to the patterns observed for pellets generated of diurnal birds of prey (hawks, eagles and falcons) in South America, with intermediary values between owls and carnivore mammals. Other taphonomic agents also affected the bones after regurgitation, such as transport, root marks, weathering and sedimentary incrustation. Bones with root marks experienced a total and prolonged burial in a soil with vegetation cover. The taphonomic patterns observed for micromammals in Gruta do Urso cave shows similarities with the observed for macromammals from the same cave, with action of carnivore animals, transport, weathering and sedimentary incrustation.

Keywords: Quaternary; Mammals; Paleontology; Birds of Prey.

Lista de figuras

Figura 1 – Ciclos que regem a transição dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera e que afetam a qualidade do registro fossilífero. Modificado de Araújo-Júnior & Bissaro-Júnior, 2017.....	13
Figura 2 – (A) Mapa do estado do Tocantins, indicando o município de Aurora do Tocantins. (B) croqui da Gruta do Urso, indicando o conduto secundário onde os materiais foram recuperados. Modificado de Rocha-dos-Santos <i>et al.</i> (2017).	19
Figura 3 – (A) panorama externo do maciço cárstico da Gruta do Urso; (B) conduto de entrada da Gruta do Urso; (C) conduto secundário da Gruta do Urso. (fotos por Leonardo S. Avilla).....	20
Figura 4 – Camada fossilífera do conduto secundário da Gruta do Urso (foto por Leonardo S. Avilla).....	22
Figura 5 – Coluna estratigráfica da camada fossilífera do conduto secundário da Gruta do Urso. Modificado de Maldonado <i>et al.</i> (2016).....	23
Figura 6 – Coluna cronoestratigráfica com pisos correspondentes aos mamíferos terrestres da América do Sul. Modificado de Cione e Toni (1999; 2005) e Scherer (2009).....	24
Figura 7 – Tipos de ossos identificados neste estudo: (A) escápula, (B) úmero, (C) rádio, (D) ulna, (E) falange, (F) metapodial, (G) pélvis, (H) tíbia, (I) fêmur e (J) calcâneo. Escala: 1 mm.....	28
Figura 8 – (A) metapodial com fratura pós-deposicional; (B) tíbia com fraturas pré-deposicionais. Escala: 2 mm.....	29
Figura 9 – Frequências de fraturas nos ossos longos indicando autos índices de ossos fraturados. (A) Fêmures; (B) Úmeros; (C) Tíbias; (D) Rádios e Ulnas.	30
Figura 10 – Exemplos de osso longos com marcas associadas a transporte. Escala 2 mm.....	31
Figura 11 – Epífises proximais de fêmures com marcas de corrosão digestiva em diferentes níveis de intensidade: (A) leve, (B) moderado e (C) intenso. Escala: 2 mm.....	32
Figura 12 - Frequências das marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures (A) e distais de úmeros (B), sendo a cor azul para “com corrosão” e vermelha para “sem corrosão”.....	32
Figura 13 -Espécimes com diferentes níveis de incrustação: (A) nível 0, (B) nível 1 e (C) nível 2. Escala: 2 mm.	34
Figura 14 - Úmero com intemperismo físico. Escala 2 mm.....	35
Figura 15 -Espécimes com diferentes graus de intensidade de marcas de corrosão radicular: (A) reduzida, (B) ampla e (C) profunda. Escala: 2 mm.....	36

Lista de tabelas

Tabela 1- Porcentagens da intensidade de fraturas em ossos longos indicando autos índices de ossos fraturados.....**30**

Tabela 2 - comparação das feições tafonômicas atuantes entre os fósseis de micromamíferos e macromamíferos na Gruta do Urso.....**46**

Sumário

1. Introdução -	12
1.1 Tafonomia -	12
1.1.1 Tafonomia de vertebrados em cavernas -	14
1.2 Micromamíferos -	15
1.3 Justificativa -	16
2. Objetivos –	17
2.1. Objetivo geral –	17
2.2. Objetivos específicos -	17
3. Material e métodos –	18
3.1. Área de estudos-	18
3.2. Geologia regional -	21
3.3. Aspectos sedimentológicos e estratigráficos -	22
3.4. Metodologia -	25
3.4.1 Fraturas -	25
3.4.2 Transporte -	25
3.4.3 Marcas de corrosão digestiva -	26
3.4.4 Incrustação sedimentar -	26
3.4.5 Intemperismo físico -	26
3.4.6 Marcas de corrosão radicular -	27
4. Resultados -	28
4.1 Fraturas -	28
4.2 Transporte -	31
4.3 Corrosão digestiva -	31

4.4 Incrustação sedimentar -	33
4.5 Intemperismo físico -	34
4.6 Corrosão radicular -	35
5. Discussão -	37
5.1 Aspectos tafonômicos -	37
5.2 Comparação com depósitos semelhantes na América do Sul -	39
5.3 Comparação com aspectos tafonômicos dos macrovertebrados da Gruta do Urso -	44
6. Conclusões -	47
7. Referências bibliográficas -	48

1. INTRODUÇÃO

1.1 Tafonomia

O entendimento dos processos de formação e acumulação fossilífera é objetivo da Tafonomia, que foi definida inicialmente por Efremov (1940, p. 93) como “o estudo das leis de sepultamento”. Posteriormente, Behrensmeyer & Kidwell (1985) a redefiniram como: “O estudo dos processos de fossilização e como estes afetam a informação contida no registro fossilífero”. Mais tarde, Andrews (1990) definiu a tafonomia mais especificamente como: “o estudo dos processos que afetam os ossos e as mudanças de como eles passam de animais vivos para o meio fóssil”. A tafonomia nasceu da necessidade do paleontólogo em entender como os organismos e seus restos chegaram à rocha e quais foram os fatores e processos que atuaram na formação das concentrações fossilíferas (Simões *et al.*, 2010).

A história tafonômica de um organismo inicia-se após a sua morte (Andrews, 1990; Simões *et al.*, 2007) e as modificações que acometem os restos fossilíferos durante a sua história tafonômica podem ser agrupados em dois grupos principais: bioestratinomia e fossildiagnêse (Simões *et al.*, 2010) (Figura 1). As alterações que ocorrem nos fósseis durante a sua história tafonômica podem ser interpretados com base em processos que ocorrem nos dias atuais, experimentos controlados e/ou comparação com outros sítios/estudos tafonômicos (Behrensmeyer, 1978; Andrews, 1990; Auler *et al.*, 2006; Yravedra, 2010; Araújo-Júnior *et al.*, 2011; Montalvo *et al.*, 2012; Araújo-Júnior *et al.*, 2013; Maldonado *et al.*, 2016; Quintana, 2016; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Araújo-Júnior *et al.*, 2017; Pokines *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2018; Avilla *et al.*, 2018; Micó *et al.*, 2020; Montalvo & Fernández 2019; Montalvo *et al.*, 2020). As modificações ocorridas nos restos fósseis durante os processos tafonômicos podem ser de origem física, química e/ou biológica e estas alterações são importantes para reconstruir e compreender a história tafonômica dos espécimes depositados (Andrews, 1990, Auler *et al.*, 2006; Maldonado *et al.*, 2016; Quintana, 2016; Mayer *et al.*, 2016; Tomassini *et al.*, 2017; Mayer *et al.*, 2018; Micó *et al.*, 2019).

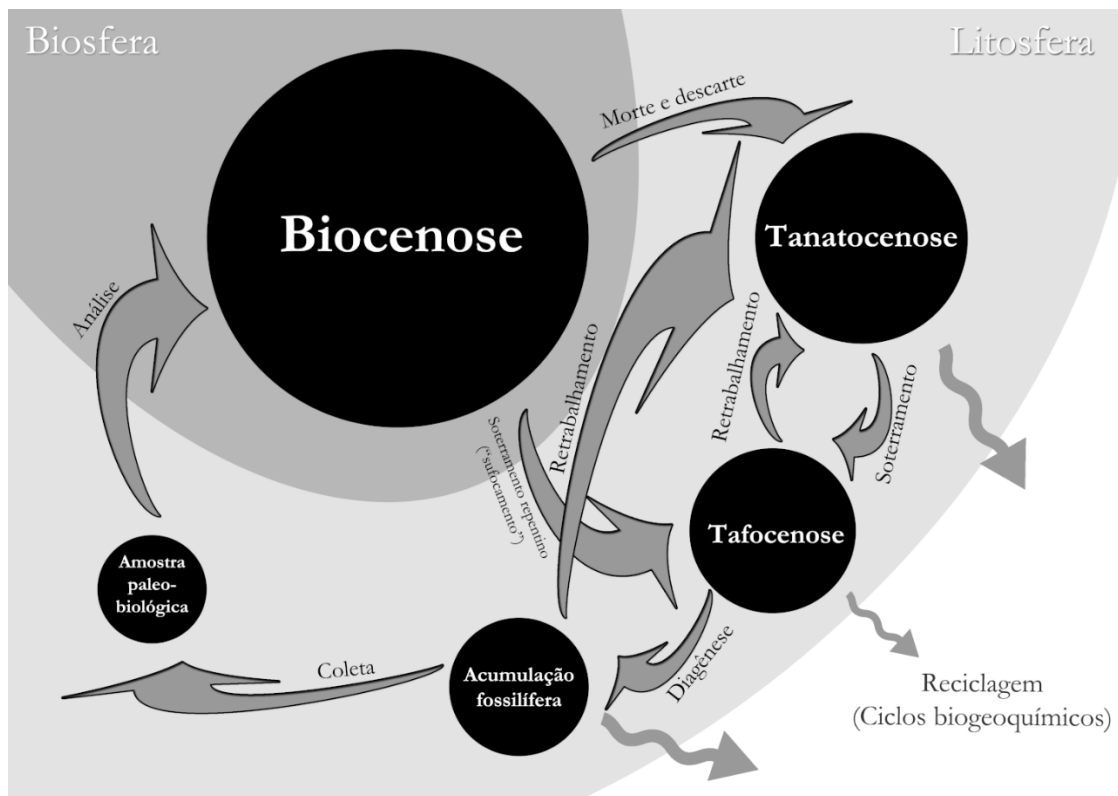


Figura 1: Ciclos que regem a transição dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera e que afetam a qualidade do registro fossilífero. Modificado de Araújo-Júnior & Bissaro-Júnior, 2017.

Devido à sua natureza multidisciplinar, a tafonomia muitas vezes interage com outros campos da paleontologia, como a paleoecologia, onde traços tafonômicos podem indicar relações ecológicas pretéritas (Araújo-Júnior *et al.*, 2011; Quintana, 2016; Maldonado *et al.*, 2016; Buchmann *et al.*, 2017; Araújo-Júnior *et al.*, 2017; Sauqué & Sanchez, 2017; Sauqué *et al.*, 2017; Avilla *et al.*, 2018; Micó *et al.*, 2020); e a Icnologia, onde traços produzidos por organismos vivos podem auxiliar na interpretação da história tafonômica de um resto fóssil (Araújo-Júnior *et al.*, 2011; Maldonado *et al.*, 2016; Buchmann *et al.*, 2017; Araújo-Júnior *et al.*, 2017). Ressalva-se também que a tafonomia pode ser aplicada a restos de organismos atuais, ajudando a compreender como os agentes tafonômicos atuam (Behrensmeyer 1978; Gómez, 2005; Montalvo *et al.*, 2014; Rudzik *et al.*, 2015; Montalvo *et al.*, 2020; López, 2020).

1.1.1 Tafonomia de vertebrados em cavernas

Cavernas são definidas como cavidades naturais em um ambiente rochoso onde ao menos uma parte de sua estrutura se encontra em total escuridão (Lee *et al.*, 2012). Elas são em essência ambientes fechados limitados espacialmente em três dimensões (Andrews 1990). Cavernas tendem a ocorrer em terrenos cársticos, embora também possam ocorrer em áreas não cársticas, e se formam principalmente pela dissolução e erosão das rochas (Piló & Auler, 2011).

O interior das cavernas pode preservar uma grande diversidade de organismos através de distintos processos de fossilização (Andrews, 1990; Cartelle, 1994; Auler *et al.*, 2006; Reed 2006; Pokines *et al.*, 2011; Hubbe *et al.*, 2011; Hubbe & Auler 2012; Castro *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2014; Rodrigues *et al.*, 2014; Soibelzon *et al.*, 2015; Maldonado *et al.*, 2016; Buchmann *et al.*, 2017; Rocha-dos-Santos *et al.*, 2017; Avilla *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2018; Silva *et al.*, 2019; Micó *et al.*, 2020). Dentro de uma caverna, os restos fósseis encontram-se isolados de processos tafonômicos que ocorrem no ambiente externo (Simms, 1994), embora alguns processos tafonômicos possam ocorrer tanto dentro quanto foram de uma caverna, mas apresentando diferenças entre os dois ambientes (Mayer *et al.*, 2016; 2018). Diversos estudos tafonômicos em cavernas têm auxiliado a compreender a história tafonômica de vertebrados nestes depósitos, inclusive mostrando que estes processos são complexos, podendo variar em cada caverna e com diferenças comparadas ao ambiente externo (Auler *et al.*, 2006; Reed 2006; Yravedra, 2007, 2010; Hubbe *et al.*, 2011; Pokines *et al.*, 2011; Hubbe & Auler, 2012; Maldonado *et al.*, 2016; Buchmann *et al.*, 2017; Sauqué & Sanchez, 2017; Sauqué *et al.*, 2017 Avilla *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2018; Silva *et al.*, 2019; Micó *et al.*, 2020).

