

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**ICNOFÓSSEIS DE VERTEBRADOS DAS FORMAÇÕES  
RIO DO RASTO (PERMIANO) E GUARÁ (JURÁSSICO)  
DO SUDOESTE DO RS**

**PAULA CAMBOIM DENTZIEN DIAS**

**ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz**

Porto Alegre – 2010

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**ICNOFÓSSEIS DE VERTEBRADOS DAS FORMAÇÕES  
RIO DO RASTO (PERMIANO) E GUARÁ (JURÁSSICO)  
DO SUDOESTE DO RS**

**PAULA CAMBOIM DENTZIEN DIAS**

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Adriana Cecilia Mancuso – CONSEJO NACIONAL DE  
INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TÉCNICAS, ARGENTINA

Prof. Dr. Francisco Buchmann – LABORATÓRIO DE ESTRATIGRAFIA E  
PALEONTOLOGIA, UNESP - São Vicente

Prof. Dra. Cibele Schwanke – INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO,  
CIÊNCIA E TECNOLOGIA DO RIO GRANDE DO SUL

Tese de Doutorado apresentada como requisito  
parcial para a obtenção do Título de Doutor em  
Ciências.

Porto Alegre – 2010

Dias, Paula Camboim Dentzien

Ícnofósseis de vertebrados das Formações Rio do Rasto (Permiano) e Guará (Jurássico) do sudoeste do RS./ Paula Camboim Dentzien Dias. – Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2009.

[154 f.]. il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS - BR, 2010.

Orientação: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

1. Ícnofósseis de vertebrados. 2. Formação Rio do Rasto. 3. Formação Guará. 4. Bacia do Paraná. I. Título.

---

Catálogo na Publicação

Biblioteca do Instituto de Geociências - UFRGS

Miriam Alves CRB 10/1947

## AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro;

A minha família, que sempre me apoiou e entendeu quando eu passava os dias na frente do computador, semanas em campo e em congressos. Que me amou incondicionalmente, nos bons e maus momentos. Mas agradeço principalmente o exemplo que todos me deram, tanto profissionalmente, quanto pessoalmente. Terminar a Tese longe do apoio deles não foi fácil, mas saber que quando eu fosse defender os encontraria, facilitou muito;

Agradeço a minha filha de quatro patas, Scully, que esquentou meus pés no inverno, que sempre me acompanhou (até em um campo) e que ficou ao meu lado o tempo todo, enchendo meu coração e minha casa;

A minha amiga e colega paleontóloga MSc. Ana Emilia Q. de Figueiredo, pelos dias trabalhando comigo, por me ajudar a descrever 500 coprólitos em uma semana, pelas descobertas científicas, pela diversão, pela Lady Gaga, por emprestar o seu computador, por correr pra minha casa quando eu me desesperava, e por me ajudar, academicamente e pessoalmente, sem pedir nada em troca. Não existe no mundo alguém que mereça receber este agradecimento mais do que ela;

Ao Dr. Cesar L. Schultz, meu orientador e amigo, a Dra. Marina Bento Soares, sempre disposta a discussões e ao Dr. Juan Carlos Cisneros, pelos campos e pelas discussões;

As minhas amigas andinas, que sempre me apoiaram e me inspiraram, principalmente a Gabi, minha amiga incondicional, que sempre entendeu o meu amor pelos coprólitos;

Aos meus colegas do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, pelas festas e confraternizações. Em especial ao Daniel Fortier (Tatá), Alexandre Liparini (Zezé), Felipe Pinheiro (Pigi, meu irmão de coração), Alessandra Boos e ao Bruno

Horn, por serem amigos de verdade e por sempre estarem dispostos a me ajudar e discutir.

Aos motoristas do IGeo-UFRGS, Claudinho, Aduino, Jarson e Valter.

Ao Coordenador do PPGGeo, Dr. Elírio Ernestino Toldo Jr., ao Secretário Roberto Martins Pereira e a Auxiliar Administrativa Letícia Barbosa, pelos esclarecimentos e ajuda institucional. Ao ex-Coordenador do PPGGeo, Léo Afrânio Hartmann, por ter me ajudado no início da Tese;

Aos meus colegas da UFPI que me acolheram no finalzinho da Tese e que apoiaram o término da mesma;

Agradeço aos demais amigos, colegas, e todos que indiretamente auxiliaram e participaram na realização deste trabalho.

## Resumo

Afloramentos da Bacia do Paraná, localizados na porção sudoeste do Estado do Rio Grande do Sul, pertencentes às formações Rio do Rasto (Permiano Médio/Superior) e Guará (Jurássico Superior), tem revelado uma série de icnofósseis de vertebrados. Na Formação Rio do Rasto, coprólitos dos mais variados morfótipos foram encontrados na fácies flúvio-lacustre do Membro Morro Pelado, enquanto na fácies eólica do mesmo membro foi encontrada uma série de tocas de variados tamanhos. Na Formação Guará, por seu turno, foram descritas novas tocas nos estrados eólicos, incrementando o registro já conhecido para aquela unidade. Os coprólitos da Fm. Rio do Rasto foram divididos em 4 diferentes morfótipos: os espiralados (heteropolar e anfipolar), um novo tipo de heteropolar, chamado de limítrofe (*Edge*) e os coprólitos do tipo “nó” (*Knot*), além de uma série de outros indeterminados. Estes coprólitos mostram a existência, nos lagos da Formação Rio do Rasto no RS, de uma fauna aquática bastante diversificada, dominada por tubarões de água doce. As tocas encontradas na fácies eólica do topo do Membro Morro Pelado são simples – sem bifurcações - e apresentam 3 diferentes diâmetros, sendo um muito pequeno, com no máximo 7 cm, outro variando entre 9 a 15 cm e um terceiro com largura de 27-37 cm. Este terceiro grupo foi interpretado como sendo as câmaras terminais das tocas de tamanho mediano. Acredita-se que estas tocas foram construídas por dois diferentes animais. Por seu turno, as tocas encontradas na Formação Guará possuem bifurcações e junções do tipo “T” e foram divididas em 3 grupos, de acordo com seus tamanhos. As maiores variam entre 19 - 23 cm de diâmetro e 64 - 148 cm de comprimento, enquanto as tocas médias possuem 10 - 15 cm de diâmetro e 26 - 80 cm de comprimento. Já as tocas pequenas têm no máximo 5 cm de diâmetro e chegam a até 32 cm de comprimento. As escavações encontradas na Formação Guará teriam sido escavadas por três diferentes tetrápodes. Os icnofósseis de vertebrados da Formação Rio do Rasto são descritos pela primeira vez nesta tese e as tocas do Permiano são as mais antigas encontradas em depósitos eólicos.

## ABSTRACT

Outcrops from the Paraná Basin, Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian) and Guar Formation (Upper Jurassic) in the southwest of Rio Grande do Sul state revealed a series of vertebrate ichnofossils. A large number of coprolites were collected in the river-lacustrine facies of Rio do Rasto Formation (Morro Pelado Member) and burrows of different sizes were found in the eolian facies. In the Guar Formation new burrows were found in the eolian strata, increasing the knowledge of ichnofossils of this formation. Four different coprolite morphotypes were described for the Rio do Rasto Formation: spiral coprolites (heteropolar and amphipolar), including a new kind of heteropolar coprolite we called “edge” and the knots. These coprolites demonstrate a diversified aquatic fauna in the lakes of the Rio do Rasto Formation and that this fauna was dominated by sharks of fresh water. The burrows found in the top of the same formation are simple – without bifurcations – and they were grouped in three different categories of diameters. The smallest burrows are up to 7 cm in diameter, the medium ones are 9-15 cm and the largest ones are 27-37 cm in diameter. The largest burrows are interpreted as the terminal chambers of the medium burrows. Probably these burrows were constructed by two different animals. The burrows of the Guar Formation tend to be rectilinear although some of them are curved and bifurcated. Three categories of burrows were recognized: large tunnels, with a diameter ranging from 19 cm to 23 cm and length from 64-280 cm; medium burrows, 10-15 cm in diameter and 26-80 cm long; and, small burrows, up to 5 cm in diameter and up to 32 cm long. The different ranges of sizes suggest the burrows were likely constructed by different species of tetrapods. The vertebrate ichnofossils from Rio do Rasto Formation are described for the first time herein, and the tetrapod burrows described for the Permian of South America represent the oldest global record in eolian strata.

## SUMÁRIO

Texto explicativo da estrutura da tese	9
<b>Capítulo 1. Introdução</b>	11
1.1 Objetivos	13
1.2 Localização da área de estudo	14
1.3 Metodologia de estudo	16
1.3.1 Metodologia de campo	16
1.3.2 Metodologia de laboratório	19
<b>Capítulo 2. Contexto geológico das formações Rio do Rasto e Guará no centroeste do Rio Grande do Sul</b>	21
2.1 Bacia do Paraná	21
2.2 Formação Rio do Rasto (Permiano Médio/Superior)	24
2.3 Formação Guará (Jurássico Superior)	30
<b>Capítulo 3. Estado da arte dos coprólitos de vertebrados</b>	34
3.1 Taxonomia e terminologia	36
3.2 Morfologia	35
3.3 Tamanho	40
3.4 Marcas superficiais	41
3.5 Inclusões	44
3.6 Textura e adesões	48
3.7 Composição química	50
3.8 Coprólitos de animais carnívoros x herbívoros	51
3.9 Tafonomia	52
3.10 Coprólitos do Permiano	56
3.11 Importância	58
<b>Capítulo 4. Estado da arte das tocas de tetrápodes</b>	59
4.1 Terminologia	60
4.2 Tamanho e arquitetura morfológica	61
4.3 Animal escavador	63
4.4 Tafonomia	67
4.5 Tocas de vertebrados do Permiano e do Jurássico	68
4.5 Importância	71
<b>Capítulo 5. Artigo 1 - PALEOBIOLOGY OF VERTEBRATE</b>	72



COPROLITES FROM RIO DO RASTO FORMATION (MIDDLE/UPPER PERMIAN), PARANÁ BASIN, BRAZIL	
<b>Capítulo 6. Artigo 2 - PERMIAN TETRAPOD BURROWS IN EOLIAN DUNES OF THE PARANÁ BASIN, SOUTHERN BRAZIL</b>	95
<b>Capítulo 7. Artigo 3 - VERTEBRATE BURROWS IN EOLIAN SAND DUNES FROM THE GUARÁ FORMATION (PARANÁ BASIN), UPPER JURASSIC OF SOUTHERN BRAZIL</b>	119
<b>Capítulo 8. Conclusões</b>	137
<b>Bibliografia</b>	138
<b>Anexos</b>	150

## Texto explicativo da estrutura da tese

O formato deste trabalho seguiu as “Normas para a apresentação de Tese de Doutorado na forma de artigos” do Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Sendo assim, o **capítulo 1** corresponde a uma introdução, na qual deve ser apresentado o tema central da tese e os objetivos propostos, além de uma breve contextualização espacial e temporal da área estudada e a metodologia empregada no desenvolvimento do trabalho.

O **capítulo 2** descreve as características geológicas das Formações estudadas e seu conteúdo fossilífero.

Os **capítulos 3 e 4** expõem o resultado do levantamento bibliográfico efetuado no decorrer da tese, de modo a contextualizar o estado da arte atual referente ao tema da mesma. A divisão em dois capítulos justifica-se na medida em que o capítulo 3 aborda os aspectos referentes aos coprólitos de vertebrados, desde sua taxonomia e morfologia até os estudos tafonômicos, enquanto o capítulo 4 refere-se às tocas de vertebrados, suas características e importância. Ambos os capítulos dão ênfase ao Mesozóico e ao Paleozóico.

O corpo principal da tese é composto pelos **capítulos 5, 6 e 7**, onde são apresentados os artigos resultantes do projeto desenvolvido durante o doutorado. Nestes três artigos, a doutoranda é a primeira autora. As pequenas diferenças na formatação dos mesmos se devem ao fato de cada um seguir as normas dos periódicos aos quais foram submetidos.

O **capítulo 5**, abordando a descrição paleobiológica dos coprólitos da Formação Rio do Rasto, intitula-se “*Paleobiology of vertebrate coprolites from Rio do Rasto Formation (Upper Permian), Paraná Basin, Brazil*” e foi submetido à revista *Palaeontology*.

No **capítulo 6** apresenta-se o estudo realizado sobre as tocas encontradas nas fácies eólicas da Formação Rio do Rasto. O trabalho correspondente foi submetido à revista *Palaios* e intitula-se “*Permian tetrapod burrows in eolian dunes of the Paraná Basin, Southern Brazil*”.

Na continuação, o **capítulo 7** apresenta uma descrição das novas tocas de vertebrados encontradas na Formação Guará. O título do artigo é “*Vertebrate burrows in eolian sand dunes from the Guará Formation (Paraná Basin), Upper Jurassic of*

*Southern Brazil*” e foi submetido à Revista *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

Para finalizar o corpo da Tese, conforme as normas do PPGGeo, o **capítulo 8** apresenta as discussões e conclusões decorrentes do tema da tese anteriormente apresentados.

A parte final da tese é composta pela **Bibliografia** referente ao texto que acompanha os artigos (Caps. 5, 6 e 7). As referências correspondentes a estes últimos estão citadas nos próprios artigos.

O item **Anexos** inclui uma cópia das cartas de recebimento dos artigos, bem como uma cópia dos resumos apresentados pela autora em eventos científicos nos últimos anos.

## CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO

Ichologia é a ciência que estuda os traços fósseis, que representam os vestígios preservados da atividade orgânica dentro ou sobre um determinado substrato (McIlroy, 2004). A palavra Ichologia deriva do grego “*Ichnos*” que significa traços. Os paleontólogos sempre fazem uma distinção bem clara entre o estudo dos “traços fósseis” e do estudo dos “fósseis corporais”. Estes vestígios (escavações, perfurações, trilhas, pistas, marcas de pastoreio e mineração, armadilhas, ninhos, fezes, teias, bioconstruções, etc.) podem ser fósseis ou recentes, sendo então objeto de estudo, respectivamente, da Paleoichologia e da Neoichologia. Os substratos podem ser sedimentos inconsolidados, rochas, madeira, conchas, ossos ou qualquer outro onde possa haver interação de organismos vivos (McIlroy, 2004).

Como os icnofósseis são “somente” uma evidência dos animais que passaram pela Terra em um passado distante, os restos corporais são normalmente considerados mais importantes, de modo que o campo da ichologia acaba relegado a um segundo plano, especialmente no caso dos vertebrados. Entretanto, como será observado a seguir, mais do que dar informações taxonômicas sobre um determinado organismo, os traços fósseis fornecem valiosos subsídios acerca do comportamento do animal em resposta ao ambiente aonde ele vive (McIlroy, 2004), contribuindo sobremaneira para a proposição de reconstituições paleoecológicas e paleoambientais (Lockley & Hunt, 1995).

Os icnofósseis possuem algumas vantagens sobre os fósseis corporais: 1) a maioria dos mesmos ocorre *in situ* (exceto coprólitos), enquanto que os fósseis corporais não; 2) são registrados com mais frequência em rochas nas quais os fósseis corporais são menos comuns (como siltitos e arenitos) e, muitas vezes, mal preservados; 3) têm sua visibilidade aumentada pela diagênese, enquanto os fósseis corporais tendem a ter suas estruturas de detalhe destruídas (Carvalho & Fernandes, 2004). Icnofósseis de vertebrados possuem ainda o potencial de prover valiosos dados paleobiológicos, paleoambientais, paleoecológicos e bioestratigráficos. A parte da Ichologia de vertebrados mais estudada refere-se às pegadas e trilhas (Gillette & Lockley, 1986; Cohen *et al.*, 1991; Lockley, 1991; Lockley *et al.*, 1994; Radley *et al.*, 1998; Fornós *et al.*, 2002; Milán *et al.*, 2004; Loope, 2006; Milán & Bromley, 2006; Dentzien-Dias *et al.*, 2007; Milán & Loope, 2007; Lockley *et al.*, 2007; Dentzien-Dias *et al.*, 2008; Niedz’wiedzki *et al.*, 2010) que revelam, além de dados sobre a morfologia dos autopódios, distribuição dos tecidos moles e textura da pele dos animais que as

deixaram (Gatesy, 2001), evidências sobre a velocidade, postura, direção do deslocamento e comportamento social (Lockley *et al.*, 1994).

O grupo de icnofósseis mais estudado depois das pegadas e trilhas são os coprólitos. Estes ocorrem individualmente ou em agregados nos sedimentos e, por meio da análise de seu conteúdo, pode-se encontrar fragmentos dos materiais que os organismos utilizavam em sua dieta. Por exemplo, restos vegetais ou restos de outros animais incluídos em coprólitos indicam se o animal que os produziu era herbívoro ou carnívoro e trazem informações sobre o tipo de vegetação e a presença de outros animais que viveram naquele local e interagiram diretamente com aquele que produziu o coprólito. Desse modo, o estudo dos coprólitos permite recuperar parte das informações do paleoambiente, podendo estabelecer, até mesmo, alguns elos da cadeia alimentar entre os organismos que ali viviam (Thulborn, 1991).

Por sua vez, o grupo menos estudado dentro dos icnofósseis de vertebrados são as tocas. A morfologia das tocas de alguns animais permite melhorar o conhecimento acerca das condições ambientais da época em que foram construídas (Voorhies 1975; Miller *et al.*, 2001; Varricchio, 2007). Além disso, a morfologia e complexidade das tocas podem ajudar a entender os processos pelos quais alguns animais adquiriram o hábito escavador [como fugir e confundir os seus predadores (Laundre, 1989), por exemplo].

Como os icnofósseis são formados em um determinado momento da história de vida do animal, todo icnofóssil fornecerá informações paleoecológicas referentes àquele momento, tanto de caráter paleoautoecológico quanto paleosinecológico.

Em resumo, o estudo de icnofósseis de vertebrados é uma importante ferramenta para a interpretação paleoecológica e também pode ser usado na interpretação taxonômica (Lockley, 1997), locomotora (Alexander, 1989), comportamento social (Mayers & Fiorillo, 2009; Groenewald *et al.* 2001), zonação bioestratigráfica (Lucas, 2007) e evolução (Carrano & Wilson, 2001). Estudos recentes (Lockley, 1997) mostram que os icnofósseis fornecem excelentes evidências paleogeográficas da configuração de linhas de costa, *paleoslope* e saturação do sedimento.

No Rio Grande do Sul, anteriormente ao desenvolvimento do presente trabalho, já eram conhecidos icnofósseis de vertebrados em várias unidades estratigráficas da Bacia do Paraná (Dentzien-Dias & Schultz, 2007). Estes ocorrem na Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior), consistindo de pegadas (Silva *et al.*,

2006), na Formação Santa Maria (Triássico Médio e Superior) correspondendo de coprólitos (Souto, 2001) e pegadas (Silva et al., 2008 a b), na Formação Caturrita (Triássico Superior), sendo compostos por pegadas (Silva *et al.* 2007), na Formação Guará (Jurássico Superior), incluindo tocas e pegadas (Dentzien-Dias *et al.*, 2008) e, finalmente, na Formação Botucatu (Cretáceo Inferior), sendo compostos por pegadas (Leonardi, 1989). Além destes, foram descritas ainda tocas e crotovinas para o Terciário e o Pleistoceno, (Buchmann *et al.*, 2003; Buchmann *et al.*, 2009).

Este quadro passou a ser incrementado a partir de trabalhos de campo realizados a partir de 2008, organizados pela autora desta tese, juntamente com a equipe do Laboratório de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Nos quais foram encontradas novas ocorrências, incluindo registros inéditos de coprólitos e tocas para a Formação Rio do Rasto, além de novas tocas de vertebrados para a Formação Guará.

## 1.1 Objetivos

O objetivo principal desta tese é desenvolver um estudo detalhado sobre os novos icnofósseis de vertebrados encontrados nas Formações Rio do Rasto e Guará, refinando o conhecimento a respeito da paleoecologia dos vertebrados fósseis ali presentes.

Como objetivos específicos, espera-se:

- Com base nos novos achados, refinar o conhecimento icnofossilífero das Formações Rio do Rasto e Guará;
- Descrever os novos afloramentos icnofossilíferos encontrados nas formações estudadas;
- Descrever e analisar (macro e microscopicamente) os coprólitos encontrados na Formação Rio do Rasto;
- Identificar, tentativamente, os possíveis produtores destes coprólitos;
- Refinar o conhecimento da teia trófica dos níveis superiores flúvio-lacustres da Formação Rio do Rasto no RS (Membro Morro Pelado) com base nos coprólitos;
- Descrever e analisar as tocas encontradas nas fácies eólicas das Formações Rio do Rasto e Guará;

- Identificar, tentativamente, os animais que construíram estas tocas;
- Analisar tafonomicamente as informações provindas dos coprólitos e das tocas, obtendo assim informações acerca de aonde e como os produtores dos mesmos viviam;
- A partir das informações obtidas nos itens anteriores, realizar interpretações paleoecológicas para os níveis fossilíferos em questão;

## **1.2 Localização da área de estudo**

Os trabalhos de campo concentraram-se no sudoeste do Rio Grande do Sul (Fig. 1), nos estratos Permianos e Jurássicos da Bacia do Paraná. Nas áreas de ocorrência da Formação Rio do Rasto nas regiões de Aceguá, Dom Pedrito e São Gabriel, onde predominam as fácies lacustres, foram coletadas grandes quantidades de coprólitos. Já nas fácies eólicas desta mesma unidade, nas regiões de Santana do Livramento, Rosário do Sul, São Gabriel e Mata, foram encontradas tocas. Por seu turno, as tocas da Formação Guará foram encontradas, em sua maioria, na região de Rosário do Sul, ocorrendo ainda um afloramento na região de Cacequi.



Figura 1: Mapa esquemático mostrando onde as Formações Rio do Rasto e Guará afloram no centro oeste do Estado do Rio Grande do Sul. O retângulo indica aonde foi realizado o trabalho de prospeção nas formações e em destaque as localidades mais abundantes em icnofósseis.



### 1.3 Metodologia de estudo

Ao todo, foram realizados quatro trabalhos de campo para a Formação Guar (Jurssico Superior), sete para a Formao Rio do Rasto (Permiano Mdio e Superior) no perodo de fevereiro de 2007 at novembro de 2009 e dois para as dunas elicas da plancie costeira.

Todo o material icnolgico foi fotografado com o uso de equipamento digital, Olympus Stylus 790SW.

Paralelamente aos trabalhos de campo e laboratrio, foi realizada uma reviso bibliogrfica sobre os icnofsseis de vertebrados.

#### 1.3.1 Metodologia de campo

Nos trabalhos de campo, foram utilizados, o GPS Garmin modelo Etrex Vista H, para o posicionamento global dos afloramentos (*datum* WGS 84). Para a orientao dos mesmos, dos fsseis e das estruturas sedimentares, foi utilizada a bssola Suunto MC-2. Um croqui esquemtico de cada afloramento foi confeccionado com a ajuda destes aparelhos.

Foram realizados perfis estratigrficos nos afloramentos nos quais ocorrem os fsseis de interesse, posicionando, nos mesmos, os nveis onde estes ocorrem (Fig. 2). Na construo destes perfis estratigrficos, foram identificadas e empilhadas as fcies sedimentares presentes nos afloramentos, sendo que cada uma das mesmas foi definida seguindo Reading (1986).

Foram escavadas, longitudinalmente e transversalmente, tocas de tuco-tucos (Fig. 3) na plancie costeira do Rio Grande do Sul, na localidade de Salinas, para observar o preenchimento e como so contrudas as mesmas.

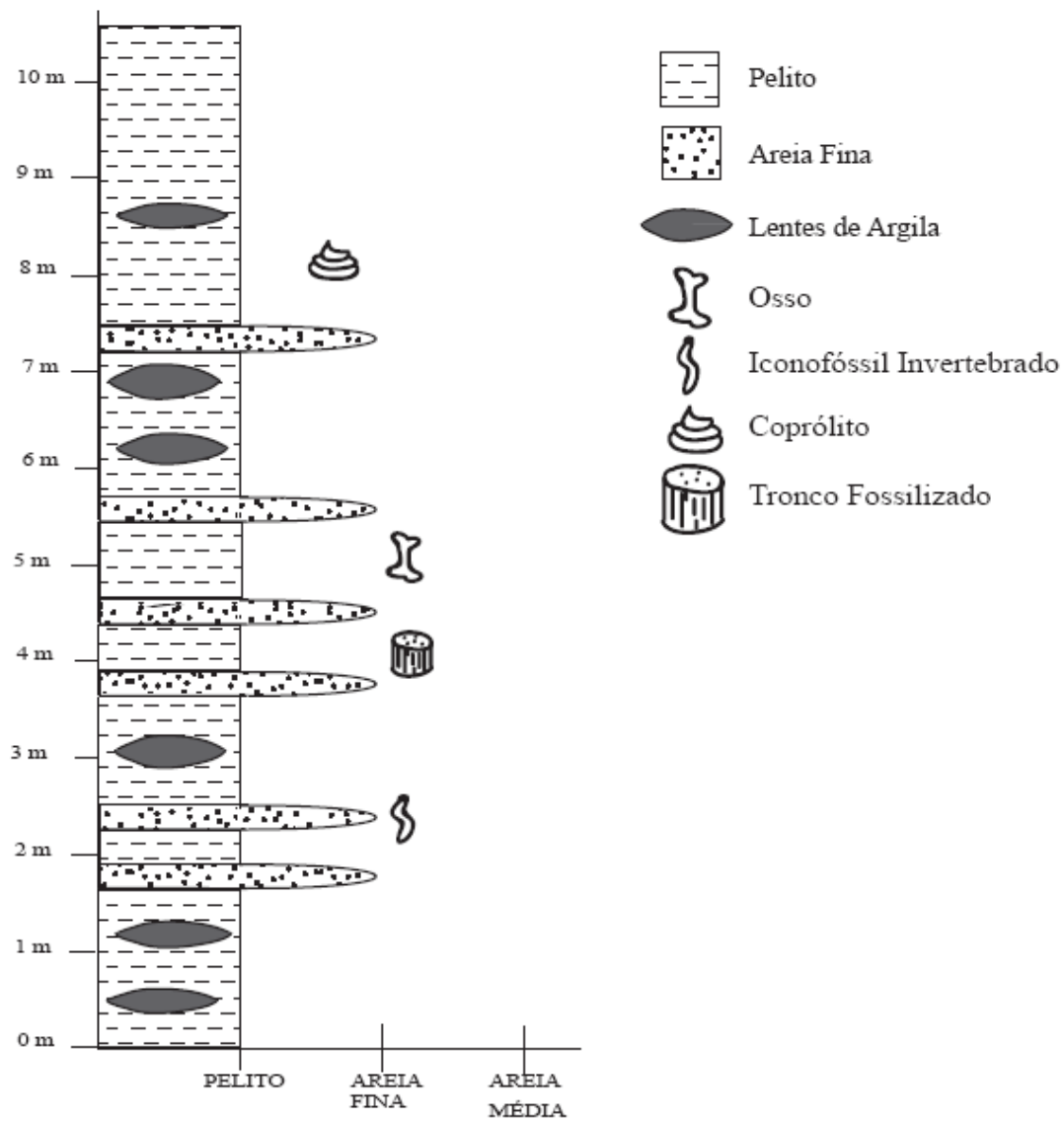


Figura 2: Perfil estratigráfico do afloramento da Fazenda Minuano, em Aceguá, Rio Grande do Sul.

As tocas não foram removidas dos afloramentos, mas foram realizadas medições como: largura, altura e comprimento. Também foram observados o formato interno e a diferença de sedimento entre o preenchimento e a rocha hospedeira.



Figura 3: Corte transversal de uma toca de Tuco-tuco na localidade de Salinas.

Em relação aos coprólitos que foram encontrados *in situ*, foram retiradas suas orientações espaciais antes da coleta e, para melhor ressaltar a posição dos mesmos nos afloramentos, estes coprólitos foram substituídos por pedaços de papéis (Fig. 4), de modo a tornar estas posições mais visíveis na tomada de fotografias e facilitar a plotagem dos mesmos nos perfis estratigráficos.

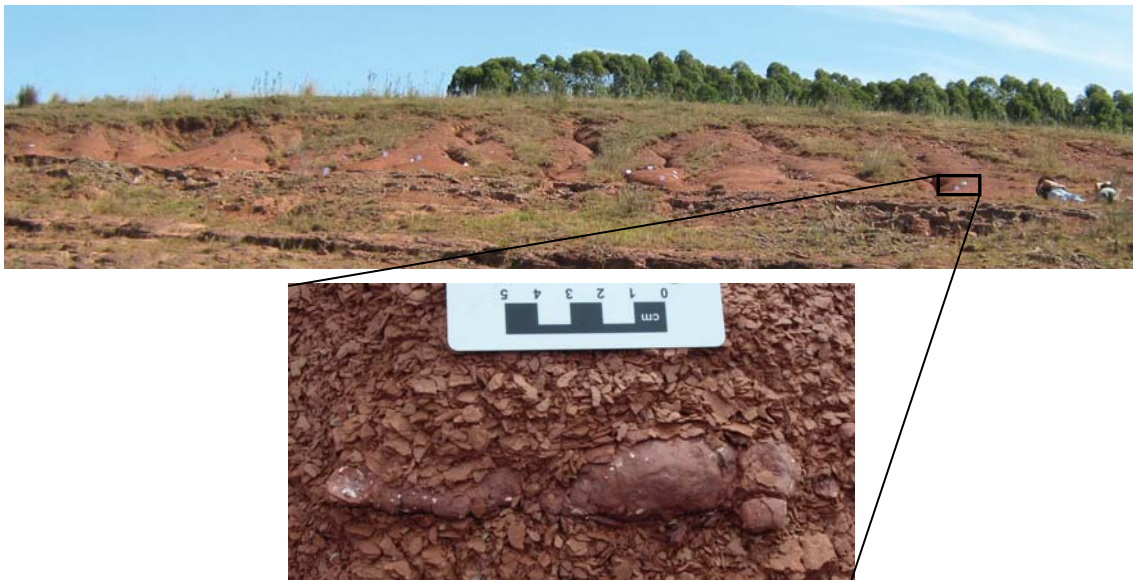


Figura 4: Vista geral do afloramento apelidado de “coprolândia”, em São Gabriel. Os pontos brancos indicam o nível que é possível encontrar coprólitos *in situ*, como observado no detalhe.

### 1.3.2. Metodologia de laboratório

Para a caracterização de cada morfótipo dos coprólitos, foram observadas e descritas uma série de características (Fig. 5): largura, comprimento, textura, inclusões, perfurações, fraturas, achatamentos, sulcos, gretas de ressecamento, tipo de matriz, tipos de quebras e de preservação.

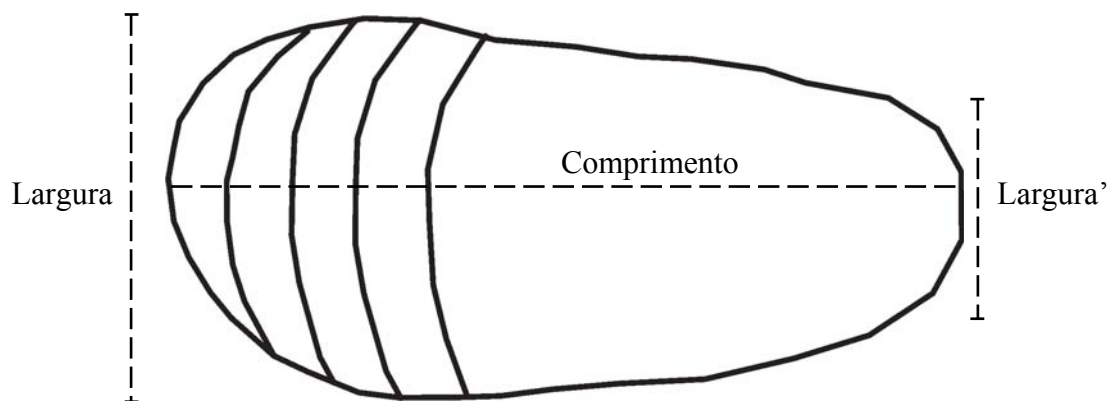


Figura 5: Medidas retiradas dos coprólitos.

Todos os coprólitos foram analisados em Lupa biocular modelo SQZ-TRI70 e fotografados em câmera digital Canon PowerShot SX110 IS.

Em oito coprólitos, de diferentes morfótipos, foi realizada a confecção de lâminas petrográficas longitudinais ou transversais, sendo que em três desses coprólitos foram realizados ambos os cortes de laminação. Estas lâminas foram analisadas através de microscópios com luz polarizada (Modelo Meiji, monocular

petrográfico), para serem descritas suas inclusões e os minerais componentes. A confecção das lâminas foi realizada no Laboratório de Laminação da Unisinos.

Quatro espécimes foram pulverizados e suas composições químicas foram analisadas através da difratometria de raio-X (Hollocher *et al.*, 2005). Estas análises químicas foram realizadas nos laboratórios do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Todos os desenhos, perfis colunares, mapas e outros elementos gráficos eventualmente necessários, foram elaborados nos programas Adobe Illustrator, Photoshop CS 3 e Corel Draw X4.

## CAPÍTULO 2 - CONTEXTO GEOLÓGICO DAS FORMAÇÕES RIO DO RASTO E GUARÁ NO CENTROESTE DO RIO GRANDE DO SUL

### 2.1 A BACIA DO PARANÁ

A Bacia do Paraná é uma ampla região sedimentar, e está situada no centro e sudeste da América do Sul e se estende por 1,5 milhão de quilômetros quadrados, aflorando no Brasil, Argentina, Paraguai e Uruguai (Milani *et al.*, 2007) (Fig. 5). Na extensão da Argentina, é conhecida como Bacia Chaco-Paraná e apresenta evolução geológica diferente, muito mais ligada ao ambiente de antepaís andino do que intracratônico. Seu conteúdo litológico é constituído por mais de 8.000m de espessura e é formado por rochas sedimentares e ígneas. Sua formação teve início no Período Neo-Ordoviciano, terminando no Neocretáceo (Fig. 6). É uma bacia sedimentar-magmática, plena representante do conceito de bacia intracratônica: encontra-se inteiramente contida na placa sul-americana e não apresenta relacionamento direto com as margens desta placa (Milani, 2004).

O formato oval atual da bacia, sendo o eixo maior N-S, reflete fenômenos pós-paleozóicos do continente sul-americano, que subtraíram significativas áreas do contexto deposicional original (Milani, 2004; Milani *et al.*, 2007).

Como unidade autônoma de subsidência e sedimentação-magmatismo, a Bacia do Paraná perdurou do Neo-Ordoviciano até o final do Mesozóico, sendo interrompida pelos movimentos da “Reativação Wealdeniana” e a abertura do Atlântico Sul (Almeida, 1969). Nesse transcorrer de tempo geológico, entre 450 Ma e 65 Ma, sucessivos episódios de sedimentação acomodaram seus depósitos no que viria a ser uma bacia de registro policíclico. Seis unidades de segunda ordem (Milani, 1997) constituem seu arcabouço estratigráfico (Fig. 7): Superseqüência Rio Ivaí, Superseqüência Paraná, Superseqüência Gondwana I, Superseqüência Gondwana II, Superseqüência Gondwana III e Superseqüência Bauru. As três primeiras superseqüências são representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos ligados a oscilações do nível relativo do mar Paleozóico, ao passo que as demais correspondem a pacotes de sedimentitos continentais com rochas ígneas associadas. As unidades formais da litoestratigrafia, quais sejam os grupos, formações e membros comumente utilizados na descrição do arranjo espacial dos estratos da bacia, inserem-se como elementos particularizados neste arcabouço aloestratigráfico de escala regional (Milani *et al.*, 2007).

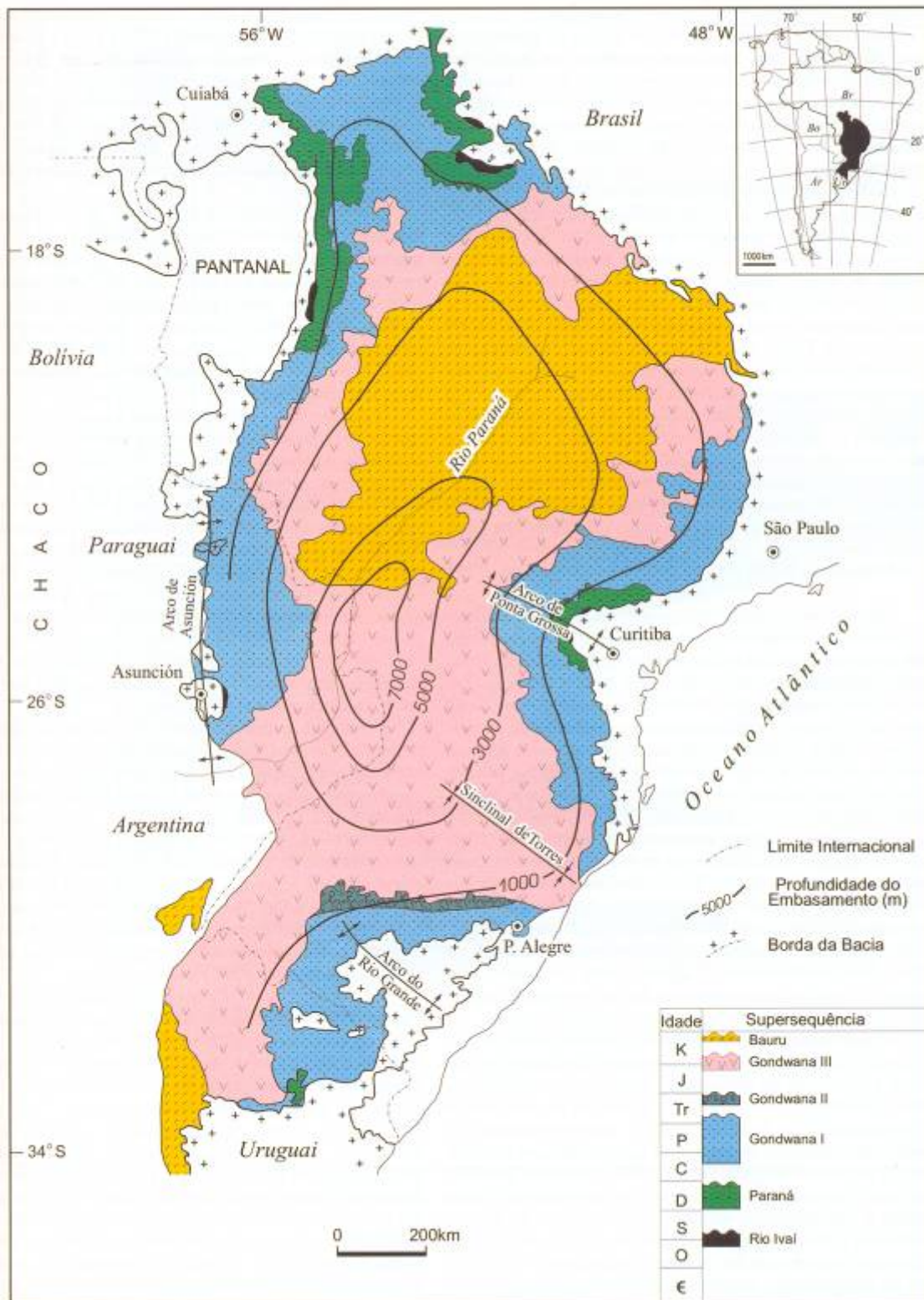


Figura 6: Mapa geológico simplificado da Bacia do Paraná, mostrando as áreas de ocorrência das Superseqüências e as respectivas idades (Milani, 2004).

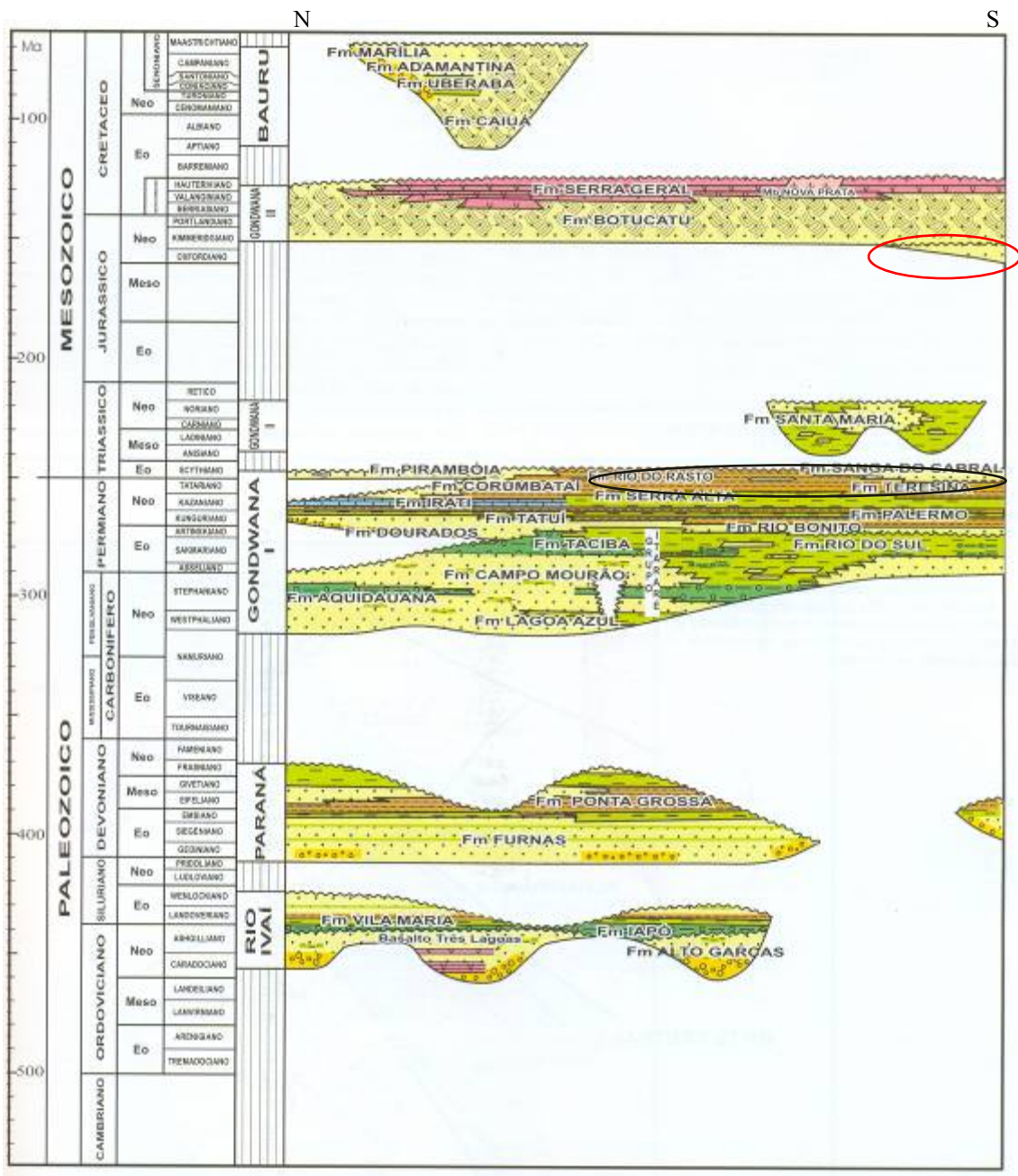


Figura 7: Diagrama crono-estratigráfico da Bacia do Paraná, mostrando as unidades que compõem as seis Superseqüências deposicionais. A elipse vermelha mostra a posição da Formação Guará e a preta a da Formação Rio do rasto (modificado de Milani, 2004).

Neste trabalho abordaremos os intervalos estudados como formações e membros, devido ao fato do estudo realizado ser de escala regional.

Uma série discussões gira em torno das formações aqui estudadas, Rio do Rasto (topo da Superseqüência Gondwana I) e Guará (base da Superseqüência Gondwana III), e serão apresentadas a seguir.



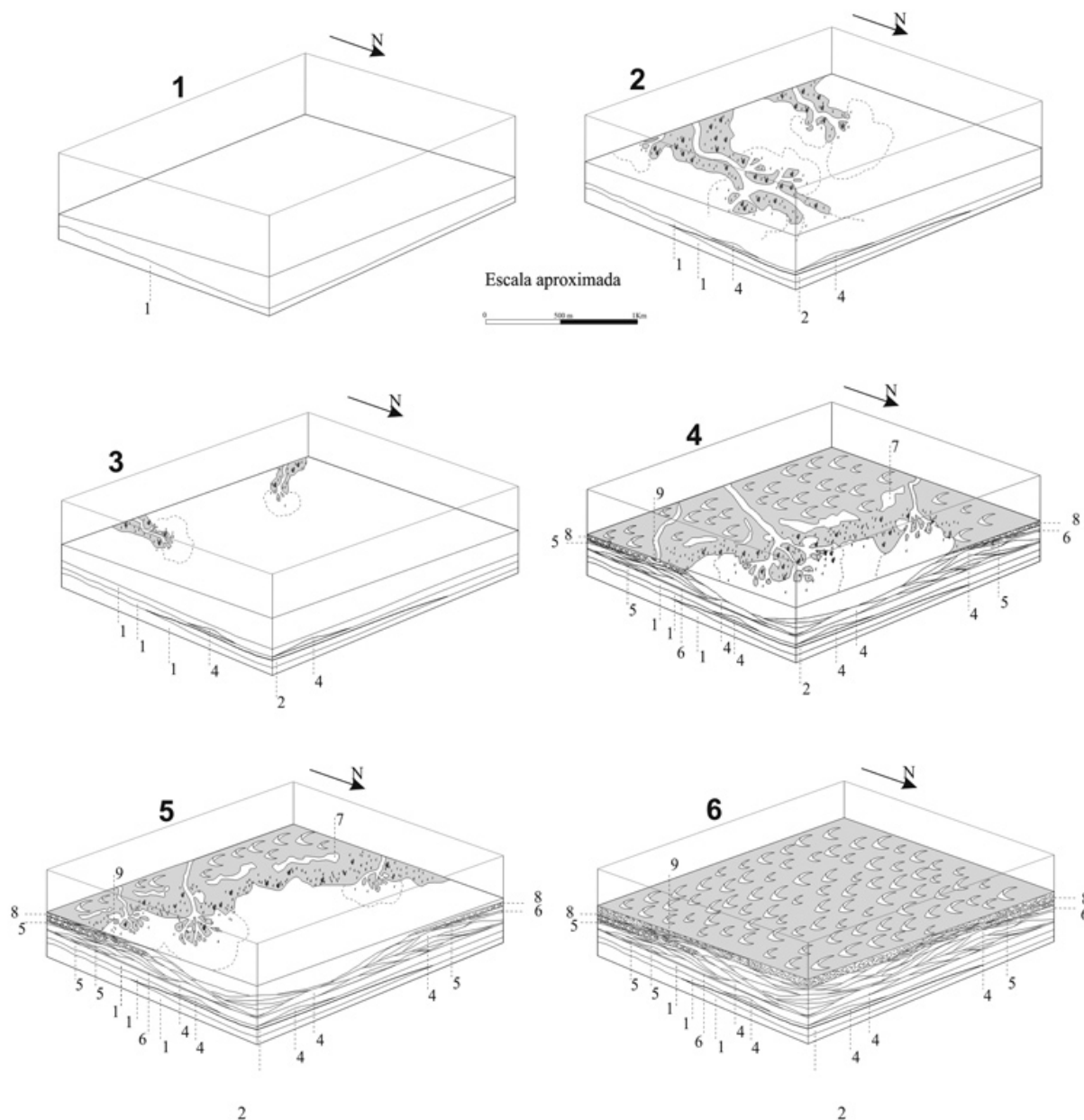
## 2.2 Formação Rio do Rasto (Permiano Médio/Superior)

White (1908) usou o termo Rio do Rasto pela primeira vez para definir a sucessão de camadas avermelhadas que afloram ao longo da Serra do Rio do Rasto. Em 1947, Gordon Jr., elevou a unidade à categoria de formação e dividiu a mesma em dois membros distintos, Serrinha, inferior e Morro Pelado, superior.

A Formação Rio do Rasto é a unidade de topo do Grupo Passa Dois (Ferreira-Oliveira & Rohn, 2010) e aflora do Rio Grande do Sul ao estado de São Paulo, e no Uruguai, sendo chamada de Formação Yaguari. Está posicionada estratigraficamente acima da Formação Serrinha (de coloração cinza esverdeado) e abaixo da Formação Sanga do Cabral (de coloração castanha). O limite inferior da formação é marcado por uma discordância angular e é considerado um limite de sequência (Holz *et al.*, 2010). O limite superior, por seu turno, é marcado por uma extensa superfície erosiva que separa as superseqüências Gondwana I e II.

A Formação Rio do Rasto é subdividida em dois membros, sendo que o inferior é chamado de Serrinha e o superior de Morro Pelado. O Membro Serrinha é formado predominantemente por argilitos e arenitos finos e possui 150-250 m de espessura (Holz *et al.*, 2010). Por outro lado, o Membro Morro Pelado é formado principalmente por arenitos médios e finos, com cerca de 250-300 m de espessura (Holz *et al.*, 2010).

O sistema deposicional do Membro Serrinha é interpretado como sendo de lagos rasos, com episódios de ondas de tempestades ou de incursões fluviais (Rohn, 1994; Holz *et al.*, 2010). Já o sistema deposicional do Membro Morro Pelado possui muitas interpretações distintas, que variam desde um sistema fluvial meandrante a mixo-halino (Castro & Medeiros, 1980) e ambientes deltaicos e eólicos (Lavina, 1991; Rohn, 1994). As interpretações mais recentes (Rohn *et al.*, 2005; Warren *et al.*, 2008; Ferreira-Oliveira & Rohn, 2010) descrevem o Membro Morro Pelado como tendo sido depositado na parte distal de um delta aluvial, com extensos depósitos fluviais coalescentes, incluindo a deposição de extravasamento de diques marginais e, ocasionalmente, canais fluviais rasos e ainda dunas eólicas (Fig. 8).



- 1 - **FPD** - Finos de pró-delta  
 2 - **LT** - Lençóis de arenitos de tempestade  
 3 - **TD** - Tempestitos distais  
 4 - **BD** - Barras de desembocadura  
 5 - **LRD** - Lobos de rompimento de diques marginais

- 6 - **BI** - Baías interdistributários  
 7 - **LA** - Lençóis de areia  
 8 - **DE** - Dunas eólicas  
 9 - **CD** - Canais distributários

Figura 8: Blocos diagramas mostrando o modelo de evolução sedimentar da Formação Rio do Rasto (Warren *et al.*, 2008).

O limite entre os dois membros da Formação Rio do Rasto é, aparentemente, transicional. No Rio Grande do Sul o Membro Serrinha apresenta uma espessura menor que na porção norte da Bacia (Fig. 9).

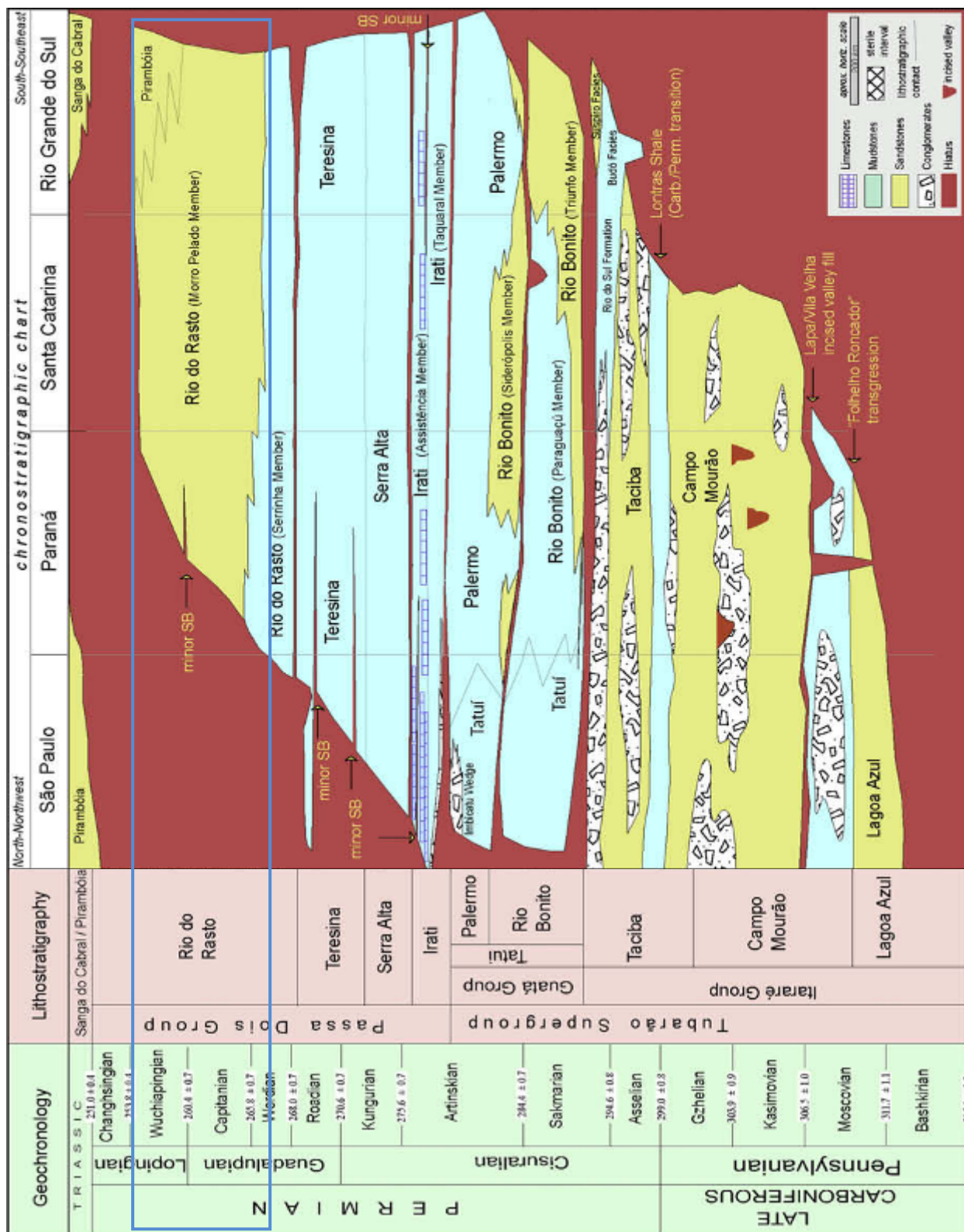


Figura 9: Carta estratigráfica modificada de Holz *et al.* (2010). O retângulo marca o Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, que corresponde ao intervalo estratigráfico objeto de estudo deste trabalho.

O conteúdo fossilífero da Formação Rio do Rasto é muito variado, incluindo uma ampla gama de plantas, palinórfos, invertebrados, vertebrados e icnofósseis de invertebrados (Cisneros *et al.*, 2005).

Nos estados do Paraná e de Santa Catarina, o Membro Serrinha apresenta uma quantidade considerável de ocorrências de megaplantas. As assembléias são dominadas por espécies de glossopterídeas, algumas pecopterídeas e abundantes esfenófitas, todas preservadas como impressões ou moldes. A ocorrência de plantas diminui, bem como sua diversidade, para o topo da Formação Rio do Rasto (Rohn and Rösler, 2000).

Bivalves e conchostráceos são os invertebrados mais abundantes na Formação Rio do Rasto, sendo que os conchostráceos sugerem condições de água doce para o sistema deposicional (Holz *et al.*, 2010). Muitos depósitos do Membro Serrinha estão bioturbados, a maioria pela icnofácies *Cruziana* (Netto, 1992).

Já o conteúdo de vertebrados é bastante variado. No Rio Grande do Sul escamas de peixes são comumente encontradas em conglomerados intraformacionais. Do ponto de vista bioestratigráfico, três Faunas-Locais são conhecidas para o Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, sendo duas destas no Rio Grande do Sul, as faunas de Aceguá e do Posto Queimado. A terceira se localiza no Paraná e é conhecida como a fauna da Serra do Cadeado (Cisneros *et al.*, 2005).

A Fauna da Serra do Cadeado inclui o dicinodonte *Endothiodon* (Barberena & Araújo, 1975), um anfíbio de rostro curto ainda não descrito e um anfíbio temnospôndilo de focinho longo, *Australerpeton cosgriffi* (Barberena, 1998; Barberena & Dias, 1998; Dias & Schultz, 2003).

A fauna de Aceguá, por sua vez, é composta por um anfíbio temnospôndilo (Rhinesuchidae) denominado de *Bageherpeton longignathus* (Dias & Barberena, 2001), pelo pareiaçu *Provelosaurus americanus* (Araújo, 1985) e por peixes paleonisciformes (Richter, 2000).

Já a Fauna-Local de Posto Queimado inclui um dinocefálio (Titanosuchidae, Anteosauridae, Brithopodinae; Langer, 2000), um pareiaçu (Cisneros *et al.*, 2005), anfíbios temnospôndilos, tubarões hibodontiformes (Malabarba *et al.*, 2003), além de peixes dipnóicos e paleonisciformes (Richter & Langer, 1998),

O final da deposição do Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, no Rio Grande do Sul é caracterizado por um espesso pacote eólico, que possui 200m de espessura nas regiões oeste e central do estado (Soares *et al.*, 2008). Esta porção eólica possui duas fácies, uma de dunas eólicas e a outra de interdunas (Lavina *et al.*, 1993), que representam um importante evento no aumento da aridização da Bacia no final do Permiano (Milani, 1997; Holz *et al.*, 2010).

A identidade deste pacote eólico vem sendo muito discutida. Andreis e colaboradores (1980) consideraram estes arenitos como sendo a Formação Pirambóia, descrita anteriormente nos estados de São Paulo e Paraná. Esta proposta foi reafirmada por alguns pesquisadores (e.g. Lavina *et al.*, 1993; Dias & Scherer, 2008). Entretanto, a equivalência destas dunas eólicas, localizadas acima da Formação Rio do Rasto, com a Formação Pirambóia dos estados de São Paulo e Paraná, de idade Triássica/Jurássica (Soares, 1975), está longe de ser aceita como consenso (e.g. Milani *et al.*, 1998; Milani *et al.*, 2007; Soares *et al.*, 2008; Holz *et al.*, 2010). Soares *et al.* (2008) consideraram que os estratos eólicos que ocorrem na porção meio-oeste do Rio Grande do Sul (onde a área de estudo se localiza) não correspondem à Formação Pirambóia, a qual afloraria apenas na parte leste do Estado. Para aqueles autores, somente este pacote eólico ocorrente no leste do RS, acima da Formação Rio do Rasto e abaixo da Formação Botucatu no leste do Rio Grande do Sul, corresponderia àquele encontrado no sudeste do Brasil, reconhecido como Formação Pirambóia (Soares *et al.*, 2008).

Holz *et al.* (2010), por sua vez, consideraram os estratos eólicos aqui estudados (da região Oeste do RS) como sendo uma variação lateral dos estratos flúvio-lacustres da Formação Rio do Rasto, que aumentam de espessura para o topo do Membro Morro Pelado. A idade deste pacote também é bastante discutida, sendo que uma idade Permiana ou Permo-Triássica foi atribuída por Lavina *et al.* (1993). Entretanto, esta estimativa não é baseada em dados bioestratigráficos ou radiométricos. Até o momento, nenhum resto corporal fóssil foi encontrado nesses estratos.

Nesse contexto, os únicos elementos de correlação para o Permiano Superior do RS correspondem às faunas de tetrápodes que ocorrem nas fácies flúvio-lacustres sotopostas a este pacote eólico, as quais exibem correspondência com as encontradas na Bacia de Karoo, na África do Sul (Langer, 2000; Malabarba *et al.*, 2003; Cisneros *et al.*, 2005) de idade Guadalupiana (Capitaniana). Já os fósseis encontrados no Membro Morro Pelado no Paraná (Barberena *et al.*, 1985; Rohn & Rosler, 2000; Cisneros *et al.*, 2005; Ferreira-Oliveira & Rohn, 2010) sugerem uma idade Lopingiana (Wuchiapingian) (Fig. 10). Considerando estes dados, os depósitos eólicos do topo da Formação Rio do Rasto no RS devem possuir uma idade de Guadalupiano Superior a Lopingiano Inferior.

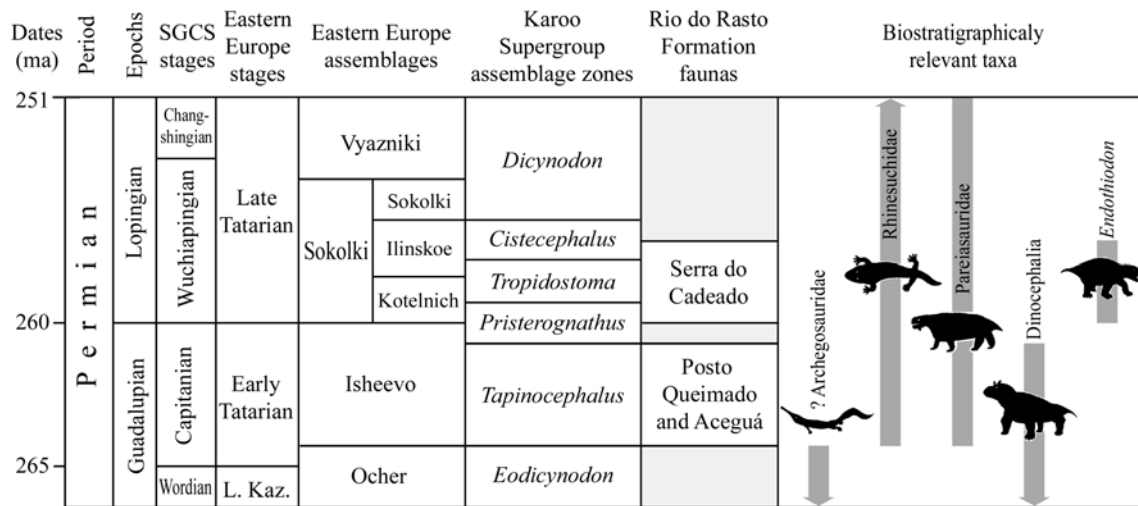


Figura 10: Correlação das faunas da Formação Rio do Rasto com as Zonas de Assembléia da Bacia de Karoo (África do Sul) e leste da Europa (Cisneros *et al.*, 2005).

### 2.3 FORMAÇÃO GUARÁ (JURÁSSICO SUPERIOR)

Nas décadas de 60 e 70; a maioria das colunas estratigráficas referentes à Bacia do Paraná apresentava a Formação Botucatu “preenchendo” todo o intervalo Jurássico (Bigarella & Salamuni, 1961; Bigarella, 1979). A partir de 1997, porém, Lavina & Scherer descobriram que, na região oeste do RS, existia um pacote de arenitos quartzosos esbranquiçados, posicionado entre as Formações Sanga do Cabral e Botucatu, que foi inicialmente denominado Aloformação Guará. Posteriormente, o mesmo pacote recebeu, também informalmente, a denominação Formação Guará (Scherer e Lavina, 2005; Scherer *et al.*, 2000).

A Formação Guará tem sua área de ocorrência localizada na margem sul da Bacia do Paraná, na divisa do Rio Grande do Sul com o Uruguai e a Argentina. Litoestratigraficamente é correlacionável, no Uruguai, ao membro inferior da Formação Tacuarembó, conhecido com Batoví (Perea *et al.*, 2009). Este, por sua vez, é correlacionável, na Argentina, à Formação San Cristóbal (Silva Busso & Fernandez Garrasino, 2004; Padula & Mingramm, 1969). No Rio Grande do Sul, a Formação Guará se estende desde Santana do Livramento até Jaguari.

Scherer e Lavina (2005) acreditam que a Formação Guará está limitada, ao Norte, na região de Jaguari, por um sistema de falhas NW-trending e pode atingir espessura de até 120m, sendo que a espessura média é de 60m. O pacote em questão está limitado por discordâncias, tanto com a Formação Sanga do Cabral (inferior), quanto com a Formação Botucatu (superior). A Formação Guará é caracterizada por uma mudança de fácies ao longo de sua faixa aflorante (Scherer *et al.*, 2000). Ao norte, é caracterizada por arenitos grossos a conglomeráticos e pelitos, que foram depositados em um sistema fluvial entrelaçado. Ao sul, predominam arenitos médios a finos, eólicos.

Os arenitos fluviais apresentam um padrão de paleocorrentes para SW, o que os diferencia dos depósitos fluviais Triássicos (para N). Esta mudança no padrão de paleocorrentes é muito significativa, uma vez que indica uma mudança no eixo deposicional da bacia. Outra característica marcante é o fato das paleocorrentes das dunas eólicas da Formação apresentarem um sentido preferencial, para NE (Scherer & Lavina, 2005). Esta organização do padrão dos paleoventos difere radicalmente da encontrada nos depósitos da Formação Sanga do Cabral (unidirecional para SE) (Faccini, 1989), porém semelhante à da Formação Botucatu [unidirecional para NE (Scherer, 1998)].

Segundo Scherer e Lavina (2005) a Formação Guará possui quatro distintas associações de fácies. Os arenitos com estratificação cruzada de grande porte (dunas eólicas), arenitos com estratificação horizontalizada (lençóis de areia eólicos), arenitos médios a muito grossos estratificados (canais fluviais) e pelitos laminados e arenitos maciços (depósitos de *floodflows* distais).

Os depósitos de dunas eólicas são compostos por arenitos finos a médios, de cor esbranquiçada, bem selecionados, com grãos arredondados de alta esfericidade, apresentando estratificação cruzada acanalada de grande porte. Os estratos cruzados são caracterizados pela alternância de fluxo de grãos e queda livre de grãos na porção mais íngreme dos *foresets*, que se interdigitam, em direção à base, com estratos cavalgantes. Os estratos cruzados compostos são formados pela migração de dunas superpostas na parte frontal dos *draas*. Desta forma, as superfícies que separam os *sets* são interpretadas como superfícies de superposição. O sentido unidirecional das paleocorrentes, associado à geometria acanalada dos estratos cruzados, em um corte transversal ao mergulho dos *foresets*, indica que as dunas superpostas também apresentavam uma morfologia crescente, com uma linha ondulada. A orientação média dos estratos cruzados para NE indica que as dunas superpostas migravam na mesma direção das dunas principais. A presença de arenitos finos a médios, bem selecionados, com grãos bem arredondados e com alta esfericidade, associada a estratificações cruzadas de grande porte, compostas por lâminas transladantes cavalgantes, de queda livre e de fluxo de grãos, permite interpretar esta litofácies como depósitos residuais de dunas eólicas. As superfícies que limitam os *bedsets* representam superfícies de interdunas, formadas pelo sucessivo cavalgamento dos *draas* (Scherer & Lavina, 2005).

A fácies de lençóis de areia eólicos é composta por arenitos finos a grossos, bem selecionados, com uma distribuição bimodal no tamanho de grão. Formam pacotes com geometrias tabulares, constituídos internamente por uma série de estruturas sedimentares (gradação inversa, marcas onduladas). São distinguidos arenitos horizontalmente laminados, representando a gradação vertical de lençóis de areia eólicos sobre um substrato seco, e também arenitos com estruturas de adesão, evidenciando a deposição de lençóis de areia sobre uma superfície úmida, indicando que o lençol freático encontrava-se próximo da superfície deposicional.

Já os depósitos de *floodflows* distais são constituídos por uma associação de pelitos avermelhados, finamente laminados, intercalados, por vezes, com níveis de 0.5 a 5cm de siltitos e arenitos muito finos, com estratificação cruzada de pequeno porte ou laminação plano-paralela, formando pacotes de 0.1 a 1m de espessura. Gretas



de contração são por vezes encontradas. A presença dominante de pelitos finamente laminados indica deposição em um ambiente subaquoso de baixa energia, associado a porções mais internas de corpos lacustres. A presença de gretas de contração, nas fácies pelíticas, indica que tais lagos secavam periodicamente.

Os canais fluviais são caracterizados por arenitos médios a muito grossos, moderadamente selecionados, com grânulos de quartzo. Os arenitos apresentam estratificação cruzada acanalada e planar, dispostos em *sets* com espessuras de 0.1 a 0.5m, com um vetor de paleocorrente para SW. Possuem também estratificação plano-paralela e de baixo ângulo. São interpretados como canais de baixa sinuosidade, devido à ausência de superfícies de acresção lateral e à distribuição fortemente unimodal da paleocorrente.

Foram encontradas, na Formação Guará, pegadas de dinossauros saurópodes, ornitópodes e terópodes, além de tocas de vertebrados (Dentzien-Dias *et al.* 2007; 2008). Nestes trabalhos, os autores descreveram as pegadas e tocas até aquele momento encontradas, bem como o modo como as mesmas foram preservadas. As tocas descritas são elípticas em corte e possuem cerca de 15-20 cm de largura e até 2,80 m de comprimento. Estas tocas tendem a ser retilíneas, porém algumas são curvadas e somente uma apresenta uma bifurcação (Dentzien-Dias, 2007).

A faixa aflorante da Formação Guará no Uruguai, a Formação Tacuarembó, vai da cidade de Rivera até o Sul da localidade de Martinote, possuindo, aproximadamente, 115 Km de comprimento e 35 Km de largura (Perea *et al.*, 2009).

Esta unidade se caracteriza por uma sucessão de estratos de arenitos quartzosos a quartzo-feldspáticos, de granulometria fina a média, que apresentam estratificações cruzadas e planares, intercaladas com pacotes de pelitos e argilitos, de espessuras variáveis. Ocasionalmente, ocorrem intercalações de níveis conglomeráticos arenosos, com intraclastos de pelitos e arenitos (Santa-Ana & Veroslavsky, 2003). É subdividida em dois membros: inferior, Membro Batoví, de origem fluvial, e outro superior, Membro Rivera, de origem eólica, o qual corresponde, no Brasil, à Formação Botucatu (Perea *et al.*, 2009).

O Membro Batoví, segundo Scherer & Lavina (1997), corresponde à Formação Guará e constitui-se de uma sucessão de arenitos finos e muito finos, com intercalações de arenitos médios e pelitos. Arenitos grossos e ruditos são raros. É do Membro Inferior que provêm todos os fósseis da Formação Tacuarembó.

Foram ali encontrados escamas ganóides de peixes, que provavelmente representam diferentes espécies de Semionotiformes, entre as quais se pode identificar o gênero *Lepidotes* (Perea & Martínez, 2003).

Mones (1980) descreveu um fragmento anterior do crânio de um crocodilo de rostro comprido e estreito, o qual denominou *Meridiosaurus vallisparadis*. Esta espécie é exclusiva da Formação Tacuarembó. Também foram encontrados ostracodes preservados como moldes, além de dentes e coprólitos de vertebrados. Foram descritas duas novas espécies de bivalves do gênero *Diplodon* e um molusco gigantesco, com 30cm de comprimento, *Tacuarembia caorsii* (Martínez *et al.*, 1993).

Foi descrito também um tubarão de água doce, que foi determinado como *Priohybodus cf. arambourgi* (Perea *et al.* 2001), sendo que esta espécie é encontrada também em sedimentos do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior da África e da Península Arábica. Associados a este tubarão foram achados dentes de dinossauros terópodes.

Yanbin *et al.* (2002) descreveram conchostráceos do gênero *Migransia*, espécie que apresenta grande semelhança com outras do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior da Bacia do Congo e da China, especialmente com aquelas do Jurássico Superior.

Perea *et al.* (2007; 2009) correlacionam os membros Rivera e Batoví da Formação Tacuarembó com as Formações Botucatu e Guará e através do conteúdo fóssilífero como o tubarão de água doce *Priohybodus arambourgi* D'Erasmus como sendo do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior.

Padula & Mingramm (1969) afirmam que a Formação San Cristóbal, na Argentina, é correlacionável à Formação Tacuarembó do Uruguai. Na Argentina, a Formação San Cristóbal só é encontrada em subsuperfície (Silva Busso & Fernandez Garrasino, 2004; Padula & Mingramm, 1969), de modo que os conhecimentos sobre a mesma são escassos. A Formação San Cristóbal está presente na região Chaco-Mesopotamia, Província de Entre Rios, nordeste da Argentina.

A Formação San Cristóbal é composta por arenitos médios a finos, ocasionalmente conglomeráticos. Estratificações de dunas eólicas são comuns; estratificações paralelas ou indefinidas são subordinadas. Lutitos também são descritos, com acamamentos paralelos a laminares. Foram encontrados escamas, placas e dentes de vertebrados, entretanto, estes fósseis não esclarecem a idade da Formação San Cristóbal (Padula & Mingramm, 1969).

### **CAPÍTULO 3 - ESTADO DA ARTE DOS COPRÓLITOS DE VERTEBRADOS – Ênfase no registro Paleozóico**

O termo coprólito deriva do grego *Kopros* (= excremento) e *Lithos* (= pedra), que significa fezes petrificadas, foi designado por Buckland (1829). Os coprólitos fazem parte de um grupo de traços fósseis que representam resíduos fossilizados do trato intestinal de animais, chamados de Bromatólitos (Hunt, 1992). Este termo, do grego *broma* (= alimento preservado no interior ou expelido via oral ou anal; Souto, 2007), é mais amplo porque inclui, além dos coprólitos, os regurgititos (restos evacuados pela cavidade oral), os colólitos (conteúdo das entranhas fossilizado *in situ*) e os urólitos (marcas deixadas no sedimento pela evacuação da urina; Fernandes *et al.*, 2004) (Tabela 1). Os bromatólitos formam o grupo menos estudado dentro dos traços fósseis. Entretanto, nos últimos anos, um grupo maior de pesquisadores vem se dedicando ao mesmo, especialmente, pelo estudo dos coprólitos (Hunt *et al.*, 1994; Chin & Gill, 1996; Northwood, 2005; Chin, 2007; Schwanke & Souto, 2007; Souto & Nava, 2007; Souto, 2007).

As ocorrências mais antigas de coprólitos descritos são do Siluriano (Gilmore, 1992; Hunt *et al.*, 1994), constituindo-se em formas espiraladas atribuídas aos ostracodermos telodontes (Gilmore, 1992).

Os coprólitos são a fonte mais precisa das interações tróficas fósseis. Entretanto, reconhecer um coprólito pode ser muito difícil, uma vez que a forma dos mesmos é, muitas vezes, indistinguível de simples concreções (Sarjeant, 1975). Nesse sentido, uma variedade de feições nos coprólitos, como formato, marcas superficiais, tamanho e inclusões, vem sendo usadas para distingui-los, bem como para descobrir quais foram os animais que os produziram (Northwood, 2005) e entender o significado paleobiológico, paleoambiental e paleoecológico (Hunt *et al.*, 1994). Análises geoquímicas, por meio da Fluorescência de Raio-X e Difração de Raio-X (Northwood, 2005) são usadas para determinar a composição química dos coprólitos, a partir da qual é possível depreender as condições químicas nas quais os mesmos foram preservados.

<b>Categoria</b>	<b>Traço fóssil</b>	<b>Origem</b>
Bromatólito	Regurgitito	Cavidade oral
	Colólito	Retido no trato intestinal
	Coprólito	Reto
	Urólito	Cloaca; uretra

Tabela 1: A classificação e as origens dos Bromatólitos (modificado de Hunt *et al.*, 1994).

### 3.1 Taxonomia e Terminologia

Coprólitos de vertebrados possuem distintas e recorrentes morfologias (Hunt *et al.*, 1994). Alguns autores usam os binômios lineanos para classificar os coprólitos (Bischoff, 1990). Contudo, é da opinião da autora e de outros pesquisadores que o sistema binomial de classificação é inapropriado para o estudo de coprólitos (ver Hunt *et al.*, 1994). Esta opinião vem do fato de que diferenças na dieta que um único animal pode adotar, ao longo de sua vida e das estações do ano, podem resultar em morfologias diferentes dos respectivos coprólitos, aumentando a variedade dos mesmos e gerando uma variabilidade taxonômica artificial. Por outro lado, os coprólitos podem ser discriminados a partir de alguns morfótipos básicos, dentro do universo – taxonômico ou estratigráfico - estudado. Os coprólitos espirais, por exemplo, comuns entre alguns grupos de peixes, são usualmente divididos em anfipolares e heteropolares (Fig. 11; Neumayer, 1904; Williams, 1972). Entretanto, outras classificações têm sido propostas, de acordo com as circunstâncias de algumas ocorrências estudadas. Northwood (2005), por exemplo, dividiu os coprólitos encontrados na Formação Arcadia, Triássico Inferior, Austrália, em *espiralados* e *estriados longitudinalmente*. Em resumo, não existe uma proposta de classificação unificada para todos os tipos de coprólitos, variando caso a caso.

Alguns termos usados na icnologia são idênticos aos usados na descrição de restos corporais, no entanto com um significado diferente. Por exemplo, a superfície ventral dos coprólitos corresponde à parte dos mesmos que primeiro tocou o substrato, enquanto a superfície oposta é conhecida como dorsal.

### 3.2 Morfologia

Os coprólitos normalmente possuem formatos diferentes, que costumam ser descritos, por analogia, com as formas de outros objetos mais conhecidos, como “ovos, balas, rins, salsichas ou seixos” (Thulborn, 1991). Quando os coprólitos possuem os pólos iguais, são chamados de isopolares. Por oposição, quando as extremidades são diferentes, os coprólitos são chamados de anisopolares (Thulborn, 1991).

Neumayer (1904) dividiu os coprólitos espirais em dois tipos, anfipolar e heteropolar, baseado na natureza da espiral e da posição das dobras espirais. As formas anfípolares possuem um pequeno número de voltas espirais, sendo estas espaçadas entre si e se estendendo por todo o coprólito (Fig. 11B). Já a forma heteropolar possui várias dobras espirais, concentradas em uma extremidade do coprólito (Fig. 11A).

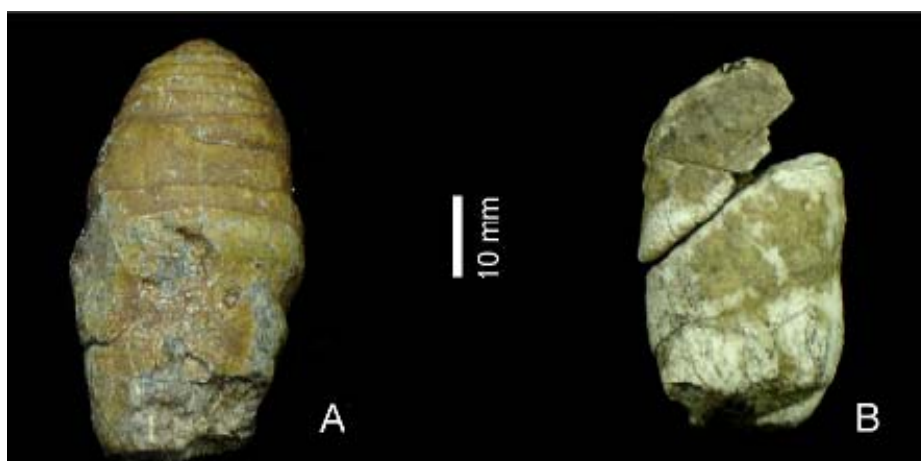


Figura 11: Morfologias heteropolar (A) e anfipolar (B) de coprólitos espirais da Formação Rio do Rasto. Observa-se uma quebra, localizada justamente em uma das voltas espirais do coprólito anfipolar (B).

Alguns pesquisadores consideram que coprólitos espirais heteropolares são, na verdade, intestinos fossilizados (Williams, 1972), também chamados de enteróspiras, porque cortes destes, observados em lâminas petrográficas, apresentam vestígios das dobras da mucosa (Fig. 12) e espaços entre as espirais. Por outro lado, McAllister (1985) considerou estas mesmas estruturas como sendo de origem cololítica-coprolítica.



Figura 12: Foto microscópica de uma área bem preservada de uma enteróspira do Permiano Inferior do Texas. Observar a dupla camada da dobra da mucosa. A região escura marcada como “as” é a área da submucosa que foi preenchida por hematita (106x) (Williams, 1972).

Os coprólitos encontrados na Formação Rio do Rasto apresentam algumas das características abordadas por Williams (1972), mas apresentam também estruturas indicativas da passagem das fezes pelo reto do animal, como evidenciado na Figura 13, o que comprova uma origem coprolítica.

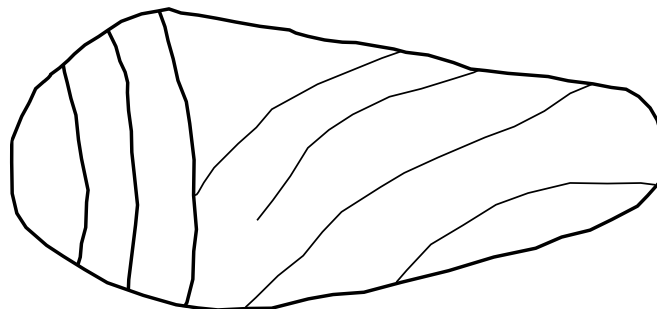


Figura 13: Coprólito heteropolar da Formação Rio do Rasto com sulcos originados pelo esfínter na hora em que foi expelido.

A origem coprolítica dos coprólitos heteropolares vem sendo cada vez mais comprovada. Northwood (2005) e até mesmo pesquisadores que encontraram características semelhantes às descritas por Williams (1972) não descartam a origem coprolítica dos heteropolares (Jain, 1983; McAllister, 1985).

Os coprólitos normalmente são anisopolares, sendo que o primeiro pólo das fezes a emergir tende a ser arredondado, enquanto o último é geralmente agudo (Thulborn, 1991) (Fig. 14A).

Coprólitos raramente são retos, existindo alguns com o formato semelhante a uma salsicha ou corda (Fig. 14B). Normalmente, estes coprólitos são curvados, podendo formar um pequeno monte. Algumas vezes, estão partidos ou completamente divididos em uma série de segmentos. Estes coprólitos segmentados são provavelmente o resultado do acúmulo de pelotas fecais, conforme estas se movimentam através do intestino do animal. Seguidamente, estas pelotas agrupadas se quebram durante a defecação, como ocorre com o estrume de cavalos.

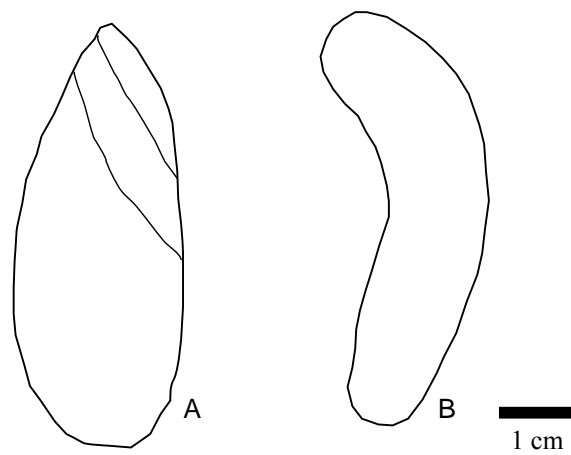


Figura 14: A - Coprólito anisopolar: o pólo inferior foi o primeiro a emergir, por isso é arredondado, enquanto que o último a emergir é agudo; B – Coprólito com formato semelhante a uma salsicha, isopolar (modificado de Thulborn, 1991).

Em outros casos, a matéria fecal é expelida em uma seqüência de pelotas individuais, semelhante às produzidas por coelhos e ovelhas (Fig. 15). Algumas vezes, a matéria fecal não emerge na forma de pelotas e sim numa forma contínua, irregular, como se estivesse enrolada (Fig. 16). A tendência de enrolar-se pode ser gerada conforme a matéria fecal é espremida, passando pelo intestino e sendo expelida, mas também depende da plasticidade do excremento (Thulborn, 1991). As diferentes plasticidades dos coprólitos se devem às dietas dos animais. Animais carnívoros produzem fezes mais plásticas que a de herbívoros (vide subcapítulo 3.8).

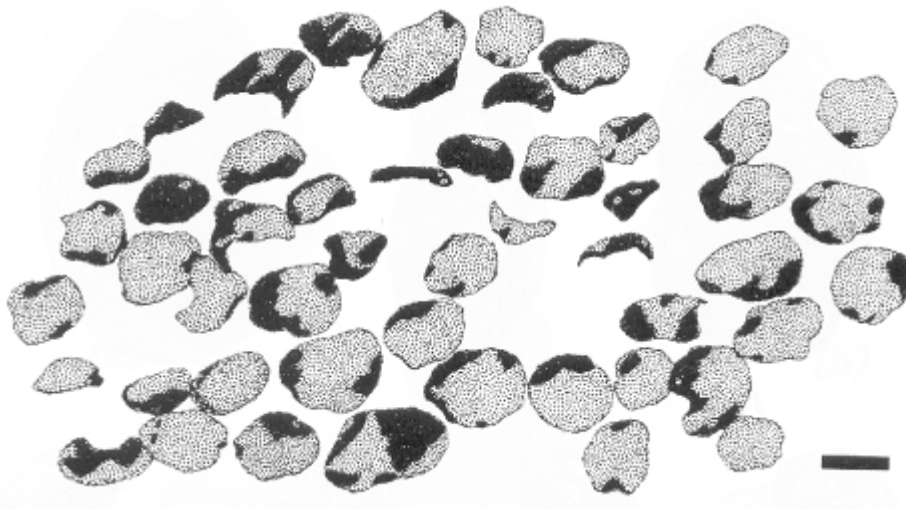


Figura 15: Grupo de coprólitos em forma de pelotas do Jurássico Médio da Inglaterra, atribuídas a um dinossauro ornitópode (Escala 1 cm) (Thulborn, 1991).





Figura 16: Coprólito irregular encontrado na Formação Santa Maria, três bolos fecais foram unidos. As flechas indicam gretas de ressecamento.

### 3.3 Tamanho

A dimensão da massa fecal pode dar uma idéia geral do tamanho do animal que a produziu. Entretanto, este critério não é confiável, considerando que animais de diferentes tamanhos (ex: ovelhas e coelhos) produzem pequenas pelotas de dimensões semelhantes, enquanto outros produzem fezes cilíndricas de diferentes tamanhos. O volume total fecal pode prover uma indicação mais confiável acerca do tamanho do animal, mas uma massa fecal completa raramente é preservada (Hunt *et al.*, 1994). Se as fezes possuem uma consistência firme, a medida mais diagnóstica é o diâmetro, porque este é determinado pela morfologia do ânus (Halfpenny & Biesiot, 1986). Contudo, o diâmetro fecal de diferentes membros de uma mesma espécie pode variar.

### 3.4 Marcas superficiais

Os coprólitos normalmente possuem marcas superficiais distintas, algumas impressas na massa fecal original, antes de ser expelida, outras desenvolvidas durante o processo de defecação e algumas ainda após sua expulsão.

Detalhes estruturais das paredes intestinais são, algumas vezes, impressos no excremento macio enquanto este atravessa os intestinos (Thulborn, 1991). Comumente, são encontrados sulcos longitudinais (Fig. 17), algumas vezes radiando de um pólo. A origem desses sulcos não é clara. Um estudo de coprólitos reptilianos considerou que os mesmos são impressos pelas dobras nas paredes intestinais (Matley, 1941), enquanto, Crouzel (1984) sugeriu que, em mamíferos, estes sulcos são a impressão do esfíncter anal. Thulborn (1991), por sua vez, considerou que estes sulcos podem ser formados pelo enrugamento da mucosa intestinal, durante o movimento peristáltico.



Figura 17: Coprólito com sulcos longitudinais e córtex sem sulcos, parcialmente quebrado; 7.1 cm de comprimento (Thulborn, 1991).

Coprólitos bem preservados podem ter uma superfície suave que, em alguns casos, pode constituir uma deposição mineral secundária, decorrente de condições climáticas, mas também pode ser uma estrutura original da matéria fecal, como o muco do excremento (Thulborn, 1991).

Outras marcas superficiais incluem arranhões e perfurações feitos por coprófagos, como escarabeídeos (Chin & Gill, 1996). Outras perfurações são produzidas por diferentes tipos de animais, como bivalves, que se aderem a substratos

duros, escavando buracos para produzir uma cavidade protetora na qual os animais vivem (Fig. 18A,B; Tapanila *et al.*, 2004).

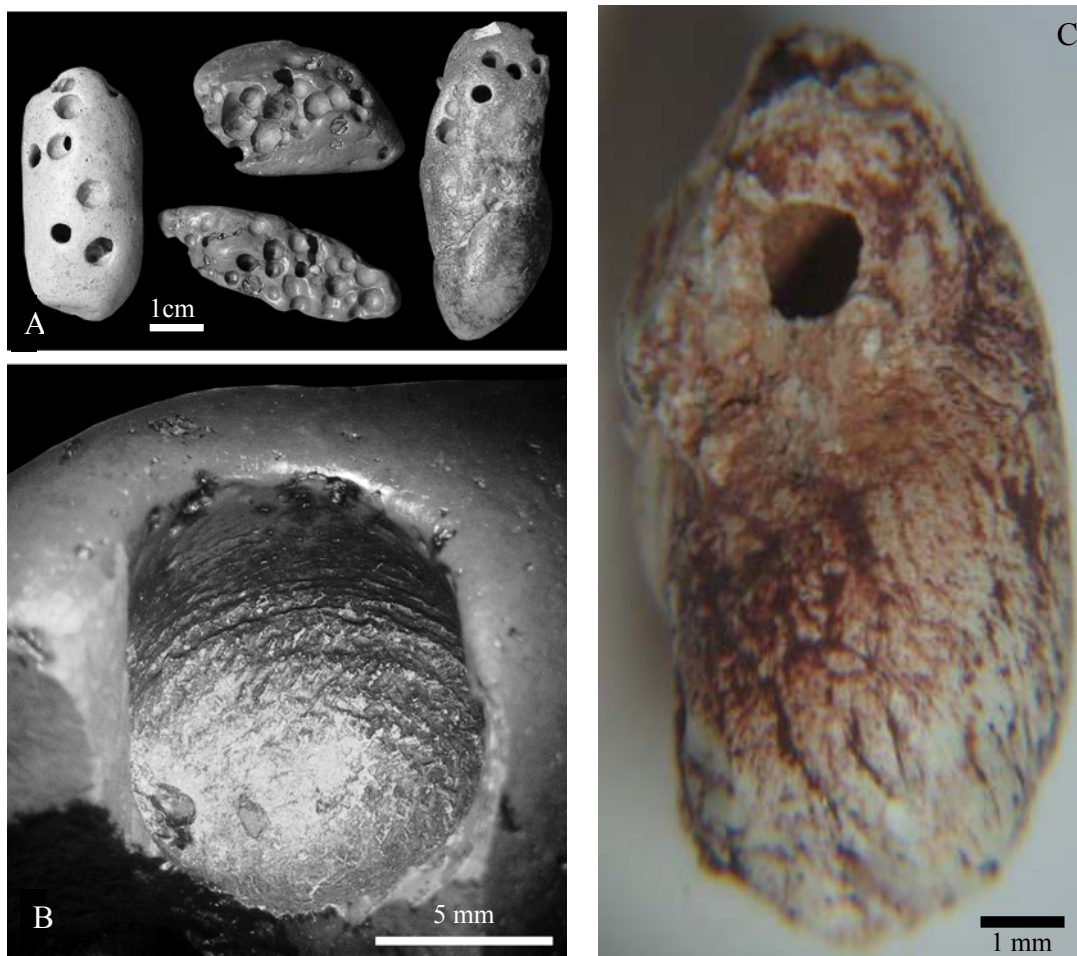


Figura 18: A – Coprólitos perfurados por bivalves (Tapanila *et al.*, 2004); B – traços de raspagem concêntricos (bioglifos) gerados devido à perfuração mecânica em um coprólito (Tapanila *et al.*, 2004); C – Coprólito anipolar encontrado na Formação Rio do Rasto com uma perfuração.

Na Formação Rio do Rasto foram encontrados três coprólitos com perfurações. Essas perfurações variam de largura, sendo a maior com 7,5 mm e a menor com 1,5 mm (Fig. 18C). Em dois dos coprólitos é possível visualizar marcas de raspagem (Fig. 19).

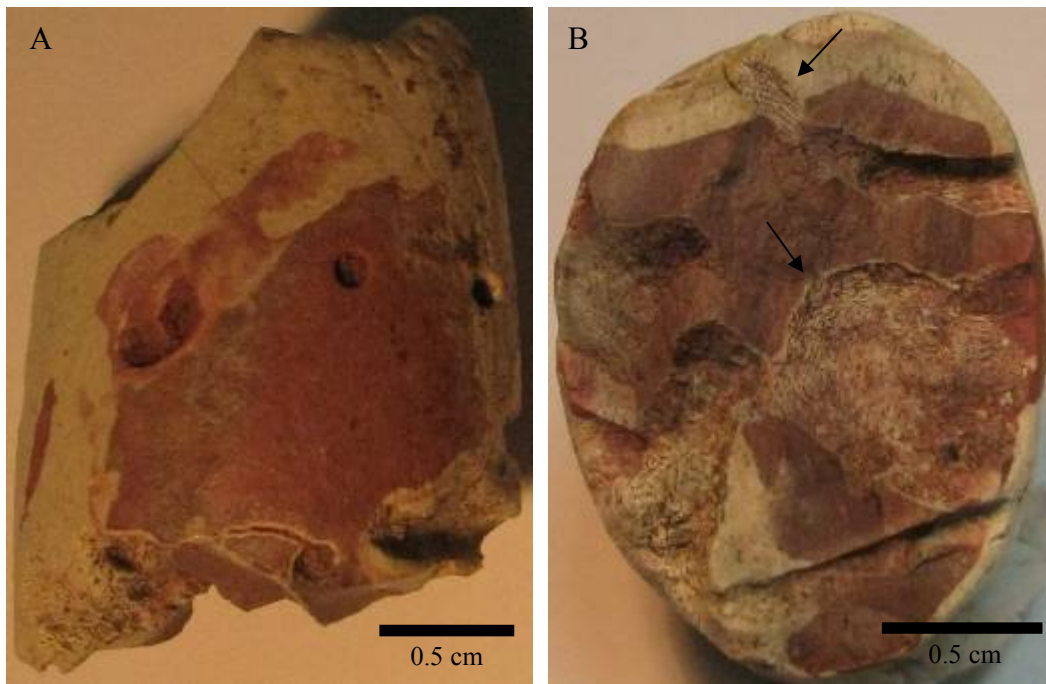


Figura 19: Coprólito coletado na Formação Rio do Rasto, com diferentes tamanhos de perfurações. A – Vista superior, com sete pequenas perfurações; B – Vista transversal com três grandes perfurações e duas pequenas; as flechas mostram as marcas de raspagem.

Outra marca incomum é a preservação das marcas de dentes de animais. Tal fato inusitado ocorreu no Mioceno, do Estado Norte-Americano de Maryland, aonde dois coprólitos foram encontrados com perfurações causadas pelos dentes de um tubarão (Fig. 20; Godfrey & Smith, 2010).



Figura 20: Coprólito mordido por um tubarão com seis perfurações de dentes (Godfrey & Smith, 2010).

Fezes que caem no substrato podem sofrer desidratação durante a exposição subaérea. A superfície seca mais rápido que o interior úmido, formando gretas de ressecamento (Fig. 16) e com aparência de ter encolhido (Thulborn, 1991). Estes tipos de marcas superficiais serão melhores explicadas no subtítulo Tafonomia.