Segundo Lund (1845, *apud* Hubbe *et al.*, 2011), Andrews (1990) e Simms (1994), existem cinco formas para a acumulação óssea dentro de uma caverna: 1) por predadores que utilizam a caverna como habitação; 2) por quedas em aberturas verticais; 3) por morte de animais que se perderam ao adentrar nas cavernas à procura de água, nutrientes ou abrigo temporário; 4) morte de animais troglóbios; e, 5) carregados por fluxos hidráulicos ou sedimentológicos. Em relação à distância da fonte de origem do material (local de morte) e o local de deposição final, Araújo-Júnior (2016) propõe a seguinte classificação: 1) Assembleia preservada *in situ*: quando os ossos foram depositados no local da morte do animal; 2) Assembleia periférica: quando os ossos foram depositados próximos ao local de morte do animal e foram transportados; e, 3) Assembleia preservada *ex-situ*:

quando os ossos foram depositados longe do local da morte do animal e foram transportados.

Para entender os processos acumulativos de vertebrados em cavernas, é necessário analisar diversos fatores, como por exemplo, o formato estrutural da caverna, incluindo o da sua abertura (Auler *et al.*, 2006; Reed, 2006; Pokines *et al.*, 2011; Hubbe & Auler 2012; Mayer *et al.*, 2016; Maldonado *et al.*, 2016; Buchmann *et al.*, 2017; Mayer *et al.*, 2018; Silva *et al.*, 2019). Outros fatores a serem considerados são os hábitos e a paleoecologia dos organismos fossilizados recuperados em um depósito fossilífero de caverna, e um exemplo são as acumulações fossilíferas geradas por leopardos (*Panthera pardus*), os quais transportam suas presas para dentro de cavernas e geram acumulações ósseas (Sauqué & Sanches 2017; Sauqué *et al.*, 2017; Micó *et al.*, 2020).

1.2 Micromamíferos

Pequenos mamíferos – com massa corpórea inferior a 1 kg (Montalvo *et al.*, 2020) – representam 80% da diversidade de mamíferos e constituem um componente importante dos registros fossilíferos, provendo dados para interpretações ambientais e ecológicas pretéritas, devido ao seu pequeno tamanho, restrição de habitats e abundância populacional (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2017; Montalvo & Fernández, 2019; Marin-Monfort *et al.*, 2019; Montalvo *et al.*, 2020).

Análises tafonômicas em restos de micromamíferos têm sido muito importantes em inferências paleoecológicas, pois são altamente informativas a respeito dos hábitos dos predadores responsáveis pela acumulação (Andrews, 1990; Montalvo & Fernández, 2019; Montalvo *et al.*, 2020). Reconhece-se que a predação é a principal causa da morte e acumulação óssea de pequenos animais e de suas acumulações ósseas, sobretudo em cavernas (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Montalvo & Fernández, 2019; Marín-Monfort *et al.*, 2019). Além disso, três são os principais tipos de predadores (não os únicos) e esses são reconhecidos através de suas pelotas regurgitadas: mamíferos predadores, aves de rapina (diurnas) e corujas (aves noturnas) (Andrews, 1990; Montalvo & Fernández, 2019).

Os ossos de micromamíferos são altamente frágeis (Andrews 1990; Quintana 2006) e, por isso, os agentes tafonômicos podem afetá-los de forma distinta se comparados aos ossos de macromamíferos, como por exemplo o intemperismo físico (Behensmeyer 1978; Andrews, 1990).

1.3 Justificativa

No Brasil, a maioria dos estudos sobre acumulações fossilíferas em cavernas estão relacionados à megafauna do Quaternário (Cartelle, 1994; Auler *et al.*, 2006; Hubbe & Auler, 2012; Castro *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2014; Maldonado *et al.*, 2016; Rochados-Santos *et al.*, 2017; Avilla *et al.*, 2018; Silva *et al.*, 2019) e poucos abordaram os micromamíferos (Auler *et al.*, 2006; Avilla *et al.*, 2007; Villa Nova *et al.*, 2015; Pires *et al.*, 2018).

Muitos estudos sobre tafonomia de micromamíferos foram realizados na América do Sul, especialmente na Argentina (Teta *et al.*, 2004; Gómez, 2005; Montalvo *et al.*, 2008; Montalvo *et al.*, 2014; Rudzki *et al.*, 2015; Analia, 2015; Quintana, 2016; Montalvo *et al.*, 2016; Tomassini *et al.*, 2017; López *et al.*, 2018; Montalvo & Fernández, 2019; Montalvo *et al.*, 2020; López, 2020). No Brasil, embora exista uma gama considerável de estudos envolvendo micromamíferos (e.g. Bonvicino & Bezerra, 2003; Avilla *et al.*, 2007; Scheibler & Christoff, 2007; Bueno & Motta-Júnior, 2008; Rocha *et al.*, 2011; Pires *et al.*, 2018), poucos estão voltados à compreensão de seus aspectos tafonômicos (e.g. Auler *et al.*, 2006; Mayer *et al.*, 2018).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Reconhecer a história tafonômica dos fósseis de micromamíferos da Gruta do Urso e sua relação com aspectos paleoecológicos e paleoambientais.

2.2 Objetivos específicos

- 1) Reconhecer e interpretar assinaturas tafonômicas em restos de microvertebrados da Gruta do Urso;
- 2) Interpretar a origem da acumulação fossilífera de micromamíferos da Gruta do Urso;
- 3) Reconhecer possíveis relações ecológicas pretéritas através das análises tafonômicas;

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

Todos os fósseis aqui estudados foram recuperados da Gruta do Urso, uma caverna calcária localizada no município de Aurora do Tocantins ($12^{\circ}42'47''$ S e $46^{\circ}24'28''$ O; Maldonado *et al.*, 2016), sudeste do estado de Tocantins, norte do Brasil (Figuras 2 e 3), nas diversas expedições realizadas pelo Laboratório de Mastozoologia da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (LAMAS/UNIRIO) entre os anos de 2011 e 2014. Diversos estudos com vertebrados recuperados na caverna foram realizados, destacando-se mamíferos: dasypodidae (Castro *et al.*, 2013; Soibelzon *et al.*, 2015), carnívora (Rodrigues *et al.*, 2014), cervidae (Maldonado *et al.*, 2016), tapiridae (Gaspirini *et al.*, 2016), camelidae (Rocha dos Santos *et al.*, 2017), equidae (Avilla *et al.*, 2018), roedores cricetidae (Pires *et al.*, 2018); e répteis squamata (Hsiou *et al.*, 2016).

O acesso a gruta ocorre principalmente através de estradas vicinais e caminhos que cortam a vegetação (Avilla *et al.* 2013). A área de estudo está inserida no bioma Cerrado (Felix *et al.*, 2016), que é o segundo maior bioma brasileiro, superado apenas pela Amazônia. Apresenta variações climáticas sazonais: úmido de outubro a março e seco de abril a setembro; temperaturas em média variando entre 22° a 27° ; e pluviosidade média anual de 1500 mm (Klink e Machado 2005). A vegetação de Aurora do Tocantins é típica de cerrado *strictu sensu*, com Cerradões (enclaves de matas de galerias) próximos a Maciços Cársticos (Novaes *et al.* 2014).

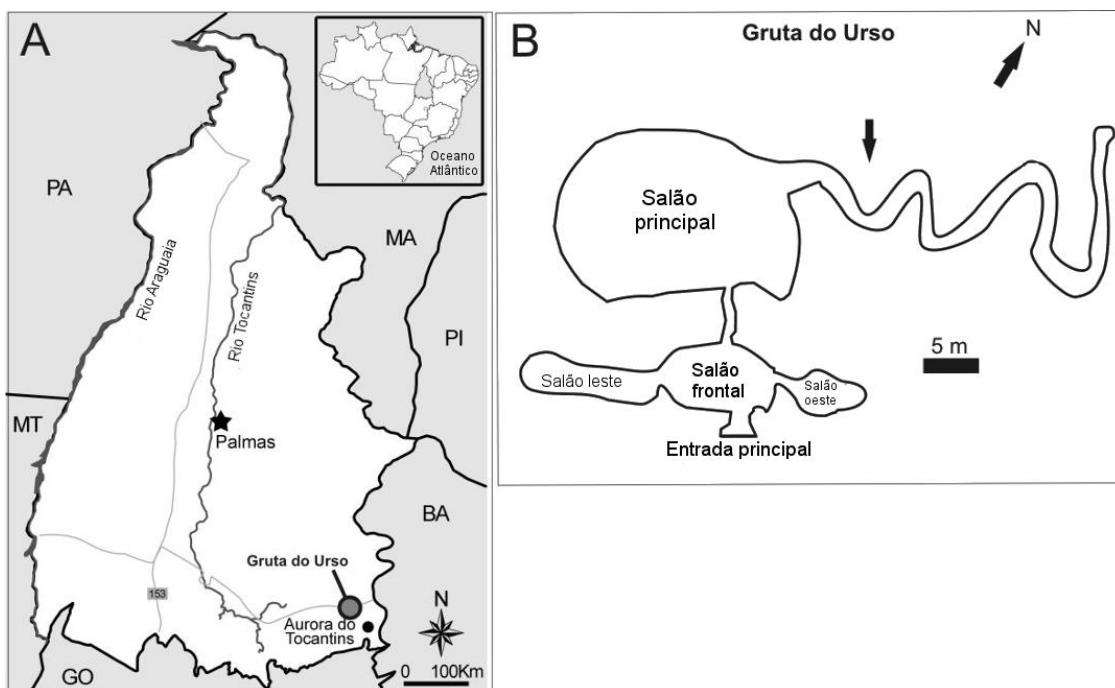


Figura 2: (A) Mapa do estado do Tocantins, indicando o município de Aurora do Tocantins. (B) croqui da Gruta do Urso, indicando o conduto secundário onde os materiais foram recuperados. Modificado de Rocha-dos-Santos *et al.* (2017).



Figura 3: (A) panorama externo do maciço cárstico da Gruta do Urso; (B) conduto de entrada da Gruta do Urso; (C) conduto secundário da Gruta do Urso. (fotos por Leonardo S. Avilla).

3.2 Geologia Regional

As rochas carbonáticas do município de Aurora do Tocantins fazem parte da província espeleológica do Grupo Bambuí, que consiste nas rochas calcárias com o maior número de cavernas catalogadas no Brasil (Zampaulo e Ferreira, 2009). A geologia da região é pouco conhecida (Avilla *et al.*, 2013; Maldonado *et al.*, 2016). De acordo com o CPRM (2017), destacam-se na geologia da região rochas carbonáticas e terrígenas do Grupo Bambuí. Em sua base está representada a Formação Sete Lagoas, que é composta por pelitos, calcários e dolomitos, sobrepostos por folhelhos e siltitos laminados da Formação Santa Helena, sendo que este conjunto de rochas é sobreposto por calcarenitos pretos e margas, com materiais orgânicos da Formação Lagoa do Jacaré.

A Gruta do Urso, assim como outras cavernas da região, desenvolveu-se nos calcários da Formação Lagoa do Jacaré e, apesar da maioria das cavernas ocorrerem acima do nível, em porções altas dos planaltos, se originaram no período de formação do relevo cárstico, quando as rochas do planalto se encontravam abaixo do nível do solo. Contudo os afloramentos atuais não se originaram a partir destes planaltos, porém, da dissolução sofrida pelos calcários e a retração erosiva dos arenitos da formação Urucuaia, que anteriormente cobriam esta região e atualmente ocorrem a leste da mesma (Avilla *et al.*, 2013; CPRM 2017).

A Gruta do Urso originou-se na zona freática (região abaixo do lençol freático, Simms, 1994), sendo posteriormente alargada pela água na zona vadosa (passagens que se formam acima do lençol freático, Simms, 1994). Suas dimensões totais ainda não foram medidas (Maldonado *et al.*, 2016). Segundo as classificações de Palmer (1991), a Gruta do Urso é uma caverna de origem epigênica (por formar através da dissolução hídrica) e solucional (devido a dissolução hídrica ter sido suficiente para abrir passagens de grande tamanho, em que um ser humano pode passar).

3.3 Aspectos sedimentológicos e estratigráficos

Os fósseis foram coletados em único depósito fossilífero na Gruta do Urso e no único estrato fossilífero deste, localizado no conduto secundário ao salão principal. Três níveis estratigráficos foram reconhecidos: 1) uma camada arenosa amarelada de 16 cm de espessura, contendo vários clastos angulosos originados das paredes da caverna; 2) uma camada sedimentar laminada cinza-avermelhada com granulometria arenosa variando de muito fina a fina, com espessura de 180 a 200 mm; os fósseis foram recuperados apenas nesta camada; e 3) uma fina camada arenosa superficial, com 2 cm aproximadamente, cimentada por carbonato de cálcio (CaCO_3) (Figura 4 e 5) (Maldonado *et al.*, 2016).

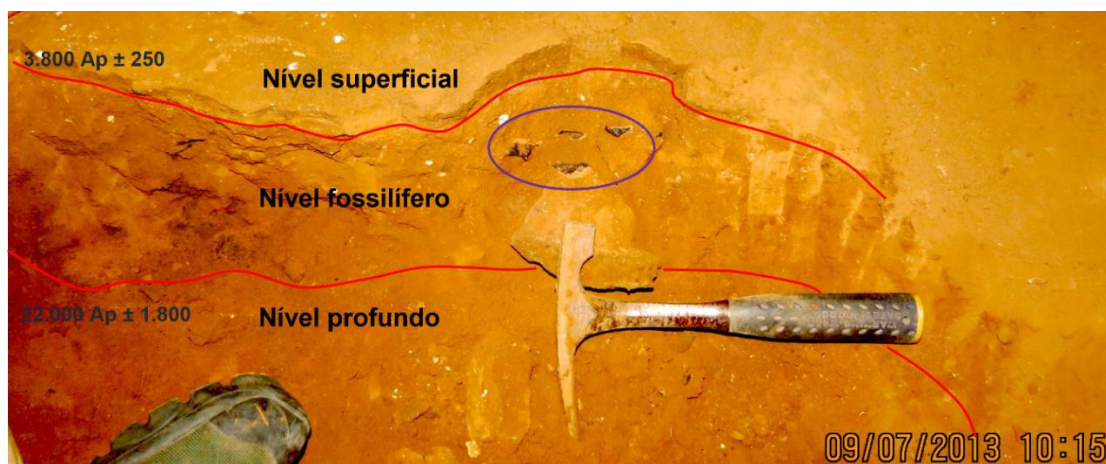


Figura 4: Camada fossilífera do conduto secundário da Gruta do Urso (foto por Leonardo S. Avilla).