### 3.5 Inclusões

Os coprólitos frequentemente possuem, em seu interior, restos não digeridos, incluindo as partes duras das presas (ossos, dentes, escamas, valvas de invertebrados, entre outros; Fig. 21) e restos de plantas (como cutículas, sementes e pedaços de madeira). Itens pequenos, como escamas, podem estar completos, mas itens grandes encontram-se comumente fragmentados. Inclusões desse tipo são comuns em coprólitos e são algumas das melhores pistas para se identificar estes fósseis.

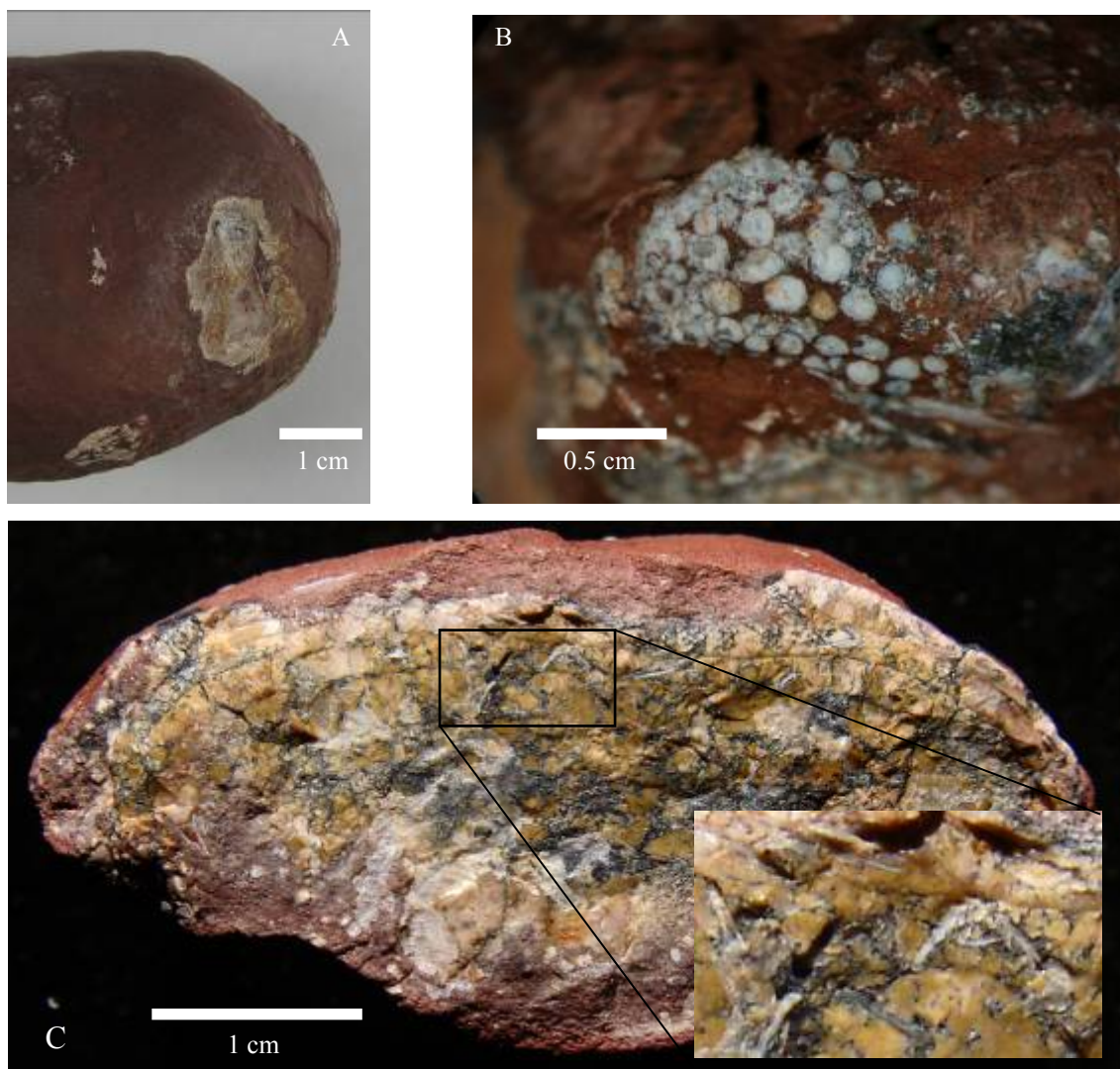


Figura 21: Inclusões encontradas nos coprólitos da Formação Rio do Rasto. A – Falange inclusa no coprólito; B – Placa dentária de um dipnóico; C – Detalhe de escamas envoltas pelo coprólito.

Além destas inclusões, também podem ser encontrados, nos coprólitos, excepcionais resíduos de bactérias, fungos, algas, esporos, impressões de asas de insetos e até restos moles, como músculos (Fig. 22) (Waldman & Hopkins, 1970; Rodríguez-de-la-Rosa *et al.*, 1998; Hollocher *et al.*, 2001; Chin *et al.*, 2003; Sharma *et al.*, 2005; Northwood, 2005). A ocorrência frequente de bactérias em coprólitos não surpreende, uma vez que uma densa população das mesmas vive nos intestinos dos vertebrados atuais. Entretanto, o conteúdo microfloral, pólen e esporos, deve ser analisado com cautela, uma vez que podem não fazer parte da dieta do animal, podendo ter sido ingeridos acidentalmente, na água e até mesmo na comida.

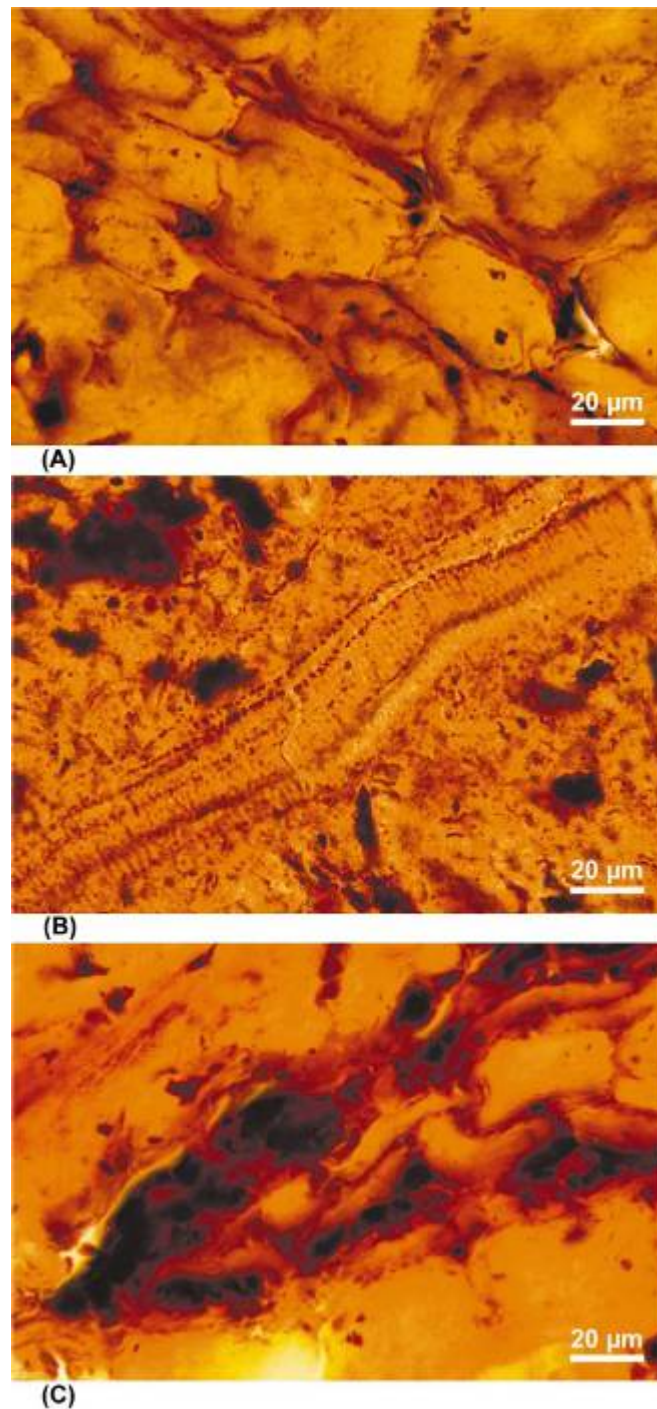


Figura 22: Microfotografias de seções laminares de um coprólito do Cretáceo Superior do Canadá (A) Seção laminar através de células fósseis mostrando membranas finas e de morfologia poligonal. (B) Seção longitudinal de células fósseis com estrias equivalentes ao bandamento miofibrroso em células musculares fixas. (C) Células fósseis rodeadas por uma área de material escuro que pode representar um limite perimisial entre músculos e fascículos (Chin *et al.*, 2003).

Parasitas, como vermes, já foram encontrados em coprólitos humanos com cerca de 300.000 anos (Bryant & Williams-Dean, 1975) e, em coprólitos de mamíferos pleistocênicos do Uruguai, foram identificados ovos de parasitas (Duarte *et al.*, 1999; Verde & Ubilla, 2002). O mais antigo registro de parasita em coprólito é do

Mesozóico. Poinar & Boucot (2006) descreveram um coprólito de um Iguanodonte do Cretáceo Inferior que continha restos de parasitas, cistos de protozoário e ovos de Helmintos (Fig. 23).

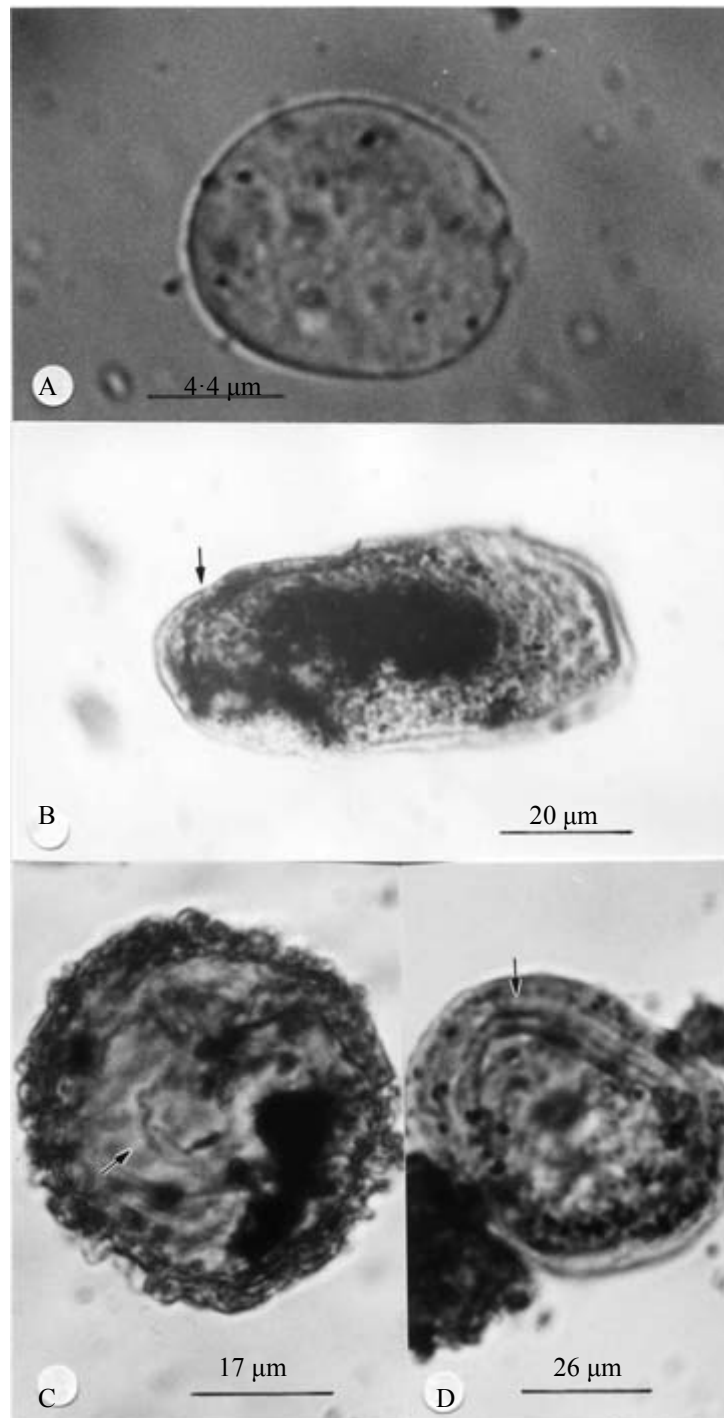


Figura 23: Parasitas em um coprólito de um Iguanodonte de Bernissart, Bélgica. A – Cisto de um protozoário. B – Ovo de trematoda. Observe o opérculo (seta). C – Ovo de helminto. Note um nematode em desenvolvimento (fleche). D – Ovo de nematode, a flecha indica um nematode em desenvolvimento.



### 3.6 Textura e Adesões

A diferença de textura dos coprólitos com a rocha circundante é o principal guia para se reconhecer um coprólito em campo. A matriz dos coprólitos é normalmente extremamente fina e amorfa. A diferença textural entre os coprólitos e o sedimento é uma garantia de que será fácil separar os dois (Thulborn, 1991).

Os detritos presentes no substrato podem aderir a fezes frescas. Estas superfícies de adesão, que podem se tornar firmemente presas, podem incluir grãos minerais (Fig. 24), fragmentos de conchas (Fig. 25), pedaços de ramos e folhas. Se estes elementos forem resistentes o bastante, podem ser fossilizados junto com as fezes, ou podem deixar impressões na superfície dos coprólitos (Fig. 26 e 27).



Figura 24: Coprólito da Formação Rio do Rasto com grãos de areia aderido (Escala 1 cm).



Figura 25: Valva de bivalve encontrada na superfície de um coprólito da Formação Rio do Rasto.

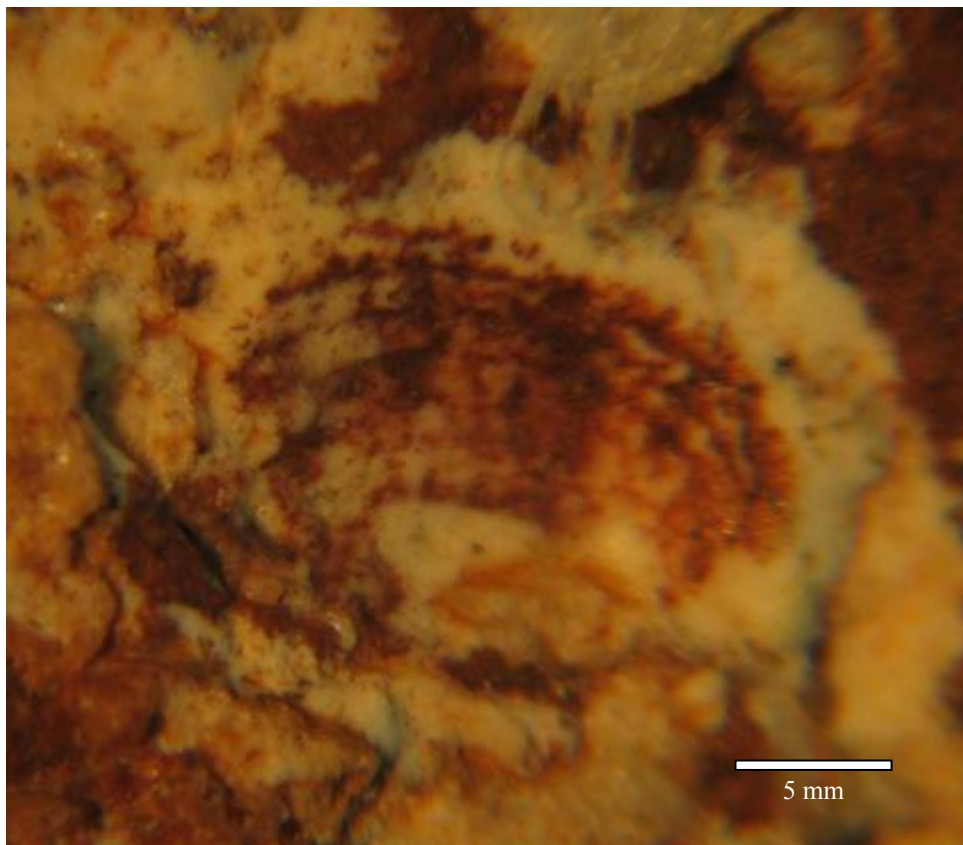


Figura 26: Impressão de concha na superfície de um coprólito coletado na Formação Rio do Rasto.

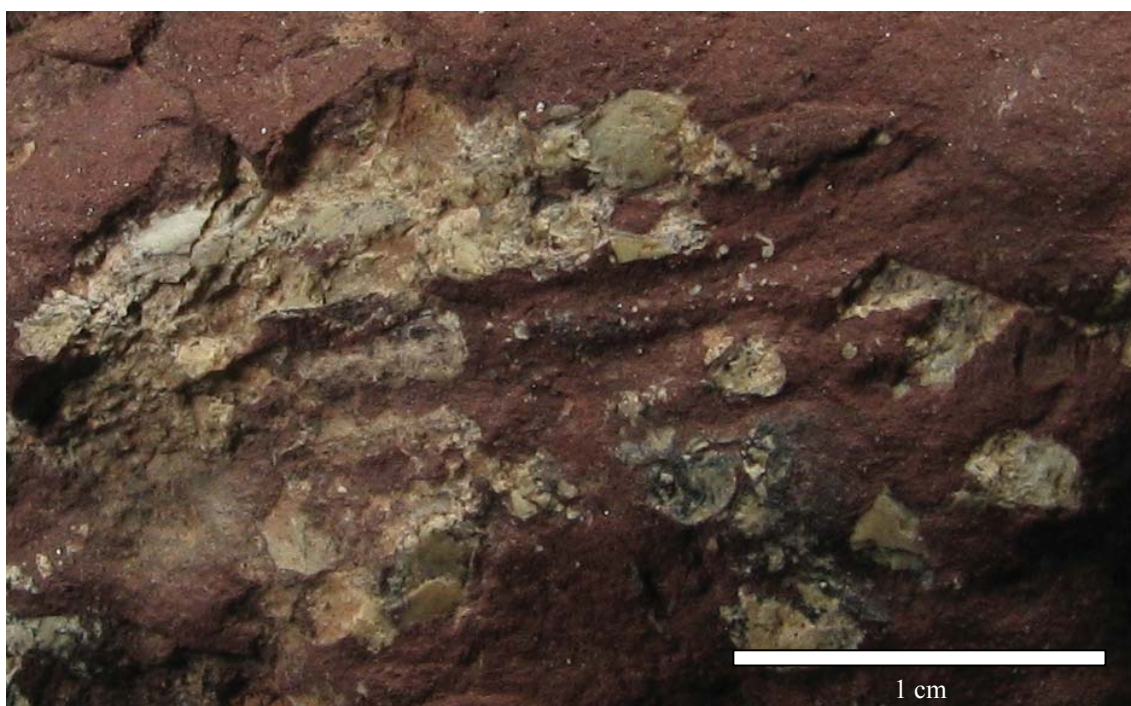


Figura 27: Coprólito da Formação Rio do Rasto com impressões de plantas.

### 3.7 Composição Química

Coprólitos são compostos normalmente por fosfatos, principalmente fosfato de cálcio (apatita), que é derivado da matéria orgânica original. A matriz amorfa ou criptocristalina dos coprólitos é frequentemente identificada como apatita, colofano ou outro mineral fosfático (Thulborn, 1991). Entretanto, é comum que a composição original seja alterada, tanto pela perda de componentes químicos para a rocha, como pela absorção de componentes dos sedimentos circundantes, bem como para a atmosfera. Quando estas trocas ocorrem, o coprólito pode ser parcial ou totalmente substituído. Em casos extremos, esta troca pode obliterar todas as características distintas dos coprólitos, deixando-os praticamente indistinguíveis de nódulos inorgânicos e concreções (Thulborn, 1991).

Coprólitos geralmente se diferenciam de sua matriz rochosa por sua textura e principalmente por sua composição química. Seções revelam, algumas vezes, um limite muito abrupto entre o coprólito e a rocha. Entretanto, em alguns casos, encontra-se uma zona de transição, que lembra um halo ou um córtex ao redor do coprólito (vide figura 31 d, e). Esta zona transicional pode ser formada de várias maneiras. Na primeira delas, esta estrutura pode fazer parte da massa fecal original, como a cobertura de muco presente nas fezes. Outra explicação seria a de que este halo representaria uma zona periférica de matéria fecal, que se formou por alteração química, pelo contato com o sedimento. Por outro lado, este córtex poderia também ser formado pelo sedimento que foi quimicamente alterado pelo contato com as fezes. Por último, este halo poderia ser formado por uma deposição mineral secundária (Thulborn, 1991). Em muitos casos, esta dúvida pode ser esclarecida somente pela textura do halo. Uma textura granular indica que o sedimento foi alterado, enquanto que uma textura amorfa pode indicar que o coprólito foi modificado, assim como a presença de inclusões e adesões (Thulborn, 1991). Entretanto, em alguns casos, é impossível dizer qual é a origem do córtex, porque este difere completamente do sedimento e da própria matriz do coprólito. Nesses casos, é possível que a textura original do halo tenha sido completamente substituída.

As análises químicas da matriz dos coprólitos geralmente revelam traços de matéria orgânica, não analisando as inclusões. Estes constituintes orgânicos incluem urato, porfirina e ácidos graxos (Weber & Lawler, 1978). Os ácidos graxos, que são os maiores componentes de todas as matérias orgânicas, podem resistir a mudanças

extremas de temperatura e foram detectados em rochas com até 500 m.a. (Van Hooften *et al.*, 1969).

Alguns coprólitos são mais ricos em matéria orgânica do que outros. Dentre os muitos fatores que controlam a preservação de resíduos orgânicos estão a dieta do animal, a composição inicial das fezes e a maneira como as mesmas foram soterradas. Fezes que foram recobertas lentamente, ou foram enterradas em sedimentos permeáveis, tendem a perder matéria orgânica, podendo mudar sua aparência (formando halos, como mostrado, a seguir, no item 3.9).

### **3.8 Coprólitos de animais carnívoros x herbívoros**

A maioria dos coprólitos encontrados no registro geológico é produzida por animais carnívoros e não por herbívoros (Hunt *et al.*, 1994). Isto se deve ao fato de que a maioria dos herbívoros defeca uma grande quantidade de plantas não digeridas, uma vez que eles só conseguem assimilar 20-25% das mesmas (Putnam, 1983). Esse material não digerido, normalmente, é atacado por coprófagos (Putnam, 1983), levando à destruição das fezes. Em contraste, carnívoros são capazes de digerir uma porcentagem muito maior do alimento ingerido. Desse modo, as fezes de carnívoros são compostas predominantemente pelo refugo do alimento, que atrai uma pequena quantidade de necrófagos, levando a uma decomposição predominante microbiana.

Outro fator que contribui para a preservação preferencial de coprólitos carnívoros é a composição da dieta. Bradley (1946) sugeriu que o fosfato de cálcio, presente nas fezes dos carnívoros – proveniente, principalmente, dos ossos das presas - age como um agente permineralizador que facilita a fossilização. Contrariamente, a pobreza de fosfato de cálcio nas fezes dos herbívoros poderia explicar o escasso registro dos mesmos. Além disso, os excrementos de herbívoros são, geralmente, menos coesos que os de carnívoros devido à grande quantidade de material vegetal não processado, de modo que as fezes de herbívoros são mais suscetíveis à desagregação física que as de carnívoros. É interessante ressaltar ainda que, em termos de forma, mamíferos herbívoros tendem a produzir pequenas pelotas, enquanto mamíferos carnívoros produzem fezes grandes e cilíndricas (Halfpenny & Biesiot, 1986). Por outro lado, em répteis carnívoros (Fig.28A) e herbívoros (Fig 28B) as fezes são cilíndricas, embora as de herbívoros sejam mais líquidas e menores. Isto pode acrescentar mais um elemento na preservação dos excrementos de herbívoros, porque coprólitos pequenos são raros no

registro (Hunt *et al.*, 1994). Até grandes animais herbívoros, como algumas espécies de dinossauros, produziam excrementos em forma de pequenas pelotas (Hill, 1976), mas também em formato fusiforme (Chin *et al.*, 1991) e em blocos (Chin, 1990).

Outro fator que pode ajudar na preservação das fezes de animais carnívoros é o fato de que alguns tetrápodes enterram suas fezes, o que facilitaria a preservação das mesmas.



Figura 28: Coprólitos da Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, depositados no DNPM. A – Coprólito de carnívoro (DNPM 1532-R); B – Coprólito de herbívoro, provavelmente de dicinodonte (DNPM 1517-R).

### 3.9 Tafonomia

Tafonomia refere-se ao estudo dos processos de preservação e como eles afetam a informação no registro fóssil (Behrensmeyer & Kidwell, 1985), ou seja, o que acontece com os restos de animais e de plantas entre a sua morte e o soterramento final. O interesse em entender como ossos e outros restos podem ter sido transportados, danificados e espalhados depois da morte dos animais, tem aumentado nos últimos anos, pois estas informações nos ajudam a entender as condições ambientais nas quais o animal viveu e morreu, além de mostrar que circunstâncias levaram o fóssil a ser bem ou mal preservado (Lockley, 1991).

Os mesmos princípios tafonômicos que afetam os ossos podem ser aplicados aos coprólitos de vertebrados, embora com pequenas, mas significantes, diferenças.

Segundo Northwood (2005) a história tafonômica dos coprólitos pode ser dividida em três estágios: o primeiro decorre entre a excreção e o soterramento final; o

segundo inclui as mudanças diagenéticas e físicas que ocorrem após o soterramento (Fig. 29) e o terceiro é a re-exposição à superfície. Cada um desses estágios pode gerar tendenciamentos das evidências paleobiológicas.



Figure 29: Coprólito da Formação Rio do Rasto envolto por camada de óxido. As flechas indicam a direção de compressão do sedimento sobre o coprólito (Escala 5 mm).

No momento em que as fezes começam a ser expelidas, elas começam a se alterar, oxidando e perdendo elementos. Quando ela entra em contato com o solo, pode se deformar e/ou receber impressões ou marcas do sedimento ou das plantas presentes no substrato. Se as fezes ficarem muito tempo expostas à ação dos elementos intempéricos podem ser levadas a uma completa destruição. Por outro lado, se as fezes ficarem expostas por um pequeno período, a ação dos elementos pode formar gretas de ressecamento em sua superfície, bem como elas podem ser retrabalhadas por coprófagos ou pisoteadas por outros animais, dentre outras possibilidades.

Quando as fezes são rapidamente soterradas, a chance da preservação completa das mesmas aumenta vertiginosamente. Entretanto, mesmo após o soterramento, elas podem sofrer diversos tipos de alterações químicas e físicas, como a formação de um halo externo devido à troca de elementos ou ainda uma deformação causada pelo peso do sedimento. Após toda essa maratona que leva a preservação das fezes, a sua exposição posterior pode ainda destruí-las, devido à ação dos elementos intempéricos ou mesmo por uma coleta feita de modo inadequado (Fig. 29).

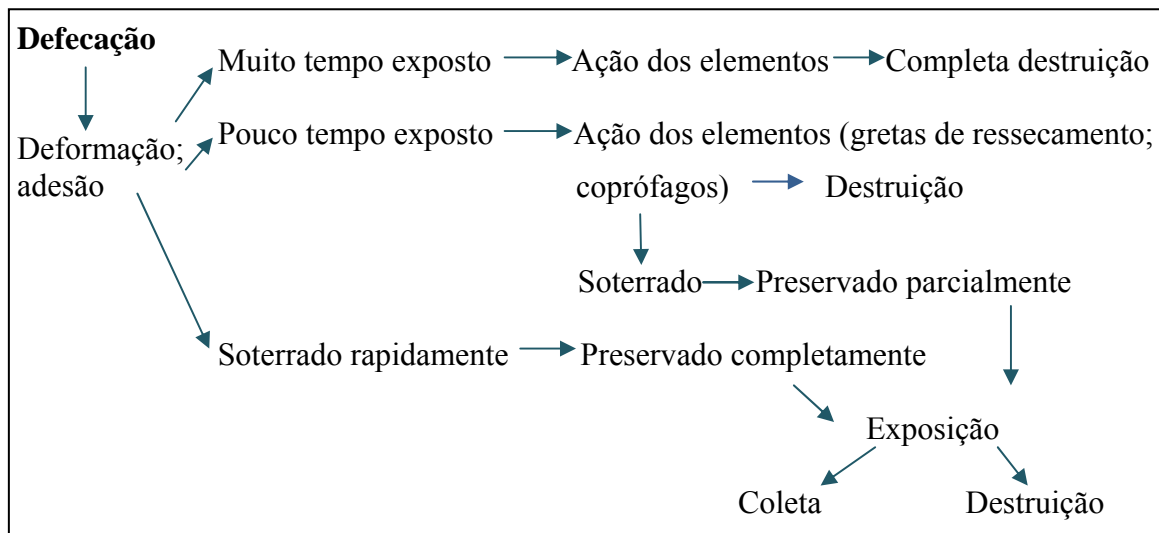


Figura 30: Esquema simplificado da história tafonômica de um coprólito.

As feições contidas na superfície dos coprólitos podem ser usadas para inferir o tipo de ambiente em que as fezes foram excretadas e o tempo relativo em que as mesmas ficaram expostas, antes do soterramento final. Se o soterramento for rápido, há uma maior chance de serem preservados detalhes da superfície das fezes (Zangerl & Richardson, 1963). A adesão de restos de plantas ou de partículas do substrato, rachaduras causadas por dissecação, ou o dano causado por raízes de plantas, perfurações de invertebrados ou coprófagos, podem prover evidências do ambiente de deposição. Coprófagos terrestres, como o besouro de esterco (“rola-bosta”; Scarabaeidae), podem deixar marcas características na superfície das fezes. Além disso, suas larvas perfuram a massa fecal, enquanto os besouros retiram pelotas de fezes, retrabalhando-os. Restos de plantas, grãos de areia e pequenos seixos aderidos ou encravados na superfície do coprólito podem indicar um ambiente terrestre de deposição (Northwood, 2005).

As formas originais dos coprólitos podem ser alteradas ainda antes de sua fossilização. A queda sofrida pelas fezes, quando expelidas, pode causar um achatamento quando esta bate entra em contato com o no substrato (Fig. 31 a, b, c). Quando as fezes são expelidas em ambiente aquático, elas quase não apresentarão achatamento. Por outro lado, fezes extrudidas em ambiente subaéreo são mais achatadas pela queda, principalmente dependendo da altura do animal produtor. Mas esse dado também é relativo, uma vez que tetrápodes que se agacham para defecar diminuem a chance desse tipo de deformação.

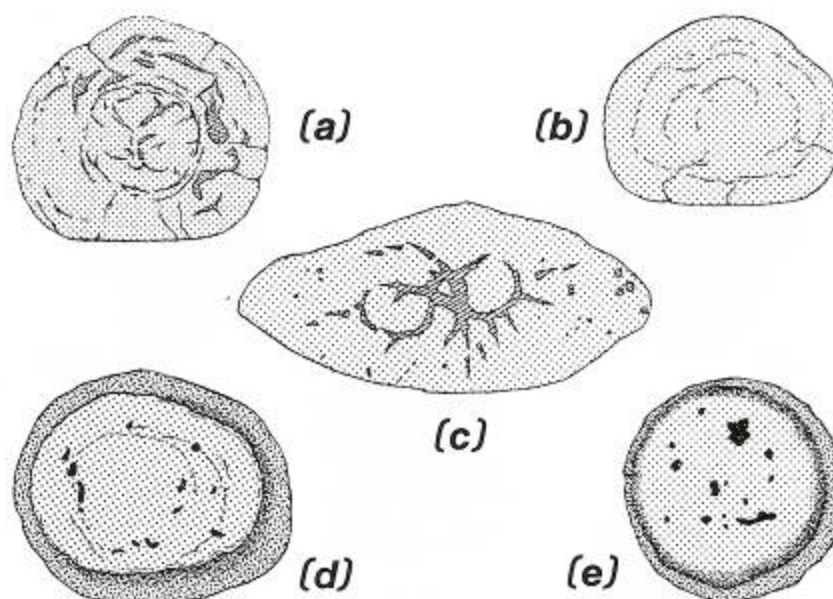


Figura 31: Exemplos de coprólitos em seção; a – coprólito com fissuras radiais e concêntricas preenchidas por gipsita, observar a face achatada (2.2 cm de diâmetro); b – coprólito com um acamamento interno concêntrico (6.4 cm de diâmetro); c – coprólito com fissuras radiais preenchidas por gipso, o formato lenticular foi exagerado, devido à compactação do sedimento (5.3 cm de comprimento); d – coprólito com vesículas, formadas por gases, concêntricas. O córtex é argiloso, com uma zona ferruginosa (sombra escura) no sedimento sobre o coprólito (3.4 cm de largura); e – coprólito arredondado com vesículas irregulares. Uma zona ferruginosa (sombra escura) foi formada na periferia do coprólito, ao contrário do exemplo anterior (3 cm de diâmetro) (modificado de Thulborn, 1991).

Fezes depositadas em um ambiente terrestre tendem a encolher conforme perdem umidade. Experiências realizadas com fezes atuais mostram que as marcas de dissecação só aparecem após um longo tempo de exposição (Vogeltanz, 1965), depois de dias. Entretanto, fezes desidratadas podem ficar friáveis e serem facilmente destruídas pelo vento, chuva ou coprófagos. Por outro lado é sabido que, em alguns casos, as fezes podem durar anos expostas (Thulborn, 1991; Tabela 2).

Ambientes úmidos são impróprios para a preservação das fezes, provavelmente porque a atmosfera úmida acelera a decomposição, favorecendo a formação de fungos, além de bactérias. Todavia, fezes depositadas em pântanos e enterradas rapidamente podem ser preservadas, pois a acidez da água retarda a decomposição, facilitando a preservação. Contudo, excrementos expostos em ambientes áridos podem ser preservados. As fezes tendem a secar e se comportarem como seixos, se soterrados rapidamente, serão preservados. Entretanto se ficarem muito tempo expostos tendem a se decompor e desintegrar completamente (Thulborn, 1991; Northwood, 2005; Tabela 2).



A composição dos excrementos é fundamental para aumentar as chances dos mesmos se fossilizarem. Fezes envoltas em muco, como as produzidas por tubarões, tendem a ser mais protegidas dos agentes destruidores do que as que não possuem este tipo de “invólucro” (Thulborn, 1991).

Hollocher e colaboradores (2001) descreveram colônias de bactérias em coprólitos de dinossauros herbívoros e inferiram que estas colônias depositariam calcita e fosfato de cálcio, inicializando a mineralização das fezes e assim facilitando a preservação das mesmas. Os gases formados pela decomposição bacteriana formam bolhas que são posteriormente preenchidos por calcita, facilitando a preservação dos coprólitos (Hollocher *et al.*, 2005).

Ambiente de preservação		Boa preservação	Má preservação	Destruição
Continental	Fluvial	Canal		X
		Planície de inundação	X	X
	Lacustre	Permanente	X	
		Efêmero	X	X
	Desértico		X	X

Tabela 2: Tabela esquemática do potencial de preservação em diferentes ambientes continentais.

### 3.10 Coprólitos do Permiano

O registro de coprólitos do Paleozóico ainda é pequeno comparado com o do Mesozóico, especialistas se dedicam quase que exclusivamente aos coprólitos de dinossauros (Hunt *et al.*, 1994; Chin & Gill, 1996; Thulborn, 1991; Hollocher *et al.*, 2001; Chin *et al.*, 2003; Chin, 2007).

Williams (1972) e McAllister (1985), com base em coprólitos espiralados encontrados nos estratos do Permiano Inferior do Kansas (Fig. 32), discutiram a origem destes coprólitos, como foi explicado acima.



Figura 32: Coprólitos do Permiano do Kansas, considerados enterospirae (Williams, 1972).

No Brasil, Ragonha (1987) descreveu para a Formação Corumbataí (Permiano Superior, Bacia do Paraná) coprólitos espiralados e os considerou como sendo possíveis válvulas espirais de condrictes.

Schwanke & Souto (2007) descreveram coprólitos heteropolares (Fig. 33) coletados na década de 40, da Formação Pedra do fogo, na Bacia do Parnaíba e os atribuíram, também, a condrictes primitivos, sendo ainda inferido que a dieta seria preferencialmente baseada em pequenos actinoptérigeos, devido à concentração de escamas ganóides presentes na camada externa dos coprólitos.



Figura 33: Coprólitos encontrados na Formação Pedra do Fogo (Schwanke & Souto, 2007). Escala 1 cm.

Schwanke & Souto (2007) acreditam que existe uma estreita similariedade e contemporaneidade das ocorrências de coprólitos em depósitos sedimentares brasileiros e que tal fato pode ser indicativo da presença de uma coprofácies para o Permiano brasileiro. Este teoria parece se comprovar com os dados apresentados neste trabalho, uma vez que coprólitos muito semelhantes também foram encontrados no Permiano do Rio Grande do Sul.

### 3.11 Importância

Apesar de que, em muitos casos, os coprólitos sejam difíceis de identificar, é indiscutível que os mesmos constituem-se numa importante fonte de dados paleobiológicos e estratigráficos. Porém, estes dados valiosos muitas vezes são perdidos porque não são publicados ou, simplesmente, ignorados.

Embora a morfologia dos coprólitos não seja geralmente diagnóstica, a composição química e física destes assume grande importância e produz mais informações paleobiológicas que o formato e o tamanho (Chin, 2002), dando informações sobre as interações tróficas.

Informações sobre o trato intestinal dos animais e até mesmo restos de corpos moles (músculos) já foram encontrados em coprólitos (Chin *et al.*, 2003). Sem um estudo detalhado dos coprólitos, estes dados paleobiológicos únicos seriam perdidos.

Hunt e colaboradores (1998) fizeram interpretações de cunho estratigráfico para o Triássico Superior dos Estados Unidos, propondo uma zonação estratigráfica com base na distribuição geográfica e temporal de coprólitos.

Através do estudo dos coprólitos é possível, também, fazer inferências ambientais, como períodos de seca (marcas de ressecamento) ou de períodos úmidos (presença de fungos).

Julgando a partir do conhecimento dos vertebrados atuais, constata-se que um único animal produz inúmeras fezes durante sua vida, de modo que o potencial de preservação de coprólitos é, a princípio, bastante alto. Entretanto, a quantidade de registros existente atualmente sobre coprólitos é ínfima. Este fato realça a necessidade do estudo dos coprólitos, uma vez que dados paleoecológicos de animais extintos são perdidos pela atual falta de interesse pelo estudo destes fósseis.

#### **CAPÍTULO 4. ESTADO DA ARTE DAS TOCAS DE TETRÁPODES – Ênfase nas ocorrências do Paleozóico e Mesozóico.**

Uma grande quantidade de vertebrados atuais possui hábitos escavadores. Entretanto, poucos registros de tocas têm sido publicados para os estratos do Paleozóico e Mesozóico (Modesto & Botha-Smith, 2010; Martin, 2009; Dentzien-Dias *et al.*, 2007; 2008; Loope, 2006; 2008; Varrichio *et al.*, 2007; Damiani *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2001; Groenewald *et al.* 2001; Smith, 1987). Segundo Voorhies (1975) esta escassez de registros é atribuída ao não reconhecimento das tocas nos sedimentos, à tendência de muitos animais escavadores de evitar áreas de sedimentação ativa e ao possível aumento evolucionário do hábito fossorial no Cenozóico, devido a mudanças climáticas.

O registro mais antigo de tocas de tetrápodes, conhecido até o momento, é do Permiano Superior da África do Sul (Smith, 1987). São tocas elípticas e espiraladas, que foram denominadas como *Daimonelix* e atribuídas ao dicinodonte *Diictodon*, sendo que alguns espécimes deste táxon foram encontrados fossilizados dentro das tocas.

As tocas de animais escavadores permitem que estes escapem de condições ambientais severas, por meio do micro-ambiente criado dentro das mesmas (Voorhies 1975; Miller *et al.*, 2001; Varricchio, 2007). A morfologia e complexidade das tocas podem oferecer proteção adicional contra predadores em potencial, que podem ser impedidos de entrar devido ao diâmetro, profundidade e comprimento da toca (Laundre, 1989). Tocas complexas e sinuosas também podem confundir o predador que está caçando dentro das mesmas pela primeira vez (Bronner, 1992).

#### 4.1 Terminologia

Toca é definida como uma estrutura biogênica similar a um túnel, feita por vertebrados. Crotoquina é uma paleotoca que foi, posteriormente, preenchida por sedimento. Ambas são estruturas de bioerosão endógenas e representam um local de moradia relativamente permanente (Buchmann *et al.*, 2003). Estas nomenclaturas, porém, são comumente utilizadas para icnofósseis do Quaternário. Como o objetivo deste trabalho são os icnofósseis do Mesozóico e Paleozóico e não existem tocas não preenchidas descritas para estes intervalos temporais, optamos por utilizar o termo crotoquina e sim referir os registros de escavações de vertebrados como “toca” e “molde de toca”.

Outras terminologias usualmente utilizadas para tocas são a câmara de giro (*turnaround* em inglês) e a câmara terminal (*living chamber, terminal chamber* ou simplesmente *chamber* em inglês) (Fig. 34). A câmara de giro é uma área mais ampla, normalmente no meio da toca, onde o animal pode fazer um retorno ou deixar outro animal da mesma colônia passar.

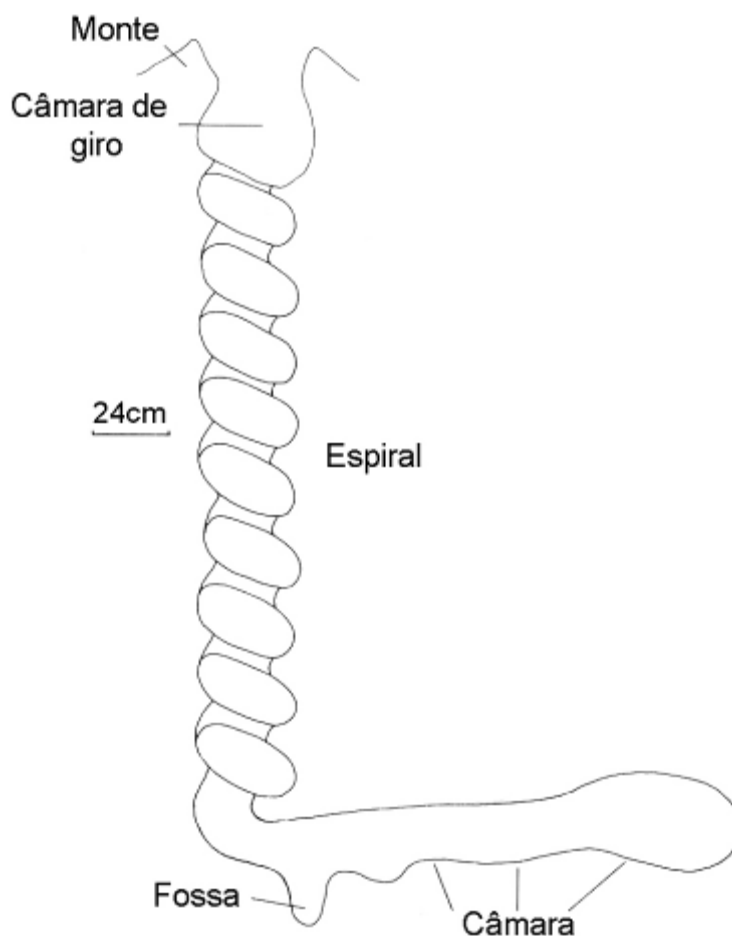


Figura 34: Terminologia usada para tocas, especialmente do tipo *Daimonelix* [modificado de Martin & Bennett (1977)].

## 4.2 Tamanho e Arquitetura morfológica

Normalmente, em corte transversal, as tocas de vertebrados são elipsóides, mas também podem ser redondas (Fig. 35). Os tamanhos variam muito, conforme o tamanho do animal. Já foram encontradas tocas com diâmetros variando de 5cm a 63cm (Groenewald *et al.* 2001; Loope, 2006; 2008).

As tocas podem ser simples, com apenas um túnel, ou podem ser um sistema complexo de túneis interligados. Sistemas de tocas são túneis com muitos metros de comprimentos e com diversas câmaras. Alguns sistemas de tocas já foram encontrados no Jurássico Médio, tendo cerca de 305 cm de comprimento (Loope, 2006).

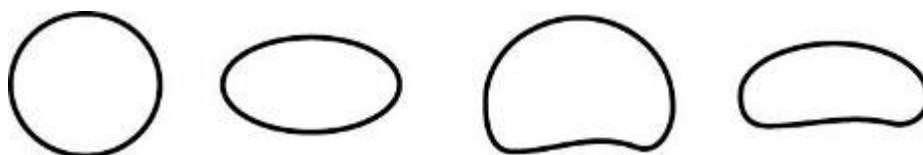


Figura 35: Formatos de tocas encontradas no registro.

Tocas complexas costumam fazer curvas ou arcos, ter pontos de convergência, ser em espiral, ter junções em T entre dois túneis e ter múltiplas câmaras terminais (Groenewald *et al.*, 2001). Túneis muito complexos são geralmente escavados por mais de um animal (Fig. 36; Groenewald *et al.*, 2001).

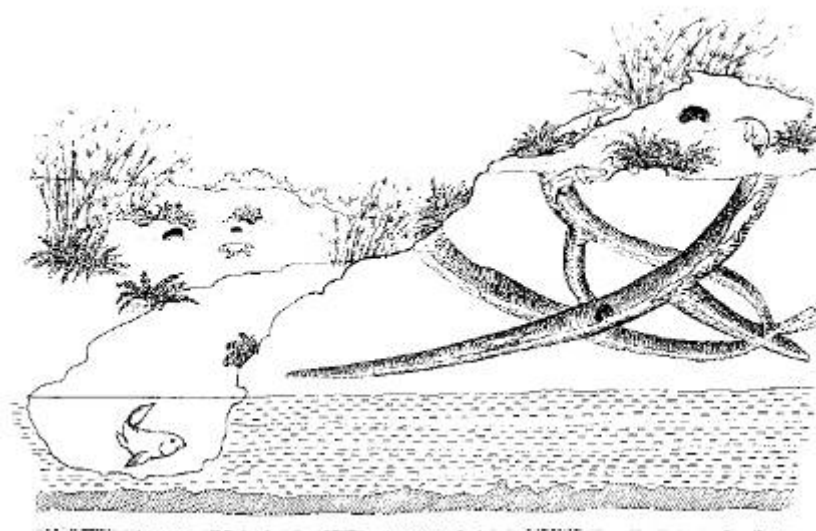


Figura 36: Reconstrução paleoambiental das tocas complexas do cinodonte *Trirachodon*, do Triássico Inferior da Bacia do Karoo (Groenewald *et al.*, 2001).

Tocas coloniais são divididas em 2 grupos, baseados no seu uso (Voorhies, 1975). O primeiro tipo é para os animais que usam a toca para dormir, se esconder, se reproduzir e para termorregulação (Groenewald *et al.*, 2001). Estas tocas possuem uma ou mais entradas, que ligam a um ou mais túneis. O segundo tipo de tocas coloniais é o de uso perpétuo, com os ocupantes só emergindo acidentalmente. Estas estruturas podem ser também muito elaboradas, mas sem entradas permanentes (Voorhies, 1975).

Normalmente, as tocas acabam em uma câmara terminal, que possui um formato oval (Fig. 37). O tamanho da câmara terminal depende do tamanho do animal e se a espécie era de hábitos gregários.