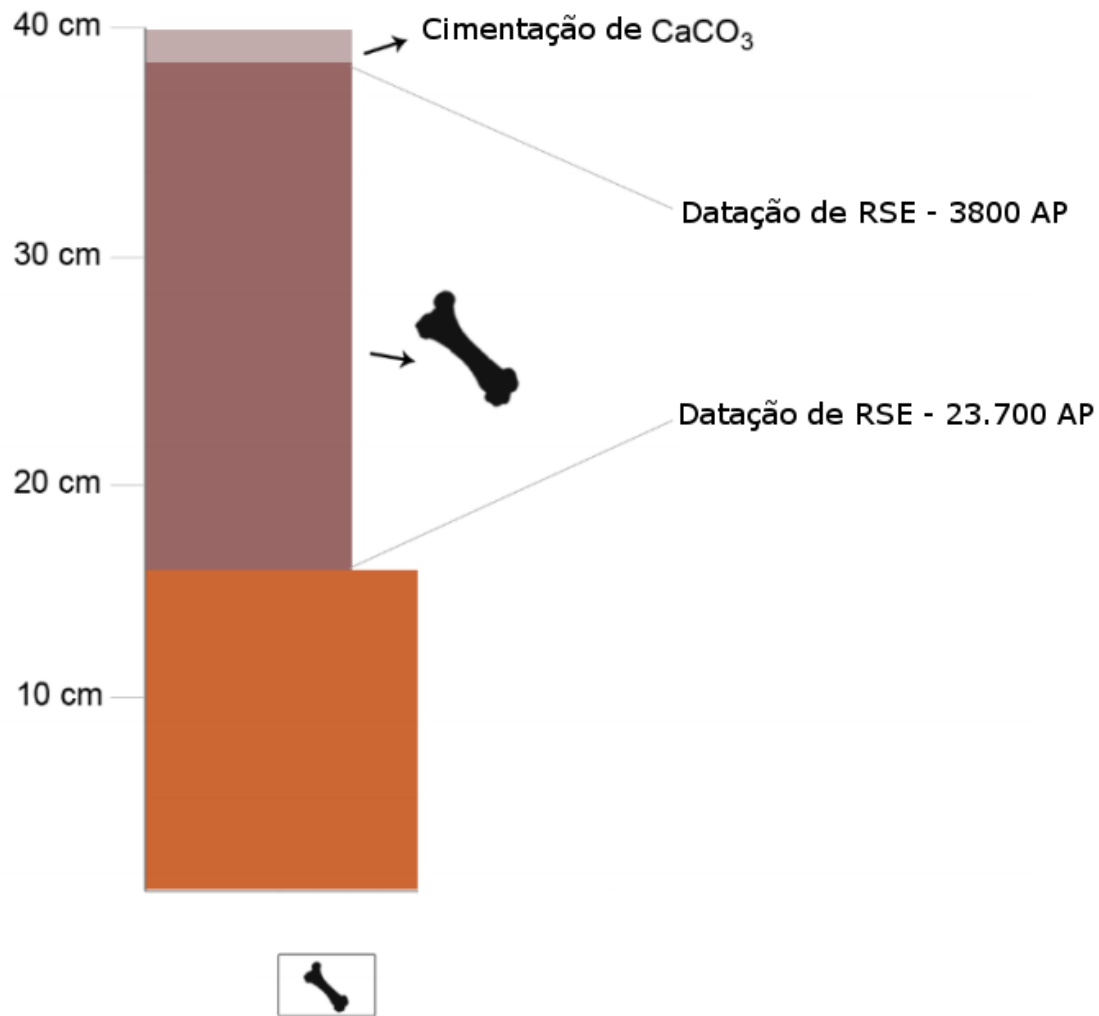


Figura 5: Coluna estratigráfica da camada fossilífera do conduto secundário da Gruta do Urso. Modificado de Maldonado *et al.* (2016).

A ocorrência de depósitos sedimentares cobertos por incrustação carbonática também foi observada em outras cavernas da região de Aurora do Tocantins, possivelmente correspondendo a um evento em larga escala de aumento de umidade, causando mudanças no padrão de recarga da superfície da terra e conseqüentemente de todo o ambiente (Avilla *et al.*, 2013; Maldonado *et al.*, 2016). Estas camadas são de espessura métrica em várias cavernas, mostrando que o evento foi temporal e geograficamente significativo e não é resultado de mudanças na morfologia da caverna (Avilla *et al.*, 2013).

Alguns fósseis encontrados em associação àqueles aqui estudados foram datados pela técnica de Ressonância do *Spin* dos Elétrons (ESR), resultando em uma amplitude entre 23,7 mil anos antes do presente na base do depósito, e 3,8 mil anos antes do presente

no topo desse (Figura 3) (Rodrigues *et al.*, 2014; Maldonado *et al.*, 2016; Avilla *et al.*, 2018). Este período de deposição compreende desde o Último Máximo Glacial ao Ótimo Climático do Holoceno, além de ser parte do estágio/idade Lujanense (Pleistoceno Final/Holoceno Inicial) (Figura 6) (Castro *et al.*, 2013).

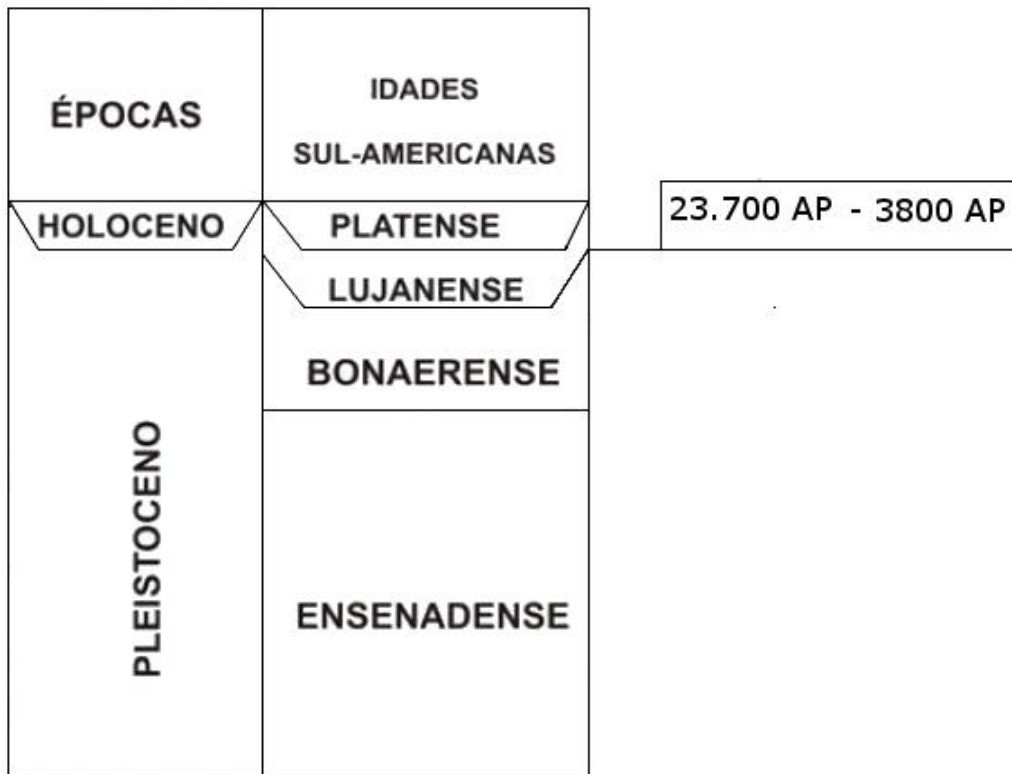


Figura 6 Coluna estratigráfica com pisos correspondentes aos mamíferos terrestres da América do Sul. Modificado de Cione e Toni (1999; 2005) e Scherer (2009).

3.4 Métodos

Realizou-se um cuidadoso procedimento de retirada do sedimento ao longo de todo o conduto secundário ao salão principal da caverna (Figura 1.B.), no qual, primeiramente removeu-se a camada superficial de sedimento para se acessar o depósito de interesse. Subsequentemente, a camada carbonática que sela o depósito foi também removida, expondo a camada fossilífera (Figura 3). O sedimento dessa foi coletado e submetido à técnica de peneiragem e lavagem (*screenwashing*), conforme Pires *et al.* (2018). Para isso, o sedimento foi lavado em três peneiras com malha de 5 mm, 2,5 mm e 1 mm. O material retido nas peneiras foi posto para secar e, posteriormente, triado em laboratório utilizando um microscópio estereoscópico.

Os materiais de possível identificação anatômica foram selecionados durante a triagem e dez tipos de ossos (úmeros, fêmures, tíbias, rádios ulnas, calcâneos, escápulas, pélvis, metapodiais e falanges) foram identificados conforme Bezuidenhout & Evans (2005).

Uma seleção dos fósseis estudados foi documentada fotograficamente em dois laboratórios: no Laboratório de Paleontologia da Faculdade de Geologia da UERJ, com um estéreo microscópio Zeiss Discovery V 12 com câmera Seiss axiocam IECS acoplada; e no Laboratório de Macrofósseis da UFRJ com um estéreo microscópio Zeiss Stemi 2000C com câmera Zeiss axiocam 208 color acoplada.

3.4.1 Fraturas

Para os tipos de fraturas observadas nos ossos, utilizou-se duas categorias de Quintana (2006): a pré-deposicional, ocasionada quando o osso ainda está em estado fresco, e se caracteriza por ter bordas com ângulos agudos e obtusos; e a pós-deposicional, ocasionada quando o osso está em estado seco, e se caracteriza por ter bordas com ângulos retos.

3.4.2 Transporte

Para identificar marcas nos ossos ocasionadas por transporte hidráulico, utilizou-se Andrews (1990), onde marcas de transporte hidráulico propostas pelo respectivo autor,

bordas de fraturas arredondadas e perda óssea nas epífises, foram comparadas com os materiais ósseos deste trabalho.

3.4.3 Marcas de corrosão digestiva

As marcas de corrosão digestiva consistem em marcas nos ossos resultantes da ação de suco gástrico (Andrews, 1990; Marín-Monfort *et al.*, 2019). Quatro categorias são propostas para a classificação da intensidade de marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures e distais de úmeros: leve, moderada, intensa e extrema (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2017 e Marín-Monfort *et al.*, 2019).

A análise de marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures e distais de úmeros especificamente se deu devido à concentração de marcas de corrosão digestiva nestas regiões (Andrews, 1990) e ao rápido fusionalmento destas regiões, o que permite a avaliação de marcas de corrosão digestiva tanto em indivíduos juvenis quanto em adultos (Marín-Monfort *et al.*, 2019). Além disso, as epífises proximais de fêmures e distais de úmeros tem mostrado uma tendência maior de se preservarem quando o osso é fraturado (Montalvo *et al.*, 2007; Montalvo *et al.*, 2012; Montalvo *et al.*, 2015a; Montalvo *et al.*, 2015b; Rudzik *et al.*, 2015);

3.4.4 Incrustação sedimentar

A incrustação sedimentar ocorre quando os materiais ficam cimentados com sedimentos ao entrar em contato com a zona vadosa da caverna. Determinaram-se três níveis de incrustação: 0 (zero), quando não há incrustação; 1 (um), quando menos de 50% da superfície do osso tem incrustação; e, nível 2 (dois), quando mais de 50% da superfície do osso apresenta incrustação (Maldonado *et al.*, 2016).

3.4.5 Intemperismo físico

O intemperismo físico ocorre quando agentes físicos, como sol, chuva, ventos e mudanças de temperatura causam rachaduras e dessecação nos materiais e se caracteriza por rachaduras e marcas de dessecação (Andrews, 1990).

Andrews (1990) estabeleceu quatro categorias para ossos de micromamíferos: de 0 a 3, para os diferentes níveis de intensidade do intemperismo físico, diferenciando das seis categorias propostas por Behensmeyer (1978) para macromamíferos. As quatro categorias propostas por Andrews (1990) são: 0, nenhuma modificação na superfície óssea; 1, rachaduras paralelas a fibra do osso; 2, rachaduras mais intensas e pouca dessecação; 3, rachaduras mais profundas podendo ter dessecação profunda entre as rachaduras.

3.4.6 Marcas de corrosão radicular

As marcas de corrosão radicular indicam que os ossos teriam sido depositados em um solo com cobertura vegetal em algum momento de sua história tafonômica e as raízes deixaram marcas nos mesmos (Quintana, 2006). O mesmo autor evidencia três categorias para a intensidade das marcas: reduzida, na qual menos de 20% da superfície do osso contém marcas de corrosão radicular; ampla, na qual mais de 20% da superfície do osso contém marcas de corrosão radicular; e, profunda, na qual as raízes causam destruição na superfície óssea. A extensão das marcas de raízes na superfície do osso também deve ser levada em consideração, onde elas podem cobrir todo o perímetro do mesmo ou apenas um dos lados (Quintana, 2006).