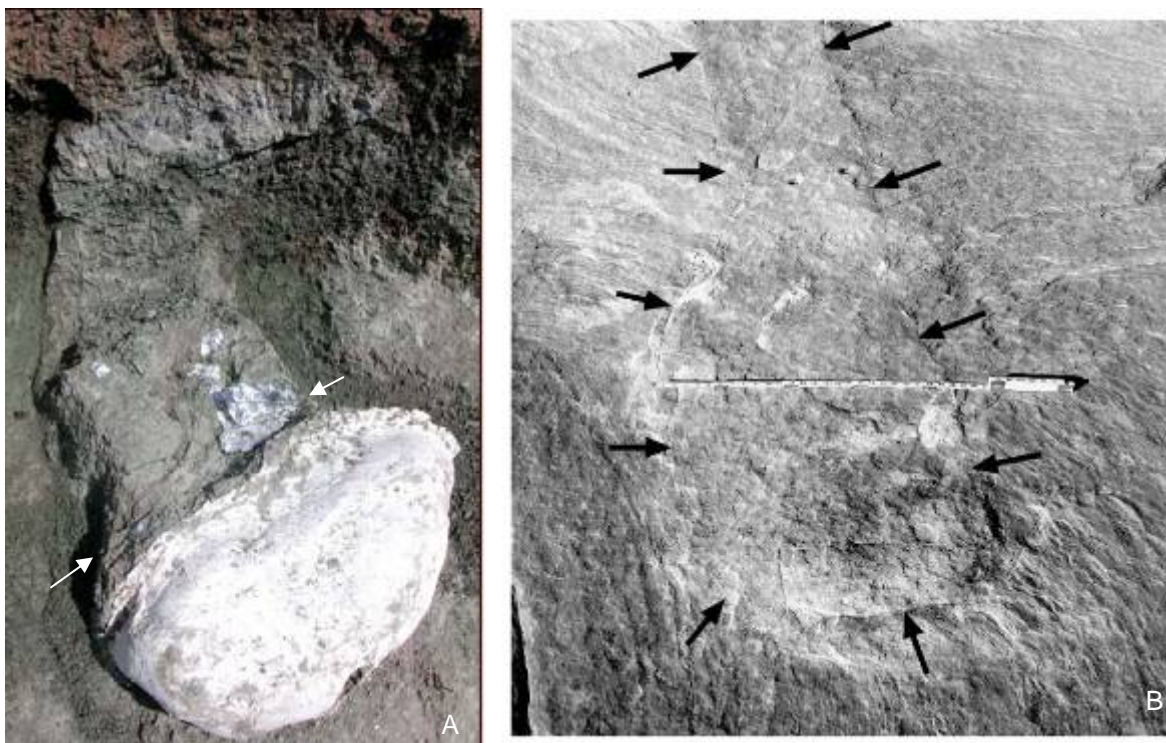


Figura 37: Câmaras terminais de tocas. A – Câmara de uma toca feita por um dinossauro em planície de inundação; a abertura (indicada por flechas) tem 32 cm de largura (Varrichio *et al.*, 2007); B – Câmara com 63cm de largura, em duna eólica, as flechas limitam as margens da toca (Loope, 2006).

A complexidade das tocas também é limitada pelo solo no qual elas são construídas. Segundo estudos atuais, sistemas de tocas construídos em solos arenosos tendem a ser menos complexos que os de solos argilosos (Kinlaw, 1999; Laundre & Reynolds, 1994).

### 4.3 Animal escavador

Encontrar um animal dentro de uma paleoteca (Tabela 3) é uma ocorrência rara no registro e, mesmo quando isto ocorre, nem sempre o animal encontrado dentro da toca é o que escavou a mesma (Voorhies, 1975). Muitos animais aproveitam tocas escavadas por outros e podem coabitar ou residir temporariamente nelas (Tabela 4) (Varrichio *et al.*, 2007; Groenewald *et al.*, 2001).

Um exemplo interessante de que nem sempre o animal encontrado dentro da toca é do animal escavador vem do Triássico da África do Sul (Membro Palingkloof da Formação Balfour; Modesto & Botha-Smith, 2010). Os restos esqueléticos, de um dicinodonte *Lystrosaurus* juvenil, encontrados dentro da toca, estavam incompletos e desarticulados, e o tamanho do animal era muito menor, comparado com o tamanho da toca. Além disso, a arquitetura da toca era de um tipo simples, ao contrário de outras já conhecidas para os dicinodontes. Tocas simples costumam ser produzidas por tetrápodes carnívoros, de modo que o conjunto das circunstâncias acima levou os autores considerar a toca como tendo sido construída por um carnívoro, enquanto os restos encontrados dentro pertenceriam à sua presa (Modesto & Botha-Smith, 2010).

Como norma, o tamanho da toca deve ser proporcional ao tamanho do produtor, já que a minimização do diâmetro limita o gasto de energia da escavação (Laundre, 1989; Miller *et al.*, 2001). Os tamanhos das tocas de qualquer espécie dependem ainda do estado ontogenético em que os construtores das tocas se encontram, bem como de quanto tempo as tocas serão ocupadas (Miller *et al.*, 2001).



<b>Referência</b>	<b>Smith, 1987</b>	<b>Groenewald et al., 2001;</b>	<b>Groenewald 1991;</b>	<b>Damiani et al. 2003</b>	<b>Varrichio et al., 2007</b>
<b>Idade</b>	Permiano Superior	Triássico Inferior			Cretáceo Médio
<b>Construtor da toca</b>	Terápsidos	Tetrápodes			Dinossauro
<b>Animal na toca?</b>	Sim, <i>Diictodon</i>	Sim, <i>Lystrosaurus</i>	Sim, <i>Procolophon Lystrosaurus</i>	Sim, <i>Thrinaxodon</i>	Sim, Ornitópode
<b>Arquitetura</b>	Entrada inclinada e câmaras terminais conectadas por uma espiral helicoidal	Inclinada a com um padrão complexo em rede	Espiralada helicoidal	Inclinada. O chão da toca é bilobado	Inclinada e sinuosa
<b>Orientação</b>	-	Subhorizontal			-
<b>Diâmetro</b>	6-25 cm	5-55 cm			30-35 cm
<b>Comprimento</b>	Metros	Metros			Metros
<b>Formato</b>	Achatado biconvexo	Arredondado			Achatado
<b>Câmara terminal</b>	Presente	Presente			Presente
<b>Bifurcações</b>	Não	Sim			Não
<b>Feições superficiais</b>	Marcas de garras	Marcas de garras			-
<b>Ambiente</b>	Planície de inundação	Planície de inundação	Lacustre	Barras de rios tipo “braided”;	Planície de inundação

Tabela 3: Características de tocas com os construtores conhecidos.

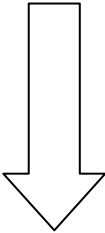
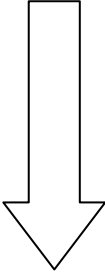
<b>Critérios para identificar os produtores de tocas terrestres</b>	
<b>Mais Confiável</b> 	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Fóssil completo do escavador preservado intacto dentro da toca.</li> <li>2. A toca é muito semelhante a outra toca cujo produtor é conhecido e contém fragmentos esqueléticos do produtor.</li> <li>3. A toca é muito semelhante em tamanho, arquitetura e marcas superficiais, a outras cujo produtor é conhecido e não se assemelha a tocas produzidas por outros animais.</li> </ol>
<b>Confiável</b> 	<ol style="list-style-type: none"> <li>4. A toca é semelhante a outras cujo produtor é conhecido em duas ou três características e não é similar a outras tocas de outros animais.</li> <li>5. A toca é semelhante a outras cujo produtor é conhecido em uma característica e não é semelhante a outras tocas de outros animais.</li> <li>6. A toca é muito semelhante em tamanho, arquitetura e marcas superficiais a outras cujo produtor é conhecido, entretanto, também é semelhante às de outros animais.</li> <li>7. A toca é semelhante a tocas construídas por diferentes animais em mais de uma característica.</li> </ol>
<b>Pouco Confiável</b>	

Tabela 4: Critérios para identificar os construtores de tocas terrestres e para avaliar a possibilidade de identificação dos mesmos (Miller *et al.*, 2001).

É importante comprovar se a morfologia da toca combina com o formato do animal. Além disso, características osteológicas devem confirmar que o animal é de hábito escavador. Damiani e colaboradores (2003) comprovaram que a morfologia e tamanho das tocas por eles descritas eram condizentes com o tamanho e a postura do cinodonte *Thrinaxodon liorhinus*, encontrado nela (Fig. 38).

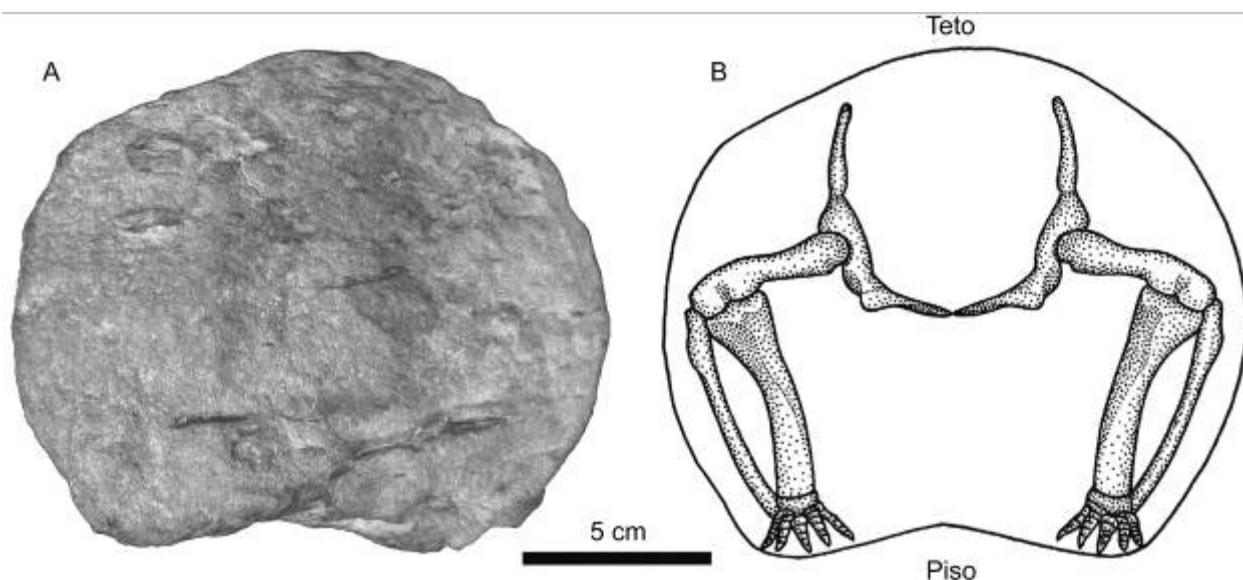


Figura 38: Molde da toca do cinodonte *Thrinaxodon liorhinus*. A – Seção mostrando o chão com duas ondulações; B – Reconstrução interpretativa, mostrando a relação entre o formato do molde da toca com a pélvis e os membros traseiros (modificado de Damiani *et al.* 2003).

A arquitetura das tocas é relacionada mais com a função das mesmas do que com o animal escavador, apesar de também ser influenciada pelas características do solo (Laundre & Reynolds, 1994). Entre os escavadores modernos, tocas simples, com pouca inclinação, terminando em uma câmara, são características de animais que usam a toca somente para abrigo (Reichman & Smith, 1987). Já tocas muito complexas, com bifurcações e muitos túneis, são construídas, atualmente, por mamíferos que passam toda vida dentro delas (Reichman & Smith, 1987). Por outro lado, estes tipos de tocas não são construídas por répteis atuais, como lagartos e crocodilos, que normalmente constroem túneis simples.

Martin (2009) descreveu tocas do Grupo Otway (Albiano) da Austrália e as correlacionou com as tocas descritas para o único dinossauro escavador conhecido, *Oryctodromeus cubicularis*, do Cretáceo Superior dos Estados Unidos da América (Varrachio *et al.*, 2007). Estas tocas foram correlacionadas devido à grande similaridade de tamanho e morfologia.

#### 4.4 Tafonomia

Tocas de tetrápodes paleozóicos e mesozóicos têm sido escavadas nos mais diferentes sedimentos e ambientes, incluindo siltitos de planícies de inundação (Sidor *et al.*, 2008; Varrichio *et al.*, 2007; Damiani *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2001), areias de dunas eólicas (Dentzien-Dias *et al.*, 2008; Dentzien-Dias *et al.*, 2007; Loope, 2006) e areias de barra de canal (Groenewald *et al.*, 2001).

Normalmente, as tocas são preenchidas por um sedimento diferente daquele no qual elas foram construídas. Por exemplo, Sidor e colaboradores (2008) descreveram tocas na Antártica, escavadas em argila, que foram preenchidas por areia. Esta diferença entre o sedimento no qual foi construída a toca e o que a preencheu facilita a posterior visualização das mesmas pelos paleontólogos. Em alguns casos, as tocas são preenchidas por dois, ou mais, sedimentos diferentes (Varrichio *et al.*, 2007). Por outro lado, tocas encontradas em dunas eólicas (Dentzien-Dias *et al.*, 2007; 2008; Loope, 2006; 2008) tendem a ser preenchidas pela mesma areia das dunas, o que, a princípio, dificultaria o seu reconhecimento. Entretanto, a areia do preenchimento normalmente não apresenta estratificação ou, quando isto ocorre, possui um arranjo diferente do da rocha circundante, de modo que as tocas se ressaltam na estratificação do pacote como um todo. Tocas escavadas em dunas eólicas podem ser também parcialmente preenchidas por blocos estratificados de areia colapsados do teto da mesma (Dentzien-Dias *et al.*, 2007; 2008).

Algumas tocas podem ter marcas das garras dos animais que as escavaram (Fig. 39), sendo que a erosão tanto pode facilitar a visualização das marcas de escavação (Fig. 39B) quanto destruí-las.

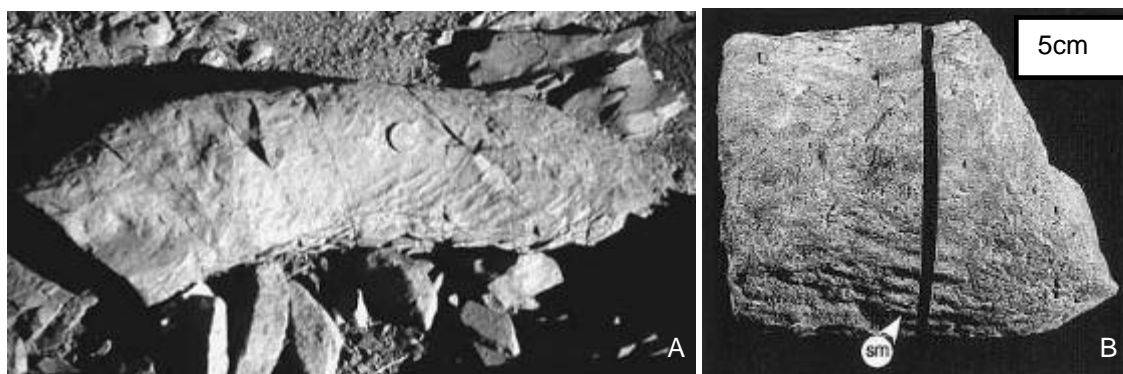


Figura 39: A – Marcas de garras na superfície superior de um molde de toca *ex situ* (Miller *et al.*, 2001); B – Face superior de um molde de toca com marcas de garras (sm) convergindo axialmente (Groenewald *et al.*, 2001).

Em alguns casos, algumas tocas são encontradas *ex situ*, uma vez que o sedimento no qual as mesmas foram construídas foi erodido (Fig. 39 A). A diferença litológica entre o sedimento encaixante e aquele que preencheu a toca pode levar a esta erosão diferencial, deixando somente o molde da toca (Miller *et al.*, 2001; Groenewald *et al.*, 2001).

Dependendo também do sedimento em que a toca foi escavada, pode ocorrer a compactação do mesmo, modificando o formato da toca (Sidor *et al.*, 2008). Entretanto, não se conhecem, até o momento, exemplos de alterações drásticas no formato e medidas das tocas devido à compactação.

#### **4.5 Tocas de vertebrados do Permiano e do Jurássico**

As tocas mais antigas conhecidas para um tetrápode são do Permiano Inferior do Kansas e foram construídas por anfíbios Lysophoridae. Estas tocas foram organizadas em dois grupos. O chamado Tipo I é composto por tocas alongadas, tubos elípticos de 4-32 cm de comprimento e 2-7 cm de largura. Por outro lado, o Tipo II é caracterizado por tocas curtas e elípticas com 2,5-5 cm de largura e 1,5-3,5 cm de comprimento. Os dois tipos de tocas possuem exemplares de Lysophoridae. Estas tocas ocorrem em depósitos de lagos efêmeros (Hembree *et al.*, 2004).

A primeira toca de tetrápode descrita para o Paleozóico foi do Permiano da Bacia de Karoo, da África do Sul (Smith, 1987) em fácies de planície de inundação. Estas tocas são helicoidais, com cerca de 60 mm de diâmetro e atingindo até 75 cm de profundidade e com câmaras terminais com cerca de 21 cm de comprimento e 14 cm de largura (Fig. 40). Três esqueletos articulados de um pequeno dicinodonte - *Diictiodon* - foram encontrados dentro das tocas. Estas tocas ainda apresentam marcas de garras e do bico do animal em sua superfície, o que indica que os dicinodontes usavam, além de suas garras, os bicos para escavar (Smith, 1987).

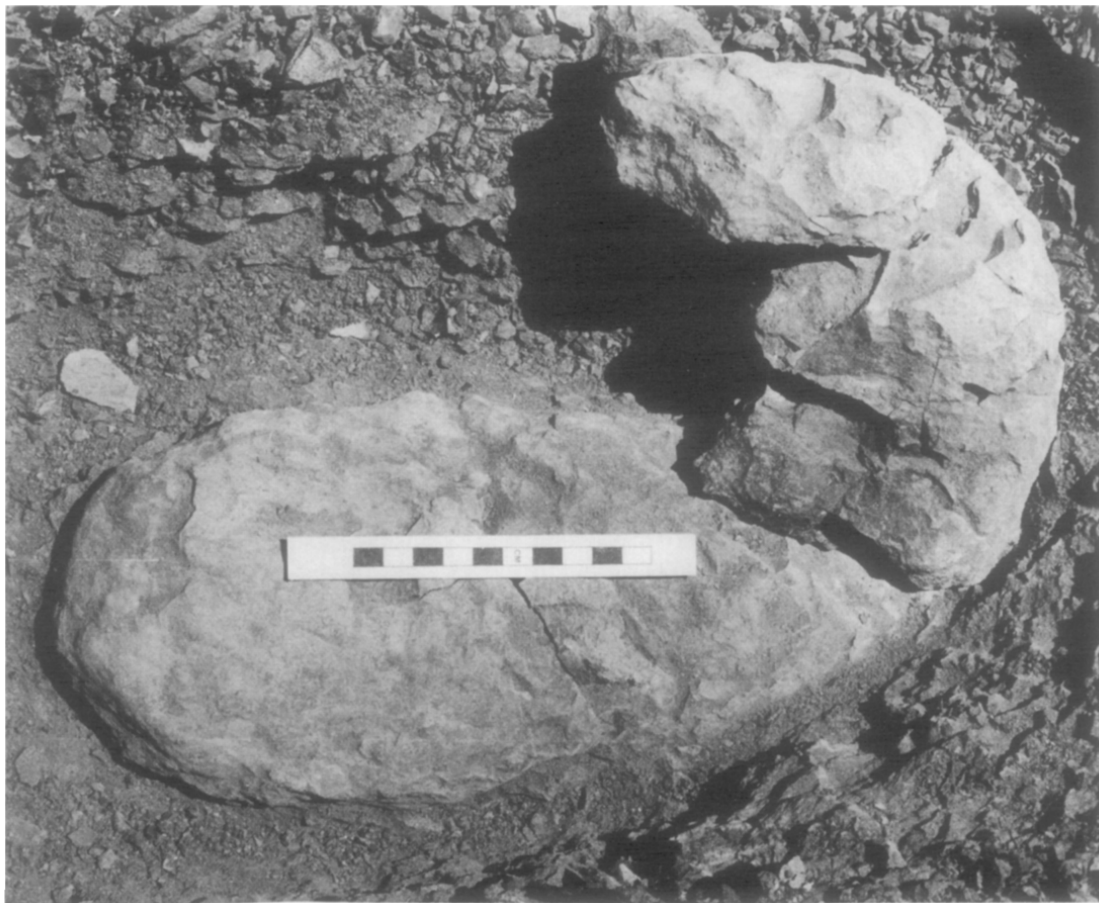


Figura 40: Vista em planta da câmara terminal de uma toca helicoidal do Permiano superior da África do Sul (Smith, 1987; escala em cm).

Para estratos eólicos, um dos objetos de trabalho desta Tese, foram descritos tocas no Jurássico de Utah (Estados Unidos da América) e para o Rio Grande do Sul (Brasil).

Três diferentes tipos de tocas foram descritas por Loope (2006; 2008). O menor tipo de toca possui 3–12 mm, o segundo 15–95 mm (Loope, 2008) e o maior até 63 cm de diâmetro, sendo que o maior pode se estender por até 305 cm de comprimento (Fig. 41A; Loope, 2006). As menores tocas possuem em sua entrada estruturas semelhantes a cones de 15 cm de profundidade (Fig. 41B; Loope, 2008). Estas tocas foram provavelmente construídas por vertebrados, porém o autor não descarta a possibilidade de terem sido construídas por escorpiões ou aranhas. Os cones foram interpretados como sendo formados quando a areia seca, não mantendo uma entrada tubular como o resto da toca, que consegue manter esta forma devido à preservação da umidade em sub-superfície. Estudos feitos em tocas atuais demonstram que, abaixo de 15 cm de profundidade, a areia já consegue se manter úmida (Loope, 2008).

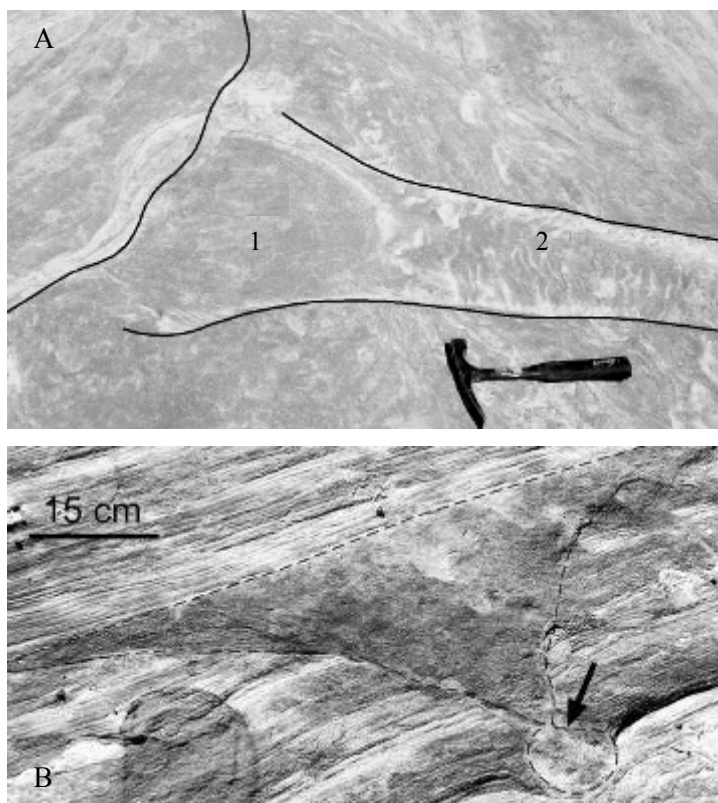


Figura 40: Tocas encontradas em estratos eólicos do Jurássico dos Estados Unidos. A – Vista lateral de uma toca preenchida por areia maciça (1) e pela migração de pequenas dunas (2; Loope, 2006). B – Cone preenchido por areia maciça acima de uma toca cônica (flecha; Loope, 2008).

No Jurássico Superior do Brasil, na Formação Guará, Bacia do Paraná, tocas de 15 a 20 cm de largura foram encontradas (Dentzien-Dias *et al.*, 2007; 2008; Fig. 42). Estas tocas são elípticas em corte e chegam até 2.80 m. Assim como as descritas para o Jurássico dos Estados Unidos, são preenchidas por areia maciça, estratificada (migração de pequenas dunas) e/ou por blocos brechados de areia estratificada (desabamento do teto da toca).



Figura 41: Toca mais longa encontrada na Formação Guará, com 2m e 80 cm de comprimento e 20 cm de largura (modificado de Dentzien-Dias *et al.*, 2007).

#### 4.6 Importância

A construção de tocas é um exemplo de como os animais são adaptáveis aos ambientes em que eles vivem. A partir delas, os animais escavadores podem escapar das condições severas de ambientes muito áridos ou muito frios, por exemplo. As tocas também são usadas para escapar de predadores, impossibilitando sua entrada – em função do tamanho - ou confundindo-os, por meio de múltiplas entradas e saídas. Outra grande utilidade das tocas, para os animais escavadores, é facilitar o acesso seguro destes à comida, uma vez que diversas entradas e saídas proporcionam um alcance maior – e em segurança – aos locais onde estão os alimentos.

A construção de tocas ainda ajuda a aeração do solo, auxiliando o desenvolvimento de plantas e invertebrados.

Sendo assim, o estudo das tocas fósseis de vertebrados é valioso para uma interpretação paleoambiental e paleoecológica, especialmente em conjunto com o paleosolo no qual foram escavadas (Hasiotis *et al.*, 2004). Dados sobre o modo de vida dos animais e até mesmo se eles possuíam um hábito gregário, podem ser obtidos por meio destes icnofósseis.



## CAPÍTULO 5 – ARTIGO SUBMETIDO NA REVISTA PALAEONTOLOGY

### PALEOBIOLOGY OF VERTEBRATE COPROLITES FROM RIO DO RASTO FORMATION (MIDDLE/UPPER PERMIAN), PARANÁ BASIN, BRAZIL

by PAULA C. DENTZIEN-DIAS<sup>†+</sup>, ANA EMILIA Q. DE FIGUEIREDO<sup>+</sup>, BRUNO HORN<sup>+</sup>, JUAN CARLOS CISNEROS\* and CESAR L. SCHULTZ<sup>+</sup>

<sup>†</sup>Universidade Federal do Piauí, Campus Senador Helvídio Nunes de Barros (CSHNB), Rua Cícero Eduardo, s/n - Bairro Junco, CEP: 64600-000, Picos, Piauí, Brazil.

<sup>+</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brazil;

\* Universidade Federal do Piauí, Centro de Ciências da Natureza, Departamento de Ciências Naturais e Arqueologia, Bairro Ininga, CEP 64049-550, Teresina, Brazil;

e-mails: pauladentzien@gmail.com; aquezado@yahoo.com.br; brunoldhorn@gmail.com; cisneros.jc@goolemail.com; cesar.schultz@ufrgs.br

**Abstract:** A large number of coprolites were collected in the lacustrine facies of Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian) in Southern Brazil. The material ranges from 0.6cm ranges from 0.6 cm to 11 cm in length. Their chemistry, mineralogy, and morphology were studied to infer their biological source and taphonomy. Some of them contain fragments of bones and fish scales, as well as crystalline apatite, and therefore are assigned to carnivores; while other (few) coprolites contain plant fragments and a different chemical composition. A wide variety of different morphotypes is described, including the knots and the well known spiral coprolites (heteropolar and amphipolar), as well as a new kind of heteropolar coprolite we called as “edge”, that has the whorls grouped in the very end of one pole. These data allow us to say that a wide variety of vertebrates lived in the lakes of the Middle/Upper Permian in southern Brazil.

**Keywords:** Coprolites, Rio do Rasto Formation, Permian, Gondwana, Brazil

Coprolites are trace fossils which denote petrified feces, droppings or excrement of animals (Thulborn 1991; Hunt et al. 1994; Mancuso et al. 2004; Sharma et al. 2005). Buckland (1829) coined the term to describe some of these unusual fossils from the Early Jurassic of southern England. A variety of features including shape,

surface marks, inclusions and texture have been used to recognize and to differ coprolites from inorganic objects (Thulborn 1991; Hunt et al. 1994; Northwood 2005; Sharma et al. 2005). Approaches to the study of fossilized excrement have increased since 1990 (Thulborn 1991; Hunt et al. 1994; Chin and Gill 1996; Mancuso et al. 2004; Northwood 2005; Sharma et al. 2005; Chin 2007; Schwanke and Souto 2007; Souto and Nava 2007; Souto 2007).

Coprolites can be used to provide information about the diet, feeding behavior of the producer, the structure of the digestive tract, the diversity of the biota, the predator-prey or plant-animal relationships, and, indirectly, the environment in which it lived (Mancuso et al. 2004; Sharma et al. 2005).

All kinds of organic inclusions were found in coprolites, including muscle tissue, fish scales, teeth, bone fragments, invertebrates, fungus, bacterial residues, pollen and spores (Waldman and Hopkins 1970; Chin and Gill 1996; Rodríguez-de la Rosa et al. 1998; Hollocher et al. 2001; Chin et al. 2003; Northwood 2005; Sharma et al. 2005; Chin 2007). Such inclusions could be part of an animal diet or represent accidental ingestion.

Although coprolites have the potential to reveal indigestible food components consumed by extinct animals (Chin 2007), an isolated coprolite may not represent the whole feeding habits of a particular animal or the resource utilization of a region, but the study of numerous specimens from a given area can help to resolve some of the ambiguities of coprolites analyses by providing larger representative samples of dietary residues (Chin 2007).

In the present contribution, a large number of coprolites found in seven different outcrops in the Rio do Rasto Formation, Middle/Upper Permian of the Paraná Basin in Southern Brazil (Fig. 1), are analyzed and described. Some aspects regarding to them were considered: (1) the morphology, including that revealed in thin sections; (2) the presence of inclusions and their composition; and (3) the taphonomic history.

The materials described here were collected in the municipalities of Aceguá and São Gabriel, in the Rio Grande do Sul State, in 6 fieldworks between 2008 and 2009. In one of these localities, São Gabriel, we have found more than 500 coprolites in an area of 100 m to 30 m, so that this outcrop was named “Coproland”. Most of the coprolites analyzed in this study came from this outcrop.



Figure 1: Location of the Permian Rio do Rasto Formation within the state of Rio Grande do Sul.

### GEOLOGICAL SETTING

The Paraná Basin is a huge intracratonic basin, with a NE – SW elongated shape, on the South-American platform, located in southern Brazil and parts of Uruguay, Argentina and Paraguay (Holz et al. 2010).

The Rio do Rasto Formation crops out in the southern states of Brazil and in northern Uruguay (where it is called Yaguary Formation) and its deposition occurred in the period of Mid to Late Permian (Holz et al. 2010). This formation is characterized

by a sequence of fine to medium sandstone cross stratificated, interbedded with siltstones and mudstones, interpreted as fluvio-lacustrine deposits (Menezes 2000) and is subdivided in two members, the Serrinha (basal) and Morro Pelado.

The Serrinha Member is formed dominantly by mudstones and fine-grained sandstones at the base, while the Morro Pelado Member is formed mainly of fine to medium-grained sandstones.

This last one has produced a remarkable record of Permian continental vertebrates, including paleoniscoid fishes, sharks, lungfishes, temnospondyles, therapsids and parareptiles (Würdig-Maciel 1975; Barberena et al. 1985; Richter and Langer 1998; Langer 2000; Dias and Barberena 2001; Malabarba et al. 2003; Cisneros et al. 2005), but references to coprolites were absent.

## MATERIAL AND METHODS

The coprolites were here described in terms of morphotypes that probably reflect different producers (Goldring et al. 2005; Northwood 2005; Sharma et al. 2005). Only those which have distinct morphologies and that are almost complete were analyzed. Measurements of the coprolites were taken with the aid of a vernier caliper.

Eight specimens of different morphotypes were studied, using standard thin-section techniques, for the recognition of inclusions and petrographic fabrics. In three of them, longitudinal and transversal sections were made. The slides were analyzed with Leitz Aristomet photomicroscope.

Chemical analyses of three different coprolites were made utilizing X-ray powder diffraction in the Laboratório de Difractometria de Raios X do Instituto de Geociências (UFRGS), Siemens®, D5000, to see whether the different morphotypes could be distinguished mineralogically. Coprolites and some scales, mechanically dissociated from the matrix, were individually examined on a stereo microscope.

The coprolites are housed in the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), under the collection numbers UFRGS–PV–360–371P; 374P, 375P, 387–390P, 394P, 406–408P and 412–426P.

## DESCRIPTION

Most of the coprolites here analyzed (at least 250 specimens) were found as loose fragments on the surface of the ground, but in some cases they were found still

embedded within the host rock. They appear as smooth, brown-red nodule of fine-grained material within a matrix of siltstones and/or intra-conglomerates.

Four distinct morphotypes (Fig. 2) occur within the collected material: spiral coprolites (including three subtypes: heteropolar, heteropolar edge and amphipolar) and knot. These coprolites comprise 88% of the sample, while the remaining 12% do not show distinct features, so they were classified as indeterminate. The ends of all the coprolites are convex, but some ends are broken, especially in the indeterminate coprolites.

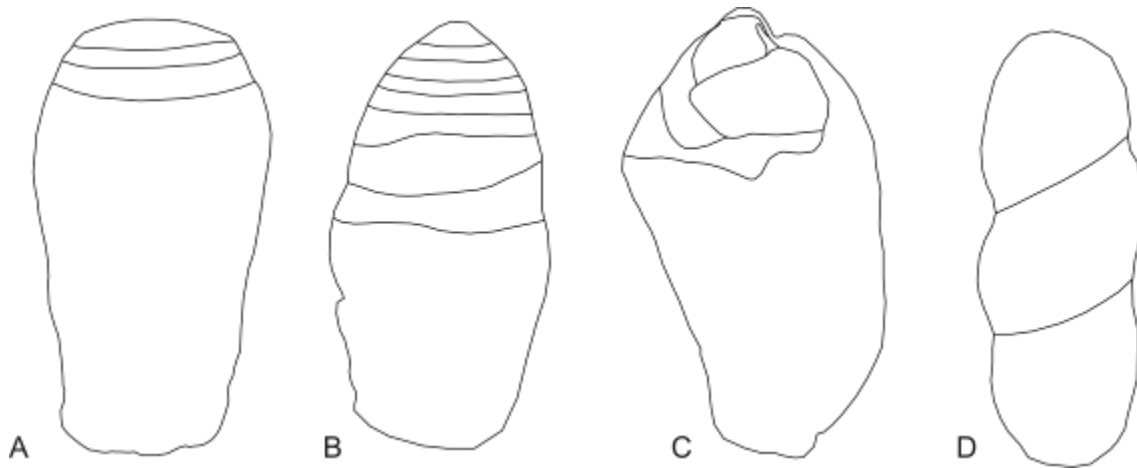


Figure 2: Gross coprolites morphology from the Rio do Rasto Formation, Brazil. A, Heteropolar Edge coprolite. B, Classic Heteropolar. C, Knot. D, Amphipolar morphotype.

### Spiral coprolites

Two types of spiral coprolites were described by Neumayer (1904), amphipolar and heteropolar, based on the nature of coiling and the position of the whorls. The heteropolar forms are characterized by a variable number of closely spaced whorls concentrated at one end of the coprolite, while the amphipolar ones have a small number of widely spaced spiral turns extending to the length of the specimen (Neumayer 1904). Both of these spiral morphotypes were found in the outcrops prospected.

### Heteropolar

The heteropolar coprolites were divided in two different morphotypes, and represent 64% of all coprolites (Fig. 3). The most common of them is the herein called “Classic Heteropolar”, i.e., heteropolar coprolites that have the whorls comprised in one-third of the coprolite and a bullet shape. The other heteropolar type has the coils

limited to the very end of the coprolite, and due to this fact it is called here “Edge” Heteropolar.

## Relative proportions of coprolites

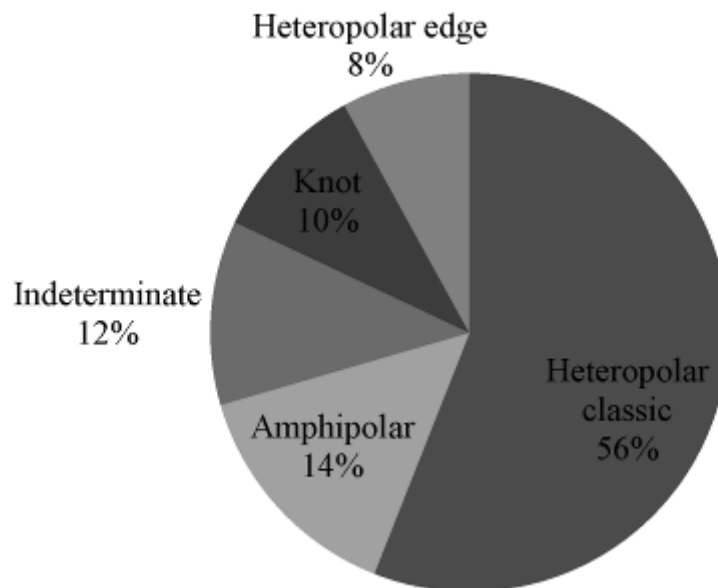


Figure 3: Graphic showing the percentage of all coprolites found in the Rio do Rasto Formation.

The classic heteropolar coprolites represent 56% of the occurrences of fossilized feces in the Rio do Rasto Formation (Fig. 3). The ends of these coprolites are often broken, but several complete specimens have tapered ends (Fig. 4). The average number of folds is six, but some specimens can yield from 3 to 10. In almost all of them, fish scales are present internally and externally. The smallest classic heteropolar is 6 mm wide and 9.5 mm long, the largest is 47 mm wide and 93.3 mm long.



Figure 4: Heteropolar coprolites from Rio do Rasto Formation.

The edge heteropolar (Fig. 5) coprolites present a maximum number of six whorls and a minimum of two; the shape is similar to a cylindrical capsule. These coprolites measure 26 to 64 mm in length and 15 to 41 mm in their widest diameter. Almost all of them included fish scales with sizes varying from 1 to 3.3 mm.

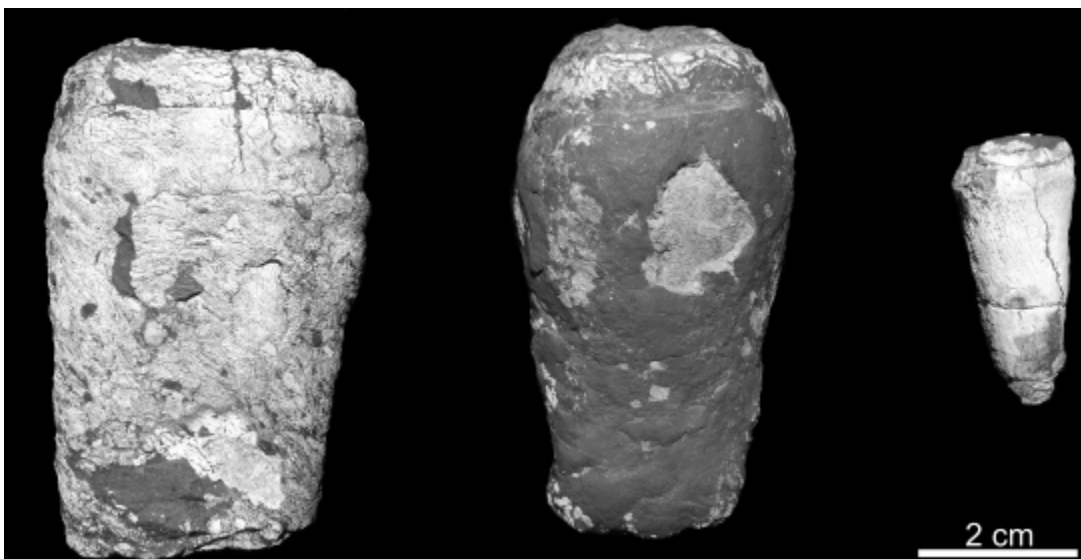


Figure 5 Heteropolar Edge coprolites.

### Amphipolar

The amphipolar morphotype comprises 14% (Fig. 3) of the whole sample, including two distinct classes of sizes (Fig. 6). The large ones are ovoid, with two or four spiral folds and maximum length of 55.7 mm and 32.2 mm in width. The smallest amphipolar coprolites are about 17.4 mm in length and 6.3mm in width and are sausage-like, with two or three folds. Almost all the amphipolar coprolites present fish scales on the surface, but these are more abundant in the smaller ones.

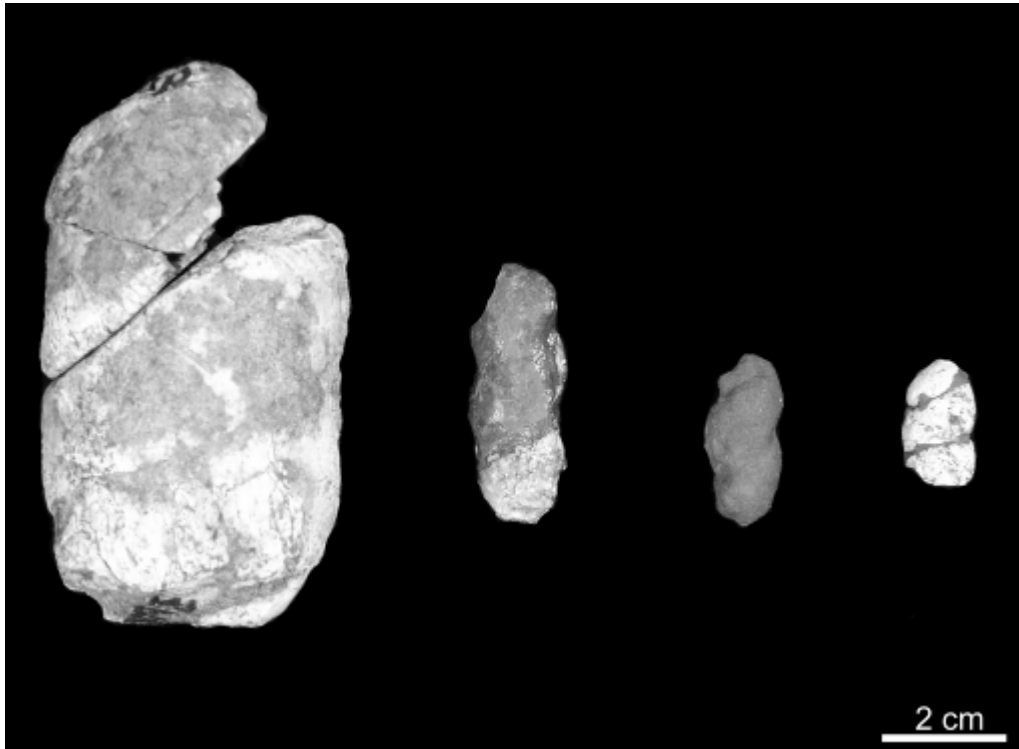


Figure 6: Amphipolar coprolites from Rio do Rasto Formation.

### Knot

The knot morphotype has up to five whorls extending through the whole coprolite surface and, in one of the poles, probably the first to be extruded, there is a series of interlaced layers that resemble a knot (Fig. 7). The length of these coprolites ranges from 33.9 mm to 73.6 mm with a maximum diameter varying from 22.3 mm to 46.8 mm. All the knot coprolites are broken. The terminal end is not preserved or it was broken after the fossilization. The knot coprolites bear less scales on their surfaces (1 or 2 on average) than the other morphotypes (up to 30 scales in some cases).



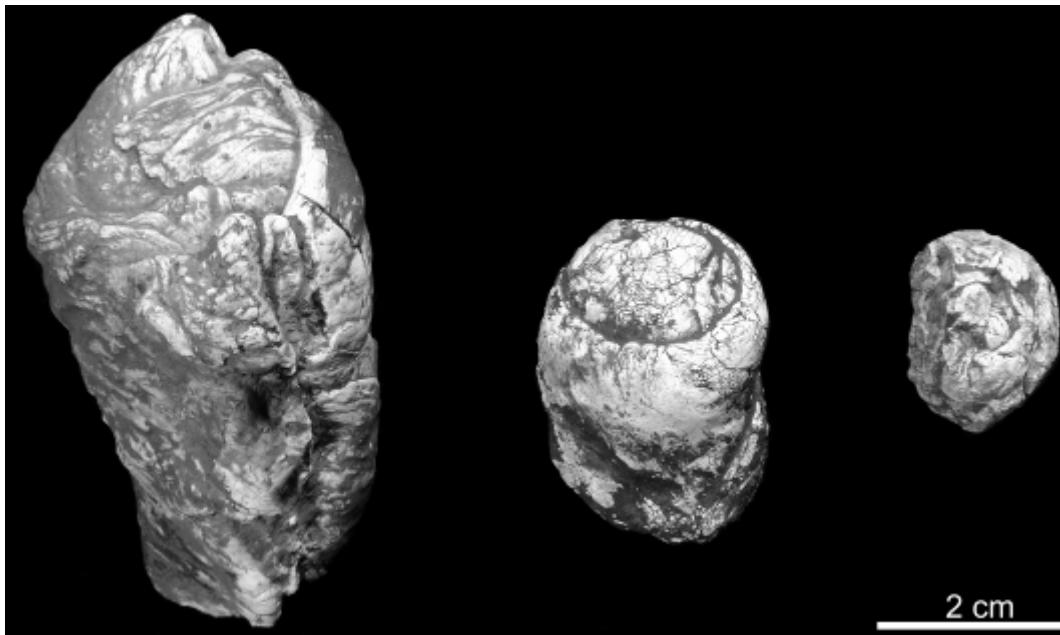


Figure 7: Knot morphotype coprolites from Rio do Rasto Formation.

#### Indeterminate

Small amounts (about 12%) of the analyzed coprolites are neither spiral nor knot and were here named as indeterminate. They are not uniform among themselves, but it was not possible to separate them in distinct morphotypes.

The dimensions of these coprolites range as follows: maximum diameter 18.2 – 55 mm, total length 53.8 – 112.5 mm, and minimum diameter 11.7 – 45.9 mm. Almost all of them are broken.

Some of the indeterminate coprolites have a conical shape (Fig. 8) and do not yield an internal structure. Almost all of them contain bone fragments and fish scales inside and/or on the surface.

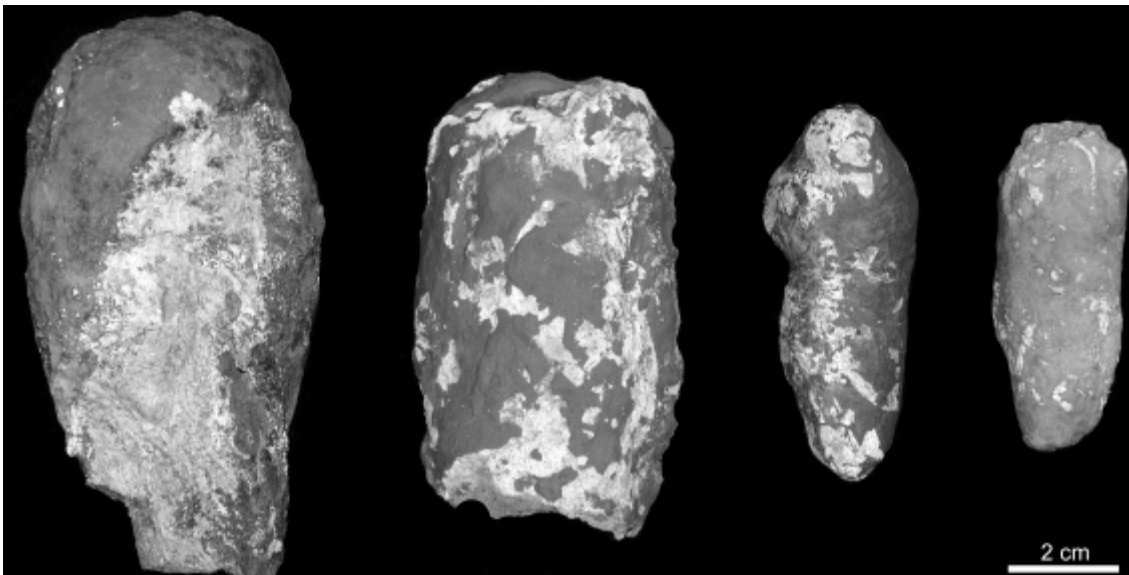


Figure 8: Indeterminate coprolites.

Only one of them presented plant remains. This coprolite is 4.8 cm in length and 3.2 cm in width, composed by a massive gray matrix, it displays parallel striations describing a curve along its length and it contains a black inclusion that appears to be a fragment of wood, 7 mm long (Fig. 9 c). Another one (PV 415P – 5) is 78.4 mm in length and 45.8 mm in width, and yields shell remains both on its surface and interior, as well as scales.

Two other specimens, coming from different outcrops, have an elongate cylindrical shape and contain scales and bone fragments.

## INCLUSIONS

Scales of palaeoniscoid type make up the majority of inclusions. Besides, dipnoi, shark and paleoniscoid teeth, as well as unidentified bone elements, are present in a large number of specimens. The scales are often complete (Fig. 9 a) and vary from 1 mm to 10 mm. Only one bone inclusion is complete, and it was preliminary classified as a phalanx (Fig. 9 b). One of the coprolites displays parallel striations on the surface and contains a black inclusion that appears to be a fragment of wood (Fig. 9 c). This coprolite was the only one found in an outcrop where wood and fish remains occur. The only coprolite (PV 415P – 5) that contains shell fragments yields fish scales too. The shell fragments have 4.5 – 14.6 mm, and the scales have 2.8-3.5 mm. (Fig. 9 d).

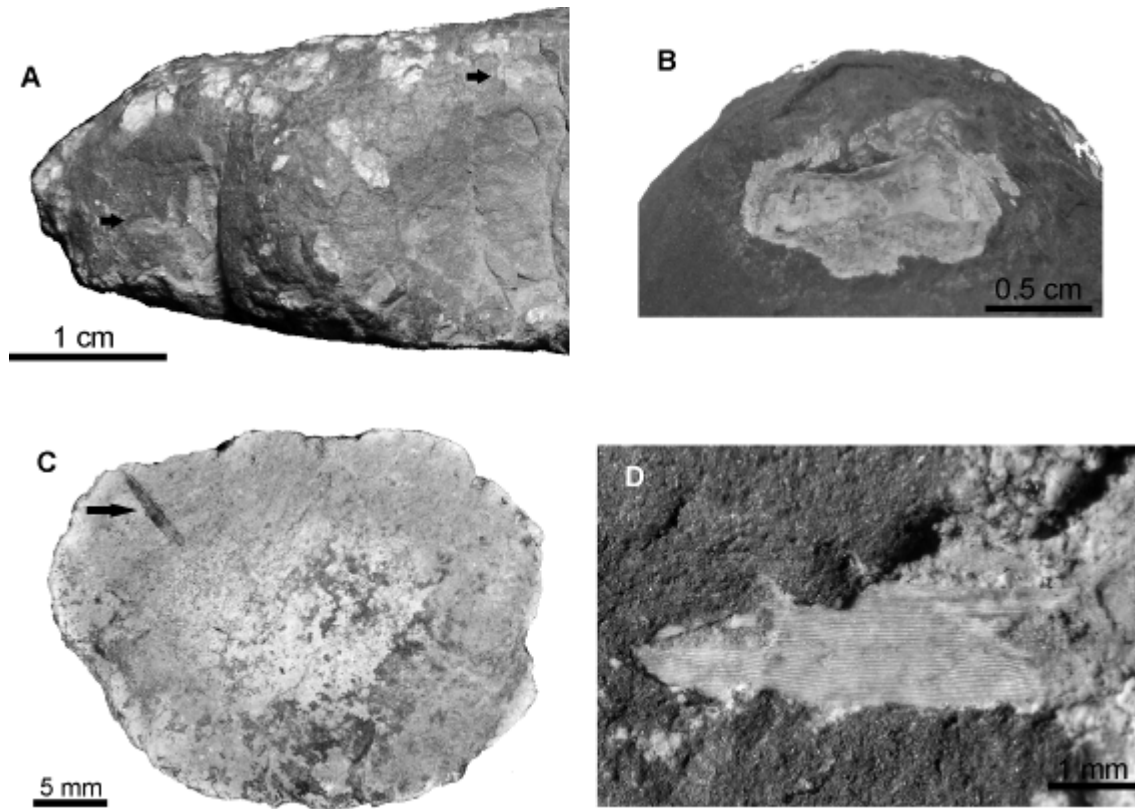


Figure 9: Coprolite inclusions from the Rio do Rasto Formation. A, Fish scales. B, Indeterminate phalange. C, Plant fragments. D, shell fragments.

#### SURFACE MARKS, ADHESIONS AND BORINGS

Surface marks and adhesions occur in all types of coprolites. An impression of a shell was found on the surface of a coprolite (Fig. 10a), and impressions of plants occur only in one coprolite (Fig. 10 b). Both coprolites are indeterminate.

Three coprolites collected in different locations bear invertebrate burrows (Fig. 10 c). One of the coprolites, a small amphipolar, contains a cavity with smooth margins; this cavity is 1.5 mm in diameter and 1.4 mm of depth. Two other coprolites preserving borings are indeterminate. These coprolites have filled and unfilled burrows, the unfilled ones have marks in the end. In the “Coproland” outcrop we have found coprolites of all types with desiccation cracks (Fig. 10 d). Sand grains were adhered to some indeterminate coprolites.

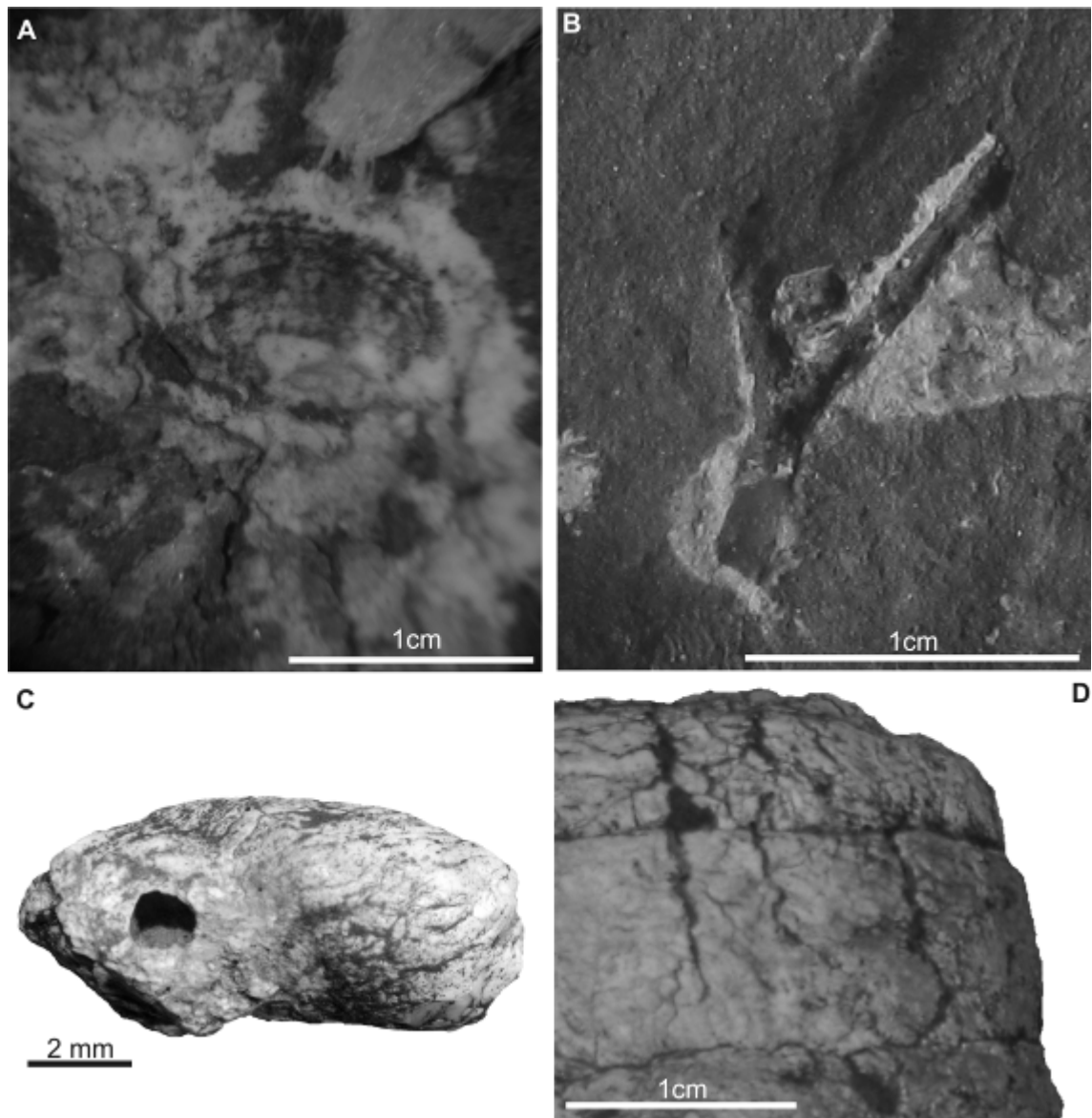


Figure 10: Surface marks and boring in the Rio do Rasto Formation coprolites. A, Shell impression. B, Plant impression. C, Invertebrate boring. D, Desiccation cracks.

#### THIN SECTION STUDIES

All the coprolites analyzed in thin section show the apatite matrix occurring as a white amorphous mass, having iron oxide inside, as darkish-red, brownish-red or black accumulations. The iron oxide also forms a thin, discontinuous external coating. The spiral coprolites have iron oxide in the center whorl and between the whorls. Diagenetic calcite is also present, like small crystals filling the empty spaces between the whorls, sealing cracks and replacing the apatite. The presence of microcrystalline pyrite is still common inside all types of coprolite.

The heteropolar coprolites have 5 rolls, with a few inclusions of fish scales (Fig. 11), bone fragments and fish teeth dispersed inside the whorls. The amphipolar type, by its turn, does not have internal structure but has inclusions of fish scales along its area. Dissolution of apatite and replacement by calcite are common features of them. Calcite is also found filling hollows and cracks within the coprolite.

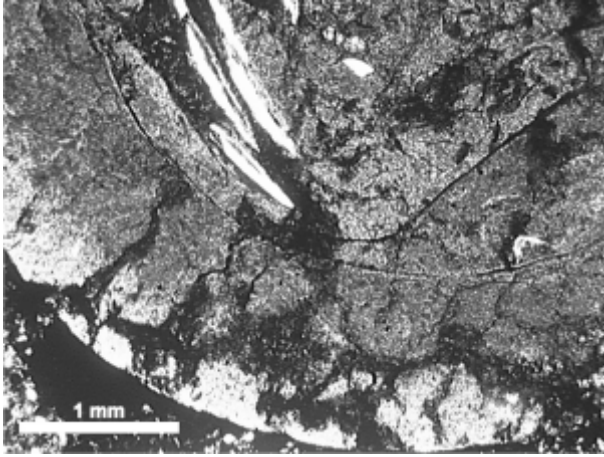


Figure 11: Thin section of a heteropolar coprolite with paleoniscoid fish scales.

The knot type has 3 rolls, bearing large quantities of inclusions that include fish scales, shells and teeth. In general, the last emerging edges of these coprolites are dissolved. Hollows and cracks are filled with calcite.

Only one of the coprolites analyzed in thin section does not have external or internal iron oxide. It corresponds to an amorphous indeterminate coprolite that presents considerable replacement of the original apatite matrix by calcite, as well as dissolution features. Irregular sand quartz grains are included in the re-crystallized calcitic matrix. This one was the only coprolite with a vegetal fragment identified inside of it. The plant fragment has sharp edges and green color.

#### X-RAY DIFFRACTION ANALYSES

Four coprolites, two heteropolar and two indeterminate were pulverized and analyzed with X-Ray diffractometer, utilizing the powdery methodology.

The PVC01 (Fig. 12a), 02 and 03 have fish scales inclusions, indicating that they were produced by carnivorous/omnivorous animals. The PVC04 (Fig. 12b) has plant fragments inside, and was probable produced by an herbivorous.

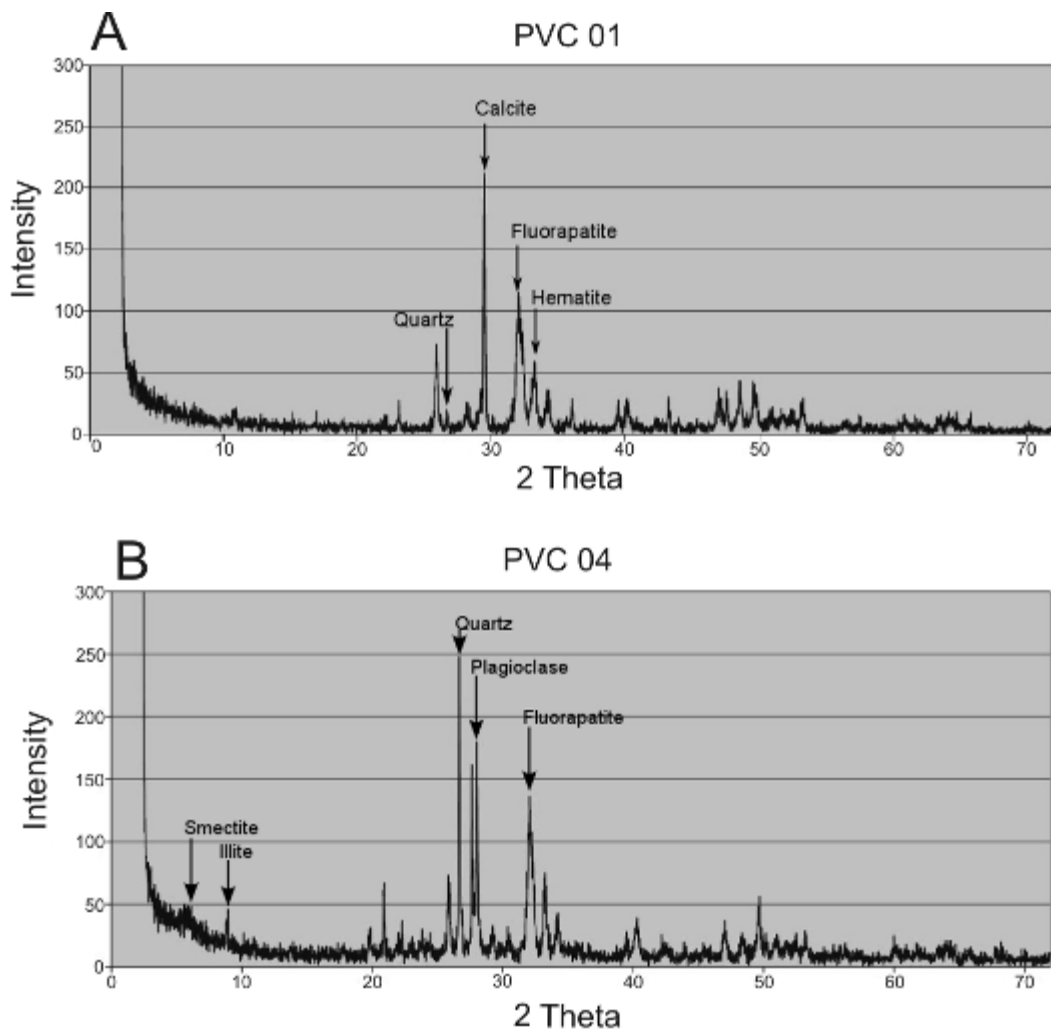


Figure 12: X-ray diffraction patterns for coprolites PVC01 and PVC04. Small vertical ticks mark major diffraction peaks of detected minerals. The coprolite PVC01 is a carnivore coprolite and the PVC04 is an herbivore coprolite.

The X-Ray diffraction pattern for the coprolite PVC01 is dominated by peaks of fluorapatite, hematite, calcite and quartz; PVC02 is dominated by peaks of fluorapatite, hematite and calcite; PVC03 is dominated by peaks of fluorapatite, hematite and quartz and PVC04 is dominated by peaks of fluorapatite, quartz, k-feldspar, plagioclase and clays.

Calcite and hematite were identified in thin section analysis as part of the coprolite diagenesis. Fluorapatite is the dominant mineral on the coprolite and must represent the fecal mass of hydroxyapatite when it was expelled. The peak of quartz is mostly from the sand grains adhered on the coprolite surfaces, but in PVC4 thin section sand grains had been also observed inside the fluorapatite matrix. X-Ray diffractometry could not detect pyrite probably due to its microcrystalline nature.

## TAPHONOMY

The assemblage of coprolites, represent a low-energy environment. Feces dropped in humid environments are probably preserved because they fell into swamps and pools where decay is retarded by rapid burial or by the acidity of the water (Thulborn 1991).

As regards only the small coprolites (1 – 3 cm) are complete, without any breakage, while about 5% of the large coprolites (4 – 11 cm) are complete. Large coprolites, even those collected in situ, break easily because of their size and weight. No signs of abrasion were found so the coprolites were not transported; probably they were only weathered out of the sediment. The presence of inclusions did not facilitate breakage, given that some small coprolites were composed almost only for scales.

Some coprolites have a flat undersurface that indicates the face that hit the ground after expelled. Lenticular outlines (flattened) may have been exaggerated due to the compaction of the enclosing sediments.

A lot of coprolites have a transitional zone in contact to the sediment; it may be a halo of sediment that was chemically altered by the contact with the feces (Thulborn 1991).

Unweathered coprolites have a concretion cape, with colors that vary from red to black, composed by iron oxide. Some of them were enveloped in a 0.5 – 2 mm thick black coat. The colors of the coprolites without this iron oxide cape are white to grey.

Red clay with silty (sometimes sand) grains was often found adhering to the surface of the specimens or inside fractures and shrinkage cracks.

## DISCUSSION

In general, coprolites with no oxide cape or any internal organization tend to have plant remains in their interior (i.e. they are produced by herbivores). Probably these coprolites do not attract the iron oxide because they are poor in phosphate due the alimentary habit of the herbivorous. It was noted in other herbivore coprolites described. Ghosh et al. (2003) affirmed that only a few were enveloped in a ferruginous or calcite coating while Chin (2007) and Hollocher et al. (2001) did not even mention any kind of cape. The formation of this cape in carnivorous coprolites might facilitate their preservation and help to explain why the record of carnivorous is more abundant than the herbivorous. Hollocher et al. (2001) said that, in herbivorous

coprolites which contain wood fragments inside, the bacteria within the wood induced initial mineralization of the coprolite, and, in so doing, created barriers that protected organic residues from subsequent destruction. Williams (1972) analyzed some spiral heteropolar bromalites and said that they did not represent fossilized feces, but are actually enterospirae mainly because he recognized mucosal folds inside the whorls. McAllister (1985) said that the characteristics described by Williams (1972) do not eliminate a cololitic-coprolitic origin. Sectioned specimens of Rio do Rasto coprolites show some structures that resemble those described by Williams (1972) but with some important differences: these structures occur only in some parts of the coprolite; and longitudinal wrinkles occur on the surface of the coprolites, indicating that they were fully extruded. In our opinion, the formation of these structures occurs because the decomposition of the feces modifies the consistence of the excreta, making the ribbons of feces less firm (mushy). Thus, the specimens from the Rio do Rasto Formation here studied are considered to be fully extruded feces.

There is no doubt that the spiral coprolites were produced by fishes. The spiral valve in the intestine, which produces those feces, is found mainly in elasmobranches and in many primitive bone fishes, except teleosts (Kardong 2002). No tetrapods have the slightest trace of this organ (Romer 1966).

Even though the producers were aquatic animals, some of the spiral coprolites from the "Coproland" present desiccation marks (Fig.10d), suggesting that they were deposited in sub aerial environment or that they were posteriorly exposed to the air (Jain 1983). Edwards and Yatkola (1974) argued that the water content of freshly extruded feces is likely to be of greater importance to the formation of desiccation cracks than the time of sub-aerial exposure. Otherwise, small amounts of montmorillonite clay will, in drying pools associated with a drastic change in the salinity, also promote the development of syneresis cracks (Burst, 1965; Northwood, 2005). Nevertheless, the geochemical analyses made on the studied material did not reveal the presence of montmorillonite.

Besides, in extant sharks the feces are comparatively drier because their intestines are covered by a mucous membrane that retards the passage of food and absorbs almost all the nutrients and water content (Storer et al. 1991). Based on this fact and on the absence of montmorillonite in the matrix we discard the possibility that the cracks found in the heteropolar coprolites were formed by syneresis. In addition, cracks in heteropolar coprolites are not documented in literature, probably because they are deposited in sub-aqueous environments. This context indicates a very unusual - perhaps



unique - occurrence for these coprolites of Rio do Rasto Formation. In our opinion, the cracking on the surface of these coprolites might have been produced by a late exposition of them to the air. Corroborating this hypothesis, the mudstones of the “Coproland outcrop”, where the coprolites were collected, present mud cracks, indicating that the lake had dried for some period and it might have exposed the spiral feces, generating the crack marks on them. It could also explain why we have found so many coprolites accumulated in a small area (about 100 m x 30 m). Probably, when the lake began to dry, pools were formed, keeping the fishes trapped and accumulating a huge quantity of their feces. Despite, these pools did not dried totally, since we do not find the skeletal remains of the fishes, but the level of the water took down enough to expose those feces closer to the margin.

The pyrite found inside the coprolites collected in this outcrop indicates that they produced an anoxic microenvironment inside of them, even out of the water. In current partially dried pool lakes, the trapped fishes absorb almost all the oxygen present in the water, also producing an anoxic environment. In such a case, however, it would not be possible the formation of an iron oxide cape around the coprolites as seen in the studied material, reinforcing the hypothesis they were exposed to the air.

Thus, cracks on the surface of the coprolites provide further evidence that parts of the lacustrine facies of the Rio do Rasto Formation experienced periods of sub-aerial exposition; besides, the cracks support the theory of Northwood (2005) that coprolites had a higher chance of preservation during dry seasons.

Almost all the inclusions found in the coprolites appear to be part of the preys of the coprolite producers, not accidentally ingested materials. However, one of the indeterminate coprolites (PV 415P – 5) bears shell fragments and scales inside of it. This coprolite is a controversy, since we do not know if the producer was an omnivore or ingested the shell remains or the scales accidentally. The shape of this coprolite does not provide precise information about the producer. Also, this specimen is quite huge (length 78.4 mm and width 45.8 mm), in comparison to the others and the shells inside of it are fragmented and appear to be macerated. The only animal that lived in this formation and whose diet is well known to include both bivalves and fishes are dipnoan. Besides, this coprolite, although having what appears to be a plant fragment inside, is covered by a cape of iron oxide, what contradicts the hypothesis of Hollocher et al. (2001).

The mineralogy change of the original hidroxyapatite to fluorapatite in the feces, during diagenesis, indicates an ion exchange with the ground water and

facilitates the preservation of coprolites, due to the fact that the chemical bonds in fluorapatite are stronger than those in hidroxyapatite, preventing dissolution.

## CONCLUSIONS

In the “Coproland outcrop” some indeterminate cylindrical coprolites appear to be produced by tetrapods, due to the absence of spiral morphology, characteristic of fishes. However, most of them were clearly produced by fishes, especially sharks. Taphonomic evidences indicate that even the spiral coprolites produced by fishes were exposed to air and therefore preserved desiccation marks, indicating that the lake, where these coprolites were deposited, was partially dried in some periods.

The large number of carnivore coprolites corroborates the tendency observed in the fossil record that carnivore coprolites are easily preserved in comparison with herbivore ones. Among these carnivores, the predominance of heteropolar coprolites indicates that sharks were the major predators in the lakes of the Rio do Rasto Formation in southern Brazil.

Spiral coprolites in the Permian of Brazil were hitherto known only from the Corumbataí Formation (Paraná Basin; Ragonha 1987) and the Pedra do Fogo Formation (Parnaíba Basin in north Brazil; Schwanke and Souto 2007). The specimens here referred reinforce the fact that coprolites constitute a potential source of valuable paleoecological data for the study of continental vertebrate communities.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We greatly acknowledge MSc. Alexandre Liparini, MSc. Marco Aurélio de França, Felipe Pinheiro, Flávio Pretto, Marcel Lacerda, Tatiana Bardola and Tomaz Melo for field work support and discussions, and Alessandra Boos for text revision. We specially thank Rodrigo Bandeira for improve and discuss our ideas. Dr. Victor Pereira for help the geochemical studies and Dr. Luis Fernando De Ros for thin section help. Financial support was provided by the CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - Brazil) through a study grant (PCD-D and AEQF) and the Project 478914/2006-7 (Edital MCT/CNPq 02/2006 - Universal).

## REFERENCES

- BARBERENA, M.C., ARAÚJO, D.C. and LAVINA, E. L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, 1, 5-20.
- BUCKLAND, W. 1829. On the discovery of coprolites, or fossil faeces, in the Lias at Lyme Regis, and in other formations. *Transactions of the Geological Society of London, Series 2*, 3, 223–236.
- BURST, J. F. 1965. Subaqueously formed shrinkage cracks in clay. *Journal of Sedimentary Petrology*, 35, 348–353.
- CHIN, K. 2007. The paleobiological implications of herbivorous dinosaur coprolites from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: Why eat wood? *Palaios*, 22, 554–566.
- , EBERTH, D.A., SCHWEITZER, M.H., RANDO, T.A., SLOBODA, W.J. and HORNER, J.R. 2003. Remarkable Preservation of Undigested Muscle Tissue Within a Late Cretaceous Tyrannosaurid Coprolite from Alberta, Canada. *Palaios*. 18 (3), 286-294.
- , and GILL, B.D. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web. *Palaios*, 11, 280–285.
- CISNEROS, J.C., ABDALA, F. and MALABARBA, M.C. 2005. Pareiasaurids from Rio do Rasto Formation, southern Brazil: Biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8 (1), 13-24.
- DIAS, E.V. and BARBERENA, M.C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 73(1):135- 143.
- EDWARDS, P.D. and YATKOLA, D. 1974. Coprolites of White River (Oligocene) carnivorous mammals: origin and paleoecologic and sedimentologic significance. *Contributions to Geology*, 13, 67– 73.

- GOLDRING, R., POLLARD, J.E. and RADLEY J.D. 2005. Trace fossils and pseudofossils from the Wealden strata (non-marine Lower Cretaceous) of southern England. *Cretaceous Research*, 26, 665-685.
- GHOSH, P., BHATTACHARYA, S.K., SAHNI, A., KAR, R.K., MOHABEY, D.M., and AMBWANI, K. 2003, Dinosaur coprolites from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Lameta Formation of India: Isotopic and other markers suggesting a C3 plant diet. *Cretaceous Research*, 24, 743–750.
- HOLLOCHER, T.C., CHIN, K., HOLLOCHER, K.T. and KRUGE, M.A. 2001. Bacterial residues in coprolite of herbivorous dinosaurs: Role of bacteria in mineralization of feces. *Palaios*, 16, 547-565.
- HOLZ, M., FRANÇA, A.B., SOUZA, P.A., IANNUZZI, R. and ROHN, R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 29, 381–399.
- HUNT, A. P., CHIN, K. and LOCKLEY, M.G. 1994. The palaeobiology of vertebrate coprolites. In Donovan, S. (ed.). *The palaeobiology of trace fossils*. John Wiley, London
- JAIN, S. L. 1983. Spirally coiled ‘coprolites’ from the Upper Triassic Maleri Formation, India. *Palaeontology*, 26, 813–829.
- KARDONG, K.V. 2002. The digestive system. In: *Vertebrates comparative anatomy, function, evolution*. 3rd ed. McGraw-Hill Company. 488-528.
- LANGER, M.C. 2000. The first record of dinocephalians in South America. Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 215, 69-95.

- MALABARBA, M.C., ABDALA, F., WEISS, F. and PEREZ, P.A. 2003. New data on the Permian fauna of Posto queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 6, 49-54.
- McALLISTER, J. A. 1985. Reevaluation of the formation of spiral coprolites. University of Kansas, *Paleontological Contributions*, 114, 1-12.
- MANCUSO, A.C., MARSICANO, C. and PALMA, R. 2004. Vertebrate coprolites from the Triassic of Argentina (Cuyana Basin). *Ameghiniana*, 41(3), 347-354.
- MENEZES, J.R.C. 2000. Estratigrafia do Neopermiano da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul. In: Holz, M. and De Ros, L.F. (eds). *Geologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre. 323-334.
- NEUMAYER, L. 1904. Die koprolithen des Perms von Texas. *Palaeontographica*, 51, 121-128.
- NORTHWOOD, C. 2005. Early Triassic coprolites from Australia and their palaeobiological significance. *Palaeontology*, 48 (1), 49-68.
- RAGONHA, E.W. 1987. "Coprólitos espiralados" da Formação Corumbataí. In: X Congresso Brasileiro de Paleontologia, *Annals...*, 1, 307-317.
- RICHTER, M. and LANGER, M.C. 1998. Fish remains from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of southern Brazil. *Journal of African Earth Science*, 27, 158-159.
- ROMER, A.S. 1966. *The vertebrate body*. Philadelphia and London, W.B. Saunders and Company, 627p.
- ROSA, R.A.R., CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S. and SILVA-PINEDA, A. 1998. Paleobiological implications of Campanian coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 142, 231-254.

- SCHWANKE, C. and SOUTO, P.R. de F. 2007. Coprólitos espiralados da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba. In: Ismar S. Carvalho; Rita C. T. Cassab; Cibele Schwanke; Marcelo A. Carvalho; Antonio C. S. Fernandes; Maria A. C. Rodrigues; Marise Sardenberg; Mitsuru Arai; Maria E. Q. Oliveira. (Org.). *Paleontologia: cenários da vida*. 1 ed. Rio de Janeiro: Interciência Ltda, 1, 111-120.
- SHARMA, R.K.N. KAR, A. AGARWAL and R. KAR. 2005. Fungi in dinosaurian (Isisaurus) coprolites from the Lameta Formation (Maastrichtian) and its reflection on food habit and environment. *Micropaleontology*, 51 (1), 73-82.
- SOUTO, P. R. F. and NAVA, W. 2007. Coprólitos de vertebrados da localidade de Presidente Prudente, Formação Adamantina, Bacia do Paraná. In: Ismar S. Carvalho; Rita C. T. Cassab; Cibele Schwanke; Marcelo A. Carvalho; Antonio C. S. Fernandes; Maria A. C. Rodrigues; Marise Sardenberg; Mitsuru Arai; Maria E. Q. Oliveira. (Org.). *Paleontologia: cenários da vida*. 1 ed. Rio de Janeiro: Interciência Ltda, 1, 517-522.
- . 2007. Os coprólitos da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro In: Ismar S. Carvalho; Rita C. T. Cassab; Cibele Schwanke; Marcelo A. Carvalho; Antonio C. S. Fernandes; Maria A. C. Rodrigues; Marise Sardenberg; Mitsuru Arai; Maria E. Q. Oliveira. (Org.). *Paleontologia: cenários da vida*. 1 ed. Rio de Janeiro: Interciência Ltda, 1, 811-818.
- STORER, T.I, USINGER, R.L., STEBBINS, R.C. and NYBAKKEN, J.W. 1991. *General Zoology*, 6 ed. McGraw-Hill Book Company New York.
- THULBORN, R. A. 1991. Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83, 341–366.
- WALDMAN, M. and HOPKINS, W. S. 1970. Coprolites from the Upper Cretaceous of Alberta, Canada, with a description of their microflora. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 7, 1295– 303.

WILLIAMS, M. E. 1972. The origin of 'spiral coprolites'. University of Kansas, Palaeontological Contributions, 59, 1–19.

WÜRDIG-MACIEL, N.L., 1975. Ichtiodontes e Ichtiodorulitos (Pisces) da Formação Estrada Nova e sua aplicação não estratigráfica do Grupo Passa Dois. Pesquisas, 5, 7–166.

**Capítulo 6 – ARTIGO SUBMETIDO NA REVISTA PALAIOS**PERMIAN TETRAPOD BURROWS IN EOLIAN DUNES OF THE PARANÁ  
BASIN, SOUTHERN BRAZIL

PAULA C. DENTZIEN-DIAS\*

JUAN C. CISNEROS

CESAR L. SCHULTZ

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia. Avenida Bento Gonçalves, 9500, Bairro Agronomia, CEP 91500-000, Po. Box 15001, Porto Alegre, RS, Brazil. e-mail: pauladentzien@gmail.com

\*Corresponding author.

RRH: PERMIAN BURROWS FROM BRAZIL

LRH: DENTZIEN-DIAS ET AL.

Keywords: tetrapod burrows, eolian dunes, Middle/Late Permian, ichnofossils, Paraná Basin

## ABSTRACT

We report a series of vertebrate burrows found in four different outcrops in southern Brazil. A total of 24 burrows were recognized, these are cylindrical, oblique, ranging from 4.5 cm to 37 cm in diameter and up to 98 cm in length. Three different burrow sizes were identified in the eolian strata. The smallest burrows typically tend to be rectilinear and the medium burrows are curved. The largest burrows may actually represent terminal chambers of the medium burrows. The burrows are filled by different sediment: massive sand, breccia sand blocks, eolian cross-strata and mud. The eolian cross-strata fill the proximal portions of some tunnels, suggesting that, after abandonment, sand drifts migrated into the open shafts. Conical openings of the smaller burrows suggests they were used as temporary shelters. The medium burrows have a bilobate floor indicating that they were used for a longer time. Probable burrow-makers of the medium tunnels are small cynodonts or therocephalians. Constructor candidates of the small burrows include tiny diapsids and parareptiles, although terrestrial arthropods cannot be ruled out. The different burrows here reported demonstrate that some Middle/Late Permian tetrapods in southern Brazil were burrow constructors and



were well adapted to the arid conditions of this region at that time. These are the first tetrapod burrows described from the Permian of South America and the oldest global record in eolian strata.

## INTRODUCTION

Burrowing behavior in vertebrates evolved as early as the Carboniferous (Olsen & Bolles, 1975) in fresh-water environments and may have been responsible for the success of many early-forms of the animal kingdom, certainly representing the first type of 'sheltering' (Kinlaw, 1999). In terrestrial ecosystems, burrowing behavior allows animals to escape harsh environmental conditions by taking advantage of equable burrow microclimates (Kinlaw, 1999). A rich record of vertebrate burrows from the Lystrosaurus Assemblage Zone (AZ) in the South African Karoo (Groenewald, 1991; Damiani et al., 2003; Abdala et al., 2006; Modesto & Botha-Brink 2010; Bordy et al., in press) and Antarctica (Miller et al., 2001; Sidor et al., 2008) evinces that burrowing was an important survival strategy for the P-Tr extinction recovery fauna.

The Paleozoic record of tetrapod burrows is scarce in comparison to the Mesozoic one (Groenewald, 1991; Miller et al., 2001; Groenewald et al., 2001; Damiani et al., 2003; Hasiotis, et al., 2004; Loope, 2006; 2008; Varricchio et al., 2007; Sidor et al., 2008; Dentzien-Dias et al., 2007; 2008; Martin, 2009). The oldest tetrapod burrow record is from the Lower Permian of Kansas, ascribed to the lysorophid amphibian *Brachydectes elongatus* (Hembree et al., 2004; 2005). Smith (1987) described helically spiraled burrows from the Upper Permian of South Africa and referred them to the dicynodont *Diictodon*, which is locally found preserved within the structures.

The oldest fossil record of vertebrate burrows in eolian cross-strata is hitherto limited to the Jurassic. In the Middle Jurassic of Utah, Escalante Member of the Entrada Sandstone, three different kinds of tunnels were found. The smaller has 3–12 mm in diameter, the second varies from 15–95 mm (Loope, 2008) and the third one consists in cylindrical large burrows up to 63 cm in diameter and 305 cm long (Loope, 2006). In the south hemisphere, in the Upper Jurassic of Brazil, three categories of burrows were recognized. Large tunnels, with a diameter ranging from 19 cm to 23 cm and 64–280 cm in length; medium burrows, 10–15 cm in diameter and 26–80 cm long; and, small burrows, up to 5 cm in diameter and up to 32 cm long (P.C. Dentzien-Dias, personal observation, 2009). In this paper, we present the oldest record of fossil tetrapod

burrows in eolian strata. In addition, these burrows represent the first record of fossils of any kind in the Permian eolian strata of the Paraná Basin in southern Brazil.

## GEOLOGY

The studied area is located at the south margin of the Paraná Basin (Fig. 1), a large intracratonic basin covering parts of south Brazil, Paraguay, Uruguay and Argentina. The Paraná Basin contains a stratigraphic record ranging from the Ordovician to the Cretaceous (Milani et al., 1998). The Permian basin fill comprises marine and continental deposits that can be sub-divided into Rio do Sul, Rio Bonito, Palermo, Tatuí, Irati, Serra Alta, Teresina and Rio do Rasto Formations (Holz et al., 2010).



Figure 1: Location of the Permian eolian strata within the state of Rio Grande do Sul.

The burrows described here were discovered in crossbedded sandstone facies located stratigraphically between the Rio do Rasto (Middle Permian) and Sanga do Cabral Formations (Lower Triassic), at the municipalities of São Gabriel, Rosário do Sul, Santana do Livramento and Mata, in the state of Rio Grande do Sul. It corresponds to an eolian package (~ 200 m) in the west and middle regions of the state, around the Sul-Rio-Grandense Shield (Soares et al., 2008). This unit comprises two facies associations: eolian dunes and interdune facies association (Lavina et al., 1993). It records a shift towards terrestrial and arid conditions of the basin, that took place at the end of the Permian (Milani, 1997; Holz et al., 2010). The identity of these eolian strata has long been disputed and is still a matter of debate, generating incompatible viewpoints. Andreis et al. (1980) referred these sandstones to the Pirambóia Formation, previously known from exposures in the states of São Paulo and Paraná, in the northeastern portion of the Paraná Basin. This proposal has been backed by other authors (e.g. Lavina et al., 1993; Dias & Scherer, 2008). However, the equivalence of the eolian dunes above the Rio do Rasto Formation of Rio Grande do Sul to the Pirambóia Formation of São Paulo and Paraná states, of Triassic/Jurassic age (Soares, 1975), is far from being widely accepted (e.g. Milani et al., 1998; Milani et al., 2007; Soares et al., 2008; Holz et al., 2010). Furthermore, Soares et al. (2008) consider that the eolian layers that occur at the mid-western portion of the Rio Grande do Sul State (where the burrows here studied were found) do not correspond to the layers that crop out at the eastern area of the state. According to Soares et al. (2008) the latter are the only rocks that should be considered as pertaining to the actual Pirambóia Formation known in São Paulo and Paraná states.

Considering that the equivalence among these two geological units is highly questioned, and in order to avoid confusion with a potentially non-homologous and non-contemporary formation in the north of the basin, we refrain from using the name “Pirambóia Formation” for the eolian dunes that overlie the Rio do Rasto Formation in the state of Rio Grande do Sul.

For the purpose of this work, we will follow the recent, comprehensive study of the Late Carboniferous-Permian succession provided by Holz et al. (2010). These authors consider the eolian strata here studied to be a facies that increases progressively towards the top of the Morro Pelado Member of the Rio do Rasto Formation. Accordingly, Holz et al. (2010) consider a large hiatus to be present between the Morro Pelado Member (including the eolian strata) and the Triassic Sanga do Cabral Formation in Rio Grande do Sul.

The age of these eolian strata has been the subject of much speculation. A Permian or a Permo-Triassic age has been advocated (e.g. Lavina et al., 1993), but these estimations are not based on biostratigraphic or radiometric data. Currently, no body fossils of any kind – invertebrates, vertebrates or plants – are known in the eolian strata under study. However, the tetrapod fauna recovered from the fluvio-lacustrine facies of the Morro Pelado Member in the state of Rio Grande do Sul, has been correlated to the *Tapinocephalus* AZ of the South African Karoo (Langer, 2000; Malabarba et al., 2003; Cisneros et al., 2005) of Guadalupian (Capitanian) age. On the other hand, tetrapod, microfossil and botanic data from Morro Pelado exposures in the state of Paraná, northeast of the basin (Barberena et al., 1985; Rohn & Rosler, 2000; Cisneros et al., 2005; Ferreira-Oliveira & Rohn, 2009) suggest an early Lopingian (Wuchiapingian) age. Considering this, a Late Guadalupian to Early Lopingian age is likely for the eolian dune facies of the Morro Pelado Member.

## DESCRIPTION

All 24 burrows and 6 top cones presented herein occur in section because the outcrops where they were found are road cuts. One outcrop, located at the BR 158 Highway in São Gabriel Municipality (Figs. 1, 2) yielded at least 16 burrows and 6 cones. The burrows here were found on both sides of the road, on a ~500 m long outcrop. Only one burrow was found at each of the three remaining sites. Overall, three different burrow sizes (Table 1) were recognized and are described below.

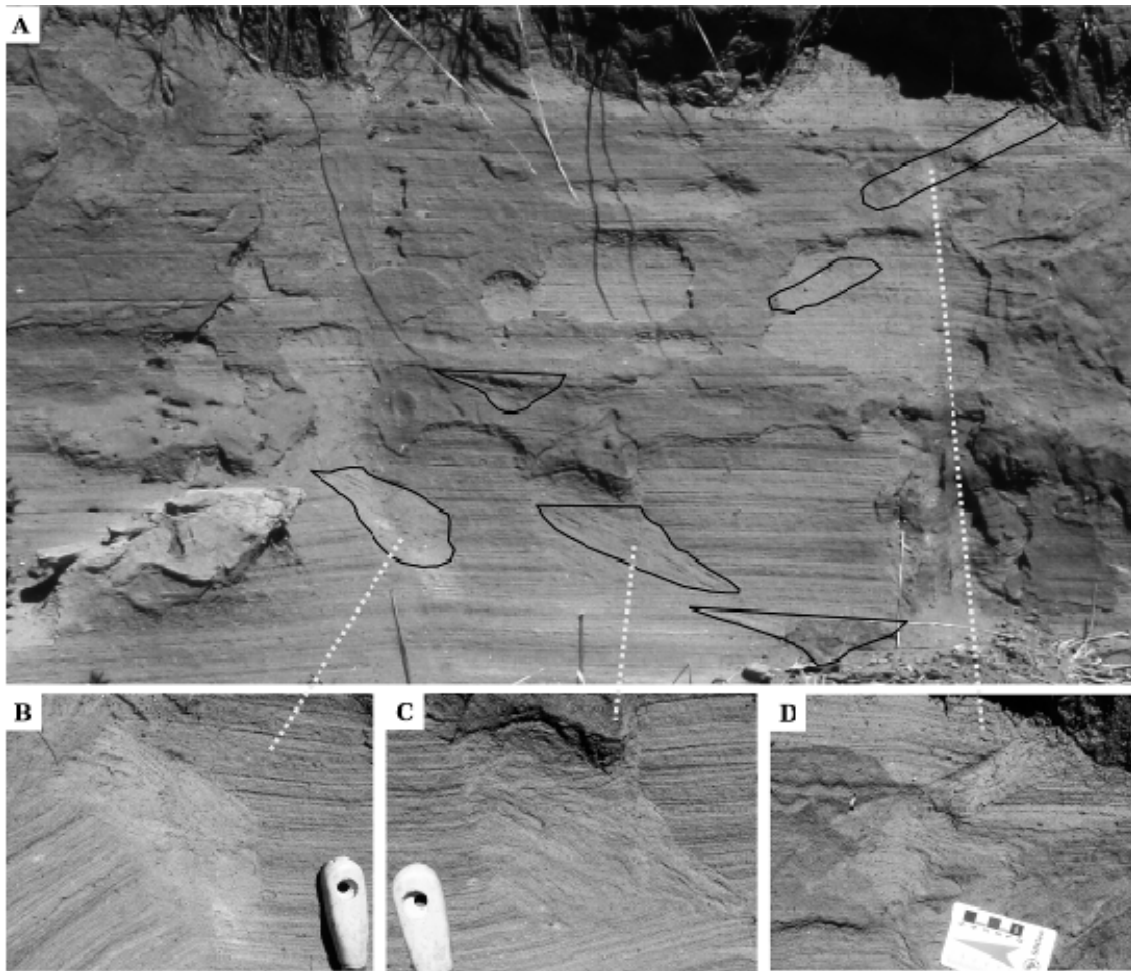


Figure 2: A) General view of six burrows within the outcrop located on a road cut at BR 158 Highway, east side of the road, in the municipality of São Gabriel, Rio Grande do Sul State. These burrows are distributed within an area of 65 x 190 cm. B, C) Close-ups of cone tops, and D) close-up of small burrow.

	Small Burrows	Medium Burrows	Large Burrows	Cone tops
Diameter (largest)	Mean: 4 ; Range: 4 – 7 cm	Mean: 10 ; Range: 9 – 15 cm	Mean: 27 ; Range: 27 – 37 cm	P - Top: 10 V - Top: 15 cm; Bottom:
Length	Range: 30 – 60 cm	Range: 33 – 98 cm	-	-
Architecture	Cylindrical tube to slightly curved.	Elliptical in cross section; gently curved. The 'floor' is divided into two equal sloping surfaces.	Rounded.	Vertical (V) and perpendicular (P) cones.
Angle of penetration	30°	40°	-	Perpendicular 35°
Filling	Massive sandstone; cross-strata.	Massive sand and/or breccia sand blocks. One burrow bears a mudstone layer in the top.	Massive sand and breccia sand blocks.	Structure-less sand and cross-strata.
Quantity	3	17	4	6
São Gabriel site (UTM 21J 726442E/6665124N)	2	13	3	6
Mata site (UTM 21J 740401E/6719120N)	1	1	1	-
Santana do Livramento site (UTM 21J 687426E/6600640N)	-	2	-	-
Rosário do Sul site (UTM 21J 689083E/6639305N)	-	1	-	-
Interpretation	Burrow build by an animal smaller than 4 cm to 7 cm wide.	Burrow dugged by an animal within 8 – 14 cm in width.	Terminal chamber of the medium burrows.	Entrance of the small burrows. (P) The sand was moist; (V) dry sand.

Table 1: Characteristics of different types of burrows and cone tops.

### Small Burrows

These are typically simple straight to slightly curved tubes (Fig. 3). Burrow diameter ranges from 4–7 cm and length up to 60 cm. The burrows dip about 30° to the eolian cross-strata. These are filled by massive sandstone, except one that bears cross-strata at the entrance (Fig. 3). Three burrows with these characteristics were found.

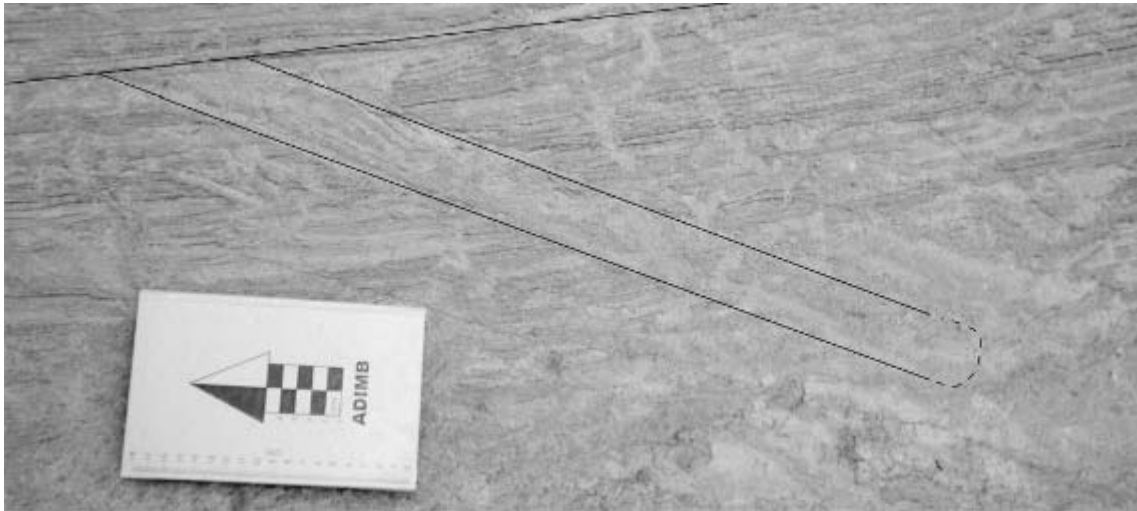


Figure 3: Small burrow in the municipality of Mata, located on a road cut at the entrance of the city, east side of the road, some 500 m from BR 287 Highway. Stratification in upper portion of burrow indicates eolian sand prograded left to right.