4. RESULTADOS

Um total de 817 ossos foi analisado, comparado e identificado (167 úmeros, 176 tíbias, 126 fêmures, 33 rádios, 54 ulnas, 8 calcâneos, 6 pélvis, 42 escápulas, 140 metapodiais e 65 falanges) (Figura 7). Deste total, apenas 143 (17%) estão completos, enquanto 603 (74%) apresentam perda de massa óssea por fraturas pré-depositacionais, 39 (5%) pós-depositacionais e 12 (1%) apresentam ambos os tipos de fraturas (Figura 8).

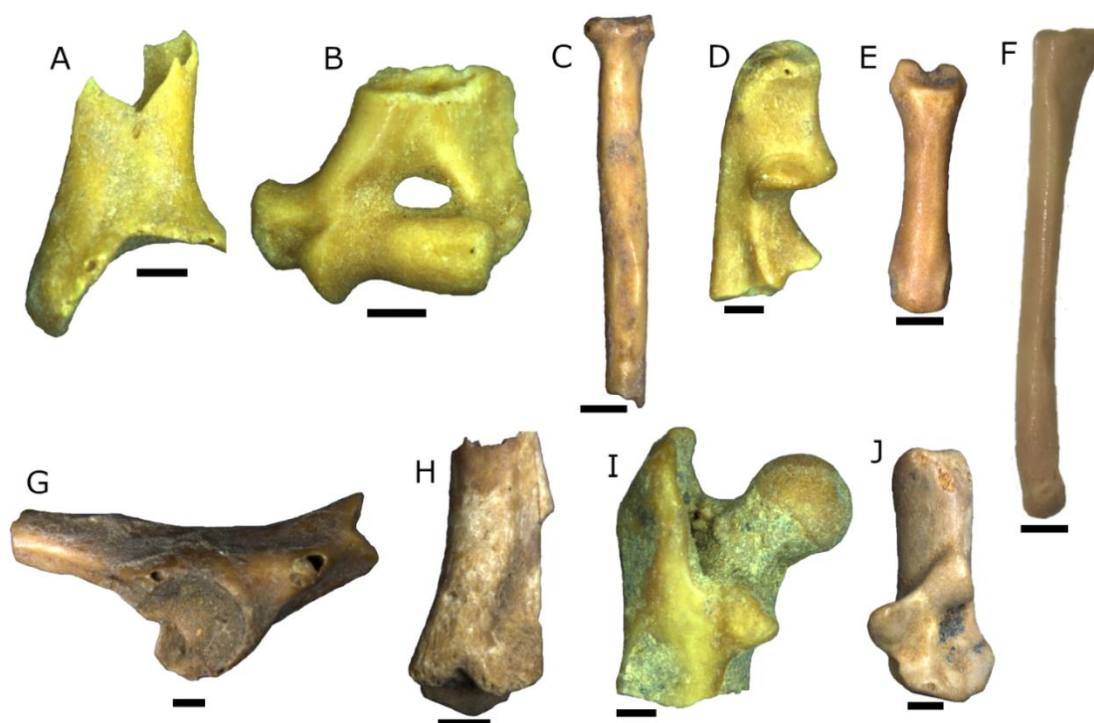


Figura 7: Tipos de ossos identificados neste estudo: (A) escápula, (B) úmero, (C) rádio, (D) ulna, (E) falange, (F) metapodial, (G) pélvis, (H) tíbia, (I) fêmur e (J) calcâneo. Escala: 1 mm.

4.1 Fraturas

Os ossos longos têm altas frequências de fraturas (Tabela 1 e Figura 9), com poucos ossos completos (úmeros 11%, fêmures 5%, tíbias 1,1% e rádios e ulnas com nenhum osso completo). Nos fêmures recuperados, 78,% constam apenas a epífise proximal, enquanto 17% são representados apenas pela epífise distal. Nos úmeros, a quantidade de epífises distais recuperadas foi maior, com 77% enquanto nas proximais o total foi de 12%. Já nas tíbias, as frequências entre epífises proximais e distais é semelhante, com 29,1% para proximais e 34% para distais, inclusive as tíbias foram os únicos ossos longos em que

espécimes em que apenas a diáfise foi reconhecida, com 35%, isto devido a parte da fíbula se fundir a tibia ser observada em alguns roedores (Bi *et al.*, 2008; Carizzo & Díaz ,2011). Nos rádios e nas ulnas, apenas as epífises proximais foram preservadas. As falanges mostram altas proporções de ossos completos, com 95%, enquanto que os metapodiais apresentam uma proporção menor de completude, com 33%. Todas as escápulas e pélvis mostraram alguma fratura.



Figura 8: (A) metapodial com fratura pós-deposicional; (B) tibia com fraturas pré-deposicionais. Escala: 2 mm.

Tabela 1: Porcentagens da intensidade de fraturas em ossos longos indicando autos índices de ossos fraturados.

Frequência de fraturas	Tipos Ósseos				
	Fêmures	Tíbias	Úmeros	Ulnas	Rádios
Completos	5%	1%	11%		
Proximal	78%	28%	12%	100%	100%
Distal	17%	36%	77%		
Diáfise		35%			

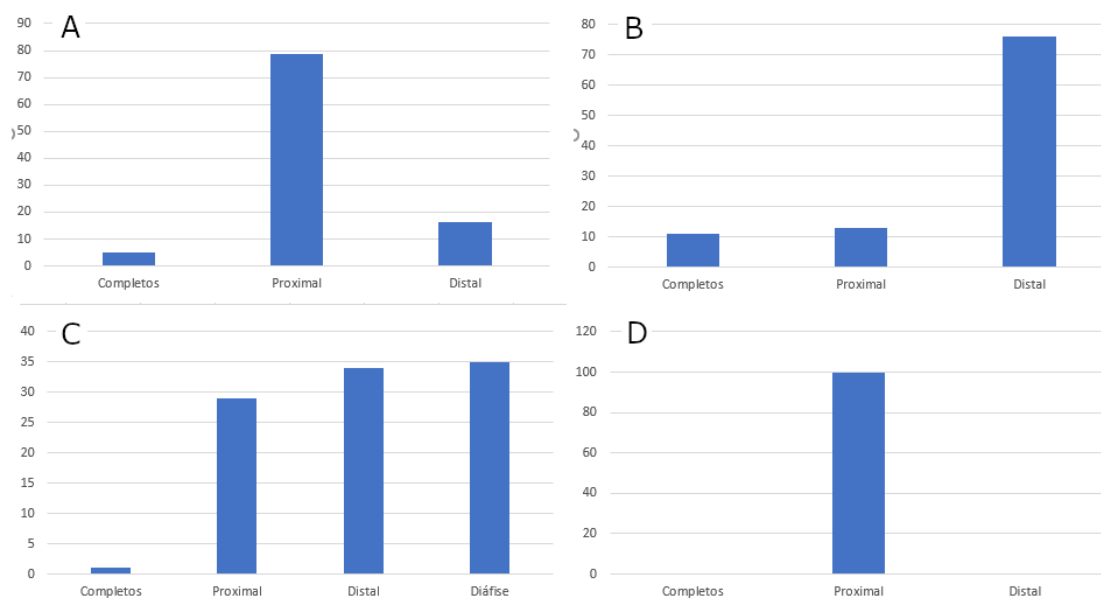


Figura 9: Frequências de fraturas nos ossos longos indicando autos índices de ossos fraturados. (A) Fêmures; (B) Úmeros; (C) Tíbias; (D) Rádios e Ulnas.

As fraturas pré-deposicionais são maioria nos ossos longos (úmeros 85%, fêmures 74%, tíbias 90%, rádios 94%, ulnas 98%). Pélvis, escápulas e metapodiais também mostram uma predominância de fraturas pré-deposicionais, com respectivamente 100%, 93% e 53,5%. As falanges foram as que mostraram a menor proporção de fraturas pré-deposicionais, com 5%.

4.2 Transporte

Marcas associadas ao transporte (Figura 10) foram observadas em 11% dos espécimes. Apenas fêmures, úmeros, tíbias e ulnas apresentaram feições relacionadas a esse processo. Os úmeros foram os que mostraram a maior frequência dentre os espécimes com marcas de transporte, com 42%. Tíbias, ulnas e fêmures mostraram 36%, 13% e 9%, respectivamente.



Figura 10: Exemplos de osso longos com marcas associadas a transporte. Escala 2 mm.

4.3 Corrosão digestiva

Feições de corrosão por suco gástrico (Figura 11) estão presentes em 433 espécimes (52% da amostra). Os fêmures foram os que apresentaram a maior porcentagem (95% dos espécimes com marcas de corrosão digestiva), enquanto as falanges foram os elementos que apresentaram a menor proporção, com 25%. Úmeros,

rádios, ulnas, tíbias e metapodiais mostraram 46%, 76%, 72%, 26% e 46%, respectivamente.

As marcas de corrosão por suco gástrico têm se concentrado nas epífises dos ossos, onde, nos fêmures, a maior frequência foi na epífise proximal, com 95% (figura 12A), enquanto que nos úmeros foi na distal, com 48% (figura 12B). Já nas tíbias as marcas de corrosão digestiva se concentraram principalmente na epífise distal, com 71%.

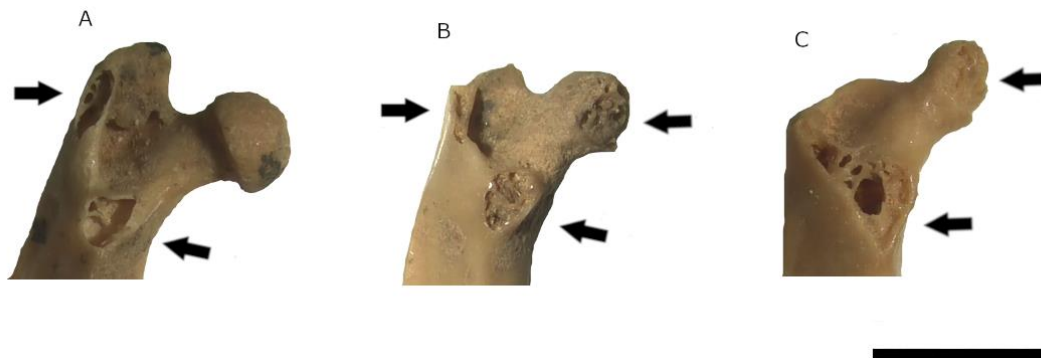


Figura 11: Epífises proximais de fêmures com marcas de corrosão digestiva em diferentes níveis de intensidade: (A) leve, (B) moderado e (C) intenso. Escala: 2 mm.

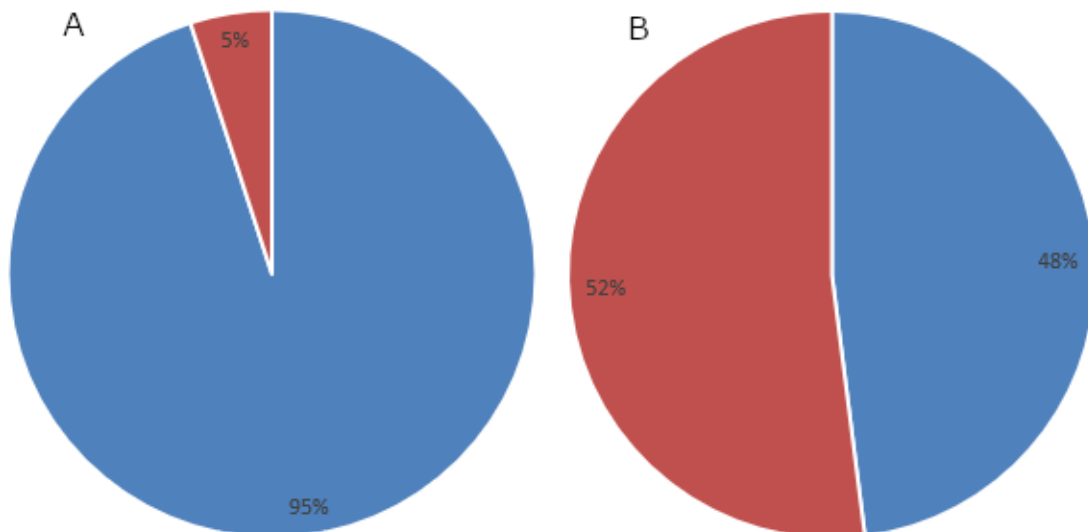


Figura 12: Frequências das marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures (A) e distais de úmeros (B), sendo a cor azul para “com corrosão” e vermelha para “sem corrosão”.

As categorias para marcas de corrosão digestivas, utilizadas por Andrews (1990), Fernández-Jalvo & Andrews (1992), Fernández-Jalvo *et al.*, (2016), Fernández *et al.*, (2017) e Marín-Monfort *et al.*, (2019), (leve, moderada, intensa e extrema) (figura 9) para epífises proximais de fêmures foi de: leve = 44%, moderada = 21%, intensa = 15%, e 19% não puderam ser analisadas devido à presença de incrustação sedimentar. Já para as epífises distais dos úmeros, as frequências foram: leve = 69%, moderada = 16%, intensa = 4%, enquanto que 10% não puderam ser analisadas devido à presença de incrustação sedimentar.

4.4 Incrustação sedimentar

A incrustação sedimentar (figura 13) está presente na maior parte da amostra, com 693 (85%) espécimes. Desse total, 86% encontram-se com incrustação de nível 1, enquanto 14% encontram-se com incrustação de nível 2. Todos os tipos ósseos apresentaram altas frequências de incrustação sedimentar (úmeros = 91%, fêmures = 81%, tíbias = 84%, rádios = 79%, ulnas = 80%, calcâneos = 87%, pélvis = 100%, escápulas = 90%, metapodiais = 88%, e falanges = 71%). As incrustações em nível 2 mostraram baixa frequência em todos os tipos ósseos (úmeros = 8%, fêmures = 21%, tíbias = 16%, rádios = 9%, ulnas = 17%, calcâneos = 0%, pélvis = 0%, escápulas = 5%, metapodiais = 6%, e falanges = 8%).

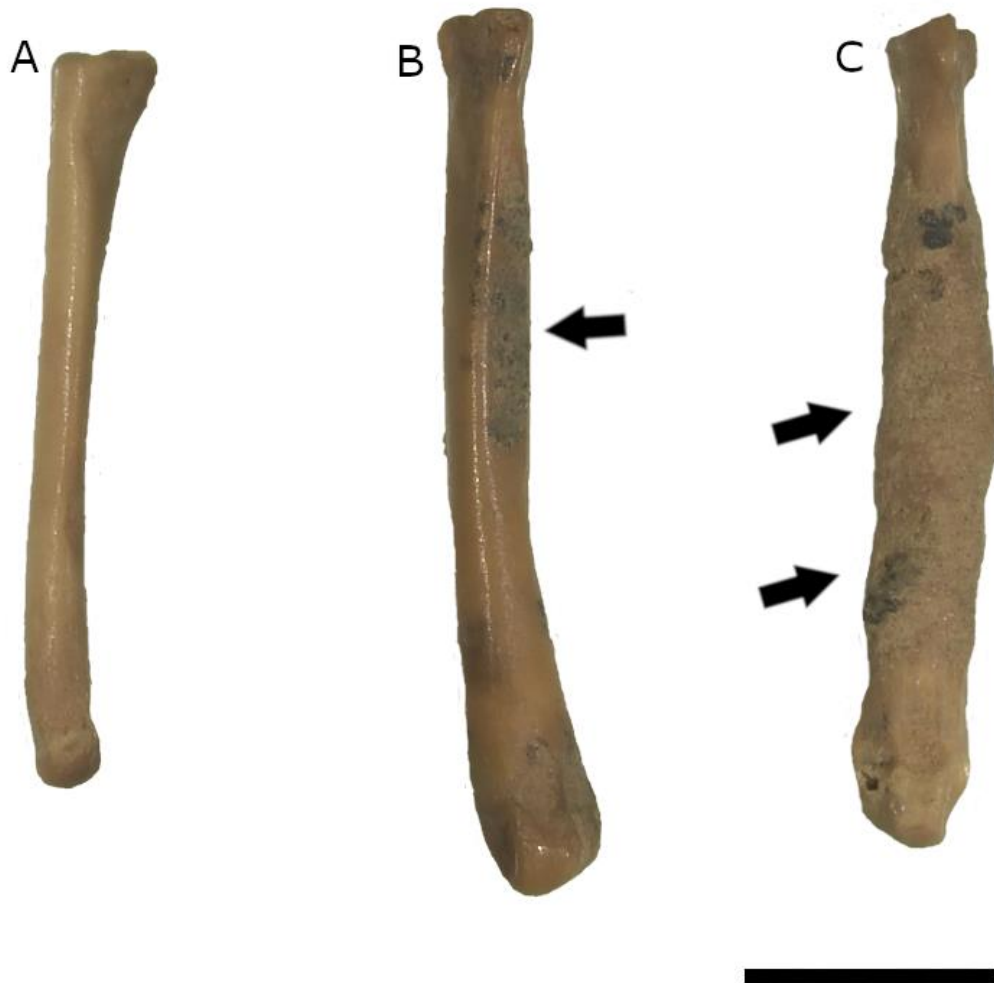


Figura 13: Espécimes com diferentes níveis de incrustação: (A) nível 0, (B) nível 1 e (C) nível 2. Escala: 2 mm.

4.5 Intemperismo físico

O intemperismo físico (figura 14) está presente em 153 espécimes (18%). A maioria dos tipos ósseos mostrou baixa frequência de intemperismo físico, sendo que em alguns esta frequência foi ausente (calcâneos e pélvis). As falanges, os metapodiais e os rádios foram os que mostraram maior frequência de intemperismo físico, com 38%, 32% e 30%, respectivamente. As demais frequências foram: úmeros = 13%, fêmures = 8%, tíbias = 18%, ulnas = 11%, e escápulas = 3%.



Figura 14: Úmero com intemperismo físico. Escala 2 mm.

Para os níveis de intensidade estabelecidos por Andrews (1990), a categoria 1 foi a que teve a maior frequência, com 59%. As categorias 2 e 3 tiveram, respectivamente, 26% e 15%. Dentre os ossos com intemperismo na categoria 1, os metapodiais tiveram a maior frequência, com 40%; já as tíbias foram as que tiveram as maiorias frequências dentre as categorias 2 e 3, com 28% e 32%, respectivamente. Já em relação a sua própria amostragem, os fêmures tiveram a maior frequência de ossos com intemperismo na categoria 1, com 83%, seguido pelos rádios e metapodiais com 78% e 71%, respectivamente. As escápulas tiveram a maior frequência da categoria 2 em sua amostra, com 100%, enquanto as tíbias tiveram a maior frequência da categoria 3, com 22,5%. Todos os diferentes tipos de ossos com intemperismo apresentaram ao menos um espécime com a categoria 2, enquanto a categoria 1 não teve representação nas escápulas e a categoria 3 nos fêmures, rádios e escápulas.

4.6 Corrosão radicular

As marcas de corrosão radicular (figura 15) são visíveis em 256 espécimes (31%). As frequências de marcas de corrosão radicular para observadas nos diferentes tipos ósseos foram: úmeros = 45%, fêmures = 42%, tíbias = 43%, rádios = 27%, ulnas = 39%, calcâneos = 25%, pélvis = 0%, escápulas = 14%, metapodiais = 14%, e falanges = 5%.

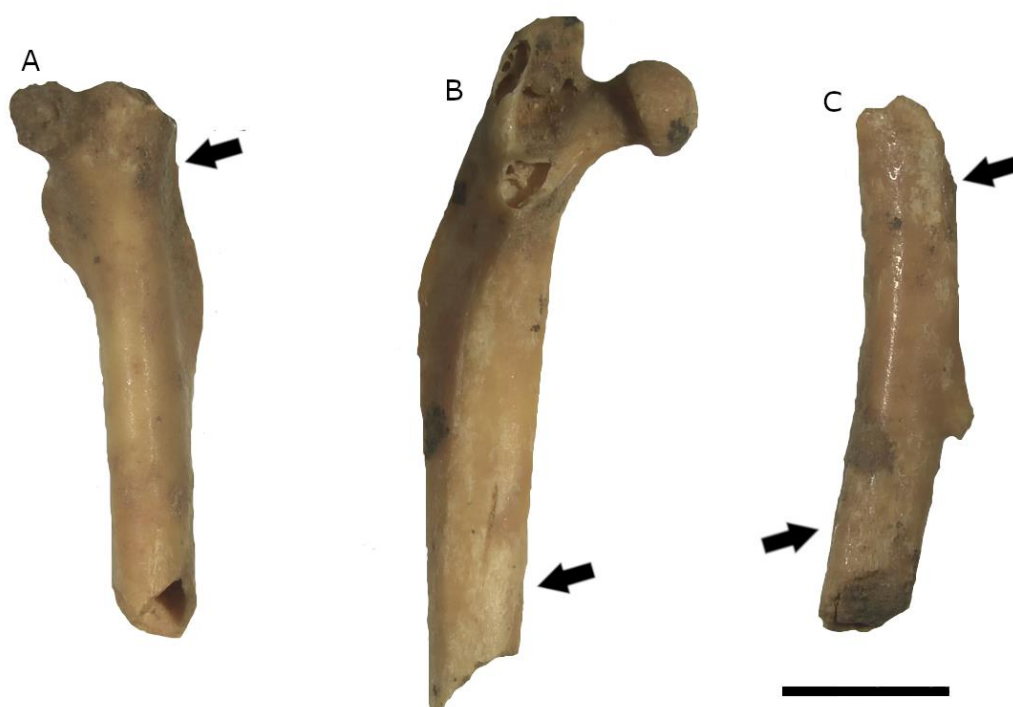


Figura 15: Espécimes com diferentes graus de intensidade de marcas de corrosão radicular: (A) reduzida, (B) ampla e (C) profunda. Escala: 2 mm.

Para as categorias de intensidade de marcas de raízes (Quintana, 2016), a categoria profunda teve a maior frequência, com 72%. As categorias reduzida e ampla tiveram, respectivamente, 11% e 17%. Os fêmures tiveram a maior frequência dentre os espécimes com a categoria reduzida, com 53,5%; os úmeros para a categoria ampla, com 39,5%; e as tíbias para a profunda, com 38%. Todos os tipos ósseos com marcas de corrosão radicular tiveram ao menos um espécime com a categoria profunda, enquanto a categoria reduzida não teve representação nas escápulas, calcâneos, falanges e metapodiais; e a categoria ampla não teve representação nas escápulas e calcâneos.

Para a extensão das marcas de corrosão radicular nas superfícies ósseas (Quintana, 2016), os espécimes com marcas em todo o perímetro representam 92%, enquanto os com marcas em apenas um lado representam 8%. Espécimes com marcas em um lado do osso tiveram uma frequência maior quando compartilhados com a categoria reduzida, com 80%. Os fêmures foram os ossos com a maior frequência de espécimes dentre os com marcas em apenas um lado do osso, com 50%. A maioria dos espécimes com marcas de corrosão radicular tiveram em comum a categoria profunda com as marcas das raízes por todo o perímetro, com 70%. Nenhum espécime teve em comum a categoria ampla com as marcas em apenas um lado do osso.

5. DISCUSSÃO

5.1 Aspectos tafonômicos

Ossos de micromamíferos são altamente frágeis (Andrews, 1990; Montalvo *et al.*, 2012b; Quintana, 2016), por isso vários fatores podem influenciar os altos índices de ossos fraturados na amostra da Gruta do Urso. Segundo Andrews (1990), o transporte é o principal agente que ocasiona quebra em ossos de micromamíferos e marcas associadas a transporte foram observadas em 11% dos espécimes. Marcas de pisoteio também podem provocar fraturas em ossos de micromamíferos (Andrews, 1990), mas estas não foram observadas na amostra. Outros agentes tafonômicos também podem ocasionar fraturas nos ossos, como a ação de animais carnívoros (Montalvo & Fernández, 2019), mas para a associação de fraturas com ação de predadores, ver sessão 5.2. As altas frequências de fraturas pré-deposicionais indicam que elas foram realizadas quando os ossos ainda estavam em estado fresco, antes de sua deposição, enquanto as fraturas pós-deposicionais ocorreram com os ossos em estado seco, após a sua deposição (Quintana, 2016).

A presença de marcas de corrosão digestiva indica que os fósseis aqui estudados experimentaram a atividade de animais carnívoros (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2017; Montalvo & Fernández, 2019). Para maiores informações sobre o tipo de predador envolvido na gênese da assembleia fossilífera da Gruta do Urso, ver sessão 5.2.

A incrustação sedimentar indica que os ossos estiveram em contato com a zona vadosa da caverna e que muito possivelmente houve reelaboração dos mesmos após sua deposição (Maldonado *et al.*, 2016). Esta feição tafonômica pode ter mascarado outras feições, isto devido às altas frequências da incrustação sedimentar em relação às demais feições tafonômicas analisadas. Também é evidenciado que incrustação sedimentar cobriu 19% das epífises proximais de fêmures e 10% das epífises distais de úmeros com marcas de corrosão digestiva, impossibilitando realizar uma identificação mais assertiva sobre o grau de corrosão digestiva nestes ossos.

A ação do intemperismo físico reconhecida nos fósseis indica que os ossos sofreram ação de agentes físicos, como o sol, chuva, vento ou mudanças de temperatura (Andrews, 1990; Analia, 2015; Tomassini *et al.*, 2017; Mayer *et al.*, 2018). As categorias para intensidade de intemperismo físico em ossos de micromamíferos propostas por

Andrews (1990) foram associadas ao tempo de exposição subaérea, podendo variar de 1 a mais de 5 anos, porém, recentemente, Mayer *et al.*, (2016, 2018) sugeriram que o intemperismo físico também pode ocorrer dentro de cavernas, embora mais devagar comparado a uma exposição subaérea. Portanto, não é possível indicar a origem do intemperismo físico nos espécimes recuperado na Gruta do Urso, principalmente porque a categoria 1 proposta por Andrews (1990) foi a mais predominante na amostra, devido que as categorias mais baixas tendem a ser mais comuns quando o intemperismo ocorre dentro de uma caverna (Mayer *et al.*, 2016, 2018).

As marcas de corrosão radicular, conforme a similaridade com as observadas em Quintana (2006), indica que, em algum momento de sua história tafonômica, os ossos foram depositados em um solo com cobertura vegetal, maior quantidade de matéria orgânica e umidade (Fernández-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo, 1995; Montalvo, 2002; Teta *et al.*, 2004; Quintana, 2015, 2016). As altas proporções de marcas de raízes com a categoria profunda e ampla em relação a reduzida permite indicar que houve um enterramento total dos espécimes, enquanto as altas proporções de espécimes com marcas por todo o perímetro dos ossos indica que o tempo de soterramento foi prolongado (Quintana, 2016).

As marcas de raízes podem sugerir que os espécimes com esta assinatura tafonômica foram transportados em algum momento, já que, no conduto da Gruta do Urso de onde foram recuperados, não há crescimento de cobertura vegetal. Marcas de corrosão digestiva e corrosão radicular foram reconhecidos simultaneamente em 15% dos ossos, o que indica que eles foram regurgitados fora do conduto e em seguida foram depositados em um solo com cobertura vegetal até serem transportados para o conduto em que foram recuperados. Dentre os espécimes com marcas associadas a transporte, 52% também tem marcas de corrosão radicular, o que reforça esta hipótese. O intemperismo físico não permite indicar que o osso analisado teve transporte, pois ele pode ocorrer tanto fora quanto dentro de cavernas (Mayer *et al.*, 2016; Pokines *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2018).