### Medium Burrows

Seventeen medium burrows were found in the eolian strata. Such burrows are 9–15 cm in diameter and 33–98 cm in length. In lateral view some are gently curved (Fig. 4). All these burrows are typically inclined 40° to the horizontal. Most are elliptical in cross-section (wider than taller). All tunnels are filled by massive sand and/or breccia sand blocks (Fig. 5). One burrow bears a small mudstone layer (Fig. 6a). This burrow was filled primarily by massive sand and later by mud. The sand that filled the burrows is slightly coarser than the sand of the eolian dunes. Two burrows found in different outcrops have a ‘floor’ divided into two equal sloping surfaces (Fig. 6) with a medium distance between the slopes of 7 cm.



Figure 4: Medium, curved burrow filled by massive sand. Located in a road cut at BR 158 Highway, east side of the road, in the municipality of São Gabriel.

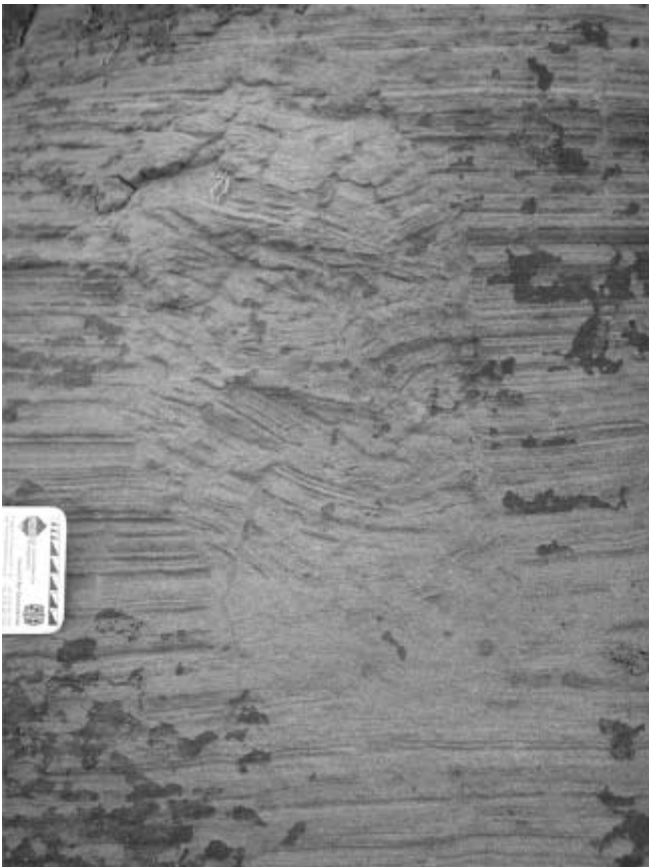


Figure 5: Medium burrow located in the municipality of Rosário do Sul, on a road cut at BR 158 Highway, east side of the road, Rio Grande do Sul State. The burrow was filled by massive sand (at the base) and breccia blocks (at the top).



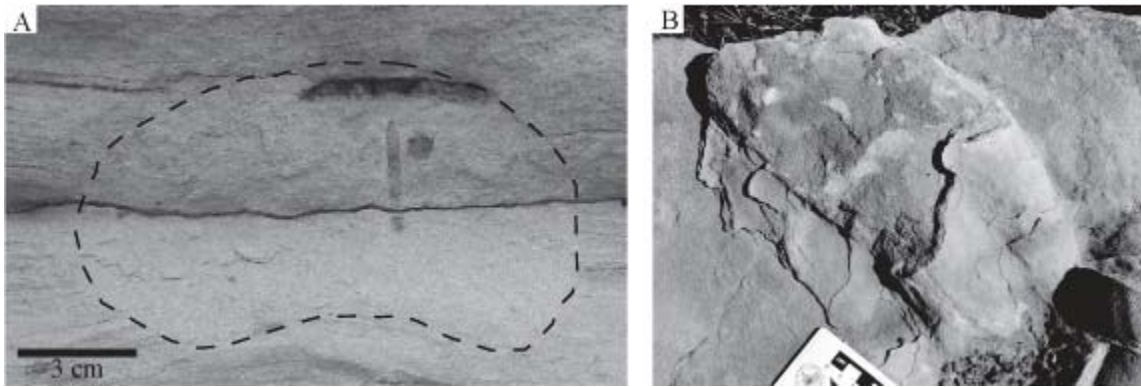


Figure 6: Medium burrows with bilobate floors. A) Burrow located on a road cut at BR 158 Highway, west side of the road, São Gabriel Municipality. Note the mudstone infilling at the top; B) Ex situ rolled up burrow sole cast of a float block containing a medium bilobate burrow. Found a few meters north of a vicinal road at Santana do Livramento Municipality.

### Large Burrows

Four large burrows were recognized. The large burrows are rounded or ellipsoidal and their larger diameter varies from 27 cm to 37 cm. Curiously, no elongate tunnels were found with this diameter (see discussion). These burrows were filled by massive sand and breccia sand blocks.

### Other Burrow-Related Structures

Besides the tunnels, two types of flat-topped, sand filled cones were also found associated in the same outcrops. These structures have a sharp contact with the surrounding strata. The first type of these cones is vertical (Fig. 7) filled by structureless and laminated, concave-up, sand. The second type has its top perpendicular to the strata (Fig. 8) in an angle of XX and is filled by cross-strata and massive sand. Only six cones were found, 3 vertical and 3 perpendiculars.

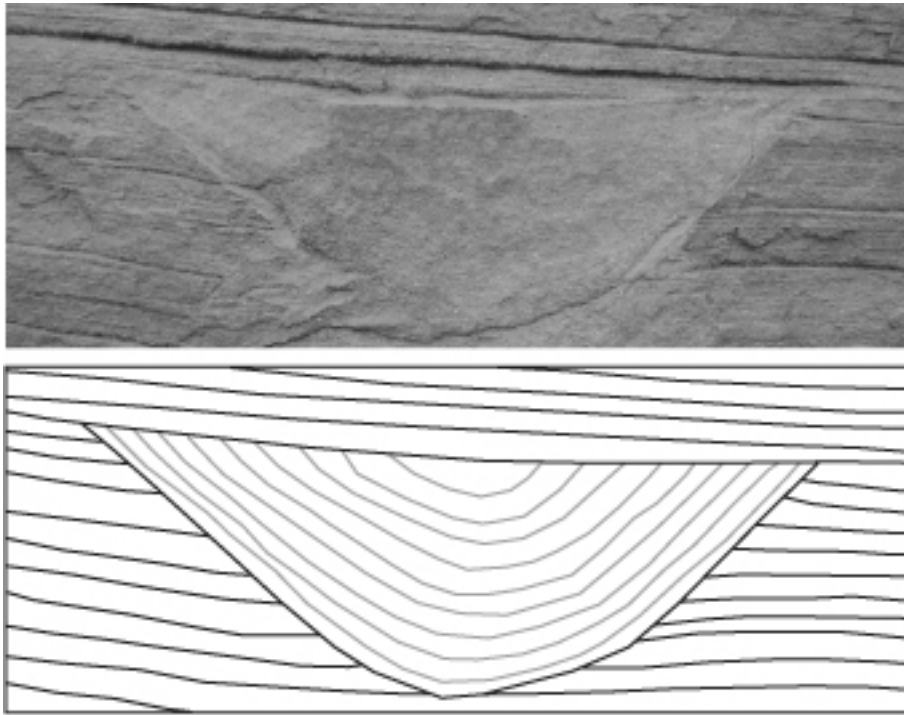


Figure 7: Vertical cone filled by stratified sand. Located on a road cut at BR 158 Highway, east side of the road, in the municipality of São Gabriel.

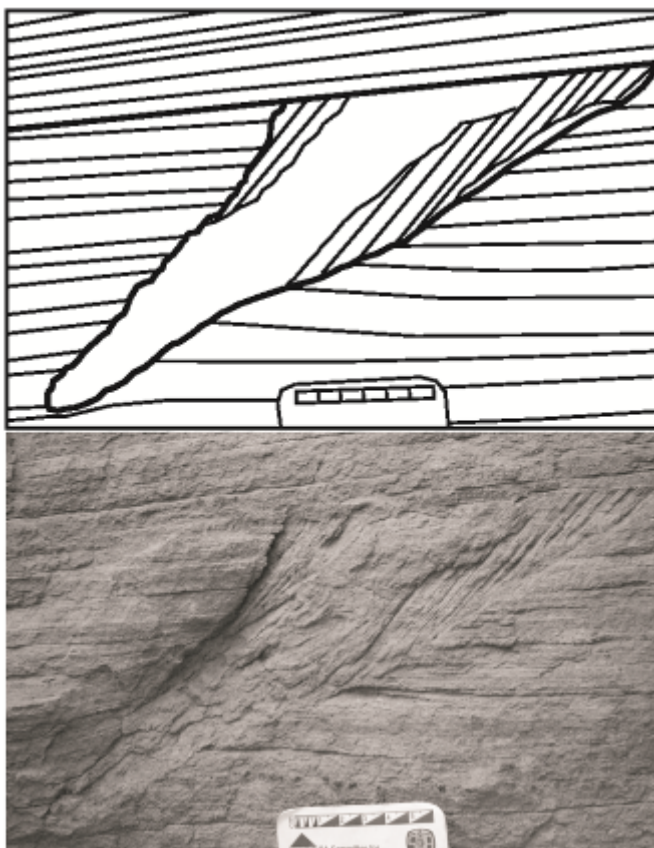


FIGURE 8: Perpendicular cone filled by cross-strata and massive sand. Located on a road cut at BR 158 Highway, east side of the road, in the municipality of São Gabriel.

## DISCUSSION

### Comparisons and Functional Interpretations

The global record of Permian vertebrate burrows is scarce, being virtually restricted to the Lower Permian of North America (Hembree et al., 2005) and the Upper Permian of South Africa (Smith, 1987), plus dipnoan estivating chambers found in many basins (Carlson, 1968; Surlyk et al., 2008). These burrows are described for floodplain and lake environments.

Several tunnels here presented are very similar to the previously oldest records in eolian strata from the Middle Jurassic of the United States (Loope, 2006; 2008), and also to burrows found in the eolian dunes from the Upper Jurassic of southern Brazil (Dentzien-Dias et al., 2007; 2008). This is a consequence of factors that did not vary with geological time and that affect the construction of burrows in sand, such as humidity, instability, grain size, presence/absence of vegetation, density and packing (Bagnold, 1954). As a result, the burrow architectures are very similar through different eras, regardless of the tracemaker.

The flat-topped cones are interpreted as the entrance of the small burrows (Figs. 9A–B). One of the two types of cones (having a vertical opening, Figs. 7, 9), is very similar to those described by Loope (2008) from the Jurassic dunes of the Entrada Sandstone of Utah. Loope (2008) noted that the burrows may have been excavated while the sand was still moist and that the conical pits were formed when sand collapsed into the entrance of these burrows as the superficial layer of sand dried.

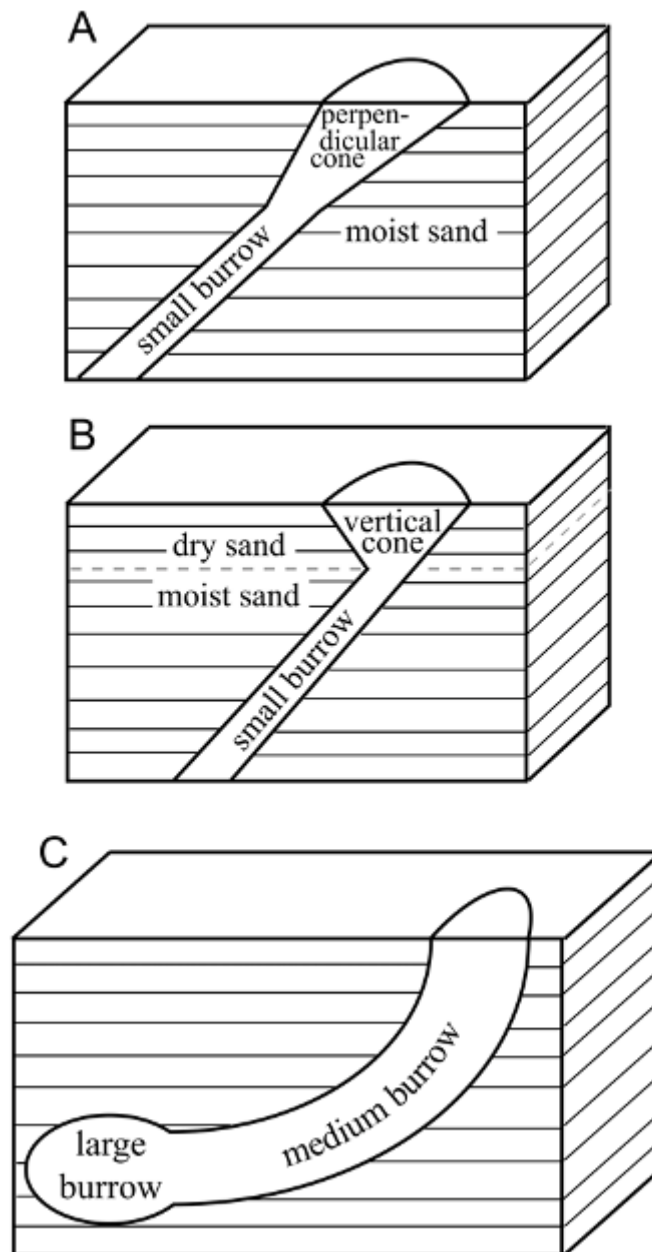


Figure 9: Reconstruction of the burrows. A) Small tunnel having a perpendicular cone, sand is moist till surface. B) Small burrow with a vertical cone. The sand surface was dry, where the cone is located, and moist in the subsurface. C) Medium burrow, a “large burrow” is here interpreted as the terminal chamber.

The second kind of conical pits has its opening inclined to one side (Figs. 8–9). This difference reflects distinct conditions in the moisture of the sediment because dry sand would not be able to support inclined openings. Therefore, immediately before the dune surface dried out, the wind blew sand to the burrow and covered it with massive sand – by grain fall – or with the migration of eolian cross-strata over the burrow. This suggests that such burrows were used as temporary shelters. These

different kinds of cones do not appear to be different sections of the same structure. One of the cones was excavated and do not change the angle.

All burrows in side view have a steep penetration angle, with dips about 30°–40°. This pronounced dip may be related to the fact that in arid environments animals look for rapid access to the lower strata that are more firm, humid and with a more uniform temperature. Sand is a poor conductor of heat and even the temperature changes that occur in the desert are inappreciable at a depth of 20 cm below the surface (Bagnold, 1954, p. 245). The simple medium burrows here studied resemble those built by extant mammals, such as, platypuses, armadillos and pangolins, that use their burrows only for sheltering, not for food gathering and storage (Reichman & Smith, 1990).

The large burrows always crop out as rounded structures, never as elongate tunnels. Due to this, we propose that the former actually represent the terminal chambers of the medium burrows (Fig. 9c). In the recent, even burrows with terminal chambers can be used as a temporary shelter by vertebrates (Reichman & Smith, 1990). However, the bilobate floors evince a constant transit of animals, indicating that the tunnel was used for a long period.

No scratch marks of any kind were found in the internal surfaces of the burrows. This might be a result of their construction in friable sand and consequent easy erosion, because grainflows can be caused by the animal that inhabits the burrow as it passes contacting the walls.

Complex burrows with a significant number of t-junctions and branches are difficult to be constructed in sand, especially if the passage radius is larger than 5cm. This level of complexity facilitates collapses of the tunnel walls. For instance, well known complex burrows provide the advantages of increased heat loss or gain resulting in more consistent subsurface temperature and humidity when there were seasonal or extreme surface conditions (Meyer, 1999). The ichnogenus *Daimonelix*, a helical burrow that has an entrance mound and turnaround, a helical shaft, and a lower living-chamber (Meyer, 1999; Smith, 1987) known since the Permian, is not found in dune environments. Martin and Bennett (1977) suggested that beavers may have tunneled into already lithified sediment in the Miocene. This explains why animals that live in arid sand dune environments do not build complex tunnels, even though complex burrows provide such enormous advantages to the constructor. Some animals that live in humid sand dune environments, like the South American rodent tuco-tuco (*Ctenomys*) and the North American pocket gopher (*Geomys*) (Schmesser and Loope,

2009), excavate complex burrows. These tunnels are superficial, only 10 cm deep, because the necessary humidity for maintaining the integrity of the burrow is more superficial (P.C. Dentzien-Dias, personal observation, 2009).

According to Andersen (1982), the costs of digging a burrow are directly related to its geometry and dimension, and minimizing the diameter of a tunnel is especially important in reducing overall excavation costs. It suggests that the body size of the animal that excavates the Permian tunnels here described should not be smaller than the size of the burrow itself. Thereby, the builders of the small tunnels should not be smaller or larger than 4 cm to 7 cm wide, while the constructors of the medium burrows would have 8–14 cm in width. It has to be noted, however, that Groenewald et al. (2001) reported tunnels that might have been constructed by individuals that are much smaller than the average diameter.

It is noteworthy that the large number of burrows recognized in one of the sites here studied, contrasts to their scarcity in other outcrops and their apparent absence at most localities surveyed during our study. The presence of at least 16 tunnels and 6 cones in a small area at the São Gabriel road cut (Fig. 2, Table 1) are interpreted as an indication of a more favorable area for burrow construction. The reasons behind this could be related either to advantageous soil characteristics or to accessibility to water and/or food resources.

#### Who Excavated the Burrows?

No skeletal remains were found in the infill of the tunnels here studied. The arid paleoenvironment inferred from the eolian dune sandstones where our material is preserved makes it very unlikely that the tunnels were constructed by vertebrates highly dependent on water like dipnoans or the lysorophid amphibians. The Permian records of *Daimonelix* were related to the small dicynodont *Diictodon* by Smith (1987). These burrows are interesting because they are of earliest Late Permian age and *Diictodon* is known since the Guadalupian, thus, being contemporaneous with the burrows described herein. Nevertheless, the helical nature of *Daimonelix* precludes comparisons with our tunnels.

The bilobate floors (Fig. 9) present in the medium size burrows may provide a clue to their constructors. Similar floors are present in Lower Triassic tunnels from the Karoo that have been referred to the cynodonts *Thrinaxodon* and *Trirachodon* (Groenewald et al., 2001; Damiani et al., 2003). According to Damiani et al. (2003) this floor design is unique to non-mammalian cynodonts as it is absent in the burrows

excavated by the dicynodont *Diictodon* (Smith, 1987) as well as in those constructed by extant mammals (Voorhies, 1975). The bilobate floor design of these tunnels has been explained, in the first case, as a result of the locomotion on a semi-sprawling stance of *Thrinaxodon* (Damiani et al., 2003); and in the second, by the two-way transit of two or more *Trirachodon* individuals (Groenewald et al., 2001). The *Trirachodon* tunnels are, thus, proportionally wider than the *Thrinaxodon* ones, and similar in cross section to our specimens (Fig. 7; Groenewald et al., 2001, fig. 7). Contrary to our material, however, the *Trirachodon* burrows are branched. We consider unlikely that the bilobate floors here found were used as a two-way transit in burrows because the costs of constructing and maintaining an unnecessarily large burrow in dry eolian strata are too high.

Considering that bilobate floors have never been reported for vertebrates other than non-mammalian cynodonts (but see below), the possibility that therapsids excavated our tunnels must be considered. It has to be noted, however, that cynodonts are very scarce in the early Late Permian, and currently unknown in the Middle Permian (Botha et al., 2007). Alternatively, therocephalians, a group that is closely related to cynodonts, could be the diggers of the medium burrows, since they are well represented in lower Lopingian strata (Abdala et al., 2008). Some of these therocephalians, such as *Hofmeria*, *Mirotenthes* and *Ictidosuchoides*, from the South African Karoo, are small enough to fit in the medium burrows here presented. No small therocephalians, however, are known in Guadalupian strata.

If the age of the eolian dunes of the Morro Pelado Member is Guadalupian, as it is currently suggested by the known vertebrate fauna of Rio Grande do Sul, which is correlated to the Karoo *Tapinocephalus* AZ (Cisneros et al., 2005), the burrow-maker becomes more enigmatic. We can posit that (1) these medium burrows were made by small cynodonts or cynodont-like species (i.e., therocephalians) whose skeletal remains are not yet recorded in Guadalupian strata, or (2) that these burrows were made by other small tetrapods known in the Guadalupian. If the latter is correct, we are forced to exclude small dicynodonts, because the well known burrows of *Diictodon* have a very different architecture (Smith, 1987), leaving the stocky parareptile *Eunotosaurus* from South Africa as the only remaining size-compatible candidate known from *Tapinocephalus* AZ age rocks.

Recently bilobate floor burrows were found in the Lower and Middle Triassic of Antarctica, being referred, respectively, to cynodonts and procolophonids (Sidor et al., 2008). The burrows ascribed to procolophonids, however, are much

smaller than the medium burrows here described and the identification of their burrow-maker was tentative due the absence of skeletal remains (Sidor et al., 2008).

Regarding the small tunnels, some Permian tetrapods are good burrow-maker candidates. Although no small tetrapods from the Permian (id est. smaller than *Diictodon*) have been recognized within an unquestionable burrow structure, there is taphonomic evidence showing that some species from the Karoo Basin had behavioral strategies that are compatible with burrow making. These include millerettid and procolophonoid parareptiles, and the small diapsid *Youngina capensis*. Monospecific aggregations of two or more, aligned or intertwined, fully articulated skeletons are known from the procolophonoids *Anomoiodon liliensterni* (Säilä 2009), *Procolophon trigoniceps* (deBraga, 2003) and 'Owenetta' *kitchingorum* (Reisz & Scott, 2002; see also Abdala et al., 2006), the millerettid *Milleropsis pricei* (Watson, 1957; Gow, 1972) and the small diapsid *Youngina capensis* (Smith & Evans, 1995, 1996). Comparison with modern lizards indicates that these aggregations are a result of denning behavior that usually takes place within a burrow or other refuge (e.g. beneath a log) (Smith & Evans, 1996). Procolophonoids are first known from the *Cistecephalus* AZ and *Youngina* is known from the underlying *Tropidostoma* AZ, both of Wuchiapingian age, and are compatible with the probable age of the eolian strata of the Rio do Rasto Formation as based on fossil data from other states. On the other hand, millerettids are first known in the *Tapinocephalus* AZ (Cisneros et al., 2008) of Guadalupian age, to which the Rio do Rasto Formation is correlated based on its tetrapod fauna in the state of Rio Grande do Sul. Although we think that these tetrapods are the prime burrow-maker candidates, we cannot completely rule out the possibility that these tunnels were excavated by arthropods. A desert precludes the activity of crustaceans, however, there are other terrestrial arthropods that inhabit dry environments which construct tunnels similar to the small ones here reported, notably wasps and spiders (Ahlbrandt et al., 1978). The burrows of spiders and wasps known from eolian dune environments, however, have a smaller diameter than the small burrows described here (Ahlbrandt et al., 1978).

Another possible tracemaker are scorpions. Scorpion (Arachnida: Scorpiones) burrows are composed of a single entrance, spiral tunnel and terminal chamber (Hasiotis and Bourke, 2006).



## CONCLUSIONS

The first tetrapod burrows from the Permian of South America are described. They represent the oldest global record of burrows in eolian dunes, extending their presence in the fossil record more than 65 Ma, back to the Middle/Late Permian. The burrows found in the Middle/Late Permian deserts of Rio Grande do Sul State have simple architectures. The small burrows were filled rapidly by sand, indicating that they were used as temporary shelters by animals that would spend most of their lives above the substratum. On the other hand, the bilobate floor in the medium burrows indicates that these tunnels were used for a long period of time and that one or more animals used the burrow as a permanent shelter, a conclusion partially backed also by the presence of terminal chambers. The fossorial behavior shown by the Permian tetrapods of Rio Grande do Sul evince that these animals were well adapted to western Gondwanaland paleoenvironments with seasonal, adverse climatic conditions.

## ACKNOWLEDGMENTS

We are indebted to Alexandre Liparini and Ana Emilia Q. de Figueiredo for field work support and discussions, and Alessandra Boos for text revision. Financial support was provided by the CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) through a study Grant (PCD-D) and the Project 478914/2006-7 (Edital MCT/CNPq 02/2006 - Universal).

## REFERENCES

- ABDALA, F., RUBIDGE, B.S., HEEVER, J.H., and VAN DEN., 2008, The oldest theriocephalians (Therapsida, Eutheriodontia) and the early diversification of Therapsida: *Palaeontology*, v. 51, p. 1011–1024.
- ABDALA, F., CISNEROS, J. C. and SMITH, R. M. H., 2006, Faunal aggregation in the Early Triassic Karoo Basin: earliest evidence of sheltersharing behavior among tetrapods?: *PALAIOS*, v. 21, p. 507–512.
- AHLBRANDT, T.S., ANDREWS, S. and GWYNNE, D.T., 1978, Bioturbation in eolian deposits: *Journal of Sedimentary Petrology*, v.48, p.839–848.

- ANDERSEN, D.C., 1982, Below ground herbivory: The adaptive geometry of geomyid burrows: *American Naturalist*, v. 119, p.18–28.
- ANDREIS, R.R.; BOSSI, G.E. and MONTARDO, D.K., 1980, O grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul: In: *Congresso Brasileiro de Geologia*, 31., Camboriú, *Anais do Congresso Brasileiro de Geologia*, v.2, p.659–673.
- BAGNOLD, R.A., 1954, *The physics of blown sand and desert dunes*: Methuen and Co., Ltd., London, 265 p.
- BARBERENA, M.C., ARAÚJO, D.C., and LAVINA, E. L., 1985, Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil: *National Geographic Research*, v. 1, p. 5–20.
- BOTHA, J, ABDALA, F. and SMITH, R., 2007, The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia: *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 149, p. 477–492.
- BORDY, E.M, SZTANÓ, O., RUBIDGE, B.S. and BUMBY, A. (in press), Early Triassic vertebrate burrows from the Katberg Formation of the south-western Karoo Basin, South Africa: *Lethaia*.
- CARLSON, K. J., 1968. The Skull Morphology and Estivation Burrows of the Permian Lungfish, *Gnathorhiza Serrata*. *The Journal of Geology*, Vol. 76, No. 6, pp. 641-663.
- CISNEROS, J. C., ABDALA, F. and MALABARBA, M. C., 2005, Pareiasaurids from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin: *Revista Brasileira de Paleontologia*, v.8, p.13–24.
- CISNEROS, J.C., RUBIDGE, B.S., MASON, R., and DUBE, C., 2008, Analysis of millerettid parareptile relationships in the light of new material of *Broomia perplexa* Watson, 1914, from the Permian of South Africa: *Journal of Systematic Palaeontology*, v.6 (4) p.453–462, doi:doi:10.1017/S147720190800254X.
- DAMIANI, R., MODESTO, S., YATES, A., NEVELING, J., 2003, Earliest evidence of cynodont burrowing: *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, v. 270, p.1747–1751.

- DEBRAGA, M., 2003, The postcranial skeleton, phylogenetic position, and probable lifestyle of the Triassic reptile *Procolophon trigoniceps*: *Canadian Journal of Earth Sciences*, v.40, p. 527–556.
- DENTZIEN-DIAS, P.C., SCHULTZ, C.L., SCHERER, C.M.S. and LAVINA, E.L., 2007, The trace fossil record from Guar Formation (Upper Jurassic?), Southern Brazil: *Arquivos Do Museu Nacional*, v. 65 (4), p. 585–600.
- DENTZIEN-DIAS, P.C., SCHULTZ, C.L. and BERTONI-MACHADO, C., 2008, Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guar Formation (Upper Jurassic), southern Brazil: *Journal of South America Earth Science*, v.25, p.196–202, doi:10.1016/j.jsames.2007.08.008.
- DIAS, K.D.N, and SCHERER, C.M.S., 2008, Cross-bedding set thickness and stratigraphic architecture of aeolian systems: An example from the Upper Permian Pirambia Formation (Paran Basin), southern Brazil: *Journal of South American Earth Sciences*, v.25, p.405–415.
- FERREIRA-OLIVEIRA, L.G. and ROHN, R., 2009, Leaiid conchostracans from the uppermost Permian strata of the Paran Basin, Brazil: Chronostratigraphic and paleobiogeographic implications: *Journal of South American Earth Sciences*, v. 29, p. 371–380.
- GOW, C.E., 1972, The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria): *Journal of Zoology*, v. 167, p. 219–264.
- GROENEWALD, G.H., 1991, Burrow casts from the *Lystrosaurus-Procolophon* Assemblage Zone, Karoo sequence, South Africa: *Koedoe*, v.34, p. 13–22.
- GROENEWALD, G.H., WELMAN, J. and MACEACHERN, J.A., 2001, Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Dreikoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa: *PALAIOS*, v.16, 148–160, doi: 10.1669/0883-1351(2001)016<0148:VBCFTE>2.0.CO;2.
- HASLOTIS, S.T., WELLNER, R.W., MARTIN, A.J, and DEMKO, T.M., 2004, Vertebrate Burrows from Triassic and Jurassic Continental Deposits of North America and Antarctica: Their Paleoenvironmental and Paleocological Significance: *Ichnos*, v.11, p.103–124, doi:10.1080/10420940490428760.

- HASIOTIS, S.T. and BOURKE, M.C., 2006, Continental trace fossils and museum exhibits: displaying organism behaviour frozen in time: *The Geological Curator*, 8 (5):211-226.
- HEMBREE, D.I., MARTIN, L.D. and HASIOTIS, S.T., 2004, Amphibian burrows and ephemeral ponds of the Lower Permian Speiser Shale, Kansas: evidence for seasonality in the midcontinent: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 203(1–2), 127–152, doi:10.1016/S0031-0182(03)00664-3.
- HEMBREE, D.I., HASIOTIS, S.T. and MARTIN, L.D., 2005, *Torridorelugium Eskridgensis* (new ichnogenus and ichnospecies): amphibian aestivation burrows from the Lower Permian Speiser shale of Kansas: *Journal of Paleontology*, v. 79(3), p. 583–593, doi: 10.1666/0022-3360(2005)079<0583:TENIAI>2.0.CO;2.
- HOLZ, M., FRANÇA, A.B., SOUZA, P.A., IANNUZZI, R. and ROHN, R., 2010, A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America: *Journal of South American Earth Sciences*, v.29, p. 381–399, doi:10.1016/j.jsames.2009.04.004.
- KINLAW, A., 1999, A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments: *Journal of Arid Environments*, v.41, p. 127–145.
- LANGER, M.C., 2000, The first record of dinocephalians in South America. Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná basin, Brazil: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, v.215, p. 69–95.
- LAVINA, E.L.C., FACCINI, U.F. and RIBEIRO, H.J.S., 1993, A Formação Pirambóia (Permo-triassico) no estado do Rio Grande do Sul. *Acta Geologica Leopoldensia*, v. 38, p. 179–197.
- LOOPE, D.B., 2006, Burrows dug by large vertebrates into rain-moisted Middle Jurassic sand dunes: *The Journal of Geology*, v.114, p. 753–762.
- LOOPE, D.B., 2008, Life beneath the surfaces of active Jurassic dunes: burrows from the Entrada Sandstone of south-central Utah: *PALAIOS*, v.23, p. 411–419.

- MALABARBA, M.C., ABDALA, F., WEISS, F., and PEREZ, P.A., 2003, New data on the Permian fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil: *Revista Brasileira de Paleontologia*, v.6, p. 49–54.
- MARTIN, A.J., 2009, Dinosaur burrows in the Otway Group (Albian) of Victoria, Australia, and their relation to Cretaceous polar environments: *Cretaceous Research*, v. 30 (5), p.1223–1237.
- MARTIN, L.D. and BENNETT, D.K., 1977, The burrows of the Miocene beaver *Palaeocastor*, western Nebraska, U.S.A: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 22, p.173–193.
- MEYER, R.C., 1999, Helical burrows as a palaeoclimate response: *Daimonelix* by *Palaeocastor*: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 147, p. 291–298.
- MILANI, E.J., 1997, Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sulocidental. Unpublished Ph.D thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 255 p.
- MILANI, E.J., FACCINI, U.F., SCHERER, C.M.S., ARAÚJO, L.M. and CUPERTINO, L.M., 1998, Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to cretaceous). Southern Brazil: *Boletim do Instituto de Geociências da USP*, v. 29, p. 125–173.
- MILANI, E.J., MELO, J.H.G., SOUZA, P.A., FERNANDES, L.A. and FRANÇA, A.B., 2007, Bacia do Paraná: *Boletim de Geociências da Petrobrás*, Rio de Janeiro, v.15 (2), p. 265–287.
- MILLER, M. F., HASIOTIS, S. T., BABCOCK, L. E., ISBELL, J. L. and COLLINSON, J. W., 2001, Tetrapod and large burrows of uncertain origin in Triassic high paleolatitude floodplain deposits, Antarctica: *PALAIOS*, v. 16, p.218–232.
- MODESTO, S.P. and BOTHA-BRINK, J., 2010, A burrow cast with *Lystrosaurus* skeletal remains from the Lower Triassic of South Africa: *PALAIOS*, v.25, p.274–281.

- OLSON, E.C. and BOLLES, K., 1975, Permo-Carboniferous Fresh Water Burrows: *Fieldiana Geology*, v. 33, No. 15, p. 271–290.
- REICHMAN, O.J. and SMITH, S.C., 1990, Burrows and burrowing behavior by mammals, in Genowais, H.H. ed., *Current Mammalogy*: Plenum Press, New York and London, p.197–244.
- REISZ, R.R. and SCOTT, D., 2002, *Owenetta kitchingorum*, sp. nov., a small parareptile (Procolophonia: Owenettidae) from the Lower Triassic of South Africa: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 22, p.244–256.
- ROHN, R., and RÖSLER, O., 2000, Middle to Upper Permian phytostratigraphy of the Eastern Paraná Basin: *Revista da Universidade de Guarulhos*, v.5, p. 69–73.
- SÄILÄ, L., 2008, The osteology and affinities of *Anomoiodon liliensterni*, a procolophonid reptile from the Lower Triassic Bundsandstein of Germany: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 28, p.1199–1205, doi: 10.1671/0272-4634-28.4.1199.
- SCHMEISSER, R.L. AND LOOPE, D.B., 2009, Clues to the Medieval destabilization of the Nebraska Sand Hills, USA, from ancient pocket gopher burrows *PALAIOS*, v. 24, p. 809-817
- SIDOR, C. A., MILLER, M. F. and ISBELL J. L., 2008, Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.28(2), p. 277–284, doi: 10.1671/0272-4634(2008)28[277:TBFTTO]2.0.CO;2.
- SMITH, R. M. H., 1987, Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 60, p.155–170, doi:10.1016/0031-0182(87)90030-7.
- SMITH, R.M.H. and EVANS, S.E., 1995, An aggregation of juvenile *Youngina* from the Beaufort Group, Karoo Basin, South Africa: *Palaeontologia Africana*, v. 32, p. 45–49.
- SMITH, R.M.H. and EVANS, S.E., 1996, New material of *Youngina*: evidence of juvenile aggregation in Permian diapsid reptiles: *Palaeontology*, v.39, p.289–303.

- SOARES, P.C., 1975, Divisão estratigráfica do Mesozóico no Estado de São Paulo: Revista Brasileira de Geociências, v. 5(4), p. 251.
- SOARES, A. P., SOARES, P. C. and HOLZ, M., 2008, Correlações estratigráficas conflitantes no limite Permo-Triássico no sul da Bacia do Paraná: O contato entre duas seqüências e implicações na configuração espacial do Aquífero Guarani: Revista Pesquisas em Geociências, v.35 (2), p. 115–133.
- SURLYK, F., MILÀN, J., NOE-NYGAARD, N., 2008, Dinosaur tracks and possible lungfish aestivation burrows in a shallow coastal lake; lowermost Cretaceous, Bornholm, Denmark. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 267: 292–304.
- VARRICHIO, D.J., MARTIN, A.J. and KATSURA, Y., 2007, First trace and body fossil evidence of a burrowing, denning dinosaur: *Proceedings of the Royal Society B*, v. 274, p.1361–1368.
- VOORHIES, M. R., 1975, Vertebrate burrows. In *The study of trace fossils*: R. W. Frey, Springer, New York, p. 325–350.
- WATSON, D.M.S., 1957, On *Millerosaurus* and the early history of the sauropsid reptiles: *Philosophical Transactions of the Royal Society, series B*, v. 240, p. 325–400.

**CAPÍTULO 7 – ARTIGO SUBMETIDO NA REVISTA *PALAEOGEOGRAPHY*,  
*PALAEOCLIMATOLOGY*, *PALAEOECOLOGY*.**

VERTEBRATE BURROWS IN EOLIAN SAND DUNES FROM THE GUARÁ  
FORMATION (PARANÁ BASIN), UPPER JURASSIC OF SOUTHERN BRAZIL

PAULA C. DENTZIEN-DIAS\*+

CESAR L. SCHULTZ

ANA EMILIA QUEZADO DE FIGUEIREDO+

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do  
Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brazil;

\*Corresponding author. Fax number: + 55 51 33086340; e-mail:

pauladentzien@gmail.com +CNPq grantee;

ABSTRACT

The eolian facies of the Guará Formation (Late Jurassic), in the state of Rio Grande do Sul, Brazil, have revealed dinosaur footprints and trackways, as well as burrows made by small vertebrates. Hitherto, these burrows were found in four different outcrops. They tend to be rectilinear although some of them are curved and bifurcated. Three categories of burrow were recognized based on non-overlapping measurements: large tunnels, with a diameter ranging from 19 cm to 23 cm and 64-280 cm length; medium burrows, 10-15 cm in diameter and 26-80 cm long; and, small burrows, up to 5 cm in diameter and up to 32 cm long. Such different ranges of sizes suggest the burrows likely were constructed by different species, which would indicate a considerable diversity of small vertebrates living on that eolian environment. Small and large burrows are usually bifurcated, a pattern that is suggestive of their construction by mammals. On the other hand, the medium ones are rectilinear and their sizes and simple shapes led us to attribute them probably to squamates. No corporal remains of any of such little tetrapods are known until now both to the Guará Formation or its coeval Tacuarembó Formation from Uruguay, but the diversity of vertebrates living in those regions at that time is attested by the presence of footprints and trackways of dinosaurs (sauropods, theropods and ornithopods) and corporal remains of crocodiles (*Meridiosaurus*



vallisparadisi Mones 1980), dinosaurs (isolated teeth) and turtles (carapace fragments). Apart from the absence of stratification there is no lithologic difference between the infilling of the burrows and the surrounding matrix. However, in some burrows, stratified blocks occur over the massive sandstone of the infilling, which were interpreted as collapsed parts of the burrow roofs.

Keywords: Gondwana, vertebrate burrows, Late Jurassic, Guar Formation, southern Brazil

## INTRODUCTION

The southern Gondwana basins show a series of tetrapod burrows, specially from Permian to Triassic layers (Smith, 1987; Groenewald, 1991; Miller et al., 2001; Groenewald et al., 2001; Damiani et al., 2003; Hasiotis, et al., 2004; Sidor et al., 2008), all of them excavated in fluvial, floodplain and lacustrine deposits (Smith, 1987; Groenewald, 1991; Miller et al., 2001; Groenewald et al., 2001; Damiani et al., 2003; Hasiotis, et al., 2004; Sidor et al., 2008). The occurrence of burrows in paleodunes, besides the Guar Formation in the Upper Jurassic of Brazil (Dentzien-Dias et al., 2007; Dentzien-Dias et al., 2008a), is only known from the Middle Jurassic of North America (Loope, 2006b; 2008), attributed to vertebrates and arachnids.

Hitherto, vertebrate ichnology has been understudied in the fossil record, except by those works dealing about fossil tracks (Gillette and Lockley, 1986; Cohen et al., 1991; Lockley, 1991; Lockley et al., 1994; Lockley, 1997; Radley et al., 1998; Forns et al., 2002; Carvalho, 2004; Miln et al., 2004; Loope, 2006a; Miln and Bromley, 2006; Dentzien-Dias et al., 2007; Miln and Loope, 2007; Lockley et al., 2007; Dentzien-Dias et al., 2008a).

Burrowing behavior allows vertebrates to escape harsh environmental conditions by taking advantage of equable burrow microclimates. Due to this fact, such habit has shown to be advantageous for a lot of taxa along the time and many fossil tetrapods show clear morphological adaptations to burrowing, as can be inferred by comparing them to the living ones. Nevertheless, papers referring the occurrence of fossil vertebrate burrows are scarce in the literature. Voorhies (1975) suggested that probably the lack of burrows in the record occur because they do not have been reported and/or recognized, as well due to the tendency of most modern (and probably ancient) burrowers to avoid areas of active sedimentation. This article reports new founds of burrows, with different sizes and shapes, in sand dunes of the Upper Jurassic Guar

Formation from Brazil, attributed to diverse tetrapod taxa. A total amount of 12 burrows were found at four sites.

## GEOLOGICAL AND CHRONOSTRATIGRAPHICAL SETTING

The Guará Formation crops out on the southwestern portion of the Rio Grande do Sul (Fig. 01) in the southern part of the Paraná Basin. It is correlative to the Late Jurassic Batoví Member of the Tacuarembó Formation from Uruguay (Scherer and Lavina, 2006; Perea et al., 2009). Lithologically, the Guará Formation is composed of fine to coarse-grained sandstone, and rare mudstones, deposited by fluvial and eolian depositional systems (Scherer et al., 2000). The sandstones, specially the eolian ones, are highly friable and responsive to weathering. Although highly variable, the Guará Formation has an average thickness of 200 m and rests unconformably over the fluvial deposits of the Early Triassic Sanga do Cabral Formation. Above, the Guará Formation is unconformably overlaid by the eolian deposits of the Early Cretaceous Botucatu Formation (Scherer et al., 2000). The Guará Formation displays a well-defined facies shift along its outcrop belt. On its northern portion it is characterized by coarse-grained to conglomeratic sandstones with trough and planar cross-bedding, as well as low-angle lamination, which are interpreted as representing braided river deposits (Scherer et al., 2000; Scherer and Lavina, 2005, 2006). Hitherto, no fossils have been found at these facies. Southwards the fluvial facies thin out and interfinger with fine - to medium grained sandstones with large-scale cross-stratification and horizontal lamination, interpreted as eolian dune and sand sheets deposits, respectively (Scherer and Lavina, 2005). In these eolian facies, tracks and footprints of sauropod, theropod and ornithopod dinosaurs (Dentzien-Dias et al., 2007) have been found.

In the eolian sand sheet deposits a vertical transition between wind ripples and adhesion strata (crinkled lamination), reflects changes in the substrate wetness associated with either modifications of the rate of water table fluctuation or dry sand availability (Chakraborty & Chaudhuri, 1993). The accumulation of eolian facies in the Guará Formation was controlled by oscillations between arid and semi-arid conditions (Scherer and Lavina, 2005; 2006).



Figure 1: Location of the state of Rio Grande do Sul, within the Guar Formation.

The fossil record of the Batov Member of the Tacuaremb Formation, in Uruguay, includes crustaceans, mollusks, fishes, and reptiles (theropod dinosaurs, crocodyliforms and turtles), all of them found in the fluvial facies (Perea et al., 2009) of that unit. Recently, the first record of an interdune totally bioturbated by footprints and tracks in the eolian facies of that unit was published (Dentzien-Dias et al., 2008b)

According to Perea et al. (2009), the shark *Priohybodus arambourgi* D’Erasmus 1960 is a biochron to Late Jurassic–Early Cretaceous and the dipnoi *Asiatoceratodus tiguidiensis* Vorobyeva, 1967 also delimits to the Batov Member an age from the Late Jurassic to the Middle Cretaceous. More exactly, those authors propose a Kimmeridgian–Tithonian age for the lower portion of the Tacuaremb Formation (Batov Member). By lithological correlation, this same age should also be attributed to the Guar Formation, whose ichnofauna, composed by an association of theropod, sauropod and ornithopod dinosaurs, is compatible with a Late Jurassic age too.

## MATERIAL AND METHODS

We catalogued the fossiliferous outcrops following the methodology of Leonardi et al. (1987): all the outcrops are represented by four letters; the first two referring to the municipal district and the last two to the locality, obtained from topographic maps (scale 1:50000). The codes and the numbers follow the order in which the burrows were discovered.

Following these rules we have:

RSSJ = Rosário do Sul – Sanga do Jacaré (0681689/ 6653839; 21J)

RSSR = Rosário do Sul – Silvestra Rosa (0678905/6652361; 21J);

RSES = Rosário do Sul – Estância da Sanga (0678128/6654607; 21J);

CQSA = Cacequi – Santa Adélia (06676896/678191; 21J).

All the ichnological material was photographed and measured according to the methodology used by Miller et al. (2001).

Some photos here shown were taken just when the burrows were discovered, using a low-quality digital equipment, in a field work developed in 2001. After this, other field trips were directed to these same outcrops, in order to get better exposures of the burrows, but then they were almost totally eroded.

## BURROWS DESCRIPTION

All the burrows here presented were excavated in stratified eolian dunes and subsequently filled with massive sand. The burrows typically are straight to slightly curved in A plan view and horizontal to gently inclined downwards in lateral view. However, some of them describe curves and/or bifurcate.

The field observation allowed us to divide the vertebrate burrows in three distinct groups, corresponding likely to three different burrowers, that were recognized based on non-overlapping diameters measurements: large tunnels, with a diameter ranging from 19 - 23 cm and 64 - 148 cm length; medium burrows 10 - 15 cm in diameter and 26 - 80 cm long; and, small burrows, up to 5 cm in diameter and up to 32 cm long (table 1).

	Large Burrows	Medium Burrows	Small Burrows
Diameter (largest)	19-23 cm	10-15 cm	3-5 cm
Diameter (smaller)	8 cm	7 cm	3-5 cm
Length	64-280 cm	26-80 cm	18-32 cm
Cross-sectional shape	elliptical	elliptical	rounded
Architecture	Straight to slightly curved in plan view and horizontal to gently inclined in lateral view	Gently inclined, straight to slightly curved	Subhorizontal to subvertical, with high angle branches
Outcrop RSSJ	2	1	1
Outcrop RSSR	1	2	1
Outcrop RSES	-	2	-
Outcrop CQSA	2	-	-
Chamber	1	-	-
Branching	2	-	2

Table 1: Characteristics of the different types of burrows found in the Guará Formation.

In the outcrop RSSJ, consisting in package of eolian dunes, the burrows were found associated with theropod footprints. Notwithstanding, these are too large to be attributed to any of the burrows constructors, but reinforce the diversity of tetrapods that inhabited that region at the Late Jurassic.

The following descriptions are based on twelve specimens observed in situ.

The external surfaces of the burrows have been weathered, therefore no well-defined linings or scratch marks were observed.