De acordo com as classificações propostas por Araújo-Júnior (2016) para a distância da fonte de origem do material, a acumulação fossilífera de micromamíferos da Gruta do Urso pode ser classificada como assembleia periférica ou assembleia preservada ex-situ. Muitos ossos compartilham mais de uma feição tafonômica. A incrustação sedimentar foi a feição tafonômica que mais teve compartilhamento, porque destas, 46% são compartilhadas com marcas de corrosão digestiva, 15% com intemperismo e 27% com marcas de corrosão radicular. Os valores para os ossos que compartilham outras

feições tafonômicas foram: 15% com marcas de corrosão digestiva e radicular, 7% com marcas de corrosão digestiva e intemperismo físico e 2% com intemperismo físico e marcas de corrosão radicular. Apenas 4 (0,5%) ossos apresentam todas as feições tafonômicas supracitadas. Estes dados reforçam que os espécimes foram reelaborados, pois os espécimes que compartilham mais de uma feição tafonômica experimentaram distintos processos durante a sua história tafonômica.

5.2 Comparação com depósitos semelhantes na América do Sul

A predação é a principal causa de acumulação óssea de micromamíferos (Andrews, 1990; Gómez, 2005; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Montalvo & Fernández, 2019; Montalvo *et al.*, 2020). As marcas de corrosão digestiva em ossos indicam que eles foram ingeridos e regurgitados por algum animal carnívoro em algum momento durante sua história tafonômica (Andrews, 1990; Gómez, 2005; Fernández, 2012; Montalvo *et al.*, 2012a; Montalvo *et al.*, 2012b; Lopez *et al.*, 2015; Rudzki *et al.*, 2015; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Quintana, 2016; Montalvo & Fernández, 2019; Marin-Monfort *et al.*, 2019; Montalvo *et al.*, 2020).

Os três principais tipos de predadores responsáveis por acumulações fossilíferas de micromamíferos (corujas, aves de rapina diurnas e mamíferos carnívoros) mostram diferenças nas frequências de fraturas e graus de intensidade de marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures e distais de úmeros (Andrews 1990; Fernández-Jalvo *et al.*, 2016; Montalvo e Fernández 2019; Marin-Monfort *et al.*, 2019).

A maioria dos estudos de egagrópilas de corujas na América do Sul evidenciaram uma frequência maior de ossos completos (Gómez, 2005; Rudzki *et al.*, 2015; Analia, 2015; Montalvo *et al.*, 2015b; Quintana, 2015; López *et al.*, 2018; Montalvo *et al.*, 2020; López, 2020), embora em algumas acumulações houve uma maior frequência de ossos fraturados, isto devido a outros agentes tafonômicos reelaborarem a amostra, (Fernández, 2012, Montalvo *et al.*, 2012b, e Quintana, 2016). Já as egagrópilas geradas por aves de rapina diurnas (falcões e gaviões) mostram uma maior frequência de ossos fraturados (Montalvo & Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2014), embora López *et al.* (2017a) tenham evidenciado algumas amostras com maior frequência de ossos completos. Os resultados obtidos para a Gruta do Urso mostram similaridade aos observados para aves de rapina diurnas, permitindo indicar que uma ave de rapina diurna possivelmente esteve envolvida na origem da acumulação fossilífera de micromamíferos da Gruta do Urso.

A assembleia fossilífera de micromamíferos fósseis da Gruta do Urso mostra uma alta frequência de marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures (95%) e para epífises distais de úmeros (48%) (Figura 12). Estudos em que se analisaram egagrópilas de corujas na América do Sul mostram baixas frequências de marcas de corrosão digestivas nas epífises proximais de fêmures e distais de úmeros (Gómez, 2005; Fernández, 2012; Montalvo *et al.*, 2012b; Analia, 2015; Quintana, 2015a, 2015b; 2016; Montalvo *et al.*, 2015b; López *et al.*, 2018; Montalvo *et al.*, 2020, López, 2020), enquanto em aves de rapina diurnas, essa frequência é maior (Montalvo & Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2014; López *et al.*, 2017a), embora López *et al.* (2017a) tenham observado uma frequência maior de úmeros sem corrosão digestiva em uma das amostras analisadas. Em Rudzki *et al.* (2015) reconheceu-se uma maior frequência de marcas de corrosão digestivas nos úmeros e fêmures, indicando que a coruja *Pseudoscops clamator* promove graus de corrosão intermediários e moderados.

A frequência nas intensidades de marcas de corrosões digestivas nas epífises proximais de fêmures e distais de úmeros tem mostrado uma alta frequência com a categoria leve, fêmures com 44%, e úmeros com 69%. As categorias moderada e intensa tem uma frequência menor se comparadas com a leve, onde para fêmures são de 21% e 15% respectivamente e para úmeros 16% e 4% respectivamente. A categoria extrema não foi observada nos espécimes analisados. Trabalhos com egagrópilas de corujas na América do Sul tem evidenciado uma frequência maior da categoria leve em relação as demais em fêmures e úmeros com corrosão digestiva (Gómez 2005; Fernández 2012; Montalvo *et al.*, 2012a; Rudzki *et al.*, 2015; Montalvo *et al.*, 2015b; Quintana, 2015a; 2015b 2016; López *et al.*, 2018; Montalvo *et al.*, 2020). Rudzki *et al.*, (2015) e Montalvo *et al.*, (2015b) evidenciaram uma presença maior da categoria moderada em uma de suas amostras analisadas, fêmures e úmeros respectivamente, mas nas outras amostras dos trabalhos supracitas a categoria leve foi maioria. Na maioria dos estudos supracitados, as demais categorias para corrosão digestiva mostraram baixas frequências – inclusive em Gómez (2005), somente a categoria leve teve representação; e em Quintana (2015a; 2016) somente as categorias leve e moderada tiveram representação. Em Rudzki *et al.* (2015) e Montalvo *et al.* (2015b), as categorias moderada e intensa tiveram uma representação maior em algumas amostras, embora na maioria das amostras elas foram baixas, inclusive inexistentes em algumas.

Já os trabalhos para aves de rapina diurnas os valores das intensidades da corrosão digestiva têm variado (Montalvo & Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2014; López *et al.*, 2017a). Em Montalvo *et al.* (2014), nos fêmures, a categoria leve teve a maior representação, embora os valores para as outras três categorias não tiveram muita diferença em relação a mesma, enquanto nos úmeros a categoria extrema foi a com maior representação e a leve com a menor. Em López *et al.* (2017a) algumas amostras mostraram valores equilibrados entre as categorias leve, moderada e intensa, com ausência da categoria extrema, mas uma das amostras a categoria leve tem uma frequência menor se comparada as demais categorias. Em Montalvo & Tallade (2009) as categorias moderada e intensa tiveram, respectivamente, as maiores representações para fêmures e úmeros, já a categoria leve teve a menor representação para fêmures, enquanto que em úmeros esta categoria teve a mesma frequência que a extrema.

Em assembleias de micromamíferos geradas por mamíferos carnívoros na América do Sul é evidenciada alta porcentagem de ossos longos fraturados e marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures e distais de úmeros, mas com uma frequência maior em comparação com as geradas por aves de rapina diurnas (Gómez & Kaufmann 2007; Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2012a, 2015a; López *et al.*, 2017b). Além disto em algumas análises, a frequência de corrosão digestiva na amostra de fêmures e úmeros foi de 100% (Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2015a), sendo que em Montalvo *et al.* (2012a) os valores não foram em 100% porque alguns espécimes estavam em associação com restos de pele e pelos. Os valores para a intensidade de marcas de corrosão digestiva em epífises proximais de fêmures e distais de úmeros em assembleias geradas por mamíferos carnívoros na América do Sul tem mostrado variados entre as quatro diferentes categorias de intensidades de corrosão digestiva (Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2012a, 2015a; López *et al.*, 2017b). Apenas Gómez & Kaufmann (2007) apresentaram apenas fêmures e úmeros com as categorias leve e moderada, sendo que para os fêmures a categoria leve teve uma frequência bem maior em relação a moderada e para os úmeros a frequência entre as duas categorias foi igual.

Os dados obtidos no presente estudo mostram valores nas frequências de fraturas e de corrosão digestiva nas epífises proximais de fêmures e distais de úmeros semelhantes aos observados para estudos prévios com regurgito de aves de rapina diurnas na América do Sul (Montalvo & Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2014; López *et al.*, 2017). A intensidade para marcas de corrosão digestiva em epífises distais de úmeros mostra

valores semelhantes aos observados em muitos estudos sobre egagrópilas de corujas na América do Sul, com alta frequência da categoria leve em comparação as demais (Gómez, 2005; Fernández, 2012; Montalvo *et al.*, 2012a; Rudzki *et al.*, 2015; Montalvo *et al.*, 2015b; Quintana, 2015; 2016; López *et al.*, 2018; Montalvo *et al.*, 2020; López, 2020). Já a intensidade de marcas de corrosão digestiva para as epífises proximais de fêmures mostra valores com similaridades aos observados entre as corujas e as aves de rapina diurnas, pois a categoria leve foi a maioria dentre os espécimes (Rudzki *et al.*, 2015; Montalvo *et al.*, 2015b), mas as categorias moderada e intensa tiveram uma frequência maior (Montalvo *et al.*, 2014; López *et al.*, 2017a).

Descarta-se a hipótese de a assembleia ter sido gerada por um mamífero carnívoro devido a frequência de marcas de corrosão digestiva ter sido menor nas epífises distais de úmeros se comparados as geradas por mamíferos carnívoros (Gómez & Kaufmann 2007; Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2012a, 2015a). A categoria de intensidade digestiva extrema não foi observada em nenhuma epífise proximal de fêmures e distal de úmeros recuperada na Gruta do Urso, enquanto esta categoria teve frequência em assembleias de micromamíferos geradas por carnívoros (Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2012a, 2015a). Marcas de dentes não foram observadas nos espécimes recuperados na Gruta do Urso, ao contrário nas geradas por mamíferos carnívoro, onde na maioria foi observada ao menos um espécime com estas marcas (Gómez & Kaufmann 2007; Montalvo *et al.*, 2007, 2008, 2015).

Pacheco & Olmos (2006) registraram para a região sudeste do estado do Tocantins 14 accipitridae e 7 falconidae e mais especificamente para região de Aurora do Tocantins 6 accipitridae e 6 falconidae. Gwynne *et al.*, (2010) registra para a região 23 accipitridae e 10 falconidae. O possível predador responsável pela acumulação fossilífera de micromamíferos registrada para a Gruta do Urso pode ser uma das espécies registradas pelos autores supracitados (Pacheco & Olmos, 2006; Gwynne *et al.*, 2010). Dentre estas espécies, pode-se destacar o gavião carijó (*Rupornis magnirostris*), gavião preto (*Buteogallus urubitinga*), gavião de rabo branco (*Geranoaetus albicaudatus*), gavião peneira (*Elanus leucurus*) e Carcará (*carcara plancus*) como possíveis predadores que originaram a acumulação de micromamíferos da Gruta do Urso.

Algumas acumulações de micromamíferos na América do Sul mostram evidências de animais que morreram naturalmente devido as cavernas terem servido como armadilha (Auler *et al.*, 2006; Tomassini *et al.*, 2017; Montalvo *et al.*, 2017; Mayer *et al.*, 2018). Nos materiais recuperados na Gruta do Urso, não há evidências que

suportam aporte material biológico devido a morte acidental na mesma, como ossos articulados (Mayer *et al.*, 2018).

Outros depósitos recentes de micromamíferos na América do sul gerados por predadores mostraram poucas ou nenhuma modificação tafonômica além das geradas pelos predadores (Gómez, 2005; Montalvo & Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2014; Rudzik *et al.*, 2015; Montalvo *et al.*, 2020; López, 2020). Os dados obtidos para a Gruta do Urso mostram que este sítio fossilífero teve uma ação maior de agentes tafonômicos que modificaram a amostra se comparado a outros depósitos na América do Sul.

Marcas de corrosão radicular foram observadas em Teta *et al.*, (2004), Quintana (2015a; 2015b; 2016) e Gómez & Bonomo (2019). Em Teta *et al.*, (2004) as marcas de corrosão radicular estão entre 50% a 60% da amostra. Quintana (2015b) evidência 1,55% de sua amostra com marcas de corrosão radicular enquanto que em Quintana (2015a; 2016) respectivamente a proporção foi variável dentre os estratos da caverna Cueva Tixi, variando entre 35,71% a 80,3% e 19,12% a 80,34 % das amostras e com tendência a diminuição nos estratos inferiores. Em Gómez & Bonomo (2019) a frequência na amostra foi de 29,4 %. Ambos os autores associam as marcas de corrosão radicular à deposição dos ossos em um solo com cobertura vegetal, sendo que Quintana (2006) também menciona uma maior quantidade de matéria orgânica; e Quintana (2016) e Gómez & Bonomo (2019) mencionam maior umidade no solo. O crescimento de cobertura vegetal também pode ser aplicado para a Gruta do Urso, tendo em vista este padrão tafonômico para marcas de corrosão radicular.

O intemperismo físico foi observado em baixas frequências por Analia (2015) (menos de 10%), Tomassini *et al.*, (2017) (5,92%), Mayer *et al.*, (2018) (7%) e Gómez & Bonomo (2019) (7,2%). A exposição subaérea é evidenciada como a causa do intemperismo físico em Analia (2015) e Tomassini *et al.*, (2017), em contrapartida, Mayer *et al.*, (2016) e Mayer *et al.*, (2018) sugerem que o intemperismo em suas amostras não necessariamente indica que os materiais sofreram exposição subaérea, pois os autores sugerem que esta feição tafonômica pode ocorrer dentro deste ambiente, embora mais devagar. Segundo Pokines *et al.*, (2018) mudanças entre ciclos úmidos e secos em ambientes fechados também poderiam ocasionar esta feição tafonômica. A presença de intemperismo físico na associação de micromamíferos da Gruta do Urso deve ser vista com cautela, pois devido a dualidade de poder ocorrer tanto dentro quanto fora de cavernas, não é possível chegar a uma conclusão assertiva quanto a origem desta feição

nos ossos analisados. O formato da caverna e o contexto tafonômico dos materiais devem ser levados em consideração na análise desta feição tafonômica.

A incrustação sedimentar foi reportada em Tomassini *et al.*, (2017) e Mayer *et al.*, (2018), embora com frequências menores que as observadas na Gruta do Urso com 39,67% na amostra analisada em Tomassini *et al.*, (2017), enquanto para Mayer *et al.*, (2018) menos da metade tem incrustação, sem mencionar a porcentagem. Tomassini *et al.*, (2017) argumenta que a incrustação em seus materiais se dá através da precipitação de sais carbonáticos presentes na água que circula no depósito. A incrustação sedimentar em micromamíferos está relacionada à atividade hídrica no interior da caverna, como visto na zona vadosa da Gruta do Urso.

Alguns trabalhos também mostraram outras feições tafonômicas que não foram observadas neste estudo. A impregnação de minerais foi observada em Quintana (2015a; 2016) e Tomassini *et al.*, (2017), indicando que não houve precipitação de óxidos juntamente com saturação entre períodos úmidos e secos. Marcas geradas por invertebrados foram observadas em Mayer *et al.*, (2018), indicando que os materiais de micromamíferos da Gruta do Urso não sofreram ação destes organismos. Marcas geradas por alteração antrópica foram observadas em Analia (2015) e Quintana (2015a; 2016), indicando que a ação humana não originou a acumulação fossilífera de micromamíferos da Gruta do Urso.

Com os dados obtidos até o momento, os resultados deste trabalho mostram semelhança aos obtidos para aves de rapina diurnas (Montalvo & Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2014; López *et al.*, 2017a), além de também semelhanças a trabalhos em que houve reelaboração dos ossos (Quintana, 2016; Tomassini *et al.*, 2017). Estes dados permitem sugerir que a acumulação fossilífera de micromamíferos pode ter se originado a partir de uma ave de rapina diurna e em seguida distintos agentes (transporte, corrosão radicular e incrustação sedimentar) causaram reelaboração e modificações na amostra.

5.3. Comparação com aspectos tafonômicos dos macrovertebrados da Gruta do Urso

Ossos de macromamíferos já foram analisados tafonomicamente para a Gruta do Urso (Maldonado *et al.*, 2016; Avilla *et al.*, 2018). Os materiais de ambos os estudos supracitados foram recuperados na mesma camada sedimentar e no mesmo conduto que os materiais de micromamíferos.

Em Maldonado *et al.* (2016), ossos de Cervidae, na maioria dos casos desarticulados, foram transportados para dentro da caverna por um fluxo hidráulico de baixa energia, além de que em alguns ossos há intemperismo físico, incrustação sedimentar e marcas associadas a consumo por um predador ou necrófago. Em Avilla *et al.* (2018), restos do cavalo *Equus neogeus* (Equidae) apresentam características tafonômicas idênticas às encontradas em Maldonado *et al.* (2016), com restos desarticulados de um animal que morreu fora da caverna e que foi transportado para o interior da mesma por um fluxo hidráulico de baixa energia, além de marcas de intemperismo físico e incrustação em alguns espécimes e marcas associadas a consumo por ursos, o que segundo os autores é mais uma evidência de que os restos foram transportados, devido ao fato de que ursos não transportam carcaças para dentro de cavernas.

Os resultados desta comparação indicam algumas semelhanças com os resultados dos estudos de macromamíferos da Gruta do Urso (tabela 2), especialmente quanto à reelaboração ocasionada pelo transporte, intemperismo físico e incrustação. Também é evidenciado marcas de consumo por animais carnívoros em todos os estudos analisados, porém no caso dos micromamíferos estas são associadas a aves de rapina diurnas, enquanto em Maldonado *et al.*, (2016) por Felidae e Canidae e em Avilla *et al.* (2018) por Ursidae. As fraturas foram frequentes nos dois trabalhos supracitados, onde em Maldonado *et al.*, (2016) foram de 71,4% e em Avilla *et al.* (2018) de 100% nos ossos do pós-crânio. Os altos graus de fraturas indicam a presença de muitos agentes destrutivos durante a história tafonômica dos ossos. Alguns ossos articulados são evidenciados em Maldonado *et al.*, (2016), o que não ocorreu com os fósseis de micromamíferos da Gruta do Urso. Na assembleia fossilífera de micromamíferos da Gruta do Urso são evidenciadas marcas de corrosão radicular, que não foram observadas também nos macromamíferos. A incrustação sedimentar foi observada em 93% da amostra em Maldonado *et al.* (2016) e em Avilla *et al.* (2018) apenas dois espécimes não mostraram incrustação sedimentar. Estes resultados indicam uma semelhança com a frequência de incrustação sedimentar nos micromamíferos, embora a porcentagem destes (85%) seja menor se comparado a dos macromamíferos. Em Maldonado *et al.* (2016), o intemperismo físico está presente na maior parte da amostra, onde seguramente apenas 7,1% não apresentam esta feição, isto devido a incrustação sedimentar, enquanto que em Avilla *et al.* (2018) o intemperismo físico foi observado em cinco ossos pós-cranianos em um total de oito ossos recuperados. Ao contrário do que foi observado nos micromamíferos, o

macromamíferos apresentam uma proporção maior de intemperismo físico. Marcas de abrasão associadas a transporte hidráulico de baixa energia foram observadas em espécimes dos dois trabalhos supracitados, embora com baixa frequência em Maldonado *et al.* (2016). Marcas que sugerem transporte também foram observados nos fósseis de micromamíferos.

Tabela 2: comparação das feições tafonômicas atuantes entre os fósseis de micromamíferos e macromamíferos na Gruta do Urso.

Feições tafonômicas	Estudos analisados		
	Micromamíferos	Maldonado <i>et al.</i> , 2016	Avilla <i>et al.</i> , 2018
Corrosão digestiva			
Marcas de dentes			
Desarticulação			
Ossos articulados			
Transporte			
Incrustação sedimentar			
Intemperismo físico			
Corrosão radicular			

6. CONCLUSÕES

Um total de 817 ossos pós cranianos foi identificado e as fraturas pré-deposicionais tem mostrado altas frequências na amostra, enquanto que os ossos completos uma frequência baixa. Marcas de corrosão digestiva, foram observadas em muitos espécimes da amostra, indicando a atividade de um animal carnívoro. As frequências de fraturas em ossos longos e nas frequências e intensidades de marcas de corrosão digestivas nas epífises proximais de fêmures e distais de úmeros mostram semelhanças com as observadas em outros estudos para aves de rapina diurnas na América do Sul. Logo após o regurgito, os materiais foram afetados por distintos agentes tafonômicos, como transporte, intemperismo físico e marcas de corrosão radicular e a maioria dos espécimes sofreu incrustação sedimentar na zona vadosa da caverna. Não há evidências tafonômicas que suportam outros agentes tafonômicos na gênese da assembleia fossilífera de micromamíferos da Gruta do Urso, permitindo indicar que ela se formou através do regurgito de uma ave de rapina diurna e os espécimes foram afetados por distintos processos tafonômicos em seguida. A alta frequência de espécimes com mais de uma assinatura tafonômica reforça a hipótese de reelaboração da amostra. A maioria dos espécimes com marcas de corrosão radicular sofreram enterramento total e prolongado em um solo com cobertura vegetal.

A assembleia fossilífera de micromamíferos da Gruta do Urso tem mostrado semelhanças às observadas para macromamíferos, como a ação de um animal carnívoro, o transporte para dentro da caverna e a ação de agentes tafonômicos na reelaboração dos materiais, como transporte, intemperismo físico e incrustação sedimentar.

7.REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Analia, A. 2015. Distinguishing between cultural and natural depositional agents: Micromammal taphonomy from the archaeological site Cueva y Paredón Loncomán (Patagonia, Argentina). *Journal of Archaeological Science: Reports* 3, 122-131.
- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*, Natural History Museum Publications, London. 231 p.
- Araújo-Júnior, H.I.; Porpino, K.O.; Bergqvist, L.P. 2011. Marcas de dentes de carnívoros/carniceiros em mamíferos pleistocênicos do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14 (3), 292.
- Araújo-Júnior, H.I.; Dominato, V.H.; Bertoni-Machado, C.; Avilla, L.S. 2013. Taphonomic aspects of the Pleistocene vertebrate assemblage of Itaboraí, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 46, 26-34.
- Araújo-Júnior, H.I. 2016. Classifying vertebrate assemblages preserved in Quaternary tank deposits: Implications for vertebrate taphonomy and paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 445, 147-152.
- Araújo-Júnior, H.I.; Souza Barbosa, F.H.; 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.
- Araújo-Júnior, H.I.; Bissaro-Júnior, M.C. 2017. Tafonomia de vertebrados em ambientes continentais. In: Rodrigo Scalise Horodyski; Fernando Erthal. (Org.). *Tafonomia: Métodos, Processos e Aplicação*. 1ed. Curitiba: Editora CRV, p. 175-236.
- 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.
- Avilla, L.S.; Machado, H.; Araújo-Júnior, H.I.; Mothé, D.; Rotti, A.; Oliveira, K.; Maldonado, V.; Figueiredo, A.M.G.; Kinoshita, A.; Baffa, O. 2018. Pleistocene Equus (Equidae: Mammalia) from northern Brazil: the first evidence of a scavenger behavior by ON ursids South American horses. *Ameghiniana* 56, 1-1.

- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150-162.
- Behrensmeyer, A.K.; Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 11, 105-119.
- Bezuidenhout, A.J.; Evans, H.E. 2005. Anatomy of the woodchuck (*Marmota monax*). Vol. 13. Allen Press, Lawrence. 196 p.
- Bi, S.; Meng, J.; Wu, W. 2008. A new species of *Megacricetodon* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) from the middle Miocene of northern Junggar Basin, China. *American Museum Novitates* 2008(3602), 1-23.
- Bonvicino, C.R.; Bezerra, A.M. 2003. Use of regurgitated pellets of barn owls (*Tyto Alba*) for inventorying small mammals in the cerrado of central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38, 1–5.
- Buchmann, R.; Guimarães, M.S.; Rocha-dos-Santos, B.C.A.; Pinheiro, R.S.; Rotti, A.; Avilla, L.S.; Freitas, J.; Araujo-Junior, H.I. 2017. Mamíferos fósseis do Quaternário da Gruta Tacho de Ouro, Tocantins, norte do Brasil: diversidade, tafonomia e aspectos paleoicnológicos e paleoambientais. *Revista Brasileira de Paleontologia* 20, 203-218.
- Bueno, A.A.; Motta-Júnior, J.C. 2008. Small mammal prey selection by two Owl species in southeastern Brazil. *Journal of Raptor Research* 42 (4), 248-255.
- Cartelle, C. 1994. Presença de Lama (*Artiodactyla*, *Camelidae*) no Pleistoceno final – Holoceno da Bahia. *Acta Geológica Leopoldensia* 39, 399-410.
- Castro, M.C.; Avilla, L. S.; Freitas, M.L.; Carlini, A.A. 2013. The armadillo *Propraopus sulcatus* (Mammalia: Xenarthra) from the late Quaternary of northern Brazil and a revised synonymy with *Propraopus grandis*. *Quaternary International* 317, 80 -87.
- Cione, A.L., and Tonni, E.P., 1999, Biostratigraphy and Chronological Scale of Uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina, *in* Tonni, E.P., and Cione, A.L., eds., *Quaternary vertebrate palaeontology in South America: Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, v. 12, p. 23–52.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2005, Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina, *in* Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F., and Llambias, E., eds., *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires: La Plata*, Quick Press, pp. 183–200.
- Efremov, J.A. 1940. Taphonomy: a new branch of geology. *Pan-American Geologist* 74, 81-93.