The small burrows are rounded and their lengths reach up to 32 cm. They are subhorizontal to subvertical, with high angle branches, showing at least one T-junction between two tunnels (Fig. 2). The complexity of the tunnels allied to the size and shape of them, are compatible with excavations done by small mammals (Miller et al., 2001; Loope, 2006b). Such burrowing pattern can be illustrated by the extant

species of *Ctenomys* (the “Tuco–Tuco”), that build extensive tunnels in the coastal eolian dunes at the South of Brazil (Dentzien-Dias et al., 2007).



Figure 2: A - Small burrow with high angle curve; B - Small burrow with high angle branches (scale is 6 cm).

The measurements of the medium burrows range from 10 to 15 cm wide, about 7 cm tall and a maximum of 80 cm long (Table 1; Fig. 3). They use to be gently inclined downwards, in lateral view, and straight to slightly curved in plan view. These tunnels are quite simple in shape and appear to be occupied by a single animal (Groenewald et al., 2001). Nevertheless, the identity of the animals that produced them is unknown, once they don't show any particular feature (as scratch marks, footprints, bones or coprolites inside the burrows).

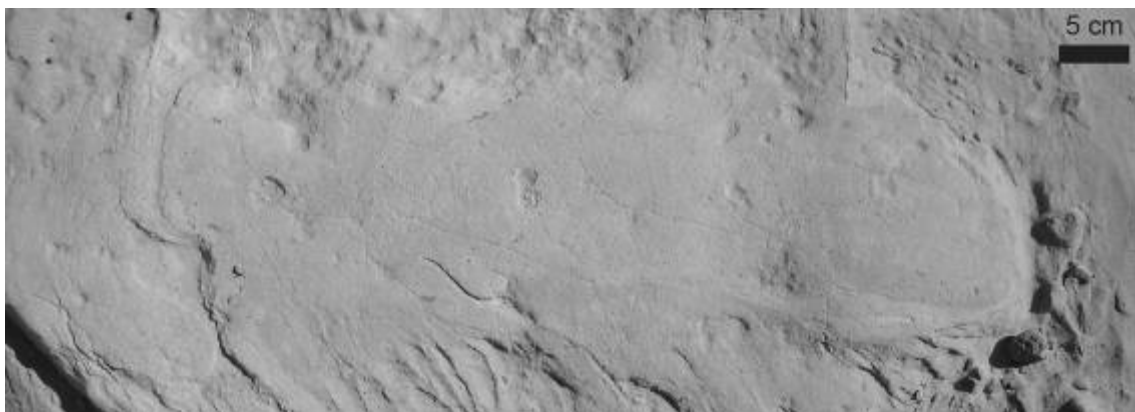


Figure 3: A medium fossil burrow, 15 cm wide and 80 cm long, filled with massive sandstone.

The large burrows (19 - 23 cm width) are elliptical, with the smaller diameter (the vertical one) having about 8 cm. They are straight to slightly curved on surface and horizontal to gently inclined downwards in lateral view (Fig. 4; Table 1), with lengths up to 280 cm. One of these burrows shows an enlarged chamber at its distal

end that reaches 56 cm length and 54 cm wide, while the opening that leads to it is 32 cm wide (Fig. 5; 6). In the RSSJ outcrop, there is a couple of large burrows that appear to be connected in a “T” junction, but there is an eroded space of 20 cm between them, just at the point of the possible connection (Fig. 6).

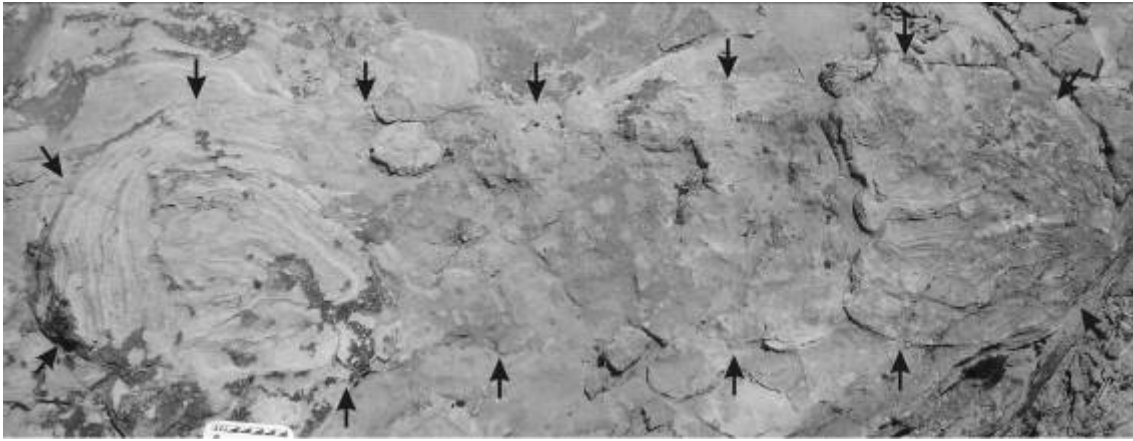


Figure 4: A large fossil burrow, 22 cm wide and 105 cm long. Arrows delimitate burrow's margins.

Two of the four fossiliferous outcrops show all the three types of burrows together, and the density of burrows in the paleodunes is high (Table 1), reaching approximately one burrow per 5 m<sup>2</sup>.

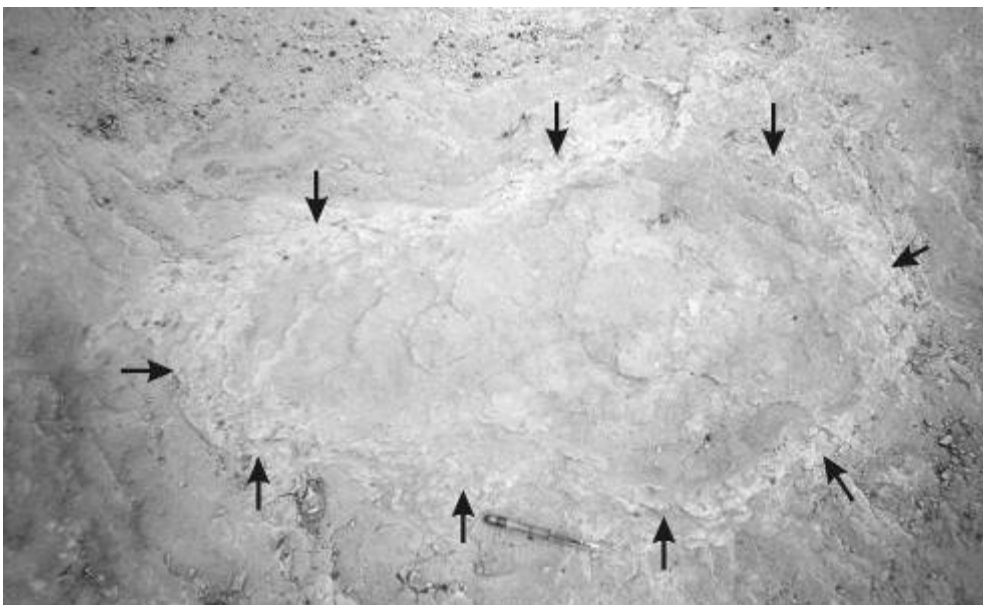


Figure 5: Chamber with 44 cm wide and 55 cm long. Arrows delimitate burrow's margin.



Figure 6: Large burrows with 280 cm long and 22 cm wide. The arrows show the gap of 20 cm between the large burrows, note that they are in the same level in a 90° angle, appearing to form a T-junction.

## TAPHONOMY

According to Smith (1987), burrows filled with the same sediment as that in which they were excavated can be easily overlooked, like seen in the filled burrows of the extant *Ctenomys* sp. (Fig. 7). However, in the Guará Formation, the burrows are clearly visible in the field because they cross the sets of the paleodunes and are filled of massive sandstone, although there is no lithologic difference between the infilling sand and the surrounding matrix. In some burrows viewed in plan, this infilling of massive sand is covered by little blocks of stratified sandstones (Fig. 8), interpreted as collapsed parts of the burrow roofs. The external surface has been weathered, therefore no well-defined burrow linings, or scratch marks, could be observed. Besides, no footprints were found that could be attributed to the constructors of the burrows. Probably such footprints should be too shallow, due to the small size of the animals, and even low energy eolian processes could have destroyed them, differently to that occurred with the greater theropod footprints that became preserved in the same kind of paleodune.



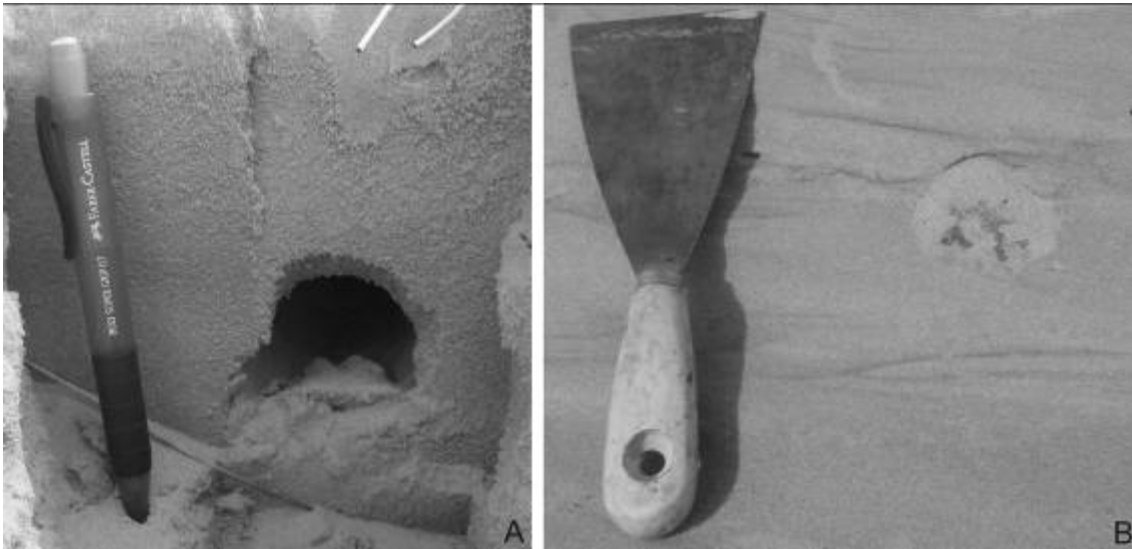


Figure 7: Burrows excavated by *Ctenomys* sp.: A – Active burrow (scale 15 cm); B – Filled burrow with massive sandstone (scale 20 cm).

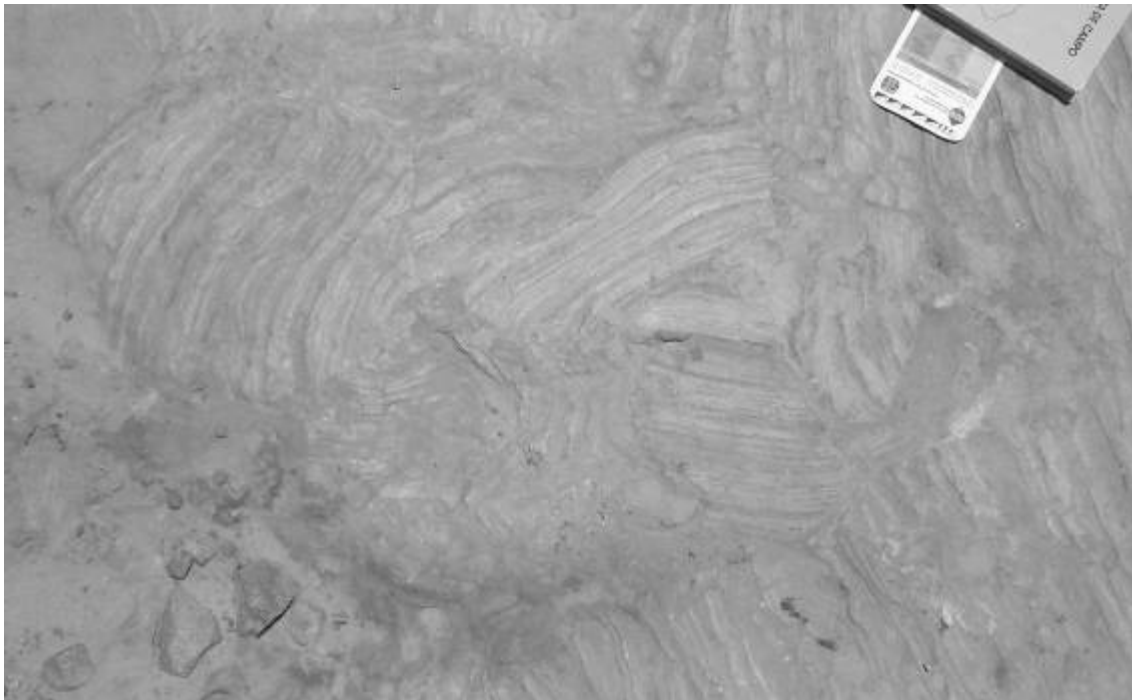


Figure 8: Stratified sandstones blocks, interpreted as collapsed parts of the burrow roofs.

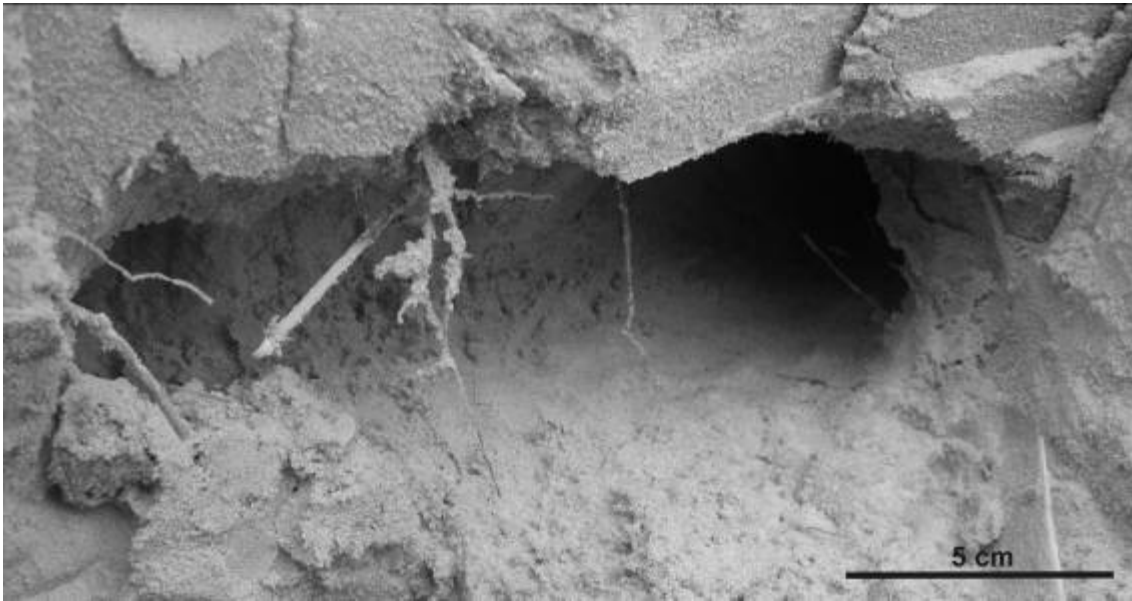


Figure 9: Burrows excavated by specimens of the extant *Ctenomys* sp. just within the roots that penetrate in the soil in order to get a better support to the tunnel.

## DISCUSSION

The fossil record found in the Batoví Member of Tacuarembó Formation, in Uruguay, shows two tetrapods that, in theory, could construct burrows (based on the behavior of their extant representatives), a crocodyliform (*Meridiosaurus vallisparadisi*) and a turtle (*Testudines* g. et sp. indet.) (Fortier et al., 2009; Perea et al., 2009). However, the sizes of those animals are not compatible with the sizes and the architecture of the tunnels. Furthermore, both represent aquatic forms that probably would not have made burrows just in eolian sand dunes. Indeed, not by chance, their osteological remains were found only in the fluvial facies of the Batoví Member. On the other hand, the Guarά Formation has revealed fossils only in its eolian facies, corresponding to sauropod, theropod and ornithopod dinosaur footprints and tracks. None of these groups, due to the size of the footprints and tracks founded, is here supposed to be one of the burrows makers.

The medium burrows, due to their size, shape and lack of complexity (Cowles and Bogert, 2006) could be excavated by squamates. On the other hand, the complexity of the small and large burrows, having bifurcations and T-junctions, made us to believe that they were more likely constructed by mammals. However, these tunnels appears to be less complex than those that occur in the Triassic burrow complex in South Africa (Groenewald et al., 2001) with a large numbers of exits and entrances,

various nest chambers, food storage rooms and latrines, shared by a multiple occupants, attributed to specimens of the therapsid *Trirachodon* sp..

Modern day burrowers that live in vegetated eolian dunes usually excavate their tunnels just under - or in the midst - of the roots that penetrate in the soil, in order to get a better support to them (Fig. 9). According to Loope (2008), in modern dunes, the top 20 cm of rain-moistened sand dries quickly, but the underlying sediments can remain moist for long periods, which can protect the tunnels from collapses. No signs of roots were founded in the paleodunes of the Guará Formation, which could suggest very dry environmental conditions or that the growth of plants was seasonal, not generating rhizoliths (Loope, 2008).

There by, the abundance and diversity of the burrows, associated to the presence of large dinosaurs and the vertical alternation between wind ripples and adhesion strata (crinkled lamination) in the associated sand sheets, as well as all the aquatic fauna founded in the fluvial facies of the Batoví Member of the Tacuarembó Formation, in Uruguay, suggest at least seasonally humid conditions to those environments. Besides, to excavate a burrow in sand, the sediment must be humid enough to prevent the collapse of the walls and the roof of the tunnel. Regarding to this, the presence of the collapsed blocks of stratified sand in the massive infilling of the burrows also suggests a variability of the humidity in the paleoenvironment of the Guará Formation, as reported by Scherer and Lavina (2005; 2006), ranging from arid to semi-arid conditions.

Measures made in burrows made by extant little mammals (*Ctenomys*) in eolian dunes shows that the difference between the width of the constructor and the burrow is about one centimeter. According to White (2005) all burrowers construct their tunnels as narrower as possible in order to prevent the collapse of the sand walls and to save energy. Due to this fact, it is not possible to distinguish, in cross section, burrows made by mammals, reptiles, amphibians or even osteichthyes, so that other kinds of features should be used in order to try identify each one of them. Based on this criterion (width of the tunnel versus width of the burrow maker), the animals that constructed the tunnels present in the Guará Formation should have body sizes ranging about 4cm to 22 cm in width.

Regarding to the complexity of the burrows, extant solitary fossorial mammals construct nest chambers that are proportionally larger than those of colonial fossorial or semi-fossorial mammals, because it allows the incorporation of more nesting material (White, 2005). Within the rodents, ecological constraints in arid

habitats are thought to have promoted the evolution of eusociality, so that communal nesting may represent an adaptation to aridity that allows energy saving both during and following nest chamber construction (White, 2005). The only chamber found until now in the Guará Formation is not much larger than the tunnel that conducts to it, suggesting, according to the above discussed, it was excavated by colonial animals.

## CONCLUSIONS

At the Late Jurassic (Kimmeridgian–Tithonian age) the region comprising the SW of the Rio Grande do Sul State (in Brazil) and the NE of the Uruguay was characterized by a seasonal climate, ranging from semi-arid to arid conditions, whose effects are registered, respectively, in the layers of the Guará Formation and the Batoví Member of the Tacuarembó Formation. This seasonality is attested by geological data (interpolation of eolian and fluvial – braided - layers and alternation between wind ripples and adhesion strata at the eolian facies) as well as paleontological inferences (presence of aquatic vertebrates in the fluvial facies and diverse land forms – represented by footprints and burrows – in the eolian facies). The presence of the burrows also reinforces this hypothesis because a minimum amount of humidity is needed to build a tunnel in unconsolidated sand. The abundance and diversity of footprints (especially of huge animals) and burrows in the eolian facies indicates that environment was capable to support (at least in the more humid seasons) a significant amount of vertebrate's life even though the dominance of quartzose sand soils. On the other hand, burrowing behavior allows vertebrates to escape harsh environmental conditions (e.g. in the dry seasons) by taking advantage of equable burrow microclimates (Voorhies, 1975), for forage, nesting and sheltering (Loope, 2006b). In this context, the eolian facies of the Guará Formation (and probably of the Batoví Member too) show the presence of a quite diverse fauna of little vertebrates - ranging from 4 to 22cm in width – which includes squamates and mammals (possibly colonial species indeed). This little fauna could provide food source for little theropod dinosaurs like those whose footprints were founded associated to the burrows in a paleodune. By its turn, larger herbivorous dinosaurs as those represented by the sauropod and ornithopod footprints and tracks founded in the sandsheets should probably migrate to more humid regions during the dry seasons. Finally, the aquatic - or semi-aquatic – fauna, represented by crocodiles and turtles, included just two groups of

animals whose extant representatives are capable to estivate during long periods, which also fits with the seasonal environmental conditions here sketched.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Dr. Cristina Bertoni-Machado and MSc. Alexandre Liparini for field work support and discussions, Dr. Juan Cisneros for discussions and helpful criticism of the manuscript. Financial support was provided by the CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) through a study Grant (PCD-D; AEQF) and the Project 490340/2006-7 (Edital 14/2006 – PROSUL).

#### REFERENCES

- Carvalho, I.S., 2004. Dinosaur footprints from northeastern Brazil: taphonomy and environmental setting. *Ichnos* 11, 311–321.
- Chakraborty, T., Chaudhuri, A.K., 1993. Fluvial–Aeolian interactions in a Proterozoic alluvial plain: example from the Mancherai Quartzite, Sullavai Group, Pranhita-Godavari Valley, India. In: Pye, K. (Ed.) *The Dynamics and Environmental Context of Aeolian Sedimentary Systems*. Geol. Soc. London Spec. Publ. 72, pp. 127–141.
- Cohen, A., Lockley, M., Halfpenny, J., Michel, A. E., 1991. Modern vertebrate track taphonomy at Lake Manyara, Tanzania. *Palaios*, 6 (4), 371-389.
- Cowles, R.B., Bogert, C. M., 2006. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. In: *Iguana, conservation, natural history, and husbandry of reptiles*. 13 (1), pp. 53-59.
- Damiani, R., Modesto, S., Yates, A., Neveling, J., 2003. Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, v. 270, 1747–1751.

- Dentzien-Dias, P.C., Schultz, C.L., Scherer, C.M.S., Lavina, E.L., 2007. The trace fossil record from Guar Formation (Upper Jurassic?), Southern Brazil. *Arquivos Do Museu Nacional*, 65 (4), 585-600.
- Dentzien-Dias, P.C., Schultz, C.L., Bertoni-Machado, C. 2008a. Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guar Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 25, 196-202.
- Dentzien-Dias, P. C. , Schultz, C. L. , Perea, D. , Goso, C. , Mesa, V. , Godoy, M. , Machado, J. L. F., 2008b. Primeira ocorrncia de um lenol de areia bioturbado por vertebrados para a poro basal da Formao Tacuaremb (Membro Batov), Jurssico Superior, Uruguai. In: PALEO RS, 2008, Porto Alegre. Livro de Resumos, pp. 21.
- Forns, J.J., Bromley, R.G., Clemmensen, L.B., Rodriguez-Perea, A., 2002. Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (*Artiodactyla*, *Caprinae*) in Pleistocene eolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 180, 277–313.
- Fortier, D.C., Perea, D., Schultz, C.L., 2009. Redescription and Phylogenetic Systematics of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a Pholidosaurid from the Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay. 9th North American Paleontological Convention Abstr., Ohio, 3, pp. 78.
- Gillette, D.D., Lockley, M.G., 1986. *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, p. 454.
- Groenewald, G.H., 1991. Burrow casts from the *Lystrosaurus-Procolophon* Assemblage Zone, Karoo sequence, South Africa. *Koedoe*. 34, 13–22.
- Groenewald, G.H., Welman, J., Maceachern, J.A., 2001. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Dreikoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. *Palaios* 16, 148– 160.

- Hasiotis, S.T., Wellner, R.W., Martin, A.J., Demko, T.M., 2004. Vertebrate Burrows from Triassic and Jurassic Continental Deposits of North America and Antarctica: Their Paleoenvironmental and Paleoecological Significance. *Ichnos*, 11, 103-124.
- Leonardi, G. 1987. Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology. Brasília, DNPN, p. 117.
- Lockley, M.G., 1997. The paleoecological and paleoenvironment utility of dinosaur tracks. In: Farlow, J.O., Brett-Surman, M.K. (Eds.), *The Complete Dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 554– 578.
- Lockley, M.G., 1991. *Tracking Dinosaurs*. Cambridge University Press, p. 238.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., Meyer, C.A., 1994. Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: Implications for Palaeoecology and Palichnostratigraphy. In: Donovan, S.K. (Ed.), *The Paleobiology of Trace Fossils*. The John Hopkins University Press, pp. 241–268.
- Lockley, M., Mitchell, L., Odier, G.P., 2007. Small theropod track assemblages from middle Jurassic Eolianites of Eastern Utah: paleoecological insights from dune ichnofacies in a transgressive sequence. *Ichnos* 14, 131–142.
- Loope, D.B., 2006a. Dry-season tracks in dinosaur-triggered grainflows. *Palaios* 21 (2), 132–142.
- Loope, D.B., 2006b. Burrows dug by large vertebrates into rain-moisted Middle Jurassic sand dunes. *The Journal of Geology*, 114, 753-762.
- Loope, D.B., 2008. Life beneath the surfaces of active Jurassic dunes: burrows from the Entrada Sandstone of south-central Utah. *PALAIOS*, 23, 411–419
- Milàn, J., Clemmensen, L.B., Bonde, N., 2004. Vertical sections through dinosaur tracks (Late Triassic lake deposits, East Greenland) – undertracks and other subsurface deformation structures revealed. *Lethaia* 37, 285–296.

- Milà, J., Bromley, R.G., 2006. True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 231, 253–264.
- Milà, J., Loope, D.B., 2007. Preservation and erosion of theropod tracks in eolian deposits: examples from the Middle Jurassic Entrada Sandstone, Utah, U.S.A. *Journal of Geology* 115, 375–386.
- Miller, M. F., Hasiotis, S. T., Babcock, L. E., Isbell, J. L., Collinson, J. W., 2001. Tetrapod and Large Burrows of Uncertain Origin in Triassic High Paleolatitude Floodplain Deposits, Antarctica. *PALAIOS* 16, 218–232.
- Perea, D., Soto, M., Veroslavsky, G., Martínez, S., Ubilla, M., A, 2009. Late Jurassic fossil assemblage in Gondwana: biostratigraphy and correlations of the Tacuarembó Formation, Parana Basin, Uruguay, *Journal of South American Earth Sciences* 28, 168 - 179, doi: 10.1016/j.jsames.2009.03.009
- Radley, J.D., Barker, M.J., Harding, I.C., 1998. Palaeoenvironment and taphonomy of dinosaur tracks in the Vectis Formation (Lower Cretaceous) of the Wessex sub-basin, southern England. *Cretaceous Research* 19, 471–487.
- Scherer, C.M.S., Faccini, U.F., Lavina E.L., 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná . In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.). *Geologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS-CIGO. pp. 335–354.
- Scherer, C.M.S., Lavina, E.L.C., 2005. Sedimentary cycles and facies architecture of fluvial-eolian strata of the Upper Jurassic Guarú Formation, southern Brazil. *Sedimentology* 52, 1323–1341.
- Scherer, C.M.S., Lavina, E.L.C., 2006. Stratigraphic evolution of a fluvial–eolian succession: the example of the Upper Jurassic–Lower Cretaceous Guarú and Botucatu Formations, Paraná Basin, southernmost Brazil. *Gondwana Research*, 9, 475–484.



- Sidor, C. A., Miller, M. F., Isbell J. L., 2008. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(2), 277–284.
- Smith, R.H., 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 60, 155– 170.
- Voorhies, M.R., 1975. Vertebrate burrows. In: Frey, R.W. (Ed.) *The study of trace fossils*. Springer, New York, pp. 325-403.
- White, C.R., 2005. The allometry of burrow geometry. *Journal of Zoology, London*, 265, 395-403.

## CAPÍTULO 8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Na presente Tese, foram apresentados os dados existentes na bibliografia referentes à coprólitos e tocas de vertebrados, enfatizando aqueles períodos que correspondem às ocorrências aqui estudadas, com o intuito de reunir contextualizar os trabalhos que a partir daí foram produzidos, apresentados nos 3 capítulos anteriores.

Tocas e coprólitos representam evidências instantâneas da atividade dinâmica dos animais durante suas vidas, assim revelando informações acerca de um ambiente antigo específico e sua ecologia.

Estes icnofósseis, se adequadamente estudados, podem ampliar o conhecimento estratigráfico, paleobiológico e paleoambiental, acrescentando dados que não seriam descobertos apenas com o simples registro de sua existência ou a partir do estudo de fósseis corporais eventualmente associados.

As tocas de vertebrados e, possivelmente, de invertebrados, para o Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, provam que, tal como hoje, os animais sempre procuraram abrigo em escavações, seja para fugir dos predadores, buscar um ambiente agradável ou ainda facilitar o encontro da comida.

Informações sobre a biodiversidade e a paleosinecologia dos ambientes do passado, como a interação entre animais e plantas (ou entre carnívoros e herbívoros) não seriam comprovados se não fossem os coprólitos, por exemplo.

Em inúmeros estratos sedimentares em que não se conhecem restos ósseos, os icnofósseis podem se constituir nas únicas fontes de informações paleontológicas, desde que se saiba reconhecê-los e extrair deles o máximo de dados que podem fornecer, sendo um dos objetivos da presente compilação fornecer uma base de conhecimentos nesse sentido.

A comparação entre tocas atuais e fósseis é fundamental para o entendimento da preservação e do preenchimento das mesmas.

Os coprólitos e tocas aqui descritos para a Formação Rio do Rasto constituem-se em registros inéditos para a Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul. Por seu turno, o conhecimento acerca das tocas da Formação Guará foi ampliado, além de terem sido encontradas novas escavações.

## BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R.M. 1989. Dinosaur footprints. In: **Dynamics of dinosaurs & other extinct giants**. Columbia University Press, New York, p. 27-43.
- ALMEIDA, F. F. M. de, 1969. Structures and dynamics of the Brazilian coastal area. In: **Pan-American Symposium on the Upper mantle**, Mexico, II, p. 30-38.
- ARAÚJO, D.C.F. 1985a. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. I- Diagnose específica. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 57, p. 63-66.
- BARBERENA, M.C. 1998. *Australerpeton cosgriffi* n. g., n. sp., a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 70 p. 125-137.
- BARBERENA, M.C. & ARAUJO, D.C. 1975. Tetrápodos fósiles de Sudamérica y deriva continental. **Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía**, 1, Tucumán. Actas, 1, p. 497-504.
- BARBERENA, M.C., ARAÚJO, D.C. and LAVINA, E. L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. **National Geographic Research**, 1, 5-20.
- BARBERENA, M.C. & DIAS, E.V. 1998. On the presence of a shortsnouted rhinesuchoid amphibian in the Rio do Rasto Formation (Late Permian of Paraná Basin, Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 70, p. 465-468.
- BEHRENSMEYER, A. K.; KIDWELL, S. M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. **Paleobiology**, v. 11, p.105-119.
- BIGARELLA, J.J., 1979. Botucatu and Sambaiba Sandstones of South America (Jurassic and Cretaceous); and Cave Sandstone and similar sandstones of southern Africa (Triassic). In: McKee, E.D. (Ed.), **A study of global sand seas**. US Geological Survey Professional Paper, vol. 1052, p. 233-238.
- BIGARELLA, J.J., Salamuni, R., 1961. Early Mesozoic wind patterns as suggested by dune bedding in the Botucatu Sandstone of Brazil and Uruguay. **Geol. Soc. Am. Bull.** 72, p. 1089-1106
- BISCHOFF, G.O.C. 1990. Coprolites from early and middle Silurian strata of New South Wales. **Seckenbergiana Lethaea**, 70, p. 209-37.
- BRADLEY, W. H. 1946. Coprolites from the Bridger Formation of Wyoming: their composition and microorganisms. **American Journal of Science**, 244, p. 215-239.
- BRONNER, G.N. (1992). Burrow systems characteristics of seven small mammal species (Mammalia: Insectivora; Rodentia; Carnivora). **Koedoe**, 35(1), p. 125-128.
- BRYANT, V.M. & WILLIAMS-DEAN, G. 1975. The coprolites of man. **Science America**, 232 (1), p. 100-109.

- BUCKLAND, W. 1829. On the discovery of coprolites, or fossil faeces, in the Lias at Lyme Regis, and in other formations. **Transactions of the Geological Society of London**, Series 2, 3, p. 223–236.
- BUCHMANN, F.S.C., CARON, F., LOPES, R.P. & TOMAZELLI, L.J. 2003. Traços fósseis (paleotocas e crotovinas) da megafauna extinta no Rio Grande do Sul, Brasil. In: 9º Congresso da Associação Brasileira De Estudos Do Quaternário, Recife, PE, **Anais ...** cd-room.
- BUCHMANN, F.S.C., LOPES, R.P. & CARON, F., 2009. Icnofósseis (paleotocas e crotovinas) atribuídos a mamíferos extintos no sudeste e sul do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 12(3), p.247-256.
- CARRANO, M.T. & WILSON, J.A. 2001. Taxon distribution and the tetrapod track record. **Paleobiology**, 27(3) p. 564-582.
- CARVALHO, I.S. & FERNANDS, A.C.S., 2004. Icnofósseis. In: I.S. Carvalho Ed, **Paleontologia**, 2ª Edição, p. 143-170.
- CASTRO, J.C., MEDEIROS, R.A., 1980. Excursão 9: Fácies e modelos de sedimentação das Formações Rio do Sul e Rio Bonito, leste de Santa Catarina; fácies e evolução sedimentar do Grupo Passa Dois na BR-470-SC. In: **Roteiro de Excursões** 31º Congresso Brasileiro de Geologia, Camboriú, SC, vol. 3, p. 69–97.
- CHIN, K. 2007. The paleobiological implications of herbivorous dinosaur coprolites from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: Why eat wood? **PALAIOS**, v. 22, p. 554–566.
- CHIN, K. 2002. Analyses of coprolites produced by carnivorous vertebrates. **Paleontological Society Papers**, v.8, p.43-49.
- CHIN, K., 1990. Possible herbivorous dinosaur coprolites from the Two Medicine Formation (Late Cretaceous) of Montana. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 11 (supplement to no. 3), p. 17 A.
- CHIN, K., BRASSEL, S.C. & HARMON, R. J. 1991. Biogeochemical and petrographic analysis of a presumed dinosaurian coprolite from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Montana. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 11 (Supplement to Ner. 3), p. 22A.
- CHIN, K., EBERTH, D.A., SCHWEITZER, M.H., RANDO, T.A., SLOBODA, W.J. & HORNER, J.R. 2003. Remarkable Preservation of Undigested Muscle Tissue Within a Late Cretaceous Tyrannosaurid Coprolite from Alberta, Canada. **PALAIOS**. v. 18, no. 3, p. 286-294.
- CHIN, K., and GILL, B.D., 1996, Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web: **PALAIOS**, v. 11, p. 280–285.
- CISNEROS, J.C., ABDALA, F. and MALABARBA, M.C. 2005. Pareiasurids from Rio do Rasto Formation, southern Brazil: Biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 8 (1), p. 13-24.

- COHEN, A.; LOCKLEY, M.; HALFPENNY, J.; MICHEL, A. E., 1991. Modern vertebrate track taphonomy at Lake Manyara, Tanzania. **Palaios**, v. 6, no. 4, p. 371-389.
- CROUZEL, F. 1984. Action des animaux, vertébrés et invertébrés, et de la végétation sur les sédiments continentaux. **Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine**, 8, p.58-95.
- DAMIANI, R., MODESTO, S., YATES, A., and NEVELING, J., 2003, Earliest evidence of cynodont burrowing: **Proceedings of the Royal Society of London**, series B, v. 270, p. 1747–1751.
- DENTZIEN-DIAS, P.C., SCHULTZ, C.L. & BERTONI-MACHADO, C., 2008. Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guará Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. **Journal of South American Earth Science**, 25, p. 196-202.
- DENTZIEN-DIAS, P.C., SCHULTZ, C.L., SCHERER, C.M.S. & LAVINA, E.L., 2007. The trace fossil record from Guará Formation (Upper Jurassic?), Southern Brazil. **Arquivos Do Museu Nacional**, v.65, n. 4, p. 585-600.
- DENTZIEN-DIAS, P. C. & SCHULTZ, C. L. 2007. Icnofósseis de vertebrados mesozóicos do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. In: CARVALHO, I.S., CASSAB, R.C.T., SCHWANKE, C., CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M.; OLIVEIRA, M. E. Q. (Eds.). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007, v. 1, p. 511-516.
- DIAS, E.V. & BARBERENA, M.C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 73: 135-143.
- DIAS, E.V. & SCHULTZ, C.L., 2003. The first paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 6, p. 29-42.
- DIAS, K.D.N, and SCHERER, C.M.S., 2008, Cross-bedding set thickness and stratigraphic architecture of aeolian systems: An example from the Upper Permian Pirambóia Formation (Paraná Basin), southern Brazil: **Journal of South American Earth Sciences**, v.25, p.405–415.
- DUARTE, A. N., VERDE, M., UBILLA, M., ARAÚJO, A., MARTINS, P. C., REINHARD, K. & FERREIRA, L. F. 1999. Note on parasite eggs in mineralized Carnivora coprolites from the Upper Pleistocene Sopas Formation, Uruguay. **Paleopathology Newsletter**, 107, p. 6–8.
- FACCINI, U. F., 1989. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais. Curso de Pós-Graduação em Geociências. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, **Universidade Federal do Rio Grande do Sul**, 121p.
- FERNANDES, M.A., FERNANDES, L.B.R. & SOUTO, P.R.F. 2004. Occurrence of urolites related to dinosaurs in the Lower Cretaceous of the Botucatu Formation,

- Paraná Basin, São Paulo State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia** 7(2), p. 263-268.
- FERREIRA-OLIVEIRA, L.G. and ROHN, R., 2009, Leaiid conchostracans from the uppermost Permian strata of the Paraná Basin, Brazil: Chronostratigraphic and paleobiogeographic implications: **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, p. 371–380.
- FORNÓS, J.J., BROMLEY, R.G., CLEMMENSEN, L.B., RODRIGUEZ-PEREA, A., 2002. Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (Artiodactyla, Caprinae) in Pleistocene eolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 180, p. 277–313.
- GATESY, S. M., 2001. Skin impressions of Triassic theropods as records of foot movement. **Bull. Mus. Comp. Zool.** 156, p.137-149.
- GILLETTE, D.D., LOCKLEY, M.G., 1986. **Dinosaur Tracks and Traces**. Cambridge University Press, p. 454.
- GILMORE, B.G., 1992. Scroll coprolites from the Silurian of Ireland and the feeding of early vertebrates. **Palaeontology**, 35, p. 319-33.
- GODFREY, S.J. & SMITH, J.B., 2010. Shark-bitten vertebrate coprolites from the Miocene of Maryland. **Naturwissenschaften**, 97, p. 461–467.
- GROENEWALD, G.H., 1991, Burrow casts from the *Lystrosaurus-Procolophon* Assemblage Zone, Karoo sequence, South Africa. **Koedoe**, v. 34, p. 13–22.
- GROENEWALD, G.H., WELMAN, J., MACEACHERN, J.A., 2001. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Dreikoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. **PALAIOS** 16, p. 148– 160.
- HALFPENNY, J.C., BIESIOT, E.A. 1986. **A Field Guide to Mammal Tracking in North America**. Johnson Books, Boulder, CO., 135p.
- HASLOTIS, S.T., WELLNER, R.W., MARTIN, A.J. & DEMKO, T.M. 2004. Vertebrate Burrows from Triassic and Jurassic Continental Deposits of North America and Antarctica: Their Paleoenvironmental and Paleocological Significance. **Ichnos**, V. 11, p. 103-124.
- HEMBREE, D.I.; MARTIN L.D., HASLOTIS, S.T. 2004. Amphibian burrows and ephemeral ponds of the Lower Permian Speiser Shale, Kansas: evidence for seasonality in the midcontinent. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, p. 127-152
- HILL, C.R., 1976, Coprolites of *Ptilophyllum* cuticles from the Middle Jurassic of North Yorkshire. **Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)**, v. 27, p. 289–294.

- HOLLOCHER, T.C., CHIN, K., HOLLOCHER, K.T. & KRUGE, M.A. 2001. Bacterial residues in coprolite of herbivorous dinosaurs: Role of bacteria in mineralization of feces. **PALAIOS**, v. 16, p. 547-565.
- HOLLOCHER, K.T., ALCOBER, O.A., COLOMBI, C.E. & HOLLOCHER, T.C., 2005. Carnivore Coprolites from the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: Chemistry, Mineralogy, and Evidence for Rapid Initial Mineralization. **PALAIOS**, v.20, p. 51-63.
- HOLZ, M., FRANÇA, A.B., SOUZA, P.A., IANNUZZI, R. and ROHN, R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. **Journal of South American Earth Sciences**, 29, p. 381–399.
- HUNT, A. P. 1992. Late Pennsylvanian coprolites from the Kinney Brick Quarry, central New Mexico with notes on the classification and utility of coprolites. **New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources**, Bulletin, 138, p. 221–229.
- HUNT, A. P., CHIN, K. and LOCKLEY, M.G. 1994. The palaeobiology of vertebrate coprolites. In DONOVAN, S. (ed.). **The palaeobiology of trace fossils**. John Wiley, London, p. 221–240.
- HUNT, A.P., LUCAS, S.G. & LOCKLEY, M.G. 1998. Taxonomy and stratigraphic and facies significance of vertebrate coprolites of the Upper Triassic Chinle Group, Western United States. **Ichnos**, 5, p. 225-234.
- JAIN, S. L. 1983. Spirally coiled ‘coprolites’ from the Upper Triassic Maleri Formation, India. **Palaeontology**, 26, p. 813–829.
- KINLAW, A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. **Journal of Arid Environments**, 41, p. 127-145.
- LANGER, M.C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, 215, p. 69-95.
- LANGER, M.C.; ELTINK, E.; BITTENCOUR, J.S.; ROHN, R. 2008. Serra do Cadeado, PR - Uma janela paleobiológica para o Permiano continental Sul-americano. In: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; (Edit.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Publicado na Internet em 04/08/2008 no endereço <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio007/sitio007.pdf>
- LAUNDRE, J.W. 1989. Horizontal and vertical diameter of burrows of five small mammal species in southeastern Idaho. **Great Basin Naturalist**, 49, p. 646-649.
- LAUNDRE, J.W., and REYNOLDS, T.D., 1994, Effects of soil structure on burrow characteristics of five small mammal species. **Great Basin Naturalist**, v. 53, p. 358–366.
- LAVINA, E.L., 1991. Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná. Porto Alegre,

Tese de doutorado, Instituto de Geociências, **Universidade Federal do Rio Grande do Sul**, 333p.

- LAVINA, E.L.C., FACCINI, U.F. and RIBEIRO, H.J.S., 1993, A Formação Pirambóia (Permo-triassico) no estado do Rio Grande do Sul. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 38, p. 179–197.
- LEONARDI, G., 1989. Inventory and statistics of the South American dinosaurian ichnofauna and its paleobiological interpretation. In: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (Eds.), **Dinosaur Tracks and Traces**. Cambridge University Review, p. 333-336.
- LEONARDI, G. 1987. **Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology**. Brasília, DNPN, p. 117.
- LOCKLEY, M.G., 1997. The paleoecological and paleoenvironment utility of dinosaur tracks. In: Farlow, J.O., Brett-Surman, M.K. (Eds.), **The Complete Dinosaur**. Indiana University Press, Bloomington, p. 554– 578.
- LOCKLEY, M. G., 1991. **Tracking dinosaurs**. Cambridge University Press, p. 238.
- LOCKLEY, M. & HUNT A. P., 1995. **Dinosaur Tracks and other Fossil Footprints of the Western United States**. Columbia University Press. New York. p. 338.
- LOCKLEY, M.G., HUNT, A.P., MEYER, C.A., 1994. Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: Implications for Palaeoecology and Palichnostratigraphy. In: Donovan, S.K. (Ed.), **The Paleobiology of Trace Fossils**. The John Hopkins University Press, p. 241–268.
- LOCKLEY, M.G., HOUCK, K.J., PRINCE, N.K., 1986. North America's largest dinosaur trackway site: implications for Morrison Formation paleoecology. **Geological Society of America Bulletin** 97, p. 1163–1176.
- LOOPE, D.B., 2008. Life beneath the surfaces of active Jurassic dunes: Burrows from the Entrada Sandstone of south-central Utah. **Palaios**, v.23, p. 411-419.
- LOOPE, D.B., 2006, Burrows dug by large vertebrates into rain-moistened, Middle Jurassic dune sand: **Journal of Geology**, v. 114, p. 753-762.
- LUCAS, S.G. 2007. Tetrapod footprint biostratigraphy and biochronology. **Ichnos**, 14, p. 5-38.
- MALABARBA, M.C., ABDALA, F., WEISS, F. & PEREZ, P.A., 2003. New data on the Late Permian Fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 6, p. 49-54.
- MARTIN, L.D., and BENNETT, D.K., 1977, The burrows of the Miocene beaver *Palaeocastor*, western Nebraska, U.S.A.: **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 22, p. 173–193.
- MARTIN, A.J., 2009, Dinosaur burrows in the Otway Group (Albian) of Victoria, Australia, and their relation to Cretaceous polar environments: **Cretaceous Research**, v. 30 (5), p.1223–1237.



- MARTÍNEZ, S.; FIGUEIRAS A.; DA SILVA J. S. 1993. A new Unionoid (Mollusca, Bivalvia) from the Tacuarembó Formation (Upper Triassic - Upper Jurassic), Uruguay. **Journal of Paleontology**, p. 962-965.
- MATLEY, C. A. 1941. The coprolites of Pijidura, Central Provinces. **Rec. Geol. Surv. India**, 74(4), p. 535-547.
- McALLISTER, J. A. 1985. Reevaluation of the formation of spiral coprolites. University of Kansas, **Paleontological Contributions**, 114, p. 1-12.
- McILROY, D., 2004. The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analyses. **Geological Society Special Publication** n. 228, p. 490.
- MILÀN, J. & BROMLEY, R.G. 2006. True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. 231, p. 253-264.
- MILÀN, J.; CLEMMENSEN, L.B.; BONDE, N. 2004. Vertical sections through dinosaur tracks (Late Triassic lake deposits, East Greenland) – undertracks and other subsurface deformation structures revealed. **Lethaia**, 37, p. 285-296.
- MILÀN, J.; LOPPE, D.B., 2007. Preservation and erosion of theropod tracks in eolian deposits: examples from the Middle Jurassic Entrada Sandstone, Utah, U.S.A.: **Journal of Geology**, v. 115, p. 375-386
- MILANI, E.J., MELO, J.H.G., SOUZA, P.A., FERNANDES, L.A. and FRANÇA, A.B., 2007, Bacia do Paraná: **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v.15 (2), p. 265-287.
- MILANI, E.J., 1997, Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sulocidental. Tese de doutorado, **Universidade Federal do Rio Grande do Sul**, Porto Alegre, 255 p.
- MILANI, E. J., 2004. Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do Paraná. In: MANTESSO-NETO, V., BARTORELLI, A., CARNEIRO, C. D. R., E BRITO-NEVES, B. B. ORGANIZADORES. **Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução da Obra de Fernando Flávio Marques de Almeida**. Editora Beca, São Paulo, p. 265-279.
- MILANI, E.J., FACCINI, U.F., SCHERER, C.M.S., ARAÚJO, L.M. & CUPERTINO, L.M., 1998, Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to cretaceous). Southern Brazil: **Boletim do Instituto de Geociências da USP**, v. 29, p. 125-173.
- MILLER, M. F.; HASIOTIS, S. T.; BABCOCK, L. E.; ISBELL, J. L. & COLLINSON, J. W., 2001. Tetrapod and large burrows of uncertain origin in Triassic high paleolatitude floodplain deposits, Antarctica. **PALAIOS**, V. 16, p. 218-232.
- MODESTO, S.P. & BOTHA-BRINK, J., 2010, A burrow cast with *Lystrosaurus* skeletal remains from the Lower Triassic of South Africa: **PALAIOS**, v.25, p.274-281.

- MONES, A. 1980. Nuevos elementos de la paleoherpetofauna del Uruguay (Crocodylia & Dinosauria). IN: I CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA. **Resúmenes**. p. 265-277.
- MYERS, T.S. & FIORILLO, A.R. 2009. Evidence for gregarious behavior and age segregation in sauropod dinosaurs. **Palaeogeography**, doi: 10.1016/j.palaeo.2009.01.002
- NETTO, R.G. 1992. Palaeoecology of ichnocoenosis in the Cruziana Ichnofacies, Serrinha Member, Rio do Rasto Formation (Upper Permian) from the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Geológica Leopoldensia*, São Leopoldo, v. 15, n. 36, p. 67-82.
- NEUMAYER, L. 1904. Die koprolithen des Perms von Texas. **Palaeontographica**, v. 51, p. 121-128.
- NIEDZ'WIEDZKI, G., SZREK, P., NARKIEWICZ, K., NARKIEWICZ, M. & AHLBERG, P. E., 2010. Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature*, v. 463, p. 43-48.
- NORTHWOOD, C. 2005. Early Triassic coprolites from Australia and their palaeobiological significance. **Palaeontology**, Vol. 48, Part 1, p. 49–68.
- OLSEN, P. E., SMITH, J. B. & MCDONALD, N. G. 1998. Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus*, and *Grallator* (Early Jurassic, Hartford and Deerfield Basins, Connecticut and Massachusetts, U. S. A.). **Journal of Vertebrate Paleontology** 18, p. 586–601.
- PADULA, E. & MINGRAMM, A., 1969. Sub-surface Mesozoic red-beds of the Chaco-Mesopotamian region, Argentina and their relatives in Uruguay and Brazil. p. 1053-1071.
- PEREA, D., SOTO, M., VEROSLAVSKY, G., MARTÍNEZ, S. & UBILLA, M., 2009. A Late Jurassic fossil assemblage in Gondwana: Biostratigraphy and correlations of the Tacuarembó Formation, Parana Basin, Uruguay. **Journal of South American Earth Sciences** 28, p. 168–179
- PEREA, D.; UBILLA, M.; ROJAS, A.; GOSO, C., 2001. The West Gondwanan occurrence of the hybodontid shark *Priohybodus* and the Late Jurassic – Early Cretaceous age of Tacuarembó Formation Uruguay. **Paleontology** 44, p. 1227-1235.
- PEREA, D. & MARTÍNEZ, S., 2003. La Formación Tacuarembó. In: VEROSLAVSKY, G.; UBILLA, M. & MARTÍNEZ, S. (Eds.). **Cuencas Sedimentarias de Uruguay**. Montevideo, p. 101-113.
- PEREA, D.; SOTO, M.; VEROSLAVSKY, G.; MARTÍNEZ, S. & UBILLA, M., 2007. A Late Jurassic-Early Cretaceous fauna in Gondwanaland: chronostratigraphy and correlations of Tacuarembó Formation, Uruguay. In: **XXIII JAPV. Libro de Resúmenes**, p. 25-26
- POINAR JR., G. & BOUCOT, A. J., 2006. Evidence of intestinal parasites of dinosaurs. **Parasitology**, p. 1-5.

- PUTNAM, R.J. 1983. **Carrion and Dung: The decomposition of Animal Wastes**. Edward Arnold, London, p. 62.
- RADLEY, J. D.; BARKER, M. J. & HARDING, I. C., 1998. Palaeoenvironment and taphonomy of dinosaur tracks in the Vectis Formation (Lower Cretaceous) of the Wessex Sub-basin, southern England. **Cretaceous Research** 19, p. 471–87.
- RAGONHA, E.W. 1987. “Coprólitos espiralados” da Formação Corumbataí. In: X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Annals, v. 1, p. 307-317.
- REICHMAN, O.J., & SMITH, S.C., 1987, Burrows and burrowing behavior by mammals. **Current Mammalogy**, v. 2, p. 197–235.
- READING, H.G. 1986. **Sedimentary Environments and Facies**. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 4–20.
- RICHTER, M. 2000. Peixes fósseis do Rio Grande do Sul. In: M. Holz & L.F. De Ros (eds.) **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Edição CIGO/UFRGS, p. 162-175.
- RICHTER, M. & LANGER, M.C. 1998. Fish remains from the Upper Permian Rio do Rasto Formation (Paraná Basin) of southern Brazil. **Journal of African Earth Sciences**, 27(1A), p.158-159.
- RODRÍGUEZ-DE-LA-ROSA, R.A., CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S. & SILVA-PINEDA, A. 1998. Paleobiological implications of Campanian coprolites. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 142, p. 231–254.
- ROHN, R., 1994. Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Tese de doutorado. **Universidade de São Paulo**, 386p.
- ROHN, R., RÖSLER, O., 2000. Middle to Upper Permian Phyt stratigraphy of the Eastern Paraná Basin, vol. 5. Rev. Univ. Guarulhos, Guarulhos. p. 69–73.
- ROHN, R., ASSINE, M.L. & MEGLHIORATTI, T., 2005. A new insight on the Late Permian environmental changes in the Paraná Basin, South Brazil. In: Gondwana 12, Mendoza, 2005. **Abstracts, Academia Nacional de Ciencias**, p. 316.
- SANTA-ANA, H. & VEROSLAVSKY, G. 2003. La tectosecuencia vulcanosedimentaria de la Cuenca Norte de Uruguay. In: VEROSLAVSKY, G.; UBILLA, M. & MARTÍNEZ, S. (Eds.). **Cuencas Sedimentárias de Uruguay**. Montevideo, p. 51-74.
- SARJEANT, W.A.S., 1975, Fossil tracks and impressions of vertebrates: in FREY, R.W., ed., **The Study of Trace Fossils**: Springer-Verlag, New York, p. 283–324.
- SCHERER, C.M.S., FACCINI, U.F. & LAVINA E.L., 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná . In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS-CIGO. p. 335–354.
- SCHERER, C.M.S. & LAVINA, E.L.C., 2005. Sedimentary cycles and facies architecture of fluvial-eolian strata of the Upper Jurassic Guará Formation, southern Brazil. **Sedimentology** 52, p. 1323–1341.

- SCHERER, C. M. S., 1998. Análise estratigráfica e litofaciológica da Formação Botucatu (Neocomiano) no Estado do Rio Grande do Sul. Curso de Pós-Graduação em Geociências. 208p. **Tese de Doutorado – Instituto de Geociências**, UFRGS.
- SCHERER, C.M.S., LAVINA, E.L.C., 2006. Stratigraphic evolution of a fluvial–eolian succession: the example of the Upper Jurassic–Lower Cretaceous Guará and Botucatu Formations, Paraná Basin, southernmost Brazil. **Gondwana Research**, 9, p. 475–484.
- SCHWANKE, C. & SOUTO, P.R.F. 2007. Coprólitos espiralados da Formação Pedra do fogo, Bacia do Parnaíba. In Carvalho, I.S. *et al.* (Eds.). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Editora Interciência, Rio de Janeiro, p. 111-120.
- SIDOR, C.A., MILLER, M.F. & ISBELL, J.L., 2008. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. **Journal of Vertebrate Paleontology** 28(2), p. 277–284.
- SILVA, R.C., CARVALHO, I.S., FERNANDES, A.C. 2008a. Pegadas de dinossauros do Triássico (Formação Santa Maria) do Brasil. **Ameghiniana** 45(4), p. 783-790.
- SILVA, R.C., FERIGOLO, J. CARVALHO, I.S. & FERNANDES, A.C. 2008b. Lacertoid footprints from the Upper Triassic (Santa Maria Formation) of Southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 262, p. 140–156.
- SILVA, R. C.; CARVALHO, I. S. & SCHWANKE, C. 2007. Vertebrate dinoturbation from the Caturrita Formation (Late Triassic, Paraná Basin), Rio Grande do Sul, Brazil. **Gondwana Research**, 11(3), p. 303-310.
- SILVA, R. C.; SCHWANKE, C. & CARVALHO, I. S. 2006. Análise de pegadas fósseis da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico, Bacia do Paraná), Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: GALLO, BRITO, SILVA & FIGUEIREDO (Eds.). **Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas**. p. 275-284.
- SILVA BUSSO, A. & FERNANDEZ GARRASINO, C.A., 2004. Presencia de lãs Formaciones Pirambóia y Botucatu (Triássico – Jurásico) en el subsuelo oriental de La provincia de Entre Rios. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, 59 (1), p. 141-151.
- SHARMA, N., KAR, R.K., AGARWAL, A. & KAR, R. 2005. Fungi in dinosaurian (Isisaurus) coprolites from the Lameta Formation (Maastrichtian) and its reflection on food habit and environment. **Micropaleontology**, 51(1), p. 73-82.
- SMITH, R.H., 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 60, p. 155– 170.
- SOARES, P.C., 1975, Divisão estratigráfica do Mesozóico no Estado de São Paulo: **Revista Brasileira de Geociências**, v. 5(4), p. 251.
- SOARES, A. P., SOARES, P. C. & HOLZ, M., 2008, Correlações estratigráficas conflitantes no limite Permo-Triássico no sul da Bacia do Paraná: O contato entre

duas seqüências e implicações na configuração espacial do Aquífero Guarani: **Revista Pesquisas em Geociências**, v.35 (2), p. 115–133.

- SOUTO, P.R.F. 2001. Tetrapod coprolites from the Middle Triassic of southern Brazil. **GAIA**, 16, p. 51-57.
- SOUTO, P.R.F. 2007. Coprólitos. In: Carvalho, I.S. & Fernandes, A.C.S. (Eds.), **Icnologia**. Sociedade Brasileira de Geologia, Série Textos nº 3, São Paulo, p. 84-87.
- SOUTO, P.R.F. 2007. Os coprólitos da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. In Carvalho, I.S. *et al.* (Eds.). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Editora Interciência, Rio de Janeiro, p. 811-818.
- SOUTO, P.R.F. & NAVA, W. 2007. Coprólitos de vertebrados da localidade de Presidente Prudente, Formação Adamantina, Bacia do Paraná. In Carvalho, I.S. *et al.* (Eds.). **Paleontologia: Cenários da Vida**. Editora Interciência, Rio de Janeiro, p. 517-522.
- TAPANILA, L., ROBERTS, E.M., BOUARE', M.L., SISSOKO, F., & O'LEARY, M.A., 2004, Bivalve borings in phosphatic coprolites and bone, Cretaceous–Paleogene, northeastern Mali: **PALAIOS**, v. 19, p. 572–580.
- THULBORN, R. A. 1991. Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 83, p. 341–366.
- VAN HOEVEN, W., MAXWELL, J.R. & MELVIN, C. 1969. Fatty acids and hydrocarbons as evidence of life processes in ancient sediments and crude oils. **Acta Geochim. Cosmochim.**, 33, p. 877-881.
- VARRICCHIO, D. J.; MARTIN, A. J.& KATSURA, Y., 2007. First trace and body fossil evidence of a burrowing, denning dinosaur. **Proceedings of Royal Society Bulletin** 274, p. 1361–1368.
- VERDE, M. & UBILLA, M. 2002. Mammalian Carnivore Coprolites from the Sopas Formation (Upper Pleistocene, Lujanian Stage), Uruguay. **Ichnos**, 9, p. 11-80.
- VOGELTANZ, R. 1965. Austroknugsstrukturen bei koprolithen. **Neues Jahrb. Geol. Paläontol.**, Monatsh., 6, p. 362-371.
- VOORHIES, M. R. 1975. Vertebrate burrows. In: R. W. Frey (Ed.). **The study of trace fossils**. New York, NY: Springer, p. 325–350.
- YANBIN, S.; GALLEGRO, O. & MARTÍNEZ, S. 2002. A review of fossil conchostracans from the Tacuarembó Formation, Uruguay, with notes on its geological age. In: **IPC 2002. Abstracts**. Geological Society of Australia, p. 272-273.
- WALDMAN, M. & HOPKINS Jr., W.S. 1970. Coprolites from the Upper Cretaceous of Alberta, Canada, with description of their microflora. **Canadian Journal Earth Sciences**, 7, p. 1295-1303.

- WARREN, L.V., ALMEIDA, R.P., HACHIRO, J., MACHADO, R., ROLDAN, L.F., STEINER, S.S. & CHAMANI, M.A.C., 2008. Evolução sedimentar da Formação Rio do Rasto (Permo-Triássico da Bacia do Paraná) na porção centro sul do estado de Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 38(2 - suplemento), p. 213-227.
- WEBER, D.J. & LAWLER, G.C. 1978. Lipid components of the coprolites. In: S.R. Ash (Editor), *Geology, Paleontology and Paleoecology of a Lake Triassic lake, western New Mexico*. **Brigham Young University Geological Studies**, 25, p. 75-87.
- WILLIAMS, M. E. 1972. The origin of 'spiral coprolites'. **University of Kansas, Palaeontological Contributions**, 59, p. 1-19.
- WHITE I.C. 1908. Relatório sobre as coal measures e rochas associadas ao sul do Brasil. **Comissão das Minas de Carvão de Pedra do Brasil**, Rio de Janeiro, 300 p.
- ZANGERL, R. & RICHARDSON, E. S. 1963. The paleoecological history of two Pennsylvanian black shales. **Fieldiana, Geology Memoirs**, 4, p. 1-239.

## **Anexos**

Anexo 1 – Carta de submissão do Artigo PALEOBIOLOGY OF VERTEBRATE COPROLITES FROM RIO DO RASTO FORMATION (MIDDLE/UPPER PERMIAN), PARANÁ BASIN, BRAZIL

ScholarOne Manuscripts

Página 1 de 1



[Edit Account](#) [Instructions & Forms](#)

[Main Menu](#) → [Author Dashboard](#) → Submission Confirmation

You are logged in

## Submission Confirmation

Thank you for submitting your manuscript to *Palaeontology*.

Manuscript ID: PALA-07-10-3064-RE

Title: PALEOBIOLOGY OF VERTEBRATE COPROLITES FROM RIO DO RASTO FORMATION (MIDDLE/UPPER PERMIAN), PARANÁ BASIN, BRAZIL

Authors: Dentzien Dias, Paula  
Figueiredo, Ana Emilia  
Horn, Bruno  
Cisneros, Juan  
Schultz, Cesar

Date Submitted: 25-Jul-2010

Print Return to Dashboard

ScholarOne Manuscripts™ v4.3.0 (patent #7,257,767 and #7,263,655). © ScholarOne, Inc., 2010. All Rights Reserved. ScholarOne Manuscripts is a trademark of ScholarOne, Inc. ScholarOne is a registered trademark of ScholarOne, Inc.

Follow ScholarOne on Twitter

[Terms and Conditions of Use](#) - [ScholarOne Privacy Policy](#) - [Get Help Now](#)



Anexo 2 – Carta de submissão do artigo PERMIAN TETRAPOD BURROWS IN  
EOLIAN DUNES OF THE PARANÁ BASIN, SOUTHERN BRAZIL

PALAIOS

Page 1 of 2



[Home](#)

Detailed Status Information

Manuscript #	<a href="#">210-036</a>
Current Revision #	1
Submission Date	2010-04-14 08:28:57
Current Stage	All Reviewers Assigned
Title	PERMIAN TETRAPOD BURROWS IN EOLIAN DUNES OF THE PARANA BASIN, SOUTHERN BRAZIL
Running Title	PERMIAN BURROWS FROM BRAZIL
Manuscript Type	RESEARCH ARTICLE
Special Section	<a href="#">LWA</a>
Corresponding Author	Paula Dentzien-Dias (Universidade Federal do Rio grande do Sul)
Contributing Authors	Juan Carlos Osorio, Cesar Schultz
Associate Editor	Assigned
Keywords	tetrapod burrows, eolian dunes, Middle/Late Permian, ichnofossils, Paraná Basin
Copyright Release Date	Not Received

Stage	Start Date
All Reviewers Assigned	2010-04-29 12:19:37
Review Started	2010-04-26 16:00:09
First Reviewer Accepted	2010-04-26 16:00:09
Potential Reviewers Accepted	2010-04-26 16:00:09
Contacting Potential Reviewers	2010-04-20 15:57:49
Potential Reviewers Assigned	2010-04-20 15:57:42
Waiting for Potential Reviewer Assignment	2010-04-20 15:58:12
Associate Editor Assigned	2010-04-20 15:58:12
	2010-04-20 15:58:12
Contacting Potential Associate Editor	2010-04-18 15:59:49
Potential Associate Editor Assigned	2010-04-18 15:50:26
Waiting for Potential Associate Editor Assignment	2010-04-14 08:21:43
	2010-04-14 08:31:04

[http://sepm-palaios.alltrack.net/cgi-bin/main.plx?form\\_type=status\\_details&ms\\_id=304...](http://sepm-palaios.alltrack.net/cgi-bin/main.plx?form_type=status_details&ms_id=304...) 5/11/2010

Anexo 3 – Carta de submissão do artigo VERTEBRATE BURROWS IN EOLIAN SAND  
DUNES FROM THE GUARÁ FORMATION (PARANÁ BASIN), UPPER JURASSIC OF SOUTHERN  
BRAZIL

Submissions Being Processed for Author Paula Camboim Dentzien Dias, MSc.

Page 1 of 1

Submissions Being Processed for Author Paula Camboim Dentzien Dias, MSc.

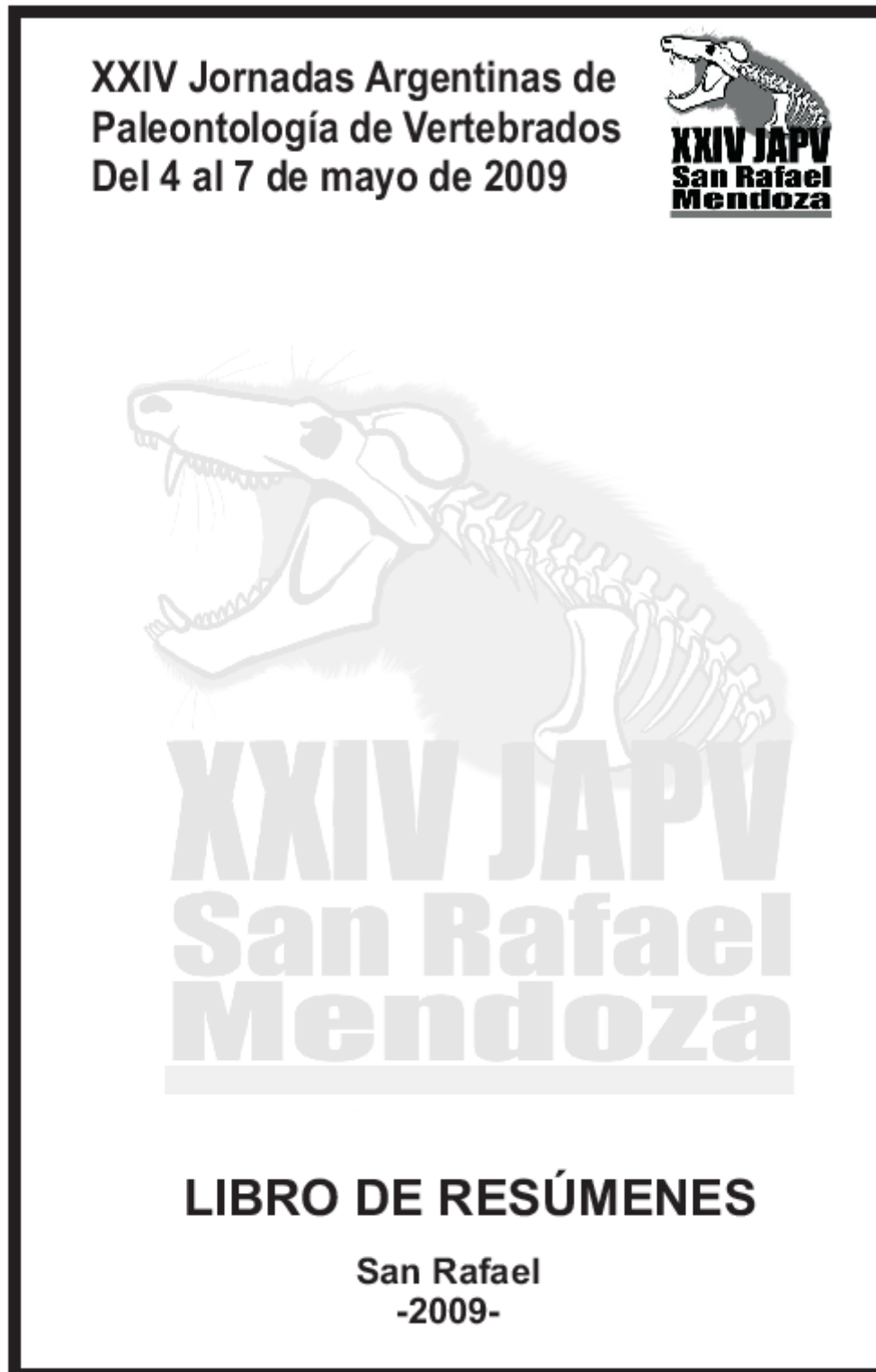
Page: 1 of 1 (1 total submissions)

Action 	Manuscript Number 	Title 
<a href="#">View Submission</a> <a href="#">View QC Results</a> <a href="#">Send E-mail</a>	PALAEO5185	VERTEBRATE BURROWS IN EOLIAN SAND DUNES FROM THE GUAR

Page: 1 of 1 (1 total submissions)

<< Author Main Menu

Anexo 4 – Resumos relacionados à Tese publicados em Anais de Eventos



partitioning in the Late Jurassic herbivore communities of western North America. Niche partitioning was likely a factor in permitting the coexistence of a high diversity of extremely large-bodied herbivores in one ecosystem.

<sup>1</sup>Museum of Paleontology and Department of Geological Sciences, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA. *mdemic@umich.edu; jawhitl@umich.edu; katymai@umich.edu; wilsonja@umich.edu; dcfisher@umich.edu*

#### **First record of vertebrate burrows in eolian sand dunes from the Pirambóia Formation (Paraná Basin, Upper Permian) of southern Brazil**

P.C. DENTZIEN-DIAS<sup>1</sup>, J.C. CISNEROS<sup>1</sup> and C.L. SCHULTZ<sup>1</sup>

The Pirambóia Formation corresponds to a thick aeolian package that covers a wide area of the Paraná Basin. It represents an important event of increasing development towards terrestrial and arid conditions in the basin that took place at the end of the Permian. We report a series of vertebrate burrows found in four different outcrops in the municipalities of Rosário do Sul, São Gabriel, and Mata in the state of Rio Grande do Sul. A total of 18 burrows were recognized, these are cylindrical, oblique, ranging from 4.5 cm to 27 cm in diameter and up to 93 cm in length. They typically tend to be rectilinear but some of them are curved and bifurcated. Apart from the absence of stratification, there is no lithological difference between the infilling of the burrows and the surrounding matrix. However, eolian cross-strata fill the proximal portions of some tunnels, suggesting that, after abandoned, sand drifts migrated into the open shafts. Burrowing behavior allows vertebrates to escape harsh environmental conditions by taking advantage of equable burrow microclimates. The different burrow instances here reported demonstrate that a number of Late Permian tetrapods in southern Brazil were burrow constructors and were well adapted to the arid conditions of this region. This represents the first report of fossils of any type in the Pirambóia Formation.

<sup>1</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil. CNPq grantee. *pauladentzien@gmail.com*

#### **Nova pegada tridátila encontrada no Triássico Superior (Cenozona de Rhynchosauria, Carniano, porção superior da Formação Santa Maria) do Rio Grande do Sul, Brasil**

P.C. DENTZIEN-DIAS<sup>1</sup>, S.F. CABREIRA<sup>1,2</sup>, L.R. DA SILVA<sup>2</sup> e C.L. SCHULTZ<sup>1</sup>

A Cenozona de Rhynchosauria é caracterizada pela dominância do rincossauro *Hyperodapedon* Huxley associado a outros táxons, incluindo acetossauros e dinossauros basais, característicos do Carniano. Um afloramento contendo esta fauna, na cidade de São João do Polésine, na porção central do Rio Grande do Sul, revelou, numa lente de arenito fino inserida num pacote pelítico, uma pegada tridátila e seu contramolde, ambos bem preservados. A pegada (ULBRA PVT-051) possui 4,3 cm de comprimento, 2,5 cm de largura e é assimétrica. O dígito esquerdo (1,5 cm de comprimento) e o central (2,1 cm) terminam com uma marca de garra. O dígito direito é mais longo (2,7 cm) e curvado distalmente. A divergência entre os dígitos esquerdo e central é de 18° e entre o central e o direito de 28°. A assimetria desta pegada nos leva a imaginar duas possibilidades para a sua origem: 1) É decorrente de um escorregamento e foi produzida pelo *pes* de um terópode (nesse caso, estariam representados os dígitos II, II e IV – correspondendo ao esquerdo, central e direito, respectivamente) ou 2) a pegada é uma representação fiel da pata do animal e assemelha-se à produzida pela *manus* de um pterossauro (caso em que estariam presentes os dígitos I, II e III). Não existem registros de pterossauros para a Cenozona de Rhynchosauria mas, nos estratos imediatamente sobrejacentes (Cenozona de Mammaliomorpha – Noriano), ocorrem restos de um provável pequeno pterossauro, ainda não formalmente proposto, o que reforçaria a possibilidade da presença deste grupo no Triássico Superior do Rio Grande do Sul.

<sup>1</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. Bolsista CNPq. *pauladentzien@gmail.com*

<sup>2</sup>Universidade Luferana do Brasil, Campus Cachoeira do Sul, Cachoeira do Sul, Brasil

#### **Relaciones filogenéticas del leontínido *Coquenia bondi* Deraco et al. (Mammalia: Notoungulata) del Eoceno del noroeste argentino**

M.V. DERACO<sup>1</sup>, D.A. GARCÍA LÓPEZ<sup>1</sup> y J. POWELL<sup>1</sup>

Se presenta un análisis sobre la posición filogenética de *Coquenia bondi* Deraco et al. y *Martinimiguella fernandezii* Bond y López en el contexto de la familia Leontiniidae. Estas especies, únicos representantes eocenos de la familia, fueron incluidas en una matriz de 23 caracteres dentarios y nueve taxones con el isotemnido *Pleurostylodon* Ameghino como grupo externo, basada en trabajos previos de otros autores. En estos trabajos se reconocieron dos clados dentro de la familia, uno que agrupa géneros tropicales (*Taubatherium* Soria y Alvarenga y *Huilatherium* Villarroel y Guerrero Díaz) y otro que agrupa géneros patagónicos (*Leontinia* Ameghino, *Scarrittia* Simpson, *Ancylocoelus* Ameghino y *Colpodon*



The Second International Congress on Ichnology  
Cracow, Poland, August 29–September 8, 2008

# **ABSTRACT BOOK**

## **AND THE INTRA-CONGRESS FIELD TRIP GUIDEBOOK**

Edited by Alfred Uchman



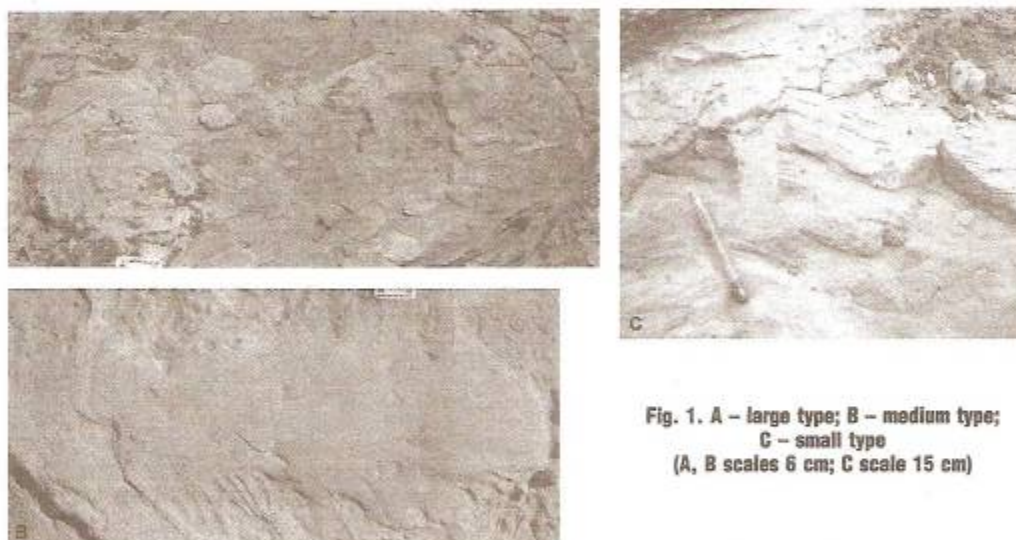
**Polish Geological Institute  
Warszawa 2008**

**VERTEBRATE BURROWS IN EOLIAN SAND DUNES FROM THE GUARÁ FORMATION  
(PARANÁ BASIN, UPPER JURASSIC) OF SOUTHERN BRAZIL**

Paula C. DENTZIEN-DIAS

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brazil; CNPq grantee; e-mail: pauladentzien@gmail.com

Eolian facies of the Guará Formation from Late Jurassic age, in the state of Rio Grande do Sul, Brazil, revealed dinosaur footprints and trackways, as well as burrows made by small vertebrates (Dentzien-Dias et al., 2008). These burrows were found in four different outcrops. They typically tend to be rectilinear but some of them are curved and bifurcated. Three categories of burrow diameters were recognized based on non-overlapping measurements: Large tunnels, with a diameter ranging from 19 cm to 23 cm and 64–148 cm length (Fig. 1A); medium burrows 10–15 cm in diameter and 26–80 cm long (Fig. 1B); and, small burrows, up to 5 cm in diameter and 32 cm long (Fig. 1C). These different burrow types were likely constructed by different species. Apart from the absence of stratification there is no lithologic difference between the infilling of the burrows and the surrounding matrix, however, some stratified blocks occur over the massive sandstone and they were interpreted as the collapsed parts of the burrow roofs. Small burrows are usually bifurcated, a pattern that is suggestive of their construction by small cynodonts. Burrowing behaviour allows vertebrates to escape harsh environmental conditions by taking advantage of equable burrow microclimates (Voorhies, 1975). The different burrow instances here reported demonstrate that a number of Late Jurassic tetrapods in southern Brazil were burrow constructors and were well adapted to the semi-arid conditions of this region.



**Fig. 1. A – large type; B – medium type;  
C – small type  
(A, B scales 6 cm; C scale 15 cm)**

#### REFERENCES

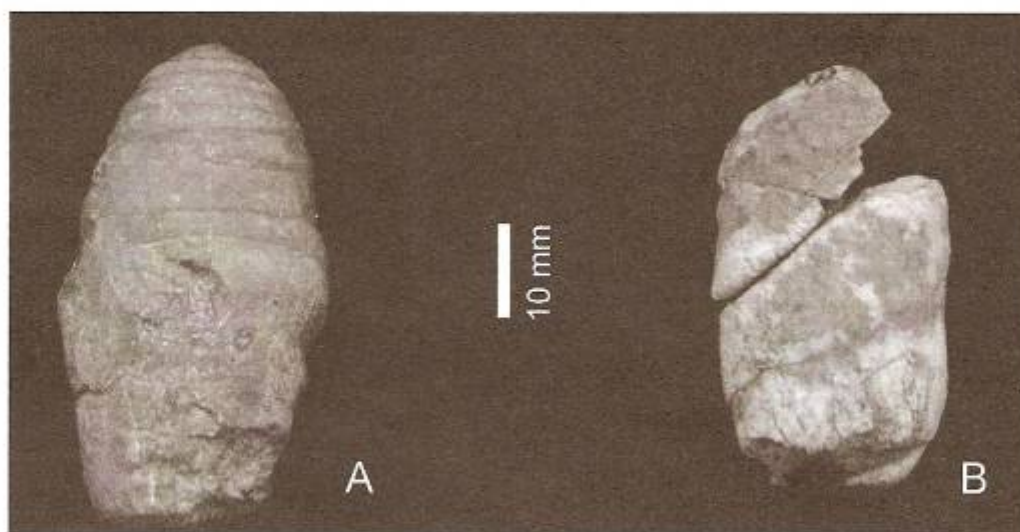
- DENTZIEN-DIAS P.C., SCHULTZ C.L., BERTONI-MACHADO C., 2008 – Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guará Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.*, in press. doi:10.1016/j.jsames.2007.08.008
- VOORHIES M.R., 1975 – Vertebrate burrows. *In: The study of trace fossils* (ed. R.W. Frey): 325–403. Springer, New York.

**FIRST RECORD OF SPIRAL COPROLITES FROM THE RIO DO RASTO FORMATION  
(PERMIAN: GUADALUPIAN) OF SOUTHERN BRAZIL**

Paula C. DENTZIEN-DIAS, Juan Carlos CISNEROS

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brazil; CNPq grantees; e-mails: pauladentzien@gmail.com, cisneros.jc@gmail.com

The Rio do Rasto Formation, in the Paraná Basin, is characterized by lacustrine mudstones and sandstones, producing continental vertebrates including various groups of fishes, amphibians, reptiles and therapsids. The spiral coprolites described here were collected from two adjacent localities (8 km apart), in the municipality of Aceguá (Rio Grande do Sul State), in mud-filled exposures that belong to this formation. The two types of spiral coprolites, heteropolar end amphipolar (Neumayer, 1904) (Fig. 1A, B), are found, but restricted to different outcrops. Dimensions vary from 4–5 cm in length and 2.2–2.5 cm in width. Scales of palaeoniscid type and other unidentified bone elements are present as inclusions in all specimens. Coprolites have round or pointed ends with clear whorls. At least one heteropolar specimen can be safely regarded as made by an elasmobranch chondrichthyan (Fig 1A). A transverse section of one amphipolar coprolite shows that a well preserved internal spiral is present. Spiral coprolites in the Permian of Brazil were hitherto known only from the Corumbataí Formation (Paraná Basin; Ragonha, 1987) and the Pedra do Fogo Formation (Parnaíba Basin in north Brazil; Schwanke, Souto, 2007). The specimens here referred represent the first record of spiral coprolites in the Paraná Basin and constitute a potential source of valuable paleoecologic data from the continental vertebrate communities in the Permian of Gondwana.



**Fig. 1. Spiral coprolites from Rio do Rasto Formation: A – heteropolar type; B – amphipolar type**

#### REFERENCES

- NEUMAYER L., 1904 – Die kopolithen des Perms von Texas. *Palaeontographica*, **51**: 121–128.  
 RAGONHA E.W., 1987 – “Coprólitos espiralados” da Formação Corumbataí. In: X Congresso Brasileiro de Paleontologia, *Annals*, **1**: 307–317.  
 Schwanke C., Souto P.R. de F., 2007 – Coprólitos espiralados da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba. *Paleontologia: Cenários da vida*, **1**: 111–120.

geológicos e paleontológicos, mas pouco foram os trabalhos específicos sobre o tema. Três espécies de Chondrichthyes e citações sobre escamas e dentes de Paleonisciformes eram previamente conhecidas. Só agora, a partir de 2002, esses fósseis foram exaustivamente estudados. Escamas, dentes e espinhos de vários tipos de peixes e de tetrápodes sempre desarticulados e dispersos, foram coletados e estão sendo estudados pormenorizadamente. A presente contribuição relata os paleovertebrados já identificados e os novos taxa encontrados. Os Chondrichthyes são reconhecidos por dentes isolados e dispersos de Petalodontiformes, Xenacanthiformes, Orodontiformes e cladodontes, este último são tubarões primitivos não identificáveis. A ordem Ctenacanthiformes é a única representada por espinhos. Os Osteichthyes são representados por ossos, dentes e escamas ganóides de Paleonisciformes e escamas cosmóides de Actinistia. Dentes labirintodontes, tetrápodes primitivos e/ou peixes Rhipidistia foram encontrados com diferentes tipos de preservação. A preservação dos elementos ósseos é variada desde peças fragmentadas com evidências de abrasão até peças bem preservadas. A referida camada é reconhecida como uma fácies de grande importância paleontológica e estratigráfica em virtude da abundância e diversidade fossilífera. [\*Bolsista FAPESP]

**Uma nova localidade fossilífera no Permiano do Rio Grande do Sul:  
a primeira associação de vertebrados, icnofósseis e plantas na  
Formação Rio do Rasto**

**Juan Carlos Cisneros**  
cisneros.jc@gmail.com

**Paula Camboim Dentzien Dias**  
pauladentzien@gmail.com

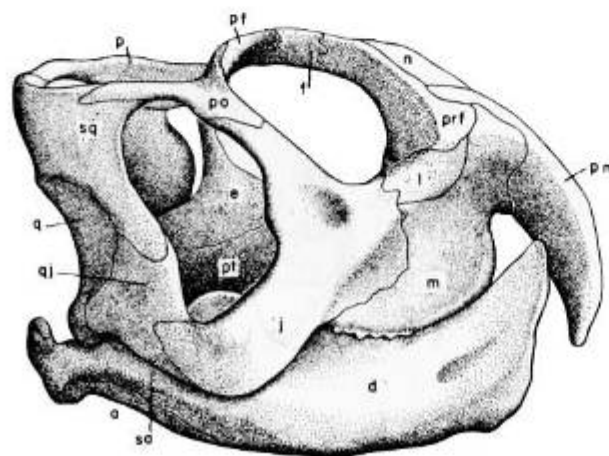
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS. Porto Alegre-RS

Reporta-se um novo sítio fossilífero da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná), localizado na Fazenda Santo Antônio, no município de Aceguá, sul do Rio Grande do Sul. O afloramento é caracterizado por uma sequência de pelitos, intercalados por lentes de argila, areia e conglomerados intraformacionais. O pacote é interpretado como um antigo ambiente lagunar com pequenos aportes fluviais. Restos de vertebrados fósseis foram observados nas diferentes fácies do sítio, sendo que numerosos fragmentos ocorrem no conglomerado intraformacional, encontrando-se ainda em fase de estudo. Nos níveis inferiores do afloramento foram recuperados restos semi-articulados do réptil pareiassaurídeo *Provelosaurus americanus*. O novo





espécime é de tamanho comparável ao holótipo, tendo sido identificados até agora porções de crânio e mandíbula, vértebras cervicais, costelas, partes da cintura peitoral e um úmero, sendo que alguns destes elementos ósseos eram previamente desconhecidos para esta espécie. Restos de espinhos de condrictes foram encontrados em associação com *Provelosaurus americanus*, ainda, nos níveis superiores do sítio foram coletados coprólitos também atribuíveis a condrictes. Os coprólitos variam em comprimento de dois a cinco e meio centímetros, apresentando um formato ovóide, com dobras espirais, sendo visíveis numerosas escamas de peixes no seu interior. Na parte inferior do afloramento, porém em um nível superior em relação ao do pareiassaurídeo, foi encontrado um lenho gimnospérmico silicificado. Este lenho encontra-se depositado *in situ* dentro de uma matriz arenosa e possui mais de dois metros de comprimento, sendo notória a presença de ramos secundários no eixo principal do espécime. Finalmente, um fragmento de molde externo de caule de uma Sphenopsida herbácea de ambiente hidrófilo foi encontrado associado aos restos do pareiassaurídeo. A presença de *Provelosaurus* permite correlacionar o novo afloramento com a fauna local de Posto Queimado, no município de São Gabriel, da qual também faz parte este pareiassaurídeo, e que possui uma idade Guadalupiana (Permiano Médio), confirmada pelo achado de *Dinocephalia*. O novo sítio é o primeiro do seu tipo na Formação Rio do Rasto, uma vez que apresenta o registro inédito de fósseis e icnofósseis de vertebrados além de fósseis de plantas, encontrando-se a maior parte deste material *in situ*, possuindo assim, o potencial de aportar novas informações paleoecológicas para o Guadalupiano da Bacia do Paraná.

*Scaphonyx*

## UMA INVESTIGAÇÃO SOBRE A PRESENÇA DE EGAGRÓPILAS NA FORMAÇÃO CATURRITA, TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

BRUNO DE AMORIM ARANTES\* & MARINA BENTO SOARES

Depto. Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, [bruno\\_amorim2000@yahoo.com.br](mailto:bruno_amorim2000@yahoo.com.br), [marina.soares@ufrgs.br](mailto:marina.soares@ufrgs.br)

Egagrópilas caracterizam-se como massas esféricas formadas por materiais não digeridos, regurgitados por predadores, como escamas, pêlos, penas e ossos. A tafocenose de microvertebrados da Formação Caturrita do Rio Grande do Sul, composta por cimodontes, procolofonídeos e esfenodontídeos [Bonaparte J.F. *et al.* 2003. *Rev. bras. paleontol.* 5:5-28], mostra uma combinação de feições tafonômicas que levou à construção da hipótese de que o seu agente gerador pudesse ser algum predador seletivo que se alimentava de pequenas presas e regurgitava pelotas contendo partes não digeridas destas, a exemplo das egagrópilas produzidas por algumas aves. Além do aparente tendenciamento em relação ao tamanho dos componentes da tafocenose, os quais não excedem 10 cm de comprimento, outro aspecto curioso é o padrão de preservação observado em muitos espécimes, caracterizado por esqueletos desarticulados na forma de aglomerações de ossos de diferentes tamanhos e densidades, inseridos em um pacote de arenitos maciços, o que, a princípio, exclui transporte hidráulico. A fim de testar tal hipótese, foram selecionados elementos ósseos do esfenodontídeo *Clevosaurus brasiliensis*, o táxon mais abundante da referida tafocenose, os quais foram submetidos a análises com microscopia eletrônica de varredura (MEV). Como resultados preliminares, foram identificados sinais de corrosão puntiforme na superfície de um fêmur e de uma mandíbula, bastante similares àqueles encontrados em restos de microvertebrados fósseis e atuais, interpretados como produto de regurgitação. Um fato relevante é que o registro fóssil mais antigo de uma egagrópila data do Cretáceo Inferior [Sanz, J.L. *et al.* 2001. *Nature* 409:998-999]. Assim, se confirmada a hipótese levantada para a tafocenose da Formação Caturrita, teremos o registro mais antigo de egagrópilas estendido para o Triássico Superior, época anterior ao surgimento das aves. O fato de ainda não existirem aves neste período não descarta essa possibilidade, posto que o ato de regurgitar é observado em outros arcossauros atuais (e.g. *Crocodylia*). Sendo este um comportamento plesiomórfico para Archosauria, o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis*, que ocorre na Formação Caturrita nos mesmos níveis fossilíferos dos microvertebrados, apareceria como um potencial predador destes. [\*Bolsista BIC-UFRGS].

## COPRÓLITOS DA FORMAÇÃO RIO DO RASTO (PERMIANO: GUADALUPIANO) DO RIO GRANDE DO SUL, SUL DO BRASIL

PAULA C. DENTZIEN-DIAS\*, JUAN CARLOS CISNEROS\*, ALEXANDRE LIPARINI\* & ANA EMILIA QUEZADO FIGUEIREDO\*

Depto. Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, [pauldentzien@gmail.com](mailto:pauldentzien@gmail.com), [cisneros.jc@gmail.com](mailto:cisneros.jc@gmail.com), [alexandreliparini@yahoo.com.br](mailto:alexandreliparini@yahoo.com.br), [aquezado@yahoo.com.br](mailto:aquezado@yahoo.com.br)

A Formação Rio do Rasto, da Bacia do Paraná, é caracterizada por uma série de pelitos lacustres e arenitos, nos quais são encontrados vertebrados continentais incluindo vários grupos de peixes, anfíbios, répteis e terápsidos. Os coprólitos descritos aqui foram coletados em quatro diferentes localidades nos municípios de Aceguá e São Gabriel (Rio Grande do Sul), e apresentam diferentes morfologias, sendo que alguns são claramente espirais. As dimensões dos coprólitos variam entre 2-5 cm de comprimento e 1-2,5 cm de largura. Dois espécimes encontrados na fácies pelítica, em afloramentos com 8 km de distância, em Aceguá, representam os dois padrões de coprólitos em espiral: heteropolar e anfipolar [Neumayer, L. 1904. *Palaeontographica* 51:121-128]. O coprólito heteropolar possui uma das extremidades pontiaguda, entretanto a outra está mal preservada, por outro lado, o coprólito anfipolar está completo e as suas extremidades são arredondadas. O espécime heteropolar pode ser relacionado com peixes cartilagenosos. Uma seção transversal no coprólito anfipolar apresenta uma boa preservação da espiral interna. Um coprólito encontrado em São Gabriel também revela uma espiral interna em corte. Entretanto, a polaridade não pôde ser visualizada uma vez que o espécime encontra-se envolto por um conglomerado intraformacional muito compactado. Os outros espécimes foram encontrados rolados ou estão mal preservados e não apresentam morfologias internas ou externas. Um exame superficial revelou escamas paleonisciformes e outros elementos ósseos não identificados em todos os coprólitos encontrados. Os espécimes aqui apresentados representam o primeiro registro de diferentes tipos de coprólitos para a Formação Rio do Rasto e constituem uma fonte valiosa de dados paleoecológicos para as comunidades de vertebrados continentais do Permiano do Gondwana. [\*Bolsista CNPq]

### Nova localidade contendo coprólitos da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior), Rio Grande do Sul

Paula Camboim Dentzien-Dias<sup>1,2</sup>, Ana Emilia Quezado de Figueiredo<sup>1,2</sup>, Juan Carlos Cisneros<sup>1</sup>  
& Cesar Leandro Schultz<sup>1</sup>

A Formação Rio do Rasto é composta por uma sequência de sedimentos de origem lacustre e deltaica. Nestes sedimentos foram encontrados restos de peixes, anfíbios e tetrápodes e, mais recentemente, tem-se achado coprólitos de vertebrados em diversas localidades. Em trabalho de campo realizado na região de São Gabriel foi encontrado um afloramento contendo mais de 500 coprólitos de padrões morfológicos espiralados, tanto heteropolar e anfipolar, e não espiralados. Muitos coprólitos estavam rolados, sendo alguns fragmentados, e os espécimes *in situ* se encontram na fácies pelítica. A maioria encontra-se revestida por uma capa de óxido de ferro, constituindo uma capa avermelhada ou enegrecida. Outros possuem coloração branca, tanto externa como internamente. Dentre os espécimes cujas feições morfológicas são distinguíveis, cerca de 70% são heteropolares, sendo os prováveis produtores destes os condrictes elasmobrânquios. Os tamanhos são muito variados, desde 2 a 12 cm. Já os coprólitos anfipolares, em sua maioria, possuem cerca de 1 a 2 cm. Através de observações em lupas estereoscópicas foi possível observar a presença de inclusões de escamas, dentes e restos ósseos na maioria dos exemplares analisados. O tamanho das escamas varia de 2 a 6 mm sendo estas provavelmente de paleonisciformes. Dentre os dentes encontrados tem-se a presença de placas dentárias de dipnóicos de até 10 mm. Este é o primeiro registro de uma assembléia icnofossilífera com tantos espécimes de coprólitos na Bacia do Paraná. Os mesmos trazem importantes informações a respeito da cadeia trófica dos animais que viviam no Permiano Superior no Rio Grande do Sul. Apoio CNPq.

<sup>1</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Campus do Vale, Avenida Bento Gonçalves, 9500, Caixa postal 15001, 91509-900, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Bolsista de Doutorado CNPq.

E-mails: pauladentzien@gmail.com, aquezado@yahoo.com.br, cesar.schultz@ufrgs.br, jc\_cisneros@hotmail.com