- Felix, S.; Novaes, R.L.M.; Souza, R.F.; Avilla, L. S. 2016. Bat assemblage in a karstic area from northern Brazil: seven new occurrences for Tocantins state, including the first record of *Glyphonycteris sylvestris* Thomas, 1896 for the Cerrado. *Check List* 12(6), 1999.
- Fernandez-Jalvo, Y.; Andrews, P. 1992. Small Mammal Taphonomy of Gran Dolina, Atrapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19, 407-428.
- Fernández, F.J. 2012. Tafonomía de microvertebrados exhumados del sitio arqueológico Agua de los Caballos-1 (Mendoza, Argentina). *Comechingonia* 16 (2), 169-174.
- Fernández, F.J. Montalvo, C.I. Fernandez- Jalvo, Y. Andrews, P. López, J.M. 2017. A re-evaluation of the taphonomic methodology for the study of small mammal fossil assemblages of South America. *Quaternary Science Reviews* 155, 37-49.
- Gómez, G.N. 2005. Analysis of bone modifications of *Bubo virginianus*' pellets from Argentina. *Journal of Taphonomy* 3: 1–16.
- Gómez, G.N.; Kaufmann, C.A. 2007. Taphonomic analysis of *Pseudalopex griseus* (Gray, 1837). Scat assemblages and their archaeological implications. *Journal of Taphonomy* 5, 59–70.
- Gómez, G.N.; Bonomo, M. 2019. Micromammal taphonomy and site formation process of Nutria Mansa 1 archaeological site (Buenos Aires, Argentina). *International Journal of Osteoarchaeology* 29(1), 3-13.
- Gwynne, J.A.; Ridgely, R.S; Argel, M.; Tudor, G. 2010. Guia Aves do Brasil: Pantanal e Cerrado. *Guia Aves do Brasil: Pantanal e Cerrado*. 322 p.
- Hubbe, A.; Haddad-Martim, P.M.; Hubbe, M.; Mayer, E.L.; Strauss, A.; Auler, A.; Piló, L.B.; Neves, W.A. 2011. Identification and importance of critical depositional gaps in pitfall cave environments: The fossiliferous deposit of Cuvieri Cave, eastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 312, 66-78.
- Hubbe, A.; Auler, A. 2012. A large Cervidae Holocene accumulation in Eastern Brazil: an example of extreme taphonomical control in a cave environment. *International Journal of Speleology* 41, 297-305.
- Klink, C.A.; Machado, R.B. 2005. Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation biology* 19(3), 707-713.
- Lee N.M.; Meisinger D.B.; Aubrecht R.; Kováčik L.; SaizJimenez C.; Baskar S.; Baskar R.; Liebl W.; Porter M.L.; Engel A.S. 2012 - Caves and karst environments. In: Bell E.M. (Ed.) - *Life at Extremes: Environments, Organisms and Strategies for Survival*. Wallingford: CAB International:, P. 320-344

- López, J.M.; Fernández, F.; Montalvo, C.I.; Chiavazza, H.; De Santis, L.J.M. 2017a. The Role of the Accipitriforms *Geranoaetus melanoleucus* and *Geranoaetus polyosoma* as Small Mammal Bones Accumulator in modern and Archaeological Sites from Central Western Argentina. *Journal of Taphonomy* 15: 91–108.
- López, J.M., Rosi, M.I., Tabeni, S., Bender, B., and Chiavazza, H. 2017b. Taphonomic analysis of small mammal bone remains preyed upon by wildcats (Carnivora: Felidae) from the central Monte Desert (Mendoza, Argentina).
- López, J.M.; Fernández, F.; Castillo, L.; Pereyra-Lobos, R. 2018. Taphonomy of small mammal bone accumulations generated by the Chaco owl (*Strix chacoensis*, Strigiformes) from the Monte Desert (Mendoza, Argentina): a contribution to South American archaeological and palaeontological studies. *Boreas* 47: 780–791.
- López, J.M. 2020. Actualistic taphonomy of barn owl pellet-derived small mammal bone accumulations in arid environments of South America. *Journal of Quaternary Science*, 1-13.
- Maldonado, V.; Monteiro, L.G.P.; Rotti, A.; Pereira, C.; Araújo-Júnior, H.I.; Avilla, L.S. 2016. Taphonomic aspects of deer (Mammalia, Cetartiodactyla, Cervidae) remains from a Quaternary cave deposit in Northern Brazil. *Journal of Sedimentary Environments* 1, 234-248.
- Marin-Monfort, M.D.; García-Morato, S.; Olucha, R.; Yravedra, J.; Piñero, A.; Barja, I.; Andrews, P.; Fernandez-Jalvo, Y. 2019. Wildcat scats: Taphonomy of the predator and its micromammal prey. *Quaternary Science Reviews* 225, 106024.
- Mayer, E. L.; Kerber, L.; Ribeiro, A. M.; Hubbe, A. 2018. The dominance of an extant gregarious taxon in an attritional accumulation: Taphonomy and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 505, 73-85.
- Micó, C.; Arilla, M.; Rosell, J.; Villalba, M.; Santos, E.; Rivals, F.; Picin, A.; Talamo, S.; Blasco, R. 2020. Among goats and bears: A taphonomic study of the faunal accumulation from Tritons Cave (Lleida, Spain). *Journal of Archaeological Science Reports*, 30, 102-194.
- Montalvo, C.I. 2002. Root traces in fossil bones from the Huayquerian (Late Miocene) faunal assemblage of telén, La Pampa, Argentina. *Acta Geologica Hispanica* 37, 37-42.
- Montalvo, C.I.; Pessino, M.; González, V. 2007. Taphonomic analysis of remains of mammals eaten by pumas (*Puma concolor* Carnivora, Felidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science* 34, 2151–2160.

- Montalvo, C.I.; Pessino, M.E.; Bagatto, F.C. 2008. Taphonomy of the bones of rodents consumed by Andean hog-nosed skunks (*Conepatus chinga*, Carnivora, Mephitidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science* 35, 1481–1488.
- Montalvo, C., Tallade, P. 2009. Taphonomy of the accumulations produced by *Caracara plancus* (Falconidae). Analysis of prey remains and pellets. *Journal of Taphonomy* 7: 235–248.
- Montalvo, C.I.; Bisceglia, S.; Kin, M.; Sosa, R.A. 2012a. Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*, Carnivora, Felidae) in Central Argentina. *Journal of Archaeological Science* 39, 1933–1941.
- Montalvo, C.I.; Tomassini, R.L.; Visconti, G.; Tiranti, S.I. 2012b. Análisis tafonómico de micromamíferos del Pleistoceno superior del Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15(3), 345-358.
- Montalvo, C.I.; Fernández, F.J.; Liébana, M.S.; Santillán, M.; Sarasola, J.H. 2014. Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by the White-tailed Kite (*Elanus leucurus*, Accipitriformes) in Central Argentina. *Journal of Archaeological Science* 52: 354–362.
- Montalvo, C.I.; Vezzosi, R.I.; Kin, M.S. 2015a. Taphonomic analysis of rodent bones from *Lontra longicaudis* (Mustelidae, Carnivora) scats in fluvial environments. *Mastozoología Neotropical* 22, 319–333.
- Montalvo, C.I.; Fernández, F.J.; Tallade, P.O. 2015b. The role of *Bubo virginianus magellanicus* as rodent bone accumulator in archaeological sites. A case study for the Atuel River (Mendoza, Argentina). *International Journal of Osteoarchaeology* 26: 974–986.
- Montalvo, C.I.; Fernández, F.J.; Bargo, M.S.; Tomassini, R.L.; Mehl, A. 2017. First record of a Late Holocene fauna associated with an ephemeral fluvial sequence in La Pampa Province, Argentina. *Taphonomy and paleoenvironment. Journal of South America Earth Sciences* 76: 225–237.
- Montalvo, C.I.; Fernandez, F.J. 2019. Review of the actualistic taphonomy of small mammals ingested by south American predators. Its importance in the interpretation of the fossil record. *PEAPA* 19 (1), 18-46.
- Montalvo, C.I.; Fernández, F.J.; Tomassini, R.L.; Mignino, J.; Kin, M.S.; Santillán, M.A. 2020. Spatial and temporal taphonomic study of bone accumulations of the burrowing owl (*Athene cunicularia*) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science: Reports* 30, 102197.

- Novaes, R.L.M.; França, R.S.; Felix, S.; Jacob, G.; Sauwen, C.; Avilla, L.S. 2014. Occurrence of *Phyllostomus elongatus* (Geoffroy St.-Hilaire, 1810)(Chiroptera, Phyllostomidae) in the Cerrado of Tocantins and a compilation of its Brazilian distribution. *Check List* 10(1), 213-216.
- Oliveira, P.V.; Ribeiro, A.M.; Ximenes, C.L.; Viana, M.S.S.; Holanda, E.C. 2014. Tayassuidae, cervidae e tapiridae da gruta do urso fóssil, holoceno, parque nacional de Ubajara, Ceará, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(3), 417-434.
- Pacheco, J. F.; Olmos, F. 2006. As aves do Tocantins 1: região sudeste. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14(2), 85-100.
- Palmer, A.N. 1991. Origin and morphology of limestone caves. *Geological Society of America Bulletin* 103, 1-21.
- Piló, L.B.; Auler, A. 2011. Introdução à espeleologia. *Curso de Espeleologia e Licenciamento Ambiental*. Belo Horizonte: Instituto Terra Brasilis, P. 7-23.
- Pires, C.; Avilla, L.S.; Weksler, M. 2018. Fossil Cricetid rodents from the Quaternary of northern Brazil and their paleoenvironmental significance. *Ameghiniana* 55, 70-85.
- Pokines, J.T.; Faillace, K.; Berger, J.; Pirtle, D.; Sharpe, M.; Curtis, A.; Lombardi, K.; Admans, J. 2018. The effects of repeated wet-dry cycles as a component of bone weathering. *Journal of Archaeological Science: Reports* 17, 433-441.
- Quintana, C. 2015a. Patrón esquelético de roedores Cávidos en la secuencia arqueológica de Cueva Tixi, Tandilia Oriental (Pleistoceno Tardío–Holoceno Tardío) Argentina. *Archaeofauna* 24: 173–185.
- Quintana, C. 2015b. Tafonomía de contenidos dispersos de egagrópilas de *Tyto alba* en un ambiente serrano. *Historia Natural* 5: 29–47.
- Quintana, C.A. 2016. Tafonomía de los microvertebrados del sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno tardío–Holocenotardío), Tandilia Oriental (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Publicación Electrónica de Asociación Paleontológica Argentina* 16 (1), 14-51.
- Reed, E.H. 2006. In situ taphonomic investigation of Pleistocene large mammal bone deposits from the Ossuaries, Victoria Fossil Cave, Naracoorte, South Australia. *Helictite* 39, 5–15.
- Rocha, R.G., Ferriera, E., Leite, Y.L.R., Fonseca, C.; Costa, L.P. 2011. Small mammals in the diet of barn owls, *Tyto alba* (Aves: Strigiformes) along the mid-Araguaia river in central Brazil. *Zoologia* 28, 709–716.

- Rocha-dos-Santos, B.C.A.; Avilla, L.S.; Scherer, C.S. 2017. The Camelidae (Mammalia: Cetartiodactyla) from the Gruta do Urso cave, northern Brazil. *Quaternary International* 436, 181-191.
- Rodrigues, S.; Avilla, L.S.; Soibelzon, L.H.; Bernardes, C. 2014. Late Pleistocene carnivores (Carnivora: Mammalia) from a cave sedimentary deposit in northern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86, 1641-1655.
- Rudzik, S.M.; Fernández, F.J.; Carrera, D.J.D. 2015. Taphonomic Analysis of Micromammal Remains from Striped Owl (*Pseudoscops clamator*) Pellets in Northeastern Buenos Aires Province, Argentina: Implications for Archaeological Sites Formation. *International Journal of Osteoarchaeology* 25: 550–563.
- Sauqué, V.; Sanchis, A. 2017. Leopards as taphonomic agents in the Iberian Pleistocene, the case of Racó del Duc (Valencia, Spain). *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. 472, 67–82.
- Sauqué, V., Sanchis, A., Madurell-Malapeira, J., 2017. Late Pleistocene leopards as a bone accumulator: taphonomic results from S’Espasa cave and other Iberian key sites. *Historical Biology* 30 (6), 821–834.
- Scheibler, D.R.; Christoff, A.U. 2007 Habitat associations of small mammals in southern Brazil and use of regurgitated pellets of birds of prey for inventorying a local fauna. *Brazilian Journal of Biology* 67, 619–625.
- Scherer, C.S. 2009. Os Camelidae Lamini (Mammalia, Ardtiodactyla) do Pleistoceno da América do Sul: aspectos taxonômicos e filogenéticos, 2009. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil, p. 460.
- Silva, R.C.; Berbert-Born, M.; Bustamante, D.E.F.; Santoro, T.N.; Sedor, F.; Avilla, L.S. 2019. Diversity and preservation of Pleistocene tetrapods from caves of southwestern Bahia, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 90, 233-254.
- Simms, M. J. 1994. Emplacement and preservation of vertebrates in caves and fissures. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112, 261-283.
- Simões, M.G.; Rodrigues, S.C.; Bertoni-Machado, C. 2010. Procedimentos metodológicos em Tafonomia, p. 413 – 430. In: Carvalho, I.S. (ed.), *Paleontologia: Conceitos e Métodos*. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 734 p.
- Soibelzon, E.; Avilla, L.S.; Castro, M. 2015. The cingulates (Mammalia: Xenarthra) from the late Quaternary of northern Brazil: Fossil records, paleoclimates and displacements in America. *Quaternary International* 30, 1-8.

- Soibelzon, E.; Soibelzon, L.H.; Gasparini, G.; Tonni, E.T. 2019. El Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires y sus mamíferos. *Opera Lilloana* 52: 607-637.
- Teta, P.; Loponte, D.; Acosta, A. 2004. Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) del Holoceno tardío del nordeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Mastozoología neotropical* 11(1), 69-80.
- Tomassini, R.L.; Montalvo, C.I.; Beilinson, E.; Deschamps, C.M.; Garrone, M.C.; Gasparini, G.M.; Zárate, M.A.; Rabassa, J.; Ruella, A.; Tonni, E.P. 2017. Microvertebrates preserved in mammal burrows from the Holocene of the Argentine Pampas: a taphonomic and paleoecological approach. *Historical Biology* 29: 63–75.
- Yravedra, J. 2007. Nuevas contribuciones en el comportamiento cinegético de Amalda. *Munibe* 58, 43–88.
- Yravedra, J. 2010. A taphonomic perspective on the origins of the faunal remains from Amalda Cave (Spain). *Journal of Taphonomy* 8, 301-334.
- Yravedra, J. 2010. A taphonomic perspective on the origins of the faunal remains from Amalda Cave (Spain). *Journal of Taphonomy* 8, 301-334.
- Zampaulo, R.A.; Ferreira, R.L. 2009. Terrestrial cave invertebrate diversity in nine caves in the municipality of Aurora do Tocantins (TO). In: *Anais do 30º Congresso Brasileiro de Espeleologia, Proceedings, Minas Gerais*, pp. 267–274.